

Évolution temporelle (août 1977-août 1980) du peuplement des sables grossiers à *Amphioxus lanceolatus-Venus fasciata* de la baie de Morlaix (France)

Macrofaune
Sédiments grossiers
Amoco Cadiz
Évolution temporelle
Manche

Macrobenthos
Coarse sand community
Amoco Cadiz
Temporal evolution
English Channel

Jean-Claude DAUVIN

CNRS LP 4601 et Université Pierre-et-Marie-Curie (Paris-VI), Station Biologique,
29211 Roscoff, France.

Reçu le 29/5/87, révisé le 20/10/87, accepté le 30/10/87.

RÉSUMÉ

Pollué par les hydrocarbures de l'*Amoco Cadiz* au printemps 1978, le peuplement des sables grossiers de la baie de Morlaix (France) se décontamine rapidement dès l'hiver 1978 du fait de l'importance de l'hydrodynamisme. Entreprise en août 1977, huit mois avant la pollution et poursuivie jusqu'en août 1980 à partir d'échantillonnages trimestriels, cette étude quantitative a permis de déterminer les principaux effets d'une pollution accidentelle sur ces fonds liés à des régions de fort hydrodynamisme. Les effets primaires de la pollution se limitent à la disparition de quelques espèces d'amphipodes peu abondants en condition naturelle. Les effets secondaires de la pollution se caractérisent par une réduction des maximums estivaux et automnaux de la richesse spécifique et des densités en 1978, et par l'installation peu soutenue et fugace d'espèces opportunistes au cours de l'automne et l'hiver 1978-1979 et au cours de l'été 1979.

En situation normale comme en situation perturbée, le peuplement est affecté de variations saisonnières modérées de la richesse spécifique et des densités; la biomasse fluctue essentiellement en fonction de l'échantillonnage de *Glycymeris glycymeris*. Les faibles variations temporelles de la diversité et de la régularité attestent la stabilité numérique du peuplement. On observe cependant une modification temporelle de 1977 à 1980 de l'ordre hiérarchique des principales espèces, mais il est difficile d'affirmer que la pollution ait été l'unique responsable.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 2, 173-183.

ABSTRACT

Temporal evolution (August 1977-August 1980) of the coarse sand *Amphioxus lanceolatus-Venus fasciata* community of the Bay of Morlaix (France)

Polluted by hydrocarbons from the *Amoco Cadiz* during the spring of 1978, the coarse sand community in the Bay of Morlaix (France) rapidly became decontaminated due to the highly hydrodynamic environment. Thirteen quantitative quarterly samples were taken, beginning in August 1977, eight months before the *Amoco Cadiz* oil spill, continuing up to August 1980. The principal effects of oil pollution on the *Amphioxus lanceolatus-Venus fasciata* community were assessed from this study. The initial impact of the pollution was limited to the disappearance of some amphipods, which were not common in this community in its original state. Secondary effects were characterized by a reduction in the maxima of specific richness and density during 1978. In addition, opportunistic species were observed during the winter of 1978-1979 and in the following summer.

Specific richness and densities showed moderate seasonal variations. Biomass fluctuated in relation to *Glycymeris glycymeris* samplings. Diversity and evenness showed moderate temporal variations and attested numerical stability of the community. Nevertheless, the community was affected by hierarchical temporal variations of the principal species, but it is difficult to assume that the pollution is the sole reason for this.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 2, 173-183.

INTRODUCTION

Les peuplements subtidaux des sables grossiers, liés à des conditions de fort hydrodynamisme, ont été recensés sous divers aspects dans toutes les mers européennes. Retière (1979) dresse un inventaire très complet des peuplements de l'Atlantique Nord se rattachant à la « *Spatangus purpureus-Venus fasciata* community » de Ford (1923), que Thorson (1957) désigne sous le nom de « *Venus fasciata-Spisula elliptica-Branchiostoma* community » et Pérès et Picard (1964) sous le nom de « biocénose des sables grossiers et fins graviers sous l'influence des courants de fonds (SGCF) », en Méditerranée. Toutefois, c'est seulement dans les mers à fortes marées comme la Manche qu'ils occupent de vastes superficies (Ford, 1923; Holme, 1953; Cabioch, 1968; Gentil, 1976; Cabioch, Glaçon, 1975 et 1977; Retière, 1979; Glémarec, Hussenot, 1980; Gentil, 1982). Malgré l'abondance de ces travaux descriptifs, il existe peu de travaux quantitatifs sur ces peuplements (Holme, 1953; Mc Intyre, 1958; Retière, 1979; Gentil, 1982), en raison de la difficulté d'échantillonner ces peuplements dans lesquels les individus de la macrofaune sont très dispersés.

L'utilisation d'une benne de type Hamon (Holme, Mc Intyre, 1984) sur ces fonds a cependant permis d'estimer avec fiabilité les principales caractéristiques démographiques du peuplement (Dauvin, 1979).

Les quelques auteurs ayant étudié la composition quantitative de ces fonds se sont limités à donner des valeurs ponctuelles de densité et de biomasse. A ce jour, il n'existe pas de données publiées sur l'évolution temporelle d'une telle communauté; par conséquent, ce travail fournit une première approche de ce point de vue. De même, avant la marée noire de l'*Amoco Cadiz*, aucune donnée sur la pollution d'une communauté subtidale de sédiments grossiers n'avait été publiée. Entreprise huit mois avant cette marée noire, l'étude permet de fournir, à partir d'un état de référence, des données sur l'évolution d'un peuplement soumis pendant un temps limité à ce type de perturbation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le point de prélèvement « Primel » (48°43'16"N et 3°50'36"W) a été choisi dans le faciès climatique infralittoral de la biocénose à *Amphioxus lanceolatus-Venus fasciata* (Cabioch, 1968) à un mille au nord-ouest de la pointe de Primel (baie de Morlaix, fig. 1, point « P »), à 70 km du point d'échouage de l'*Amoco Cadiz* (fig. 1, A.C). La profondeur par rapport au zéro des cartes est de 25 m. A cette station, située au large de la baie de Morlaix, les eaux subissent de faibles variations thermiques et salines : la température de l'eau au niveau du fond varie ordinairement de 9°C en hiver à un peu plus de 15°C en été; la salinité passe de 34,7 en hiver à 35,3 en été. Les courants, au niveau du fond, atteignent une vitesse maximale de 1,2 m.s⁻¹ en vive eau moyenne; l'agitation sur le fond due à la houle par vent WNW s'élève à 1 m.s⁻¹ (Auffret, Douvillé, 1974). Le sédiment est principalement constitué de petits graviers ou granules (éléments compris entre 2 et 5 mm :

35,6%) et de sables grossiers (éléments compris entre 2 et 1 mm : 30%). La fraction fine inférieure à 63 µm est toujours très faible (inférieure à 0,7%).

La benne Hamon prélève sur les sables grossiers un volume moyen de 24 litres de sédiment sur une surface de 0,28 m² et sur une profondeur de 13 cm (Dauvin, 1979). D'août 1977 à août 1980, treize séries trimestrielles de dix échantillons unitaires à la benne Hamon ont été effectués totalisant à chaque série une surface de 2,8 m².

Après tamisage sur 1 mm et fixation au formol neutre, les animaux sont triés après coloration au rose bengale. Les espèces de chaque échantillon sont déterminées et comptées séparément; la valeur moyenne de la richesse en espèces et de la densité pour 0,28 m² ont ainsi pu être calculées. Compte tenu de la pauvreté numérique du peuplement, les individus des principales espèces ou des principaux groupes zoologiques ont été réunis pour l'estimation de leur biomasse après décalcification et passage à l'étuve à 110°C.

Analyse des données

Nous admettons comme valeur représentative de la richesse spécifique le nombre total d'espèces présentes dans un relevé trimestriel de 10 prélèvements unitaires. La répartition de l'information entre les relevés ou entre les espèces a été calculée selon la méthode préconisée par Legendre et Legendre (1979). La diversité H' de Shannon-Weaver couramment employée en écologie associée avec la régularité de Pielou ont été calculées (Pielou, 1975). Le test de comparaison de Kolmogorov-Smirnov a été utilisé pour comparer les densités et le nombre d'espèces échantillonnées dans les différentes séries de 10 prélèvements (Scherrer, 1984). La similitude entre les espèces (présence-absence) a été calculée à l'aide du coefficient de point (Blanc *et al.*, 1976); le dendrogramme a été construit à partir de la distance moyenne des groupes.

Les modifications temporelles de la composition quantitative du peuplement appréciées à partir des principales espèces (espèces constantes du peuplement ayant une fréquence supérieure à 50% et espèces échantillonnées avec au moins 13 individus dans la série de

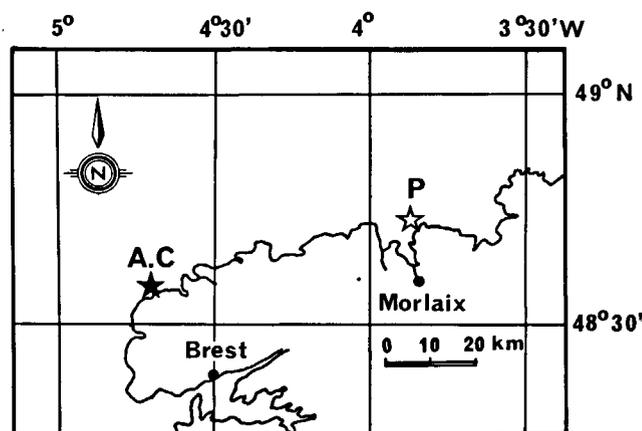


Figure 1

Localisation de la station d'échantillonnage (P) en baie de Morlaix avec le positionnement du lieu d'échouage de l'*Amoco Cadiz* (A.C).
Position of the sampling station (P) in the Bay of Morlaix in relation to the Amoco Cadiz wreck (A.C).

13 relevés) ont été interprétées par la corrélation de rang de Spearman (hiérarchie des espèces) et par l'analyse multivariée des correspondances (Benzecri *et al.*, 1973). A partir de l'analyse des correspondances, une classification hiérarchique automatique (Jambu, Lebeaux, 1978) a été effectuée entre les relevés trimestriels et les espèces à partir des coordonnées factorielles des quatre premiers axes fournies par le programme (algorithme de Bruynhooge, 1978).

RÉSULTATS

Caractéristiques de la pollution à la station d'étude

A la station d'échantillonnage « Primel », la plus forte teneur en hydrocarbures a été relevée le 27 avril (tab. 1) lors du premier relevé saisonnier après l'arrivée des hydrocarbures. Toutefois, il est probable que la contamination ait commencé plus tôt. Les fortes concentrations enregistrées jusqu'en novembre 1978 sont supérieures à 200 ppm (tab. 1); elles demeurent ensuite inférieures à 50 ppm, seuil en dessous duquel la pollution ne peut être considérée comme significative (Marchand, Caprais, 1981).

Dans cette zone de forte énergie hydrodynamique, la décontamination des sédiments est donc rapide et totale en quelques mois; en revanche, en d'autres stations de sédiments fins de la baie de Morlaix situées dans des zones de plus faibles énergies, les sédiments demeureront contaminés au moins jusqu'au cours de l'été 1980 (Dauvin, 1982; 1984).

Caractéristiques du peuplement

181 espèces de macrofaune ont été recensées à partir de la série de 13 relevés trimestriels. 86 espèces rares ont été récoltées occasionnellement en une ou deux séries d'échantillonnage, 54 espèces sont communes (constances de 20 à 50%) et 41 espèces ont une constance supérieure à 50%. Parmi les espèces récoltées de façon constante (constance supérieure à 50% : tab. 2) figurent la plupart des espèces classées comme électives et accessoires du faciès type du peuplement à *Amphioxus lanceolatus-Venus fasciata* défini par Cabioch (1968) pour la Manche occidentale (les petites espèces n'ayant pas été prises en considération au cours de l'exploration) : *Amphioxus lanceolatus*, *Dosinia exoleta*, *Glycymeris glycymeris*, *Lumbrineris fragilis*, *Phascolion strombi*, *Polygordius lacteus*, *Tellina crassa*, *Venus casina* et *Venus fasciata*. 7 037 individus ont été échantillonnés. Les dix espèces les plus abondantes rassemblent 61% des individus et 40% de l'information totale au sens de Legendre et Legendre (1979), les 20 premières espèces 80% de l'abondance et 66% de l'information totale, enfin les 53 espèces sélectionnées (tab. 2) 93% des individus et 90,2% de l'information totale. Une biomasse totale de 560,426 g de poids sec a été mesurée; les bivalves en forment 92%. *Glycymeris glycymeris* (tab. 2) totalise à elle seule 412,535 g, soit plus de 71% de la biomasse totale, les polychètes forment 3,5% de la biomasse totale et l'ensemble des autres groupes seulement 4,5%. Les 53 espèces sélectionnées réunissent 98% de la biomasse totale.

Tableau 1

Évolution des teneurs en hydrocarbures en milligramme par kilogramme de sédiment sec ou ppm mesurées en spectrophotométrie aux infrarouges et par spectrofluorimétrie selon les méthodologies décrites par Beslier *et al.* (1980).

Levels of hydrocarbons (in part 10^{-6} i. e. $mg\ kg^{-1}$ dry sediment) in sediment measured by infrared spectrophotometry and spectrofluorimetry (cf. Beslier *et al.*, 1980).

Date	Spectrophotométrie infrarouge	Spectrofluorimétrie
27 avril 1978	250	315,1
1 ^{er} août 1978	80,5	95,1
7 novembre 1978	231	240
21 février 1979	< 10	8,9
15 mai 1979	10	< 10
30 juillet 1979	< 10	2
30 octobre 1979	< 10	< 5
14 février 1980	16	14
28 avril 1980	28	18
4 août 1980	28	11

La densité moyenne du peuplement : $191 \pm 58\ ind.m^{-2}$ et la biomasse moyenne : $15,91 \pm 7,9\ g.m^{-2}$ mesurées sur la station Primel sont du même ordre que celles enregistrées en d'autres stations de la Manche dans des conditions comparables de peuplement (voir Dauvin, 1984). Les nombres moyens d'individus par relevé de $0,28\ m^2$ varient de $27,9 \pm 13,9$ à $81,9 \pm 31,4$, soit des densités de $95\ ind.m^{-2}$ à $291\ ind.m^{-2}$ (tab. 3). L'information est assez bien répartie entre les différents relevés : entre 5,21 et 9,45% (moyenne de $7,69 \pm 1,31$). Le nombre moyen d'espèces par échantillon de $0,28\ m^2$ varie depuis un minimum de $13,5 \pm 4,1$ en février 1978 à un maximum de $24,5 \pm 4,8$ en août 1979; la richesse spécifique totale par relevé oscille entre 39 espèces en février 1978 et 86 espèces en août 1980 (tab. 3). Enfin, la biomasse fluctue depuis un minimum de 7,095 g de poids sec en avril 1980 et un maximum de 31,524 g en août 1977.

Évolution temporelle du peuplement

Hiérarchie quantitative

La représentation graphique (fig. 2) des similitudes de rang de Spearman (au seuil $\alpha = 0,01$, $r > 0,46$; Scherrer,

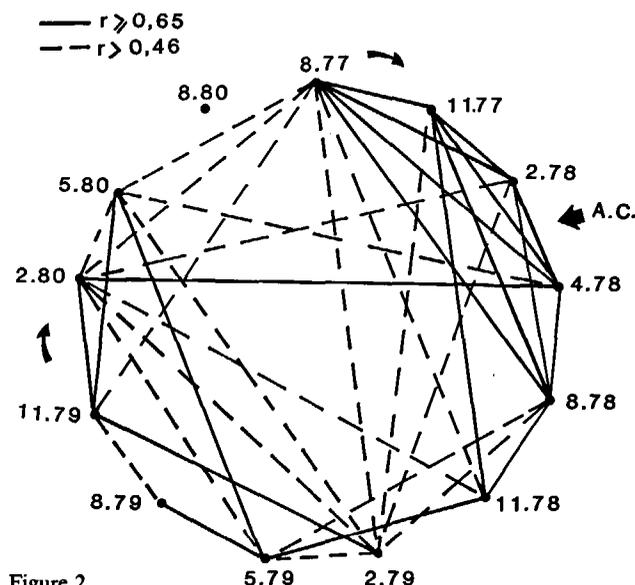


Figure 2
Corrélations de rang de Spearman entre les relevés d'août 1977 (8.77) à août 1980 (8.80) représentées par la méthode des polygones inscrits. Spearman rank correlation between samples from August 1977 (8.77) to August 1980 (8.80), represented by the inscribed polygone method.

Tableau 2

Caractéristiques statistiques des 53 principales espèces du peuplement des sables grossiers de la baie de Morlaix d'août 1977 à août 1980 classées par ordre
 Statistic characteristics of the 53 principal species of the coarse sand community of the Bay of Morlaix.

		Code dans les analyses	Nombre total d'individus	Information moyenne	Information cumulée	Valeur minimale
<i>Glycera</i> sp.	—	66	894	5,32	5,32	12
<i>Venus ovata</i>	Pennant	183	642	3,82	9,14	0
<i>Syllis cornuta</i>	Rathke	167	632	5,09	14,23	14
<i>Glycymeris glycymeris</i>	(L.)	63	512	4,93	19,16	17
<i>Polygordius lacteus</i>	Schneider	147	468	4,26	23,42	3
<i>Dorvillea neglecta</i>	(Fauvel)	45	319	3,86	27,28	3
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i>	Southern	156	233	3,38	30,66	1
<i>Pinnotheres pisum</i>	Pennant	137	207	3,41	34,07	0
<i>Amphipholis squamata</i>	(Della Chiaje)	10	191	3,01	37,08	2
<i>Trypanosyllis coeliaca</i>	Claparède	178	185	3,20	40,28	0
<i>Venus fasciata</i>	(da Costa)	182	177	3,45	43,73	6
<i>Phascolion strombi</i>	(Montagu)	130	168	2,10	45,83	1
<i>Atylus vedlomensis</i>	(Bate & Westwood)	26	154	2,13	47,96	0
<i>Ceradocus semiserratus</i>	(Bate)	34	139	2,68	50,64	0
<i>Syllis armillaris</i>	Malmgren	166	137	3,07	53,71	6
<i>Protodorvillea kefersteini</i>	(Mc Intosh)	44	133	2,75	56,46	1
<i>Lumbrineris fragilis</i>	(Müller)	91	118	2,93	59,39	4
<i>Tellina crassa</i>	Pennant	172	108	2,77	62,16	4
<i>Dosinia exoleta</i>	(L.)	46	89	2,14	64,30	1
<i>Amphioxus lanceolatus</i>	(Pallas)	13	72	2,03	66,33	1
<i>Phyllodoce</i> sp.	—	136	67	1,59	67,92	0
<i>Sphaerosyllis hystrix</i>	Claparède	157	61	1,60	69,52	0
<i>Chaetozone setosa</i>	Malmgren	36	46	0,68	70,20	0
<i>Venus casina</i>	L.	181	41	1,38	71,58	1
<i>Spisula elliptica</i>	(Brown)	160	36	0,95	72,53	0
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	Oersted	134	36	1,01	73,54	0
<i>Pionosyllis prope-weismanni</i>	Dauvin & Lee	138	36	0,90	74,44	0
<i>Heterocirrus alatus</i>	(Southern)	73	36	0,76	75,20	0
<i>Kefersteina cirrata</i>	(Keferstein)	79	34	0,99	76,19	0
<i>Glycera lapidum</i>	Quatrefages	65	33	1,06	77,25	0
<i>Tapes rhomboïdes</i>	(Pennant)	171	33	0,70	77,95	0
<i>Notomastus latericeus</i>	Sars	116	33	0,94	78,89	0
<i>Pisione remota</i>	(Southern)	141	31	0,98	79,87	0
<i>Lumbrineris latreilli</i>	Audouin & Milne-Edwards	94	31	0,97	80,84	0
<i>Sphaerosyllis tetralix</i>	Eliason	158	31	0,49	81,33	0
<i>Bathyporeia elegans</i>	Watkin	28	29	0,61	81,94	0
<i>Astarte triangularis</i>	(Montagu)	22	28	0,65	82,59	0
<i>Stylarioïdes eruca</i>	(Claparède)	165	27	0,73	83,32	0
<i>Audouinia tentaculata</i>	(Montagu)	27	24	0,49	83,81	0
<i>Leptonereis glauca</i>	Claparède	84	23	0,74	84,55	0
<i>Megamphopus cornutus</i>	Norman	103	21	0,58	85,13	0
<i>Ophiura albida</i>	Forbes	122	20	0,63	85,76	0
<i>Jasmineira caudata</i>	Langerhans	77	20	0,42	86,18	0
<i>Ephesia gracilllis</i>	Rathke	50	17	0,49	86,67	0
<i>Apherusa ovalipes</i>	Norman & Scott	17	17	0,42	87,09	0
<i>Spio filicornis</i>	(Müller)	159	17	0,53	87,62	0
<i>Harmothoë longisetis</i>	(Grube)	70	17	0,50	88,12	0
<i>Maera othonis</i>	(Milne-Edwards)	97	17	0,29	88,41	0
<i>Laonice cirrata</i>	(Sars)	82	16	0,44	88,85	0
<i>Nephtys hombergii</i>	Savigny	114	14	0,38	89,23	0
<i>Eurydice inermis</i>	Hansen	53	14	0,39	89,62	0
<i>Mediomastus fragilis</i>	Rasmussen	101	13	0,43	90,05	0
<i>Aonides oxycephala</i>	(Sars)	14	10	0,15	90,20	0

1984) montre des grandes similitudes mutuelles entre les observations successives d'une saison à l'autre et entre un relevé saisonnier et son homologue, et d'autre part la présence de deux groupes d'observations avec de fortes similitudes inter-relevé montrant qu'il existe une variation temporelle de l'ordre hiérarchique des espèces. On observe un premier groupe formé des observations d'août à novembre 1978 avec 80% de similitudes possibles au niveau 0,65 et 87% au niveau 0,46, et un second groupe constitué des relevés de février 1979 à mai 1980 avec seulement 23,3% de similitudes possibles au niveau 0,65 et 73% au niveau 0,46. 25% des similitudes existent entre les 2 groupes au niveau 0,46 et une seule relation entre mai 1978 (5.78) et février 1980 (2.80) apparaît au niveau 0,65. Au seuil considéré, le relevé d'août 1980 n'est relié à aucun autre, la plus forte similitude entre août et février 1980 n'atteint que 0,45. Ce prélèvement estival se différencie

des autres échantillonnages, notamment par : l'absence de *Pinnotheres pisum* et *Trypanosyllis coeliaca*, les faibles densités de *Glycera* sp. et *Syllis cornuta* et, à l'inverse, des fortes densités de *Venus ovata*, *Tapes rhomboïdes* et des densités importantes de *Bathyporeia elegans* et *Maera othonis*.

Une modification temporelle de l'ordre hiérarchique des espèces est donc intervenue au cours de l'hiver 1978-1979, marquant la séparation entre une période de grande constance des rapports hiérarchiques entre les espèces et une période de remaniement rapide de l'ordre hiérarchique des espèces. A cet égard, le tableau 4 illustre les réarrangements temporels dans l'ordre des dix premières espèces. Ainsi, *Polygordius lacteus* passe du premier rang au neuvième rang entre le premier et le second cycle annuel; *Venus ovata*, 17^e au cours du 1^{er} cycle annuel, devient 6^e au cours du second cycle, puis 1^{er} lors du dernier cycle. De même,

d'abondance décroissante.

Valeur maximale	Fréquence	Biomasse totale (mg)	Biomasse minimale (mg)	Biomasse maximale (mg)
232	100	179	2,4	44,0
220	92	4 519	0	3 177,0
100	100	106	2,3	36,8
63	100	412 535	10 178,3	69 006,2
118	100	1 079	1,1	275,4
68	100	52	0,5	11,1
44	100	24	0,1	4,4
32	92	11 239	0	1 689,9
37	100	10	0,1	1,9
34	92	20	0	3,4
27	100	9 441	316,4	1057,4
84	100	241	1,2	71,4
71	69	25	0	11,5
23	92	13	0	2,1
20	100	15	0,7	2,2
34	100	7	0,05	1,7
15	100	12 661	232,7	2 025,2
15	100	58 784	1 573,0	12 057,3
17	100	17 326	27,2	3 985,5
10	100	5 696	35,3	1 036,2
17	61	10	0	2,5
11	69	6	0	1,1
37	38	10	0	8,0
5	100	10 771	363,3	1 629,6
8	69	144	0	32,0
10	54	4	0	1,0
9	69	2	0	0,5
22	54	3	0	1,8
7	85	3	0	0,6
7	77	3	0	0,6
16	62	1 819	0	1 165,0
9	92	3	0	0,9
6	85	2	0	0,4
7	85	107	0	24,2
27	23	3	0	2,7
19	31	3	0	2,0
9	69	10	0	3,2
10	46	5	0	1,8
18	31	132	0	99,0
8	54	3	0	1,0
9	38	2	0	0,9
6	54	12	0	3,6
14	31	2	0	1,4
3	69	1	0	0,2
13	15	3	0	2,3
5	46	2	0	0,6
5	62	12	0	3,5
16	15	4	0	3,8
4	62	2	0	0,5
9	23	143,5	0	92,3
5	54	5	0	1,8
5	39	1	0	0,4
2	62	2	0	0,4

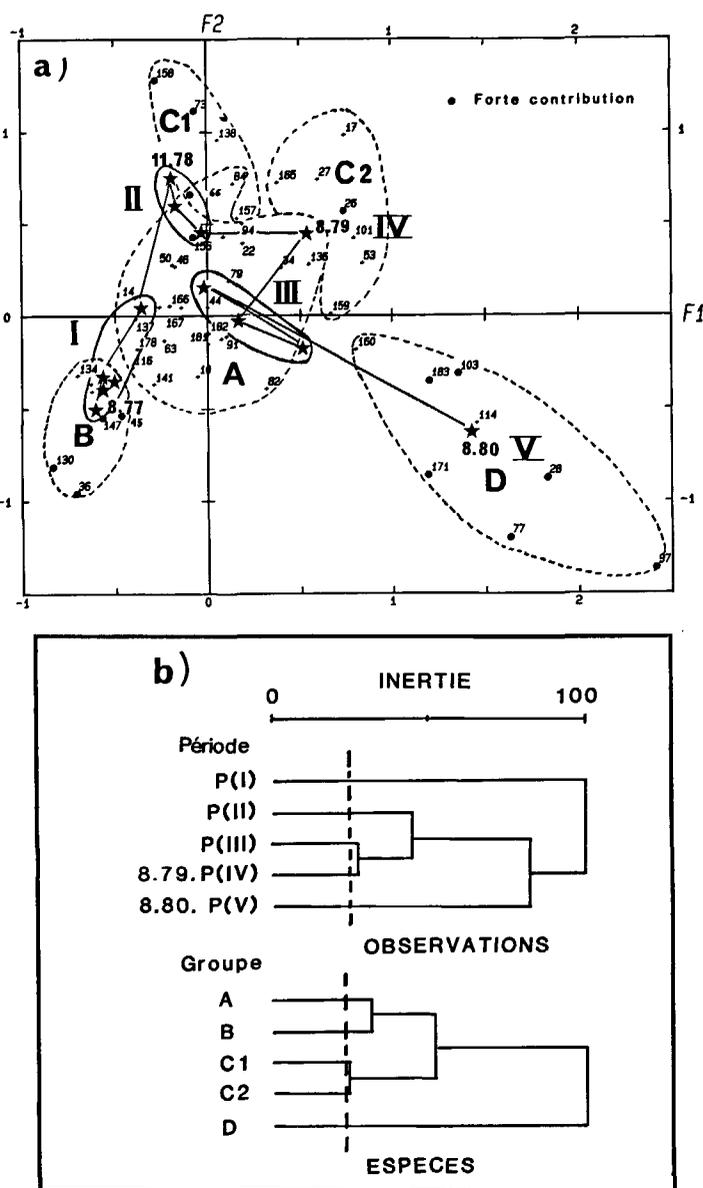


Figure 3

a) Représentation graphique de l'analyse des correspondances dans l'espace des deux premiers axes avec identification des groupes d'inertie obtenus par classification ascendante hiérarchique (fig. 3 b) (--- : groupe espèce (A, ... D); (—) : groupe observation I : période I,...); b) Classifications ascendantes hiérarchiques montrant les partitions des groupes à partir du 4^e nœud.

a) Results of the correspondence analysis according to the first axes with an identification of the inertia groups defined by automatic hierarchical classification (---: species groups (A, ... D); (—): sample groups: (I: period I,...); b) Automatic hierarchical classification showing the different groups.

Tableau 3

Principales caractéristiques démographiques du peuplement des sables grossiers de la baie de Morlaix au cours des 13 séries trimestrielles d'échantillonnage à la benne Hamon d'août 1977 à août 1980.

Principal demographic characteristics of the coarse sand community of the Bay of Morlaix.

	n ind./ prélèvement	N ind./ m ²	n. sp./ prélèvement	Richesse spécifique totale	Diversité de Shannon	Régularité de Pielou	Information moyenne (%)	Biomasse totale (g./m ²)
8 août 1977	81,9 ± 31,4	291	21,2 ± 4,4	67	4,42	0,73	8,81	31,524
28 novembre 1977	66,0 ± 18,3	232	20,4 ± 2,5	51	4,30	0,76	7,68	29,407
3 février 1978	27,9 ± 13,9	95	13,5 ± 4,1	39	4,31	0,82	5,21	13,696
27 avril 1978	36,1 ± 21,1	129	15,6 ± 5,5	51	4,47	0,79	6,09	10,532
1 ^{er} août 1978	37,3 ± 15,5	134	18,8 ± 3,9	56	4,72	0,81	6,38	14,895
7 novembre 1978	59,6 ± 13,2	211	18,7 ± 3,2	54	3,93	0,68	7,49	12,085
21 février 1979	54,7 ± 16,1	195	17,2 ± 1,9	50	4,33	0,77	7,95	16,441
15 mai 1979	45,6 ± 12,0	163	20,4 ± 2,8	66	4,84	0,80	7,97	10,294
1 ^{er} août 1979	70,5 ± 18,0	252	24,5 ± 4,8	75	4,64	0,75	9,45	9,927
30 octobre 1979	72,9 ± 18,0	259	21,4 ± 4,3	64	4,73	0,79	9,47	23,887
11 février 1980	50,5 ± 19,1	180	18,9 ± 5,7	59	4,36	0,74	7,41	11,278
28 avril 1980	41,0 ± 16,9	146	18,5 ± 4,6	59	4,72	0,80	6,95	7,095
4 août 1980	59,7 ± 37,5	213	23,3 ± 8,0	86	4,52	0,70	9,15	9,091

Tableau 4

Rang des dix premières espèces du peuplement classées par ordre de densité moyenne décroissante ($N.m^{-2}$) et dominance moyenne de ces espèces au cours des trois cycles annuels d'observation.

Position of the first 10 major species arranged in a decreasing order of mean density ($N.m^{-2}$) during the three annual cycles of observations.

Août 1977-avril 1978			Août 1978-avril 1979			Août 1979-avril 1980		
	$N.m^{-2}$	(%)		$N.m^{-2}$	(%)		$N.m^{-2}$	(%)
1 <i>Polygordius lacteus</i>	27,3	14,60	<i>Glycera</i> sp.	43,3	24,60	<i>Venus ovata</i>	31,1	14,88
2 <i>Syllis cornuta</i>	21,6	11,55	<i>Syllis cornuta</i>	17,8	10,11	<i>Glycera</i> sp.	24,1	11,53
3 <i>Glycymeris glycymeris</i>	19,5	10,42	<i>Glycymeris glycymeris</i>	13,1	7,44	<i>Syllis cornuta</i>	16,3	7,80
4 <i>Dorvillea neglecta</i>	18,1	9,68	<i>Sphaerosyllis bulbosa</i>	8,2	4,66	<i>Glycymeris glycymeris</i>	10,7	5,12
5 <i>Phascolion strombi</i>	12,8	6,84	<i>Dorvillea neglecta</i>	5,9	3,35	<i>Polygordius lacteus</i>	9,1	4,35
6 <i>Glycera</i> sp.	11,3	6,04	<i>Venus ovata</i>	5,6	3,18	<i>Atylus vedlomensis</i>	8,75	4,19
7 <i>Pinnotheres pisum</i>	7,9	4,22	<i>Pinnotheres pisum</i>	5,6	3,18	<i>Amphipholis squamata</i>	8,6	4,11
8 <i>Trypanosyllis coeliaca</i>	7,5	4,00	<i>Syllis armillaris</i>	4,6	2,61	<i>Sphaerosyllis bulbosa</i>	8,0	3,83
9 <i>Amphipholis squamata</i>	6,0	3,20	<i>Polygordius lacteus</i>	4,5	2,55	<i>Ceradocus semiserratus</i>	6,9	3,30
10 <i>Venus fasciata</i>	4,7	2,51	<i>Dosinia exoleta</i>	4,3	2,44	<i>Venus fasciata</i>	6,4	3,06
Total	136,7	73,10		112,9	64,15		130,0	62,18

Tableau 5

Contribution des 10 premières espèces à l'inertie totale de chacun des deux premiers axes de l'analyse des correspondances (+ : espèces situées dans les valeurs positives de l'axe; - : espèces situées dans les valeurs négatives de l'axe).

Contribution of the 10 first species to the total inertia of the two first axes of correspondence (+: species in the positive values; -: species in the negative values).

Axe 1		Axe 2	
Espèce	Contribution (en %) de l'inertie totale de F 1	Espèce	Contribution (en %) de l'inertie totale de F 2
<i>Venus ovata</i> (+)	44,0	<i>Glycera</i> sp. (+)	30,2
<i>Polygordius lacteus</i> (-)	7,2	<i>Polygordius lacteus</i> (-)	10,6
<i>Dorvillea neglecta</i> (-)	6,0	<i>Phascolion strombi</i> (-)	8,5
<i>Phascolion strombi</i> (-)	5,5	<i>Venus ovata</i> (-)	5,9
<i>Maera othonis</i> (+)	4,7	<i>Sphaerosyllis tetralix</i> (+)	3,9
<i>Bathyporeia elegans</i> (+)	4,6	<i>Atylus vedlomensis</i> (+)	3,8
<i>Atylus vedlomensis</i> (+)	4,0	<i>Heterocirrus alatus</i> (+)	3,4
<i>Jasmineira caudata</i> (+)	2,5	<i>Dorvillea neglecta</i> (-)	3,2
<i>Tapes rhomboïdes</i> (+)	2,2	<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> (+)	3,2
<i>Megamphopus cornutus</i> (+)	1,8	<i>Chaetozone setosa</i> (-)	3,1

les deux amphipodes *Atylus vedlomensis* et *Ceradocus semiserratus* entrent dans les dix premières espèces au cours du dernier cycle annuel.

Analyse des correspondances

L'analyse des correspondances effectuée entre les 13 relevés trimestriels et les 53 principales espèces du peuplement (tab. 2) permet de distinguer les principales phases évolutives du peuplement. Les deux premiers axes de l'analyse représentent 58,30% de l'inertie totale (premier axe : 35,9% et second axe : 22,4%). En joignant les observations chronologiques dans l'espace des deux premiers axes (fig. 3), on obtient une figure d'allure parabolique ce qui indique que le premier axe est une fonction quadratique du second (effet Guttman : Benzecri *et al.*, 1973). Il convient donc d'interpréter globalement les projections des observations dans le plan propre plutôt que de considérer séparément les axes 1 et 2. La branche ascendante de la parabole correspond à la dérive temporelle progressive du peuplement à partir de l'été 1978 à la suite de la pollution : les prélèvements d'août 1977 à mai 1978 sont proches dans l'espace factoriel, puis on observe une dérive importante du peuplement en août 1978 et en novembre 1978. La composition spécifique atteint en novembre 1978 un maximum de divergence par rapport à celle du début des observations. La branche descendante marquerait un retour progressif vers la situation initiale. Cependant, l'opposition entre les observations

au début et à la fin de l'échantillonnage est évidente (notamment très grande divergence du prélèvement d'août 1980). Le tableau 5 indique les dix espèces ayant une valeur d'inertie significative dans la part d'inertie extraite de chaque axe. L'axe 1 est essentiellement déterminé par *Venus ovata* (partie positive), et à un moindre degré par *Polygordius lacteus* et *Dorvillea neglecta* (partie négative); l'axe 2 est principalement déterminé par *Glycera* sp. (partie positive), et par *Polygordius lacteus*, *Phascolion strombi* et *Venus ovata* (partie négative).

C'est pour confirmer ces résultats qu'est mise en œuvre une classification ascendante hiérarchique à la fois sur les observations et sur les espèces.

La classification ascendante hiérarchique permet une partition des observations en tenant compte de l'inertie des quatre premiers axes totalisant 75% de l'inertie totale : onze observations se regroupent en trois unités, deux observations (8.79 et 8.80) restent isolées (fig. 3 b). Le premier groupe (période I) est constitué des relevés successifs d'août 1977 à avril 1978 (8.77, 11.77, 2.78, 5.78), indiquant que les modifications sont faibles avant la pollution et juste après la pollution initiale. Le deuxième groupe (période II) est formé des deux relevés automnaux et hivernaux 1978-1979 (11.78 et 2.79) et correspond à la perturbation primaire du peuplement. Le troisième groupe (période III) est composé d'un mélange de prélèvements de 1978 (8.78), de 1979 (5.79, 11.79) et de 1980 (2.80 et 5.80), et se rapporte à un

état transitoire du peuplement. La période IV correspond au prélèvement de l'été 1979 (perturbation secondaire), et la période V au prélèvement de l'été 1980 (nouvel état du peuplement). La classification hiérarchique réalisée sur les 53 espèces permet de les regrouper en quatre principaux groupes (fig. 3).

Le premier groupe (A) rassemble 27 espèces dont les projections dans le plan des deux premiers axes se situent au centre de l'analyse. Parmi ces espèces se trouvent la plupart des espèces les plus abondantes du peuplement : *Glycymeris glycymeris* (63); *Syllis cornuta* (167); *Syllis armillaris* (166); *Venus fasciata* (182)... Ces espèces du groupe (A) sont récoltées régulièrement tout au long de l'échantillonnage et leurs abondances sont relativement stables dans le temps; leurs variations apportent peu à l'évolution temporelle du peuplement. En revanche, les trois autres groupes impriment la tendance évolutive du peuplement.

Le groupe (B) est formé de 6 espèces : *Chaetozone setosa* (36), *Dorvillea neglecta* (45), *Harmothoe longisetis* (70), *Phascolion strombi* (130), *Phyllodoce groenlandica* (134), *Polygordius lacteus* (147). Ces espèces sont rencontrées ordinairement sur les fonds grossiers et sont abondantes au début des relevés (août 1977-mai 1978); elles caractérisent la période I.

Le groupe C se subdivise en deux sous-unités qui se séparent essentiellement par des périodes d'abondances décalées dans le temps. Le sous-groupe C1 caractérisant la période II, est constitué de cinq espèces de polychètes [*Glycera* sp. (166), *Heterocirrus alatus* (73), *Pionosyllis prope-weismanni* (138), *Sphaerosyllis hystrix* (157) et *Sphaerosyllis tetralix* (158)] détritviores (Fauchald, Jumars, 1979), indicatrices d'enrichissement en matière organique sans doute en relation avec la pollution (Boucher *et al.*, 1984). Le sous-groupe C2 est formé de sept espèces : *Apherusa ovalipes* (17), *Atylus vedlomensis* (26), *Audouinia tentaculata* (27), *Eurydice inermis* (53), *Mediomastus fragilis* (101), *Spio filicornis* (159) et *Stylarioides eruca* (165); certaines sont opportunistes et associées avec des enrichissements en matière organique, et le plus souvent rencontrées sur les peuplements de sédiments sablo-vaseux. Ces espèces s'installent de façon fugace au cours de l'été 1979 (période IV) puis régressent rapidement.

Enfin le groupe D rassemble huit espèces dont la moitié sont typiques des fonds grossiers (*Jasmineira caudata*, *Maera othonis*, *Megamphopus cornutus* et *Tapes rhomboides*), deux sont caractéristiques des sables fins (*Bathyporeia elegans* et *Spisula elliptica*) et les deux dernières ont une large répartition dans les fonds meubles depuis les sables fins vaseux aux sables grossiers (*Nephtys hombergii* et *Venus ovata*). Elles deviennent abondantes au cours de l'été 1980 (période V), caractérisant le nouvel état d'équilibre du peuplement après la période d'apparition d'opportunistes.

En définitive, les classifications hiérarchiques et l'analyse des correspondances illustrent une dérive temporelle du peuplement (sans retour au point initial). Deux principales phases de l'évolution du peuplement peuvent être distinguées : une première phase d'août 1977 à avril 1978 (période I de la classification hiérarchique : avant pollution et avant les recrutements printaniers de

1978) pendant laquelle on observe une stabilité hiérarchique des espèces, et une seconde phase (périodes II à V de la classification hiérarchique : août 1978-août 1980) caractérisée par des modifications rapides de l'ordre hiérarchique des espèces dues à des biostimulations modérées et fugaces d'espèces habituellement rencontrées dans des milieux enrichis en matière organique. En 1980, les recrutements intéressent principalement des espèces communes des sables grossiers. Elles sont cependant différentes de celles qui dominaient au début de l'étude.

Évolution des paramètres démographiques du peuplement (richesse en espèce, densité et biomasse)

Richesse spécifique

Le nombre moyen d'espèces par prélèvement (tab. 3; fig. 4a) montre une évolution annuelle assez régulière marquée par des valeurs maximales en août et minimales en février ou mai. D'autre part, les valeurs estivales et automnales de 1978 apparaissent plus faibles que celles enregistrées les autres années aux mêmes

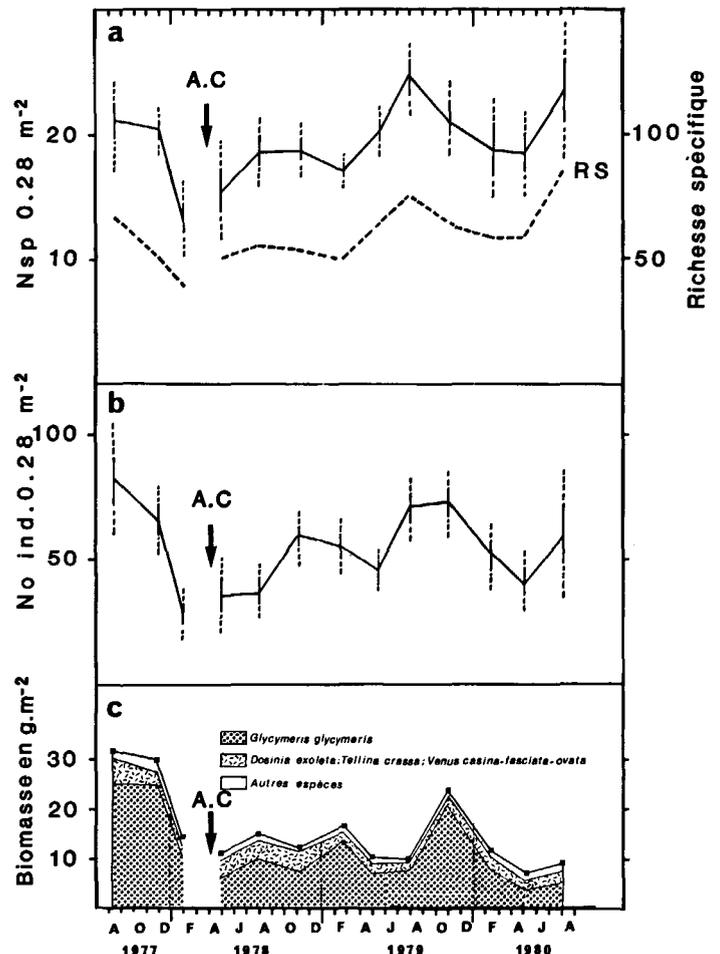


Figure 4

Évolution du nombre moyen d'espèces par prélèvement (a), du nombre moyen d'individus par prélèvement (b) (nombre moyen par $0,28 \text{ m}^{-2} \pm$ écart à la moyenne et intervalle de confiance à 95%), de la richesse spécifique totale (a) et de la biomasse totale (c) avec mise en évidence de la part des principales espèces de bivalves d'août 1977 à août 1980 (A.C. début de la pollution par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz).

Changes in number species (a), density (b) (mean values \pm S.E.M. and 95% confidence interval, specific richness (a) and biomass showing the importance of bivalves (c) from August 1977 to August 1980 (A.C. indicates the onset of the pollution).

périodes. D'après le test de Kolmogorov-Smirnov (tab. 5) les valeurs de février 1978 (avant pollution) sont significativement plus faibles que celles de 1977 et de mai à novembre 1979, de même les valeurs enregistrées au printemps 1978 demeurent inférieures à celles de 1977 et de mai à novembre 1979. Les valeurs observées en août 1978, novembre 1978 et février 1979 apparaissent également plus faibles que celles mesurées en août 1979. Par conséquent, si les variations annuelles du nombre moyen d'espèces par relevé ne sont pas toujours significatives, il apparaît une réduction significative du nombre d'espèces du printemps à l'automne 1978 en relation avec la pollution des fonds comme le révèle l'évolution de la richesse spécifique totale. En effet, ce paramètre montre une évolution sensiblement parallèle à celle du nombre moyen d'espèces par prélèvement (fig. 4a). La richesse est maximale en été et minimale en hiver ou au printemps; elle montre une réduction de sa valeur estivale en 1978 (tab. 3) portant essentiellement sur les crustacés : 7 espèces en août 1978 contre 13 en août 1977, 13 en août 1979 contre 26 en août 1980 et notamment sur les amphipodes : 4 espèces en août 1978 contre 8 en août 1977, 7 en août 1979 et 16 en août 1980. De plus de 1978 à 1980, on observe, à travers les variations saisonnières, un accroissement graduel de la richesse du peuplement auquel contribuent largement les amphipodes.

Afin de caractériser les espèces responsables des variations temporelles — saisonnières et de tendance à plus long terme de la richesse spécifique —, la similitude entre les 54 espèces communes du peuplement (espèces récoltées dans 3 à 6 échantillonnages) a été calculée et représentée par un dendrogramme (fig. 5). Trois principaux groupes d'espèces sont identifiés :

- Le groupe I est constitué de cinq espèces récoltées aussi fréquemment au début qu'à la fin de la période d'échantillonnage. A l'exception de *Paradoneis armata*, ce sont des espèces typiques des fonds grossiers.

- Le groupe II formé de quinze espèces présentant une fréquence d'échantillonnage plus élevée au début de l'étude se subdivise en deux sous-groupes :

- Le groupe IIa contient dix espèces surtout échantillonnées en été ou en automne. La moitié d'entre elles (*Leucothoë incisa*, *Ampharete acutifrons*, *Aricidea cerrutii*, *Ensis ensis* et *Harmothoë lunulata*) fréquente ordinairement les sables fins plus ou moins envasés.

- Le groupe IIb est formé de cinq espèces caractéristiques des fonds grossiers et récoltées indifféremment en toutes saisons.

- Le groupe III constitué de trente-quatre espèces présentant une fréquence d'échantillonnage plus élevée à la fin de la période d'échantillonnage se subdivise en trois unités.

- Le groupe IIIa réunit douze espèces rencontrées indifféremment par rapport à la saison.

- Le groupe IIIb rassemble vingt espèces récoltées préférentiellement en été ou en automne. Hormis cinq espèces : *Ampelisca spinipes*, *Gari tellinella*, *Macropipus pusillus*, *Pagurus bernhardus* et *Pista cristata*; ce sont toutes des espèces caractéristiques des fonds de sédiments plus ou moins envasés.

- Le groupe IIIc comporte deux espèces typiques des fonds grossiers échantillonnées surtout au printemps.

Cette analyse permet ainsi de montrer que plus de 56% des espèces sont surtout récoltées en été et que 63% sont plus fréquentes à la fin du suivi. En définitive, l'augmentation estivale de la richesse spécifique pro-

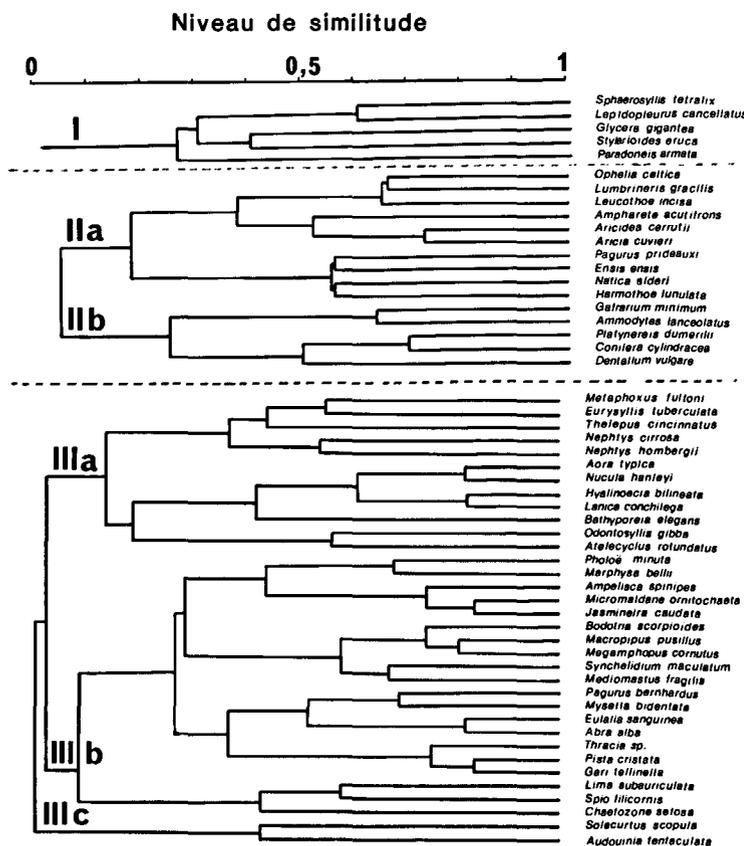


Figure 5
Dendrogramme construit à partir des similitudes de point sur les 54 espèces communes du peuplement.
Dendrogram of species classification.

vient essentiellement de la combinaison de deux facteurs :

— des recrutements estivaux d'espèces du peuplement : *Macropipus pusillus*, *Gari tellinella*, qui deviennent ensuite très peu abondantes à l'état adulte, mais aussi d'espèces d'autres peuplements qui s'installent sans atteindre le stade adulte et qui sont en majorité des espèces des sables fins de la Pierre Noire (Dauvin, 1984) : *Ampharete acutifrons*, *Aricidea cerrutii*, *Abra alba*, *Spio filicornis*, *Chaetozone setosa*, *Marphysa bellii*, *Pholoë cf. minuta*...

— des migrations d'espèces, essentiellement des amphipodes, qui habitent ordinairement les milieux graveleux intertidaux : *Metaphoxus fultoni*, les algues : *Aora typica*, le maërl : *Megamphopus cornutus* ou les sables fins subtidaux : *Bathyporeia elegans*, *Synchelidium maculatum*.

Densités

La densité du peuplement montre une évolution annuelle marquée par des maximums estivaux ou automnaux et des minimums hivernaux ou printaniers (fig. 4 b). La très faible valeur de la densité estimée en février 1978 ($13,5 \pm 4,1$ ind. $0,28 \text{ m}^2$) est significativement plus basse que celles de 1977, et de novembre 1978 à février 1980 (tab. 6). Il s'agit là d'un phénomène difficile à interpréter dans l'état actuel de notre connaissance. En revanche, les densités significativement faibles enregistrées au printemps et en été 1978 (tab. 6) révèlent probablement une réduction de la densité en relation avec la pollution. Les valeurs des densités estimées au printemps sont inférieures aux valeurs estimées pour l'été le précédant ou le suivant. Deux situations s'opposent ainsi, une période hivernale et printanière caractérisée par des densités minimales voisines de 150 ind.m^{-2} et une période estivale et automnale avec des densités maximales environ 1,5 fois plus élevées que les minimales : 230 ind.m^{-2} .

Mis à part les recrutements estivaux réguliers de *Venus ovata* (Dauvin, 1984), les autres principales espèces du peuplement (en majorité des espèces à vie longue) ont des recrutements numériquement peu perceptibles; de ce fait, c'est essentiellement l'installation estivale et automnale d'une faune temporaire qui est responsable de cette évolution : juvéniles d'*Abra alba*, *Chaetozone setosa*, *Spio filicornis*. Aux cours des trois cycles annuels d'observation les densités totales sont du même ordre : août 1977-avril 1978 : 187 ind.m^{-2} ; août 1978-août 1979 : 176 ind.m^{-2} et août 1979-avril 1980 : 209 ind.m^{-2} ; elles sont cependant plus faibles au cours du premier cycle annuel après pollution. L'installation des espèces opportunistes est modérée sur ce peuplement sur lequel aucune prolifération d'espèces n'a été observée après avril 1978, contrairement à ce qui s'est produit sur d'autres peuplements touchés par la pollution (Cabioc'h *et al.*, 1980; 1982; Dauvin, 1982; 1984; Glémarec, Hussenet, 1980; 1982).

Diversité et régularité

La diversité de Shannon et la régularité de Pielou sont élevées (tab. 3). Elles varient sans périodicité entre 3,93 et 4,84 (moyenne de $4,45 \pm 0,25$) pour la diversité et

Tableau 6

Valeurs significatives des n_1 , n_2 Dobs du test de Kolmogorov-Smirnov indiquant si les estimations des densités (triangle inférieur du tableau) ou des richesses spécifiques (triangle supérieur du tableau) d'un relevé de 10 prélèvements sont significativement différentes de celles d'un autre relevé (test de comparaison = 70 : significatif au seuil $\alpha = 0,05$ et test de comparaison ≥ 80 : significatif au seuil $\alpha = 0,01$).

Significant values of the Kolmogorov-Smirnov test calculated on densities (inferior triangle) and specific richness (superior triangle).

		1977		1978				1979			1980			
		8	11	2	5	8	11	2	5	8	11	2	5	8
1977	8			70	70	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	11	—	—	80	70	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1978	2	80	80	—	—	—	—	70	80	80	—	—	—	—
	5	70	—	—	—	—	—	70	70	70	—	—	—	—
	8	80	80	—	—	—	—	—	70	—	—	—	—	—
	11	—	—	80	—	80	—	—	70	—	—	—	—	—
1979	2	—	—	70	—	—	—	—	90	—	—	—	—	—
	5	—	—	70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	8	—	—	90	70	90	—	—	70	—	—	—	—	—
	11	—	—	90	70	90	—	—	80	—	—	—	—	—
1980	2	—	—	70	—	70	—	—	—	—	—	—	—	—
	5	—	—	—	—	—	—	—	90	—	—	—	—	—
	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Densités

Richesse spécifique

entre 0,68 et 0,82 (moyenne de $0,76 \pm 0,04$) pour la régularité. Ces fortes valeurs sont les témoins des faibles disparités numériques existant entre les espèces; leurs faibles variations temporelles attestent de la relative stabilité de la structure numérique du peuplement. Les valeurs minimales de novembre 1978 (tab. 3 : 3,93 pour la diversité contre 4,30 à 4,84 pour les autres valeurs et 0,68 pour la régularité contre 0,73 à 0,82 pour les autres valeurs) traduisent l'installation importante de *Glycera* sp. pendant la période II (perturbation primaire du peuplement) parallèlement à une faible richesse spécifique totale (fig. 4 a). La population de *Glycera* sp. (espèce du groupe C1) représente ainsi au cours de l'automne 1978 38,8% de la densité totale du peuplement alors qu'elle ne forme en moyenne que $10,7 \pm 6,7\%$ des densités totales au cours des 12 autres relevés saisonniers.

Biomasse

Les valeurs de biomasses sont très fortement corrélées à la récolte de *Glycymeris glycymeris* (fig. 4 c) laquelle forme avec cinq autres espèces de bivalves : *Dosinia exoleta*, *Tellina crassa*, *Venus casina*, *V. fasciata* et *V. ovata* près de 89% de la biomasse totale du peuplement. Elles présentent des fluctuations sans régularité; elles accusent en relation avec la décroissance de la population de *G. glycymeris* une réduction de l'ordre de 25% entre le premier cycle (août 1977-avril 1978 : 21,3 g de poids sec décalcifié. m^{-2}) et les deux suivants : août 1978-avril 1979 : 14,25 g. m^{-2} et août 1979-avril 1980 : 15,91 g. m^{-2} .

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Largement répandus dans les zones de fort hydrodynamisme, les peuplements grossiers occupent de vastes superficies en Manche, mer macrotidale. Malgré l'importance en surface de ces peuplements, ils n'ont fait l'objet que de quelques travaux quantitatifs (Holme, 1953; Retière, 1979; Gentil, 1982) le plus souvent limi-

tés à des mesures ponctuelles de densités ou de biomasses. De même, les nombreuses études entreprises sur les effets de la pollution de l'*Amoco Cadiz* sur les peuplements macrobenthiques subtidiaux de la zone côtière polluée (Cabioch *et al.*, 1978; 1980; 1982; Glémarec, Hussenot, 1980; 1982; Gentil, 1982; Dauvin, 1979; 1982) ont porté sur les peuplements de sédiments sablo-vaseux, les effets primaires et secondaires de la pollution ayant été plus frappants sur ces fonds. Ce travail apporte, par conséquent, des éléments à la connaissance de la cinétique d'un peuplement de sable grossier à *Amphioxus lanceolatus-Venus fasciata*, tout en fournissant une évaluation des effets de sa pollution. Sur ce milieu benthique oligotrophe dans une zone à forte énergie, la décontamination des sédiments est très rapide, et le peuplement évolue dans un milieu dépollué dès l'hiver 1979.

Contrairement à ce qui a été observé ailleurs sur les peuplements sablo-vaseux de la zone polluée, l'arrivée des hydrocarbures sur les sables grossiers n'est pas suivie d'une réduction drastique de la richesse spécifique. Elle se limite à la disparition de quelques espèces d'amphipodes au cours du premier cycle annuel après pollution. Le recoupement de cette observation avec celles enregistrées ailleurs, et notamment celle sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire avoisinant (Dauvin, 1987), confère à la disparition des amphipodes, dont deux espèces du genre *Ampelisca* (*A. armoricana* et *A. spinipes*), un caractère significatif. En termes de densité, aucune réduction nette n'est décelable; en effet, les mortalités ont touché des populations de crustacés peu nombreuses. Les recrutements 1978 apparaissent cependant réduits, sans doute à cause de la persistance d'hydrocarbures dans les sédiments. Aucune prolifération soutenue n'a été observée, hormis le développement modéré de populations d'opportunistes comme *Heterocirrus alatus*. Celle-ci a proliféré sur les sables fins de la Pierre Noire (Dauvin, 1984) au cours de la perturbation primaire (automne-hiver 1978-1979) et de la perturbation secondaire (été 1979). Ces opportunistes sont les témoins d'un enrichissement en matière organique après la pollution, comme il en a été observé ailleurs sur les peuplements subtidiaux touchés par la pollution (Glémarec, Hussenot, 1982; Boucher *et al.*, 1984). De par ces éléments, le peuplement des sables grossiers de la pointe de Primel, contaminé dès avril 1978, se différencie nettement des peuplements sablo-vaseux de la zone polluée, lesquels ont subi lors du stress initial d'importantes modifications qualitatives et quantitatives et ont supporté durant trois cycles annuels d'importantes proliférations d'opportunistes (Cabioch *et al.*, 1982; Glémarec, Hussenot, 1982; Dauvin, 1982; 1984).

L'évolution à long terme du peuplement résulte essentiellement de deux phénomènes: modification de l'ordre hiérarchique des principales espèces du peuplement et apparition d'opportunistes. De ce fait, deux phases successives de l'évolution temporelle ont été identifiées. La première phase (août 1977 à avril 1978) correspond à un stade de stabilité hiérarchique du peuplement avant la pollution et avant les recrutements printaniers de 1978 avec dominance d'espèces comme

Polygordius lacteus et *Dorvillea neglecta*; toutefois on ne peut être assuré qu'elle définit parfaitement la structure « normale » du peuplement, en raison du nombre relativement faible d'observations avant pollution. La seconde phase (août 1978 à août 1980) d'évolution rapide de la structure du peuplement correspond à des périodes d'installation d'opportunistes et à des remaniements de l'ordre hiérarchique des espèces. Cependant, dans l'état actuel de nos connaissances et surtout en l'absence de travaux comparables sur de telles communautés, il est difficile d'affirmer que la pollution de l'*Amoco Cadiz* a été le seul responsable de la modification hiérarchique des espèces, d'autant que les effets de la pollution ont été moins marqués sur cette communauté des sables grossiers que sur celles des sédiments fins de la même région. En effet, on peut suggérer que les communautés de sédiments grossiers sont affectées comme les communautés de sables fins de dérive à long terme (Dauvin, 1984). Notons, à cet égard, la position particulière du dernier relevé d'août 1980, lequel présente peu d'affinités avec les autres échantillonnages trimestriels. La dérive du peuplement au cours de l'été 1980 est due à l'établissement des espèces du groupe D, parmi lesquelles on observe surtout un fort accroissement de *Venus ovata* (78 ind.m⁻² représentant 36,9% de la densité totale du peuplement) et à un moindre degré de *Nephtys hombergii*. D'importants recrutements de ces deux espèces ont également eu lieu sur les peuplements de sédiments fins de la baie de Morlaix (Dauvin, 1984). La dérive temporelle du peuplement des sables fins de la Pierre Noire atteint aussi au cours de l'été 1980 un maximum de divergence par rapport aux observations effectuées avant pollution et par rapport à celles réalisées jusqu'en 1985 qui montrent un retour progressif vers la situation initiale (Dauvin, Ibanez, 1986). L'établissement plus soutenu d'espèces à large répartition écologique comme *Venus ovata* ou *Nephtys hombergii* dans l'ensemble des peuplements de la baie de Morlaix pourrait être lié à l'existence d'un phénomène général d'eutrophisation des sédiments (Boucher *et al.*, 1984).

Dans les mers tempérées, la saisonnalité déjà mentionnée sur les sédiments fins infralittoraux (Glémarec, 1979; Dauvin, 1982) est également marquée sur les fonds de sédiments grossiers. Ainsi, les variations saisonnières de la richesse spécifique sont le reflet de l'installation d'une faune estivale composée essentiellement de juvéniles d'espèces de peuplements avoisinants et d'espèces migratrices. De même, les variations saisonnières modérées de la densité totale sont dues à l'installation d'une faune temporaire estivale; les principales espèces du peuplement, à vie généralement longue, ont en effet un recrutement peu perceptible dans le cycle des densités. Les introductions estivales influencent peu les fluctuations de la biomasse qui varie en fonction de l'échantillonnage du bivalve *Glycymeris glycymeris*.

A travers ces différentes évolutions annuelles et pluriannuelles, le peuplement présente un ensemble pérennant d'espèces avec peu de variations temporelles. De même, les évolutions des densités totales demeurent mesurées, la disparité numérique entre les espèces étant toujours

faible; dans ces conditions, le caractère modéré des variations de la diversité et de la régularité sont typiques d'un peuplement stable dans un milieu équilibré (grande reproductibilité des fluctuations saisonnières des paramètres hydrodynamiques du milieu). Enfin, comme l'ont montré Pearson et Rosenberg (1978), la capacité de réaction d'un peuplement benthique à une perturbation n'est pas seulement liée à sa structure, mais fonction de la capacité de réaction de chaque espèce au stress. Par conséquent, la connaissance antérieure de la composition qualitative et quantitative d'un peuplement est indispensable pour mesurer l'importance d'une perturbation.

RÉFÉRENCES

- Auffret G. A., Douvillé J.-L., 1974. Observations sur la dynamique des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Finistère, France), *Bull. BRGM Fr.*, **2**, 5-18.
- Benzecri J.-P. et al., 1973. *L'analyse des données. Tome 2 : L'analyse des correspondances*, Dunod, Paris, 619 p.
- Beslier A., Birrien J.-L., Cabioch L., Larssonneur C., Le Borgne L., 1980. La pollution des baies de Morlaix et de Lannion par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz : répartition sur les fonds et évolution, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **33**, 209-224.
- Blanc F., Chardy P., Laurec A., Reys J.-P., 1976. Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique, *Mar. Biol.*, **35**, 49-67.
- Boucher G., Chamroux S., Riaux C., 1984. Modifications des caractéristiques physicochimiques et biologiques d'un sable sublittoral pollué par hydrocarbures, *Mar. Environ. Res.*, **12**, 1-24.
- Bruynhooge M., 1978. Classification ascendante hiérarchique de grands ensembles de données : un algorithme rapide fondé sur la construction des voisinages réductibles, *Cah. Anal. Données*, **3**, 7-33.
- Cabioch L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale, *Cah. Biol. Mar.*, **9**, 493-720.
- Cabioch L., Glaçon R., 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais, *C.R. Hebd. Séances Acad. Sci.*, Sér. D, **280**, 491-494.
- Cabioch L., Glaçon R., 1977. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, du Cap d'Antifer à la baie de Somme, *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci.*, Sér. D, **285**, 209-212.
- Cabioch L., Dauvin J.-C., Gentil F., 1978. Preliminary observations on pollution of the sea bed and disturbance of sub-littoral communities in northern Brittany by oil from the Amoco Cadiz, *Mar. Pollut. Bull.*, **9**, 303-307.
- Cabioch L., Dauvin J.-C., Mora Bermudez J., Rodriguez Babio C., 1980. Effets de la marée noire de l'Amoco Cadiz sur le benthos sublittoral du nord de la Bretagne, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **33**, 192-208.
- Cabioch L., Dauvin J.-C., Retière C., Rivain V., Archambault D., 1982. Évolution à long terme (1978-1981) de peuplements benthiques des fonds sédimentaires de la région de Roscoff, perturbés par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz, *Neth. J. Sea Res.*, **16**, 491-501.
- Dauvin J.-C., 1979. Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire, baie de Morlaix et sur sa perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz, *Thèse Doct. 3^e cycle, Océanogr. Biol., Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris*, 251 p.
- Dauvin J.-C., 1982. Impact of Amoco Cadiz oil spill on the muddy fine sand *Abra alba* and *Melinna palmata* community from the Bay of Morlaix, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **14**, 517-531.
- 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 Doct. État, Sci. Nat., Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris*, 468 p.
- Dauvin J.-C., 1987. Évolution à long terme (1978-1986) des populations d'amphipodes des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Manche Occidentale) après la catastrophe de l'Amoco Cadiz, *Mar. Environ. Res.*, **21**, 247-273.
- Dauvin J.-C., Ibanez F., 1986. Variations à long terme (1977-1985) du peuplement des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Manche occidentale) : analyse statistique de l'évolution structurale, *Hydrobiologia*, **142**, 171-186.
- Fauchald K., Jumars P. A., 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **17**, 193-284.
- Ford E., 1923. Animal communities of the level sea bottom in the waters adjacent to Plymouth, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **13**, 531-559.
- Gentil F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine, *Thèse Doct. 3^e cycle, Océanogr. Biol., Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris*, 70 p.
- Gentil F., 1982. Description du benthos de l'Aber Wrac'h (Nord-Bretagne) et impact à court terme des hydrocarbures de l'Amoco Cadiz, *C. R. 107^e Congrès Natl. Soc. Sav., Sciences II*, 111-125.
- Glémarec M., 1979. Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques, *Oceanol. Acta*, **2**, 365-371.
- Glémarec M., Hussenot E., 1980. Définition d'une succession écologique en milieu meuble anormalement enrichi en matières organiques à la suite de la catastrophe de l'Amoco Cadiz, in : *Conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures*, Centre National pour l'Exploitation des Océans, Paris, 499-512.
- Glémarec M., Hussenot E., 1982. Ecological survey for the three years after Amoco Cadiz oil spill in Benoit and Wrac'h Abers, *Neth. J. Sea Res.*, **16**, 483-490.
- Holme N. A., 1953. The biomass of the bottom fauna in the English Channel off Plymouth, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **32**, 1-49.
- Holme N. A., McIntyre A. D., 1984. *Methods for the study of Marine Benthos*, IBP Handbook, 16, Blackwell Scientific Publications Ltd., 393 p.
- Jambu M., Lebeaux M. O., 1978. *Classification automatique pour l'analyse des données. 2 : Logiciels*, Dunod, 399 p.
- Legendre L., Legendre P., 1979. *Écologie numérique. I : Le traitement multiple des données écologiques*, Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec, 197 p.
- Marchand M., Caprais M.-P., 1981. Suivi de la pollution de l'Amoco Cadiz dans l'eau de mer et les sédiments marins, in : *Conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures*, Centre National pour l'Exploitation des Océans, 23-54.
- Mc Intyre A. D., 1958. The ecology of Scottish inshore fishing grounds. I. The bottom fauna of East Coast grounds, *Mar. Res. Scott.*, **1**, 1-24.
- Pearson T. H., Rosenberg R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **16**, 229-311.
- Péres J. M., Picart J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée, *Rec. Trav. Stn Mar. Endoume*, **14**, 1-122.
- Pielou E. C., 1975. *Ecological Diversity*, John Wiley, New York, 165 p.
- Retière C., 1979. Contribution à l'étude des peuplements benthiques du golfe normand-breton, *Thèse Doct. État, Sci. Nat., Univ. Rennes*, 370 p.
- Scherrer B., 1984. *Biostatistique*, Gaëtan Morin Éd., 850 p.
- Siegel S., 1956. *Non parametric statistics for the behavioral sciences*, International Student Ed., 312 p.
- Thorson G., 1957. Bottom communities (sublittoral and shallow shelf), *Mem. Geol. Soc. Am.*, **67**, 461-534.

Remerciements

Ce travail a été effectué dans le cadre du Greco « Manche » du CNRS. Il s'intègre au programme national de recherches entrepris après l'échouement de l'Amoco Cadiz et coordonné par le CNEXO (opérations financées, d'une part par le Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie, d'autre part par la National Oceanographic and Atmospheric Administration des États-Unis). L'auteur remercie pour leurs amicales et efficaces collaborations, L. Dauvin et M. Joncourt pour l'aide technique, L. Cabioch et F. Gentil pour la lecture critique du manuscrit, J.-L. Douvillé et C. Leroux pour le traitement des données, N. Guyard pour la dactylographie et l'équipe du N.O. Pluteus.