

Succession
Restauration
Structuration
Interactions biotiques
Groupes écologiques

Succession
Restoration
Structuring
Biotic interactions
Ecological groups

Dynamique successionnelle des peuplements de fonds meubles au large de la Bretagne

Christian HILY, Michel GLÉMAREC

Laboratoire d'Océanographie Biologique, Faculté des Sciences, Université de Bretagne Occidentale, 29287 Brest Cedex, France.

Reçu le 3/2/89, révisé le 26/5/89, accepté le 30/5/89.

RÉSUMÉ

Différents sites ont été étudiés au cours de suivis écologiques à long terme ou à la suite de perturbations initiales (dragages, marées noires...). Ces études mettent en évidence des scénarios de restauration qui ne sont pas si différents les uns des autres, tandis que l'échelle temporelle d'apparition des diverses phases varie. Le concept de groupes écologiques liés à la sensibilité aux hydrocarbures et à la surcharge en matière organique permet d'interpréter les modèles de succession de Connell et Slatyer dans les lieux à fortes fluctuations à court terme. Le premier exemple est celui d'une perturbation par dragage suivie d'une recolonisation en milieu hypertrophique; c'est le cas de vasières de la partie nord de la rade de Brest. Le second exemple décrit la restauration de la macrofaune après sa totale disparition, provoquée par une marée noire dans les Abers de la côte nord de Bretagne. Le troisième exemple concerne les vasières de Bretagne Sud, étudiées sur une échelle de 5 années, où des modifications biogéniques révèlent la part des processus autogéniques dans ces successions. Allant au-delà d'une approche descriptive, les auteurs reconnaissent dans de tels scénarios cinq phases (A : phase de latence, B : prolifération des opportunistes, C : diversité maximale, D : monopolisation monospécifique, E : phase écotonale). Chaque phase peut induire la suivante par un mécanisme reposant sur des interactions biotiques : facilitation, tolérance ou inhibition. La mise en œuvre de concepts théoriques qui sous-tendent les successions suggère que les interrelations biotiques sont beaucoup plus importantes qu'elles ne paraissent jusqu'ici.

Oceanologica Acta, 1990. 13, 1, 107-115.

ABSTRACT

The dynamics of community succession in subtidal soft bottoms off Brittany

The study of different sites during long-term monitoring or after initial perturbations (dredgings, oil-spills...) reveals recolonization scenarios which do not differ greatly from each other despite different time-scales. The concept of ecological groupings based on sensitivity to hydrocarbons and to organic matter overload permits interpretation of the successional dynamics models of Connell and Slatyer in a highly fluctuating environment. In the first example, perturbation by intensive dredging, followed recolonization, in the hypertrophic muddy areas of the rade de Brest is described. The second example describes the total disappearance and gradual recovery of macrofauna after an oil-spill in the Abers of Northern Brittany. The third example concerns stable muddy areas of South Brittany, where biogenic modifications by autogenic processes of the entire areas can be observed over a 25-year scale.

The successional scenarios allow for five phases (A: latency phase; B: opportunist proliferation; C: maximal diversity; D: monospecific monopolization; and E: ecotonal phase). Each phase is driven to the next by a predominating mechanism: facilitation, tolerance or inhibition.

This descriptive approach suggests that biotic interactions are important factors on the functional relationships relevant for succession. Biotic interactions have to be considered, even if they are not proven by an experimentally based approach.

Oceanologica Acta, 1990. 13, 1, 107-115.

INTRODUCTION

De nos jours, les études des peuplements benthiques suggèrent que l'on doit chercher à mieux comprendre les interrelations fonctionnelles intervenant au sein des peuplements et identifier les facteurs qui les structurent. Dans cet esprit, Dayton, en 1984, recense les travaux ayant trait aux processus structurant les communautés benthiques et s'interroge quant au rôle réel des interactions biotiques. Pour les fonds rocheux, des travaux expérimentaux ont été réalisés depuis fort longtemps en France, par exemple par Hatton dès 1938, alors qu'une telle approche expérimentale n'est apparue que récemment pour les fonds meubles. Les résultats ont été relativement décourageants, tant ils ont été difficiles à interpréter. En effet les expériences utilisant des cages d'exclusion ou d'inclusion créent d'importants artefacts, en modifiant les caractéristiques physiques du milieu. Ce n'est pas une raison suffisante pour mettre en doute l'existence même des relations de compétition au sein des peuplements de fonds meubles, comme est tenté de le faire Dayton (*op. cit.*).

L'approche des écoles anglo-saxonnes en ce domaine nécessite impérativement l'usage de méthodes expérimentales, qui ne sont pas toujours faciles à mettre en œuvre en mer et dès que les surfaces concernées dépassent quelques mètres carrés. En adoptant une démarche totalement différente, il est possible d'envisager que l'analyse descriptive des successions après une perturbation permette de déceler l'existence des interactions biotiques. Cette attitude n'est pas délibérément contradictoire par rapport à celle des écologistes anglo-saxons; elle se veut complémentaire lorsque l'approche expérimentale est difficilement réalisable. C'est une question d'échelle: l'analyse descriptive aurait ainsi le mérite d'identifier les processus qui, à l'aide d'expérimentations rigoureuses, pourront être démontrées dans une étape ultérieure.

Après une perturbation (marées noires, dragages, ...) apparaît toujours une rupture dans les rapports de dominance entre espèces concurrentes et les séquences décrites au cours de la succession peuvent être interprétées en partie à l'aide des interactions biotiques. Ces relations interspécifiques ou intraspécifiques, identifiées dans le cadre des modèles mis en œuvre par Connell et Slatyer (1977), fournissent ainsi une explication mécaniste de la restructuration des communautés des peuplements de fonds meubles.

Les séquences observées au cours des successions peuvent être induites par les interactions biotiques entre espèces ou groupes d'espèces. D'un autre côté, ces derniers peuvent répondre de façon différente aux perturbations en fonction des facteurs prédominants du milieu. Ces deux hypothèses ont été émises par Whitlatch et Zajac (1985). Dans les exemples choisis, la recolonisation par les populations et la restructuration des communautés sont décrites après une perturbation initiale qui apparaît dans un environnement caractérisé par une surcharge en matière organique. C'est ainsi que, dans une première étape, seuls les groupes d'espèces opportunistes sont capables de s'installer. Ensuite, les interactions entre les différents groupes

peuvent être interprétées comme les causes essentielles des séquences observées. Ainsi, il est possible de répondre aux questions posées par Whitlatch et Zajac (*op. cit.*). Mais au-delà de ces réponses, en examinant les changements intervenant au sein des communautés, il apparaît que les interactions biotiques traduisent des processus autogéniques puisque les animaux modifient, par leur activité biogénique, les caractéristiques sédimentaires de l'habitat, ce qui induit de nouveaux processus de succession.

MÉTHODES

Afin de rendre plus évidente l'action des interactions biologiques au sein de la macrofaune, dans la riche variété des fonds autour de la Bretagne, le choix s'est porté sur des sédiments fins plus ou moins envasés, ou sur des vasières placées en conditions hypertrophiques. Ils hébergent des populations très abondantes, atteignant probablement leur maximum de capacité de charge. Les sites choisis sont placés dans des conditions marines et subtidales.

Le premier, au voisinage du port de Brest (fig. 1), concerne des vases sableuses qui sont draguées intensivement jusqu'en août 1978 pour des contingences portuaires (Hily, 1983 a). Les stations étudiées sont localisées le long d'un gradient décroissant d'enrichissement organique (activités industrielles et émissaires urbains). Le suivi a duré trois ans et les recolonisations décrites sont donc très liées aux apports organiques excédentaires.

Le deuxième site intéresse les petits estuaires de la côte nord du Finistère: les Abers Benoît et Wrac'h, où les peuplements macrobenthiques ont été particulièrement

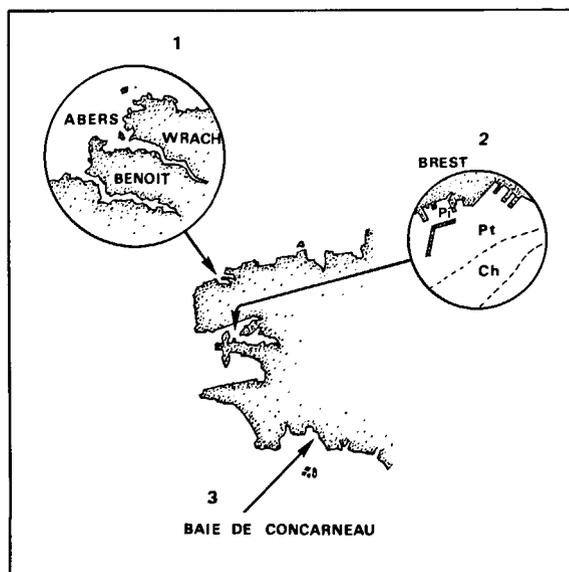


Figure 1

Localisation des différents secteurs étudiés: 1) Aber Benoît sur la côte nord de Bretagne; 2) port de Brest avec Pi: station du port Intérieur, Pt: station Plate-forme, Ch: station chenal; 3) baie de Concarneau en Bretagne Sud.

Position of different investigated areas in Brittany. 1) Aber Benoît on the north coast; 2) Brest harbour with Pi: Port Intérieur station, Pt: Plateforme station, Ch: Chenal station; 3) Bay of Concarneau in South Brittany.

décimés par le naufrage de l'Amoco Cadiz (Glémarec et Hussenot, 1982). Après la disparition de la macrofaune due à la toxicité des hydrocarbures, la restauration, dans ce milieu qui reste hypertrophique, a été suivie durant environ six ans, période trop courte pour qu'un véritable retour à l'état d'équilibre puisse apparaître. Le troisième exemple concerne les importantes vasières de la baie de Concarneau, milieu relativement stable où, par des modifications d'ordre biogénique, d'importants changements structurels sont apparus à l'échelle de 25 ans (Glémarec *et al.*, 1986).

Cet article est donc conçu comme une interprétation à caractère synthétique de travaux publiés antérieurement, dans lesquels le lecteur peut trouver de plus amples renseignements sur les sites et les méthodes utilisées. Il est cependant nécessaire de rappeler ici quelques éléments indispensables à la compréhension générale de ce travail.

La macrofaune sédimentaire est prélevée à la benne Smith-Mac Intyre; plusieurs échantillons de $0,1 \text{ m}^{-2}$ sont réalisés avec une fréquence variable, mensuelle en rade de Brest, trimestrielle dans les Abers. Les prélèvements sont tamisés sur une maille de 1 mm. Les paramètres abiotiques mesurés sont : le taux d'éléments fins, la matière organique totale, et le taux d'hydrocarbures sédimentaires dans le cas des Abers. Les mesures du potentiel d'oxydo-réduction sont utilisées pour caractériser l'évolution des conditions chimiques et microbiologiques. Les paramètres biotiques sont des paramètres synthétiques dont l'usage est préconisé par Pearson et Rosenberg (1978), à savoir le nombre d'espèces ou richesse spécifique (S) et l'abondance des individus ou densité au m^{-2} (A).

Les groupes écologiques sont définis par rapport à leur sensibilité à l'excès de matière organique (Hily, 1984). Ils ne sont pas différents selon la nature de l'hypertrophie, que ce soit dans le cas d'émissaires urbains ou après une marée noire, lorsque la dégradation des hydrocarbures a commencé. Ces groupes sont les suivants :

Groupe I

Espèces sensibles, largement dominantes en conditions normales, qui disparaissent les premières et sont les dernières à se réinstaller. Les petits crustacés peracarides en sont le meilleur exemple.

Groupe II

Espèces indifférentes, essentiellement carnivores, toujours en petites quantités, qui ne fluctuent pas significativement dans le temps. Ce sont des polychètes glyceridés ou ephthyidés, par exemple.

Groupe III

Espèces tolérantes, qui disparaissent dans un premier temps et réapparaissent ensuite en grand nombre sur un spectre écologique beaucoup plus étendu qu'en conditions normales. Les polychètes spionidés, les bivalves ubiquistes comme *Abra alba* en sont de bons exemples.

Groupe IV et V

Espèces opportunistes, qui prolifèrent en conditions anoxiques, essentiellement des petits polychètes : les cirratulidés sont ainsi des opportunistes de second ordre (groupe IV), les capitellidés et les oligochètes sont des opportunistes de premier ordre (groupe V).

Il n'est pas nécessaire de développer ici cette méthodologie, largement exposée dans différents articles qui s'intéressent à la définition d'indices biotiques de la qualité du milieu (Hily, 1983 *b*; Glémarec, 1986), car cette étude se veut la plus synthétique possible.

RÉSULTATS

La recolonisation du sédiment après une perturbation ne consiste pas en une succession temporelle d'apparition d'espèces, mais en une séquence de phases qui illustrent la restructuration progressive des peuplements. Dans les différents exemples, il s'agit donc d'abord de définir les différentes phases qui appa-

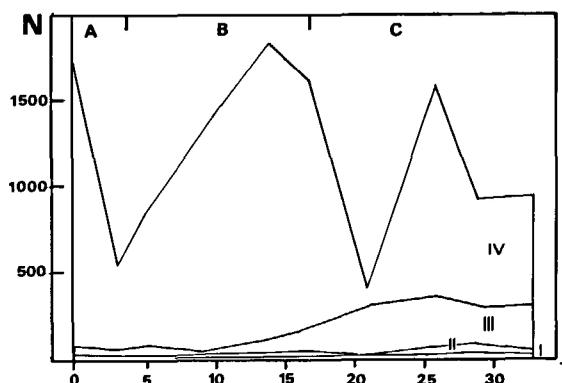


Figure 2a

Évolution temporelle de l'abondance (N : nombre d'individus par mètre carré) à la station du Port Intérieur et proportions relatives des différents groupes écologiques : I sensibles, II indifférentes, III tolérantes, IV opportunistes de second ordre, V opportunistes de premier ordre. Le temps est exprimé en mois après la perturbation (t_0). Les phases A, B, C sont détaillées dans le texte.

Temporal evolution of abundance (N : numbers per square metre) at Port Intérieur station and relative proportions of the different ecological groups : I sensitive; II indifferent; III tolerant; IV opportunist of second rank; V opportunist of first rank. Time is expressed in months after the perturbation (t_0). Phases A, B, C are detailed in the text.

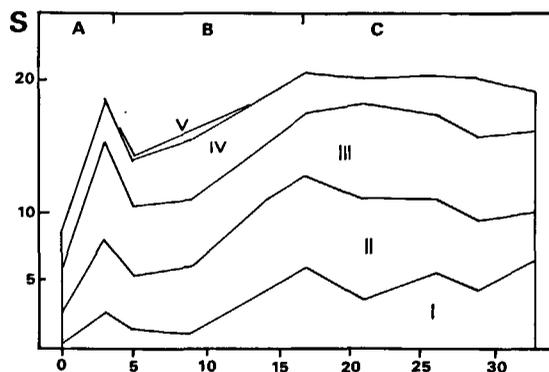


Figure 2b

Évolution temporelle de la richesse spécifique, S, en nombre d'espèces à la station Port Intérieur. Même légende pour les groupes et les phases.

Temporal evolution of specific richness, S, numbers of species at Port Intérieur. Same legend for groups and phases.

tront au cours des scénarios et seront désignées par les lettres A, B, C, D, E, dans le texte et sur les figures.

Les vases sableuses de l'aire portuaire de Brest

Station du Port Intérieur

Dans cette aire polluée, la macrofaune est perturbée par l'intense sédimentation de particules fines à la suite des dragages de l'aire voisine : la Plate-forme. L'arrêt de la perturbation désigne le t_0 , point de départ de la succession qui est ensuite chiffrée en mois (t_6 , t_{24} ...). Lorsque cette perturbation s'arrête, la première phase consiste en une période de réorganisation. La mortalité des opportunistes du groupe IV se poursuit et leur abondance est décroissante (fig. 2a). L'installation de jeunes individus nés en automne apparaît bien, mais leur maintien est compromis car les conditions chimiques et microbiologiques restent défavorables, même pour ces espèces opportunistes. Un léger retour des espèces sensibles est bien perceptible dans l'évolution de la richesse spécifique (fig. 2b). Ceci peut être défini comme une phase de latence A, qui est de l'ordre de quatre mois. Ensuite, deux opportunistes de second ordre apparaissent. Les oscillations temporelles de leurs densités, très élevées, peuvent être reliées au cycle biologique de chaque espèce. C'est ainsi que le maximum d'installation des jeunes *Chaetozone setosa* est printanier (Hily, 1987), celui des *Polydora flava* est estival. Ces espèces occupent deux niches écologiques différentes : *C. setosa* est un déposivore de subsurface, elle est libre dans le sédiment. *P. flava* est tubicole et elle n'a pas de réel compétiteur trophique. Cette phase d'opportunistes B se termine environ 17 mois après l'arrêt des dragages (t_{17}). Durant cette phase, les deux populations sont de plus en plus abondantes, et le mécanisme de tolérance qui pouvait exister au départ se transforme en mécanisme d'inhibition. En effet, les tubes de *P. flava* limitent sérieusement les déplacements des *C. setosa* au sein du sédiment. C'est ainsi que les deux populations s'effondrent, ce qui définit une étape de transition à t_{21} (fig. 2a).

D'un autre côté, la prolifération des *C. setosa* a pour conséquence une intensification de la bioturbation dans

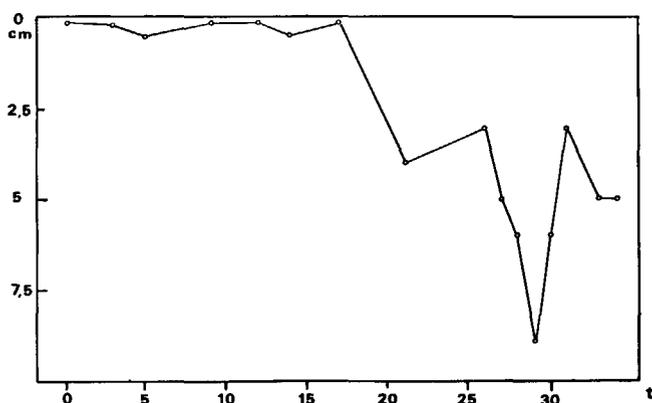


Figure 3

Profondeur en centimètres de la discontinuité du potentiel redox à la station Port Intérieur. Après t_{17} la couche oxygénée descend en profondeur.

Depth in centimeters of the redox potential discontinuity layer at Port Intérieur station. The depth of the oxidized zone increases seventeen months after dredgings (t_{17}).

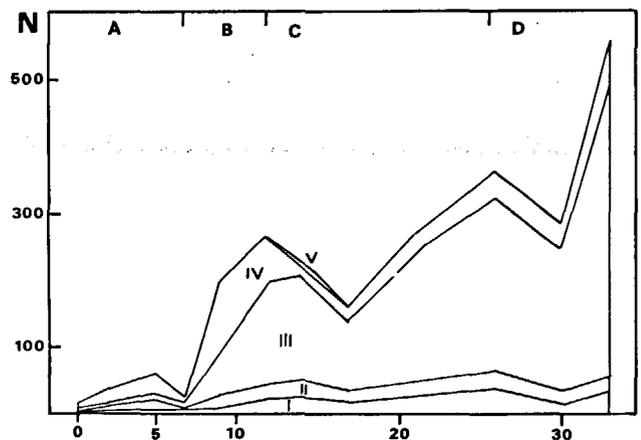


Figure 4a

Station Plateforme. Évolution temporelle de l'abondance.
Plateforme station. Temporal evolution of abundance.

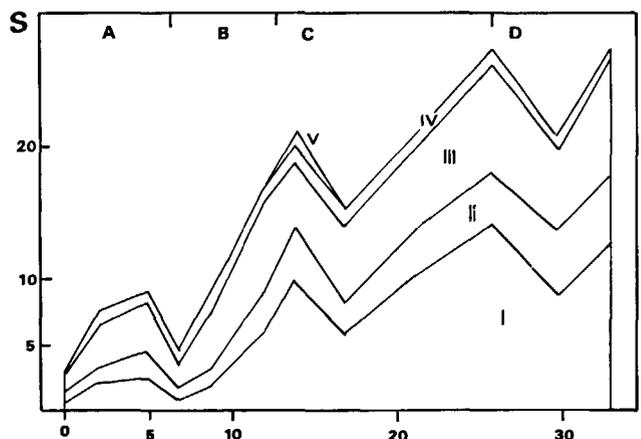


Figure 4b

Station Plateforme. Évolution temporelle de la richesse spécifique.
Plateforme station. Temporal evolution of specific richness.

les deux premiers centimètres du sédiment, ce qui se traduit par la descente en profondeur de la discontinuité du potentiel redox (fig. 3). Parallèlement, les tubes de *Polydora* favorisent l'oxygénation de cette couche superficielle du sédiment. Cette amélioration des conditions microbiologiques et chimiques favorise l'installation de nouvelles espèces (d'autant plus facilement que les interstices entre les tubes de *Polydora* créent des conditions favorables aux jeunes benthontes). C'est ainsi que les espèces tolérantes du groupe III comme *Melina palmata*, espèce tubicole et déposivore de surface, apparaissent à la suite du mécanisme de facilitation induit par le groupe IV. Ce dernier groupe, qui est toujours présent qualitativement (fig. 2b), peut encore se développer quantitativement après t_{21} (fig. 2a). Il participe à la phase de diversité maximale C qui apparaît vers t_{26} .

Station Plate-forme

Le sédiment de cette station est très intensément dragué et la presque totalité de la faune disparaît ($S=2,5$; $A=9,5/0,1 \text{ m}^2$). Sur cette étendue plate, la phase de latence A dure 7 mois (fig. 4), les opportunistes, telle *Chaetozone setosa*, dominent jusqu'à t_{12} . L'activité de bioturbation des espèces pionnières facilite le retour rapide (t_9) des espèces tolérantes, telles *Melina palmata* et *Abra alba*, ce qui se traduit par une diversité

maximale (phase C) à t_{13} (fig. 4b) c'est-à-dire une année plus tôt que sur le site précédent. La succession est ensuite caractérisée par des maximums saisonniers d'abondance de *M. palmata*, dont la domination excessive stoppe momentanément la succession après t_{25} ; ceci correspond à la phase D (Hily, 1983b). Les groupes I et II sont inhibés dans leur développement (fig. 4a) par la prolifération de cette espèce, ce qui induit alors un déséquilibre dans le peuplement lié à un processus inter et intraspécifique, car les recrutements de cette espèce dominante sont inhibés par les adultes.

Station chenal

La phase de latence (A) apparaît très faiblement (fig. 5), bien que les recrutements d'automne et de printemps soient faibles; les éléments fins se sont sédimentés en excès, mais sans qu'il y ait eu une réelle dégradation des processus chimiques et microbiologiques (Hily, 1984). Cette station est distante des apports organiques et les opportunistes ne prolifèrent pas; aussi la phase B est-elle escamotée. Tous les groupes IV, III, II et I coexistent (fig. 5a), c'est un phénomène de tolérance mutuelle sans compétition spatiale, et la phase de diversité maximale (C) apparaît à t_{13} ; l'abondance y est également maximale (fig. 5c). Les espèces tolérantes non tubicoles, telle *Abra alba*, deviennent ensuite large-

ment dominantes. La tolérance est certainement le principal mécanisme à invoquer; cependant la bioturbation créée par la population très abondante d'*A. alba* maintient la fluidité de la surface sédimentaire, ce qui peut inhiber les recrutements des espèces tubicoles des groupes IV, II et I. En fait, la phase D est atteinte à t_{18} ; elle est illustrée par la décroissance de l'abondance et de la richesse spécifique jusqu'à t_{24} , lorsqu'*A. alba* elle-même disparaît, suite à de mauvais recrutements successifs. Cette étape, où les minima d'abondance et de richesse spécifique apparaissent simultanément peut être interprétée comme une phase écotonale (E_1), et c'est le point de départ d'une nouvelle séquence successione. Effectivement une nouvelle phase de diversité maximale apparaît après t_{24} (C'). Aucune espèce ne monopolise les ressources, et une nouvelle structuration apparaît avec l'abondance croissante des espèces sensibles (groupe I). La plupart sont tubicoles, et cette nouvelle structure apparaît stable. Les opportunistes régressent et, après une deuxième phase de transition E_2 , le nombre des espèces des autres groupes s'accroît. Le développement progressif des prédateurs dans les groupes II et I empêche la prolifération d'une seule espèce; c'est ainsi que, dans ce cas de succession, la tolérance apparaît comme le processus dominant les interrelations fonctionnelles.

Les sables fins de l'Aber Benoît

Ils sont localisés dans la partie aval de l'Aber, très proche du site d'échouage de l'*Amoco Cadiz*. Les teneurs en hydrocarbures sur le fond sont alors si importantes (près de $10\,000\text{ ug.g}^{-1}$) que le peuplement original disparaît entièrement (fig. 6). Après une phase de latence (A) très marquée durant huit mois, les opportunistes de premier ordre (groupe V) se développent jusqu'à t_{17} , mais le groupe IV, avec *Chaetozone setosa*, domine la succession. Cette phase B, par homologie avec ce qui est décrit dans le port de Brest, peut être considérée comme nécessaire avant le retour des espèces tolérantes (groupe III), essentiellement *Spio martinensis*, puis celui du groupe I et des petits crustacés à t_{21} (fig. 6a). Ce mécanisme de facilitation ne se substitue pas au phénomène de compétition interspécifique, illustré par les maxima alternatifs de *C. setosa* et de *S. martinensis* durant la phase C, qui traduisent l'importante recolonisation qui intervient entre t_{21} et t_{30} . De plus, un maximum hivernal de l'abondance du groupe I apparaît chaque année (t_{21} et t_{34}) lorsque les sédiments sont brassés et nettoyés par les effets hydrodynamiques des tempêtes. La succession est alors dominée par les facteurs abiotiques. Cette succession est stoppée à t_{34} avec la dominance de *C. setosa* (phase D), suivie par une phase écotonale E, très spectaculaire, entre t_{36} – t_{38} (fig. 6a). Ensuite, la succession repart de nouveau avec le groupe III; un maximum saisonnier de *S. martinensis* est bien noté, mais sans qu'il y ait une réelle monopolisation des ressources par une espèce. Ceci permet un retour massif du groupe I avec un nouveau maximum du nombre d'espèces à t_{54} (C'). Ici encore, après la phase écotonale, le processus de tolérance a pu être plus efficace que celui d'inhibition.

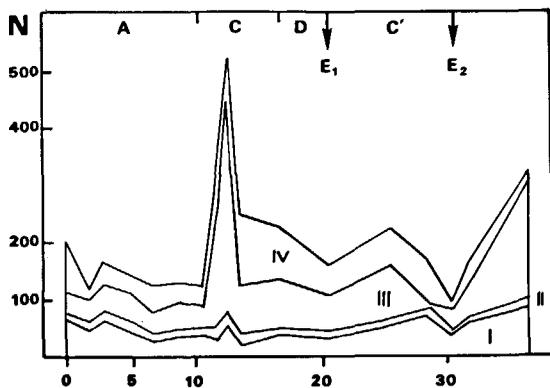


Figure 5a
Station chenal. Évolution temporelle de l'abondance. La phase B n'apparaît pas et après le maximum d'abondance de *Abra alba* à t_{13} , la restructuration progressive de la communauté est interrompue par deux phases écotonales E_1 et E_2 .

Chenal station. Temporal evolution of abundance. Phase B does not appear and after the maximum of *Abra alba* at t_{13} , progressive restructuring of the community is interrupted by two ecotonal phases E_1 and E_2 .

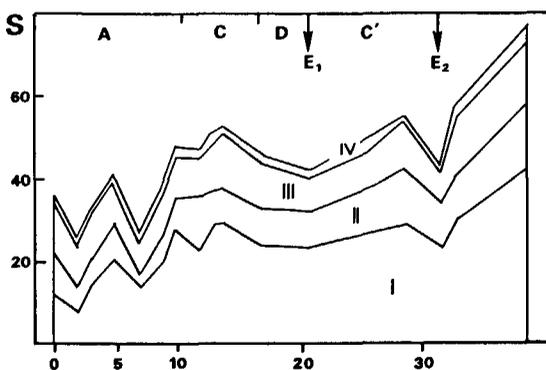


Figure 5b
Station chenal. Évolution temporelle de la richesse spécifique.
Chenal station. Temporal evolution of specific richness.

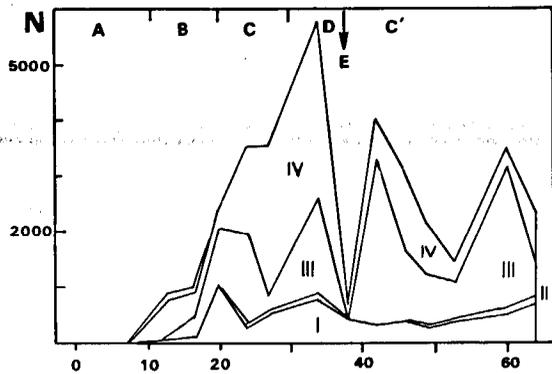


Figure 6a

Sables fins de l'Aber Benoît. Évolution temporelle de l'abondance après la marée noire durant plus de cinq années.

Fine sands of Aber Benoît. Temporal evolution of abundance after the oil-spill over a period of more than five years.

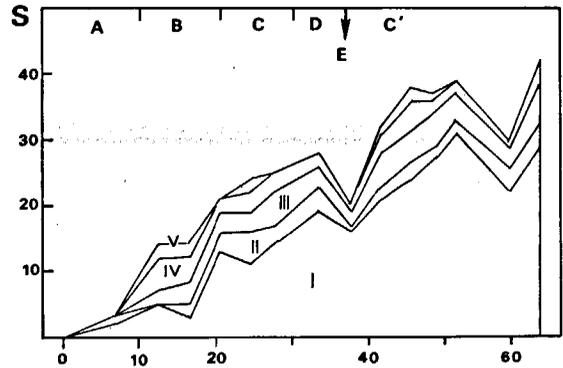


Figure 6b

Sables fins de l'Aber Benoît. Évolution temporelle de la richesse spécifique.

Fine sands of Aber Benoît. Temporal evolution of specific richness.

Les vasières de la baie de Concarneau

Ces vasières ont été l'objet de nombreuses investigations dès le début des années soixante et révèlent d'importantes modifications des peuplements. Durant les premières observations de 1964 (Glémarec, 1969), la distribution des peuplements, le long du gradient croissant des particules fines (de 15 à 90 %), reflète le caractère compact ou fluide du sédiment. *Amphiura filiformis*, ophiure pilote du peuplement des sables fins, est restreinte aux sédiments où le taux d'éléments fins est inférieur à 30 %. Au-delà, les vases sableuses sont compactes et habitées par *Maldane glebifex*, polychète tubicole qui, en construisant un très large tube (de 15 à 20 mm de diamètre), renforce la compacité sédimentaire (fig. 7). Dans les vases fluides, on retrouve *A. filiformis*, qui cohabite avec *Nucula turgida* et *Sternaspis scutata*, dépositores de surface. Indépendamment du taux de particules fines, les *Maldane* participent à la consolidation des vases; tout en s'alimentant ils peuvent gêner l'installation des dépositores de surface comme *Abra alba*. De façon tout à fait inverse, les *Maldane* peuvent faciliter l'installation d'espèces tubicoles comme l'Amphipode *Haploops tubicola*. Cette espèce devient de plus en plus abondante après le déclin des *M. glebifex* à partir de 1974 (Glémarec *et al.*, 1986). Aujourd'hui, *A. filiformis* et *A. alba* maintiennent par bioturbation la fluidité du sédiment. Elles vivent face aux bancs très denses d'*Haploops*, et semblent être limitées comme par une frontière. En fait, les dépositores tubicoles et non tubicoles ont un effet inverse sur la fluidité sédimentaire. Cette amensalisme trophique, au sens de Rhoads *et al.* (1978), peut-être assimilé au processus d'inhibition. Dans cette baie, comme dans l'ensemble des vasières de Bretagne Sud, la dynamique successionale est très liée aux activités biogéniques des espèces dominantes. Sur une échelle de temps de l'ordre du quart de siècle, il est donc possible de mettre en évidence des phénomènes autogéniques basés sur des processus d'inhibition ou de facilitation.

On notera que les espèces étudiées dans ce type d'expériences sont généralement peu nombreuses, qu'elles monopolisent les ressources à quelques-unes, qu'elles sont ubiquistes et qu'elles vivent le plus souvent en

estuaire; les affrontements interspécifiques, ainsi que les comportements de territorialité intraspécifiques, y sont très finement décrits, alors que le cycle biologique est lui-même bien connu. On est bien loin d'un essai de compréhension de peuplements très diversifiés et ouverts au recrutement, comme c'est généralement le cas dans un écosystème marin côtier.

Whitlatch et Zajac (1985) ont ouvert une large discussion à propos des interactions biotiques entre les espèces opportunistes vivant en estuaires, en adoptant les propositions faites par Connell et Slatyer (1977) : les mécanismes biologiques peuvent influencer les changements successionnels au sein des peuplements (« three models are characterized by a predominant interspecific interaction »). Notre objectif est ici d'appliquer ces concepts aux communautés marines où, durant la recolonisation après une perturbation, la richesse spécifique s'accroît de cinquante à cent fois. Face à une telle richesse, l'analyse espèce par espèce n'est pas possible, et le recours aux groupes de polluosensibilité comparable s'avère très utile. Avec une première surcharge en matière organique, ou dans les vasières en conditions marines non perturbées, les peuplements sont le plus souvent très riches en qualité et en quantité; aussi, des exemples d'interactions biotiques autres que les modifications biogéniques évoquées ci-dessus peuvent être mis en évidence.

Tout d'abord, en réponse à Whitlatch et Zajac (*op. cit.*), il est clair que le délai de recolonisation existant entre les groupes V à I peut s'expliquer par les tolérances différentielles de ces groupes à la surcharge en matière organique; depuis des conditions anoxiques, que supporte relativement bien le groupe V jusqu'à un très faible taux de matière organique supportable par le groupe I, de l'ordre de 0,2 % de carbone organique dans les sables fins selon Majeed (1987). Dans les sables fins de l'Aber Benoît, au cours de la succession, des installations temporaires d'espèces du groupe I apparaissent durant les hivers (t_{21} et t_{24}), à la suite de l'action des tempêtes. Ce nettoyage n'est cependant pas assez efficace, puisque les recrutements stables n'apparaissent pas avant t_{46} . La réponse à un facteur abiotique, pour une espèce ou un groupe d'espèces, n'est jamais faite isolément, mais elle est toujours fonction

de la disponibilité des ressources (habitat, conditions trophiques...) définie par les autres espèces ou groupes; en effet, la compétition apparaît très vite lorsque les conditions de vie sont minimales.

Les maximums alternatifs des représentants des groupes IV et III illustrent cette compétition et d'autres interactions biotiques deviennent évidentes. L'amélioration des conditions chimiques et microbiologiques par les opportunistes durant la phase B favorise l'installation d'espèces moins tolérantes, ce qui accroît la diversité. Ce processus, bien démontré dans le Port intérieur de Brest, peut être appliqué dans le cas de la recolonisation de l'Aber Benoît après la marée noire.

DISCUSSION

Ce dernier exemple montre combien les peuplements vivants sur un fond sédimentaire sont structurés sur la base des modifications de l'habitat par les organismes

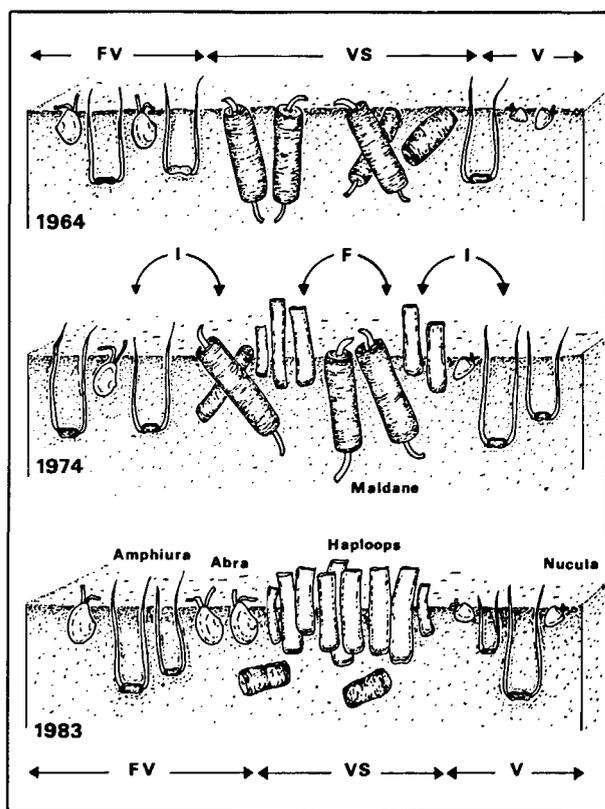


Figure 7

Dans la baie de Concarneau, trois peuplements peuvent être mis en évidence le long du facteur édaphique : le peuplement à *Amphiura filiformis-Abra alba* sur les sables fins envasés (FV), le peuplement à *Maldane glebifex* sur les vases sableuses (VS) et le peuplement à *Amphiura filiformis-Nucula turgida* sur les vases molles (V). La disparition progressive des *Maldane* provoque un déséquilibre en 1974 et un nouvel équilibre basé sur l'espèce nouvellement dominante *Haploops tubicola* apparaît en 1983. Les mécanismes d'inhibition (I) et de facilitation (F) peuvent être évoqués pour expliquer la nouvelle distribution des peuplements.

In the Bay of Concarneau, three different communities are observed in 1964: *Amphiura filiformis-Abra alba* community on muddy sands (FV); *Maldane glebifex* community on sandy muds (VS); and *Amphiura filiformis-Nucula turgida* community on soft muds (V). The subsequent progressive disappearance of the *Maldane* causes an imbalance observed in 1974, and a new equilibrium based on a new dominant species (*Haploops tubicola*) appears in 1983. Inhibition (I) and facilitation (F) mechanisms may be implicated in the new distribution of communities.

vivants. Ces modifications peuvent être regroupées en deux phénomènes biogéniques essentiels :

1) Tout d'abord la construction des tubes en milieu envasé stabilise les particules à la surface sédimentaire, en diminuant l'érodabilité par les courants agissant près du fond. La plupart des auteurs sont d'accord avec ce principe (Rhoads *et al.*, *op. cit.*), même si Ekman *et al.* (1981) contestent ce point de vue dans le cas des *Owenia* construisant des tubes à partir de fragments coquilliers dans des secteurs de forts courants, ce qui est évidemment bien différent du cas évoqué, celui de tubes construits au sein des vasières. Ces tubes peuvent gêner la mobilité des dépositivores de surface et de subsurface, ce qui est illustré par les densités inverses de *Polydora* (tubicole) et de *Chaetozone* (non tubicole) à la station du port intérieur. D'un autre côté, la construction des tubes accroît la compaction des vases, et facilite l'installation d'autres espèces tubicoles ou épibenthiques; dans le cas des vases à *Maldane*, les composantes endofauniques sont petit à petit remplacées par des populations épifauniques crabes, pagures, ophiures...

2) La fluidité de la couche sédimentaire de surface est maintenue par les dépositivores de surface, telles *A. alba* et *M. palmata* qui, à l'aide de leurs structures trophiques (palpes, siphons...), peuvent inhiber l'installation d'autres espèces, en particulier celle des polychètes tubicoles. La surface de sédiment exploitée par la population de *Melinna* a pu être estimée d'après les observations de Day (1974). Cet auteur remarque que le diamètre couvert par les tentacules d'une *Melinna* de 25 à 35 mm de longueur atteint 40 mm. Si l'on considère une densité de 200 individus/0,1 m⁻², et une taille moyenne de 20 mm, ceci implique que les *Melinna* exploreraient 2,5 fois la surface disponible. Cette activité est certainement suffisante pour empêcher le développement des jeunes formes benthiques au moment de la fixation sur le fond, notamment celui des nouvelles cohortes de *Melinna*. De même, Levin (1982) a très bien décrit de telles interférences entre un tubicole *Pseudopolydora* sp. et un dépositivore de surface *Streblospio* sp.

En dehors de ces processus biogéniques, clairement admis par Dayton (1984), l'interférence compétitive existe-t-elle en milieu meuble? Certains scientifiques américains affirment qu'avant de répondre à cette question, il est nécessaire de mieux comprendre comment, quand, où et pourquoi les animaux interagissent. Ces questions très ambitieuses formulées par Levin (*op. cit.*) ont été à la base de nombreux travaux expérimentaux grâce à des microcosmes, sur les polychètes notamment.

Cette amélioration des conditions édaphiques, due aux espèces elles-mêmes, peut être interprétée comme un mécanisme de facilitation. Même si la compétition n'est pas la seule « driving force of replacement of pioneering species », selon Chesney (1984), il est évident qu'après la modification du sédiment, la coexistence avec d'autres espèces se traduit par des problèmes croissants de cohabitation. Dans le modèle de tolérance démontré par Chesney (*op. cit.*), il est clair qu'au début de la succession, lorsque les opportunistes ne sont pas très nombreux, ce qui correspond aux étapes de transi-

tion définies par cet auteur, la tolérance est le mécanisme prédominant. C'est également le cas lorsque la succession atteint la phase C, où la diversité est maximale. Ce mécanisme est certainement beaucoup plus courant qu'on ne le pense, et pas aussi difficile à démontrer que le prétendent Whithach et Zajac (*op. cit.*). Toujours dans le même sens, il est possible d'avancer que ce mécanisme est plus répandu dans les communautés marines diversifiées que dans les communautés estuariennes paucispécifiques. Ceci n'est pas sans rappeler le concept de communautés contrôlées physiquement face aux communautés accomodées biologiquement établi par Sanders en 1968. De la même façon, le mécanisme d'inhibition n'est sans doute pas aussi développé en mer ouverte, où les communautés sont plus diversifiées, que dans les communautés estuariennes. Ce processus apparaît clairement lorsqu'une espèce monopolise à son seul profit l'ensemble des ressources; c'est le cas de la phase D. Les bancs monospécifiques de *M. palmata* à la station Plate-forme et de *M. glebifex* en baie de Concarneau sont également le plus souvent monocohtes. Par leurs activités propres, les adultes créent certainement pour leurs juvéniles des conditions différentes de celles qu'ils ont trouvées en s'installant. Ce mécanisme d'inhibition intraspécifique et interspécifique soulève quelques problèmes non résolus aujourd'hui. Cette compétition très sévère se traduit par une décroissance des paramètres A et S, légère dans le cas de la station Chenal, drastique dans le cas des sables fins de l'Aber Benoît. Cette phase E, qui n'est pas réellement obligatoire, comme dans les stations du Port, peut être interprétée comme une étape de transition, ou écotonale, placée entre deux états d'équilibre différents. Après cette phase de décroissance commune des paramètres A et S, de nouvelles possibilités de recolonisation sont offertes, du moins si les conditions du milieu restent favorables, comme c'est le cas à la station Chenal et dans l'Aber Benoît, où les groupes III puis I ont la possibilité d'exploiter les nouvelles ressources. Si la décontamination n'est pas encore adéquate, les groupes d'opportunistes peuvent réapparaître, mais c'est rarement le cas. Généralement, après la phase écotonale E, la tolérance est le principal mécanisme agissant, et une phase C' apparaît lorsque les interactions biologiques se multiplient. Les groupes I et II sont de mieux en mieux représentés; ce sont, notamment, des prédateurs, et un nouvel équilibre entre proies et prédateurs empêche toute monopolisation des ressources par une espèce unique. Pour cette raison, la phase D n'apparaît généralement pas dans les dernières étapes de la succession. Ces mécanismes montrent bien que la plupart des communautés naturelles n'existent que dans un état de stabilité toute relative. Ils viennent confirmer le modèle d'équilibre dynamique d'Huston (1969). En effet, l'équilibre compétitif, basé sur l'exclusion compétitive n'est jamais pleinement réalisé, car différents facteurs tant biotiques qu'abiotiques interviennent, ne serait-ce que les fluctuations du milieu marin côtier. En période de restauration, les compétiteurs se développent grâce à des conditions de croissance rapide de leurs populations et la diversité est élevée. Peu à peu, la compétition, qui était faible au départ, devient très forte; les espèces dominantes

voient leur taux de croissance augmenter, il en résulte alors une chute de la diversité. Cette théorie de l'équilibre dynamique s'oppose à celle de l'équilibre compétitif, qui engendre dans un environnement stable, une diversité maximale, par diminution de la taille des niches. En milieu marin côtier, les fluctuations des facteurs abiotiques ne permettent jamais de mettre en place de telles conditions de stabilité.

La figure 8 est une représentation théorique quant à l'explication mécanique de l'apparition des différentes phases observées lors des successions telles que nous les avons décrites en Bretagne. Chaque phase est soutenue par un mécanisme lié à des interactions biotiques, (facilitation, tolérance ou inhibition), et chaque phase induit aussi tout naturellement une autre phase. Sans aucun doute, les trois modèles de Connell et Slatyer basés sur les interactions biotiques apportent une meilleure compréhension du fonctionnement des communautés, et leur introduction a considérablement fait évoluer la réflexion dans ce domaine. Peut-être le terme de mécanisme est-il préférable à celui de modèle. Les exemples choisis montrent en effet que les trois mécanismes essentiels peuvent intervenir à différentes étapes et de façon répétitive dans une même succession; le concept de mécanisme est alors plus souple d'emploi que celui de modèle.

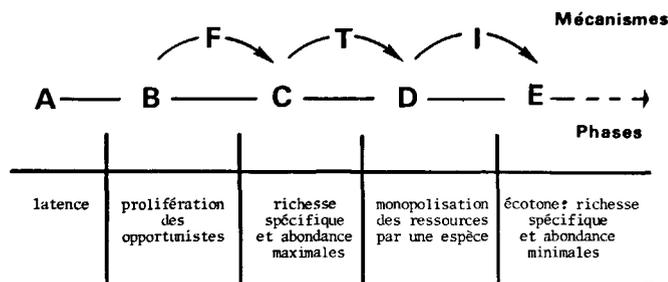


Figure 8

Représentation théorique des différentes phases au cours d'une succession. Dans chaque phase domine un mécanisme qui induit une nouvelle phase. La phase B, celle des opportunistes, favorise l'apparition de la phase C par un mécanisme de facilitation (F) et ainsi de suite pour les autres phases et les mécanismes de tolérance (T) et d'inhibition (I). La durée des phases et leur nombre peut varier en fonction de l'importance et de la date d'apparition de la perturbation ainsi que de la qualité du milieu après la première recolonisation.

Theoretical representation of the different successive phases. The development is driven in each phase by a dominant mechanism which induces the succeeding one. Phase B of opportunists thus evolves into phase C by the action of a facilitation mechanism (F); the subsequent phases are induced by mechanisms T (tolerance) and I (inhibition). Time scale and numbers of phases can vary according to the impact and the date of initial perturbation and quality of the environment after the first recovery.

CONCLUSION

Lorsqu'une perturbation apparaît, la réponse de chaque espèce à la perturbation dépend de l'ampleur de la perturbation et des caractéristiques du cycle de vie, des périodes de reproduction, du mode de développement, de la mobilité et des méthodes de dispersion. Cette affirmation de Levin (1984) exprime un certain découragement, car elle laisse supposer que les effets des perturbations ne peuvent être interprétés tant que l'on ne connaît pas tout un ensemble de données biologiques indispensables, et ceci pour chaque espèce. Ceci

apparaît encore aujourd'hui très utopique, aussi l'approche préconisée s'appuie-t-elle sur l'évolution d'espèces-pilotes ou d'espèces-clés, sur l'utilisation de groupes qui apparaissent successivement dans les scénarios de restauration. Sans négliger pour autant les actions abiotiques, la prise en compte des interactions biotiques, qui peuvent naître entre ces différentes espèces ou groupes, permet de fournir une interprétation logique quant au fonctionnement des peuplements. Les interactions entre facteurs abiotiques et biotiques sont

nombreuses et complexes, elles rendent ainsi les analyses des modèles successionnels très difficiles, ce qui peut restreindre considérablement la portée de résultats obtenus localement. Malgré cette réserve, il est évident que dans les milieux riches évoqués ci-dessus et soumis à des fluctuations fréquentes de l'environnement physique, ces concepts théoriques mettent en place un cadre général à l'intérieur duquel il peut être intéressant ensuite de mettre en évidence des mécanismes d'interférence beaucoup plus fins.

RÉFÉRENCES

- Chesney E. J. (1984). Succession in soft-bottom benthic environments : are pioneering species really outcompeted? *19th European Marine Biology Symposium, Plymouth, Devon, UK*, 16-21 septembre 1984, P. E. Gibbs, éditeur, Cambridge University Press, 1985, 277-186.
- Connell J. H. et R. D. Slatyer (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *Am. Naturalist*, **111**, 1119-1144.
- Day J. M. (1974). The ecology of Morrumbene estuary Mozambique, *Trans. R. Soc. S. Afr.*, **41**, 43-97.
- Dayton R. K. (1984). Processes structuring some marine communities : are they general? In : *Ecological communities, conceptual issues and the evidence*. D. R. Strong, J. R. Simberloff, L. G. Abele et A. B. Thistle, éditeurs, Princeton University Press, 181-197.
- Eckma J. E., A. R. U. Nowell et P. A. Jumars (1981). Sediment destabilization by animal tubes. *J. mar. Res.*, **39**, 361-374.
- Glémarec M. (1969). Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse Doctorat État, Faculté Sciences Paris*, 167 pp.
- Glémarec M. (1986). Ecological impact of an oil-spill : utilisation of biological indicators. IAWPRC-NERC Conference, July 1985. *IAWPRC J.*, **18**, 4/5, 203-211.
- Glémarec M. et E. Hussenot (1982). A three-year ecological survey in Benoît and Wrac'h abers following the « Amoco-cadiz » oil spill. *16th European Marine Biological Symposium, Texel. Neth. J. Sea Res.*, **16**, 483-490.
- Glémarec M., H. Le Bris et C. Le Guellec (1986). Modifications des écosystèmes des vasières côtières du sud-Bretagne. COST 47, Symposium Bruxelles, décembre 1985. *Hydrobiologia*, **142**, 159-170.
- Hatton M. (1938). Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux. *Annl. Inst. océanogr., Monaco*, **17**, 241-340.
- Hily C. (1983 a). Modifications de la structure écologique d'un peuplement de *Melinna palmata* (Annélide Polychète) soumis aux effluents urbains et industriels en Rade de Brest. *Annl. Inst. océanogr.*, Paris, **59**, 1, 37-56.
- Hily C. (1983 b). Macrozoobenthic recolonisation after dredging in a sandy mud area of the Bay of Brest enriched by organic matter. *Actes 17^e Symposium Européen de Biologie marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, Oceanologica Acta, n° sp.*, 113-120.
- Hily C. (1984). Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la Rade de Brest; *thèse Doctorat d'État, Université de Bretagne Occidentale, Brest*, vol. 1 et 2.
- Hily C. (1987). Spatio-temporal variability of *Chaetozone* (Malmgren) populations on an organic gradient in the Bay of Brest (France). *J. expl. mar. Biol. Ecol.*, **112**, 201-216.
- Huston M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *Am. Naturalist*, **113**, 1, 81-101.
- Levin L. A. (1982). Interference interactions among tube-dwelling Polychaetes in a dense infaunal assemblage. *J. expl. mar. Biol. Ecol.*, **65**, 107-109.
- Levin L. A. (1984). Life history and dispersal patterns in a dense infaunal Polychaete assemblage : community, structure and response to disturbance. *Ecology*, **65**, 4, 1185-1200.
- Majeed S. A. (1987). Organic matter and biotic indices on the beaches of North Brittany. *Mar. Pollut. Bull.*, **18**, 9, 490-495.
- Pearson T. H. et R. Rosenberg (1978). Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. mar. Biol. a. Rev.*, **16**, 229-311.
- Rhoads D. C., McCall P. L. et J. Y. Yingst (1978). Disturbance and production on the seafloor. *Am. Scient.*, **66**, 577-586.
- Sanders H. L. (1968). Marine benthic diversity : a comparative study. *Am. Naturalist*, **10c**, 925, 243-282.
- Whitlatch R. B. et R. N. Zajac (1985). Biotic interactions among estuarine infaunal opportunistic species; *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **21**, 299-311.