

Démographie d'*Amphiura filiformis* (Echinodermata : Ophiuroidea) en baie de Concarneau (Finistère, France)

Fluctuations temporelles
Structure démographique
Milieu physique
Stabilité
Recrutement

Temporal fluctuations
Demographic structure
Environment
Stability
Recruitment

Allain BOURGOIN, Monique GUILLOU

Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire d'Océanographie Biologique, UA 711
du CNRS, 6, avenue Le Gorgeu, 29287 Brest Cedex, France.

Reçu le 20/3/87, révisé le 17/9/87, accepté le 24/9/87.

RÉSUMÉ

L'ophiure fousseuse *Amphiura filiformis* est une espèce dominante des sables envasés de la baie de Concarneau. Un suivi à long terme de l'évolution des populations a été effectué dans deux stations. Il met en évidence des fluctuations saisonnières de densité essentiellement imputables au recrutement et à la mortalité. Deux périodes de recrutement sont observées, l'une au printemps, l'autre en automne. Elles pourraient correspondre à deux phases maximales de ponte durant la longue période d'émission des gamètes qui a lieu de juillet à novembre. Chaque recrutement printanier et automnal donne lieu à des classes d'âge dont l'évolution est suivie dans cette étude à partir d'une taille moyenne d'échantillonnage de 3 mm, durant deux périodes distinctes (de 1970 à 1973, puis de 1977 à 1979). A partir de cette taille, l'espèce vit environ deux ans dans la baie. La ponte estivale est généralement suivie d'une forte mortalité affectant 12 à 15% de la population.

Des différences apparaissent dans la dynamique des diverses populations d'*Amphiura filiformis* étudiées en Europe. Une analyse des facteurs externes fait apparaître le rôle important joué par la stabilité du milieu qui influe sur la densité de la population et la stratégie démographique des individus qui la composent. Dans un environnement soumis à un faible hydrodynamisme, les fluctuations du milieu ne sont pas suffisantes pour être traduites immédiatement dans les densités d'*Amphiura filiformis*. La population adulte est maintenue sur des périodes pluriannuelles, réduisant les chances de survie des juvéniles. C'est le cas dans l'Oresund, en baie de Galway, au-dessous de l'halocline des fjords de Suède. Au contraire, en Mer du Nord, en baie de Concarneau et au-dessus de l'halocline, les conditions hydrodynamiques entraînent des fluctuations importantes des populations qui ainsi n'atteignent jamais de fortes densités, et permettent de ce fait le recrutement périodique de jeunes.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 1, 79-87.

ABSTRACT

Demographic study of *Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in Concarneau Bay (Finistère, France)

The burrowing ophiuroid *Amphiura filiformis* is a dominant species of the muddy sands in Concarneau Bay. A long-term assessment of the population has been undertaken at two stations. Seasonal density fluctuations attributable to recruitment and mortality are described. Two periods of recruitment were observed: one in spring, the other in autumn. These could be imputed to two peak activities during the long shedding phase of the gametes, occurring from July to November. The evolution of each respective age class was followed over two distinct periods: 1970-1973, 1977-1979. From a mean sampling size of 3 mm, the species lives about 2 years in the bay. The summer spawning is generally followed by a high mortality affecting 12 to 15% of the population. Differences occur in the population dynamics of *Amphiura filiformis* from various parts of Europe. An analysis of the external factors suggests that environmental stability appears to play an important role in the population density and demographic strategy. In area with low water exchange, the environmental fluctuations were not

enough to induce immediately an increase of the *Amphiura filiformis* density. The adult population was being maintained over pluriannual periods and the survival chances of the new settlers were weak. Such areas were found in Oresund, Galway Bay and below the halocline of the Swedish coast. On the contrary, in the North Sea, the Bay of Concarneau and above the halocline in Swedish fjords, the hydrodynamic conditions were responsible for large fluctuations in population densities, which were, therefore, never high. In consequence, periodic spatfall of new settlers was successful.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 1, 79-87.

INTRODUCTION

L'ophiure fouisseuse *Amphiura filiformis* (O. F. Muller) est une espèce dominante des sables fins envasés, très commune sur les côtes d'Europe et de Méditerranée. La communauté définie par *Amphiura filiformis* comme espèce pilote a été décrite par Petersen (1913), puis retrouvée par de nombreux auteurs (Thorson, 1957; Buchanan, 1964; Glemarec, 1969). Caspers (1939), Ursin (1960), Buchanan (1964) ont fourni des données préliminaires sur la dynamique de l'espèce au sein de ces peuplements. Sans faire d'analyse démographique détaillée, Rosenberg et Moller (1979) mettent en évidence dans les fjords de Suède occidentale, le rôle structurant de cette espèce sur plus de 50 ans. Pearson *et al.* (1985) montrent dans le Kattegat, l'augmentation générale des populations d'*Amphiura filiformis* sur plus de 70 ans. Muus (1981), grâce à des techniques d'échantillonnage adéquates (échantillon de surface tamisé sur 265 µm), a suivi la période de vie post-larvaire dans l'Oresund. Des résultats complémentaires sont actuellement fournis par des suivis réguliers et à plus long terme. C'est le cas de ceux entrepris depuis 1974 dans la baie de Galway en Irlande, et dans le cadre du programme européen d'écologie côtière Cost 47, cette Amphiuroidae est choisie comme espèce « cible » depuis 1982 (O'Connor *et al.*, 1982; 1983). L'analyse effectuée sur la communauté à *Amphiura filiformis* de la baie de Concarneau (Finistère, France) s'inscrit également dans cette optique. Le travail présenté ici synthétise l'ensemble des données obtenues sur les densités de l'espèce dans la baie de 1970 à 1974, puis de 1977 à 1979. L'évolution des densités et des structures démographiques de la population sera comparée aux résultats obtenus sur cette espèce dans les quatre secteurs européens étudiés plus particulièrement à ce jour, afin de mettre en évidence d'éventuelles modifications démographiques de l'espèce et de rechercher les conditions du milieu qui pourraient en être responsables.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Située dans la partie nord du Golfe de Gascogne, au sud-ouest de la Bretagne (France), la baie de Concarneau est délimitée dans sa partie sud par l'archipel de Glénan, qui ne la protège cependant qu'en partie des vents de Sud-Ouest et de la houle dominante d'Ouest dans ce secteur. Cet abri relatif maintient entre 15 et 35 m de profondeur un ensemble de sédiments envasés. Aux sables fins situés au pied des îles, font immédiate-

ment suite les sables fins envasés avec 15 à 30% de pélites. Ils hébergent la communauté à *Amphiura filiformis*.

Dans cette étude, deux stations ont été particulièrement étudiées : les stations « Mousterlin » (station 1) et « baie de Concarneau » (station 2), situées respectivement à 17 et 28 m de profondeur (fig. 1). La première station, située dans l'étage infralittoral, est plus instable hydrodynamiquement que la seconde qui appartient à l'étage circalittoral côtier (Glemarec, 1969). Dans le premier cas, les températures hivernales ne descendent pas en dessous de 7°C et les températures estivales maximales ne dépassent pas 17°C (Castric-Fey, 1974). A la station 2, cette amplitude annuelle est plus restreinte (8 à 16°C). Les deux stations appartiennent à la même unité édaphique (Glemarec, 1979), et les teneurs moyennes annuelles en pélites sont comprises entre 13 et 20%. La couche superficielle peut cependant être fortement érodée durant l'hiver.

Les prélèvements sont effectués à la benne Smith McIntyre échantillonnant 0,1 m², à raison de 4 à 8 bennes par point. Le positionnement est effectué à l'aide d'amers. Les échantillons sont tamisés sur une maille de 1 mm. Le refus est fixé au formol (4%), trié à l'œil nu au laboratoire, où les spécimens récoltés sont ensuite conservés dans l'alcool à 70°. Ce tri visuel a pour effet de sous-estimer une partie des juvéniles. Le terme « recrutement » a été attribué aux premières tailles échantillonnées, sans présager de la taille exacte des post-larves. Celle-ci a été estimée à environ 0,3 mm par Muus (1981) et Duineveld *et al.* (1986). Selon les données expérimentales de Muus (*op. cit.*), la taille de recrutement des *Amphiura* dans cette étude devrait être atteinte en moins de 6 mois par les post-larves à une température évoluant entre 12 et 17°C.

Une fois les *Amphiura filiformis* dénombrées, le diamètre maximal du disque est mesuré à la chambre claire à 0,5 mm près. Bien qu'imparfaite, car le diamètre du disque peut varier selon l'état de développement des gonades, cette mesure a été retenue, car elle est l'une des plus couramment utilisées (Ursin, 1960; Buchanan, 1964; Muus, 1981; O'Connor *et al.*, 1983). Le diamètre oral recommandé comme mesure parallèle dans le cadre du programme Cost 47 (O'Connor *et al.*, 1982; 1983) évite ce biais mais évolue trop faiblement, et ne permet donc pas d'identifier de façon aussi précise les différents modes composant les histogrammes (Bourgoin, 1987).

La croissance d'*Amphiura filiformis* est définie à partir de prélèvements réalisés bimensuellement de juin 1977 à juillet 1979 à la station 1. Les structures démogra-

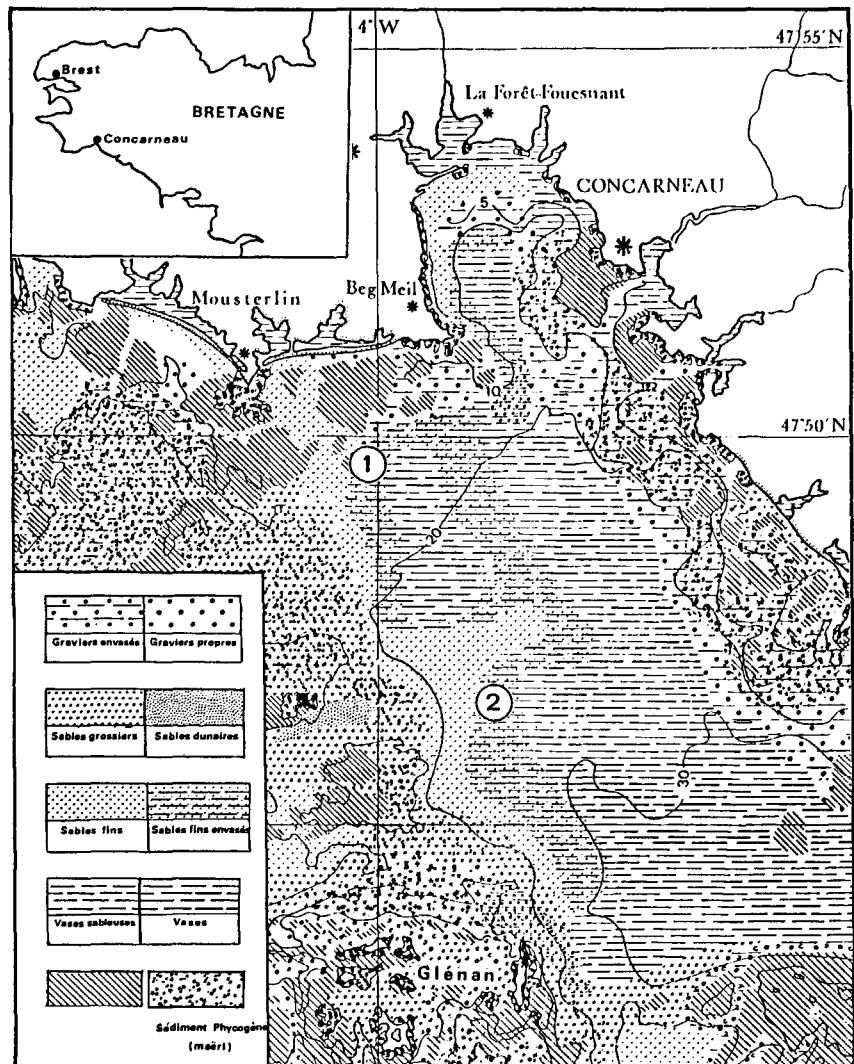


Figure 1

Localisation des stations 1 et 2. Les peuplements de sables envasés à *Amphiuira filiformis* sont situés à la bordure occidentale de la vaseière centrale.

Map of Concarneau bay showing the two sampling sites.

phiques observées d'août 1971 à octobre 1973 à la station 2 sont analysées à titre comparatif.

Les histogrammes de fréquence de taille sont décomposés en une somme de composantes gaussiennes grâce à une méthode semi-automatique utilisant successivement :

- la méthode logarithmique de Bhattacharya (1967), qui fournit une estimation initiale du nombre de composantes gaussiennes, de leur moyenne et de leur écart-type respectif;

- la méthode du maximum de vraisemblance de Hasselblad (1966), qui utilise les estimations précédentes pour ajuster l'histogramme empirique à une combinaison de lois normales. Dans ce but, le programme Normsep écrit par Tomlinson (1970) a été utilisé.

RÉSULTATS

Évolution de la taille des ovocytes

La figure 2 ne fournit que des résultats relativement sommaires sur l'évolution des tailles des ovocytes entre février 1970 et octobre 1973 à la station 2. Une longue phase de maturité gonadique se situe entre mai et l'automne. La périodicité de l'échantillonnage n'est pas suffisante pour localiser avec précision la ponte. Cepen-

dant, lors des deux années étudiées, deux pontes ont été mises en évidence à des saisons assez éloignées pour présager l'existence de deux périodes annuelles d'émission de gamètes. En 1972, une première émission a lieu entre juillet et août, et la croissance ultérieure des ovocytes suggère la continuité de la maturation jusqu'à une seconde ponte, que les données de 1973 situeraient entre septembre et novembre.

Évolution temporelle des densités

La figure 3 représente l'évolution des densités à la station 1 de 1970 à 1974, puis de 1977 à 1979; la figure 4 à la station 2 de 1970 à 1974. Celles relevées à la station 2 sont toujours supérieures à celles de la station 1.

Les deux figures montrent une hétérogénéité des données mensuelles, correspondant à une succession de minima et de maxima saisonniers. Les principaux maxima sont observés au tout début du printemps (fin mars) en 1971, 1972 et 1979, mais plus généralement, en mai-juin en 1973, 1974, 1977 ou en hiver (1973-1974), et semblent liés à la ponte qui les a précédés. La position de ces points extrêmes est relativement analogue d'une station à l'autre. Les densités moyennes augmentent dans les deux stations de 1970 à 1972. Elles atteignent respectivement 330 et 600 individus.m⁻², puis régressent en 1973. Cette régression est passagère

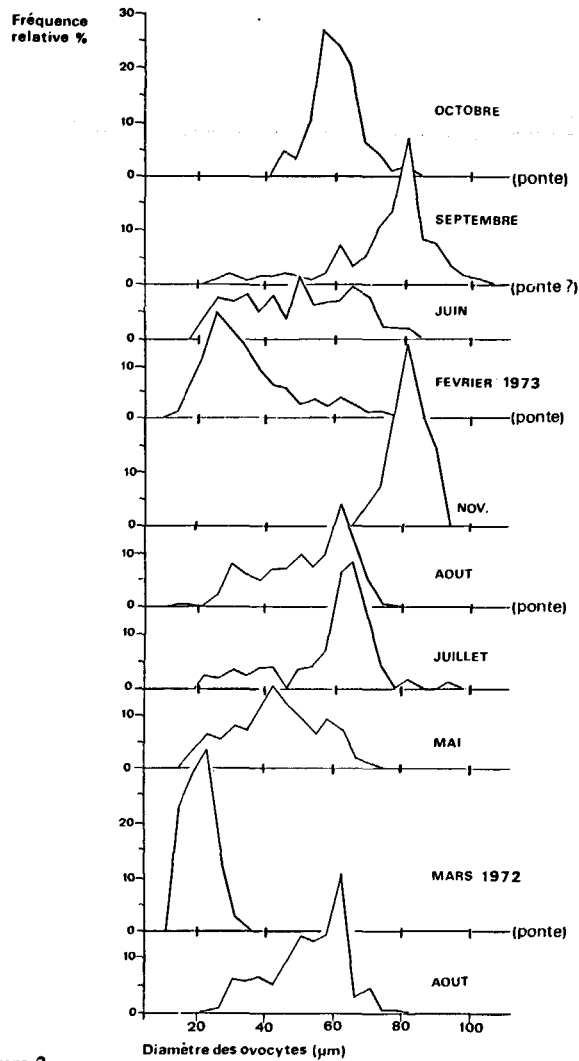


Figure 2
Évolution temporelle des fréquences de taille des ovocytes d'août 1971 à octobre 1973 à la station 2.
Histograms of oocytes size frequencies from August 1971 to October 1973 at station 2.

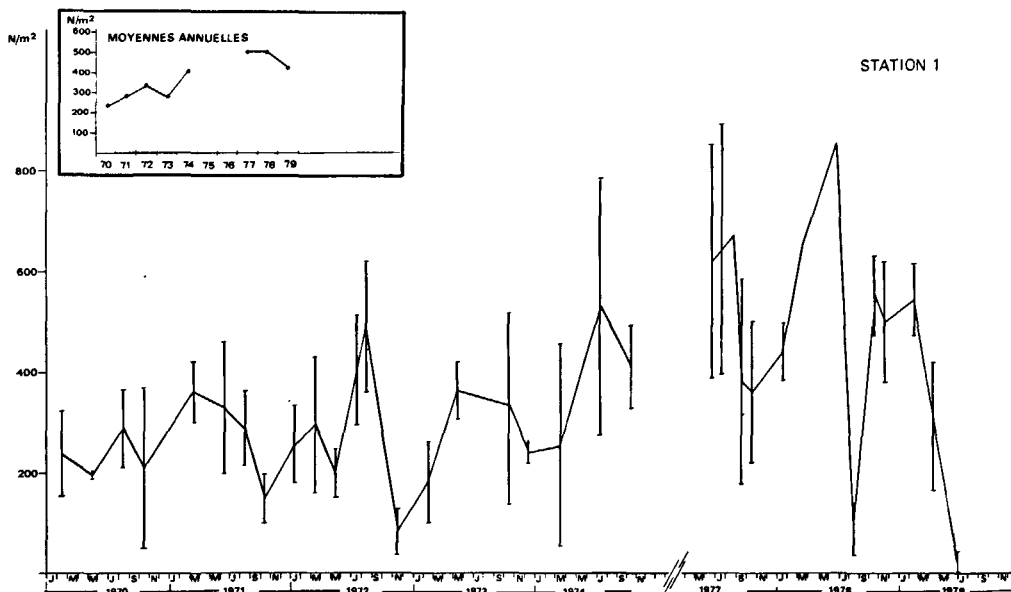


Figure 3
Évolution des densités d'*Amphiura filiformis* à la station 1 de 1970 à 1979. La ligne verticale représente l'écart-type associé à chaque valeur. La cartouche en haut à gauche montre l'évolution des densités moyennes annuelles.
Changes in densities of *Amphiura filiformis* at station 1 from 1970 to 1979. Standard deviations are represented by vertical lines. Inset shows annual mean densities.

pour la station 1, car les densités atteignent 400 individus.m⁻² en 1974; par contre elle se poursuit à la station 2 où sont observées en 1974, les densités les plus faibles de la période étudiée. Un maximum supérieur au précédent est à nouveau observé en 1978 dans les deux sites: il est de 500 individus.m⁻² à la station 1, et environ de 600 individus.m⁻² à la station 2, suivi d'une baisse nette en 1979 (obs. pers.). L'allure générale des courbes moyennes s'inverse donc en 1974. Il existe donc bien une reproductibilité des évolutions de densités aux deux stations, ce qui permet de rejeter, durant la période étudiée, l'hypothèse de fluctuations erratiques, liées à la distribution, comme celles observées par O'Connor *et al.* (1983).

Analyse modale des structures démographiques

Station 1

De l'ensemble des histogrammes établis de juin 1977 à avril 1979, il est possible de ne retenir (fig. 5) que ceux de juin, octobre, janvier ou février des deux années. Leur comparaison met en évidence pour les mêmes saisons, une structure démographique tout à fait similaire d'une année sur l'autre, et l'arrivée de juvéniles intervenant à des saisons identiques. Les classes de taille d'*Amphiura filiformis* sont décomposables en deux groupes formant respectivement :

- un groupe prédominant constitué de classes de taille supérieure à 6 mm, stable en effectif (82 ± 8% de la population totale) et en taille moyenne (8,1 ± 0,5 mm);
- un ensemble de classes de taille inférieure et de moindre effectif. Une analyse détaillée montre que les jeunes individus sont échantillonnés à deux périodes précises de l'année (printemps et automne) sous forme d'un ou plusieurs modes de faible effectif. Malgré le petit nombre d'individus observés, la reproductibilité de ces phénomènes saisonniers en 1977 et 1978,

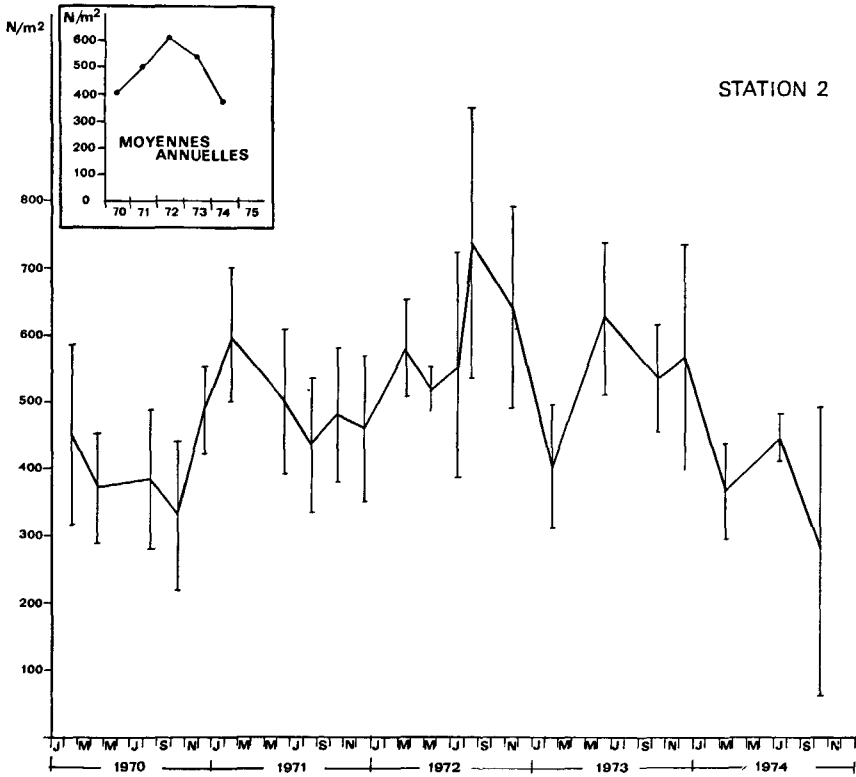
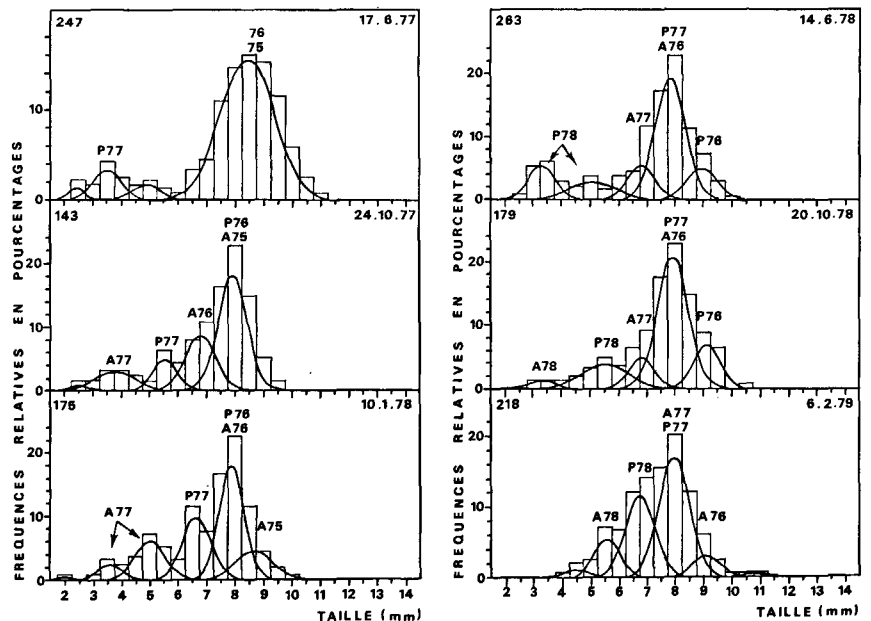


Figure 4
Évolution des densités d'*Amphiura filiformis* à la station 2 de 1970 à 1974.
Changes in densities of *Amphiura filiformis* at station 2 from 1970 to 1974.

l'augmentation progressive (non illustrée sur la figure 5) de la taille moyenne de ces classes (<6 mm) entre le printemps et l'automne, et l'existence de deux pontes annuelles, nous permettent d'envisager un recrutement biennuel de l'espèce. Celui-ci s'effectue sous la forme des deux cohortes plurimodales précitées. La première, apparaissant dans les prélèvements en mai-juin, est appelée cohorte de printemps. Par analogie, la seconde, observée en septembre-octobre, est identifiée à la cohorte d'automne.

Ces deux cohortes croissent en taille (de 3,5 à 6,5 mm) durant 6 à 8 mois, avant de se surimposer au groupe principal. L'augmentation des effectifs jusqu'à ce stade serait liée aux méthodes d'échantillonnage et de tri qui laisseraient échapper une partie des juvéniles. L'évolution ultérieure des cohortes est plus difficile à suivre

Figure 5
Histogrammes de fréquence de taille d'*Amphiura filiformis* à la station 1 de juin 1977 à avril 1979 et décompositions modales mettant en évidence l'arrivée saisonnière de jeunes. Le nombre d'individus mesurés est indiqué en haut à gauche, la date de prélèvement à droite. Les cohortes sont identifiées par une lettre et un chiffre représentant la période de recrutement (A : automne, P : printemps, nombre : année).
Size frequency (%) histograms of *Amphiura filiformis* at station 1 from June 1977 to April 1979 with the modal components. The number of individuals measured is indicated on the upper left, the sampling date on the upper right. The cohorts are identified by a letter and a number corresponding to the period of recruitment (A: autumn, P: spring, number: year).



étant donné l'imbrication des cohortes à l'intérieur de ce grand mode. Ce dernier s'élargit cependant périodiquement dans ses parties distales. La déformation à gauche correspond à l'insertion de la jeune cohorte dans ce mode prédominant, formé d'individus à croissance plus lente. L'extension vers la droite traduit l'accroissement des plus vieux individus, mais il est certainement accentué en été par l'élargissement du disque lors de la maturité gonadique. La troncature du mode à droite après la ponte n'est pas due à la seule émission des produits sexuels, puisque disparaissent à cette époque entre 12 et 15% des effectifs attribuables à ce grand mode au début de l'été (1977), ou plus tard comme en octobre 1978. L'accroissement rapide des jeunes et la mortalité importante des individus les plus âgés laissent supposer un renouvellement rapide de la population, et la stabilité moyenne des effectifs du mode prédominant suggère qu'il reçoit durant 6 mois environ, un apport de jeunes sensiblement égal à la mortalité des adultes.

L'effectif des jeunes cohortes lors de leur insertion dans le mode principal varie entre 15 et 25% de la population. Dès lors, en supposant que leur effectif reste stable (recrutement complet, absence de migrations), ceci permet d'estimer à environ 4 cohortes la composition de ce grand mode, dont l'effectif représente 80% de l'échantillon. Celles-ci peuvent être en partie individualisées par la décomposition effectuée par le programme Normsep. C'est le cas en automne ou en hiver où le mode principal est séparable en quatre cohortes. Mais généralement cette décomposition fine est irréalisable du fait de la juxtaposition des cohortes à partir de 7 mm. Alors seule la première cohorte s'insérant dans le grand mode et éventuellement une partie des individus les plus âgés sont individualisés, la classe intermédiaire représentant à elle seule plusieurs cohortes.

L'évolution dans le temps de la taille moyenne de chaque cohorte individualisée permet de suivre leur croissance durant la période étudiée. Les plus jeunes ophiures recrutées à une taille moyenne de 3 mm grandissent rapidement durant la première année. L'évolution dans le temps de la taille moyenne de chaque

cohorte individualisée sur la figure 5 permet de suivre leur croissance durant la période étudiée. Le raccordement de chacune de ces courbes forme la courbe expérimentale de croissance représentée sur la figure 6. Son allure est confirmée par la superposition des points expérimentaux obtenus durant les deux années successives. Sur cette courbe sont représentées les deux cohortes saisonnières et leur fusion à 8 mm. Les cohortes de printemps et d'automne présentent de manière générale une croissance similaire. Les plus jeunes ophiures, recrutées à une taille moyenne de 3 mm, grandissent rapidement durant la première année. Elles sont alors capables de se reproduire et ont une taille moyenne de 7,5 mm qui, à cette saison, est sans doute surestimée du fait de la déformation du disque par les gonades avant la ponte. Leur croissance est ensuite considérablement ralentie, ce qui ne permet plus de dissocier les individus issus des deux cohortes annuelles. D'après la décomposition établie, les ophiures se reproduisent une seconde fois avant de disparaître. A partir de la taille à laquelle sont ici échantillonnés les plus jeunes individus (3 mm), les *Amphiura filiformis* les plus grandes auraient donc 2 ans d'âge.

Station 2

Les distributions de fréquence de taille à cette station ont été suivies d'août 1971 à octobre 1973. Comme précédemment, ont été reportés sur la figure 7 les histogrammes mettant en évidence les principaux recrutements durant la période étudiée (mai ou juin; octobre ou novembre). Ils présentent les caractéristiques suivantes :

- un groupe dominant de classes de taille oscillant entre 5 et 11 mm;
- l'apparition de nouvelles cohortes sous forme de deux pics principaux, l'un au printemps (très net en 1972), l'autre à l'automne (très net en octobre 1973).

La décomposition modale, effectuée selon les principes énoncés précédemment, montre des structures démographiques tout à fait comparables à celles décrites à la station 1, avec notamment deux recrutements saisonniers dont les causes et les effets seront discutés ci-après.

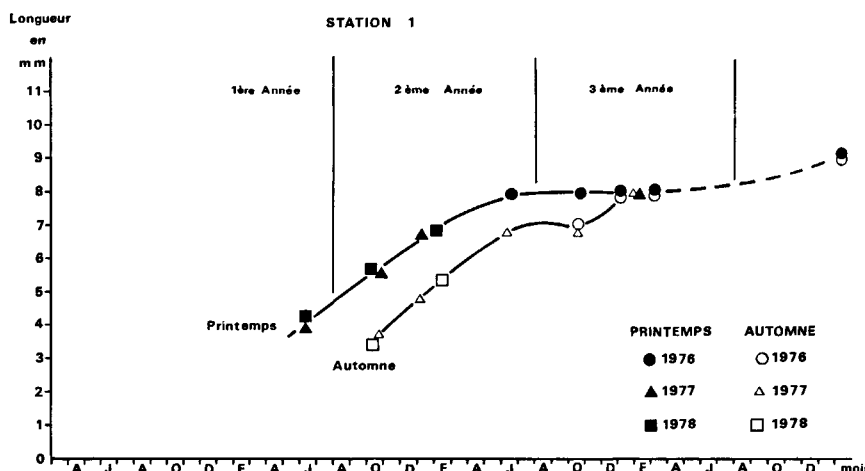


Figure 6

Courbes expérimentales de croissance des cohortes de printemps et d'automne à la station 1. Elles sont obtenues à partir de l'évolution des classes d'âge définies sur la figure 5.

Experimental growth curves of the spring and autumn cohorts at station 1. They were obtained from the evolution of the year classes observed on Figure 5.

DISCUSSION

Dans la région de Concarneau, l'analyse des structures démographiques permet de mieux comprendre l'évolution des populations d'*Amphiura filiformis*, et souligne le rôle important des recrutements saisonniers dans l'interprétation des fluctuations saisonnières de densité.

La densité minimale annuelle est toujours liée à la forte mortalité qui suit la ponte, et se situe de septembre à mars selon les années et les stations. L'accroissement postérieur des effectifs s'explique ensuite par l'arrivée progressive des jeunes de la cohorte d'automne, auxquels se joignent ensuite ceux de la cohorte de printemps. L'effet conjugué de ces deux recrutements explique le maximum de densité printanier ou estival. D'une manière générale, durant l'hiver et le printemps, l'intensité du recrutement est donc supérieure à celle de la mortalité, et contribue à rétablir des densités considérablement diminuées après la ponte. Dans le détail interviennent des accidents, qu'il convient d'analyser à l'aide des structures démographiques et des études antérieures.

L'évolution à long terme des densités montre des diminutions de la moyenne annuelle des effectifs aux mêmes époques dans les deux stations (1973 et 1979). Chardy et Glémarec (1977) attribuent la baisse d'effectifs de 1973 aux mauvaises conditions climatiques de 1972, dont le printemps fut marqué par de fortes tempêtes et des températures anormalement faibles.

Si le recrutement du printemps 1972 est important, par contre les faibles températures estivales ont pour effet de maintenir une longue période de reproduction automnale, immédiatement suivie par un modeste recrutement printanier en 1973 (Glémarec, Menesguen, 1980). Cette baisse de densité s'observe non seulement chez *Amphiura filiformis*, mais aussi chez les espèces accompagnatrices (Glémarec, 1979). Les effets prévus par cet auteur à la suite de chutes de température de l'été 1978 et de l'hiver 1978/1979, se reproduisent en 1979 (Princz *et al.*, 1983). Les chutes de densités sont d'autant plus accusées que ces deux années, les perturbations climatiques apparaissent dans un milieu où les *Amphiura filiformis* atteignent des densités qui semblent maximales (500 à 600 individus. m⁻²), après une phase de recolonisation croissante.

Les structures de fréquence de taille confirment cette évolution. En 1972 et 1978, un net recrutement de juvéniles est observé au printemps sur les figures 5 et 6. En automne, le recrutement, qui fait suite aux mauvaises conditions climatiques printanières, apparaît effectivement faible. Les densités sont très basses en 1979 aux stations 1 (100 individus. m⁻²) et en 1974 à la station 2. Aux effets des faibles recrutements se superpose celui de la rapide mortalité des cohortes, qui, comme le signalent Glémarec et Menesguen (1980), et le confirment les histogrammes (fig. 6 et 7), disparaissent 2 à 3 ans après leur installation sur le fond. Ainsi en octobre 1973 à la station 2, la quasi-totalité des cohortes de fort effectif de 1971, antérieures à la perturbation climatique, a disparu. Ziegelmeier (*in* Ursin, 1960) observe de même en Mer du Nord, la disparition des *Amphiura filiformis* deux ans après l'hiver rigoureux de 1947.

Cette faible longévité se retrouve dans les résultats d'Ursin (1960) et de Buchanan (1964) en Mer du Nord, où ces auteurs observent un recrutement annuel d'une classe d'âge dont la durée de vie est comprise entre 2 et 4 ans. Comme l'indique Gerdes (1976), elle explique la recolonisation rapide par cette espèce de la partie centrale du German Bight, après une destruction totale de la population lors d'un hiver rigoureux. Ce cycle court n'est pourtant pas un fait général.

Des variations dans les paramètres biologiques des populations (modalité de recrutement, croissance, longévité...) s'observent selon les régions, et posent la question d'une éventuelle modification de la stratégie adaptative de l'espèce en fonction des paramètres physiques du milieu, comme cela est observé chez d'autres catégories d'invertébrés (Hily, 1984).

Muus (1981), dans l'Oresund, au large des côtes du Danemark, décrit bien le recrutement de très jeunes individus inférieurs à 2 mm, tandis que la cohorte, correspondant aux plus jeunes individus mis en évidence en baie de Concarneau (2 à 6 mm), est quasi inexistante. Durant les deux années d'observation, il apparaît que les très jeunes recrues ont une croissance extrêmement lente dans ce milieu où la température sur le fond n'excède pas 11° durant l'été. Placés en conditions expérimentales au laboratoire, où la température

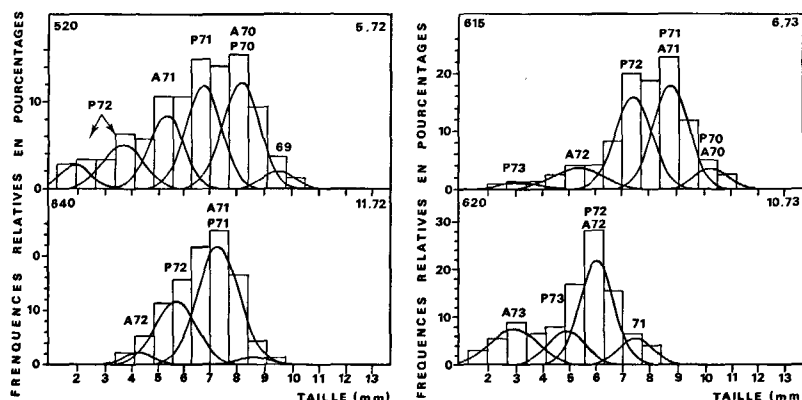


Figure 7

Histogramme de fréquence de taille d'*Amphiura filiformis* à la station 2 au printemps et à l'automne 1972 et 1973.

Size frequency (%) histograms of *Amphiura filiformis* at station 2 in spring and autumn 1972 and 1973.

passé de 12°C en mai à 17,5°C en juillet, puis retombe à 12°C en décembre, les jeunes recrues (0,5 mm) atteignent au bout de cette période la taille de 3 mm, qui est tout à fait en accord avec les observations en baie de Concarneau. Par contre, dans le milieu naturel, le laps de temps pour atteindre cette taille de 3 mm est très différent selon la région considérée et les températures qui y règnent. Compte tenu des conditions de température de l'Oresund et de la très lente croissance des jeunes recrues, Muus (*op. cit.*) conclut à une durée de vie de l'ordre de 25 ans.

O'Connor *et al.* (1983), utilisant une maille de tamis de 1 mm, ne décrivent aucun recrutement notable (supérieur à 5% de l'ensemble de la population) durant la période d'observation allant de 1974 à 1982. Ce très faible apport de jeunes et la relative immobilité du mode des adultes, amènent les auteurs à penser qu'*Amphiura filiformis* atteint au minimum l'âge de 5 à 6 ans en baie de Galway.

Les réflexions de ces auteurs permettent de proposer une division des populations d'*Amphiura filiformis* en deux catégories, basées sur les caractéristiques démographiques des populations de juvéniles et d'adultes (individus supérieurs à 6 mm) :

— celles à longévité courte (2 à 4 ans : Mer du Nord et baie de Concarneau) : leur densité moyenne est inférieure à 400 individus.m⁻²;

— celles à forte longévité (> 5 ans), telles en baie de Galway et dans l'Oresund : leur densité dépasse alors 500 individus.m⁻², et peut atteindre saisonnièrement plus de 1 000 individus.m⁻².

Quels sont les facteurs écologiques qu'il est possible d'évoquer pour expliquer de telles différences ?

Il est illusoire de rechercher dans la sédimentologie une cause quelconque, puisque l'ensemble des populations des quatre secteurs étudiés vit dans des sables envasés dont le taux de pélites ne dépasse jamais 30%. Ces quatre secteurs appartiennent à la même entité zoogéographique, à savoir la sous-province tempérée moyenne. A l'intérieur de ces limites, la position de l'Oresund apparaît déjà comme limitrophe, car la température maximale ne dépasse pas 11°C. Celle-ci n'empêche pas la maturation et la ponte des *Amphiura*, mais intervient certainement sur la croissance des recrues et éventuellement sur celle des adultes. Ce n'est certes pas le cas de la baie de Galway, dont les conditions climatiques se rapprochent plus de celles de la baie de Concarneau que de celles de la Mer du Nord. La baie de Galway et l'Oresund sont avant tout caractérisées par de fortes densités d'adultes, où le taux de renouvellement de la population est toujours faible (de l'ordre de 5%).

En Mer du Nord et en baie de Concarneau, où les populations d'adultes sont bien moindres, le taux de renouvellement est toujours nettement supérieur, les recrutements sont toujours visibles dans les fluctuations de densité et apparaissent liés à des phénomènes saisonniers.

La quasi constance des effectifs des deux premiers secteurs laisse supposer une relative stabilité hydrodynamique, permettant sur des périodes pluriannuelles le maintien de la population adulte.

En baie de Concarneau, il est montré que les conditions hydrodynamiques (tempêtes...) et les mauvaises conditions climatiques du printemps, sont responsables de fluctuations importantes des populations qui, ainsi, n'atteignent jamais de très fortes densités et permettent de ce fait le recrutement périodique et important de jeunes. Cette notion d'instabilité peut s'appliquer sans contexte au secteur étudié de la Mer du Nord (Ursin, 1960; Gerdes, 1976). C'est aussi le cas de la Mer d'Irlande où, au large de Dublin, Bowmer (1982) décrit une population récemment établie avec une proportion importante de jeunes (10 à 28%), dont les effectifs décroissent très rapidement. Cette notion de milieu instable hydrodynamiquement mais ouvert au recrutement peut aussi s'appliquer, mais dans une moindre mesure bien sûr, à l'échelon local, celui de la baie de Concarneau par exemple. La population de la station 2, en milieu plus stable hydrodynamiquement (circalittoral côtier) présente des densités plus fortes avec des fluctuations moins prononcées. Par contre, à la station 1, située moins profondément, le milieu est plus instable (infralittoral), les densités sont plus faibles, et en retour les oscillations de la population plus prononcées.

Dans les fjords de la côte occidentale de Suède, Rosenberg et Moller (1979) ont parfaitement introduit cette notion de communauté ouverte ou fermée au recrutement. Ils montrent la persistance des populations d'*Amphiura filiformis* sur plus de 50 ans dans les stations situées sous l'halocline dans ces milieux stratifiés sur le plan salinité. L'halocline crée des conditions de stabilité telles que les *Amphiura filiformis* stabilisent et structurent l'ensemble de la communauté (Rosenberg, 1976) avec des densités moyennes constantes et généralement supérieures à 400 individus.m⁻², la moyenne générale de ce milieu stable pour l'ensemble des fjords étant de 940 individus.m⁻². Sous l'halocline, le milieu peut être considéré comme fermé au recrutement, puisque la stabilité y réduit les chances de survie des immigrants. Au contraire, au-dessus de l'halocline, le milieu restera toujours ouvert au recrutement et les densités toujours très fluctuantes. Il est possible de transposer cette notion au milieu marin non stratifié sur le plan salinité, mais plus ou moins brassé par les actions hydrodynamiques (étages infralittoral et circalittoral côtier). C'est donc toujours autour de ces notions d'instabilité du milieu physique, mais aussi de capacité de charge maximale qui est à peine ébauchée dans cet article, que doivent être recherchés les facteurs responsables de modifications intervenant dans les caractéristiques démographiques au sein des populations de la même espèce. Dans un environnement stable, les fluctuations du milieu ne sont pas suffisantes pour être traduites immédiatement au sein des densités, et les seuls écarts observés seraient plus à relier au mode de distribution en agrégats de l'espèce, fait évoqué par O'Connor *et al.* (1983). Le milieu reste toujours relativement fermé au recrutement (5%), avec des populations âgées dont la longueur de vie peut être prolongée. Dans un milieu instable, toute modification de l'intensité des recrutements ou de la mortalité, qu'elle soit liée ou non à une perturbation allogénique, se répercute à courte échéance sur les caractéristiques démographiques des

populations. C'est là que se feront sentir au maximum les effets des bonnes et mauvaises années (Buchanan *et al.*, 1978). Le milieu reste toujours ouvert au recrute-

ment (supérieur à 15%) et la longueur de vie des adultes est abrégée.

Remerciements

Cet article est le résultat d'un long travail de collaboration. Il synthétise les résultats acquis depuis une quinzaine d'années par MM. Chasse, Gerlotto, Seaman, Princz et Mmes Aldana, Le Guellec, avec l'aide tech-

nique de MM. Tartu et Marc. Ces travaux ont été réalisés sur les conseils de M. le Professeur Glémarec, que nous tenons à remercier pour ses remarques constructives lors de l'élaboration de notre manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Bhattacharya C. G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components, *Biometrica*, **23**, 1, 115-135.
- Bourgoin A., 1987. Écologie et démographie d'*Acrocnida brachiata* (Montagu) (Echinodermata : Ophiuroidea) en baie de Douarnenez (Bretagne), *Thèse 3^e Cycle, Univ. Bretagne Occidentale, Brest*, 145 p.
- Bowmer T., 1982. Aspects of the biology and ecology of *Amphiura filiformis* (O. F. Muller) (Echinodermata : Ophiuroidea), *Ph. D. Thesis, Natl Univ. Ireland*, 99 p.
- Buchanan J. B., 1964. A comparative study of some features of the biology of *Amphiura filiformis* and *Amphiura chiajei* (Ophiuroidea) considered in relation to their distribution, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **44**, 565-576.
- Buchanan J. B., Shearer M., Kingston P. F., 1978. Sources of variability in the benthic macrofauna off the South Northumberland coast, 1971-1976, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **58**, 191-209.
- Caspers H., 1939. Die Bodenfauna der Hergoländer Tiefen Rinne, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **2**, 1-112.
- Castric-Fey A., 1974. Les peuplements sessiles du benthos rocheux de l'Archipel de Glénan, Sud-Bretagne. Écologie descriptive et expérimentale, *Thèse Doct. État, Univ. Bretagne Occidentale, Brest*, 329 p.
- Charly P., Glémarec M., 1977. Évolution dans le temps des peuplements des sables envasés en baie de Concarneau (Bretagne), in: *Biology of benthic organisms*, edited by B. F. Keegan, P. O. Ceidigh and P. J. S. Boaden, Pergamon Press, 165-172.
- Duineveld G. C. A., Van Noort G. T., 1986. Observations on the population dynamics of *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea: Echinodermata) in the southern North Sea and its exploitation by the dab, *Limanda limanda*, *Neth. J. Sea Res.*, **20**, 1, 85-94.
- Gerdes D., 1976. The re-establishment of an *Amphiura filiformis* (O. F. Müller) population in the inner part of the German Bight, in: *Proc. 11th Europ. Symp. Mar. Biol.*, edited by B. F. Keegan, P. O. Ceidigh and P. J. S. Boaden, Pergamon Press, 277-284.
- Glémarec M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne, *Thèse Doct. État, Fac. Sci. Paris*, 167 p.
- Glémarec M., 1979. Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau, *Vie Milieu*, **28-29**, 1, 1-20.
- Glémarec M., Menesguen A., 1980. Functioning of a muddy sand ecosystem: seasonal fluctuations at different trophic levels and difficulties in estimating production of the dominant macrofauna species, in: *Marine benthic dynamics*, edited by K. R. Tenore and B. C. Coull, Univ. South Carolina Press, 49-67.
- Hasselblad V., 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions, *Technometrics*, **8**, 3, 431-446.
- Hily C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest, *Thèse Doct. État, Univ. Bretagne Occidentale, Brest*, 359 p.
- Muus K., 1981. Density and growth of juvenile *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea) in the Oresund, *Ophelia*, **20**, 2, 153-168.
- O'Connor B., Bowmer T., Gentil F., Corouge Y., 1982. Cost 47 Newsletter, 2, National board for Science and technology, Dublin, 14 p.
- O'Connor B., Bowmer T., Grehan A., 1983. Long-term assessment of the population dynamics of *Amphiura filiformis* (Echinodermata : Ophiuroidea) in Galway Bay (west coast of Ireland), *Mar. Biol.*, **75**, 279-286.
- Pearson T. H., Josefson A. B., Rosenberg R., 1985. Petersen's benthic stations revisited. I. Is the Kattegat becoming eutrophic?, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **92**, 157-206.
- Petersen C. G., 1913. Valuation of the sea. II: The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography, *Rep. Dan. Biol. Stat.*, **21**, 44 p.
- Princz D., Menesguen A., Glémarec M., 1983. Temporal evolution over ten years in the macrobenthos of muddy sands in the Bay of Concarneau (France), *Proc. 17th Europ. Mar. Biol. Symp., Brest, France, 27 September-1 October, 1982. Oceanol. Acta, n° sp.*, 159-163.
- Rosenberg R., 1976. Benthic faunal dynamics during succession following pollution abatement in a Swedish estuary, *Oikos*, **27**, 414-427.
- Rosenberg R., Møller P., 1979. Salinity stratified benthic macrofaunal communities and long-term monitoring along the west coast of Sweden, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **37**, 175-203.
- Thorson G., 1957. Bottom communities (sublittoral and shallow shelf), *Mem. Geol. Soc. Am.*, **67**, 1, 461-534.
- Tomlinson P. K., 1970. The resources agency of California, Dep. Fish. Game Progr. Normsep (Frontran IV).
- Ursin E., 1960. A quantitative investigation of the Echinoderm fauna of the central North Sea, *Medd. Danm. Fish. Havunders.*, **2**, 24, 1-204.