

Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques

Écologie dynamique
Perturbation climatique
Cycles d'activité solaire
Biogéographie
Dynamic ecology
Climatic stress
Cycles of solar activity
Biogeography

M. Glémarec
Laboratoire d'Océanographie biologique, Université de Bretagne Occidentale,
29283 Brest, France.

Reçu le 8/12/78, révisé le 19/2/79, accepté le 27/2/79.

RÉSUMÉ

Dans les études de succession écologique, certaines perturbations apportées aux peuplements benthiques sont dues à des phénomènes d'ordre climatique que nous essayons de hiérarchiser. Dans les régions tempérées, les populations montrent, tous les hivers, une baisse d'effectif, c'est le phénomène de saisonnalité. De mauvaises conditions climatiques aperiodiques peuvent apparaître, ce sont les hivers très rigoureux de 1962-1963, de 1969-1970... responsables de fortes mortalités engendrant par là des déséquilibres au sein des peuplements. A la suite de violentes tempêtes, tout à fait aperiodiques, la couche de surface du sédiment peut être entièrement détruite et les peuplements sont dispersés. Deux autres types de perturbations de plus grande période peuvent être liées à l'activité solaire. Les températures de surface de la mer et le cycle undécennal du nombre de taches solaires sont en phase et ces modifications climatiques entraînent des déplacements des frontières biogéographiques. La disparition des herbiers de *Zostères* en Bretagne pourrait être un phénomène cyclique dont l'ampleur et la chronologie rappellent le cycle de Russell. Cette période correspond à la phase maximale d'activité solaire du cycle séculaire. Ces perturbations interviennent donc dans les processus normaux d'une succession écologique et leurs effets pouvant se cumuler ils sont parfois indissociables.

Oceanol. Acta, 1979, 2, 3, 365-371

ABSTRACT

Temporal fluctuations in benthic communities in relation to climatic changes

The purpose of this study is to propose a classification of the climatic stresses which affect the ecological succession of benthic populations. In the temperate zones, these populations exhibit a seasonal pattern, with a reduction of their size every winter. This seasonal phenomenon may be accompanied by aperiodic stresses (e. g. during the very hard winters of 1962-1963 and 1969-1970, which were accountable for high mortalities); during violent storms the upper layer of the bottom may be destroyed, with a consequent dispersion of their inhabiting communities. Periodic stresses of another kind are probably related to solar activity: variations in sea-surface temperatures and the eleven-year cycle of sunspots are in phase, and the ensuing climatic changes result in a drift of the limits of biogeographic areas. The normal course of ecological succession in this subject to the cumulative effects of periodic and aperiodic climatic stresses. Some examples are discussed in the article, with particular reference to benthic communities in the Bay of Biscay.

Oceanol. Acta, 1979, 2, 3, 365-371.

INTRODUCTION

Dès la fin du siècle dernier, certains phénomènes biologiques sont apparus comme étant périodiques, c'est le

cas des captures exceptionnelles de harengs par exemple (Ljungmann, 1882). Ce n'est par contre que très récemment que l'on a véritablement montré l'importance des

variations climatiques sur les changements de populations et une abondante littérature est consacrée à ces phénomènes : Cushing, Dickson, 1976; Beverton, Lee, 1965; Crisp, 1965; Southward *et al.*, 1975.

Les données biologiques permettant de mettre en évidence de telles périodicités de quelque amplitude qu'elles soient, sont essentiellement empruntées au domaine halieutique, où les statistiques sont les plus abondantes. Les variations au sein du plancton, ou celles concernant les organismes de la zone intertidale sont également évoquées dans ces travaux. C'est évidemment l'Atlantique Nord-Est qui rassemble le plus de données et en nous limitant dans nos régions côtières Nord-Est atlantiques, aux peuplements des fonds meubles, pour lesquels les éléments sont encore disparates, il est possible de hiérarchiser ces phénomènes climatiques selon leur périodicité.

LES PERTURBATIONS CYCLIQUES D'ORDRE CLIMATIQUE

L'étude suivie sur plusieurs années de certains peuplements de la plate-forme continentale nous permet d'entrevoir l'amplitude et la périodicité de leurs fluctuations temporelles. Les travaux d'écologie dynamique sont encore trop peu nombreux — hormis l'étude des modifications apportées aux peuplements par les actions anthropiques (pollution) — il est cependant possible de mettre en évidence des perturbations allogéniques qui viennent bouleverser les processus normaux d'une succession écologique supposée continue.

Dans une séquence temporelle supposée continue, on distingue l'action propre des organismes sur le milieu, et le développement de plus en plus complexe de relations de compétition entre organismes comme on le suppose dans un état de maturité idéale et toute théorique dans le milieu marin, c'est la notion de climax. Ce sont des processus autogéniques qui expliquent les fluctuations dans l'importance relative des populations compétitrices.

C'est l'exemple de populations de *Macoma baltica* extrêmement faibles en Mer Baltique durant une période où elles sont dominées par l'Amphipode *Pontoporeia affinis* (12 000/m²) qui consomme les jeunes larves de *Macoma* s'installant (Segerstråle, 1965). Cette corrélation entre deux espèces s'inverse au bout de quelques années, c'est ce que l'on décrit sous le nom de rotation biologique, elle n'est en aucun cas due à des facteurs allogéniques et ne sera pas développée ici.

En se limitant aux phénomènes d'ordre climatique, il est possible dans nos régions tempérées, d'identifier quatre grands types de perturbations cycliques périodique ou aperiodique entraînant des modifications qualitatives ou quantitatives au niveau des peuplements. Selon leur périodicité croissante on peut distinguer : une perturbation climatique hivernale; une perturbation climatique pluriannuelle; une perturbation météorologique exceptionnelle; une perturbation périodique relative à l'activité solaire; une perturbation périodique à l'échelle du demi-siècle.

PERTURBATION CLIMATIQUE HIVERNALE

Dans nos régions tempérées, les conditions hivernales sont défavorables aux populations, puisque l'ensemble d'entre elles subissent une diminution de leurs effectifs, le plus souvent après les pontes automnales, la mortalité est forte et dès le début du printemps, de nouveaux recrutements apparaissent, le peuplement retrouve l'état de maturité qu'il avait acquis l'année précédente, il peut dépasser ce stade dans la majorité des cas. Dans le cas le plus général, sur les fonds meubles infralittoraux, en période hivernale, il y a donc un léger retour en arrière vers un état de maturité moindre. Cette perturbation climatique annuelle est surtout due aux variations de température, mais il faut y associer la baisse d'intensité du facteur lumière et par là, tous les processus d'ordre photosynthétique.

Les populations herbivores et détritivores sont affectées ainsi que leurs prédateurs. Ce sont avant tout les communautés de l'infralittoral qui sont touchées par ce « stress » hivernal puisque les organismes doivent tolérer une amplitude thermique de plus de 10° au cours de l'année. Les écarts thermiques étant moindres dans les étages plus profonds, les fluctuations des populations devraient être moins importantes. Ceci n'est pas évident car lorsque les conditions écologiques ne varient guère, cela n'entraîne pas nécessairement un équilibre plus important au niveau des populations.

On trouve dans la littérature nombre d'exemples de ce type de perturbation hivernale, ce que Rachor, Gerlach (1975) désignent sous le nom de « seasonality ».

L'étude suivie sur plusieurs années du peuplement des sables fins envasés en baie de Concarneau (Chardy, Glémarec, 1977) illustre cette « saisonnalité » de façon très théorique (fig. 1 a). Partant d'une phase initiale du peuplement, phase pionnière, la communauté colonise peu à peu le milieu et acquiert une maturité croissante, mais chaque année, il y a retour en arrière. Cette perturbation frappe les populations à des états de maturité différents et les chutes des effectifs sont d'autant moins accusées que la communauté est à un état de maturité avancé. La colonisation croissante du milieu n'est pas infinie et un état d'équilibre s'instaure lorsque les relations interspécifiques se sont développées au maximum. Ce stade climax — lié aux ressources alimentaires et aux relations de prédation — représente donc le plafonnement de cette maturité.

Pour la communauté de la baie de Concarneau, les effectifs entre l'hiver et l'été passent de 1 à 1,8 au début de la phase de colonisation, l'écart n'est que de 1 à 1,5 lorsque la communauté acquiert sa maturité. Buchanan *et al.* (1978) montrent qu'au niveau des peuplements benthiques au large du Northumberland, le nombre total d'individus varie de mars à septembre de 1,5 à 4. Dans des communautés sur des sédiments instables, ce rapport peut passer de 1 à 20. Ceci n'est qu'un exemple, qui n'est guère généralisable, car le concept de stabilité doit être évoqué avec prudence. La stabilité au sens dynamique exprime la résistance à la perturbation, c'est-à-dire la vitesse à laquelle la communauté retourne au stade initial avant perturbation (Horn, 1974). Cette stabilité dynamique décroît avec la succession et une

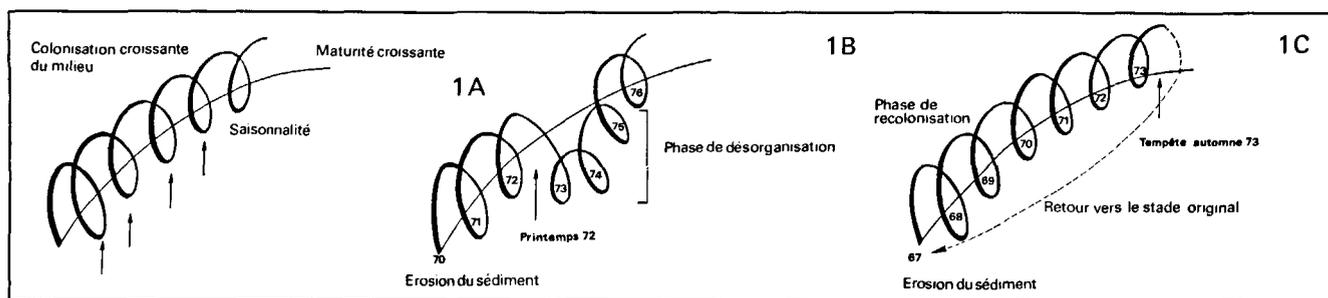


Figure 1
Schéma illustrant les différentes perturbations qui peuvent affecter les peuplements durant leur phase de maturité croissante.

Diagram showing perturbations affecting communities during their phase of increasing maturity.

communauté pourra être frappée d'autant plus rudement qu'elle a atteint son stade climax. Ce stade ne signifie pas stabilité plus importante, puisque l'occupation du milieu est maximale, la moindre perturbation extérieure ne peut qu'accroître une tendance éventuelle à l'autodestruction, lorsque l'occupation territoriale est maximale.

PERTURBATION CLIMATIQUE PLURI-ANNUELLE

Des conditions climatiques tout à fait anormales peuvent apporter des modifications importantes au niveau des peuplements. C'est le cas par exemple, de l'hiver 1962-1963 à propos duquel existe une abondante littérature. Ziegelmeier (1964) a décrit la destruction d'une part importante du macrobenthos infralittoral « in German Bight », Crisp (1964) a recensé les effets de cet hiver sur la faune intertidale des côtes anglaises ainsi que Lucas (1969) en Bretagne. Gerdes (1977) dans une étude suivie sur 5 années de 1969 à 1975 sur les populations d'*Amphiura filiformis* au sud d'Helgoland met clairement en évidence la disparition des *Amphiura filiformis* lors des mauvaises conditions climatiques de l'hiver 1969-1970 : la température est restée inférieure à 3,5° durant 3 mois, la température minimale étant de 0°. Absentes durant 4 années, les *Amphiura* réapparaissent l'été 1974 à partir d'une population plus profonde et éloignée de 55 km. Elles avaient également disparu après l'hiver rigoureux de 1962-1963. En baie de Concarneau, nous avons montré (Glémarec, 1978) l'influence de températures anormalement basses au printemps 1972.

Cette saison est capitale dans les zones tempérées, car la majorité des espèces accomplissent la maturation de leurs produits génitaux et pondent dès le printemps. S'il y a anomalie climatique, les cycles de développement s'enchaînent mal, les larves ne trouvent plus dans le plancton les proies phytoplanctoniques qui leur sont indispensables...

Dans le cas de la baie de Concarneau, cet accident est survenu à un moment où le peuplement était en phase de colonisation croissante, avec occupation de plus en plus poussée du milieu puisque les populations d'*Amphiura filiformis* atteignaient jusqu'à 700/m². Les effets de ce mauvais printemps sont donc très accusés, il constitue un point de rupture à partir duquel le peu-

plement se désorganise, les relations d'équilibre entre espèces se modifient. La figure 1 b illustre cet accident climatique, la phase de désorganisation s'estompant, le peuplement retrouve une certaine maturité. Bien que ces accidents n'apparaissent pas avec une périodicité régulière, ils sont apparus en Bretagne en 1972 et 1978, leur périodicité serait de l'ordre de 5 à 7 ans. De même les hivers très rigoureux sont apparus en Europe en 1962/1963 et 1969/1970.

Buchanan *et al.* (1978) montrent qu'à la suite du mauvais hiver de 1969-1970, il y a progression constante des effectifs des peuplements vers un état plus stable et équilibré, il s'agit là aussi d'une phase de colonisation — aux paramètres très bien analysés — favorisée par une suite de six hivers doux, de 1971 à 1976.

PERTURBATION MÉTÉOROLOGIQUE EXCEPTIONNELLE

Des conditions météorologiques tout à fait exceptionnelles, comme les violentes tempêtes, bouleversent fortement la surface du sédiment et les peuplements sont dispersés. Dans notre étude sur la baie de Concarneau (Glémarec, 1978), il est clairement démontré que le point de départ de la succession suivie correspond à une tempête exceptionnelle de février 1970 (fig. 1 b). De 1964 à 1976, la pointe de Bretagne a subi cinq tempêtes exceptionnelles, avec des vents dépassant 150 km/h. La plus violente est celle de la mi-février 1970. Les vents de secteur Ouest à Nord ont pu engendrer des vagues qui ont induit des courants sur le fond, détruisant la couche de surface et dispersant les petites espèces benthiques. C'est le cas de la station la plus profonde à 28 m.

Rachor et Gerlach (1975) décrivent un phénomène identique en Mer du Nord au Nord-Ouest d'Helgoland. A la suite d'une violente tempête en février 1967, qui engendre des vagues de 6 m de hauteur, la communauté à *Venus gallina* sur sable fin à 28 m de profondeur est entièrement dispersée. Les auteurs décrivent de 1967 à 1975 la phase de régénération du peuplement. Les données sédimentologiques de 1968 et 1969 concernant ce secteur, montrent qu'une couche de sédiment d'une dizaine de centimètres d'épaisseur s'est déposée, durant la période de calme qui a suivi l'érosion de la couche de surface par la tempête, sur un type de substrat tout différent.

Rachor et Gerlach concluent que les conditions de stabilité du peuplement ne peuvent exister sur une longue période de temps, au niveau de ces sables fins soumis aux remaniements des tempêtes exceptionnelles en Mer du Nord. La figure 1 c schématise ce que peut être une succession dans un tel milieu soumis aux tempêtes. Les étapes de la succession peuvent tendre vers un état proche du climax relativement stable et équilibré; le nombre d'espèces et le coefficient de diversité — deux indices de ce que peut être le climax — croissent jusqu'à la tempête d'octobre 1973, qui marque un nouveau déséquilibre.

La densité croissante de *Magelona papillicornis* illustre cette colonisation croissante :

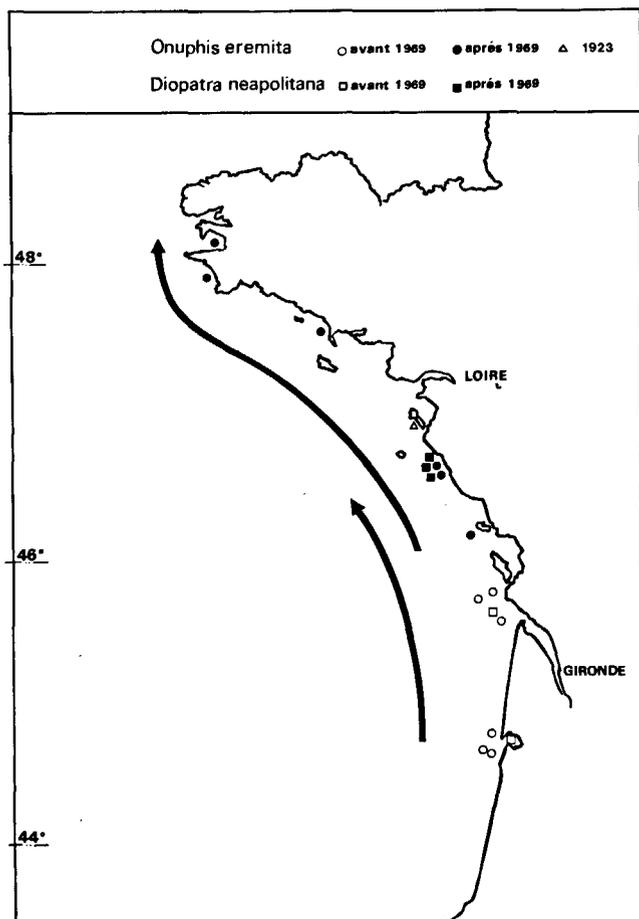
	1969	1970	1971	1972	1973	1974
N/m ²	600	1 300	2 900	3 600	4 700	4 200

Sur ces milieux instables, la tendance climacique reste plus difficile à mettre en évidence que dans le cas de sédiments envasés, où l'hydrodynamisme est moins marqué, les populations y sont également plus dispersées et les variations spatiales à l'intérieur d'une même unité de peuplement se surimposent toujours aux variations temporelles. Si une certaine stabilité existe dans ces

Figure 2

Localisation dans le Golfe de Gascogne d'*Onuphis eremita* et de *Diopatra neapolitana* avant et après 1969.

Location in the Bay of Biscay of *Onuphis eremita* and *Diopatra neapolitana*, before and after 1969.



milieux, la phase de recolonisation ne dépassera jamais 5 à 10 cm, car avant ce laps de temps, une nouvelle perturbation atmosphérique vient bouleverser le peuplement.

PERTURBATION PÉRIODIQUE RELATIVE A L'ACTIVITÉ SOLAIRE

Au cours de la dernière décade 1965-1975, nous avons assisté dans le Golfe de Gascogne, à la migration vers le Nord d'espèces à affinité méridionale, c'est-à-dire lusitanienne et méditerranéenne. Il s'agit de deux Eunicieniens : *Onuphis eremita* et *Diopatra neapolitana*. La couverture générale de la plate-forme Nord-Gascogne de 1962 à 1967, (Glémarec, 1969) et les travaux de Longère et Dorel (1970), de Monbet (1972) réalisés de 1967 à 1970, permettent de limiter à l'époque *Onuphis eremita* et *Diopatra neapolitana* à l'embouchure de la Gironde (fig. 2).

De nouvelles campagnes effectuées en 1974, 1975 et 1976, par J. Guillou et Ch. Hily (communications personnelles) à l'extérieur des Pertuis Charentais et sur la côte vendéenne — sur les mêmes sites où nous avons travaillé personnellement quelques années auparavant — permettent d'affirmer que ces espèces ont repoussé vers le Nord leur limite septentrionale, c'est ainsi qu'*Onuphis eremita* a migré de la Gironde en baie de Douarnenez en quelques années, de 1968 à 1976. *Diopatra neapolitana* a progressé jusqu'en Vendée.

Fischer-Piette (1963) a décrit de tels déplacements des frontières biogéographiques pour des espèces qui sont à leur limite d'extension géographique et selon la terminologie de cet auteur la migration des deux Eunicieniens correspond à la méridionalisation de la faune. Nous avons recherché une interprétation de ce phénomène dans les fluctuations climatiques. Les températures moyennes de l'air établies sur les mois de septembre et octobre à la station de Brest décrivent une courbe dont les accidents mettent en évidence une périodicité de 12 années (fig. 3). Ces courbes sont similaires sur la façade atlantique à Brest, Bénodet et Biarritz.

Les algologues Walker (1956) et Ardré (1970) ont relevé la corrélation surprenante qui existe entre l'abondance de peuplements algaux respectivement en Écosse et au Portugal avec la variation cyclique undécennale du nombre de taches solaires. Ardré montre le développement d'espèces d'affinités septentrionales de 1957 à 1963 sur les côtes du Portugal, cette « reseptentrionalisation » correspond à la phase descendante du cycle n° 19 (fig. 4) dans la numérotation des cycles d'activité des taches solaires de Waldmeier (1966). Nous savons d'après King (1973), Colebrook (1977), Muir (1977) que l'activité des taches solaires est corrélée avec les variations météorologiques réfléchies sur le milieu marin. Cette activité solaire en influant sur la circulation de la basse atmosphère est responsable des vents anormaux de Sud qui induisent des variations dans les températures de surface dans le Nord-Est Atlantique. Températures de surface et cycle des taches solaires sont en phase, c'est ce qu'illustre la figure 3.

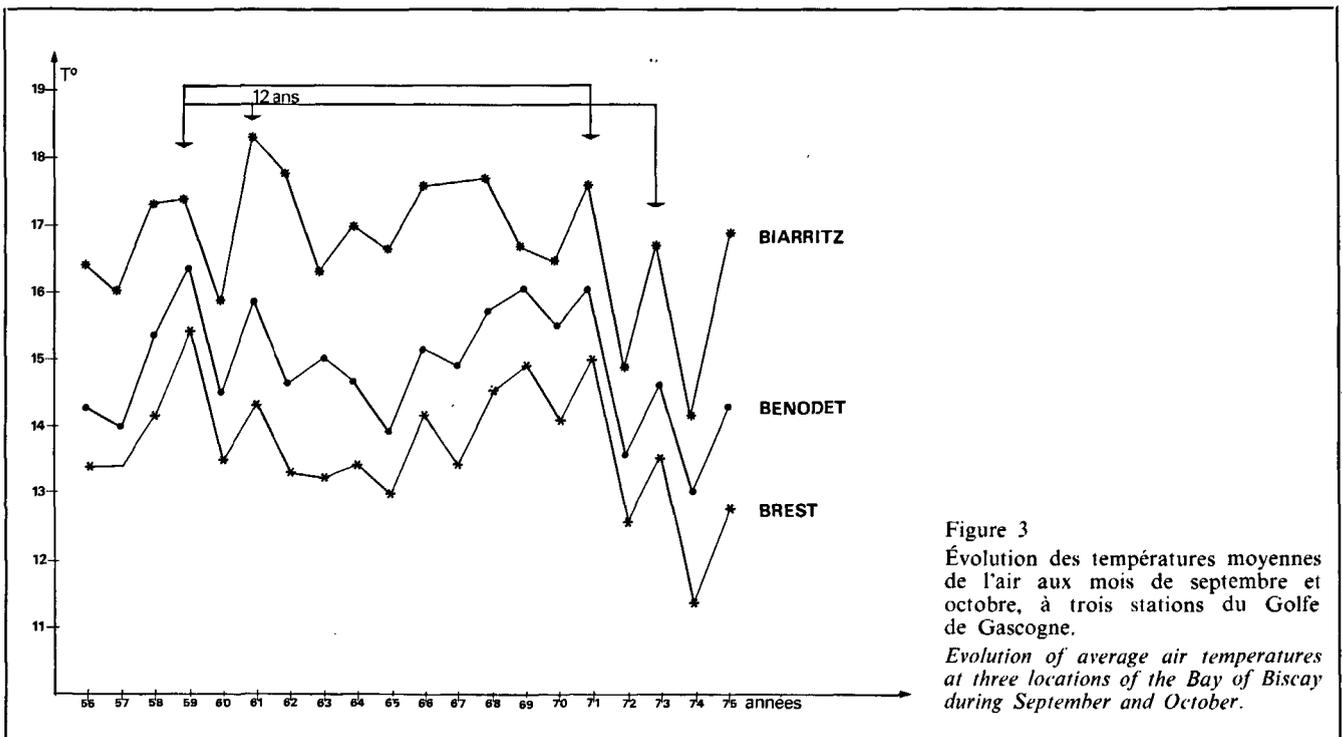


Figure 3

Évolution des températures moyennes de l'air aux mois de septembre et octobre, à trois stations du Golfe de Gascogne.

Evolution of average air temperatures at three locations of the Bay of Biscay during September and October.

La méridionalisation illustrée par la migration d'*Onuphis eremita* et de *Diopatra neapolitana* correspond à la phase ascendante du cycle n° 20, c'est-à-dire que cette migration a dû être effective à partir de 1965 et qu'une fois implantées, ces espèces n'ont pas régressé durant la phase descendante du cycle 20. Il est intéressant de noter que ces migrations vers le Nord, s'effectuant de proche en proche au niveau des sables fins infralittoraux. C'est en effet dans cet étage, entre 0 et 15 m, qu'à la fin de l'été, les températures sont suffisamment élevées pour que la reproduction ait lieu normalement. De génération en génération, l'espèce une fois installée dans une aire zoogéographique, s'adapte aux conditions plus septentrionales (phénomène d'adaptation) et, à moins d'un accident climatique important, l'espèce ne régresse plus. L'évolution quantitative de ces populations au sein de la communauté des sables fins est évidemment pleine d'intérêts. En effet, ce ne sont pas des individus isolés, les populations sont abondantes, comme c'est le cas de toutes les espèces colonisatrices. Les exemples de ces perturbations ou modifications qualitatives et quantitatives dans les peuplements benthiques imputables aux cycles d'activités solaires sont encore trop peu nombreux, ils mettent l'accent sur le fait que les limites zoogéographiques ne sont jamais figées et que la répartition zoogéographique d'une espèce ne peut être définie que pour une période donnée.

Fauvel, dès 1923, signalait la présence d'*Onuphis eremita* sur les rivages de Vendée (fig. 2), sans plus de détails. Étaient-ce des individus isolés ou des représentants de populations plus importantes? Cette espèce étant, sans conteste, absente de cette région de 1962 à 1967, l'ancienne localisation de Fauvel peut suggérer le mouvement de « va et vient » avec extension vers le Nord, puis retrait vers le Sud, en liaison avec une perturbation climatique cyclique.

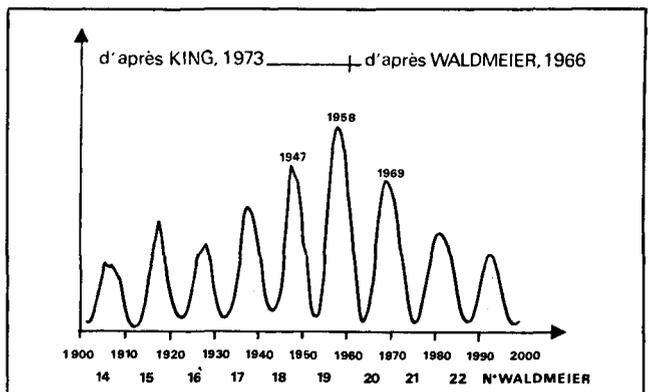
PERTURBATION PÉRIODIQUE A L'ÉCHELLE DU DEMI-SIÈCLE

Un phénomène bien connu sur les côtes nord atlantiques concerne la disparition progressive des herbiers de *Zostères* (*Zostera marina*) survenue à partir de 1930-1935 (Den Hartog, 1970). La cause de cette disparition (wasting disease) est restée relativement inexplicée. Or, depuis les années 1965 en Bretagne, on a assisté à la renaissance foudroyante de ces herbiers. Wyer *et al.*, (1977) ont évalué à 14 ha la surface couverte par les herbiers en 1953 dans un secteur de l'estuaire de la Tamise. Après 1960, la croissance de ces herbiers apparaît de façon foudroyante pour atteindre une surface de 85 ha dans le même secteur considéré.

Figure 4

Moyenne annuelle du nombre de taches solaires mettant en évidence les cycles undécennaux (numérotation de Waldmeier) et la tendance séculaire atteignant son maximum en 1958.

Average annual number of sunspots showing the 10-11 year cycles and the secular trend, which reaches a maximum in 1958.



Le déclin de ces herbiers de 1930 à 1965 évoque de façon surprenante, le « cycle de Russell » défini à partir des populations planctoniques de Manche Ouest par Southward (1975).

Ce cycle indéniable, qu'il est inutile de développer ici, montre les modifications dans les populations planctoniques, les eaux à sardines remplaçant les eaux plus froides à harengs, pendant une période qui correspond (de 1933 à 1965) aux cycles d'activité solaire 17, 18 et 19. Ces trois cycles undecennaux font partie d'un cycle séculaire (11×9) qui s'étend de 1901 à l'an 2000, et correspondent à la phase ascendante de ce cycle séculaire (fig. 4).

Aux eaux à sardines de l'écosystème pélagique peut correspondre la disparition des herbiers dans le domaine benthique. Cette disparition a eu des incidences géomorphologiques et sédimentologiques comme nous le montrons dans la partie orientale du Golfe du Morbihan (fig. 5). En 1925, l'herbier était florissant, des chenaux profonds, serpentant entre les immenses platiers envasés recouverts d'herbiers, permettaient la navigation et la pêche côtière. La disparition progressive de l'herbier à partir de 1930 entraîne l'érosion des platiers d'environ 1,50 m de hauteur, car l'herbier ne retient plus les particules fines, des reliefs rocheux sont mis à nus, des débris de *Zostères* s'accumulent dans les chenaux et les actions hydrodynamiques réparties sur l'ensemble de la superficie offerte n'empêchent pas les chenaux de se combler (Glémarec, 1964). A partir de 1965, l'herbier renaît. En freinant les actions hydrodynamiques, il permet aux particules fines de se sédimenter, le niveau des platiers s'élève, tandis que les courants recréent les chenaux. En 1975 les niveaux des platiers et des chenaux se rapprochent de ce qu'ils étaient en 1925. Ces changements de niveau, observés à l'échelle d'une vie humaine sont concrétisés par l'apparition et la disparition sous le sédiment d'un îlot rocheux et d'anciens piquets de bois témoins d'une activité humaine ancienne — propos que nous avons recueilli auprès des plus anciens pêcheurs de ce secteur —. En 1975, ces témoins sont recouverts par la vase, ils affleuraient vers 1965, mais aussi vers 1915, ce qui prouve que la phase maximale d'extension des herbiers de 1925 avait été précédée d'une période d'érosion et d'extension moindre des herbiers.

Ceci laisse supposer que la disparition des herbiers est un phénomène cyclique dont la chronologie rappelle de façon surprenante le cycle de Russell. L'amplitude est de l'ordre du demi-siècle : puisqu'il existe environ 50 années entre les phases d'érosion (1915-1965) ou entre les phases d'extension maximale des herbiers (1925-1975). Cette période de disparition correspondant à la phase maximale d'activité solaire, ce cycle d'extension des herbiers peut correspondre à un multiple de 11 années, c'est-à-dire 44 ou 55 années, soit la moitié d'un cycle séculaire. Il est surprenant de constater que cette périodicité de 55 ans se retrouve dans le domaine pélagique, puisqu'elle correspond au cycle de capture maximale du hareng depuis le Moyen-Age. C'est sans conteste le premier cycle décrit (Ljungmann, 1882).

Que ce soient les *Zostères* qui soient liées à ce cycle climatique ou les parasites qui ont provoqué leur disparition, rien ne permet d'expliquer le déclin simultané des herbiers sur la côte Est de l'Amérique du Nord.

CONCLUSION

Certaines des fluctuations temporelles au niveau des peuplements benthiques sont liées à des causes allo-géniques parmi lesquelles les phénomènes cycliques climatiques. Ces phénomènes s'engrènent les uns dans les autres, leurs effets sur la faune peuvent se superposer. Aux quatre phénomènes cycliques évoqués ici, il faut ajouter le réchauffement général des eaux à l'échelon de la planète, phénomène de très grande période dont l'effet est encore difficile à évaluer à l'échelle de nos observations biologiques.

Les organismes benthiques sont les indicateurs de changements climatiques de grande période selon Blacker (1957). Il met en évidence au large du Spitzberg des modifications dans les populations benthiques liées à des changements hydrographiques évoquant le réchauffement de cette région puisque les espèces atlantiques depuis 1930 sont venues remplacer des espèces arctiques. Il est curieux de constater que dans cette étude de Blacker, c'est encore à partir des années 1930 qu'est apparue cette modification du benthos à ces hautes latitudes.

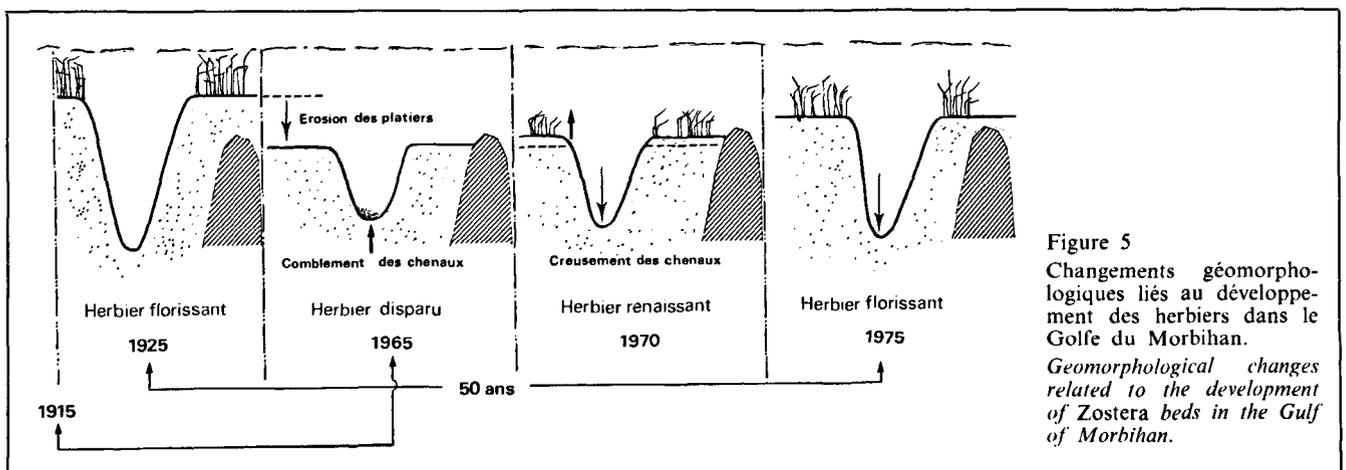


Figure 5
Changements géomorphologiques liés au développement des herbiers dans le Golfe du Morbihan.
Geomorphological changes related to the development of Zostera beds in the Gulf of Morbihan.

Les hypothèses avancées ci-dessus peuvent paraître encore peu étayées. Il est indéniable que les travaux de succession vont se développer dans les années à venir; cet article n'a pas d'autres ambitions que de mettre l'accent sur les perturbations d'ordre climatique surimposées aux autres types de perturbation, afin de mettre clairement en évidence les processus autogéniques d'une succession.

Remerciements

Ce travail a été réalisé avec l'aide financière du Centre National pour l'Exploitation des Océans.

RÉFÉRENCES

- Ardre F.**, 1970. Causes possibles des variations dans le temps de la végétation marine, *C.R. Acad. Sci. Paris*, **271**, 1501-1503.
- Beverton R. J. H., Lee A. J.**, 1965. Hydrographic fluctuations in the North Atlantic Ocean and zone biological consequences, in *The biological significance of climatic changes in Britain*, edited by C. G. Johnson, L. P. Smith, **14**, 79-107.
- Blacker R. W.**, 1957. Benthic animals as indicators of hydrographic conditions and climatic change in Svallard waters, *Fish. Invest. Ser. II*, **20**, 1-49.
- Buchanan J. B., Sheader M., Kingston P. F.**, 1978. Sources of variability in the benthic macrofauna off the south Northumberland coast, 1971-1976, *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **58**, 191-209.
- Chardy P., Glémarec M.**, 1977. Évolution dans le temps des peuplements des sables envasés en baie de Concarneau, in *Biology of benthic organisms*, edited by B. F. Keegan, P. O'Ceidigh, P. J. S. Boaden, Pergamon, 165-172.
- Colebrook J. M.**, 1977. Possible solar control of North Atlantic oceanic climats, *Nature*, **266**, 266-476.
- Crisp D. J.**, 1964. The effects of the severe winter of 1962-1963 on marine life in Britain, *J. Anim. Ecol.*, **33**, 165-210.
- Crisp D. J.**, 1965. Observations on the effects of climats and weather on marine communities, in *The biological significance of climatic changes in Britain*, edited by C. G. Johnson, L. P. Smith, London, **14**, 63-677.
- Cushing D. H., Dickson R. R.**, 1976. The biological response in the sea to climatic change, *Adv. Mar. Biol.*, **14**, 1-122.
- Fauvel P.**, 1963. Polychètes errantes, *Faune de France*, Lechevallier, Paris, 488 p.
- Fischer-Piette E.**, 1963. La distribution des principaux organismes nord-ibériques en 1954-1955, *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, **40**, 3, 165-311.
- Gerdes D.**, 1977. The re-establishment of an *Amphiura filiformis* (O. F. Müller) population in the inner part of the German, *Biology of benthic organisms*, edited by B. F. Keegan, P. O'Ceidigh, P. J. S. Boaden, Pergamon, 277-284.
- Glémarec M.**, 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan, *Cah. Biol. Mar.*, **5**, 33-96.
- Glémarec M.**, 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne, thèse État. Fac. Sci. Paris, 1-167.
- Glémarec M.**, 1978. Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau, *Vie Milieu Ser. AB*, **28**, 1, 1-20.
- Den Hartog C.**, 1970. *The sea grasses of the world*, North Holland Publishing Company, Amsterdam, 275 p.
- Horn H. S.**, 1974. The ecology of secondary succession, *Annual Rev. Ecol. Zool.*, **76**, 25-37.
- King J. W.**, 1973. Solar radiation changes and the weather, *Nature*, **245**, 443 p.
- Longère P., Dorel D.**, 1970. Étude des sédiments meubles de la vasière de la Gironde et des régions avoisinantes, *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **34**, 2, 109-132.
- Ljungmann A.**, 1882. Contribution towards solving the question of the secular periodicity of the great herring fisheries, *US Comm. fish fisheries*, **7**, 7, 497-503.
- Lucas A.**, 1963. Les conséquences du froid sur la faune dans le Massif Armoricaïn, *Penn Bed Brest*, **4**, 32, 1-10.
- Monbet Y.**, 1972. Étude bionomique du plateau continental au large d'Arcachon. Application de l'analyse factorielle, thèse de 3^e cycle. Univ. Aix-Marseille, 99 p.
- Muir M. S.**, 1977. Possible solar control of north-atlantic oceanic climate, *Nature*, **266**, 475-476.
- Rachor E., Gerlach S. A.**, 1975. Variations in macrobenthos in the German Bight. Symp. on the changes in the North sea Fish stocks and their causes, n° 11, Inst. Council for the Exploration of the Sea.
- Segerstrale S. G.**, 1965. Biotic factors affecting the vertical distribution and abundance of the bivalve *Macoma baltica* (L.) in the Baltica Sea, *Proc. Fifth Mar. Biol. Symp. Göteborg*, 1965, 195-204.
- Southward A. J., Butler E. I., Pennycuik L.**, 1975. Recent cyclic changes in climate and in abundance of marine life, *Nature*, **253**, 710-715.
- Waldmeier M.**, 1966. Statistics and evolution of sunspots, Zurich, **274**, 1-16.
- Walker F. T.**, 1956. Periodicity of the Laminariaceae around Scotland, *Nature*, **177**, 1246-1247.
- Wyer D. W., Boorman L. A., Waters R.**, 1977. Studies on the distribution of *Zostera* in the outer Thames estuary, *Aquaculture*, **12**, 215-227.
- Ziegelmeier E.**, 1964. Einwirkungen des Kulturen Winters 1963-1964 auf des makrobenthos im ostteil der Deutschen Bucht, *Helgol Wiss. Meeresunters*, **10**, 276-282.