

# Biofaciès et structure trophique du peuplement des cailloutis du Pas-de-Calais (France)

Benthos  
Pas-de-Calais  
Biofaciès  
Structure trophique  
Analyse factorielle

Benthos  
Dover Strait  
Biofacies  
Trophic structure  
Factor analysis

**Dominique DAVOULT**

Station Marine, URA n° 1363 du CNRS, B.P. n° 80, 62930 Wimereux, France.

Reçu le 17/11/88, révisé le 9/11/89, accepté le 23/11/89.

## RÉSUMÉ

Le peuplement des cailloutis à épibiose sessile est bien représenté dans le détroit du Pas-de-Calais en raison de l'intensité des courants de marée (supérieurs à 2,5 nœuds en vive-eau moyenne). Les caractéristiques hydrodynamiques et hydrologiques, ainsi que l'envasement des fonds côtiers, marquent fortement la répartition des peuplements benthiques de la région.

L'influence de ces facteurs est étudiée au sein du peuplement des cailloutis, à l'aide de méthodes classiques (dominance spécifique, indice de diversité), mais également au moyen d'analyses factorielles. L'étude de la structure trophique des faciès mis en évidence complète l'étude. La dominance remarquable d'*Ophiothrix fragilis*, ainsi que l'abondance de l'épifaune sessile dans la partie côtière du peuplement sont discutées, et la biomasse de la population d'*Ophiothrix fragilis* est évaluée.

L'hétérogénéité du peuplement à l'échelle d'observation choisie est interprétée comme un bon marqueur à long terme des gradients hydrodynamiques (du Sud-Ouest vers le Nord-Est) et hydrologiques (de la côte vers le large).

*Oceanologica Acta*, 1990, 13, 3, 335-348.

## ABSTRACT

### Biofacies and trophic structure of the "pebbles-with-sessile-epifauna" community in the Dover Strait

The "pebbles-with-sessile-epifauna" community is well represented in the Dover Strait, because of the strong tidal currents. Hydrodynamic and hydrologic characteristics, as well as the occurrence of mud in the coastal area, determine in great measure the location of benthic communities in this area.

The influence of these factors are studied in the "pebbles-with-sessile-epifauna" community, using classical methods (specific dominance, diversity index) and factor analyses. The trophic structure of the different facies, the dominance of *Ophiothrix fragilis* and the abundance of sessile epifauna in the coastal part of the community are discussed. An estimation of the biomass of the *Ophiothrix fragilis* population is given. The heterogeneity of the community is considered as the long-term consequence of the hydrodynamic (from South-West to North-East) and hydrologic (from to coastal to the offshore area) conditions.

*Oceanologica Acta*, 1990, 13, 3, 335-348.

## INTRODUCTION

Le détroit du Pas-de-Calais (fig. 1) forme un étranglement entre la Manche orientale et la Mer du Nord, provoquant une amplification de la vitesse du courant au large du cap Gris-Nez et un gradient d'affaiblissement du courant de marée à l'entrée de la Mer du Nord.

La région est soumise à un régime macrotidal. Les courants de marée, alternatifs et parallèles à la côte,

dépassent trois nœuds en vive-eau moyenne devant le cap Gris-Nez. La circulation résiduelle porte au Nord-Est, à raison de 2,7 milles par jour en moyenne (Anonymous, 1968; Pingree et Maddock, 1977). En Manche, l'intensité des courants de marée apparaît comme l'un des principaux facteurs d'organisation des peuplements benthiques.

Les fonds sont essentiellement caillouteux, alors que les sédiments fins dominent au Nord-Est, en Mer du Nord. La Manche orientale est caractérisée par la pré-

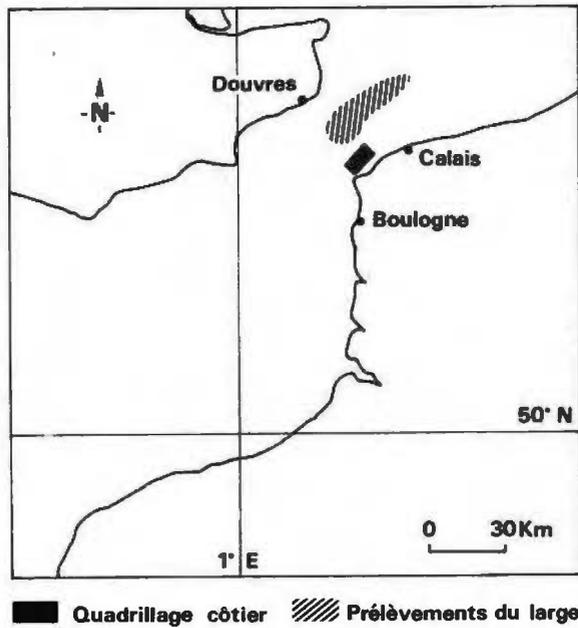


Figure 1  
Carte de situation.  
Geographical location.

sence d'importants bancs sableux; ces bancs abritent le peuplement à *Ophelia borealis*, les autres peuplements sont, celui de la gravelle à *Amphiooxus lanceolatus* et celui des cailloux et graviers à épibiose sessile dans les dépressions entre les bancs (Cabioc'h et Glaçon, 1975). Cependant, le sédiment n'est pas aussi caillouteux et dépourvu de fraction sableuse que dans le détroit du Pas-de-Calais.

A l'échelle du plateau continental de l'Atlantique Nord, les fonds grossiers sont assez peu étendus, et surtout constitués de sédiments plus graveleux que caillouteux (Glémarec, 1973). Les fonds caillouteux sont en revanche bien représentés dans l'ensemble de la Manche (Holme, 1966) et ont été décrits en détail en Manche occidentale (Cabioc'h, 1968).

Le peuplement des cailloutis a été décrit globalement et comparé aux autres peuplements de la région (Cabioc'h et Glaçon, 1975; Souplet *et al.*, 1980; Prygiel *et al.*, 1988). Une carte biosédimentaire de la partie française de la Mer du Nord a été publiée (Davoult *et al.*, 1988).

L'hydrodynamisme est dans la région le principal facteur responsable de la répartition des sédiments et des peuplements benthiques (Prygiel *et al.*, 1988). Ces peuplements sont nettement différenciés, ce qui tend à masquer une éventuelle hétérogénéité au sein de chacun d'entre eux.

Nous avons étudié la structure interne du peuplement des cailloutis afin de connaître son degré d'hétérogénéité et de dégager l'action des principaux facteurs du milieu. Le gradient d'atténuation des courants de marée est-il sensible à l'échelle du peuplement? Quel rôle les caractéristiques hydrologiques, variables de la côte vers le large (Quisthoudt, 1987), jouent-elles dans la structuration du peuplement et la dominance de certaines espèces? Le cortège spécifique est-il toujours typique des cailloutis, ou varie-t-il en fonction des variations du milieu et de la proximité des autres peuplements?

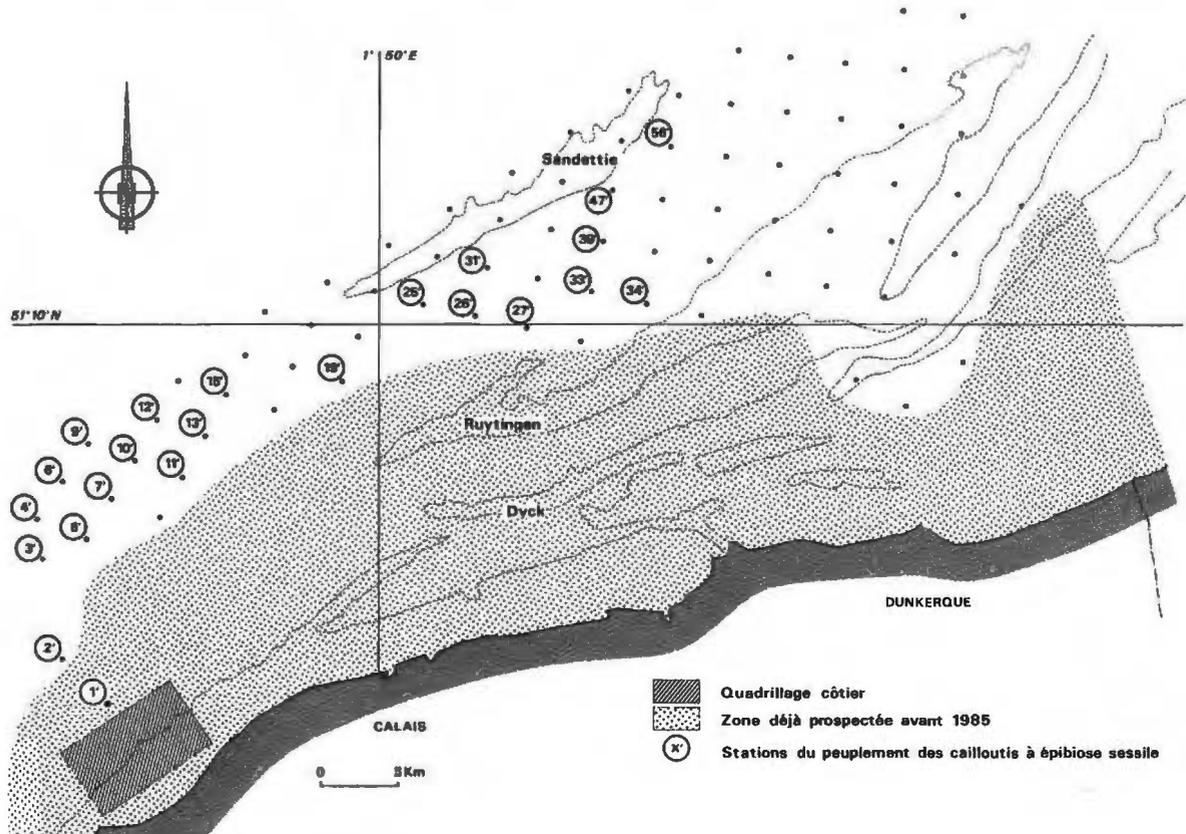


Figure 2  
Prélèvements du large.  
Offshore samples.

Le benthos, par sa relative stabilité spatiale, intègre à moyen terme les caractéristiques du milieu. C'est à ce titre qu'il nous a semblé intéressant de montrer la structure fine des faciès mis en évidence. La dominance de certaines espèces, leur raréfaction ou leur disparition dans un peuplement dont elles sont caractéristiques font directement apparaître l'action des masses d'eau et du sédiment d'après la façon dont ces espèces occupent le milieu (épifaune sessile ou vagile, endofaune) et se nourrissent (espèces suspensivores, dépositivores ou carnivores).

Les résultats sont discutés en fonction de l'hydrodynamisme et de l'hydrologie particulière du détroit. L'aspect fonctionnel du peuplement est envisagé par l'étude de la structure trophique de chacun des faciès.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux zones d'étude ont été choisies : une zone du large (fig. 2), inscrite dans une série de 79 prélèvements destinés à connaître les peuplements au-delà de la partie déjà prospectée (Prygiel *et al.*, 1988), échantillonnée en octobre et novembre 1985, et une zone côtière (fig. 3),

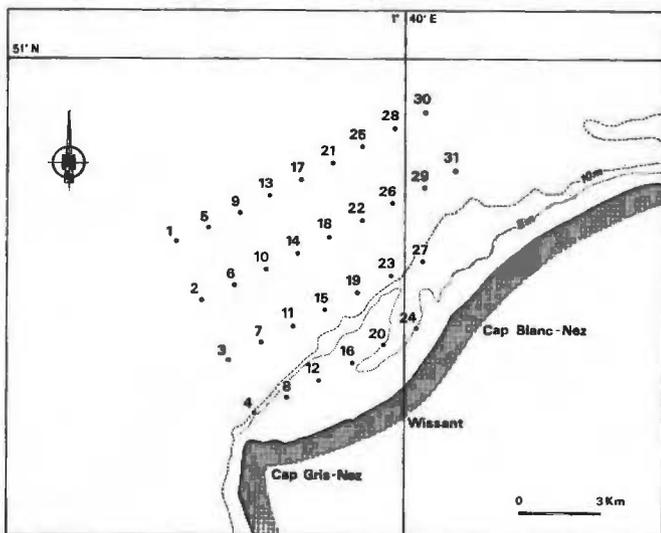


Figure 3  
Prélèvements du quadrillage côtier.  
Coastal samples.

échantillonnée en février 1985, où les courants de marée sont maximums et les caractéristiques hydrologiques (Quisthoudt, 1987) et sédimentaires (Davout, 1988), fortement marquées par la proximité de la côte.

Deux échelles d'observation ont été utilisées : les 23 stations du large, destinées à appréhender les tendances à l'échelle du peuplement, sont distantes d'environ 2 milles, alors que les 31 stations côtières, distantes d'environ 3/4 de mille, permettent d'étudier les variations locales dans la zone de plus fort courant.

Les prélèvements ont été réalisés à la drague Rallier du Baty. Un volume de 30 l de sédiment a été recueilli à chaque station et tamisé sur une maille circulaire de 1 mm de diamètre.

Des récoltes quantitatives ont été effectuées en plongée

à l'aide de quadrats de 0,25 m<sup>2</sup> au niveau de la population d'*Ophiothrix fragilis*.

Les deux séries de prélèvements réalisées à deux échelles d'observation ont été traitées selon la même démarche analytique comme deux études distinctes, et une comparaison ultérieure des résultats a été faite.

Les faciès ont été identifiés grâce à l'indice d'Ochiai (Blanc *et al.*, 1976) et à la méthode de groupement à liens flexibles (Legendre et Legendre, 1984). L'indice d'Ochiai, qualitatif, peut s'appliquer à l'ensemble des résultats, épifaune sessile non dénombrable comprise.

La distance polaire (Cabioch, 1979) a été utilisée pour caractériser les faciès, ainsi que la dominance moyenne (Guille, 1971), la constance et la fidélité (Daget, 1976), la diversité de Shannon et la régularité (Pielou, 1969). La structure interne des faciès a été étudiée au moyen d'analyses factorielles de correspondance (logiciel Écounum, Leprêtre et Leprêtre, 1986). L'épifaune sessile non dénombrable, abondante dans le peuplement, n'a pu être traitée avec le reste de la macrofaune lors des analyses factorielles afin d'éviter l'hétérogénéité de la structure des données, mais elle a été étudiée et utilisée pour les interprétations.

Quelques mesures de biomasse ont été faites sur *Ophiothrix fragilis* par la méthode du poids sec sans cendre (Anonyme, 1986) : les ophiures sont séchées pendant 48 heures à 60°C, puis pesées à 0,1 mg près. Elles sont ensuite calcinées pendant 6 heures à 520°C et les cendres sont pesées. La différence des deux pesées permet de connaître la biomasse.

Contrairement aux travaux détaillant les différents comportements trophiques de la macrofaune benthique (par exemple Pearson, 1971; Dauvin, 1984; Hily, 1984), nous nous sommes limités à définir trois groupes. Cela en raison des incertitudes existant pour de nombreuses espèces, et également afin de lier les comportements alimentaires aux conditions édaphiques du milieu et au compartiment (masse d'eau, macrofaune ou sédiment) aux dépens duquel les organismes se nourrissent. Nous nous sommes fondés pour cela sur divers travaux concernant les annélides (Fauchald et Jumars, 1979; Gaston, 1987), les mollusques (Tebble, 1966; Graham, 1971; Thompson et Brown, 1976) et les crustacés (Nilsson-Cantel, 1978; Lincoln, 1979; Smaldon, 1979; Ingle, 1983).

Nous avons donc défini trois groupes trophiques :

- Les suspensivores au sens large regroupant les filtreurs au sens strict (ex. : *Modiolus modiolus*, *Dendrodoa grossularia*), et les suspensivores capturant des particules vivantes ou non de la masse d'eau (ex. : *Ophiothrix fragilis*, cirripèdes).
- Les carnivores au sens large regroupant les prédateurs d'organismes vagiles (ex. : *Asterias rubens*) ou fixés (ex. : nudibranches) et les espèces partiellement ou complètement nécrophages (ex. : décapodes).
- Les dépositivores au sens large regroupent les dépositivores de sub-surface (rares dans le peuplement des cailloutis) et de surface.

Tableau 1

Caractéristiques granulométriques du sédiment des différents faciès du peuplement des cailloutis.  
*Granulometric characteristics of the sediment of the facies of the community.*

Faciès	% de pérites ( $< 0,065$ mm)	% de sable ( $0,065$ à $2$ mm)	% de graviers ( $2$ à $10$ mm)	% de cailloutis ( $> 10$ mm)
Faciès de fort hydrodynamisme	$< 0,2$	$< 20$	10 à 30	$> 60$
Faciès d'atténuation du courant	$< 0,2$	50 à 70 SW → NE	10 à 20	10 à 30
Faciès côtier de fort hydrodynamisme	$< 0,2$	$< 10$	10 à 20	$> 80$
Faciès côtier d'envasement	0,5 à 4,5 SW → NE	10 à 30	15 à 30	50 à 70
Faciès côtier d'appauvrissement	$< 0,5$	50 à 70	10 à 30	10 à 30

Enfin, des données granulométriques (Davoult, 1988) ont permis de discuter les résultats en fonction des conditions édaphiques (principales caractéristiques résumées dans le tableau 1). Le rôle de l'intensité des courants de marée est également discuté : au large du cap Gris-Nez, le courant atteint 3,6 nœuds en vive-eau moyenne; il atteint encore 3 nœuds au large de Calais (près de la station 19', fig. 2), et tombe au-dessous de 2,7 nœuds au large de Dunkerque (Anonyme, 1968).

## RÉSULTATS

### Zone du large (fig. 2)

#### Mise en évidence des faciès

128 espèces ont été identifiées dans les 23 prélèvements. L'analyse de similarité (fig. 4) montre deux groupes de stations nettement individualisés, mais formés à un faible niveau de similarité. Les stations situées au sud-ouest de la zone sont groupées à 0,08. Le prélèvement de la station 10' ne contient que trois espèces et n'est lié à aucun groupe. Il n'a pas été utilisé dans les analyses en raison de cette particularité, liée à un problème d'échantillonnage.

Le deuxième groupe, formé à un niveau de 0,28, rassemble les stations situées au nord-est de la zone d'étude et les stations 4', 5' et 9', situées plus au Sud-Ouest. Les stations 4' et 9' ont la particularité d'être situées sur des fonds supérieurs à 50 m, et de renfermer

respectivement 175 et 471 *Modiolus modiolus* dans 30 l de sédiment, alors que cette espèce est absente ou peu abondante dans les autres prélèvements. L'analyse ultérieure justifie *a posteriori* le choix d'isoler ces deux prélèvements pour définir un faciès à *Modiolus modiolus*.

Malgré la faible similarité des groupements, les caractéristiques granulométriques (plus de 80 % de cailloutis au sud-ouest de la zone, ensablement supérieur à 50 % du poids du sédiment à l'extrémité nord-est de la zone) et spécifiques (richesse spécifique, diversité) montrent *a posteriori* la cohérence des deux groupes. A partir de ceux-ci, nous avons défini et analysé trois faciès : le faciès à *Modiolus modiolus*, déjà cité, un faciès de fort hydrodynamisme (le groupe « Sud-Ouest ») et un faciès d'atténuation du courant (le groupe « Nord-Est »).

La distance polaire (Cabioch, 1979) permet de comparer deux à deux des faciès grâce au calcul des coordonnées polaires  $K$  et  $\theta$ , dépendant de la richesse spécifique des faciès et du nombre d'espèces communes. Les résultats montrent que les faciès appartiennent au même peuplement ( $K_{12}, K_{13}, K_{23} < 1/\sqrt{2}$ ). Le faciès à *Modiolus modiolus* et celui d'atténuation du courant sont caractérisés par un enrichissement spécifique par rapport au faciès de fort hydrodynamisme. Ils sont très semblables ( $K_{23}$  très faible) et différent uniquement par la plus grande richesse spécifique du faciès d'atténuation du courant ( $\theta_{23}$  proche de 100).

#### Faciès à *Modiolus modiolus*

Les stations 4' et 9' sont dominées par deux espèces :

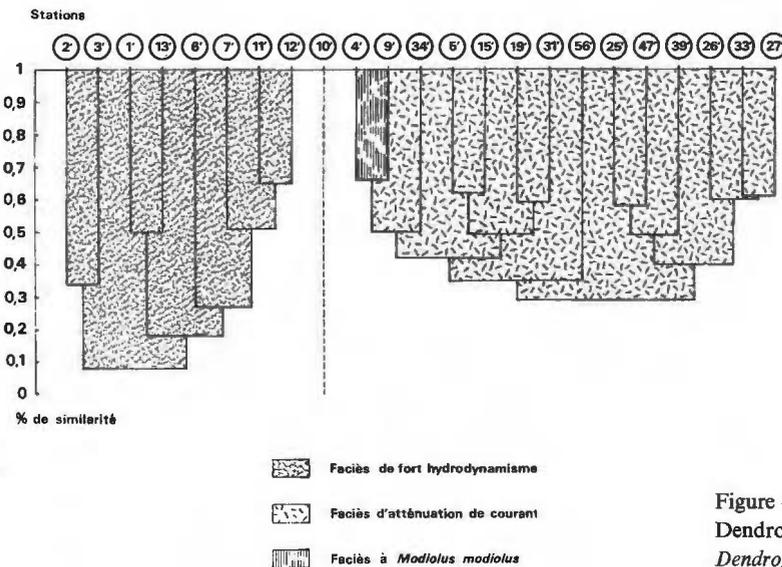


Figure 4

Dendrogramme des affinités spécifiques entre prélèvements du large.  
*Dendrogram of specific similarities (offshore stations).*

*Modiolus modiolus* (dominance moyenne DM = 35,4 %) et *Pisidia longicornis* (DM = 18 %).

L'abondance de *Modiolus modiolus* semble liée à la profondeur. Les dépressions situées au-dessous de 50 m sont rares dans la région. La population de *Modiolus modiolus* semble modifier par biodéposition la nature du substrat caillouteux qui s'enrichit en éléments fins comme cela a déjà été décrit (Roberts, 1979), et permet l'installation d'une endofaune annélide diversifiée, dominée par *Laonice cirrata*, *Spio filicornis*, *Aonides oxycephala*, *Notomastus latericus* et *Glycera lapidum*. C'est ce cortège spécifique qui provoque dans le dendrogramme l'association des stations 4' et 9' au faciès d'atténuation du courant. Le fait que l'ensablement observé soit dû à la biodéposition créée par *M. modiolus* et non à l'atténuation du courant justifie la création de ce faciès.

Selon les régions, *M. modiolus* s'installe sur différents types de sédiments, à différentes profondeurs (Roberts, 1979). La larve pélagique réussit sa fixation sur des substrats très différents et paraît s'adapter à des conditions différentes. Cependant, si des recrutements importants (jusqu'à 930 individus/m<sup>2</sup>) peuvent être observés en d'autres endroits de la région (Davout, 1988), l'espèce ne forme jamais de populations stables sur des fonds inférieurs à 50 m.

Le nombre d'espèces dans le faciès est très élevé (N = 53 ± 4), ainsi que la diversité (H = 3,7 ± 0,3).

#### Faciès de fort hydrodynamisme

Les huit stations de ce faciès ont été échantillonnées à des profondeurs de 30 à 47 m dans un sédiment très caillouteux.

Le nombre moyen d'espèces récoltées est faible (N = 14 ± 5), mais la diversité est assez élevée (N = 3,2 ± 0,6). La forte équitabilité (E = 0,86 ± 0,09) montre que les abondances des principales espèces sont voisines et que les conditions du milieu, notamment l'intensité des courants de marée, ne provoquent pas une forte sélection au seul profit d'une ou deux espèces.

Les espèces dominantes appartiennent à l'épifaune vagile et sont surtout des crustacés décapodes (*Pisidia*

*longicornis*, *Pagurus bernhardus*, *Pilumnus hirtellus*, *Galathea intermedia*, *Hyas coarctatus*) et des échinodermes (*Psammechinus miliaris*, *Ophiothrix fragilis*, *Echinocyamus pusillus*). L'épifaune sessile, peu diversifiée, est représentée par des espèces communes peu abondantes : *Haliclona oculata*, *Sycon ciliatum*, *Abietinaria abietina*, *Sertularia argentea*, *Hydrallmania falcata*, *Alcyonium digitatum* et *Flustra foliacea*. Aucune espèce élective ou préférante ne caractérise ce faciès, pauvre et fortement marqué par l'intensité des courants de marée : cailloutis peu ensablés, endofaune très pauvre.

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée sur les 8 prélèvements de ce faciès et sur les 28 espèces principales, en ajoutant la station 10', proche géographiquement mais isolée par l'analyse de similarité, en supplémentaire. Une première analyse ayant montré 66,6 % de contribution de la station 6' à l'axe I en raison de faibles variations d'abondances de *Psammechinus miliaris* et de *Modiolus modiolus*, non interprétables, nous avons refait une AFC en mettant la station 6' en supplémentaire. Les contributions et corrélations au carré des espèces structurantes sont présentées dans le tableau 2.

Les deux premiers axes (fig. 5) représentent 61,7 % de l'inertie totale. L'axe I est surtout formé par l'opposition des stations 2' et 3' (41,6 et 17,4 % de contribution à l'axe), caractérisées par des espèces de l'épifaune vagile (*Ebalia tuberosa*, *Asterias rubens*, *Ophiothrix fragilis* et *Echinocyamus pusillus*), à la station 13' (26,9 %), surtout caractérisée par son endofaune (*Notomastus latericeus*, *Ophelia borealis*, *Glycera lapidum* et *Lumbrineris fragilis*), par ailleurs presque absente des autres prélèvements du faciès. L'axe II oppose la station 13' (contribution à l'axe II de 41,7 %) aux stations 7' (26,3 %), 11' (6,1 %) et 12' (17,3 %), plus riches que les stations 2' et 3' et abritant une faune commune des fonds caillouteux.

Il apparaît, non pas un gradient, mais une tendance discontinue dans le sens d'atténuation des courants de marée (Sud-Ouest ⇒ Nord-Est). Les stations situées le plus au Sud-Ouest sont les plus caractéristiques d'un

Tableau 2

Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur les deux premiers axes de l'AFC du faciès de fort hydrodynamisme (fig. 5).  
Square correlations and contributions of species represented on the factor correspondance analysis of the "high current speed facies" (Fig. 5).

Espèces	Axe I		Axe II	
	Corrélation au carré	Contribution (%)	Corrélation au carré	Contribution (%)
<i>Notomastus latericeus</i>	0,43	10,7	0,54	17,0
<i>Ophelia borealis</i>	0,44	3,3	0,53	5,1
<i>Lepidonotus squamatus</i>	0,37	2,2	0,42	3,2
<i>Nereis zonata</i>	0,21	1,2	0,64	4,8
<i>Glycera lapidum</i>	0,22	2,8	0,61	9,9
<i>Lumbrineris fragilis</i>	0,33	1,1	0,51	2,1
<i>Ocenebra erinacea</i>	0	0	0,22	4,7
<i>Modiolus modiolus</i>	0,01	0,2	0,47	10,5
<i>Caprella linearis</i>	0,48	6,5	0,44	7,5
<i>Galathea intermedia</i>	0,49	5,1	0,07	0,9
<i>Pagurus bernhardus</i>	0,20	4,1	0,66	17,5
<i>Ebalia tuberosa</i>	0,91	3,3	0,04	0,2
<i>Pilumnus hirtellus</i>	0,26	4,3	0,02	0,3
<i>Asterias rubens</i>	0,91	3,3	0,04	0,2
<i>Ophiothrix fragilis</i>	0,81	26,6	0,02	0,9
<i>Psammechinus miliaris</i>	0,08	0,7	0,32	3,9
<i>Echinocyamus pusillus</i>	0,57	14,7	0,10	3,4

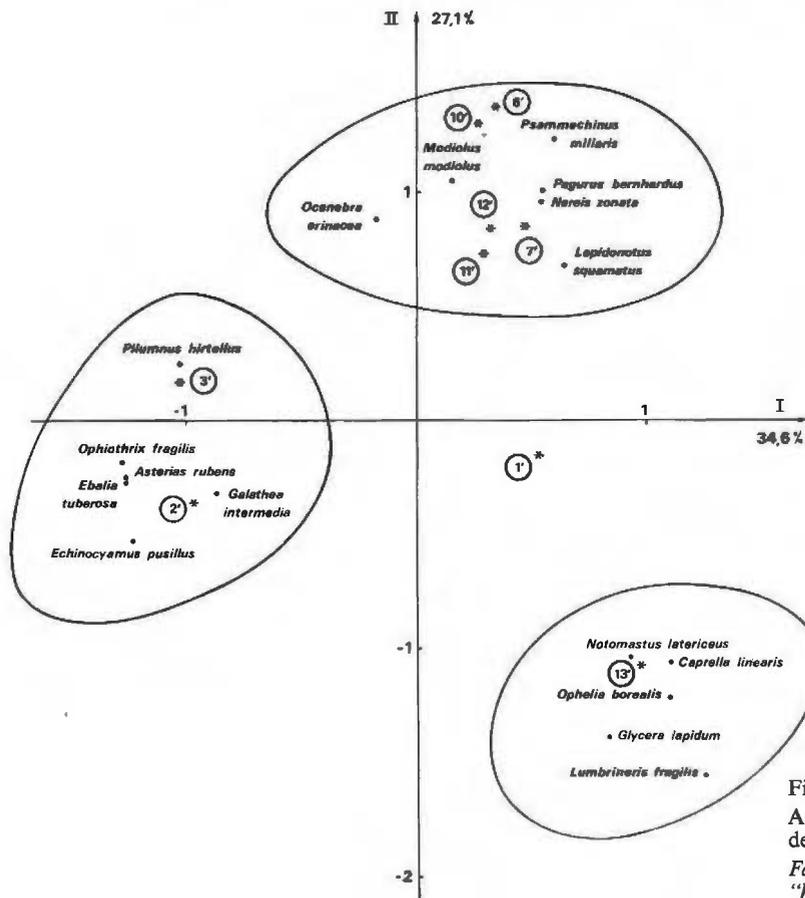


Figure 5

AFC réalisée sur les abondances spécifiques des stations du faciès de fort hydrodynamisme (stations 6' et 10' en supplémentaire).

Factor correspondence analysis realized on specific abundances of the "high current speed facies" (stations 6' and 10' in extra).

fort hydrodynamisme. Le cortège spécifique des stations intermédiaires géographiquement est typique des cailloutis, sans dominance particulière d'espèces. Enfin, la station 13', située la plus au nord-est du faciès (fig. 2), abrite quelques espèces endogées indicatrices d'un ensablement des cailloutis.

#### Faciès d'atténuation du courant

La localisation géographique de ce faciès au nord-est de la zone d'étude est assez homogène (stations 15' à 56'), à l'exception de la station 5' (fig. 2). Le prélèvement de cette station renferme effectivement quelques espèces endogées affines d'un sédiment ensablé, mais les espèces dominantes appartiennent à l'épifaune vagile des fonds caillouteux.

Le nombre moyen d'espèces ( $N = 43 \pm 11$ ) et la diversité ( $H = 3,9 \pm 0,5$ ) sont élevés. Quelques espèces endogées occupent un rang élevé dans le faciès et témoignent de l'ensablement relativement important : *Laonice cirrata* (4<sup>e</sup> rang, DM = 5 %), *Aonides oxycephala* (6<sup>e</sup> rang, DM = 4,6 %), *Ophelia borealis* (8<sup>e</sup> rang, DM = 3 %) et *Notomastus latericeus* (9<sup>e</sup> rang, DM = 2,9 %). Il y a coexistence des espèces communes du peuplement et d'espèces endogées atypiques, ce qui explique la forte diversité du faciès (phénomène d'écotone).

L'épifaune sessile est peu diversifiée, les seules espèces communes étant *Abietinaria abietina*, *Halecium halecinum*, *Electra pilosa* et *Flustra foliacea*. La présence d'*Amphioxus lanceolatus*, espèce caractéristique du peuplement de la gravelle, bien représenté au large du Sandettié (Prygiel *et al.*, 1988), est remarquable.

L'AFC a été réalisée sur les 12 stations du faciès et les 80 espèces présentes dans plus d'un prélèvement (contributions et corrélations au carré des espèces structurantes des deux premiers axes dans le tableau 3). Les deux premiers axes (fig. 6) discriminent trois groupes de stations. Les stations 5', 15', 19', 25' et 31' (contribution globale à l'axe I de 38,7 %) situées au sud-ouest du faciès, s'opposent aux autres stations et sont caractérisées par des espèces de l'épifaune vagile (fig. 6).

L'axe II est formé par l'éclatement du groupe oriental (fig. 6). Les stations 34', 47' et 56' (contribution globale à l'axe II de 76,2 %), situées au pied des bancs de sable du Sandettié et de l'Out Ruytingen (fig. 2), sont structurées par la présence d'*Ophelia borealis*, annélide caractéristique de ces bancs (Souplet *et al.*, 1980) et de *Melita obtusata*, amphipode très tolérant vis-à-vis du sédiment. Les stations de l'autre sous-groupe (26', 27', 33' et 39'; 22,4 % de contribution globale) sont localisées dans la dépression située entre les bancs. *Ophelia borealis* en est absente, mais des espèces endogées tolérantes vis-à-vis du sédiment (cailloux ensablés légèrement envasés) sont présentes (fig. 6).

Comme dans le cas du faciès de fort hydrodynamisme, cette structure suggère une tendance discontinue de l'effet de l'atténuation des courants de marée du Sud-Ouest vers le Nord-Est. L'AFC ne remet pas en cause la cohérence de ce faciès par rapport aux autres, mais elle montre qu'à l'échelle d'observation choisie, le gradient d'atténuation du courant est encore sensible au sein même du faciès.

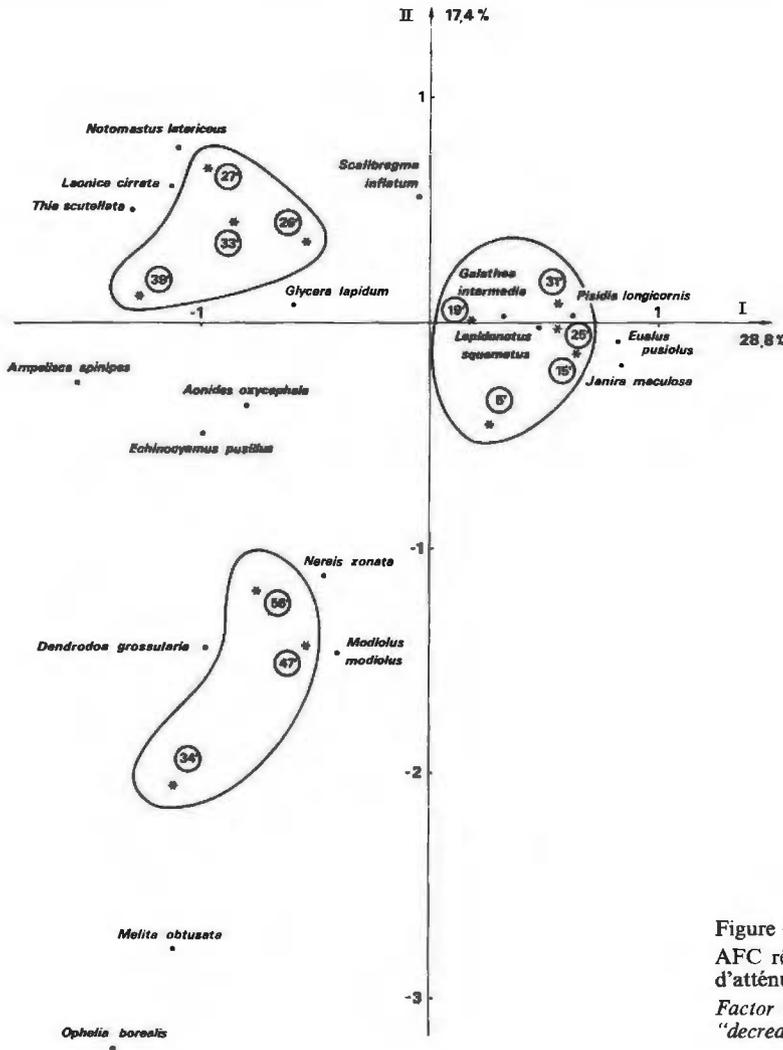


Figure 6  
AFC réalisée sur les abondances spécifiques des stations du faciès d'atténuation du courant.  
Factor correspondence analysis realized on specific abundances of the "decreasing current speed facies".

**Quadrillage côtier (fig. 3)**

*Mise en évidence des faciès*

L'analyse de similarité (fig. 7) individualise nettement trois peuplements : le peuplement des cailloutis à épibiose sessile, le peuplement des sables à *Ophelia borealis* et le peuplement d'affinité intertidale du banc à la

Ligne. Ces deux derniers peuplements, échantillonnés à la limite côtière des fonds caillouteux, ne nous intéressent pas directement ici et ne sont donc pas analysés. Le peuplement à *Ophelia borealis* est bien connu dans la région (Souplet *et al.*, 1980; Prygiel *et al.*, 1988); celui du banc à la Ligne et sa transition vers les fonds caillouteux ont également été décrits (Davoult, 1988; Davoult et Clabaut, 1988).

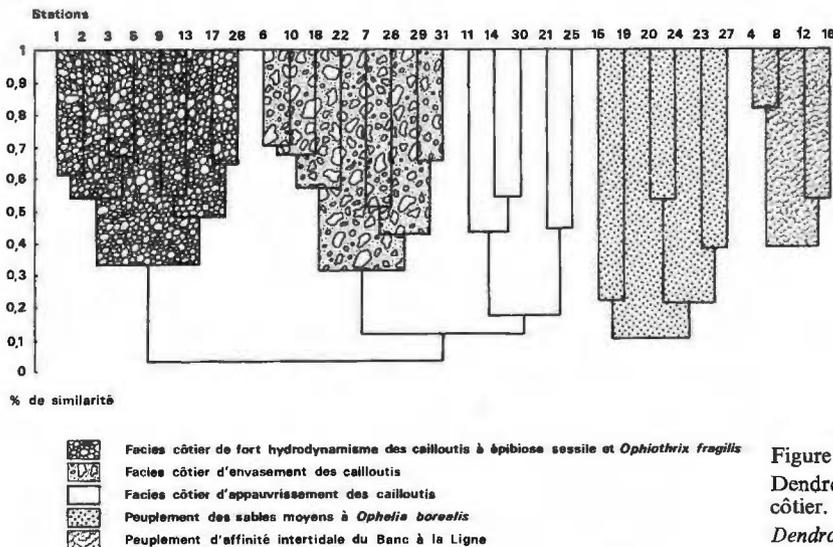


Figure 7  
Dendrogramme des affinités spécifiques entre stations du quadrillage côtier.  
Dendrogram of specific similarities (coastal stations).

211 espèces ont été identifiées dans les 21 stations du peuplement des cailloutis, groupées à un niveau de similarité très faible de 0,03. La partie côtière du peuplement semble donc plus riche que la zone du large (128 espèces récoltées dans 23 prélèvements).

Le sous-groupe le plus homogène du peuplement, formé à une valeur de similarité de 0,34 (fig. 7), regroupe les stations situées à l'ouest et au large du quadrillage, où l'intensité des courants de marée est la plus importante. Partant de cette observation et des analyses ultérieures, nous l'avons appelé faciès côtier de fort hydrodynamisme.

Le deuxième sous-groupe, formé à 0,32 (fig. 7), est constitué des stations les plus côtières du peuplement. Un envasement du sédiment a été constaté lors des prélèvements, et vérifié par quelques analyses granulométriques. Cette unité a été nommée faciès côtier d'envasement.

Le troisième sous-groupe, géographiquement non homogène, s'individualise à un niveau faible de 0,17. Le sédiment est caractérisé par un ensablement important (plus de 50 % du poids total du sédiment). En raison de la faible diversité spécifique montrée par l'analyse ultérieure, nous l'avons appelé faciès côtier d'appauvrissement.

La distance polaire nous a permis là aussi de comparer et de caractériser les trois faciès. Ils appartiennent au même peuplement :  $K_{12}, K_{13}, K_{23} < 1/\sqrt{2}$ . La dissemblance entre les faciès côtiers de fort hydrodynamisme et d'envasement est principalement due à une substitution d'espèces ( $\theta_{12} \approx 50$  grades), en l'occurrence le remplacement d'espèces strictement inféodées aux cailloutis propres par des espèces nettement vasicoles. Le faciès côtier d'appauvrissement diffère des deux autres par la disparition d'un nombre important d'espèces ( $\theta_{13}$  et  $\theta_{23} \ll 50$  grades).

### Faciès côtier de fort hydrodynamisme

Le nombre moyen d'espèces récoltées est élevé ( $N = 56 \pm 19$ ), l'épifaune sessile ( $N = 18 \pm 7$ ) et vagile, est abondante et diversifiée, alors que l'endofaune est peu représentée. Le sédiment est presque entièrement constitué de cailloutis (plus de 80 % du poids total du sédiment).

Ce faciès est caractérisé par un nombre important d'espèces électives et préférantes. Les spongiaires, en particulier, sont caractéristiques du faciès : *Tethya aurantium*, *Polymastia robusta*, *Ficulina ficus*, *Raspailia pumila*, *Haliclona oculata*, *Dysidea fragilis* et *Sycon ciliatum*.

Les espèces dominantes appartiennent à l'épifaune : *Ophiothrix fragilis* (DM = 64,4 %), *Pisidia longicornis* (DM = 13,1 %), *Verruca stroemia* (DM = 3,6 %), *Lepidonotus squamatus* (DM = 2,5 %) et *Psammochinus miliaris* (DM = 1,3 %).

*Ophiothrix fragilis* forme des bancs denses recouvrant entièrement le sédiment. Les prélèvements quantitatifs montrent une densité minimum ( $1295 \pm 173$  individus/m<sup>2</sup>) à la fin du mois d'août, après la ponte et avant le recrutement benthique principal, et une densité maximum après celui-ci ( $2088 \pm 238$  individus/m<sup>2</sup>), en septembre (Davoult, 1989). La biomasse moyenne de la population d'*Ophiothrix fragilis* est très élevée : 210 g/m<sup>2</sup>. L'abondance de cette espèce minimise la valeur de l'indice de diversité ( $H = 1,9 \pm 1,1$ ), mais elle ne semble pas nuire à la diversité spécifique du faciès.

Une AFC, réalisée sur les abondances des 45 espèces dominantes (présentes dans au moins deux prélèvements) montre une très forte inertie du premier axe (62,1 %), due aux variations d'abondance, peu importantes et non interprétables, de quelques espèces communes. Le deuxième axe est formé de la même façon,

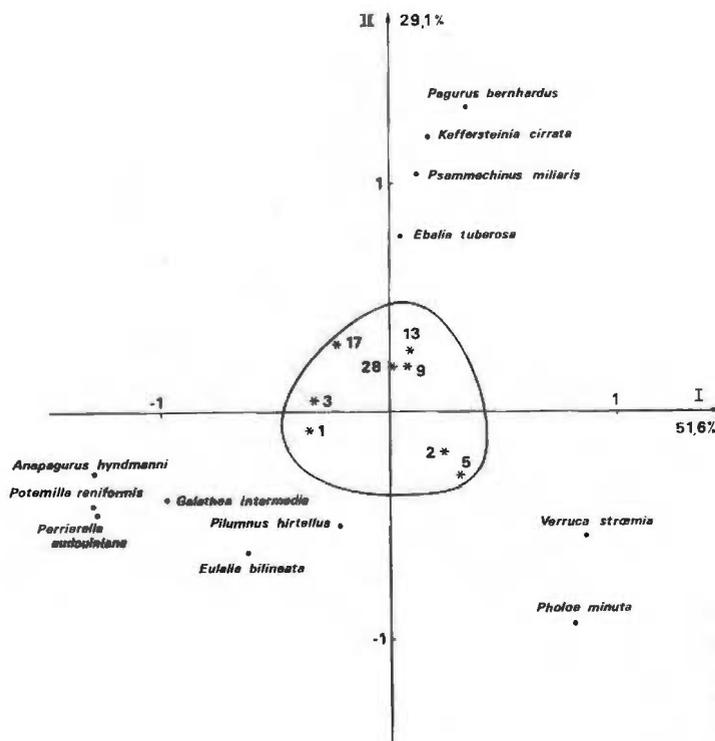


Figure 8

AFC réalisée sur les abondances spécifiques des stations du faciès côtier de fort hydrodynamisme (stations 3, 5 et 17 en supplémentaire).

Factor correspondence analysis realized on specific abundances of the "coastal high current speed facies" (stations 3, 5 and 17 in extra).

Tableau 3

Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 6.

Square correlations and contributions of species represented in Figure 6.

Espèces	Axe I		Axe II	
	Corrélations au carré	Contribution (%)	Corrélations au carré	Contribution (%)
<i>Laonice cirrata</i>	0,60	12,4	0,21	7,3
<i>Aonides oxycephala</i>	0,57	6,6	0,13	2,6
<i>Notomastus latericeus</i>	0,52	6,7	0,23	4,9
<i>Ophelia borealis</i>	0,12	4,5	0,66	41,4
<i>Scalibregma inflatum</i>	0,01	0	0,17	2,2
<i>Lepidonotus squamatus</i>	0,47	0,8	0,01	0
<i>Nereis zonata</i>	0,03	0,5	0,17	4,7
<i>Glycera lapidum</i>	0,57	3	0,01	0,1
<i>Modiolus modiolus</i>	0,02	0,2	0,28	4,8
<i>Ampelisca spinipes</i>	0,52	2,8	0,02	0,1
<i>Melita obtusata</i>	0,11	0,8	0,69	8,3
<i>Janira maculosa</i>	0,31	1,8	0,01	0,1
<i>Eualus pusiolus</i>	0,47	0,8	0,01	0
<i>Galathea intermedia</i>	0,34	4,2	0	0
<i>Pisidia longicornis</i>	0,91	22,3	0,01	0,1
<i>Thia scutellata</i>	0,46	0,3	0,09	0,1
<i>Echinocyamus pusillus</i>	0,48	7,8	0,11	3
<i>Dendrodoa grossularia</i>	0,09	0,8	0,18	2,8

et la plupart des stations reste près de l'origine. Afin de tester ce qui semble être une forte homogénéité du faciès, nous avons recommencé l'analyse en mettant en supplémentaire les stations 3, 5 et 17, responsables de la formation des deux premiers axes précédents.

L'axe I présente toujours une forte inertie (fig. 8). Le nuage des points-stations est toujours groupé près de l'origine et les deux premiers axes sont formés par les faibles variations d'abondance de quelques espèces, non interprétables. Aucune tendance n'apparaît, ce qui confirme la forte homogénéité du faciès en termes de rangs d'espèces et de dominance.

#### Faciès côtier d'appauvrissement

Il n'a pas d'unité géographique. L'ensablement et l'appauvrissement spécifiques constatés semblent résulter de conditions locales différentes selon les stations de prélèvement (Davoult, 1988).

Le nombre d'espèces récoltées ( $N = 30 \pm 11$ ) et la diversité ( $H = 2,5 \pm 1,6$ ) sont peu élevés. L'épifaune sessile est pauvre ( $N = 7 \pm 3$ ) : les seules espèces communes sont *Sertularia argentea*, *Hydrallmania falcata* et *Electra pilosa*. Les espèces caractéristiques sont rares. *Ophiura albida*, élective constante, est sabulicole tolérante (Prygiel *et al.*, 1988); *Atelecyclus rotundatus*, élective commune, *Lumbrineris gracilis* et *Echinocyamus pusillus*, préférantes communes, sont des espèces des fonds grossiers tolérantes vis-à-vis de l'ensablement, que l'on rencontre également dans le peuplement de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus* (Prygiel *et al.*, 1988). *Ophiothrix fragilis*, encore abondante, forme des bancs beaucoup moins denses. Des observations en plongée montrent que l'espèce s'agglutine sur les cailloux non ensablés. Une campagne de sonar latéral a montré, selon les stations, ou bien la présence de gros blocs rocheux vraisemblablement à l'origine de cet ensablement ponctuel (Clabaut, comm. pers.) ou bien celle de rubans sableux superficiels (Davoult et Clabaut, 1988).

#### Faciès côtier d'envasement

Il est situé dans la partie la plus côtière du peuplement.

L'envasement augmente du Sud-Ouest vers le Nord-Est, pour atteindre 4,5 % de la fraction sableuse du sédiment à la station 31 (fig. 3).

Le nombre moyen d'espèces récoltées ( $N = 53 \pm 11$ ) et la diversité ( $H = 3,1 \pm 1,6$ ) sont élevés. *Ophiothrix fragilis* domine les prélèvements peu envasés du sud-ouest du faciès ( $H < 2,5$ ), mais disparaît au nord-est de celui-ci lorsque l'envasement dépasse 1 % ( $H > 3,5$ ).

L'épifaune sessile, moins abondante que dans le faciès côtier de fort hydrodynamisme, est bien représentée ( $N = 13 \pm 4$ ), à l'exception des spongiaires, sensibles à l'envasement. Quelques espèces d'affinité vasicolle occupent un rang élevé dans le faciès : *Sabella penicillus* (3<sup>e</sup> rang, DM = 6,3 %), *Abra alba* (7<sup>e</sup> rang, DM = 3,5 %), *Sthenelais boa* (9<sup>e</sup> rang, DM = 2 %), *Cerianthus lloydi* (12<sup>e</sup> rang, DM = 1,4 %) et *Mya truncata* (13<sup>e</sup> rang, DM = 1,2 %).

Une AFC (fig. 9 et tab. 4) a été réalisée sur les abondances des 72 espèces dominantes. Les deux premiers axes représentent 58,3 % de l'inertie totale. L'axe I oppose les stations 6, 10 et 18 (contribution globale à l'axe = 21,9 %, corrélations au carré > 0,78), peu envasées et caractérisées par l'abondance d'*Ophiothrix fragilis*, aux stations les plus envasées du faciès, 29 et 31 (contributions de 19,1 et 44,9 %, corrélations au carré de 0,57 et 0,77), caractérisées par l'abondance de *Sabella penicillus*, *Abra alba* et *Ophiura texturata*. L'axe II provoque un effet Guttman, induit par les stations 22 et 26 (contribution globale à l'axe = 48 %) qui s'opposent par leur ensablement relativement important à la fois aux cailloutis purs des stations 6, 10 et 18 et à l'envasement important du Nord-Est (stations 29 et 31). *Ophelia borealis*, notamment, témoigne du taux relativement faible de pélites (environ 1 %) dans ces prélèvements.

Les résultats montrent donc un gradient d'envasement marqué, mais discontinu, bien qu'une analyse de gradient (Davoult, 1988) ait montré une ordination des espèces semblable à celle de l'axe I de l'AFC (fig. 9).

Tableau 4

Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 9.

Square correlations and contributions of species represented in Figure 9.

Espèces	Axe I		Axe II	
	Corrélations au carré	Contributions (%)	Corrélations au carré	Contributions (%)
<i>Ophelia borealis</i>	0,03	0,1	0,19	1,6
<i>Sthenelais boa</i>	0,75	2,5	0,02	0,1
<i>Thelepus setosus</i>	0,02	0,1	0,67	5,3
<i>Sabella penicillus</i>	0,72	17,4	0,13	6,2
<i>Abra alba</i>	0,70	8,9	0,23	5,6
<i>Mysella bidentata</i>	0,07	0,1	0,47	1,4
<i>Mya truncata</i>	0,1	0,2	0,57	2,6
<i>Melita obtusata</i>	0,48	3,1	0,01	0,1
<i>Hyas coarctatus</i>	0,03	0	0,84	3,8
<i>Asterias rubens</i>	0,94	11,2	0,02	0,5
<i>Ophiothrix fragilis</i>	0,96	24,3	0,03	1,6
<i>Ophiura texturata</i>	0,50	5,3	0,16	3,2
<i>Psammechinus miliaris</i>	0,02	0,3	0,74	19,4
<i>Dendrodoa grossularia</i>	0,03	0,4	0,35	9,3

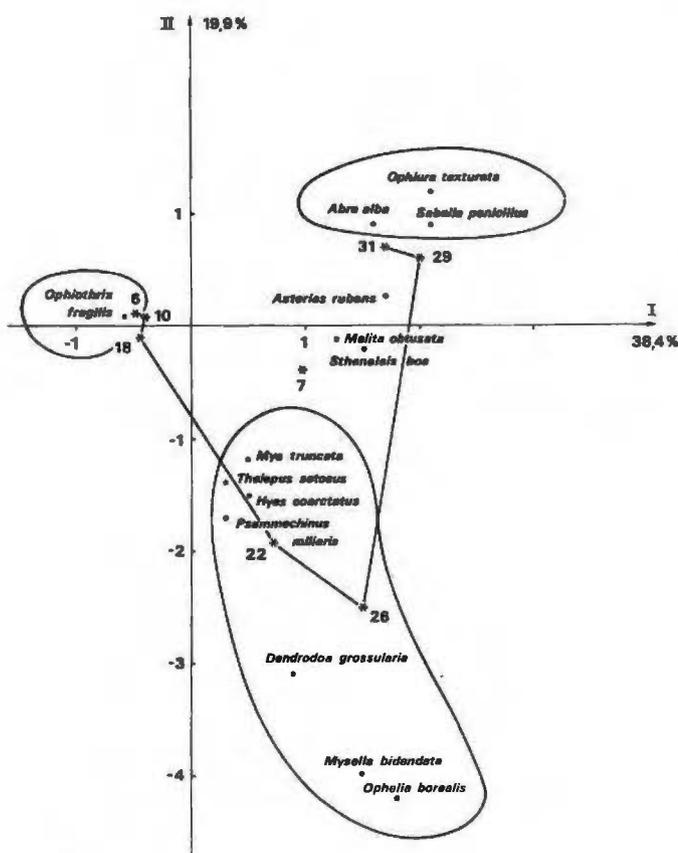


Figure 9

AFC réalisée sur les abondances spécifiques des stations du faciès côtier d'envasement.

Factor correspondence analysis realized on specific abundances of the "coastal muddy facies".

### Comparaison entre les zones côtières et du large

L'utilisation de la distance polaire pour comparer globalement la partie côtière du peuplement (211 espèces dans 21 prélèvements) à celle du large (126 espèces dans 23 prélèvements) montre deux aspects assez proches (102 espèces communes,  $K=0,39$ ) du même peuplement. La dissemblance constatée est due à la fois ( $\theta=69$  grades) à un enrichissement de la partie côtière (surtout en épifaune sessile) et à une substitution

d'espèces entre les annélides peu communes (*Nicomache lumbricalis*, *Euclymene oerstedii*, *Glycinde normanni*, *Grania maricola*) ou indicatrices de l'ensablement du Nord-Est (*Ophelia borealis*, *Nephtys* spp.) du large et les espèces caractéristiques de l'ensablement côtier (*Sabella penicillus*, *Abra alba*, *Ophiura texturata*...). Les deux zones sont habitées par le même peuplement épifaunique, à la richesse spécifique près, mais différent par leurs peuplements endofauniques : endofaune peu diversifiée et indicatrice d'ensablement à la côte, endofaune de sédiments « propres » au large.

Les faciès de fort hydrodynamisme côtier et du large sont proches ( $K=0,42$ ), la dissemblance étant due à un enrichissement important ( $\theta=81$  grades) de la partie côtière, surtout en épifaune sessile suspensivore.

Le faciès côtier d'appauvrissement est assez semblable au faciès d'atténuation du courant du large ( $K=0,44$ ), mais présente un aspect très appauvri de celui-ci ( $\theta=18$  grades), sans doute en raison de sa structure spatiale en isolats de faibles dimensions.

Le faciès côtier d'ensablement s'individualise de tous les autres faciès par substitution d'espèces ( $\theta$  toujours proche de 50 grades), au profit d'espèces adaptées à l'ensablement et normalement absentes du peuplement.

### Structure trophique des faciès

Le groupe des carnivores est le plus diversifié dans tous les faciès (fig. 10). Dans la zone du large, les suspensivores sont très peu représentés, à l'exception de *Modiolus modiolus* au-dessous de 50 m. Le nombre d'espèces sessiles suspensivores est également faible. En zone côtière, les espèces suspensivores dénombrables (fig. 10) sont légèrement plus nombreuses et l'épifaune sessile non dénombrable (spongiaires, cnidaires, bryozoaires) est beaucoup plus abondante et diversifiée, surtout dans le faciès côtier de fort hydrodynamisme ( $N=18 \pm 7$ ).

L'endofaune déposévore est diversifiée, au large dans le faciès d'atténuation du courant et à la côte dans le faciès côtier d'appauvrissement (fig. 10), en raison de l'augmentation de la fraction sableuse du sédiment.

Les résultats exprimés en dominance moyenne (DM) précisent le rôle joué par chaque groupe trophique dans

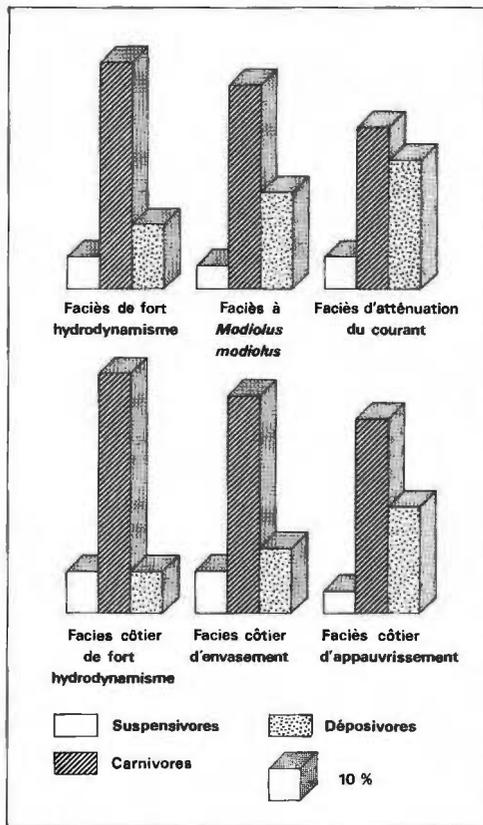


Figure 10

Importance spécifique des groupes trophiques dans les six faciès du peuplement.

Specific dominance of trophic groups in the different facies of the community.

les faciès, en fonction de l'abondance des espèces. Ainsi, l'importance de *Modiolus modiolus* est mise en évidence dans son faciès (fig. 11). A l'exception de cette espèce, aucun suspensivore n'est abondant au large du peuplement. En zone côtière, *Ophiothrix fragilis* représente la plus grande part des organismes suspensivores dénombrables (fig. 11). Les dépositives ont une dominance très faible dans le faciès côtier de fort hydrodynamisme (fig. 11), en raison de la quasi-absence de sable dans le sédiment.

Les trois faciès côtiers sont nettement différenciés par la dominance moyenne des annélides de chaque groupe trophique :

– Le faciès côtier de fort hydrodynamisme est largement dominé par les annélides carnivores (*Lepidonotus squamatus*, *Harmothoe longisetis*, *Lagisca extenuata*, etc.).

– Le faciès côtier d'envasement est dominé par les annélides suspensivores (*Sabella penicillus*) et carnivores (*Sthenelais boa*).

– Le faciès côtier d'appauvrissement, fortement ensablé et pauvre en épifaune sessile, est dominé par les annélides dépositives (*Laonice cirrata*, *Aonides oxycephala* et *Notomastus latericeus*).

## DISCUSSION

### Variations spatiales de la structure du peuplement (fig. 12)

#### Gradient hydrodynamique

Le gradient, du Sud-Ouest vers le Nord-Est, d'atténua-

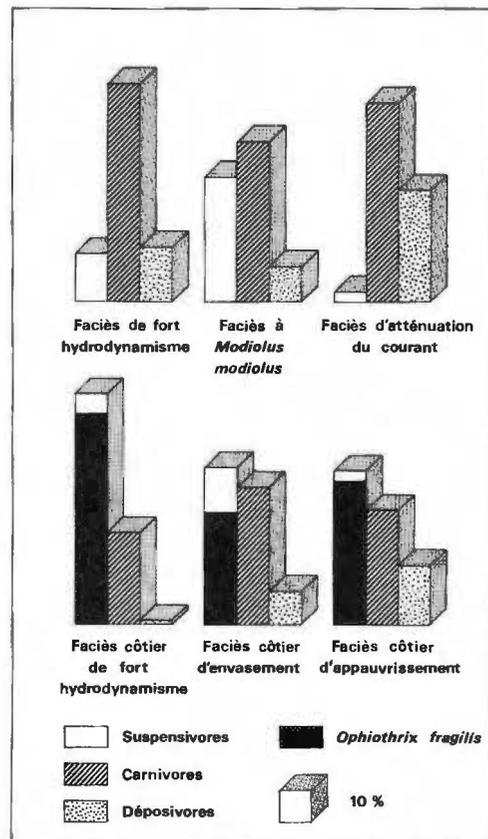


Figure 11

Dominance moyenne (DM) des groupes trophiques dans chaque faciès du peuplement.

Mean dominance (DM) of trophic groups in the different facies of the community.

tion des courants de marée a imprimé sa marque sur la localisation des différents peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord (Prygiel *et al.*, 1988). Ce gradient est toujours visible au sein du peuplement des cailloutis, où il conditionne la localisation des faciès (fig. 12). Au large, l'atténuation des courants de marée induit un ensablement des cailloutis, qui provoque un enrichissement spécifique important : le faciès d'atténuation du courant abrite la plupart des espèces du faciès de fort hydrodynamisme, mais également une endofaune diversifiée. Ce gradient est encore perceptible au sein même des faciès du large; il a pu être mis en évidence grâce aux analyses factorielles. Une analyse effectuée sur les seules espèces principales semble suffisante pour montrer ce phénomène.

L'hétérogénéité interne des faciès, mise en évidence par les AFC, ne remet pas en cause leur cohérence les uns par rapport aux autres, ni l'appartenance de chaque prélèvement au peuplement des cailloutis. Le cortège spécifique de chaque prélèvement est bien dans l'ensemble typique de ce peuplement, même si l'ensablement des cailloutis permet à certaines espèces sabulicoles de présenter localement une forte dominance. Les faciès sont relativement bien individualisés, puisqu'ils ont été définis sur des critères qualitatifs. Les AFC montrent qu'au sein des faciès peut exister une certaine hétérogénéité, qui prend ici la forme d'un gradient, encore visible à l'échelle d'observation choisie dans la zone du large.

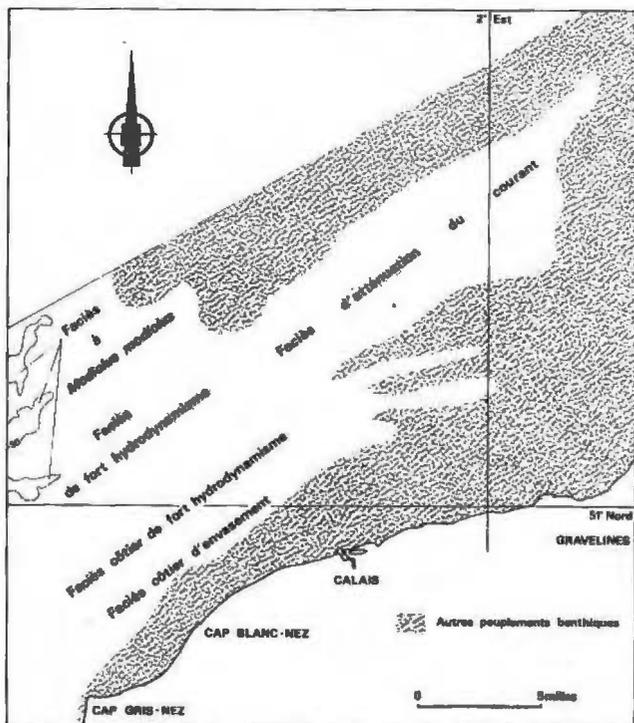


Figure 12

Localisation des différents faciès du peuplement des cailloutis.

Location of the facies of the "pebbles-with-sessile-epifauna" community.

Ce gradient n'apparaît pas dans le faciès côtier de fort hydrodynamisme : les analyses factorielles successives montrent la forte homogénéité de ce faciès. A cette échelle d'observation, la forte action des courants de marée est très sélective, et favorise l'abondance d'un faible nombre d'espèces : les cinq premières espèces (84,9 % de dominance moyenne globale dans le faciès) sont caractéristiques des fonds très caillouteux et apparaissent fortement hiérarchisées. *Ophiothrix fragilis* occupe le 1<sup>er</sup> rang dans sept des huit prélèvements du faciès; *Pisidia longicornis* le 2<sup>e</sup> rang dans six des huit prélèvements (1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> rangs dans les autres); *Verruca stroemia*, cirripède à recrutement grégaire, occupe des rangs plus variables; le rang de *Lepidonotus squamatus* varie de deux à sept, et celui de *Psammechinus miliaris* de quatre à dix.

L'affaiblissement de l'intensité du courant au nord-est de la zone provoque donc une augmentation de la fraction sableuse du sédiment. Il en résulte un appauvrissement de l'épifaune sessile, alors que l'endofaune, surtout dépositore, est favorisée. Ainsi, la partie extrême nord-est du peuplement des cailloutis abrite quelques espèces typiquement sabulicoles, comme *Ophelia borealis*; elle constitue un faciès de transition vers le peuplement des sables propres à *Ophelia borealis* de la partie Sud de la Mer du Nord. Cependant, en raison de ses caractéristiques d'écotone, elle présente une richesse supérieure à celle des peuplements adjacents, le peuplement des sables propres à *Ophelia borealis* et celui de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus*.

L'effet des variations de l'intensité des courants de marée sur la macrofaune benthique semble perceptible à une échelle d'observation de l'ordre de 5 milles. En-

deçà, il est difficile de séparer cet effet de l'hétérogénéité naturelle du sédiment et du peuplement.

#### Gradient côte-large

L'autre gradient marqué est un gradient côte-large (fig. 12). Il oppose dans la région le peuplement des sables propres à *Ophelia borealis* des bancs sableux du large au peuplement des sables envasés à *Abra alba*, situé près de la côte à une profondeur moyenne de 10 m, mais également le peuplement de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus*, bien représenté au large du banc sableux Sandettié, à celui de l'hétérogène envasé, situé dans les dépressions entre les bancs sableux plus côtiers (Davoult *et al.*, 1988).

Le sédiment de la partie la plus côtière du peuplement s'enrichit en pélites, ce qui provoque la disparition d'*Ophiothrix fragilis* (au-dessus de 1 % de pélites) et l'installation d'espèces vasicoles à des rangs élevés dans le faciès côtier d'envasement (fig. 12).

Plus que par l'envasement, qui n'est important qu'en limite côtière du peuplement, la différence marquée entre les prélèvements côtiers et ceux du large est à l'évidence induite par les qualités des masses d'eau côtière et du large. Quisthoudt *et al.* (1987) ont montré la présence d'une discontinuité hydrologique entre les deux masses d'eau. Les eaux du large sont plus salées, moins turbides et surtout moins riches en matière organique particulaire. Les descripteurs biologiques confirment la présence d'un tel gradient : la production primaire est plus élevée en zone côtière (Quisthoudt, 1987), et de nombreuses espèces zooplanctoniques sont réparties selon ce gradient (Brylinski, 1986).

#### Structure trophique

Le benthos, selon son mode de vie et son mode d'alimentation, intègre les caractéristiques hydrologiques et sédimentaires, et en constitue le témoin à moyen ou long terme.

La prédominance des annélides suspensivores dans le faciès côtier d'envasement et celle des annélides dépositores dans le faciès côtier d'appauvrissement montrent une situation différente de celle qui oppose souvent les sables envasés des zones à faible hydrodynamisme, dominés par les dépositores, aux sables propres dominés par les suspensivores (Sanders, 1958; Levinton, 1972). Ici, l'ensablement du faciès côtier d'appauvrissement résulte de conditions locales particulières, telles que la présence de gros blocs; le courant de marée peut être alors très affaibli et peu propice aux suspensivores. L'envasement côtier observé est partiellement constitué d'argiles, dont la cohésion permet au sédiment de mieux résister aux courants que les sablons et les sables fins (*cf.* diagramme de Hjulström, 1939, *in* Chamley, 1987). Le déplacement des masses d'eau côtière ainsi que leur richesse en matière organique (Quisthoudt, 1987) favorisent alors les organismes suspensivores.

Les suspensivores enrichissent le compartiment benthique aux dépens de la masse d'eau : le faciès de fort hydrodynamisme (fig. 12) du large est pauvre en espèces macrobenthiques ( $N=14 \pm 5$ ), alors que le faciès côtier de fort hydrodynamisme est au contraire

le plus riche du peuplement ( $N = 56 \pm 19$ ). *Ophiothrix fragilis* et l'épifaune sessile caractérisent ce dernier, alors qu'elles sont rares dans le faciès de fort hydrodynamisme du large, pourtant soumis à des courants d'intensité comparable et localisé sur un sédiment aussi caillouteux. Il ne semble donc pas que la forte densité d'*Ophiothrix fragilis* nuise à la diversité spécifique, contrairement à ce qui a été quelquefois avancé (Vevers, 1952; Ancellin in Allain, 1974). Au contraire, l'épifaune sessile et la population d'*Ophiothrix fragilis* agissent comme des capteurs de matière organique exogène et, à ce titre, enrichissent le peuplement dont le fonctionnement ne peut, en raison de l'intensité du courant et du faible ensablement, dépendre pour une part importante d'un recyclage local et intensif de la matière organique.

La forte biomasse d'*Ophiothrix fragilis* ( $210 \text{ g/m}^2$  en moyenne) et l'abondance d'autres espèces du peuplement (*Pisidia longicornis*, *Lepidonotus squamatus* et *Psammechinus miliaris*) montrent que ce peuplement est le plus riche de la région, davantage encore que le peuplement des sables envasés à *Abra alba* ( $20$  à  $50 \text{ g/m}^2$ , Dewarumez *et al.*, 1986).

Le double gradient caractéristique de la région apparaît donc nettement en termes de dominance trophique :

– Le gradient d'atténuation du courant, du Sud-Ouest vers le Nord-Est, se traduit par une augmentation progressive de la dominance des dépositores (fig. 10 et 11), allant de pair avec celle de la fraction sableuse du sédiment. Au-delà, on retrouve dans le peuplement des sables à *Ophelia borsalis* la prépondérance des dépositores de surface et de subsurface (Prygiel *et al.*, 1988).

– Le gradient côte-large, conséquence des facteurs hydrologiques et sédimentaires, se traduit par une variation importante de la dominance et de la diversité spécifique des suspensivores; la limite côtière envasée est riche en endofaune suspensivore, la partie côtière est dominée par une population dense d'*Ophiothrix fragilis* et une épifaune sessile diversifiée, et la zone du large, baignée par une eau beaucoup moins chargée en matière organique, abrite une épifaune sessile clairsemée et peu diversifiée, alors qu'*Ophiothrix fragilis* disparaît pratiquement.

## RÉFÉRENCES

- Allain Y. (1974). Écologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) dans le golfe normano-breton. *Cah. Biol. mar.*, **15**, 255-273.
- Anonyme (1968). Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. *Service hydrographique de la marine*, 287 p.
- Anonyme (1986). Fifth report of the Benthos Ecology Working Group. ICES, Ostende, 12-15 May, CM, L 27, 33 pp.
- Blanc F., P. Chardy, A. Laurec et J.-P. Reys (1976). Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. *Mar. biol.*, **35**, 49-67.
- Brylinski J.-M. (1986). Méthode de détection des gradients faunistiques : les courbes FCT. Répartition du zooplancton au large du cap Gris-Nez. *Oceanologica Acta*, **9**, 4, 457-467.
- Brylinski J.-M., J. Dupont et D. Bentley (1984). Conditions hydrologiques au large du Cap Gris-Nez (France). Premiers résultats. *Oceanologica Acta*, **7**, 3, 315-322.
- Cabioch L. (1968). Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. mar.*, **9**, 5 (suppl.), 493-720.

## CONCLUSION

Le peuplement des cailloutis du Pas-de-Calais constitue une entité relativement isolée des peuplements benthiques de la Mer du Nord : en raison de sa composition spécifique différente, il ne constitue pas un réservoir de géniteurs pour ceux-ci. La dérive d'Ouest en Est des masses d'eau en fait plutôt le point ultime d'établissement d'un certain nombre d'espèces des fonds durs ou caillouteux de la Manche. Malgré la tendance générale à l'appauvrissement spécifique constatée d'Ouest en Est en Manche (Cabioch *et al.*, 1977) et qui se retrouve au sein du peuplement des cailloutis, celui-ci est encore très riche au niveau du détroit du Pas-de-Calais.

Le facteur majeur responsable de l'organisation spatiale du peuplement est l'hydrodynamisme : l'intensité des courants de marée conditionne la présence d'un sédiment caillouteux et crée un gradient marqué du sud-ouest vers le nord-est du peuplement; le caractère alternatif de ces courants, en limitant la diffusion des eaux côtières vers le large (Brylinski *et al.*, 1984), individualise la partie côtière du peuplement en favorisant les espèces suspensivores par un apport important de matière organique particulière.

La richesse de sa partie côtière témoigne des nombreux apports anthropiques de la baie de Seine au cap Gris-Nez. Parmi ceux-ci, certains polluants transportés par les masses d'eau risquent d'être également captés, puis concentrés au niveau du peuplement.

## Remerciements

Je tiens à remercier D. Menu, qui a réalisé les figures, ainsi que A. Richard, I. Richard et M. A. Janquin, qui m'ont aidé à effectuer les prélèvements quantitatifs d'*Ophiothrix fragilis* en plongée.

- Cabioch L. (1979). Caractères de la dissemblance entre peuplements en écologie marine benthique. Présentation d'une nouvelle métrique qualitative : la distance polaire. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **289**, 583-586.
- Cabioch L. et R. Glaçon (1975). Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **280**, 491-494.
- Cabioch L., F. Gentil, R. Glaçon et C. Retiere (1977). Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie, in: *Biology of benthic organisms, 11th European Symposium on Marine Biology, Galway, October 1976*, Pergamon Press, 115-128.
- Chamley E. (1987). *Sédimentologie*. Dunod éd., Coll. Géosciences, 175 pp.
- Daget J. (1976). *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson Éd., Coll. Écologie, Paris, 172 pp.
- Dauvin J.-C. (1984). Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco-Cadiz. *Thèse de Doctorat d'État, Université Paris-VI*, 468 pp.

- Davoult D.** (1988). Étude du peuplement des cailloutis à épibiose sessile et de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France). *Thèse de Doctorat, Université de Lille-Flandres-Artois*, 215 p.
- Davoult D.** (1989). Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France). *Vie Marine, hors-série*, **10**, 116-127.
- Davoult D. et P. Clabaut** (1988). Le passage des fonds sableux de la baie de Wissant aux fonds caillouteux du large et les peuplements benthiques associés. *J. Rech. océanogr.*, **1-2**, 32-35.
- Davoult D., J.-M. Dewarumez, J. Prygiel et A. Richard** (1988). Carte des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. IFREMER/Région Nord - Pas-de-Calais, 1 carte + 30 p.
- Dewarumez J.-M., C. Quisthoudt et A. Richard** (1986). Suivi plurianuel du peuplement à *Abra alba* dans la partie méridionale de la Mer du Nord (région de Dunkerque, France). *Hydrobiologia*, **142**, 187-197.
- Fauchald K. et P. A. Jumars** (1979). The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Océanogr. mar. Biol. a. Rev.*, **17**, 193-284.
- Gaston G. R.** (1987). Benthic Polychaeta of the Middle Atlantic Bight: feeding and distribution. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **36**, 251-262.
- Glémarec M.** (1973). The benthic communities of the european north atlantic continental shelf. *Océanogr. mar. Biol. a. Rev.*, **11**, 263-289.
- Graham A.** (1971). British Prosobranchs. In: *Synopsis of the british fauna*. Academic Press, London-New York-San Francisco, **2**, 112 p.
- Guille A.** (1971). Bionomie benthique de la côte catalane française. VI. Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune. *Vie Milieu*, **22**, B(1), 93-158.
- Hily C.** (1984). Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest. *Thèse de Doctorat d'État, Université de Bretagne Occidentale*, Brest, France, 359 p.
- Holme N. A.** (1966). The bottom fauna of the English Channel. Part II. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **46**, 401-493.
- Ingle R. W.** (1983). Shallow-water crabs. In: *Synopsis of the british fauna*. Cambridge University Press, **25**, 206 p.
- Legendre L. et P. Legendre** (1984). *Écologie numérique. 2. La structure des données écologiques*. Masson Éd., Coll. Écologie, 335 p.
- Leprêtre A. et C. Leprêtre** (1986). ECONUM : ensemble de programmes interactifs d'analyses statistiques multidimensionnelles, monographie, 83 p.
- Levinton J. S.** (1972). Stability and trophic structure in deposit feeding and suspension feeding communities. *Am. Naturalist*, **106**, 472-486.
- Lincoln R. J.** (1979). *British marine Amphipoda: Gammaridea*. British Museum Ed., 658 p.
- Nilsson-Cantell C. A.** (1978). Cirripedia thoracica and acrothoracica. *Marine invertebrates of Scandinavia*, **5**, Universitetsforlaget Ed., 133 p.
- Pearson T. H.** (1971). Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, West coast of Scotland. II. Analysis of the macrofauna by comparison of feeding groups. *Vie et Milieu, Suppl.*, **22**, 53-91.
- Pielou E. C.** (1969). *An introduction to mathematical ecology*. John Wiley and sons Ed., 286 p.
- Pingree R. D. et L. Maddock** (1977). Tide residuals in the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **57**, 339-354.
- Prygiel J., D. Davoult, J.-M. Dewarumez, R. Glaçon et A. Richard** (1988). Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. III*, **306**, 5-10.
- Quisthoudt C.** (1987). Production primaire phytoplanctonique dans le détroit du Pas-de-Calais (France) : variations spatiales et annuelles au large du cap Gris-Nez. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. III*, **304**, 245-250.
- Quisthoudt C., D. Bentley et J.-M. Brylinski** (1987). Discontinuité hydrologique dans le détroit du Pas-de-Calais. *J. Plankt. Res.*, **9**, 5, 995-1002.
- Roberts C. D.** (1979). The colonial behaviour of *Modiolus modiolus* (L.) and its ecological significance. In: *Biology and systematics of colonial organisms*, G. Larwood et B. B. Rosen, éditeurs, Academic Press, 255-256.
- Sanders H. L.** (1958). Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animals, sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, **3**, 245-258.
- Smaldon G.** (1979). British coastal shrimps and prawns. In: *Synopsis of the british fauna*. Academic Press, London-New York-San Francisco, **15**, 126 p.
- Souplet A., R. Glaçon, J.-M. Dewarumez et F. Smigielski** (1980). Distribution des peuplements benthiques littoraux en Mer du Nord, du cap Blanc-Nez à la frontière belge. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **290**, 627-630.
- Tebble N.** (1966). *British bivalve seashells*. British Museum Ed., 212 p.
- Thompson T. E. et G. H. Brown** (1976). British opisthobranch Molluscs. In: *Synopsis of the british fauna*. Academic Press, London-New York-San Francisco, **8**, 203 p.
- Vevers H. G.** (1952). A photographic survey of certain areas of sea-floor near Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **31**, 215-221.