

Valeurs centrales (analyse de gradient) et délimitation de groupes d'espèces en fonction des facteurs du milieu

Valeurs centrales
Groupes d'espèces
Facteurs du milieu
Polychètes
Substrats meubles
Central values
Species groups
Environmental factors
Polychaetes
Soft bottoms

Chantal SALEN-PICARD

Centre d'Océanologie de Marseille, rue de la Batterie des Lions, Station Marine d'Endoume, F 13007 Marseille, France.

Reçu le 27/3/86, révisé le 8/10/86, accepté le 14/10/86.

RÉSUMÉ

La méthode des valeurs centrales, dérivée de l'analyse de gradient de Whittaker, consiste à exprimer le centre de la distribution d'une espèce le long de l'échelle de variations d'un facteur du milieu; des groupes d'espèces correspondant à une gamme de variations du facteur sont ensuite individualisés. La méthode a été appliquée pour le taux de pélites à 55 espèces d'annélides polychètes des substrats meubles du plateau continental de la région marseillaise; les résultats montrant une distribution continue des espèces, ces dernières ont été représentées en fonction de leur valeur centrale et de l'écart type de la distribution. L'introduction de cette dimension supplémentaire a rendu les regroupements d'espèces plus aisés à effectuer. Cinq contingents, depuis les espèces les moins tolérantes jusqu'à celles inféodées à la catégorie dimensionnelle des pélites, ont été mis en évidence. De la même façon, les espèces ont été représentées en fonction de leur valeur centrale pour la profondeur et de l'écart type, et regroupées en deux catégories correspondant à leur plus ou moins grande aptitude à supporter les variations de température.

La comparaison des résultats obtenus avec les nombreuses données relatives à la répartition des espèces dans la région marseillaise, mais aussi dans l'ensemble du Golfe du Lion et le proche Atlantique, montre une assez bonne correspondance.

Oceanol. Acta, 1987, 10, 2, 217-222.

ABSTRACT

The use of central values (gradient analysis) for the delimitation of species groups in relation with environmental factors

The central values analysis technique, derived from Whittaker's gradient analysis method, consists in the representation of the centre of a species distribution along an environmental factor gradient. Thus, species groups corresponding to a precise range for the factor considered are individualized. This technique was applied, considering the silt content of the sediment, on 55 soft bottom polychaetes from the continental shelf of the Marseilles area. The results show a continuous species distribution. Therefore, the species have been represented according to their central value and their standard deviation. The use of this supplementary parameter permitted an easier species grouping. Five groups, ranging from the lesser tolerant species to those strongly associated to the silt granulometric size class, were recognized. Species were also represented according to their central values in relation to depth and their standard deviation. These species were subsequently grouped into two categories corresponding to their ability to tolerate temperature variations.

The comparison of results with abundant data concerning species distribution in the Marseilles area, the Gulf of Lions and some Atlantic areas shows good similarities.

Oceanol. Acta, 1987, 10, 2, 217-222.

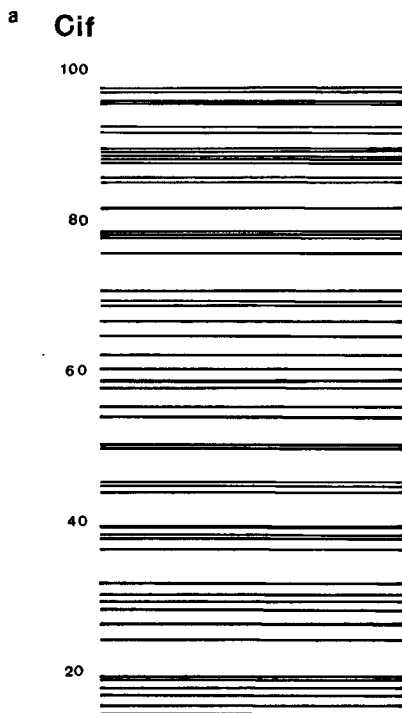
INTRODUCTION. PRINCIPE DE LA MÉTHODE

La présence d'une espèce dans un milieu déterminé est l'expression de sa tolérance ou de sa sensibilité à l'action des différents facteurs de ce milieu. Dans la majorité des cas, un nombre restreint de facteurs permet d'expliquer la répartition des espèces et des peuplements, d'où les classifications de nature autécologique, permettant de rassembler les espèces qui manifestent des réactions analogues vis-à-vis des facteurs du milieu et de définir éventuellement des peuplements. Ces classifications, fondées sur les variations des valeurs de l'abondance et de la dominance des espèces en fonction des biotopes, tendent de plus en plus à être réalisées par des méthodes d'analyse factorielle; celles-ci sont cependant parfois lourdes à mettre en œuvre. Le Loeuff et Intes (1979), dans une étude de la répartition des polychètes du plateau continental de Côte d'Ivoire, proposent une méthode simple d'analyse : l'analyse par les valeurs centrales dérivée de l'analyse de gradient de Witthaker (1967).

Le principe de la méthode est développé dans Le Loeuff et Intes (1979), Intes (1980) et Plante et Le Loeuff (1982); rappelons simplement que la valeur centrale (C_{if}) d'une espèce i le long de l'échelle d'un facteur f s'exprime de la façon suivante :

$$C_{if} = \frac{\sum_{j=1}^P x_{ij} f_j}{\sum_{j=1}^P x_{ij}}$$

où x_{ij} = effectif de l'espèce i dans le prélèvement j ,
 f_j = valeur mesurée du facteur f dans le prélèvement j ,
 P = nombre de prélèvements.



La valeur centrale correspond donc à une moyenne pondérée par les effectifs; elle représente le centre de la distribution de l'espèce le long du facteur f .

Les résultats sont représentés, soit sous forme d'une simple ordination des espèces le long de l'échelle du facteur considéré, soit, mieux encore, sous forme d'un diagramme rang des espèces — échelle de variation du facteur; si la distribution n'est pas homogène, des groupes d'espèces correspondant à une gamme de variations du facteur s'individualisent. Après identification des principaux facteurs du milieu et calcul des valeurs centrales correspondantes, une représentation des espèces en fonction de ces facteurs est réalisée.

A titre d'exemple, les valeurs centrales pour le taux de pélites des sédiments (particules dont le diamètre est inférieur à 0,05 mm) ont été calculées pour 55 espèces d'annélides polychètes des substrats meubles de l'étage circalittoral de la région marseillaise. L'opération a été menée à partir d'un nombre équivalent de prélèvements réalisés dans les substrats suivants : vases, vases sableux, sables vaseux et sables et, pour chaque type sédimentaire, à partir d'un nombre équivalent de prélèvements effectués dans les trois gammes de profondeurs : 10-30 m, 30-60 m et 60-100 m. Les résultats figurent dans le tableau.

L'étage circalittoral, défini lors du colloque de Gênes (1957; *in* Peres, 1961), s'étend, en région provençale, depuis la limite inférieure de l'herbier de posidonies jusqu'au rebord du plateau continental; selon les conditions de sédimentation, sa limite supérieure peut remonter jusqu'aux environs de 10 m de profondeur.

L'ordination selon leurs valeurs centrales sur le gradient des pélites (fig. 1 a) et le diagramme rang-échelle de variation du facteur (fig. 1 b) montrent une succession d'espèces depuis les espèces vasicoles strictes (C_{if} les plus élevées) jusqu'aux formes sabulicoles sans sépara-

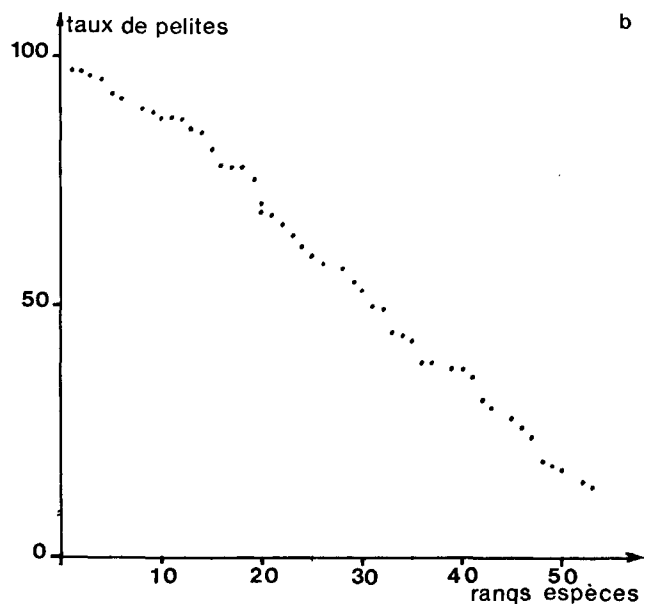


Figure 1
 Représentation des valeurs centrales des espèces (facteur taux de pélites). a) Simple ordination. b) Diagramme rang des espèces (valeurs centrales) — échelle de variation du facteur.

Central values of 55 Annelida Polychaeta of the continental shelf of the Marseilles area (distribution according to silt content). a) Single ordination (each horizontal trace represents one species). b) Diagram rank of species (according to their central values) — variation scale of the factor.

Tableau
Valeurs centrales des espèces et écart type de la distribution (facteurs taux de pélites et profondeur).
Central values and standard deviation of the distribution of 55 Annelida Polychaeta of the continental shelf of the Marseilles area (distribution according to the silt content factor and depth).

N°	Espèces	C_{if} pélites	σ	C_{if} profondeur	σ
1	<i>Leanira yhleni</i>	89,5	22,4	62,0	28,0
2	<i>Eupanthalis kinbergi</i>	43,5	6,8	68,0	11,2
3	<i>Ancistrosyllis groenlandica</i>	62,0	36,1	66,5	10,2
4	<i>Nephtys hystericis</i>	91,5	16,0	53,0	22,3
5	<i>Glycera rouxi</i>	66,5	35,4	52,5	32,0
6	<i>Goniada maculata</i>	39,0	27,2	33,5	23,5
7	<i>Nereis longissima</i>	92,5	6,0	45,5	15,5
8	<i>Marphysa cf kinbergi</i>	88,5	22,2	86,5	13,7
9	<i>Onuphis cf leptota</i>	68,5	34,3	87,0	12,5
10	<i>Ninoe cf armoricana</i>	97,5	8,9	72,0	18,8
11	<i>Lumbrineris emandibulata mabiti</i>	70,5	33,0	31,5	29,8
12	<i>Aricidea assimilis</i>	60,0	27,1	58,5	39,8
13	<i>Aricidea claudiae</i>	87,5	12,1	39,5	16,5
14	<i>Spiophanes kroeyeri-reyssi</i>	77,5	33,0	55,0	28,3
15	<i>Laonice cirrata</i>	58,5	32,3	36,0	29,4
16	<i>Prionospio cirrifera</i>	78,5	24,0	26,0	27,4
17	<i>Prionospio ehlersi</i>	89,0	22,8	80,0	19,5
18	<i>Prionospio pinnata</i>	91,5	16,6	51,5	20,9
19	<i>Prionospio steenstrupi</i>	96,0	12,7	69,5	17,8
20	<i>Tharyx heterochaeta</i>	95,5	11,4	54,0	27,0
21	<i>Tharyx sp.</i>	85,5	26,2	60,0	22,9
22	<i>Chaetozone setosa</i>	85,0	20,3	60,5	29,7
23	<i>Chaetozone sp.</i>	57,5	33,7	76,5	25,9
25	<i>Poecilochaetus serpens</i>	49,5	19,2	60,0	37,1
26	<i>Magelona alleni</i>	88,0	18,3	43,0	19,3
27	<i>Leiocapitella dollfusi</i>	36,0	13,8	72,5	14,0
28	<i>Pseudoleiocapitella fauweli</i>	75,5	20,2	11,0	11,0
29	<i>Mediomastus cf capensis</i>	64,5	20,0	15,5	13,5
30	<i>Heteromastus filiformis</i>	81,5	25,0	46,0	22,0
31	<i>Clymene gracilis</i>	96,0	10,2	60,0	26,9
32	<i>Maldane glebifex</i>	58,5	28,7	40,5	32,1
33	<i>Asychis gotoi</i>	45,0	24,6	70,0	18,4
34	<i>Sternaspis scutata</i>	97,0	4,4	54,0	28,2
35	<i>Terebellides stroemi</i>	69,0	37,0	65,0	30,6
36	<i>Melinna cf monocerooides</i>	78,0	30,8	69,0	27,1
37	<i>Scalibregma inflatum</i>	44,5	24,4	73,0	17,5
76	<i>Nephtys hombergi</i>	39,0	30,8	25,5	21,4
77	<i>Marphysa bellii</i>	31,5	17,5	33,0	30,0
78	<i>Nematoneis unicornis</i>	24,0	9,9	60,0	22,5
79	<i>Hyalinoecia bilineata</i>	19,0	9,3	60,5	26,2
80	<i>Syllis cornuta</i>	17,5	8,0	47,5	25,1
81	<i>Lumbrineris latreilli</i>	50,0	37,4	47,0	18,3
82	<i>Drilonereis filum</i>	38,0	22,4	47,5	26,0
83	<i>Aricidea simonae</i>	29,0	11,8	66,5	6,0
84	<i>Tharyx cf tessalata</i>	30,0	21,3	62,5	9,4
95	<i>Notomastus latericeus</i>	37,5	27,4	44,5	24,7
97	<i>Pectinaria auricoma</i>	26,0	18,0	51,0	30,4
98	<i>Anobothrus gracilis</i>	55,0	36,4	65,0	25,1
99	<i>Amphiteis gunneri</i>	16,5	10,9	72,5	14,1
100	<i>Sabellides octocirrata</i>	14,0	6,0	65,0	12,2
119	<i>Paralacydonia paradoxa</i>	26,0	22,6	54,5	25,2
121	<i>Glycera alba</i>	18,5	13,1	47,0	21,1
122	<i>Eunice vittata</i>	15,0	5,1	40,0	32,4
123	<i>Auchenoplax crinita</i>	28,0	10,9	63,5	10,5
125	<i>Clymenella sp.</i>	53,5	19,4	72,5	16,1

tion nette entre différents groupes. De plus, la méthode de calcul accordant un « poids » prépondérant au type sédimentaire dans lequel l'espèce a son maximum d'abondance, les espèces très tolérantes vis-à-vis de la texture du substrat ont des valeurs centrales équivalentes à celles des espèces localisées dans les sables vaseux et les vases sableuses ex. *Poecilochaetus serpens* (n° 25, $C_{if}=49,5$) et *Lumbrineris latreilli* (n° 81, $C_{if}=50,0$). La simple ordination ne permet donc pas de révéler la tolérance à des valeurs limites du facteur; c'est pourquoi, outre la valeur centrale d'une espèce, l'écart type de la distribution a également été calculé, et chaque espèce a été représentée en fonction de ces deux valeurs.

RÉSULTATS

En dehors de conditions locales, telles les zones de pollution intense ou celles où s'exerce un hydrodynamisme important, Peres (1961) attribue à deux facteurs principaux : nature du substrat et quantité de lumière atteignant le fond, la diversité des aspects sous lesquels se présentent les communautés benthiques de l'étagé circalittoral. Glémarec (1969) remarque, à la suite de Picard (1965), que le second paramètre, s'il est justifié pour les peuplements d'épifaune de substrats durs, convient mal à ceux où l'endofaune est dominante;

s'appuyant sur ses données, Glémarec fait des variations thermiques et de la granulométrie les critères primordiaux de la classification des communautés de substrats meubles du plateau continental Nord-Gasconne, et considère le premier comme le facteur essentiel permettant de définir les étages. Granulométrie et variations de température sont, de même, les facteurs déterminant la répartition des espèces et des communautés de l'endofaune des sédiments circalittoraux de la région située entre le delta du Rhône et Marseille (Salen-Picard, 1982); cependant, en l'absence de mesures de température suffisamment rapprochées pour permettre d'établir une échelle de variation du facteur, utilisable pour les calculs de valeurs centrales, et bien que d'autres facteurs comme la pression ou l'éloignement à la côte puissent intervenir, la profondeur a été utilisée et considérée comme l'expression des variations thermiques. Outre les valeurs centrales sur le gradient taux de pélites, nous avons donc calculé, pour l'ensemble des 55 espèces déjà citées, les valeurs centrales sur le gradient profondeur.

Cas du taux de pélites (fig. 2)

Les valeurs centrales ont été calculées à partir du pourcentage de pélites des sédiments. Le tracé d'enveloppes ressort d'une initiative personnelle.

Cinq groupes d'espèces s'individualisent nettement : 1) aux valeurs centrales les plus faibles (< 30) et à un écart type faible correspondent des espèces ne supportant pas un envasement important telles *Nematonereis unicornis*, *Hyalinoecia bilineata*; l'écart type peu élevé signifie que ces espèces sont peu tolérantes; 2) vient ensuite un groupe d'espèces (C_{if} comprise entre 30 et 50, σ compris entre 20 et 30) d'autant plus tolérantes que l'écart

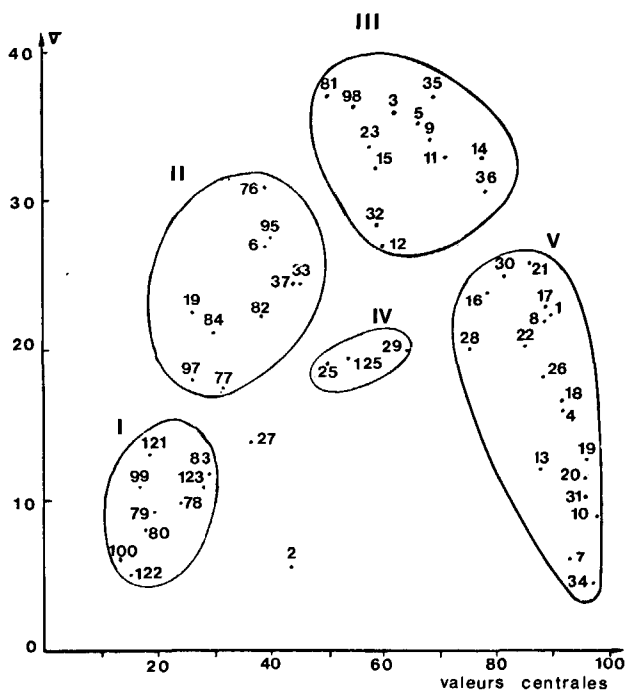


Figure 2
Représentation des espèces par leur valeur centrale et l'écart type (distribution sur le facteur taux de pélites).

Representation of species according to their central value and the standard deviation (distribution according to the silt content factor).

type de la distribution est plus important (cas de *Nephtys hombergi*), les valeurs centrales les plus élevées à l'intérieur de ce groupe (*Maldane glebifex* et *Asychis gotoi*) correspondent à des espèces déjà vasicoles; 3 et 4) pour une valeur centrale comprise entre 50 et 80, deux stocks d'espèces s'individualisent en fonction de la valeur de l'écart type. Un écart type supérieur à 30 équivaut à des espèces très tolérantes vis-à-vis de la texture du substrat : *Lumbrineris latreilli*, *Anobothrus gracilis*, *Glycera rouxi*, *Terebellides stroemi*...; un écart type peu différent de 20 correspond à des espèces vasicoles (*Poecilochaetus serpens*, *Clymenella* sp.) mais qui, soit en raison de leur comportement au sein du sédiment (espèces vivant dans des terriers aux parois plus ou moins consolidées, par exemple) soit en raison de leur éthologie alimentaire (espèces détritivores), se localisent dans des secteurs où la vitesse de sédimentation n'est pas trop élevée comme par exemple dans les sables vaseux et les vases sableuses de la périphérie de l'épandage pélimitique rhodanien; 5) une valeur centrale supérieure à 80 correspond à des espèces toutes inféodées à la fraction la plus fine du sédiment, et ce d'autant plus que l'écart type de la distribution est plus faible. A valeurs centrales sensiblement équivalentes, l'écart type permet donc de mettre en évidence un gradient depuis des espèces vasicoles tolérantes comme *Tharyx* sp. ou *Heteromastus filiformis* jusqu'aux espèces les plus strictement inféodées aux vases telles *Nereis longissima* et *Sternaspis scutata*.

Cas de la profondeur (fig. 3)

Les valeurs centrales ont été calculées à partir des profondeurs exprimées en mètres.

En fonction de leur valeur centrale sur le gradient profondeur et de l'écart type, les points espèces se répartissent selon deux groupes. 1) Le groupe A est composé de 36 espèces dont les valeurs centrales sont inférieures à 70 et dont l'écart type est supérieur à 15; il s'agit d'espèces eurythermes susceptibles d'être présentes depuis la limite supérieure jusqu'à la limite inférieure de l'étage circalittoral, mais qui ont une abondance maximale dans l'horizon supérieur de cet étage, probablement pour des raisons de quantité de nourriture disponible; certaines d'entre elles ont une distribution étendue également à l'étage infralittoral (*Nephtys hombergi* par ex.). 2) Le second groupe (B) comprend 16 espèces dont les valeurs centrales sont comprises entre 60 et 80 et dont l'écart type est toujours inférieur à 20; ces 16 espèces, du fait de leur sténothermie, se trouvent strictement localisées dans la partie la plus profonde de l'étage circalittoral.

Les cas de *Pseudoleiocapitella fauweli* (n° 28), *Mediomastus cf capensis* (n° 29) et de *Chaetozone* sp. (n° 23) sont particuliers. Les deux premières ($C_{if} < 20$, $\sigma < 12$) supportent les conséquences des variations thermiques mais, contrairement aux espèces du groupe A, ont une distribution restreinte à l'étage infralittoral et à la frange côtière de l'étage circalittoral; ces deux espèces sont à rattacher au groupe des espèces « opportunistes » des auteurs anglosaxons (Pearson, Rosenberg, 1978); tolérant mieux que les autres espèces un excès de

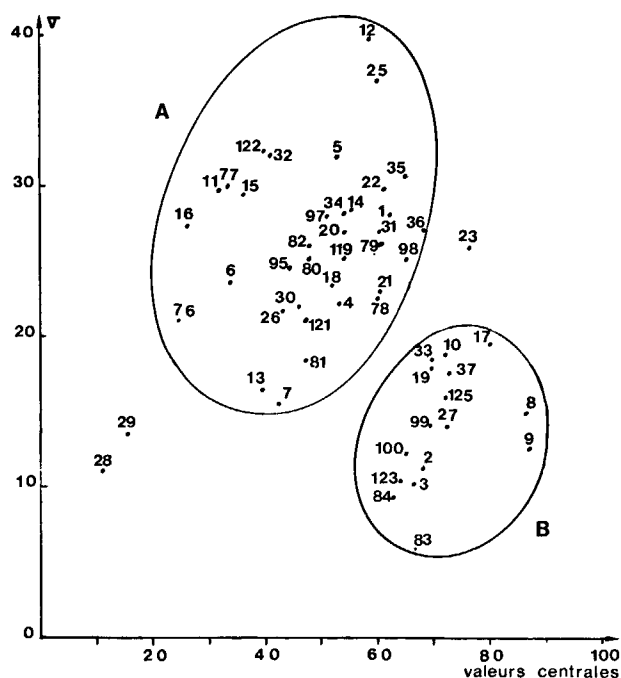


Figure 3
Représentation des espèces par leur valeur centrale et l'écart type (distribution sur le facteur profondeur).
Representation of species according to their central value and the standard deviation (distribution according to depth).

matière organique, elles prolifèrent dans les sédiments marins superficiels du littoral provençal (Salen-Picard, 1982). *Chaetozone* sp. ($C_{if} > 70$, $\sigma > 20$) est une espèce eurytherme présente dans les sédiments vaseux du plateau continental depuis environ 20 m de profondeur et dont l'abondance croît avec la profondeur; comme dans le cas de *Pseudoleiocardia* et de *Mediomastus*, le facteur variations thermiques ne suffit pas pour expliquer la localisation bathymétrique de l'espèce; il y a intervention d'un ou plusieurs autres facteurs non déterminés dans le cas de *Chaetozone* sp.

DISCUSSION. CONCLUSION

Le résultat de l'ordination des espèces en fonction de leur valeur centrale le long de l'échelle de variation d'un facteur se manifeste sous la forme soit d'un continuum, soit de regroupements plus ou moins nets. L'emploi de l'écart type, en créant un nouvel axe, augmente les possibilités d'obtenir des regroupements.

Les écarts types se distribuent en fonction de la moyenne selon une courbe rappelant une courbe de Gauss. Les valeurs les plus fortes de l'écart type (caractère ubiquiste) ont effectivement toutes les chances d'être rencontrées pour des valeurs centrales moyennes et les valeurs les moins importantes (caractère strict) pour les valeurs centrales les plus faibles ou les plus élevées; l'emploi de l'écart type joint à celui de la valeur centrale donne de meilleurs résultats que cette dernière valeur utilisée seule lorsqu'il s'agit de délimiter des contingents d'espèces en fonction d'un seul facteur du milieu.

Le choix de l'écart type plutôt que celui de l'intervalle de variation se justifie par le fait que, bien que l'écart

type soit un indice très sensible aux valeurs extrêmes de la distribution, la pondération par les effectifs permet d'annuler l'effet d'individus isolés « accidentellement » présents dans des biotopes différents de leur milieu habituel.

Les inconvénients et les limites de la méthode sont ceux inhérents au calcul même des valeurs centrales, et ont été bien développés dans Intes (1980) et Plante et Le Loeuff (1982). Les principales limites sont liées aux conditions d'échantillonnage et au fait que, la valeur centrale étant une moyenne, elle n'a de sens que si elle est calculée pour une espèce suffisamment fréquente.

La comparaison des regroupements d'espèces individualisés par cette méthode avec les résultats acquis au cours des nombreux travaux réalisés sur le macrobenthos des substrats meubles des côtes provençales par Pères et Picard (1964) et Picard (1965), pour ne citer que ces deux auteurs, montre une assez bonne correspondance. Picard (1965) distingue, en fonction de la granulométrie du sédiment, les contingents d'espèces suivants : sabulicoles strictes, sabulicoles tolérantes, gravellicoles, mixticoles, vasicoles strictes, vasicoles tolérantes et espèces à large répartition écologique. Les sédiments dépourvus de pélites : sables fins, sables grossiers et graviers ayant une distribution bathymétriquement très limitée, n'ont pas été inclus dans ce travail, de sorte que les espèces sabulicoles strictes et gravellicoles ne peuvent apparaître; de plus, compte tenu du critère employé, ces deux catégories ne sauraient être distinguées l'une de l'autre; l'utilisation d'un facteur dimensionnel, comme la médiane, pourrait, dans le cas de sédiments bien classés, permettre de les révéler. Les espèces mixticoles correspondent au groupe I (fig. 2); elles sont présentes dans des sables plus ou moins grossiers, où les interstices laissés entre les grains sont colmatés par une fraction vase; de ce fait, leur valeur centrale pour le taux de pélites n'est jamais inférieure à 10, mais, peu tolérantes à l'envasement, cette valeur centrale n'est jamais supérieure à 30 et l'écart type est faible.

Les espèces à large répartition écologique *sensu* Picard sont, suivant le type de substrat où elles ont leur maximum d'abondance, réparties entre les groupes II et III, correspondant respectivement aux espèces sabulicoles tolérantes et aux espèces vasicoles tolérantes; leur valeur centrale pour le taux de pélites reste toujours comprise entre 30 et 60, et l'écart type de la distribution est toujours supérieur à 20. Les espèces vasicoles tolérantes, selon qu'elles supportent des vitesses de sédimentation élevées ou non, sont distribuées entre les groupes III et IV; enfin, les espèces vasicoles strictes ont toutes une valeur centrale pour le taux de pélites supérieure à 80 et un écart type inférieur à 20.

Les espèces les moins tolérantes sur le gradient des pélites ($\sigma < 20$) ont des valeurs centrales ne dépassant pas 30, pour celles du groupe I, 60 pour celles du groupe IV et pas inférieures à 80 pour celles du groupe V. Des taux d'envasement de 30 et 60 % représentent, dans la région étudiée, des seuils correspondant à des changements de communautés : passage de la

biocénose des fonds détritiques côtiers à celle des fonds détritiques envasés pour un taux d'envasement supérieur à 30 %, puis, au-dessus de 60 %, passage à celle de la vase terrigène côtière; un taux de pélites supérieur à 80 % correspond, à l'intérieur des vases terrigènes côtiers, à l'accélération des phénomènes de sédimentation (Salen-Picard 1982).

Sur le gradient profondeur, la séparation entre les groupes A et B (fig. 3) s'effectue pour une valeur centrale égale à 70; mais si un renouvellement d'espèces est bien observé aux environs de 70 m, il n'y a pas changement de communautés, les trois biocénoses citées pouvant atteindre la limite inférieure de l'étage circalittoral (Picard, 1971; Salen-Picard, 1982).

Le présent travail étant avant tout l'exposé d'une méthode, les comparaisons avec les résultats obtenus dans d'autres aires géographiques seront limitées aux travaux de Guille (1971) dans l'ouest du Golfe du Lion, Glémarec (1969) pour le plateau continental Nord-Gascogne, et Intes (1980), ce dernier ayant calculé les valeurs centrales pour le taux de pélites et la température de plus d'une centaine d'annélides polychètes du plateau continental ivoirien.

Les peuplements décrits dans l'étage circalittoral de la région de Banyuls s'apparentent à ceux de la région marseillaise, mais Guille (1971) note des différences parfois importantes quant à l'affinité de certaines espèces; beaucoup d'espèces vasicoles strictes à Marseille (*Sternaspis scutata*, *Prionospio pinnata*) supportent à Banyuls une proportion notable d'éléments plus grossiers; Guille attribue le phénomène à « la grande turbidité des eaux qui provoque un saupoudrage de pélites sur tous les biotopes ». En fonction de la granulométrie du substrat, Glémarec (1969) distingue 17 catégories d'espèces dont 7 principales; en fonction du taux de pélites, il met en évidence un certain nombre de seuils coïncidant avec nos résultats : 10 % de pélites est la limite supérieure tolérée par les espèces sabulicoles strictes et gravellicoles, 30 % représente non seulement le seuil au-dessus duquel de nombreuses espèces sabulicoles tolérantes ne peuvent plus se développer, mais aussi le pourcentage indispensable à l'établissement des espè-

ces vasicoles, enfin 60 % représente la limite supérieure d'extension des espèces mixticoles. En fonction de la profondeur, Glémarec (1969) distingue un étage circalittoral côtier d'un étage circalittoral du large avec changement de communautés au passage de l'un à l'autre; les conclusions de Guille (1971) rejoignent les nôtres, bien que le renouvellement des espèces s'effectue un peu plus profondément à Banyuls qu'à Marseille, en relation certainement avec les conditions hydrodynamiques.

Dans le Golfe de Guinée, Intes (1980) souligne l'analogie des catégories qu'il a individualisées à partir des valeurs centrales des espèces sur le gradient des pélites avec celles proposées par Picard (1965) pour la région marseillaise, mais signale des différences d'affinités, pour une même espèce, entre deux aires géographiques, différences attribuées, comme dans le cas de Banyuls, aux conditions particulières de la sédimentation sur le littoral ivoirien. En effet, 22 des espèces traitées au cours de ce travail sont présentes sur le plateau continental ivoirien; 13 d'entre elles ont des valeurs centrales, sur le gradient des pélites, beaucoup plus élevées à Marseille que dans le golfe de Guinée; c'est notamment le cas de *Chaetozone setosa* ($C_{17}=8,6$ dans le golfe de Guinée contre 85,0 à Marseille), *Prionospio ehlersi* (22,1 et 89,0), *Sternaspis scutata* (36,4 et 97,0), *Leanira yhleni* (29,8 et 89,5), *Terebellides stroemi* (17,6 et 69,0) et *Prionospio pinnata* (50,6 et 91,5).

La méthode peut donc se révéler être d'un grand intérêt dans des secteurs géographiques pour lesquels on ne dispose pas d'une expérience comparable à celle acquise dans la région de Marseille, à condition que les précautions d'échantillonnage déjà évoquées soient respectées, c'est-à-dire que tous les milieux représentés figurent avec un nombre équivalent de prélèvements. On ne doit pas non plus perdre de vue que les résultats obtenus ne sont valables que dans la région étudiée; une même espèce pouvant présenter des valeurs centrales très différentes, pour un même facteur, d'une région à l'autre; mais l'étude même de ces différences, reflets de l'interaction entre conditions locales et facultés d'adaptation des espèces, peut d'ailleurs servir à mieux cerner l'écologie de ces dernières.

RÉFÉRENCES

- Glémarec M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne, *Thèse Doct. État, Univ. Paris*, 167 p.
- Guille A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune, *Vie et Milieu*, 21, 149-280.
- Intes A., 1980. Les annélides polychètes du golfe de Guinée central. Systématique, écologie, zoogéographie, *Thèse Doct. État, Univ. Bretagne occidentale*, 264 p.
- Le Loeff P., Intes A., 1979. Principes d'une méthode d'étude simple des peuplements benthiques : analyse par des valeurs centrales. Première application à la faune des polychètes du plateau continental de Côte d'Ivoire, *Comm. Colloq. U.O.F. Nantes*, 2 p.
- 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.
- Peres J. M., 1961. *Océanographie biologique et biologie marine. I. La vie benthique*, Presses Universitaires de France, Paris, 540 p.
- Peres J. M., Picard J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée, *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 31, 47, 3-137.
- Picard C., 1971. Les peuplements de vase au large du golfe de Fos, *Téthys*, 3, 3, 569-618.
- Picard J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise, *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 36, 52, 1-160.
- Plante R., Le Loeff P., 1982. Le benthos marin et les stratégies d'échantillonnage, in : *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, Presses de l'Université Laval, Québec, Masson Ed., 494 p.
- Salen-Picard C., 1982. Contribution à l'étude dynamique de peuplements marins de substrats meubles : les peuplements macrobenthiques circalittoraux soumis à l'envasement dans la région provençale, *Thèse Doct. État, Univ. Aix-Marseille II*, 265 p.
- Whithaker R. H., 1967. Gradient analysis of vegetation, *Biol. Rev.*, 49, 207-264.