

THESE

présentée

A L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE SPECIALITE (TROISIEME CYCLE)

OPTION : OCEANOGRAPHIE BIOLOGIQUE

par

ARNAULD SOUPLET

CONTRIBUTION A L'ETUDE ECOLOGIQUE D'UN ESTRAN ROCHEUX (Paluel, Seine - Maritime)

Présentée le **Octobre 1977** devant la commission d'examen

MM.

A. LUCAS

Président

M. GLEMAREC

P. CHARDY

Examineurs

A. RICHARD

IFREMER Bibliothèque de BREST



0EL07198

Travail effectué à l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux

Université des Sciences et Techniques de Lille I

N° d'ordre : 73

THESE

présentée

A L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE SPECIALITE (TROISIEME CYCLE)

OPTION : OCEANOGRAPHIE BIOLOGIQUE

par

ARNAULD SOUPLET

CONTRIBUTION A L'ETUDE ECOLOGIQUE D'UN ESTRAN ROCHEUX (Paluel, Seine - Maritime)

Présentée le Octobre 1977 devant la commission d'examen

MM.	A. LUCAS	Président
	M. GLEMAREC	} Examineurs
	P. CHARDY	
	A. RICHARD	

Travail effectué à l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux
Université des Sciences et Techniques de Lille I

SOMMAIRE

PREMIER VOLUME

AVANT-PROPOS.....	p.1
INTRODUCTION.....	p.2

PREMIERE PARTIE: ETUDE BIONOMIQUE

<u>CHAPITRE I: PRESENTATION DU SITE.....</u>	p.3
--	-----

I.1 - SITUATION GEOGRAPHIQUE.....	p.3
-----------------------------------	-----

I.2 - GEOLOGIE - GEOMORPHOLOGIE.....	p.3
--------------------------------------	-----

I.3 - CLIMATOLOGIE.....	p.4
-------------------------	-----

3.1 Température.....	p.4
----------------------	-----

3.2 Pluviosité.....	p.4
---------------------	-----

3.3 Vent.....	p.4
---------------	-----

3.4 Caractéristiques climatiques de la région.....	p.4
--	-----

I.4 - HYDROLOGIE.....	p.5
-----------------------	-----

4.1 Marées.....	p.5
-----------------	-----

4.2 Courants.....	p.6
-------------------	-----

4.2.1 Courants généraux.....	p.6
------------------------------	-----

4.2.2 Courants de marées côtiers.....	p.6
---------------------------------------	-----

4.3 Température.....	p.6
----------------------	-----

4.4 Salinité.....	p.7
-------------------	-----

4.5 Oxygène dissous	p.7
---------------------------	-----

4.6 pH.....	p.7
-------------	-----

4.7 Matières en suspension.....	p.7
---------------------------------	-----

I.5 - DESCRIPTION DE L'ESTRAN.....	p.8
------------------------------------	-----

CHAPITRE II : LES PEUPEMENTS ANIMAUX : LEUR DELIMITATION ET LEURS

<u>VARIATIONS SAISONNIERES</u>	p.10
--------------------------------------	------

II.1 - TECHNIQUES ET METHODES.....	p.10
------------------------------------	------

1.1 Récoltes sur le terrain.....	p.10
----------------------------------	------

1.2 Analyses au laboratoire.....	p.10
----------------------------------	------

1.3 Traitement des données.....	p.11
---------------------------------	------

II.2 - DELIMITATION DES PEUPEMENTS.....	p.14
---	------

II.3 - VARIATIONS SAISONNIERES DES PEUPEMENTS.....	p.18
--	------

3.1 Méthodologie.....	p.18
-----------------------	------

3.2 Résultats.....	p.18
--------------------	------

II.4 - CONCLUSION.....	p.19
------------------------	------

<u>CHAPITRE III : DESCRIPTION DES PEUPEMENTS</u>	p.21
III.1 - METHODOLOGIE.....	p.21
1.1 Composition faunistique.....	p.21
1.1.1 Abondance.....	p.21
1.1.2 Dominance.....	p.21
1.1.3 Dominance moyenne.....	p.21
1.1.4 Fréquence.....	p.22
1.1.5 Indice biologique.....	p.22
1.1.6 Nomenclature.....	p.23
1.2 Répartition des effectifs-Diversité.....	p.23
1.2.1 Distribution d'abondance.....	p.23
1.2.2 Diversité.....	p.28
1.2.2.1 Indice de diversité.....	p.28
1.2.2.2 Méthode de raréfaction.....	p.29
1.2.2.3 Dominance moyenne cumulée.....	p.29
III.2 - RESULTATS.....	p.29
2.1 Le peuplement des Entéromorphes.....	p.30
2.2 Le peuplement des <i>Fucus vesiculosus</i>	p.32
2.3 Le peuplement des <i>Fucus serratus</i>	p.34
2.4 Le peuplement des Algues rouges.....	p.35
2.5 Comparaison des peuplements.....	p.37
III.3 - CONCLUSION.....	p.38

DEUXIEME PARTIE : ETUDE ECOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DES ESPECES
PRINCIPALES

INTRODUCTION.....	p.40
<u>CHAPITRE IV : REPARTITION SUR L'ESTRAN DES PRINCIPALES ESPECES DE</u>	
<u>GASTEROPODES</u>	p.41
IV.1 - ETUDE DES ABONDANCES DES DIFFERENTES ESPECES.....	p.41
1.1 Patellidés.....	p.41
1.2 Trochidés.....	p.41
1.3 Littorinidés.....	p.42
IV.2 - ETUDE DE LA DOMINANCE DES DIFFERENTES ESPECES.....	p.44
IV.3 - CONCLUSION.....	p.44
<u>CHAPITRE V : CROISSANCE RELATIVE - ALLOMETRIE</u>	p.46
V.1 - TECHNIQUES ET METHODES.....	p.46
1.1 Mensurations.....	p.46
1.2 Traitement des données.....	p.46
1.2.1 La loi d'allométrie.....	p.46

1.2.2	Calcul des paramètres de la droite d'allométrie...	p.47
1.2.2.1	Cas d'une seule variable explicative.....	p.47
1.2.2.2	Cas de plusieurs variables explicatives.....	p.50
V.2	- RESULTATS CHEZ <i>PATELLA VULGATA</i>	p.51
2.1	Allométries de taille.....	p.51
2.2	Relation taille-poids.....	p.54
V.3	- RESULTATS CHEZ <i>GIBBULA UMBILICALIS</i>	p.56
3.1	Allométries de taille.....	p.56
3.2	Relation taille-poids.....	p.57
V.4	- RESULTATS CHEZ <i>LITTORINA LITTOREA</i>	p.59
4.1	Allométries de taille.....	p.59
4.2	Relation taille-poids.....	p.61
V.5	- RESULTATS CHEZ <i>LITTORINA OBTUSATA</i>	p.62
5.1	Allométries de taille.....	p.62
5.2	Relation taille-poids.....	p.63
V.6	- RESULTATS CHEZ <i>LITTORINA SAXATILIS</i>	p.64
6.1	Allométries de taille.....	p.64
6.2	Relation taille-poids.....	p.65
V.7	- CONCLUSION.....	p.66
	<u>CHAPITRE VI : CROISSANCE ABSOLUE - LONGEVITE</u>	p.68
VI.1	- METHODOLOGIE.....	p.68
1.1	Données observées.....	p.68
1.2	Modèle mathématique.....	p.69
VI.2	- RESULTATS CHEZ <i>PATELLA VULGATA</i>	p.71
VI.3	- RESULTATS CHEZ <i>GIBBULA UMBILICALIS</i>	p.75
VI.4	- RESULTATS CHEZ <i>LITTORINA LITTOREA</i>	p.76
VI.5	- RESULTATS CHEZ <i>LITTORINA OBTUSATA</i>	p.79
VI.6	- ETUDE EXPERIMENTALE DU ROLE DE LA TEMPERATURE DANS LA CROISSANCE.....	p.81
6.1	Marquages.....	p.82
6.2	Elevage.....	p.82
6.3	Résultats.....	p.83
VI.7	- DISCUSSION - CONCLUSION.....	p.84
	<u>CHAPITRE VII : ETUDE DEMOGRAPHIQUE</u>	p.86
VII.1	- VARIATIONS ANNUELLES DE DENSITE.....	p.86
VII.2	- STRUCTURE DES POPULATIONS.....	p.87
2.1	<i>Patella vulgata</i>	p.87
2.2	<i>Gibbula umbilicalis</i>	p.88
2.3	<i>Littorina littorea</i>	p.89

2.4 <i>Littorina obtusata</i>	p.89
VII.3 - CONCLUSION.....	p.90
RESUME ET CONCLUSIONS GENERALES.....	p.91
BIBLIOGRAPHIE.....	p.95

FIGURES

- Fig. 1 : Localisation de la zone étudiée
- Fig. 2 : Localisation du site de Paluel
- Fig. 3 : Caractéristiques climatiques
- a) Températures moyennes mensuelles à Fécamp
 - b) Pluiosité moyenne mensuelle à St Valéry
- Fig. 4 : Caractéristiques climatiques
- a) Diagramme ombrothermique
 - b) Climatogramme
- Fig. 5 : Rose des vents à Fécamp
- Fig. 6 : Rose des courants à Paluel
- a) Vive-eau
 - b) Morte-eau
- Fig. 7 : Paramètres hydrologiques
- a) Températures
 - b) Salinité
- Fig. 8 : Paramètres hydrologiques
- a) Oxygène dissous
 - b) pH
- Fig. 9 : Paramètres hydrologiques
- a) Matières en suspension
 - b) Disque de Secchi
- Fig. 10: Paluel I : Répartition des points-prélèvements dans le plan des deux premiers axes d'inertie
- Fig. 11: Paluel I : Groupement des prélèvements par niveaux marégraphiques
- Fig. 12: Paluel I : Groupement des prélèvements par niveaux algologiques
- Fig. 13: Paluel I : Relation entre le niveau marégraphique et les saturations suivant le premier axe factoriel
- Fig. 14: Répartition des points-espèces dans le plan des premiers axes
- Fig. 15: Comparaison entre Paluel I et Paluel II. Barycentre des groupes de prélèvements
- Fig. 16: Paluel III : Groupement des prélèvements par niveaux algologiques
- Fig. 17: Paluel III : Variations saisonnières des peuplements animaux (Nombre d'individus)
- Fig. 18: Paluel III : Variations saisonnières des peuplements animaux (Biomasse)
- Fig. 19: Répartition de l'effectif total entre les groupes zoologiques
- Fig. 20: Peuplement des Entéromorphes : distribution d'abondance

- Fig. 21: Peuplement des *Fucus vesiculosus* : distribution d'abondance
- Fig. 22: Peuplement des *Fucus serratus* : distribution d'abondance
- Fig. 23: Peuplement des Algues rouges : distribution d'abondance
- Fig. 24: Variations de la diversité selon les peuplements
- a) Constante de milieu
 - b) Indice de Shannon moyen
- Fig. 25: Courbe de raréfaction des différents peuplements (méthode de Sanders)
- Fig. 26: Dominance moyenne cumulée par peuplement
-
- Fig. 27: Biomasse animale (poids sec)
- a) Variations suivant les peuplements
 - b) Variations au cours de l'année
- Fig. 28: Répartition sur l'estran des principales espèces de Gastéropodes
- Fig. 29: Variations de la dominance moyenne des espèces principales de Mollusques suivant le niveau cotidal
- Fig. 30: Mesures effectuées sur les coquilles des principales espèces de Gastéropodes
- Fig. 31: Etude de l'allométrie de taille chez *Patella vulgata*.
Etude globale
- Fig. 32: Etude de l'allométrie de taille chez *Patella vulgata*.
Etude par niveau
- Fig. 33: Relation taille-poids chez *Patella vulgata*
- Fig. 34: Etude de l'allométrie de taille chez *Gibbula umbilicalis*
- Fig. 35: Relation taille-poids chez *Gibbula umbilicalis*
- Fig. 36: Etude de l'allométrie de taille chez *Littorina littorea*
- Fig. 37: Relation taille-poids chez *Littorina littorea*
-
- Fig. 38: Etude de l'allométrie de taille chez *Littorina obtusata*
- Fig. 39: Relation taille-poids chez *Littorina obtusata*
- Fig. 40: Etude de l'allométrie de taille chez *Littorina saxatilis*
- Fig. 41: Relation taille-poids chez *Littorina saxatilis*
- Fig. 42: *Patella vulgata* : Histogramme des longueurs
- Fig. 43: *Patella vulgata* : Profil de croissance
- Fig. 44: *Patella vulgata* : Etude de la croissance
- a) Diagramme de FORD-WALFORD
 - b) Courbe de croissance théorique
- Fig. 45: *Patella vulgata* : Etude de la croissance
- a) Vitesse
 - b) Accélération
- Fig. 46: *Patella vulgata* : Croissance pondérale

- Fig. 47: *Gibbula umbilicalis* : Histogrammes des hauteurs
- Fig. 48: *Gibbula umbilicalis* : Etude de la croissance
- a) Diagramme de FORD-WALFORD
 - b) Courbe de croissance théorique
- Fig. 49: *Gibbula umbilicalis* : Etude de la croissance
- a) Vitesse
 - b) Accélération
- Fig. 50: *Gibbula umbilicalis* : Croissance pondérale
- Fig. 51: *Littorina littorea* : Histogrammes des hauteurs
- Fig. 52: *Littorina littorea* : Etude de la croissance
- a) Diagramme de FORD-WALFORD
 - b) Courbe de croissance théorique
- Fig. 53: *Littorina littorea* : Etude de la croissance
- a) Vitesse
 - b) Accélération
- Fig. 54: *Littorina littorea* : Croissance pondérale
- Fig. 55: *Littorina obtusata* : Histogrammes des hauteurs
- Fig. 56: *Littorina obtusata* : Etude de la croissance
- a) Diagramme de FORD-WALFORD
 - b) Courbe de croissance théorique
- Fig. 57: *Littorina obtusata* : Etude de la croissance
- a) Vitesse
 - b) Accélération
- Fig. 58: *Littorina obtusata* : Croissance pondérale
- Fig. 59: Dispositifs d'élevage
- Fig. 60: Variations de densité des principales espèces de Gastéropodes au cours de l'année
- Fig. 61: *Patella vulgata* : Evolution de la population au cours d'une année
- Fig. 62: *Gibbula umbilicalis*: Evolution de la population au cours d'une année
- Fig. 63: *Littorina littorea* : Evolution de la population au cours d'une année
- Fig. 64: *Littorina obtusata* : Evolution de la population au cours d'une année

TABLEAUX

- I : Caractéristiques climatiques du site de Paluel pour les années 1974, 1975 et 1976
- II: Dates des campagnes de prélèvement
- III: Paluel I et II, radiale A : Résultats qualitatifs
- IV : Paluel I et II, radiale B : Résultats qualitatifs
- V : Paluel I, radiale C : Résultats qualitatifs

- VI : Paluel I, radiale D : Résultats qualitatifs
 VII : Paluel I, radiale E : Résultats qualitatifs
 VIII : Paluel I et II, radiale F : Résultats qualitatifs
 IX : Paluel I et II, radiale G : Résultats qualitatifs
 X : Paluel III, campagne I : Résultats qualitatifs
 XI : Paluel III, campagne II : Résultats qualitatifs
 XII : Paluel III, campagne III : Résultats qualitatifs
 XIII : Paluel III, campagne IV : Résultats qualitatifs
 XIV : Paluel III, campagne V : Résultats qualitatifs
 XV : Paluel III, campagne VI : Résultats qualitatifs
 XVI : Paluel III, campagne I : Résultats quantitatifs
 XVII : Paluel III, campagne II : Résultats quantitatifs
 XVIII : Paluel III, campagne III : Résultats quantitatifs
 XIX : Paluel III, campagne IV : Résultats quantitatifs
 XX : Paluel III, campagne V : Résultats quantitatifs
 XXI : Paluel III, campagne VI : Résultats quantitatifs
 XXII : Peuplement 1 : composition faunistique
 XXIII : Peuplement 1 : liste des espèces classées
 XXIV : Peuplement 2 : composition faunistique
 XXV : Peuplement 2 : liste des espèces classées
 XXVI : Peuplement 3 : composition faunistique
 XXVII : Peuplement 3 : liste des espèces classées
 XXVIII : Peuplement 4 : composition faunistique
 XXIX : Peuplement 4 : liste des espèces classées
 XXX : Fréquence des espèces sessiles
 XXXI : Tableau faunistique récapitulatif

INVENTAIRE FAUNISTIQUE

PLANCHES

Planche I

Fig.1: La valleuse de Paluel

Fig.2: L'estran vu de la falaise

Planche II

Fig.1: La falaise

Fig.2: Un chenal

Planche III

Fig.1: Ceinture des Entéromorphes

Fig.2: Ceinture des *Fucus serratus*

Planche IV

Fig.1: Ceinture des Algues rouges

Fig.2: Technique de prélèvement (1/4 m²)

Planche V : Principales espèces de Gastéropodes

AVANT-PROPOS

Monsieur le Professeur A. LUCAS m'a permis de présenter cette thèse à l'Université de Bretagne Occidentale. Il a en outre accepté d'en présider le jury ; qu'il en soit ici respectueusement remercié.

Monsieur M. GLEMAREC, dont la grande compétence en matière de Bionomie benthique m'a été très utile dans la réalisation de ce travail, a accepté de le juger. Je tiens à lui exprimer ici ma plus profonde considération.

Grace à Monsieur P. CHARDY, qui m'a ouvert les services informatiques du Bureau National des Données Océanographiques, j'ai pu donner à cette étude la dimension nouvelle qu'apportent les outils statistiques. Il m'a fait profiter de sa grande expérience en ce domaine lors du dépouillement et de l'interprétation des résultats. C'est avec plaisir que je lui fais part de ma plus sincère gratitude.

Monsieur A. RICHARD m'a dirigé dans mes recherches depuis leur début. Je lui dois ma formation dans le domaine de l'Ecologie benthique et mon ouverture aux problèmes d'Ecologie appliquée. Durant ces années, il a su créer et maintenir l'ambiance nécessaire à un travail efficace et n'a ménagé ni son temps ni ses conseils pour me permettre de mener à bien ce travail. Qu'il soit assuré de mon amicale et respectueuse reconnaissance.

Je tiens également à remercier Monsieur le Professeur M. DURCHON, directeur de l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux et Monsieur F. VIGNON, responsable de la Station d'Etudes en Baie de Somme, pour m'avoir accueilli dans leur laboratoire respectif.

Enfin, nombreux ont été ceux qui, à un moment ou à un autre, m'ont aidé, tant sur le terrain qu'au laboratoire, à réaliser ce travail. Je ne puis les citer tous, mais qu'ils soient assurés de ma plus profonde gratitude, tout particulièrement les membres des équipes au sein desquelles j'ai travaillé pendant ces quatre années.

INTRODUCTION

Le littoral du Pays-de-Caux, dans la région de Paluel, présente l'intérêt d'être peu affecté par l'activité humaine. La faible industrialisation et le nombre réduit d'agglomérations urbaines importantes en font une zone peu touchée par la pollution.

Cependant, peu d'auteurs se sont encore intéressés à l'écologie des peuplements marins de cette région. GENTIL (1976) a étudié le benthos infralittoral de la Baie de Seine, et CABIOCH et GLAÇON en 1974, le benthos infralittoral de la Manche Orientale. Par contre il n'existe aucun travail récent sur les populations benthiques de la zone intertidale.

Le travail présenté dans ce mémoire est le résultat de deux années d'étude sur l'estran de Paluel.*

Notre but a été de tenter de définir et de décrire les peuplements de l'estran. = *très modeste* BIONOMIE

L'étude a été effectuée en deux périodes :

- une première période, d'août 1973 à avril 1974, où nous avons essayé de délimiter les différents peuplements de l'estran (SOUPLET, 1974). Cette étude a été effectuée en collaboration avec Madame M.-F. DESMAREST qui était plus spécialement chargée de l'étude des peuplement algaux.

- une deuxième période, d'octobre 1974 à septembre 1975, durant laquelle nous nous sommes surtout attachés à décrire de façon plus précise les peuplements animaux et à mettre en évidence d'éventuelles variations saisonnières dans leur composition.

La première partie de ce mémoire expose les résultats de ces deux études successives, après une présentation des caractéristiques géologiques, climatiques et hydrologiques du site.

Dans la deuxième partie, certains aspects de l'écologie (répartition, dynamique) et de la biologie (croissance) des principales espèces de l'estran ont été envisagés.

* Ce travail a été effectué dans le cadre des études préliminaires à l'implantation de centrales nucléaires sur le littoral. Il a été réalisé grâce à des contrats passés entre Electricité de France et l'Université de Picardie (Station d'Études en Baie de Somme, responsable F. VIGNON, contrat n° 41-73/134) et des contrats passés entre le Centre National pour l'Exploitation des Océans et l'Université des Sciences et Techniques de Lille I (Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux, directeur M. DURCHON, contrat n° 74/1135).

- Première Partie : ETUDE BIONOMIQUE -

CHAPITRE I : PRESENTATION DU SITE

I.1 - SITUATION GEOGRAPHIQUE

Paluel est une petite localité du Pays-de-Caux (Seine Maritime), à 7 kilomètres à l'Ouest de Saint Valéry-en-Caux et à 2,5 kilomètres à l'intérieur des terres. (Fig. 1).

La zone littorale étudiée s'étend de Veulettes-sur-mer à Saint Valéry-en-Caux, soit une distance approximative de 8 kilomètres. A cet endroit la côte présente une orientation générale Ouest-Sud-Ouest, Est-Nord-Est. (Fig. 2).

La plage est bordée d'une falaise de 50 à 60 mètres de haut qui ne laisse que trois accès à l'estran : à Veulettes, à Saint Valéry-en-Caux, et au lieu dit "Val de Sussette". (Planche I, Fig. 1).

I.2 - GEOLOGIE - GEOMORPHOLOGIE

Le sous-sol de cette région de Haute-Normandie est constitué en majeure partie de terrains d'âge Crétacé supérieur et plus précisément Sénonien, avec quelques affleurements Eocène (Yprésien) (Carte géologique de la Manche, 1974). Il est formé de bancs calcaires alternés avec des couches de silex. L'ensemble peut atteindre 2 à 300 mètres d'épaisseur. Cette couche calcaire, érodée par la mer a donné naissance aux imposantes falaises du Pays-de-Caux. Dans la région de Saint Valéry-en-Caux, cette falaise est rectiligne et absolument verticale. Elle laisse apparaître l'alternance des bancs de calcaire blanc et de silex gris (Planche II, Fig. 1). Par endroits, elle est entaillée de "valleuses", parfois parcourues par un cours d'eau. Les valleuses "sèches" peuvent, comme au Val-de-Sussette, déboucher sur l'estran ou s'ouvrir à flanc de falaise.

La falaise est soumise à plusieurs types d'érosion : (PRECHEUR, 1960)

- . marine, par sapement de sa base par les vagues,
- . terrestre, par dislocations chimique et mécanique internes dues aux écoulements d'eaux d'infiltration (structure de type karstique),
- . éolienne, peu importante.

Les actions combinées de ces différents facteurs provoquent le recul régulier de la falaise de 50 centimètres à 1 mètre par an en moyenne.

I.3 - CLIMATOLOGIE

3.1. Température

La température atmosphérique moyenne mensuelle varie, au cours de l'année, de façon sinusoïdale. Dans la région concernée la moyenne mensuelle, calculée avec les données des trente dernières années (1946 à 1976), présente un maximum moyen de 17,5° C en juillet et un minimum moyen de 3,5° C en janvier. (Bulletin climatologique de Haute-Normandie). Les variations des températures moyennes mensuelles à Fécamp pendant la période d'étude (en fait : de janvier 1974 à décembre 1976) sont indiquées dans la figure 3a. L'amplitude des températures de l'année 1974 a été moins forte que la moyenne (6,1° en janvier, 16,4° en août), 1975 a connu des températures dans l'ensemble plus élevées mais avec une amplitude moindre que pour la moyenne (5,8° en mars, 18,2° en août). L'hiver 1975-1976 a été plus rigoureux (4,6° en décembre 1975, 4,9° en février 1976). Pendant l'été 1976 le maximum de température a été de 17,7° en juillet et août.

3.2. Pluviosité

La pluviosité moyenne annuelle calculée sur les trente dernières années présente peu de variation au cours de l'année. Les valeurs de pluviosité s'étagent entre 45 mm en avril et 71 mm en septembre. Au cours des années 1974, 1975 et 1976 (Fig. 3b) deux périodes se distinguent. L'automne 1974 (septembre, octobre et novembre) a connu de fortes pluies, (508 mm pour les trois mois) occasionnant des inondations sur tout le littoral de la Manche orientale. La deuxième période exceptionnelle dure de janvier à août 1976, où on peut noter une sécheresse inhabituelle (il est tombé un total de 138 mm d'eau pendant ces 8 mois).

3.3. Vent

Les données des cinq dernières années, fournies par la station météorologique de Fécamp, sont reproduites dans la figure 5. Celle-ci montre que les vents dominants soufflent du Sud-Ouest, de l'Ouest et du Nord-Ouest.

3.4. Caractéristiques climatiques de la région

A partir des résultats exposés précédemment (Tableau I) il est

possible de construire le diagramme ombrothermique et le climatogramme de la région. (Fig. 4).

GAUSSEN (1955) estime que la sécheresse s'établit quand la pluviosité mensuelle, exprimée en millimètre, est inférieure au double de la température, exprimée en degrés Celsius. Il est possible, à partir de là, de porter température et pluviosité sur un même graphique avec les mois en abscisse et la température et la pluviosité en ordonnée, l'échelle étant double pour la première (Fig. 4a). Durant les trois années considérées, deux périodes de sécheresse apparaissent : en avril et mai 1974 et d'avril à août 1976.

Un autre mode de représentation classique du climat est le climatogramme. Pour le réaliser on porte en abscisse la pluviosité et en ordonnée la température. La figure 4b, où ont été portés les climatogrammes de 1974, 1975 et 1976, montre les différences existant entre ces trois années. 1974 présente un climatogramme typique d'une zone océanique, c'est-à-dire à forte pluviosité automnale. En ce qui concerne l'année 1975 la pluviosité irrégulière est la cause des "boucles" que l'on peut observer sur le graphique. Le climatogramme de 1976 met en évidence la sécheresse qui a caractérisé cette année. Les variations de pluviosité entre les trois années sont confirmées par le calcul de l'indice d'aridité de MARTONNE (1926) (calculé selon les indications de DAJOZ, 1972).

$$i = \frac{P}{T + 10}$$

avec P = pluviosité annuelle totale en millimètres

T = température moyenne annuelle en degrés centigrades.

Les valeurs de i pour les trois années considérées figurent dans le tableau I. En 1974 et 1975 l'indice révèle un climat océanique, par contre, en 1976 il définit un climat de type continental (i = 28,4). Cependant il ne faut pas tenir grand compte de cette dernière année du fait de son caractère exceptionnellement sec. De par sa position géographique et du fait de la proximité de la mer qui joue le rôle de volant thermique, la région bénéficie d'un climat océanique tempéré, avec des vents dominants de secteur Ouest.

I.4 - HYDROLOGIE

4.1. Marées

Dans la zone étudiée, les marées sont de type semi-diurne. Les caractéristiques des marées à Saint Valéry-en-Caux sont les suivantes :

Type de marée	Coefficient	Cote de pleine mer	Cote de basse mer
Vive-eau moyenne	95	8,6 m	0,7 m
Marée moyenne	70	8,4 m	1,6 m
Morte-eau moyenne	45	7,6 m	2,2 m

Quel que soit le coefficient de la marée, le flot est plus court que le jusant de près de une heure et demi.

4.2. Courants*

4.2.1. Courants généraux
.....

La Manche est parcourue par une branche du courant de dérive Atlantique. Ce courant porte au N.E. et peut atteindre 1,5 à 2 noeuds en Manche Orientale. Il peut exister, en outre, un courant de dérive du aux vents.

4.2.2. Courants de marées côtiers
.....

Les courants de marées sont pratiquement alternatifs et parallèles à la côte (Fig. 6).

En marée de vive-eau moyenne (coefficient 95) leur vitesse peut atteindre 3 noeuds (1,5 m/s). Elle n'est que de 1,5 noeuds (0,75 m/s) en morte-eau moyenne (coefficient 45).

4.3. Température** (Fig. 7a)

La température de l'eau a été mesurée à l'aide de thermomètres à renversement RICHTER et WIESE, fixés sur des bouteilles à prélèvement MECABOLIER. Elle varie au cours de l'année de façon sinusoïdale, comme la température atmosphérique, mais avec un décalage dans le temps par rapport à celle-ci. En effet le maximum de température de l'eau se situe fin août

* Ces renseignements sur les courants proviennent de "Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique" et de l'ouvrage de A. MAUPAS cité en référence.

**Les mesures des paramètres physico-chimiques de l'eau de mer à Paluel ont été effectuées dans le cadre du Contrat C.N.E.X.O. n° 74/1135, entre le 27.02.75 et le 3.02.76. Seules les mesures effectuées en surface sont considérées ici.

début septembre alors que la température atmosphérique culmine début août (Fig. 3a). Ce retard, dû à l'inertie thermique de l'eau, s'accompagne d'un écart thermique plus ou moins important (1,4° C entre les maximum des deux courbes).

4.4. Salinité (Fig. 7b)

Le dosage de la salinité de l'eau a été effectué grâce à la méthode de KNUDSEN, puis à l'aide du salinomètre GUILDLINE du C.O.B.

La salinité a varié, en 1975, entre les valeurs extrêmes de 31,55 ‰ fin avril et 33,97 ‰ début septembre. Ces variations reflètent en partie les variations de température, l'élévation de température entraînant une augmentation de l'évaporation donc de la concentration en sel. Cependant l'action de la dilution par des eaux de pluies ou continentales se fait sentir. La faible valeur de salinité du mois de mai 1975 peut s'expliquer par la forte pluviosité et les faibles températures du printemps (Fig. 3b et 3a).

4.5. Oxygène dissous (Fig. 8a)

L'oxygène dissous a été dosé par la méthode de Winckler, les valeurs volumétriques obtenues ont été exprimées en pourcentage de saturation en fonction de la température et de la salinité.

Le pourcentage de saturation oscille autour de 100 % excepté en avril et mai où sa valeur dépasse 110 %. Cette sursaturation de l'eau en oxygène peut provenir, soit du brassage de l'eau du aux vents en cette période, soit du développement important des organismes photosynthétiques.

4.6. pH (Fig. 8b)

La mesure du pH a été effectuée à l'aide d'un pH-mètre RADIOMETER. Le pH de l'eau de mer oscille au cours de l'année, autour d'une valeur moyenne de 8,22, entre 7,98 et 8,40.

4.7. Matières en suspension (Fig. 9)

La charge de l'eau en particules solides peut-être estimée de deux façons : par séparation de la phase solide par filtration d'un volume connu d'eau et par la méthode du disque de Secchi.

La première méthode a été réalisée à l'aide de filtres GELMAN GA-6 (diamètre de pore 0,45 micron) prépesés. Après la filtration, les filtres sont séchés 24 heures à l'étuve à 110° C et repesés. La différence entre les deux pesées correspond au poids de matière en suspension.

Les résultats de ces mesures pour l'eau de surface sont indiqués dans la figure 9a. La méthode du disque de Secchi consiste à noter la profondeur à laquelle un disque blanc immergé disparaît. Les variations de cette profondeur au cours de l'année sont notées dans la figure 9b. Il est évident, et cela apparaît sur les figures, que la profondeur de disparition du disque de Secchi varie de façon inversement proportionnelle au taux de matière en suspension. La charge en particules solides est fonction de l'agitation des eaux. Elle est donc très sensible aux conditions météorologiques et au courant. Une tempête, par le brassage des eaux qu'elle crée, aura pour effet d'augmenter la turbidité.

A Paluel le poids des matières en suspension varie autour de la valeur moyenne de 19 mg/l. Cette turbidité est surtout minérale (sable et particules calcaires) et empêche la pénétration de la lumière dès les premiers mètres. Elle est d'autre part beaucoup plus forte à la côte qu'au large.

I.5 DESCRIPTION DE L'ESTRAN

L'estran est constitué des mêmes matériaux que la falaise. L'alternance des couches calcaires et siliceuses et leur érosion différentielle provoque l'apparition d'une structure en escalier. La largeur des "marches" peut atteindre plusieurs mètres et leur hauteur dépend de l'épaisseur de la couche rocheuse (de l'ordre de la dizaine de centimètres).

A partir du pied de la falaise l'estran s'organise de la façon suivante : (Planche I, Fig. 2)

- un cordon discontinu de galets siliceux. Il atteint au maximum une largeur de 20 mètres au niveau de la valleuse du Val de Sussette et une épaisseur (estimée) de 4 à 5 mètres à Veulettes et à Saint Valéry. Il peut disparaître par endroits ou être recouvert par un des nombreux éboulis qui jalonnent le pied de la falaise. Dans les zones où la falaise n'est plus atteinte par la mer (falaise morte), c'est-à-dire aux trois points d'accès à l'estran, on trouve sur ces galets les laisses de haute-mer.

- un plateau alternativement calcaire et siliceux plus ou moins recouvert de blocs rocheux et de galets. Cette zone atteint une largeur de 50 à 200 mètres. Elle supporte une végétation constituée essentiellement de Fucacées. (Planche II, Fig. 1).

- Après un décrochement vertical d'environ 1 mètre de haut, on retrouve une zone identique à la précédente mais plus érodée par la mer, ce qui permet à certaines parties plus dures de la roche d'apparaître en relief. Le décrochement vertical constitue une micro-falaise dans laquelle la mer

a creusé des chenaux, de direction perpendiculaire à la falaise, qui entaillent la zone précédente. Ces chenaux, à parois verticales et lisses, ont des dimensions variables, de quelques centimètres à plusieurs mètres, de large et de profondeur. Leur fond, en pente douce, est occupé par des sédiments classés suivant leur granulométrie : de la mer vers la falaise on rencontre d'abord des galets, puis des graviers, puis du sable. Les parois, trop battues, sont totalement dépourvues de végétation. (Planche II, Fig. 2).

CHAPITRE II : LES PEUPELEMENTS ANIMAUX : LEUR DELIMITATION ET LEURS VARIATIONS SAISONNIERES

II.1 - TECHNIQUES ET METHODES

1.1. Récoltes sur le terrain

Les récoltes ont été effectuées aux dates indiquées dans le tableau II. Lors de la première partie de l'étude (1973-1974), 7 radiales (A à G) ont été prospectées une première fois en Automne (Paluel I) puis une seconde fois au Printemps (Paluel II) : les radiales A, B, F et G. De 7 à 11 prélèvements étaient effectués sur chacune des radiales.

Pendant la deuxième partie du travail (Paluel III : 1974-1975) trois radiales ont été étudiées régulièrement, tous les deux mois, pendant 1 an : les radiales E, F et H. Le choix de la radiale H a été dicté par le souci d'échantillonner une zone non soumise à l'arrivée des eaux douces de la Durdent (Voir Fig. 2).

Sur chacune de ces trois radiales nous avons effectué quatre prélèvements : un dans chacun des ensembles bionomiques définis grâce à l'étude précédente.

On remarquera que les prélèvements de bas niveaux n'ont pas été réalisés à chaque campagne. En effet des pressions atmosphériques très basses ou un fort vent venant du large peuvent empêcher la descente de la marée en dessous d'un niveau de 10 à 20 cm supérieur au niveau théorique de basse mer. L'estran étant très plat dans les bas niveaux, ces 10 ou 20 cm correspondent à une distance horizontale de quelques mètres.

Un prélèvement s'effectue sur un quadrat de $1/4 \text{ m}^2$ (50 cm x 50 cm). Cette surface a été préconisée par de nombreux auteurs tant zoologistes (STEPHEN, 1928 ; REES, 1939 ; BRADY, 1942 ; HOLME, 1949 ; etc...) que botanistes (NIELL, 1974).

A l'intérieur de ce quadrat la couverture algale est grattée, la faune récoltée et l'ensemble, contenu dans des sacs plastiques, est fixé, dès que possible, au formol neutralisé en solution à 8-10 % dans l'eau de mer. (Planche IV, Fig. 2).

1.2. Analyses au laboratoire

Le tri des prélèvements s'effectue par lavage des algues dans des cuvettes remplies d'eau de mer. La faune vagile tombe dans la cuvette et est recueillie par filtration de l'eau sur une toile de 1/2 mm de vide

de maille. La taille minimum accordée aux macrobenthos varie suivant les auteurs. PICARD (1963) et MONBET (1972) se rallient à la taille de 2 mm ; SALVAT (1962), GLEMAREC (1964) et CABIOCH (1968) ont opté pour une dimension de 1 mm ; GUILLE (1970, 1971) emploie une maille de 2 mm dans les tris destinés aux études qualitatives et une maille de 1 mm pour les études quantitatives.

En fait les individus dont la taille est comprise entre 0,5 et 2 mm constituent le mixobenthos, rassemblant surtout les formes juvéniles du macrobenthos. Nous avons donc utilisé cette maille de 0,5 mm afin de pouvoir récolter le maximum d'individus, surtout en ce qui concerne les petites espèces.

Après le tri, les individus sont déterminés, au niveau spécifique pour la plupart*, comptés, éventuellement mesurés, décalcifiés à l'acide chlorhydrique normal, séchés 24 H à l'étuve à 110° et pesés.

1.3. Traitement des données **

Les résultats de l'analyse des prélèvements se présentent le plus souvent sous la forme de tableaux donnant les effectifs de chaque espèce dans chaque relevé. De tels tableaux sont peu maniables et il est difficile d'en tirer, à priori, toute l'information désirable. On est donc amené à utiliser des techniques mathématiques d'analyse des tableaux de données. Ces techniques visent à condenser l'information contenue dans ces tableaux et à en apporter une représentation graphique lisible, en perdant le moins d'information possible.

Si l'on considère un ensemble de n relevés, comprenant un total de p espèces, chaque relevé peut être représenté dans l'espace à p dimensions des espèces par un point dont les coordonnées sur chacune des p axes représentent les effectifs de l'espèce correspondante dans ce relevé (le relevé n_i , au lieu d'être représenté par un point N_i déterminé par ses coordonnées, peut être représenté par un vecteur $\overrightarrow{ON_i}$ déterminé par ses composantes). De même chaque espèce peut être représentée par un point (ou un vecteur) dans l'espace à n dimensions des relevés.

* Monsieur R. GLAÇON, Maître-Assistant à l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux, m'a aidé pour les déterminations les plus délicates. Qu'il en soit ici remercié.

** Les calculs de ce chapitre ont été effectués sur l'ordinateur CII 10070 du Bureau National des Données Océanographiques.

Il s'agit alors de visualiser le nuage de points (ou le faisceau de vecteurs) ainsi obtenu.

Pour cela il faut mesurer les distances entre les points (ou les angles que font les vecteurs entre eux). Les indices de distance peuvent se calculer à partir d'indice de similarité (IGLESIAS, 1975). Il existe quantité d'indices de similarité. On peut les grouper en trois catégories (BLANC et coll., 1976).

- les indices qualitatifs, fondés sur les critères de présence/absence. Ce sont les coefficients d'association. BLANC et coll. (1976) et ROUX (in BENZECRI, 1976) en font une revue critique. Il existe de nombreux indices qualitatifs utilisés par les différents auteurs dans des études écologiques (FIELDS et coll, 1968 ; BOESCH, 1973 ; PRENTICE, 1976 par exemple). ROUX (in BENZECRI, 1976) et IGLESIAS (1976) notent qu'il n'existe pas de critère de choix à priori entre les indices.
- les indices quantitatifs, basés sur la fréquence, l'abondance ou la dominance. Ce sont les coefficients de corrélation comprenant surtout le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson (BODIOU et coll., 1973 ; CHARDY et coll, 1974 ; REYS, 1976) et le coefficient de corrélation de point (BLANC et coll, 1976 ; REYS, 1976).
- les indices semi-quantitatifs, catégorie intermédiaire entre les précédentes et constituée des coefficients de corrélation de rang dont les plus utilisés sont le coefficient de corrélation de Spearman et le coefficient de corrélation de Kendall.

Les indices utilisés dans ce travail sont :

- l'indice d'Ochiai

Si l'on appelle : a le nombre d'espèces présentes dans le prélèvement i et non dans le prélèvement j
 b le nombre d'espèces de j absentes de i
 c le nombre d'espèces communes à i et j

l'indice d'Ochiai s'écrit :

$$d_{ij} = \frac{c}{\sqrt{(c + a) (c + b)}}$$

- le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson
 Soient m_i la moyenne et si l'écart-type des valeurs contenues dans la ième colonne du tableau initial des données, le coefficient se calcule par :

Choix de la distance peu explicite

$$r_{ij} = \frac{1}{p} \frac{\sum (x_i x_j - m_i m_j)}{s_i s_j}$$

Ce coefficient a l'avantage de faire intervenir toutes les valeurs du tableau des données et par conséquent, d'utiliser la totalité de l'information.

- le coefficient de corrélation de rang de Spearman

Soient x et y les rangs de chacune des espèces dans les deux relevés i et j à comparer, le coefficient est donné par la formule :

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum (x - y)^2}{p (p^2 - 1)}$$

Le calcul de ces différents coefficients entre tous les relevés (mode Q) ou entre les espèces (mode R) aboutit à la constitution de matrices de corrélation ou de similitude.

Ces matrices peuvent être représentées de différentes façons dont la plus simple est le diagramme treillis où l'on remplace les valeurs numériques de la matrice par des signes ou des teintes conventionnels. On peut alors, en changeant lignes et colonnes de place, aboutir à une structure où les symboles ou les teintes identiques sont groupés, définissant ainsi des ensembles. (GUILLE, 1970 ; BOUDOURESQUE, 1970)

Une méthode plus sophistiquée est la méthode d'analyse d'inertie. Elle consiste à déterminer un système d'axe de références tels que, lorsqu'on projette les points observations dans l'espace de dimension réduite défini par ces axes, la perte d'information soit minimale. Ces axes sont les axes d'inertie du nuage de points représentant les relevés dans l'espace des espèces ou les espèces dans l'espace des relevés.

D'un point de vue mathématique la méthode se déroule de la façon suivante :

- calcul des valeurs propres de la matrice de corrélation ou de distance.

Ces valeurs propres sont les racines de l'équation caractéristique :

$$[R] - \lambda [I] = 0$$

[R] = matrice de corrélation à analyser

[I] = matrice unité d'ordre n

- A chaque valeur propre λ_i est associée un vecteur propre V_i vérifiant la relation

$$[R] [V_i] = \lambda_i [V_i]$$

- Les coordonnées ou saturations des points observations sur les nouveaux axes sont données par

$$\text{Saturation} = [V_i] \sqrt{\lambda_i}$$

- Représentation graphique des points-observations dans les plans déterminés deux à deux par les principaux axes d'inertie.

II.2 - DELIMITATION DES PEUPELEMENTS

Les résultats des analyses systématiques figurent dans les tableaux III à XVI.* Les tableaux III à IX concernent la première partie de l'étude (Automne 1973 et Printemps 1974). Pour une même radiale les résultats des deux campagnes ont été rassemblés dans un même tableau, les chiffres de gauche de chaque colonne donnant les effectifs de l'Automne, ceux de droite les effectifs de Printemps s'il y a lieu.

Les résultats X à XVI contiennent les résultats des comptages de la deuxième partie de l'étude (Paluel III, 1974-1975). Dans ces tableaux il n'est pas fait mention de *Balanus balanoides*. Cette espèce existe à Paluel, elle présente une densité à peu près constante et très faible. D'autre part les individus sont de très petite taille. L'importance de cette espèce est donc négligeable.

La délimitation des unités bionomiques a été essentiellement effectuée à partir des résultats de la campagne "Paluel I" (Automne 1973). En effet les prélèvements de cette campagne étaient répartis suivant un quadrillage serré et ces résultats sont, par conséquent, les mieux à même de permettre la distinction des différents peuplements.

* La nomenclature des espèces animales suit, à quelques légères différences près, celle de GLAÇON (1977) (voir liste faunistique, volume annexe.)

Les fig. 40
11 ne sont pas interprétés

Les trois coefficients de similarité utilisés, l'indice d'Ochiai, le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson, le coefficient de corrélation de Spearman, aboutissent à des résultats identiques.

La configuration obtenue avec l'indice d'Ochiai est représentée dans la figure 10.

Les points représentant les relevés se groupent, dans le plan des deux premiers axes factoriels, en trois ensembles nettement individualisés dont on peut préciser la signification écologique. Dans la figure 11, les points ont été regroupés suivant leur niveau marégraphique. Cinq ensembles sont délimités. Ils se succèdent en se recouvrant partiellement. Il faut remarquer le cas des points de niveau compris entre 4 et 5 m. Ce groupe est mal individualisé et est entièrement recouvert par ses voisins.

Si maintenant l'on rassemble les points-relevés selon la ceinture algale à laquelle ils appartiennent (DESMAREST-EDOUARD, 1974), cinq ensembles, mieux individualisés, apparaissent (Fig. 12) :

- les points de la ceinture à Entéromorphe
- ceux d'une zone dépourvue de végétation, intermédiaire entre la zone à Entéromorphe et la suivante,
- ceux de la ceinture des *Fucus vesiculosus*
- ceux de la ceinture des *Fucus serratus*
- et, enfin, ceux du niveau des Algues rouges.

Sur le premier axe factoriel (extraitant 16,6 % de la variance totale) les points semblent se répartir en fonction de leur niveau marégraphique, les saturations les plus faibles correspondant aux niveaux les plus hauts. Il existe une bonne corrélation ($r = -0,76$, significatif à 99 %) entre les saturations des relevés suivant le premier axe et le niveau marégraphique (Fig. 13).

On peut donc légitimement penser que la première composante principale est directement liée au niveau marégraphique.

Le deuxième axe (7,8 % de la variance) sépare les relevés de la zone à *Fucus* des autres. Il apparaît que les points représentant les prélèvements des zones à *Fucus* ont des saturations suivant le deuxième axe qui sont le plus souvent positives alors que les prélèvements des ceintures à Entéromorphe et à Algues rouges ont, tous sauf un, des saturations négatives. La deuxième composante principale semble donc liée à un facteur propre aux *Fucus*. Il est possible que ce facteur soit le pourcentage de recouvrement du substrat par les algues. En effet ce pourcentage est très élevé dans la zone des *Fucus*, du fait de la grande taille et de la forte densité de ces algues. D'autre part les *Fucus* abritent souvent une sous-strate composée

Précision!

ce n'est pas
uniquement

Traits importants de variations spatiales

- Etape 1 selon les ceintures - point fort
- grande variabilité intra ceinture
intra niveaux } à développer
- Pas de variation entre les radiales

d'algues à thalles prostrés et filamenteux. Par contre le pourcentage de recouvrement est faible dans les autres ceintures où les algues dominantes (Entéromorphes, Rhodophycées et, surtout *Gigartina stellata*) sont de petite taille et laissent à nu une grande partie du rocher (DESMAREST-EDOUARDS, 1974)

La deuxième composante principale peut être liée, non plus cette fois au recouvrement de la roche par les algues, mais plutôt à la forme de ces algues. Les algues de hauts niveaux et de bas niveaux ont, pour la plupart une forme filamenteuse alors que les *Fucus* se présentent sous la forme de frondes épaisses et rigides.

Quoiqu'il en soit, le groupement des points-relevés en trois ensembles (Fig. 10) semble donc correspondre à un groupement selon les ceintures algales, avec, de la gauche à la droite du graphique :

- le peuplement des Entéromorphes
- le peuplement des *Fucus*
- le peuplement des Algues rouges.

Il apparaît donc que les peuplements animaux sont conditionnés par les peuplements algaux, eux-mêmes déterminés, comme le montre la comparaison des figures 11 et 12 par le niveau marégraphique.

Le fait que les groupes de points, tels qu'ils apparaissent sur le graphique (Fig. 10) ne concordent pas exactement avec leur répartition suivant les ceintures (Fig. 12) provient essentiellement du fait qu'il est parfois difficile de délimiter ces ceintures avec exactitude. En effet, sur le terrain, on assiste souvent à un passage progressif d'une association algale à une autre plutôt qu'à un remplacement sans transition de l'une par l'autre.

Un autre fait important qui apparaît à la suite de cette étude est l'absence de différences entre les radiales. Aucune structure n'individualise les radiales sur les graphiques. Ceci laisse supposer que les facteurs de milieu agissent de façon uniforme sur toute la zone étudiée, ou que, pour le moins, leurs variations horizontales sont minimales et négligeables en comparaison de leurs variations verticales.

Si, maintenant, on s'intéresse à la structure duale de la précédente, c'est-à-dire à la structure qui représente les espèces, on constate (Fig. 14) qu'il existe trois groupes principaux d'espèces. La position de ces groupes est à rapprocher de celle des ensembles de points-prélèvements dans la figure 10.

Le premier groupe composé de *Littorina saxatilis*, *Actinia equina*, *Hyale nilssoni*, *Marinogammarus* sp., *Jaera* sp. et *Sphaeroma monodi*, occupe

une place identique à celle des prélèvements de la zone à Entéromorphes, dans les hauts niveaux.

Le groupe suivant correspond aux prélèvements de moyen niveau, dans la ceinture à *Fucus*. Il comprend : *Littorina obtusata*, *Rissoa parva*, *Lacuna pallidula*, *Carcinus maenas*, *Nucella lapillus*, *Electra pilosa*, *Amphipholis squamata*.

Le dernier groupe enfin, avec *Halichondria panicea*, *Microciona atrasanginea*, *Tealia felina*, *Gibbula cineraria*, *Crepidula fornicata*, *Asterias rubens*, *Dendrodoa grossularia*, se rapproche de l'ensemble des points-prélèvements des bas niveaux à Algues rouges.

Les espèces moins fréquentes ou moins abondantes n'ont pas été représentées sur la figure 14. Elles sont toutes groupées au centre du graphique et présentent, par conséquent, peu d'intérêt.

Les deux axes d'inertie ont ici la même signification que précédemment. Le premier axe est lié au niveau marégraphique et il est possible d'observer le long de cet axe la succession d'espèces déjà observées (SOUPLET, 1974) des hauts niveaux vers les bas niveaux.

Le second axe sépare les niveaux à *Fucus* des autres niveaux.

Trois espèces ont une position particulière sur le graphique et cette position ne s'intègre pas dans le schéma qui vient d'être défini. Il s'agit de *Patella vulgata*, *Gibbula umbilicalis* et *Littorina littorea*. Ces trois espèces se trouvent à tous les niveaux de l'estran (SOUPLET, 1974), en grande abondance. Elles ne peuvent donc figurer dans l'un des trois groupes. Cependant elles présentent leur maximum d'abondance dans la ceinture des *Fucus*. Ceci explique leurs saturations positives sur le deuxième axe.

En résumé, cette première étude a montré que les peuplements animaux de l'estran de Paluel pouvaient se répartir en trois ensembles majeurs

- le peuplement de la zone à Entéromorphe
- le peuplement de la zone à *Fucus*
- le peuplement de la zone à Algues rouges

Il n'existe pas de transition entre les deux premiers peuplements. Ils sont séparés par une zone dépourvue de végétation et où l'essentiel de la faune est constitué de Gastéropodes.

Par contre la transition entre les peuplements des *Fucus* et des Algues rouges est progressive, suivant en cela la transition entre les peuplements algaux.

D'autre part, nous avons vu que les peuplements animaux sont caractérisés chacun par quelques espèces dont ils constituent le biotope préférentiel.

Par de différence entre

Autonne et Bontemps

II.3 - VARIATIONS SAISONNIERES DES PEUPEMENTS + fin

3.1. Méthodologie

Les éventuelles variations saisonnières de la composition des peuplements ont été recherchées en deux étapes.

Dans un premier temps les prélèvements de Paluel I (Automne 1973) et ceux de Paluel II (Printemps 1974) ont été groupés dans la même analyse.

L'indice utilisé est, comme dans l'étude précédente, l'indice d'Ochiai. Cette analyse permet de visualiser les distances mutuelles entre les prélèvements et par conséquent de voir quel a été le "déplacement" sur le graphique des points-prélèvements homologues des deux campagnes. Si les "déplacements" sont de même sens et de valeurs identiques, on pourra conclure à l'existence d'une dérive saisonnière des peuplements animaux.

La deuxième étape consiste à effectuer une analyse groupée des six campagnes de Paluel III (octobre 1974 - septembre 1975). Cette analyse effectuée elle-aussi à partir de l'indice d'Ochiai, s'interprète de la même façon que la précédente.

3.2. Résultats

Mise à part l'inversion des points suivant chacun des axes factoriels, le résultat est identique, dans son ensemble, à ce qui a été obtenu dans la première étude.

Les grandes unités distinguées lors de l'étude de Paluel I (1973) se retrouvent au printemps de 1974.

Pour visualiser la variation des peuplements entre l'Automne et le Printemps, il a paru plus aisé de représenter chaque groupe de points par son barycentre (Fig. 15). Chaque point du graphique représente donc, dans le plan des deux premières composantes, le barycentre d'un ensemble de points groupés suivant le niveau marégraphique. D'une saison à l'autre, les points présentent un déplacement plus ou moins important. Mais la direction et l'amplitude de ces déplacements ne sont pas identiques d'un niveau à l'autre. On peut donc en conclure que la dérive enregistrée entre les deux saisons n'est en fait due qu'au hasard de l'échantillonnage. Il ne semble pas y avoir de modification notable entre les deux campagnes. au niveau qualitatif

En ce qui concerne Paluel III, la configuration d'ensemble des points ressemble à celles résultant de l'analyse de Paluel I. (Fig. 16). Les prélèvements ayant été effectués au milieu de chaque ceinture algale, les groupes de points sont mieux différenciés. Il faut noter toutefois le recouvrement des ensembles représentant les prélèvements de la zone à *Fucus vesiculosus* et ceux de la zone à *Fucus serratus*, recouvrement qui traduit le mé-

Pas de variations
quantifiables non plus

↓
après contradiction avec le
dernier chapitre

→ variations de densité de probabilité
ne sont pas négligeables.

→ Il existe bien des variations spatiales
caractérisées par les variations spatiales

lange des deux ceintures sur le terrain.

Afin de mettre en évidence un éventuel cycle annuel, nous avons porté sur un graphique les barycentres des points représentant les prélèvements de chaque niveau pour chacune des campagnes. (Fig. 17). L'absence de différence notable entre les radiales autorise cette opération. Chaque niveau (excepté le 4ème) comprend donc un ensemble de 6 points dont la succession représente les variations annuelles du peuplement considéré.

En fait, il n'apparaît aucun cycle régulier et les variations visibles sur le graphique semblent dues uniquement au hasard de l'échantillonnage.

L'analyse effectuée avec d'autres coefficients, quantitatif (Bravais-Pearson) ou semi-quantitatif (Spearman) donne des résultats identiques tant en ce qui concerne la position des points qu'en ce qui concerne les variations temporelles.

Un dernier essai a été effectué en comparant les prélèvements par le coefficient de rang de Spearman non plus du point de vue des effectifs mais du point de vue des biomasses du zoobenthos (tableau XVI à XXI) et en observant l'évolution des barycentres par niveau, comme précédemment. Cette étude montre (Fig. 18) qu'il n'existe pas non plus de variation significative de la biomasse animale.

II.4 - CONCLUSION

L'étude de la délimitation des peuplements a permis d'isoler trois grands ensembles faunistiques liés à des ceintures végétales.

- le peuplement de la ceinture à Entéromorphe
- le peuplement des *Fucus*, que l'on peut scinder en deux sous-ensembles :
 - . peuplement du *Fucus vesiculosus*
 - . peuplement du *Fucus serratus*
- le peuplement du niveau à Algues rouges.

La recherche de variations spatiales et temporelles de ces peuplements a montré que les facteurs qui déterminent l'installation de ces peuplements, tant animaux que végétaux, n'agissent que dans le sens vertical. L'absence de différence entre les radiales indique l'homogénéité de la zone étudiée. L'arrivée d'eau douce que constitue la Durdent n'exerce donc pas d'influence notable. Enfin on peut déduire de la stabilité des peuplements dans le temps que les facteurs qui les régissent n'évoluent pas au cours de l'année. Ces facteurs ne sont donc pas soumis, à l'échelle annuelle, aux variations météorologiques et hydrologiques qui ont été décrites dans le premier chapitre.

On peut légitimement penser que le facteur principal est fortement corrélé au niveau marégraphique, que ce soit par l'intermédiaire du temps d'émergence, de la dessiccation ou de tout autre facteur lié au niveau cotidal.

Conclusion un peu faible

Sans grande originalité

CHAPITRE III : DESCRIPTION DES PEUPEMENTS

III.1 METHODOLOGIE

La description des peuplements s'effectue à deux niveaux :

- composition faunistique du peuplement et statut de chaque espèce à l'intérieur du peuplement
- répartition de l'effectif total entre les espèces et diversité

1.1. Composition faunistique

Pour être la plus objective possible, la classification des espèces nécessite l'emploi de coefficients numériques. Il existe un grand nombre de ces coefficients et leur nomenclature manque encore d'uniformité. Ceci oblige à définir de façon précise les termes employés.

1.1.1. Abondance
.....

L'abondance d'une espèce dans un prélèvement est l'effectif de cette espèce dans ce prélèvement.

1.1.2. Dominance
.....

Si A_1, A_2, \dots, A_n sont les abondances respectives des espèces 1, 2, ..., n dans un prélèvement, la dominance D_i de l'espèce i est égale à :

$$D_i = \frac{A_i}{A_1 + A_2 + \dots + A_n} \times 100$$

(GLEMAREC, 1964 ; GUILLE, 1970)

La dominance s'exprime donc en pourcentages

1.1.3. Dominance moyenne
.....

La dominance moyenne d'une espèce dans un peuplement s'exprime par

$$D_m = \frac{D_1 + D_2 + \dots + D_n}{N}$$

avec D_i = dominance de l'espèce dans le prélèvement i

N = nombre de prélèvements dans le peuplement

(PICARD, 1965)

Cette définition diffère de celle de GLEMAREC (1964) qui calcule la dominance moyenne d'une espèce en fonction seulement des prélèvements où cette espèce est présente.

1.1.4. Fréquence
.....

La fréquence d'une espèce a dans un peuplement est donnée par

$$Fa = \frac{Pa}{p} \times 100$$

p_a = nombre de prélèvements où se trouve l'espèce a

p = nombre total de prélèvements du peuplement

(GLEMAREC, 1964 ; GUILLE, 1970)

DAJOZ (1966, 1972) sous le nom de constance utilise ce paramètre pour classer les espèces en trois groupes

- F ≥ 50 % : espèces constantes
- 25 % ≤ F < 50 % : espèces accessoires
- F < 25 % : espèces accidentelles

GUILLE (1970) propose un autre classement qui sera employé ici :

- F ≥ 50 % : espèces constantes
- 10 % ≤ F < 50 % : espèces communes
- F < 10 % : espèces rares

1.1.5. Indice biologique
.....

Cette méthode, proposée par SANDERS (1960) et utilisée par GUILLE (1970), GENTIL (1976) et MAURER et coll. (1976) a pour but de faire apparaître les espèces dominantes d'un peuplement. Un résultat similaire est atteint par l'emploi d'indices de fidélité (PRENANT, 1927 ; CABIOCH, 1961) ou de présence (GLEMAREC, 1964).

Ces deux derniers indices sont basés sur le calcul de la fréquence et ne s'intéressent, par conséquent, qu'à la présence/absence des espèces.

L'indice biologique de SANDERS (1960) tient compte des effectifs des espèces dans les différents prélèvements. Le calcul se fait de la façon suivante : les espèces sont rangées dans chaque prélèvement, par ordre d'effectif décroissant. La première espèce se voit attribuer 10 points, la seconde 9, et ainsi de suite jusqu'à la dixième qui reçoit 1 point.

A l'intérieur d'un même peuplement, on calcule ensuite la somme des points reçus par chaque espèce. Cette somme constitue l'indice biologique de l'espèce dans ce peuplement.

1.1.6. Nomenclature

Les espèces localisées dans un seul peuplement sont appelées espèces caractéristiques. Elles sont du 1er, 2ème ou 3ème ordre selon qu'elles sont classées, d'après leur indice biologique, dans les 10 premières du peuplement, après celle-ci ou qu'elles sont dépourvues d'indice biologique.

Les espèces présentes dans plusieurs peuplements sont préférantes d'un peuplement si elles y sont classées parmi les 10 premières, accompagnatrices si elles sont classées après celles-ci, accessoire si elles sont dépourvues d'indice biologique.

Ce classement basé sur l'indice biologique, donc la dominance des espèces, se complète par le classement selon la fréquence décrit au paragraphe 1.1.4.

En ce qui concerne l'épifaune sessile, lorsque les individus sont dénombrables, les méthodes que nous venons de définir sont applicables. Dans le cas contraire on peut appliquer un coefficient d'abondance-dominance (CABIOCH, 1968) variant de 1 à 5.

Dans le cas présent, des espèces sessiles rencontrées (Hydriaires, Bryozoaires, Spongiaires) n'ont vraisemblablement pas été récoltées dans leur totalité, étant donnée leur petite taille. Par conséquent seule la fréquence a été calculée.

1.2. Répartition des effectifs-Diversité

1.2.1. Distribution d'abondance

La façon dont le total des individus se répartit entre les différentes espèces peut caractériser les peuplements.

La recherche d'un modèle de distribution d'abondance consiste à ajuster un modèle mathématique à l'ensemble des valeurs des effectifs en fonction du rang de l'espèce, les espèces étant rangées par ordre d'effectifs décroissants.

Il existe de nombreux modèles, mais beaucoup ne s'adaptent qu'à des cas particuliers. Trois modèles, parmi les plus courants ont été étudiés ici.

- Le modèle log-linéaire

Si q_i est l'effectif de l'espèce de rang i , le modèle s'énonce de la façon suivante :

$$\begin{aligned} \text{Ln } q_i &= ai + b \\ a \text{ et } b &= \text{constantes} \end{aligned}$$

Pour la première espèce ($i = 1$) nous avons

$$\text{Ln } q_1 = a + b$$

Par conséquent :

$$\text{Ln } q_i = a(i + 1) + \text{Ln } q_1$$

En posant $a = \text{Ln } m$, l'équation devient

$$q_i = q_1 m^{i-1}$$

Sous cette forme on voit que les effectifs forment une progression géométrique de raison m .

Ce modèle a été proposé par MOTOMURA (1947).

La constante m est appelée constante de milieu car sa valeur caractérise le milieu étudié (DAGET, 1976). INAGAKI (1967) a montré qu'une telle distribution d'abondance en progression géométrique implique que tous les individus aient besoin d'une surface minimale égale pour subsister. Il ajoute que "la loi ne peut donc être valable que si la forme de vie et la taille des espèces en concurrence sont identiques ou pas trop différentes".

INAGAKI (1967) a appliqué ce modèle à des populations microplanctoniques et DAGET et LEVEQUE (1969) à des peuplements benthiques.

- Le modèle log-normal

Dans ce modèle, élaboré par PRESTON (1948) (DAGET, 1976), les logarithmes des effectifs sont distribués selon une fonction normale autour de leur moyenne, contrairement au modèle précédent où ils étaient distribués à intervalles égaux et réguliers autour de cette moyenne.

Cette distribution normale des logarithmes des effectifs est représentée par une équation de la forme :

$$y = \frac{N + 1}{s \sqrt{2\pi}} \exp \left[-\frac{(\text{Ln } q - m)^2}{2 s^2} \right]$$

m = moyenne

s² = variance

L'équation donnant le logarithme des effectifs en fonction du rang des espèces est l'intégrale de cette fonction et se présente sous la forme d'une courbe sigmoïde.

On appelle constante de milieu de PRESTON la quantité

$$m' = \frac{1}{\sigma^2}$$

où σ^2 est la variance du logarithme des effectifs théoriques.

DAGET et coll. (1973) pensent que "la lognormalité d'une distribution d'abondance implique que les effectifs dépendent tous d'un même ensemble de facteurs, biotiques ou abiotiques. Il faudrait donc, dans une biocénose, envisager autant de modèles log-normaux qu'il existe de groupes d'êtres vivants ayant des modes de vie comparables et qui sont en concurrence".

Ce modèle a été utilisé par de nombreux auteurs. Citons par exemple WHITTAKER (1965) qui l'utilise dans l'étude de communautés végétales, LIE (1969) qui l'a appliqué à la faune benthique du Puget Sound (U.S.A.) et GAGE et TETT (1973) qui l'ont employé pour décrire le macrobenthos animal de Lochs écossais.

- le troisième modèle testé est le modèle dit "du bâton brisé" ou modèle de McARTHUR (1957).

Si Q est l'effectif total du peuplement, N le nombre total d'espèces, l'effectif q_i de l'espèce i est donné par :

$$q_i = \frac{Q}{N} \sum_{r=1}^{r=N+1-i} \frac{1}{N - r + 1}$$

L'espèce la plus abondante a pour effectif

$$q_1 = \frac{Q}{N} \left(\frac{1}{N} + \frac{1}{N-1} + \dots + 1 \right)$$

et l'espèce la moins abondante

$$q_N = \frac{Q}{N} \left(\frac{1}{N} \right)$$

DAGET (1976) pense que ce modèle n'est applicable que dans le cas de peuplement à petit nombre d'espèces*.

La qualité de l'ajustement des données de terrain à ces différents modèles doit ensuite être estimée.

INAGAKI (1967), qui pense que le modèle log-linéaire est d'application générale, utilise le coefficient de corrélation r entre le logarithme des effectifs et les rangs des espèces pour mesurer la précision de l'ajustement. Il propose la règle arbitraire suivante :

- 0,95 < r ≤ 0,98 : ajustement approximatif
- 0,98 < r ≤ 0,99 : ajustement suffisant
- 0,99 < r : ajustement rigoureux

Cette règle empirique simple n'a, en fait, aucune valeur statistique, les coefficients de corrélation n'étant rigoureusement comparables que pour un même nombre de couples de valeurs.

Pour comparer les différents modèles et déterminer celui qui s'ajuste le mieux aux données, il est possible d'utiliser le test du χ^2 entre les valeurs d'abondance théoriques et les valeurs observées. Mais ce test est d'emploi délicat, du fait de ses conditions de validité très stricte. Il faut donc être prudent dans son utilisation et comparer, plutôt que les valeurs du χ^2 , les probabilités que les écarts entre les valeurs théoriques et les valeurs observées soient dus au hasard de l'échantillonnage.

TETT (1973) et GAGE et TETT (1973) proposent un autre test permettant de juger de la validité de l'ajustement. Cette méthode, appelée par ses auteurs : "rapport des variances" (mean square ratio = m. s. r.) est basée sur le rapport de la variance des logarithmes des valeurs observées à

* Il faut tenir compte du fait qu'une distribution d'abondance observée peut être "tronquée", si une ou des espèces rares du peuplement n'ont pas été récoltées, ou, au contraire, peut être "allongée" par la présence d'espèces d'autres peuplements.

la variance de la différence des logarithmes des valeurs calculées et des valeurs observées.

$$m.s.r. = \frac{(q_o)^2 - \frac{Q^2}{N}}{\sum (q_o - q_e)^2 - \frac{[\sum (q_o - q_e)]^2}{N}}$$

avec q_o = effectifs observés

q_e = effectifs théoriques

Q = effectif total

N = nombre d'espèces

Ce rapport est proportionnel à la part de variance de la population observée qui est expliquée par le modèle. Plus le rapport est grand, meilleur est l'ajustement.

Enfin un dernier test permet de prendre en compte le signe des différences $q_o - q_e$ et l'ordre dans lequel ces signes apparaissent. Il s'agit du test de DAVID (1947).

Soit une séquence comprenant S_o groupes de signes identiques, avec n_1 écarts positifs et n_2 écarts négatifs, la probabilité que cette séquence soit due au hasard de l'échantillonnage est donnée par une fraction dont le dénominateur est

$$\frac{(n_1 + n_2)!}{n_1! \cdot n_2!}$$

et dont le numérateur est

$$\sum_2^{S_o} f(S) (n_1, n_2, s)$$

avec

$$f(S) = \frac{2(n_1 - 1)! (n_2 - 1)!}{(s - 1)! (s - 1)! (n_1 - s)! (n_2 - s)!}$$

lorsque S est pair et égal à $2s$

et

$$f(S) = \frac{(n_1 - 1)! (n_2 - 1)! (n_1 + n_2 - 2s)}{s! (s - 1)! (n_1 - 1)! (n_2 - s)!}$$

lorsque S est impair et égal à $2s + 1$ (DAGET, 1976)

1.2.2. Diversité

.....

La distribution d'abondance d'un peuplement est liée à sa diversité, c'est à dire à la répartition des individus entre les différentes espèces, par sa constante de milieu (m ou m' cf 1.2.1.) qui croît avec la diversité (DAGET, 1976).

Il est possible d'estimer cette diversité de trois autres façons :

- par le calcul d'un indice de diversité
- par la méthode de raréfaction (SANDERS, 1968)
- par la courbe donnant la dominance moyenne cumulée des espèces classées*, en fonction de leur rang.

1.2.2.1. Indice de diversité

De nombreux indices de diversité spécifique ont été proposés.

On peut les regrouper en trois types (LOYA, 1972 ; PEET, 1974) :

- les indices basés sur la relation entre le nombre d'espèces et le nombre d'individus (FISHER et coll., 1943)
- les indices déterminés uniquement par le nombre d'espèces (MARGALEF, 1957 ; SANDERS, 1968)
- les indices élaborés d'après la théorie de l'information (SHANNON et WEAVER, 1948 ; BRILLOUIN, 1956)

Les indices les plus couramment utilisés sont : l'indice de MARGALEF (1957) (PIELOU, 1966 ; LIE, 1974), l'indice de BRILLOUIN (1956) (PIELOU, 1966 ; MARGALEF, 1974) et l'indice de SHANNON et WEAVER (1948) (LIE, 1969 ; NIELL, 1975 ; PEET, 1975 ; GOODMAN, 1975 ; TAYLOR et coll, 1976)

HEIP et ENGELS (1974) dans leur revue critique des principaux indices de diversité concluent à la supériorité des indices de Brillouin et de Shannon. Ils ajoutent "un compromis semble possible entre ces deux indices mais, des deux, l'indice de Shannon semble être le meilleur".

Cet indice est donné par la formule suivante :

$$H = - \sum P_i \log_2 P_i$$

avec $P_i = \frac{n_i}{N}$

n_i = effectif de l'espèce i

N = effectif total

H s'exprime en bits/individus

* Il est rappelé qu'on entend par espèce classée, toute espèce possédant un indice biologique dans un peuplement (voir paragraphes 1.1.5 et 1.1.6 de ce chapitre.

1.2.2.2. Méthode de raréfaction +++++

Cette méthode, proposée par SANDERS (1968) est inspirée des méthodes phytosociologiques (MARGALEF, 1974). Elle consiste, à partir d'un échantillon dont on connaît le nombre d'espèces et le nombre d'individus de chaque espèce, à calculer les nombres d'espèces qui auraient été récoltés dans des échantillons d'effectif moindre. L'allure de la courbe, donnant le nombre d'espèces en fonction du nombre d'individus de l'échantillon, dépendra donc directement de la diversité.

L'intérêt de cette méthode est de permettre surtout la comparaison de différents peuplements. Elle a été utilisée fructueusement par SANDERS (1968), EAGLE (1973), GAGE et TETT (1973), KAY et KNIGHTS (1975).

1.2.2.3. Dominance moyenne cumulée +++++

Cette méthode consiste à tracer la courbe donnant la dominance moyenne cumulée dans un peuplement, en fonction du rang des espèces classées par ordre d'indice biologique décroissant.

Elle permet elle-aussi, de visualiser la diversité à l'intérieur d'un peuplement.

III.2 RESULTATS

La description des peuplements a été effectuée à partir des résultats de la période allant d'octobre 1974 à septembre 1975 (Paluel III). Ces résultats figurent dans les tableaux X à XV en ce qui concerne les comptages d'individus et dans les tableaux XVI à XXI en ce qui concerne la biomasse.

Il a été démontré (Chapitre II, paragraphe 3.2.) que les variations saisonnières de la composition des peuplements étaient faibles et négligeables.

Par conséquent il a semblé inutile de séparer les résultats des différentes campagnes. Ils ont donc été considérés comme autant d'échantillons successifs des mêmes peuplements, et leurs effectifs ont été regroupés.

Par contre les prélèvements appartenant aux différents peuplements mis en évidence par l'étude de 1973-1974 (Paluel I et II) ont été séparés

Grâce à cette première étude nous avons défini trois peuplements principaux :

- peuplement des hauts-niveaux, à Entéromorphes
- peuplement des moyens niveaux, à *Fucus*
- peuplement des bas niveaux, à Algues rouges.

Le peuplement de la zone des *Fucus* a été scindé en deux.

- . peuplement de la ceinture du *Fucus vesiculosus*
- . peuplement de la ceinture du *Fucus serratus*

Cette deuxième partie de l'étude a donc porté sur quatre populations numérotées de 1 à 4 des hauts niveaux vers les bas niveaux.

2.1. Le peuplement des Entéromorphes

Ce peuplement occupe la partie supérieure de l'estran, au pied de la falaise, entre les niveaux 4 et 6 mètres (Planche III, Fig. 1). Il est bien individualisé et présente peu de contact avec le peuplement suivant, dont il est séparé par une zone dépourvue de végétation.

L'effectif total se répartit surtout entre deux groupes zoologiques : les Mollusques (63 %) et les Crustacés (35 %) (Fig. 19).

Deux espèces sont particulièrement abondantes dans ce peuplement *Patella vulgata* (34 % du total des effectifs) et *Idotea granulosa* (20 %). Le tableau XXIII donne la liste des espèces classées avec leur indice biologique (Ib), leur fréquence (F), leur dominance moyenne (Dm) et la dominance moyenne cumulée (Dmc). La composition faunistique détaillée de ce peuplement figure dans le tableau XXII.

Littorina saxatilis apparaît être l'espèce caractéristique de ce peuplement. Il en est de même sur toutes les côtes de la Manche. Cette espèce est toujours associée aux Entéromorphes et aux *Fucus spiralis* des hauts niveaux (FRETTER et coll, 1962 . BRUCE et coll., 1963 ; LEWIS, 1964 ; SACCHI, 1975).

L'analyse d'inertie du chapitre II avait fait apparaître (Fig. 14) un ensemble d'espèces situées, sur le graphique, dans une zone correspondant au peuplement à Entéromorphe.

En plus de *Littorina saxatilis* on y trouvait :

Hyale nilssoni, *Marinogammarus* sp. et *Sphaeroma monodi*.

En ce qui concerne *Marinogammarus* sp. (*stoerensis*) et *Sphaeroma monodi*, si la seconde est caractéristique du peuplement, la première n'est qu'accompagnatrice rare. Toutes deux ont un indice biologique très faible, mais ont cependant une grande importance écologique car elles sont les témoins de la présence d'eau douce (SEXTON et SPOONER, 1940 ; NAYLOR, 1972). Cette dessalure, qui favorise d'ailleurs l'installation des Entéromorphes (GAYRAL, 1966) provient des écoulements d'eau douce à travers la falaise.

La dernière espèce, appartenant au groupe des espèces de haut

niveau (Fig. 14) est *Hyale nilssoni*. Nous la retrouvons comme espèce préférante constante avec un indice biologique très fort.

Cette espèce est commune dans les parties hautes de l'estran (CHEVREUX et FAGE, 1925) mais son aire de répartition peut atteindre le niveau des *Fucus vesiculosus*.

Elle n'est donc pas caractéristique du peuplement à Entéromorphe. Les autres espèces préférantes que l'on rencontre (tableau XXII) sont des espèces présentes sur la totalité de l'estran et qui, pour la plupart, caractérisent l'étage médiolittoral dans son ensemble.

Le peuplement des hauts niveaux est donc caractérisé, du point de vue botanique par les Entéromorphes et *Fucus spiralis* et du point de vue zoologique par *Littorina saxatilis*.

La distribution d'abondance observée compte 23 espèces. On peut considérer qu'il s'agit d'une distribution allongée (Fig. 20).

Les données ont été ajustées aux trois modèles théoriques. Les résultats de cette étude figurent dans le tableau 1.

Modèle	Nombre théorique d'espèces	m	Pr χ^2	m.s.r.	Pr D
Log-linéaire	16	0,720	$15 \cdot 10^{-4}$	39,12	0,29
Log-normal	16	0,246	$4 \cdot 10^{-5}$	18,07	0,34
de McArthur	16	-	0	5,79	$3 \cdot 10^{-4}$

Tableau 1 : Ajustement des modèles théoriques à la distribution d'abondance du peuplement des Entéromorphes.

Dans ce tableau, pour chaque modèle, est noté le nombre théorique d'espèces, la constante de milieu (m), la probabilité (Pr χ^2) pour que la valeur de χ^2 calculée soit due au hasard*, le rapport des variances (m.s.r.)** et la probabilité (Pr D) pour que la séquence des signes des écarts entre valeurs théoriques et valeurs observées soit due au hasard (Test de David)

Si le modèle log-linéaire semble meilleur d'après le test du χ^2 et la m.s.r., le modèle log-normal paraît mieux ajusté aux données observées, si l'on considère le test de David.

*Pr χ^2 est notée 0 si Pr $\chi^2 < 1 \cdot 10^{-9}$

** m.s.r. = mean square ratio (cf. paragraphe 1.2.1 de ce chapitre).

Le coefficient de corrélation linéaire entre le rang de l'espèce et le logarithme de son effectif est égal à

$$r = 0,98$$

ce qui, d'après INAGAKI (1967) dénote un ajustement suffisant.

Le choix entre les deux modèles est délicat. En fait (Fig. 20) les deux distributions théoriques sont très proches l'une de l'autre.

2.2. Le peuplement des *Fucus vesiculosus*

Ce peuplement se rencontre dans la partie moyenne de l'étage médiolittoral, à un niveau moyen de 3,5 m. Sa limite supérieure est le plus souvent bien définie car il existe peu de contact avec le peuplement des Entéromorphes. Par contre sa limite inférieure est peu précise. En effet les deux ceintures de *Fucus vesiculosus* et de *Fucus serratus* s'interpénètrent assez profondément et il est parfois difficile de se situer dans l'une ou l'autre de ces zones.

De nombreux auteurs (LEWIS, 1964 ; STEPHENSON et STEPHENSON, 1972) ne différencient pas les deux ceintures et considèrent une zone à *Fucus* comprenant les aires des deux espèces.

Dans le cas présent, les différences de végétation entre les localisations des deux espèces se remarquent surtout au niveau des algues de petite taille. La zone à *Fucus vesiculosus* possède une sous-strate constituée essentiellement de *Laurencia pinnatifida*, aux thalles dressés, alors que, dans la zone du *Fucus serratus* le substrat est recouvert d'algues aux thalles plus filamenteux et plus prostrés (*Cladophora rupestris*, *Rhodothamniella floridula*, *Ceramium* sp.).

D'autre part les pieds de *Laurencia* sont plus clairsemés alors que ceux de *Cladophora*, de *Rhodothamniella* et des Cérámiales sont plus denses et recouvrent presque entièrement le substrat.

Il a donc semblé utile de séparer les deux ceintures. Le groupe zoologique dominant dans le peuplement des *Fucus vesiculosus* est celui des Mollusques (73 %) alors que les Crustacés ne totalisent plus que 21 % du total de l'effectif (Fig. 19).

Parmi les Mollusques deux espèces rassemblent 40 % de l'effectif : *Littorina obtusata* (21 %) et *Gibbula umbilicalis* (19 %).

Ces deux espèces se retrouvent en tête du classement par ordre d'indice biologique (Tableau XXV).

Il avait déjà été montré (Fig. 14) que *Littorina obtusata* caractérisait le peuplement des *Fucus*. Cette espèce de Littorinidé est presque strictement inféodée à une végétation de Fucacées dont elle se nourrit et où elle dépose ses pontes (FRETTER et GRAHAM, 1962 ; LEWIS, 1964).

Le peuplement de *Fucus vesiculosus* comporte peu d'espèces caractéristiques et elles sont toutes rares (fréquence inférieure à 10 %). Les espèces les plus abondantes du peuplement sont des espèces répandues sur la quasi totalité de l'estran (*Gibbula umbilicalis*, *Littorina littorea*, *Patella vulgata*, *Idotea granulosa*) et qui présentent leur maximum d'abondance dans la zone des *Fucus* (LEWIS, 1964 ; STEPHENSON et STEPHENSON, 1972).

LEWIS nomme cette ceinture : "*Balanus, Fucus, Patella Belt*" du fait du maximum de densité présenté par les Balanes et les Patelles à ce niveau sur les côtes anglaises. A Paluel les Balanes ne peuvent servir à caractériser un étage (cf. page 14). Les Patelles se rencontrent en abondance sur la totalité de l'estran. Ce peuplement ne peut donc être caractérisé que par sa végétation, dominée par *Fucus vesiculosus*.

La distribution d'abondance observée comporte 49 espèces. Là encore il s'agit d'une distribution de type "allongé" (Fig. 21).

Comme pour le peuplement précédent le choix d'un modèle théorique est difficile (Tableau 2)

Modèle	Nombre théorique d'espèces	m	Pr χ^2	m.s.r.	Pr D
Log-linéaire	22	0,820	$3 \cdot 10^{-9}$	15,09	0,023
Log-normal	22	0,268	$3 \cdot 10^{-9}$	15,10	0,017
de McArthur	22	-	0	7,02	0,0008

Tableau 2 : Ajustement des modèles théoriques à la distribution d'abondance du peuplement du *Fucus vesiculosus*

On s'aperçoit que les modèles log-linéaire et log-normal présentent des résultats comparables aux différents tests. On peut donc estimer que ces deux modèles sont très proches l'un de l'autre.

Le modèle log-linéaire présente un coefficient de corrélation

$$r = 0,97$$

ce qui dénote un ajustement approximatif au sens d'INAGAKI (1967).

2.3. Le peuplement des *Fucus serratus*

La limite supérieure de ce peuplement ne peut être définie avec précision (cf. 2.2.) par contre la limite inférieure est plus nette. Elle correspond souvent, sur le terrain, à une rupture de pente. A ce niveau on trouve, en effet, une paroi verticale de 50 cm à 1 m séparant les trois premiers peuplements du suivant.

Le peuplement des *Fucus serratus* se situe à un niveau cotidal moyen de 2,5 m. (Planche III, Fig. 2).

La répartition de l'effectif entre les groupes zoologiques montre là encore la prépondérance des Mollusques (65 %) (Fig. 19). Cependant, il faut noter que les espèces dominantes de Gastéropodes (*Patella vulgata*, *Gibbula umbilicalis*, *Littorina littorea*, *Littorina obtusata*) qui totalisaient 60 % de l'effectif total dans le peuplement précédent, ne représentent plus, dans le peuplement des *Fucus serratus*, que 34 % du total des individus.

Les deux espèces dominantes de ce peuplement sont le Crustacé Isopode *Idotea granulosa* (21 % du total de l'effectif, dominance moyenne = 19,8) et le Gastéropode *Gibbula umbilicalis* (18 % du total, dominance moyenne = 18).

La composition faunistique de ce peuplement (Tableaux XXVI et XXVII diffère peu de celle du peuplement des *Fucus vesiculosus* mais le classement des espèces change (Tableau XXVII). Il apparaît, par conséquent, que les zones des deux *Fucus* constituent en fait deux faciès d'un même ensemble (GUILLE, 1970). Dans le peuplement des *Fucus serratus* plusieurs espèces caractéristiques apparaissent. L'une d'entre elles, *Patina pellucida*, présente une certaine importance. Cette espèce vit habituellement sur les frondes et les stipes des Laminaires (CORNET et MARCHE-MARCHAD, 1951 ; P.M.F.*; BRUCE et coll., 1963 ; LEWIS, 1964 ; GRAHAM, 1971). Or, à Paluel, il n'existe pas de Laminaires (DESMAREST-EDOUARD, 1974). VAHL (1971) avait déjà noté que les adultes, qui vivent dans l'étage infralittoral, remontent, au Printemps, pour la ponte, dans la frange infralittorale ou dans l'étage médiolittoral inférieur. Ils s'installent à ce moment dans des loges qu'ils creusent sur les stipes ou les frondes des Laminaires. La présence de ces algues est donc obligatoire. Les larves, qui mènent une vie pélagique courte, se posent en mai, à condition de trouver des supports convenables. Etant donnée la petite taille des jeunes les stipes de *Fucus serratus* peuvent constituer un support acceptable (COLMAN, 1940).

* P.M.F. = Plymouth Marine Fauna (1957).

Les individus récoltés à Paluel sur les *Fucus serratus* étaient tous des jeunes de l'année (taille inférieure à 7 mm) provenant vraisemblablement d'oeufs émis par des adultes des régions voisines (des *Laminaria digitata* ont été observées à Fécamp).

Des espèces typiques des très bas niveaux apparaissent dans ce peuplement telle *Gibbula cineraria*. Cette espèce vit dans l'étage infralittoral (GRAHAM, 1971) et remonte sur l'estran jusqu'au niveau de *Fucus serratus* (DAGUZAN, 1975).

Corrélativement, des espèces strictement médiolittorales, comme *Littorina littorea* et *Littorina obtusata* voient leurs effectifs diminuer.

En ce qui concerne les espèces sessiles (tableau XXX), il faut noter la grande importance prise par *Electra pilosa*. Cette espèce trouve un substrat très favorable sur les frondes du *Fucus* et surtout sur la face concave des frondes (BOADEN et coll., 1975).

La distribution d'abondance observée est une distribution allongée, à 43 espèces (Fig. 22).

Le choix d'un modèle semble plus facile dans ce cas que pour les peuplements précédents (Tableau 3).

Modèle	Nombre théorique d'espèces	m	Pr χ^2	m.s.r.	Pr D
Log-linéaire	24	0,840	$1,7 \cdot 10^{-7}$	25,68	0,069
Log-normal	24	0,365	$5,1 \cdot 10^{-6}$	36,01	0,0036
de McArthur	24	-	0	14,42	0,0006

Tableau 3 : Ajustement des modèles théoriques à la distribution d'abondance du peuplement des *Fucus serratus*

Le modèle log-normal paraît être le mieux ajusté aux données observées, bien que le coefficient de corrélation pour le modèle log-linéaire soit de 0,98 (ajustement "suffisant").

2.4. Peuplement des Algues rouges

Ce peuplement occupe les bas niveaux de l'estran (niveau moyen de 1 m), dans une zone qui ne découvre qu'aux plus fortes marées (Planche IV, Fig. 1).

Ce niveau est théoriquement le niveau des Laminaires, mais nous

avons vu qu'il n'y a pas de Laminaire à Paluel.

Les raisons de cette absence sont mal définies. Elle peut provenir de la forte turbidité des eaux de la région, turbidité due au lessivage du substrat calcaire, mais elle peut aussi venir de la friabilité du calcaire, qui empêche la fixation de grandes algues, surtout dans les bas niveaux qui sont les plus battus.

L'algue dominante de ce niveau est *Gigartina stellata*, qui se présente en touffes clairsemées (cf. Planche IV, Fig. 1).

La Fig. 19 montre que le groupe zoologique le plus important est toujours celui des Mollusques (64 %) mais les espèces dominantes dans les peuplements précédents ont des effectifs fortement diminués (*Patella vulgata*, *Gibbula umbilicalis* : 1 %) ou ont complètement disparu (*Littorina littorea*, *Littorina obtusata*) Nous trouvons un grand nombre d'espèces caractéristiques dont beaucoup (*Dendrodoa grossularia*, *Tealia felina*, *Asterias rubens*, *Jassa falcata*, *Pisidia longicornis*) atteignent leur plein développement dans l'étage infralittoral (P.M.F. ; BRUCE et coll., 1963 ; LEWIS, 1964). (Tableaux XXVIII et XXIX).

En ce qui concerne la faune sessile, (Tableau XXX) la même tendance se manifeste, avec une régression des espèces médiolittorales, (*Bowerbankia imbricata*) et un développement des espèces infralittorales (*Halichondria panicea*, *Alcyonidium* spp.).

Ce niveau se présente, en fait, comme une zone de transition entre les étages médiolittoral et infralittoral, ou, mieux, comme une zone de contact entre les deux biocénoses, tout en n'appartenant à aucune des deux. LEWIS (1964), pour souligner ce fait, nomme ce niveau : frange infralittorale.

La population complète compte 54 espèces. Elle forme une distribution d'abondance allongée (Fig. 23) à laquelle il est difficile d'ajuster un modèle (Tableau 4).

Modèle	Nombre théorique d'espèces	m	Pr χ^2	m.s.r.	Pr D
Log-linéaire	32	0,879	0	7,50	$4 \cdot 10^{-4}$
Log-normal	32	0,361	0	14,33	$4 \cdot 10^{-4}$
de McArthur	32	-	0	7,14	$3 \cdot 10^{-5}$

Tableau 4 : Ajustement des modèles théoriques à la distribution d'abondance du peuplement à Algues rouges

Les modèles théoriques s'ajustent mal (le coefficient de corrélation du modèle log-linéaire est égale à $r = 0,93$).

Le modèle log-normal semble être le moins mauvais. En fait cette mauvaise qualité de l'ajustement peut être due au fait, qu'en cet endroit, deux populations se mélangent : une population médiolittorale et une population infralittorale. Ces deux populations peuvent, d'ailleurs, renfermer des espèces communes, mais le mélange des deux stocks d'animaux empêche un ajustement correct des modèles théoriques.

2.5 Comparaison des peuplements

Les constantes de milieu des modèles théoriques de distribution d'abondance, qu'il s'agisse d'un modèle log-linéaire ou d'un modèle log-normal, varient dans le même sens que la diversité du peuplement considéré (DAGET, 1976).

La figure 24a montre que les constantes de milieu croissent des hauts niveaux vers les bas niveaux. Ceci est à rapprocher des variations de l'indice de diversité de Shannon moyen (Fig. 24b). La corrélation est bonne entre la constante de milieu de Motomura et l'indice de Shannon (0,90) alors qu'elle n'est que de 0,60 entre la constante de milieu de PRESTON et ce même indice.

La diversité des peuplements peut être encore représentée par les courbes de raréfaction (Fig. 25) et par les courbes donnant la dominance moyenne cumulée en fonction du rang des espèces (Fig. 26).

Il apparaît, dans ces deux figures que la diversité augmente du peuplement des Entéromorphes vers le peuplement des Algues rouges.

La méthode de raréfaction isole le peuplement des Entéromorphes des trois autres, alors que la méthode de la dominance moyenne cumulée conduit à diviser les peuplements en deux groupes :

- les peuplements médiolittoraux supérieurs
- les peuplements médiolittoraux inférieurs (comprenant la frange infralittorale)

L'augmentation de la diversité des hauts niveaux vers les bas niveaux, attestée par les différentes méthodes utilisées, semble suivre la diminution de l'amplitude des variations des facteurs physico-chimiques. Ces variations sont, en effet, causées par l'alternance des émergences et des immersions. La plus grande stabilité du milieu entraîne une augmentation de la diversité en permettant à un plus grand nombre d'espèces de se développer. Par contre, les conditions de milieu très sélectives régnant en haut niveau tendent à diminuer la diversité.

Les variations de la biomasse animale en fonction des peuplements (Fig. 27a) permettent de retrouver la répartition des peuplements en deux groupes :

- peuplements de haut niveau (1 et 2) à forte biomasse (respectivement 15,02 et 13,70 g poids sec/m²)
- peuplements de bas niveau (3 et 4) à faible biomasse (respectivement 5,90 et 5,35 g poids sec/m²)

Les Mollusques Gastéropodes représentent la plus grande partie de la biomasse globale (parfois jusqu'à 99 %, 86 % en moyenne) et on peut donc leur imputer les variations visibles de biomasse.

Les variations de biomasse ne traduisent donc que les variations de densité des grosses espèces de Gastéropodes (*Patella vulgata*, *Gibbula* spp., *Littorina* spp).

La disparition de ces espèces dans les bas niveaux explique donc la diminution de la biomasse que l'on y observe. D'autre part l'évolution pluriannuelle des populations de Gastéropodes masque l'évolution annuelle des populations des autres espèces ce qui fait qu'on ne peut déceler aucune variation majeure de la biomasse au cours de l'année (Fig. 27b)

III. 3 - CONCLUSION

L'absence de changement faunistique brutal tant qualitatif que quantitatif d'un peuplement à l'autre permet de penser que les quatre peuplements que nous venons de décrire font partie d'une même communauté : la communauté intertidale de milieu rocheux semi-battu.

Chaque peuplement constitue une sous-communauté, dont les particularités sont dues essentiellement au niveau cotidal, c'est à dire au temps d'émersion qui caractérise cette population.

La sous-communauté des *Fucus* peut-être divisée en deux faciès différents :

- faciès du *Fucus vesiculosus*
- faciès du *Fucus serratus*

Dans cette distinction les différences dans la composition floristique interviennent autant sur les populations animales que les différences de facteurs physiques.

Le peuplement des Entéromorphes marque la limite supérieure de la communauté, et bien souvent la limite supérieure de l'estran, l'étage supralittoral étant réduit à la paroi verticale très battue de la falaise.

Quant aux peuplements des bas niveaux, il constitue un faciès de transition avec les communautés infralittorales. Le tableau faunistique récapitulatif (Tableau XXXI) donne la liste des espèces inventoriées au cours de cette étude, avec, pour chacune, son statut dans les différents peuplements.

Deuxième Partie :

**— ETUDE ECOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE —
DES ESPECES PRINCIPALES**

INTRODUCTION

Dans la première partie de ce travail, il est apparu que la caractéristique principale de l'estran de Paluel était la grande abondance des Gastéropodes. Du fait de la taille importante de ces animaux, cette abondance numérique s'accompagne d'une forte dominance pondérale. Cinq espèces de Gastéropodes : *Patella vulgata* L., *Gibbula umbilicalis* (Da Costa), *Littorina littorea* (L.), *Littorina obtusata* (L.) et *Littorina saxatilis* (L.), soient 5,7 % des espèces, totalisent 40 % de l'effectif total et 81,4 % de la biomasse. Leur importance justifie une étude plus approfondie de leur écologie et de leur biologie. En effet, dans ce site encore vierge, ces espèces peuvent faire office de témoins qu'il sera facile de contrôler dans l'éventualité de modifications humaines et industrielles.

Quatre aspects biologiques des cinq espèces ont été étudiés successivement :

- leur répartition sur l'estran en fonction du niveau et de la végétation.

- la croissance relative ou allométrie de différentes dimensions linéaires et pondérales. Ces relations d'allométrie étant des constantes de chaque espèce dans des sites donnés, leur variations seront révélatrices de changements importants des conditions du milieu.

- leur croissance absolue et leur longévité, indicatrices elles aussi des conditions ambiantes.

- la structure des populations et l'évolution de cette structure au cours de l'année.

1. bien qu'il n'y ait aucune allusion au soit fait
au Centre Nucléaire - et bien de ce
qu'il s'agit ~~pour~~ pour - le de projet
d'annexer -

CHAPITRE IV : REPARTITION SUR L'ESTRAN DES PRINCIPALES
ESPECES DE GASTEROPODES

IV.1 ETUDE DES ABONDANCES DES DIFFERENTES ESPECES

1.1. Patellidés

Sur nos côtes les Patellidés ne sont représentés que par deux espèces : *Patella vulgata* et *Patina pellucida* (L.). *Patella vulgata* est la seule espèce strictement intertidale de la famille au Nord des Iles St Marcouf (FISCHER-PIETTE, 1932).

A Paluel cette espèce se rencontre dans toute la zone intertidale avec toutefois un maximum d'abondance au niveau des *Fucus vesiculosus* et dans la zone intermédiaire entre celui-ci et le niveau à *Enteromorpha* sp. (Fig. 28). Dans les bas niveaux, cette espèce devient plus rare et tend à disparaître. Sa fréquence diminue ainsi que sa dominance (cf. paragraphe III.2.4).

Sur le littoral boulonnais, CHOQUET (1969) localise l'espèce au niveau des *Fucus vesiculosus*, entre les stipes des algues, sur le rocher. DAGUZAN (1975) en Bretagne Sud signale *Patella vulgata* à tous les niveaux de l'estran en mode semi-battu, avec extension maximale dans la zone à *Fucus spiralis*, à tous les niveaux et maximum dans la zone à *Fucus vesiculosus* en mode abrité. En mode battu cette espèce a une répartition limitée aux zones couvertes d'algues, surtout des *Fucus*, qui fournissent l'abri nécessaire contre les vagues. LEWIS (1964), en ce qui concerne les Iles Britanniques, et CORNET et MARCHE-MARCHAD (1951), à Roscoff, trouvent des répartitions similaires pour cette espèce.

1.2. Trochidés

Trois espèces représentent cette famille sur l'estran de Paluel : *Gibbula umbilicalis* (Da Costa), *Gibbula cineraria* (L.) et *Calliostoma zizyphum* (Da Costa).

La première est présente dans toute la zone intertidale avec un maximum au niveau intermédiaire. (Fig. 28). Cette localisation, comme celle de *Patella vulgata* s'explique par le fait que ces espèces ne sont pas strictement inféodés aux algues macroscopiques mais plutôt au rocher, recouvert d'un mince film de Diatomées ou de Cyanophycées qu'elles "broutent". Pour DAGUZAN (1975), le biotope préférentiel de cette espèce en mode semi-battu

est constitué par la zone à *Fucus vesiculosus* alors qu'il s'agirait plutôt de la zone des *Fucus serratus* dans les autres modes. D'autre part WILLIAMS (1964b) et MOORE (1940) note sa présence sur tout l'estran. Pour UNDERWOOD (1972b) le niveau marégraphique importe moins que la nature du substrat rocheux, et surtout que le mode, semi-battu à abrité.

En ce qui concerne *Gibbula cineraria*, les différents auteurs s'accordent pour lui reconnaître une répartition limitée aux bas niveaux. DAGUZAN (1975) considère que la zone des *Fucus serratus* constitue son biotope préférentiel. Selon MOORE (1940) et UNDERWOOD (1972b) cette espèce peut supporter une assez longue émergence, mais son aire de répartition ne dépasse cependant jamais la zone des *Fucus vesiculosus*. A Paluel *Gibbula cineraria* est rare et limitée au bas de l'estran, surtout aux niveaux à *Fucus serratus* et au niveau à algues rouges (Fig. 28). Quelques individus atteignent la zone des *Fucus vesiculosus*. Cette espèce relaie *Gibbula umbilicalis* dans les bas niveaux. On peut la considérer comme une espèce infralittorale dont quelques individus pénètrent dans l'étage médiolittoral.

La troisième espèce de Trochidé présente à Paluel, *Calliostoma zizyphinum* n'a été trouvée qu'à quelques exemplaires en 1974 et au printemps de 1975, lors de fortes marées, aux plus bas niveaux. Pour MICALLEF (1969), cette espèce ne peut supporter d'émergence supérieure à quelques minutes mais UNDERWOOD (1972b) pense qu'elle peut quand-même subsister quelque temps à l'air libre.

Il apparaît donc une zonation de Trochidés mais il est impossible de différencier les niveaux de l'étage médiolittoral grâce à cette famille.

1.3. Littorinidés

Quatre espèces représentent cette famille : *Littorina saxatilis* (L.), *Littorina littorea* (L.), *Littorina obtusata* (L.) et *Lacuna palliçula* (Da Costa).

Il existe une autre espèce du genre *Littorina* : *Littorina neritoides* (Montagu) que l'on peut rencontrer dans l'étage supralittoral dans d'autres régions du littoral de la Manche (Bretagne, Boulonnais, Grande Bretagne). Cette espèce vit habituellement dans les touffes de lichens ou de *Pelvetia canaliculata*. (LEWIS, 1964 ; NAYLOR, 1972). L'absence d'une telle végétation et surtout l'absence d'abri dans la falaise peuvent expliquer que nous ne l'ayons pas rencontrée à Paluel.

La première des espèces inventoriées, *Littorina saxatilis* ne se

trouve qu'en haut niveau (Fig. 28). Nous avons vu (paragraphe III.2.1) qu'elle est caractéristique du niveau à *Enteromorpha* et *Fucus spiralis*. Ceci confirme les résultats de DAGUZAN (1975). Par contre UNDERWOOD (1972a) rencontre cette espèce jusqu'au niveau des *Fucus vesiculosus* à Bristol. Cependant elle ne descend jamais au-delà de ce niveau et elle est donc caractéristique de la partie supérieure de l'estran.

Littorina littorea se rencontre sur la totalité de l'estran (Fig. 28) avec un maximum d'abondance dans la zone des *Fucus vesiculosus*. DAGUZAN (1975) lui attribue une répartition légèrement différente : selon lui l'espèce se rencontre surtout dans la moitié supérieure de l'estran, des *Pelvetia* aux *Fucus vesiculosus*. Il faut noter qu'à Paluel cette espèce est peu représentée au niveau des *Fucus serratus*. Pour MOORE (1940) la zonation de *L. littorea* est variable suivant l'âge des individus, les plus âgés se trouvant à un niveau inférieur à celui des plus jeunes. Cependant, si on considère l'ensemble de la population la répartition correspond à celle trouvée à Paluel, ainsi qu'à celle que l'on peut observer en Bretagne (CORNET et coll. 1951) ou au Pays de Galles (WILLIAMS, 1964a).

En ce qui concerne *Littorina obtusata*, la plupart des auteurs (MOORE, 1940 ; CORNET et coll., 1951 ; LEWIS, 1964 ; UNDERWOOD, 1972a ; DAGUZAN, 1975) s'accordent pour lui assigner la zone des *Fucus* comme biotope préférentiel. Contrairement à *L. littorea*, dont la présence dépend uniquement du caractère rocheux du substrat, *L. obtusata* est strictement inféodée aux algues et plus particulièrement aux Fucacées. Suivant les auteurs, l'algue fournissant le support préférentiel est le *Fucus vesiculosus*, le *Fucus serratus* ou l'*Ascophyllum nodosum*. A Paluel il s'agit du *Fucus vesiculosus*. On trouve les animaux sur les stipes ou les frondes des algues qu'ils broutent ou sur lesquelles ils déposent leurs pontes. Ils se tiennent beaucoup plus rarement sur le rocher.

La dernière espèce de cette famille est *Lacuna pallidula*. On la trouve dans les bas niveaux, *Fucus serratus* pour DAGUZAN (1975), herbiers de *Zostera* pour CORNET et coll. (1951). Sur l'estran de Paluel l'espèce présente son maximum d'abondance au niveau des *Gigartina stellata*. Elle s'étend jusqu'à la zone à *Fucus serratus* et on en trouve quelques individus dans le niveau du *Fucus vesiculosus*. *Lacuna pallidula* semble relayer *Littorina obtusata* dans les bas niveaux. Ces deux espèces présentent une morphologie, un régime alimentaire et des pontes semblables.

La famille des Littorinidés présente donc une zonation plus nette que celle des Trochidés. Cette zonation se surimpose à la zonation algale. DAGUZAN (1975) a montré que les particularités du métabolisme de

l'eau et des composés azotés de chacune des espèces étaient en corrélation étroite avec cette zonation.

IV.2 - ETUDE DES DOMINANCES DES DIFFERENTES ESPECES

Sur la figure 29 les dominances moyennes de chacune des espèces ont été représentées à chaque niveau algal. Une espèce a été ajoutée aux sept déjà étudiées : *Nucella lapillus*. Cet animal est un prédateur, présent surtout dans la moitié inférieure de l'estran. La dominance moyenne de chaque espèce varie selon les niveaux, mais aussi la hiérarchie existant entre ces espèces.

La dominance de *Patella vulgata* diminue régulièrement des hauts niveaux vers les bas niveaux. Sa forte valeur du niveau à Entéromorphe s'explique par le petit nombre d'espèces et la faible diversité de ce peuplement (cf. paragraphe III.2.1). Dans les autres niveaux, sa décroissance est normale si l'on considère la décroissance de l'abondance dans les peuplements successifs.

En ce qui concerne les Trochidés, la dominance de *Gibbula umbilicalis* présente un maximum dans les niveaux à *Fucus*, c'est-à-dire aux niveaux de son maximum d'abondance. Au niveau du *Fucus serratus* les espèces de la moitié supérieure de l'estran (*Littorina saxatilis*, *L. obtusata*) ont disparu ou considérablement régressé et les espèces de bas niveau (*Gibbula cineraria*, *Lacuna pallidula*) n'ont pas encore atteint leur plein développement. *Gibbula umbilicalis* est donc, à cet endroit, l'espèce dominante. Chez les Littorinidés, nous assistons à la succession d'espèces définies précédemment (paragraphe IV.3) : *Littorina saxatilis* dans les hauts niveaux à Entéromorphe, *L. obtusata* au niveau des *Fucus vesiculosus*, *Lacuna pallidula* dans les bas niveaux. *Littorina littorea*, présente dans trois niveaux, n'est dominante dans aucun. On peut penser qu'à chaque niveau cette espèce entre en compétition avec les espèces caractéristiques de ce niveau, ce qui gêne son développement. Il est certain, d'autre part, que la prédation d'origine humaine, diminue artificiellement et surtout en période estivale, les effectifs de cette espèce commercialisée. Il faut noter enfin l'augmentation de la dominance de *Nucella lapillus* vers les bas niveaux. Ce fait rejoint les observations de DAGUZAN (1975) qui note une augmentation de la dominance globale des espèces prédatrices vers le bas de l'estran.

IV.3 - CONCLUSION

Cette étude a montré que les différentes espèces sont plus ou moins strictement inféodées à un niveau donné, et que, même quand elles présentent une répartition plus étendue, elles se rencontrent en abondance maximale dans un niveau préférentiel. L'écologie de ces espèces est donc

gouvernée par un ensemble de facteurs parmi lesquels les plus importants sont le temps d'exondation, la couverture végétale et la nature du substrat.

CHAPITRE V : CROISSANCES RELATIVES - ALLOMETRIES

V.1. TECHNIQUES ET METHODES

1.1. Mensurations

Les espèces étudiées sont représentées sur la Planche V. Les mesures sont effectuées à l'aide d'un pied à coulisse au 1/10 de millimètre pour les gros individus, et grâce à une loupe binoculaire équipée d'un micromètre oculaire en ce qui concerne les petits individus. Les poids individuels sont mesurés sur une balance SARTORIUS à 0,05 mg près. Les mesures effectuées sur les coquilles des différentes espèces sont indiquées dans la figure 30* :

- longueur et hauteur de la coquille chez *Patella vulgata*
- longueur et hauteur de la coquille et diamètre de l'ouverture du péristome chez les autres espèces.

1.2. Traitement des données**

1.2.1. La loi d'allométrie

De nombreux modèles ont été proposés pour décrire la croissance relative de deux organes ou partie d'organes (CORRUCINI, 1972). La plupart d'entre eux peuvent être ramenés à la loi d'allométrie simple de HUXLEY et TEISSIER (1936) dont la formule générale est du type :

$$y = bx^a$$

avec y et x = dimensions des organes étudiés

b = ordonnée à l'origine ou indice d'origine (RONCHINE, 1964)

a = coefficient d'allométrie

taille de y lorsque x = 1

Si a = 1 : il y a isométrie

a > 1 : il y a allométrie positive ou majorante

a < 1 : il y a allométrie négative ou minorante

* Je remercie amicalement Mademoiselle Mireille RYCKAERT qui a effectué les dessins de cette planche.

** Tous les calculs de ce chapitre et des suivants ont été effectués à l'aide d'une calculatrice programmable HEWLETT-PACKARD 65 et de ses bibliothèques de programmes.

Excellente esposizione
sul l'algebra

regression -
$$a = \frac{\sum (x - \bar{x})(y - \bar{y})}{(x - \bar{x})^2}$$

Après transformation logarithmique des variables la relation devient :

$$\text{Ln } y = a \text{ Ln } x + \text{Ln } b$$

Pour PARKER et LARKIN (1959) qui attribuent à (a) une signification physiologique caractéristique de l'espèce, (b) devient l'expression de caractéristiques écologiques, propres, par conséquent, à chaque site. MAYRAT (1964) insiste même sur le fait que (b) varie pour une même espèce non seulement entre des localités différentes, mais encore selon les dates de récolte des animaux.

1.2.2. Calcul des paramètres de la droite d'allométrie

1.2.2.1. Cas d'une seule variable explicative

Les relations d'allométrie se calculent le plus souvent, après transformation logarithmique des données, par ajustement suivant la méthode des moindres carrés.

En fait, il est possible d'utiliser trois types de droites d'ajustement du nuage de points représentatifs des couples de valeurs (DAGET, 1976) Ce sont :

- l'axe majeur ou droite de régression orthogonale
- l'axe majeur réduit ou droite de TEISSIER.
- la droite des moindres carrés.

La pente de l'axe majeur (a_m) se calcule de la façon suivante :

$$a_m = \frac{2 s_{xy}}{s_x^2 - s_y^2 + \sqrt{(s_x^2 - s_y^2)^2 + 4 s_{xy}^2}}$$

- avec s_x^2 = variance de Ln x
- s_y^2 = variance de Ln y
- s_{xy} = covariance de Ln x et Ln y

La pente de l'axe majeur réduit (a_{mr}) est égale à :

$$a_{mr} = \frac{s_y}{s_x}$$

La droite des moindres carrés ou droite de régression de y en x a pour pente :

$$a_r = + \frac{s_{xy}}{s_x^2} \rightarrow a = r \cdot \frac{\sigma_x}{\sigma_y}$$

Comme toutes ces droites passent par le point moyen de coordonnées ($\overline{\text{Ln } x}$, $\overline{\text{Ln } y}$), dans les trois cas nous avons :

$$\overline{\text{Ln } y} = a \overline{\text{Ln } x} + \text{Ln } b$$

Soit connaissant a :

$$\text{Ln } b = \overline{\text{Ln } y} - a \overline{\text{Ln } x}$$

Le problème qui se pose est celui du choix entre ces différentes droites d'allométries.

L'inconvénient majeur de l'utilisation de la droite des moindres carrés est qu'on aboutit à deux résultats différents selon qu'on utilise x ou y comme variable explicative. Les deux résultats ne sont identiques que lorsque la corrélation entre les deux variables est maximum.

Les méthodes de l'axe majeur et de l'axe majeur réduit présentent l'avantage de donner des solutions uniques et de faire jouer aux deux variables des rôles symétriques. Mais TEISSIER (1961) lui-même présente l'axe majeur réduit comme une approximation de l'axe majeur. D'après lui l'emploi de l'axe majeur réduit n'est justifié que lorsque le coefficient de corrélation entre les variables est très proche de 1. Cette méthode est cependant utilisée par de nombreux auteurs. DAGNELIE (1966) préconise son emploi lorsqu'il n'y a pas de raison de faire dépendre une variable de l'autre. DAGUZAN (1975) l'utilise dans son étude des allométries de tailles chez les Littorinidae. DO CHI (1975) la compare à la droite de régression de y en x. Il constate que la pente de la droite de régression (a_r) est toujours inférieure à la pente (a_{mr}) de l'axe majeur réduit.

CUZIN-ROUDY (1975) discute la validité des trois méthodes et aboutit à la conclusion que la valeur de pente la plus proche de la pente réelle (α) est la pente a_m de l'axe majeur. Viennent ensuite a_{mr} et a_r . BROWN et coll. (1976) pensent obtenir une bonne estimation de α en effectuant la moyenne des pentes des deux droites de régression de y en x et de x en y.

Dans ce travail nous avons utilisé l'axe majeur. Cependant les différentes droites de régression ont été comparées dans le cas de *Fatella vulgata*.

Pour chacune des pentes calculées, l'intervalle de confiance a été estimé, avec une probabilité de 0,95, de la façon suivante :

$$a - t_{0,05} s_a < \alpha < a + t_{0,05} s_a$$

avec $t_{0,05}$ = valeur du t de Student pour une probabilité de 0,95 et $N - 2$ degrés de liberté

s_a = écart-type de a

$$s_a = a \sqrt{\frac{1 - r^2}{N - 1}}$$

r = coefficient de corrélation linéaire

D'autre part il peut être utile de comparer deux pentes entre elles ou à une valeur théorique.

. Comparaison de deux pentes entre elles

On utilise le test de Student en calculant

$$t = \frac{a_1 - a_2}{s(a_1 - a_2)}$$

avec $s(a_1 - a_2) = s_{a_1} + s_{a_2}$

s_{a_1} et s_{a_2} étant les écarts-types des deux pentes.

On compare cette valeur de t au seuil lu dans les tables de Student pour $N_1 + N_2 - 4$ degrés de liberté.

. Comparaison de a à une valeur théorique α :

On procède de façon analogue en calculant t comme précédemment :

$$t = \frac{a - \alpha}{s_a}$$

Dans ce cas on lit le seuil pour $N - 2$ degrés de liberté.

Pour ces deux tests, on décidera que la différence entre deux pentes ou entre une pente et une valeur théorique est significative si t calculé est supérieur au t de la table correspondant à une probabilité de 95 %, très significative si t est supérieur à la valeur pour 99 %, hautement

Regressions multilinéaires

accuse l'incapacité de la régression
linéaire : les variables ne font pas une même contribution

→ méthode de Testera généralisée → analyse en
C_h Principale.

significative si t est supérieur à la valeur de probabilité 99,9 %.

Enfin on calcule le coefficient de corrélation entre les deux variables :

$$r = \frac{s_{yx}}{s_x \cdot s_y}$$

1.2.2.2. Cas de plusieurs variables explicatives

Soient p variables explicatives et N observations. Le modèle à calculer est de la forme

$$Y = a_1 X_1 + a_2 X_2 + \dots + a_p X_p + B$$

avec $X = \text{Ln } x$ et $Y = \text{Ln } y$

Soit $[V]$ la matrice des variances et covariances de cet ensemble de variables

$$[V] = \begin{bmatrix} s_y^2 & s_{yx_1} & \dots & s_{yx_p} \\ s_{x_1y} & s_{x_1}^2 & \dots & s_{x_1x_p} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ s_{x_py} & s_{x_px_1} & \dots & s_{x_p}^2 \end{bmatrix}$$

La matrice $[V_{xy}]$ des covariances des variables est le mineur $[V_{11}]$ de $[V]$, et V_{xy} est le vecteur colonne des covariances de la variable expliquée avec chacune des variables explicatives.

$$V_{xy} = \begin{bmatrix} s_{yx_1} \\ \vdots \\ s_{yx_p} \end{bmatrix}$$

Soit A le vecteur des coefficients de régression

$$A = \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ \vdots \\ a_p \end{bmatrix}$$

Nous pouvons poser (LEBART et FENELON, 1975)

$$A \cdot [V_{xx}] = V_{xy}$$

$A[V_{xx}]$ correspond une application inverse $[V_{xx}]^{-1}$, telle que $[V_{xx}] \cdot [V_{xx}]^{-1} = 1$, par conséquent :

$$[V_{xx}]^{-1} \cdot [V_{xx}] \cdot A = V_{xy} \cdot [V_{xx}]^{-1}$$

soit :

$$A = V_{xy} \cdot [V_{xx}]^{-1}$$

Le coefficient de corrélation multiple R se calcule de la façon suivante :

$$R = \sqrt{\frac{V'_{xy} \cdot [V_{xx}]^{-1} \cdot V_{xy}}{s_y^2}}$$

Comme $[V_{xx}]^{-1} \cdot V_{xy} = A$

$$R = \sqrt{\frac{A \cdot V'_{xy}}{s_y^2}}$$

(DAGNELIE, 1967 ; LEBART et FENELON, 1975)

V.2. RESULTATS CHEZ *PATELLA VULGATA*

2.1. Allométries de taille

Dans cette étude, nous allons comparer les résultats donnés par les différentes méthodes définies précédemment. La relation d'allométrie entre la longueur de la coquille (L) et sa hauteur (H) a été définie à partir de N = 234 couples de variables. Après transformation logarithmique des mesures, les écarts-types des deux variables, leur covariance et leur coefficient de corrélation ont été calculés (tableau 5).

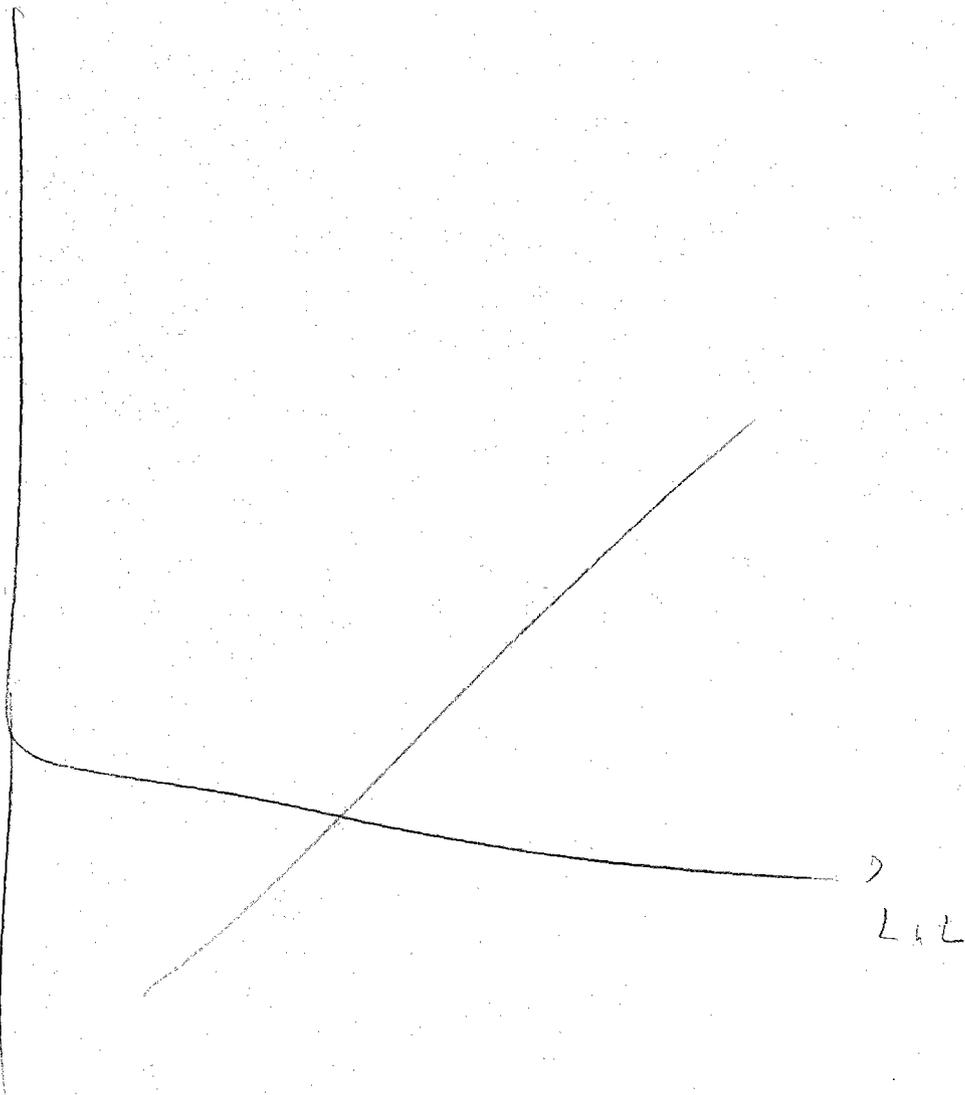
$$y = a^x$$
$$\log_a y = x$$

indice d'origine = b et non $\ln b \rightarrow$ aucune
signification biologique

$b \rightarrow$ type positif
nul à la rupture
jamais négatif

peut être négatif
c'est d'ailleurs le cas
pour *Patella vulgata*

Ch H



$$\log_e b = x$$
$$b = e^x$$

s_L	0,56107
s_H	0,71431
s_{LH}	0,38899
r	0,966

Tableau 5 : Ecart-type, covariance et coefficient de corrélation du logarithme des deux variables longueur et hauteur chez *Patella vulgata*

A partir de ces valeurs il a été possible de calculer les différents coefficients de régression qui figurent dans le tableau 6

	Coefficient de régression a	Indice d'origine Ln b
Axe majeur	1,282	- 1,866
Axe majeur réduit	1,273	- 1,839
Droite de régression de H en L	1,236	- 1,729
Droite de régression de L en H	0,762	1,488

Tableau 6 : Paramètres des différentes droites de régression dans le cas de la relation hauteur-longueur chez *Patella vulgata*

Les conclusions de DO CHI (1975) sont confirmées : la pente de la droite de régression est inférieure à celle de l'axe majeur réduit et à celle de l'axe majeur.

Dans la suite de l'étude seul l'axe majeur sera utilisé.

En ce qui concerne *Patella vulgata* le résultat est donc, en coordonnées logarithmiques : Fig. 31).

$$\ln y = a \ln x + \ln b$$

$$\ln H = 1,282 \ln L - 1,866$$

et en coordonnées arithmétiques :

$$H = 0,155 L^{1,282}$$

0,155

$$e^{-1,866}$$

$\ln b = -1,866$
 $b = e^{-1,866}$

l'écart type de la pente est

$$s_a = 0,02163$$

la pente réelle α est donc égale à $a \pm s_a \cdot t_{0,05}$, soit :

$$= 1,282 \pm 0,043$$

D'autre part la comparaison de a à 1 montre une différence hautement significative. Il y a donc allométrie et, a étant supérieur à 1, cette allométrie est majorante, c'est à dire que la hauteur de la coquille croît plus vite que sa longueur.

L'influence du mode sur la croissance des Patelles est surtout sensible sur la hauteur de la coquille, qui est d'autant moins haute que le mode est plus battu (RUSSELL, 1907 in BANNISTER, 1975). La croissance en longueur semble peu affectée par les modifications d'exposition. Cette action du mode doit donc se traduire par une diminution de la pente de l'axe majeur quand l'exposition aux vagues augmente.

Bien qu'on ne rencontre qu'un seul mode à Paluel, les bas niveaux sont légèrement plus battus que les hauts niveaux. Les relations d'allométries des individus des quatre niveaux principaux ont été étudiées séparément. Les résultats de cette étude figurent dans le tableau 7.

Niveaux	N	Relation d'allométrie		r
		Coordonnées logarithmiques	Coordonnées arithmétiques	
1	69	$\ln H = 1,341 \ln L - 1,999$	$H = 0,135 L^{1,341}$	0,975
2	70	$\ln H = 1,340 \ln L - 2,106$	$H = 0,122 L^{1,340}$	0,958
3	70	$\ln H = 1,255 \ln L - 1,781$	$H = 0,168 L^{1,255}$	0,981
4	25	$\ln H = 1,178 \ln L - 1,549$	$H = 0,212 L^{1,178}$	0,969

Tableau 7 : Comparaison des relations d'allométrie hauteur-longueur chez *Patella vulgata* en fonction du niveau cotidal.

La pente de l'axe majeur semble décroître des hauts niveaux vers les bas niveaux (Fig. 32) ce qui indique que la hauteur de la coquille croît de moins en moins vite quand l'exposition augmente.

Il faut maintenant tester la significativité de la différence entre les pentes deux à deux, au moyen du test du t de Student (Tableau 8).

	1	2	3	4
1	/	≈ 1	0,15	0,10
2	0,003	/	≈ 0,20	0,15
3	1,407	1,211	/	0,35
4	1,671	1,518	0,910	/

Tableau 8 : Etude des différences entre les pentes des droites d'allométrie hauteur-longueur chez *Patella vulgata*.

Partie gauche : valeurs du t de Student

Partie droite : probabilité que la différence entre les pentes soit due au hasard de l'échantillonnage.

La différence entre les pentes n'est donc jamais significative (probabilité = 0,05), cependant la probabilité que cette différence soit due au hasard de l'échantillonnage diminue quand la distance (géographique et écologique) entre les niveaux augmente. On peut donc voir une action, faible, de l'exposition sur la hauteur de la coquille, et une diminution de la pente de l'axe majeur dans les bas niveaux.

2.2. Relation taille-poids

Les relations d'allométrie entre le poids individuel P et chacune des dimensions L et H sont résumées dans le tableau 9 (Fig. 33).

Relation	N	Relations d'allométrie		r	Intervalle de confiance de la pente
		Coordonnées logarithmiques	Coordonnées arithmétiques		
P - L	134	$\ln P = 3,137 \ln L - 4,841$	$p = 0,008 L^{3,137}$	0,987	± 0,088
P - H	134	$\ln P = 2,316 \ln H + 0,136$	$p = 1,146 L^{2,316}$	0,963	± 0,107

Tableau 9 : Relations taille-poids chez *Patella vulgata*

D'après CALOW (1975) la pente de la droite P en fonction de L doit être égale à 3.

En effet, il assimile la coquille de la Patelle à un cône de volume

$$V = \frac{\pi}{3} r^2 H$$

avec $r = \frac{L}{2}$

Donc $V = \frac{\pi}{12} L^2 H$

Soit $k_1 = \frac{\pi}{12}$

$$k_1 V = L^2 H$$

D'autre part $\frac{r}{H} = \frac{L}{24} = \tan \theta$

avec θ = angle au sommet du cône

$$L = 2 H \tan \theta$$

Soit $k_2 = 2 \tan \theta$

$$k_2 = \frac{L}{H}$$

Par conséquent

$$k_1 k_2 V = L^3$$

Le volume est donc proportionnel au cube de la longueur. Comme le poids est proportionnel au volume, il est donc aussi proportionnel au cube de la longueur.

$$P = kL^3$$

Soit en coordonnées logarithmiques

$$\ln P = 3 \ln L + k$$

En ce qui concerne *Patella vulgata* à Paluel la pente de l'axe majeur est égal à 3,137.

Le test t de Student montre que la différence entre cette pente et la valeur théorique 3 est très significative (seuil de 99 %). Il y a donc une légère allométrie majorante.

Le modèle multilinéaire donnant P en fonction simultanément de L et H est le suivant (Fig. 33).

$$\text{Ln } P = 2,571 \text{ Ln } L + 0,370 \text{ Ln } H - 3,864$$

ou, en coordonnées arithmétiques :

$$P = 0,021 L^{2,571} H^{0,370}$$

Le coefficient de corrélation multiple est égal à

$$R = 0,988$$

La part de variance expliquée par ce modèle multilinéaire (97,61 %) n'est que légèrement supérieure à celle expliquée par la relation poids-longueur (97,42 %).

Le modèle théorique voudrait que la relation soit de la forme :

$$P = k L^2 H$$

En fait l'exposant de L est égal à $2,571 \pm 0,054$ et celui de H à $0,370 \pm 0,029$. Ces deux coefficients sont donc significativement différents respectivement de 2 et 1. Ce modèle théorique ne peut donc s'appliquer, vraisemblablement du fait que la forme du corps de l'animal n'est pas un cône parfait.

V.3 RESULTATS CHEZ *GIBBULA UMBILICALIS*

3.1. Allométries de taille

Les relations entre les trois dimensions, hauteur, largeur et diamètre de l'ouverture figurent dans le tableau 10 (Fig. 34).

Relation	N	Relations d'allométrie		r	Intervalle de confiance de la pente a
		Coordonnées logarithmiques	Coordonnées arithmétiques		
L - H	201	$\text{Ln } L = 0,838 \text{ Ln } H + 0,641$	$L = 1,898 H^{0,838}$	0,949	± 0,037
O - H	201	$\text{Ln } O = 1,088 \text{ Ln } H - 0,982$	$O = 0,375 H^{1,088}$	0,959	± 0,043
O - L	201	$\text{Ln } O = 1,310 \text{ Ln } L - 1,841$	$O = 0,159 L^{1,310}$	0,969	± 0,045

Tableau 10 : Relations d'allométrie de taille chez *Gibbula umbilicalis*

Les pentes de ces trois relations sont différentes de 1 de façon hautement significative. Par conséquent il n'y a jamais isométrie. La longueur de la coquille croît moins vite que sa hauteur. En effet les jeunes individus ont une forme plus aplatie que les exemplaires âgés. Plus l'animal vieillit et plus la section verticale de la coquille tend vers un triangle équilatéral.

Le diamètre de l'ouverture du péristome croît un peu plus vite que la hauteur de la coquille et beaucoup plus vite que sa largeur.

L'équation donnant O en fonction de H et L est (Fig. 34) :

$$\text{Ln } O = 0,863 \text{ Ln } H + 0,290 \text{ Ln } L - 1,201$$

ou

$$O = 0,301 H^{0,863} L^{0,290}$$

avec un coefficient de corrélation multiple

$$R = 0,999$$

3.2. Relation taille-poids

Le tableau 11 indique les relations existant entre les trois variables précédemment étudiées et le poids sec chez *Gibbula umbilicalis* (Fig. 35).

Relation	N	Relations d'allométrie		r	Intervalle de confiance de la pente a
		Coordonnées logarithmiques	Coordonnées arithmétiques		
P - L	123	Ln P = 2,658 Ln H - 2,695	P = 0,067 H ^{2,658}	0,975	± 0,107
P - H	123	Ln P = 3,328 Ln L - 5,111	P = 0,006 L ^{3,327}	0,970	± 0,146
P - O	123	Ln P = 2,617 Ln O - 0,607	P = 0,545 O ^{2,617}	0,982	± 0,088

Tableau 11 : Relations taille-poids chez *Gibbula umbilicalis*

La pente de la relation P - H est différente de 3, de façon hautement significative, contrairement au modèle proposé par CALOW (1975). Cependant cet auteur reconnaît que les variations individuelles et les incertitudes de mesure peuvent modifier de façon sensible le coefficient de régression. Il admet que la valeur de la pente est en accord avec le modèle si elle est supérieure à 2,5 ce qui est le cas ici.

L'introduction dans le modèle de plusieurs variables augmente de façon très nette la part de variance expliquée (Tableau 12)

Variables explicatives	R	% de variance expliquée
H	0,975	95,06
H - L	0,985	97,02
H - L - O	0,990	98,01

Tableau 12 : Augmentation du pourcentage de variance de P expliquée par le modèle, en fonction du nombre de variables explicatives chez *Gibbula umbilicalis*

Le modèle incluant les trois variables explicatives est :

$$\text{Ln P} = 0,946 \text{ Ln H} + 0,547 \text{ Ln L} + 1,218 \text{ Ln O} - 2,037$$

ou

$$P = 0,130 H^{0,946} L^{0,547} O^{1,218}$$

Les déplacements du vol -

- modifier le coefficient d'allongement

à définir le paramètre de la courbe

(K)

V.4 RESULTATS CHEZ *LITTORINA LITTOREA*

4.1. Allométries de taille

Les résultats de l'étude figurent dans le tableau 13 (Fig. 36).

Relation	N	Relations d'allométrie		r	Intervalle de confiance de la pente a
		Coordonnées logarithmiques	Coordonnées arithmétiques		
L - H	113	Ln L = 0,971 Ln H - 0,112	L = 0,894 H ^{0,971}	0,991	± 0,024
O - H	113	Ln O = 1,104 Ln H - 1,246	O = 0,288 H ^{1,104}	0,979	± 0,044
O - L	113	Ln O = 1,136 Ln L - 1,116	O = 0,327 L ^{1,136}	0,987	± 0,034

Tableau 13 : Relations d'allométrie de taille chez *Littorina littorea*

La pente de la relation hauteur-largeur est significativement différente de 1. Il y a donc une légère allométrie minorante. Cependant a est peu différent de 1 et la forme de la coquille change peu au cours de la vie de l'animal, contrairement à ce qui se passe chez *Gibbula umbilicalis*. GREEN et GREEN (1932) ont étudié la croissance de *Littorina littorea* et trouvent une isométrie entre la hauteur de coquille et le diamètre de l'ouverture du péristome :

$$O = 0,75940 H^{1,00055}$$

ORRHAGE (1969) aboutit à une nette allométrie minorante

$$O = 1,1472 H^{0,7105}$$

Par contre, il démontre l'importance du facteur parasitisme sur la croissance. En effet si *Littorina littorea* est infestée par un Annélide Polychète Spionidae : *Polydora ciliata* (Johnston) la relation d'allométrie devient :

$$O = 1,6394 H^{0,6819}$$

DAGUZAN (1975) trouve, pour sa part, qu'il existe une allométrie de croissance légèrement minorante entre les deux variables.*

$$O = 0,874 H^{0,973}$$

Dans le présent travail l'allométrie constatée est majorante

$$O = 0,288 H^{1,104}$$

La différence entre le coefficient de régression et 1 est hautement significative.

Par conséquent, suivant les auteurs, la relation est allométrique minorante, isométrique ou allométrique majorante. Cette disparité des résultats illustre les difficultés qu'il y a à calculer une valeur proche de la valeur réelle de la pente. Si l'on fait abstraction des résultats d'ORRHAGE, on constate que les valeurs de pente sont finalement très voisines (0,97 ; 1 ; 1,10). Une première cause de variations est apportée par l'existence des différentes méthodes de calcul de la pente. Par exemple DAGUZAN utilise l'axe majeur réduit. Cependant si on refait le calcul en utilisant l'axe majeur on ne trouve pas, dans ce cas précis, de différence nette (la différence intervient au niveau de la quatrième décimale). Un autre biais peut être amené par les méthodes de travail. Enfin il est possible que les conditions écologiques agissent sur la valeur de la pente en provoquant de légères variations.

La relation donnant le diamètre de l'ouverture du péristome en fonction de la largeur de la coquille présente une allométrie majorante très nette ($a = 1,136$).

La relation faisant intervenir la hauteur et la largeur de la coquille comme variables explicatives du diamètre de l'ouverture est de la forme (Fig. 36) :

$$\ln O = - 0,014 \ln H + 1,135 \ln L - 1,073$$

ou

$$O = 0,342 H^{-0,014} L^{1,135}$$

* En fait cet auteur a calculé la relation en prenant O comme variable explicative et H comme variable expliquée. Il nous a donc fallu calculer la relation citée à partir des écarts-types et de la covariance donnés dans son travail (voir Bibliographie).

avec un coefficient de corrélation multiple

$$R = 0,987$$

4.2. Relation taille-poids

La relation poids-hauteur de coquille chez *Littorina littorea* a été étudié par GREEN et GREEN (1932). Pour H compris entre 8 et 27,9 mm, ces auteurs trouvaient la relation suivante :

$$P = 0,000194 H^{3,04160}$$

Il y a donc isométrie entre le poids et la hauteur. D'autre part, ceci correspond au modèle théorique de CALOW (1975).

En ce qui concerne les *Littorina littorea* de Paluel, les résultats sont très différents (Tableau 14, Fig. 37).

Relation	N	Relations d'allométrie		r	Intervalle de confiance de la pente a
		Coordonnées logarithmiques	Coordonnées arithmétiques		
P - H	109	$\text{Ln } P = 4,095 \text{ Ln } H - 7,663$	$P = 0,0005 H^{4,095}$	0,974	$\pm 0,180$
P - L	109	$\text{Ln } P = 4,192 \text{ Ln } L - 7,131$	$P = 0,0008 L^{4,192}$	0,983	$\pm 0,148$
P - O	109	$\text{Ln } P = 3,901 \text{ Ln } O - 3,431$	$P = 0,032 O^{3,901}$	0,959	$\pm 0,211$

Tableau 14 : Relations taille-poids chez *Littorina littorea*

Le coefficient de la relation P - H peut être estimé égal à 4 (différence non significative au seuil de 95 %). Cette valeur 4 est très surprenante. En effet le modèle de CALOW prévoit un exposant égal à 3 (cf. paragraphe V.3.2.). Dans les deux autres relations (P - L et P - O) l'exposant reste très voisin ou égal à 4. CALOW, (1975), estime que le coefficient de régression, pour être conforme au modèle, doit être compris entre 2,5 et 3,5, compte tenu des biais d'échantillonnage. Il relève, dans la bibliographie, deux valeurs supérieures à 3,5 (MASON, 1970 ; PAINE, 1971) qu'il ne parvient pas à expliquer.

Beaucoup d'auteurs ne signalent pas si les animaux ont été débarassés de leur opercule avant la pesée. Ce point est cependant important, compte tenu du poids de cet organe. Dans notre travail, l'animal a été pesé avec son opercule, ce qui peut, peut-être, expliquer une forte valeur de poids justifiant un exposant voisin de 4.

L'introduction de plusieurs variables dans le modèle semble peu intéressante. En effet le gain de pourcentage d'explication de la variance est faible (Tableau 15).

Variables explicatives	R	% de variance expliquée
L	0,983	96,63
L - H	0,983	96,63
L - H - O	0,984	96,83

Tableau 15 : Augmentation du pourcentage de variance de P expliquée par le modèle, en fonction du nombre de variables explicatives chez *Littorina littorea*

V.5 RESULTATS CHEZ *LITTORINA OBTUSATA*

5.1. Allométries de taille

L'étude de l'allométrie entre la hauteur de la coquille et le diamètre de l'ouverture du péristome a été effectuée par DAGUZAN (1975) chez les *Littorina obtusata* de la Bretagne-Sud. Cet auteur conclut à l'existence d'une allométrie minorante très marquée* :

$$O = 1,055 H^{0,834}$$

A Paluel, ces deux dimensions sont isométriques (Tableau 16, Fig. 38).

Le coefficient de régression entre O et H n'est pas significativement différent de 1 (au seuil de 95 %). On peut donc considérer qu'il y a isométrie entre les deux dimensions.

En ce qui concerne les autres relations le coefficient d'allométrie est toujours différent de 1, de façon hautement significative.

*Voir la note du paragraphe V.4.1.

Relation	N	Relations d'allométrie		r	Intervalle de confiance de la pente a
		Coordonnées logarithmiques	Coordonnées arithmétiques		
L - H	100	$\text{Ln } L = 0,958 \text{ Ln } H + 0,145$	$L = 1,156 H^{0,958}$	0,997	$\pm 0,016$
O - H	100	$\text{Ln } O = 1,031 \text{ Ln } H - 0,791$	$O = 0,453 H^{1,031}$	0,989	$\pm 0,031$
O - L	100	$\text{Ln } O = 1,079 \text{ Ln } L - 0,963$	$O = 0,382 L^{1,079}$	0,986	$\pm 0,038$

Tableau 16 : Relations d'allométrie de taille chez *Littorina obtusata*

Il existe une allométrie légèrement minorante entre la largeur de la coquille et sa hauteur. La forme de la coquille change donc au cours de la vie de l'animal, la coquille devenant moins globuleuse chez les individus âgés que chez les jeunes.

L'introduction simultanée des deux variables hauteur et longueur dans le modèle s'effectue sans gain d'explication de la variance de la variable O ($R = 0,989$).

$$\text{Ln } O = 0,997 \text{ Ln } H + 0,023 \text{ Ln } L = - 0,685$$

ou

$$O = 0,504 H^{0,997} L^{0,023}$$

5.2. Relation taille-poids

Les résultats de cette étude correspondent au modèle de CALOW (1975) (Tableau 17, Fig. 39). En effet, le coefficient d'allométrie entre le poids sec de l'animal et la hauteur de la coquille n'est pas significativement différent de 2,5, borne inférieure de l'intervalle de conformité au modèle.

Ceci repose le problème rencontré lors de l'étude de *Littorina littorea* (cf. V.4.2.) puisque les *Littorina obtusata* ont été pesées de la même façon que les *Littorina littorea*, c'est-à-dire avec leur opercule.

Relation	N	Relations d'allométrie		r	Intervalle de confiance de la pente a
		Coordonnées logarithmiques	Coordonnées arithmétiques		
P - H	83	$\ln P = 2,482 \ln H - 2,646$	$P = 0,071 H^{2,482}$	0,991	$\pm 0,074$
P - L	83	$\ln P = 2,605 \ln L - 3,051$	$P = 0,047 L^{2,605}$	0,990	$\pm 0,083$
P - O	83	$\ln P = 2,448 \ln O - 0,842$	$P = 0,431 O^{2,448}$	0,987	$\pm 0,087$

Tableau 17 : Relations taille-poids chez *Littorina obtusata*

Le gain de pourcentage de la variance du poids sec expliquée par le modèle multivariable est là encore négligeable (Tableau 18).

Variables explicatives	R	% de variance expliquée
H	0,991	98,19
H - L	0,991	98,23
H - L - O	0,992	98,47

Tableau 18 : Augmentations du pourcentage de variance de P expliquée par le modèle, en fonction du nombre de variables explicatives chez *Littorina obtusata*.

V.6 RESULTATS CHEZ *LITTORINA SAXATILIS*

6.1. Allométries de taille

Dans le cas de *Littorina saxatilis*, DAGUZAN (1975) met en évidence l'existence d'une isométrie entre la hauteur de la coquille et le diamètre de l'ouverture du péristome*.

$$O = 0,864 H^{0,992}$$

Nos résultats sont très peu différents de ceux de cet auteur puisqu'il apparaît une très légère allométrie majorante (Tableau 19, Fig. 40).

* Voir la note du paragraphe V.4.1.

Relation	N	Relations d'allométrie		r	Intervalle de confiance de la pente a
		Coordonnées logarithmiques	Coordonnées arithmétiques		
L - H	72	$\text{Ln } L = 0,914 \text{ Ln } H + 0,050$	$L = 1,051 H^{0,914}$	0,992	$\pm 0,028$
O - H	72	$\text{Ln } O = 1,074 \text{ Ln } H - 1,131$	$O = 0,323 H^{1,074}$	0,983	$\pm 0,047$
O - L	72	$\text{Ln } O = 1,173 \text{ Ln } L - 1,187$	$O = 0,305 L^{1,173}$	0,976	$\pm 0,062$

Tableau 19 : Relations d'allométrie de taille chez *Littorina saxatilis*

Pour cette espèce comme pour la précédente, il existe une allométrie minorante entre la longueur et la hauteur de la coquille. La hauteur croît plus vite que la largeur et là encore la coquille s'allonge quand l'animal vieillit.

En ce qui concerne la relation entre la largeur de la coquille et le diamètre de l'ouverture du péristome, on peut noter une très nette allométrie majorante.

Le modèle multilinéaire n'apporte aucune augmentation du pourcentage de variance expliquée ($R = 0,983$). Il est de la forme :

$$\text{Ln } O = 0,796 \text{ Ln } H + 0,285 \text{ Ln } L - 1,104$$

ou

$$O = 0,332 H^{0,796} L^{0,285}$$

6.2. Relations taille-poids

D'après notre étude, *Littorina saxatilis* semble correspondre au modèle théorique (Tableau 20, Fig. 41)

La pente de la relation poids sec - hauteur est égale à $2,815 \pm 0,114$ (soit : $2,701 < \alpha < 2,929$ au seuil de 95 %). Cette valeur est différente de 3 mais elle rentre dans l'intervalle de conformité au modèle de CALOW (1975).

On peut noter qu'il y a isométrie stricte entre le poids sec et la largeur de la coquille ($2,944 < \alpha < 3,200$).

Relation	N	Relations d'allométrie		r	Intervalle de confiance de la pente a
		Coordonnées logarithmiques	Coordonnées arithmétiques		
P - H	72	$\text{Ln P} = 2,815 \text{ Ln H} - 4,145$	$P = 0,016 H^{2,815}$	0,986	$\pm 0,114$
P - L	72	$\text{Ln P} = 3,072 \text{ Ln L} - 4,282$	$P = 0,014 L^{3,072}$	0,985	$\pm 0,128$
P - O	72	$\text{Ln P} = 2,633 \text{ Ln O} - 1,194$	$P = 0,303 O^{2,633}$	0,981	$\pm 0,121$

Tableau 20 : Relations taille-poids chez *Littorina saxatilis*

Le gain de pourcentage d'explication de la variance du poids sec obtenu en faisant intervenir simultanément plusieurs variables explicatives justifie ici l'élaboration d'un tel modèle (Tableau 21).

Variables explicatives	R	% de variance expliquée
H	0,986	97,22
H - L	0,991	98,21
H - L - O	0,994	98,80

Tableau 21 : Augmentation du pourcentage de variance de P expliquée par le modèle, en fonction du nombre de variables explicatives chez *Littorina saxatilis*

Ce modèle multivariable s'énonce :

$$\text{Ln P} = 0,339 \text{ Ln H} + 0,311 \text{ Ln L} + 0,362 \text{ Ln O} + 0,479$$

ou

$$P = 1,615 H^{0,339} L^{0,311} O^{0,362}$$

V.7 CONCLUSION

Lors de son étude sur les allométries de taille chez les Littorinidés, DAGUZAN (1975) avait pu distinguer, pour chaque espèce, des relations d'allométrie différentes suivant les sexes ou suivant les stades de ma-

turation sexuelle, directement observés après élimination de la coquille.

Faute de telles observations il n'a pas été possible de déterminer les différentes composantes des relations d'allométrie. Les relations calculées sont donc des relations globales, concernant dans chaque cas l'ensemble de la population, sans distinction d'âge ni de sexe.

La connaissance et la surveillance de ces relations d'allométrie de taille, et plus encore celles des relations taille-poids devrait permettre, à la faveur d'une observation suivie des populations, de déceler toute modification artificielle des conditions de milieu agissant directement ou indirectement sur le métabolisme des espèces choisies comme témoins.

En effet, PEREZ (1976) note que l'échauffement anormal de l'eau peut provoquer des modifications morphologiques et métaboliques. Il cite le cas de *Cerithium vulgatum* (Brug.) qui, à proximité de la centrale de Martigues-Ponteau, présente une coquille plus petite et de forme plus élancée que celle des individus normaux de l'espèce. Une éventuelle pollution peut donc être décelée par ces études d'allométrie.

CHAPITRE VI : CROISSANCE ABSOLUE - LONGEVITE

VI.1 METHODOLOGIE

Le principe fondamental des études de croissance consiste à mesurer l'accroissement moyen de la taille des individus de l'espèce pendant un intervalle de temps connu, et ce à différents âges de l'animal. Connaisant ces accroissements, il reste à ajuster l'ensemble de ces données à un modèle mathématique.

1.1. Données observées

Pour mesurer les accroissements de taille plusieurs types de méthodes s'offrent au chercheur.

La méthode la plus simple consiste à suivre un individu ou une cohorte d'individus et à les mesurer à intervalles de temps réguliers (LEVEQUE, 1971 ; RICHARD, 1971 ; THEISEN, 1968 ; CHOQUET, 1968 et 1969). Cette technique est facilement utilisable dans le cas d'espèces à croissance rapide et que l'on suit par marquage ou élevage au laboratoire. Il faut noter cependant qu'il est difficile de créer, en aquarium, des conditions de vie identiques aux conditions naturelles et que, d'autre part, les marques présentent souvent l'inconvénient de gêner l'animal.

Pour éviter ceci et quand la durée de vie est assez longue et la période d'étude limitée, il faut utiliser une deuxième méthode qui, par des prélèvements répétés à intervalles de temps plus ou moins réguliers, permet de suivre la croissance des différentes classes d'âge de la population. La principale condition de validité de cette méthode est que l'échantillonnage doit être représentatif de l'ensemble de la population. Cette technique a été utilisée chez les Mollusques par RICHARD (1971), THEISEN (1973), DAGUZAN (1975).

Les animaux récoltés dans ces prélèvements sont mesurés et les mesures sont regroupées en histogrammes de fréquence de taille. Sur l'histogramme apparaissent des classes modales dont il faut déterminer la moyenne et l'écart-type*. Pour ce faire, il existe plusieurs techniques dont les deux principales sont la méthode de décomposition graphique de HARDING (1949) et la méthode par le calcul de BHATTACHARYA (1967).

* Cette méthode nécessitant, pour être valable, un grand nombre d'individus, notre étude s'est limitée aux quatre espèces les plus abondantes : *Patella vulgata*, *Gibbula umbilicalis*, *Littorina littorea* et *Littorina obtusata*.

C'est cette dernière, plus précise, qui a été utilisée ici.

Soient h l'intervalle de classe de l'histogramme, y_n l'effectif de la classe n , et x_n son point médian. On construit le graphe donnant $\ln(y_{n+1}) - \ln y_n$ en fonction de x_n . Ce graphique présente plusieurs droites de pente négative. Chacune de ces droites correspond à une composante gaussienne de la population.

Si on appelle a_i la pente de la $i^{\text{ème}}$ droite et λ_i le point d'intersection de cette droite avec l'axe des abscisses, nous avons :

. la moyenne μ_i de la composante i

$$\mu_i = \lambda + \frac{h}{2}$$

. l'écart-type σ_i

$$\sigma_i^2 = \frac{1}{a_i} - \frac{h^2}{12}$$

Une fois ces calculs effectués, on porte chacune des classes modales, représentée par sa moyenne et sa dispersion, de tous les histogrammes mensuels sur un même diagramme. En extrapolant à plusieurs années les résultats de l'année d'étude, on peut ébaucher un profil de croissance empirique (RICHARD, 1971 ; MUUS, 1973 ; THEISEN, 1973) (cf. exemple Fig. 43).

1.2. Modèle mathématique

"La formule de croissance doit être facile à ajuster aux données observées, comporter peu de constantes et ne pas donner de résultats illogiques en cas d'extrapolation aux âges situés en dehors des limites des données utilisées". (GULLAND, 1969).

Il existe une grande variété de formules de croissance et aucune, selon GULLAND, ne donne entièrement satisfaction. Deux modèles sont, cependant, utilisés couramment : l'équation de VON BERTALANFFY (1938) et l'équation de GOMPertz (1825).

Le premier modèle est de la forme :

$$L^t = L_{\infty} [1 - e^{-K(t - t_0)}]$$

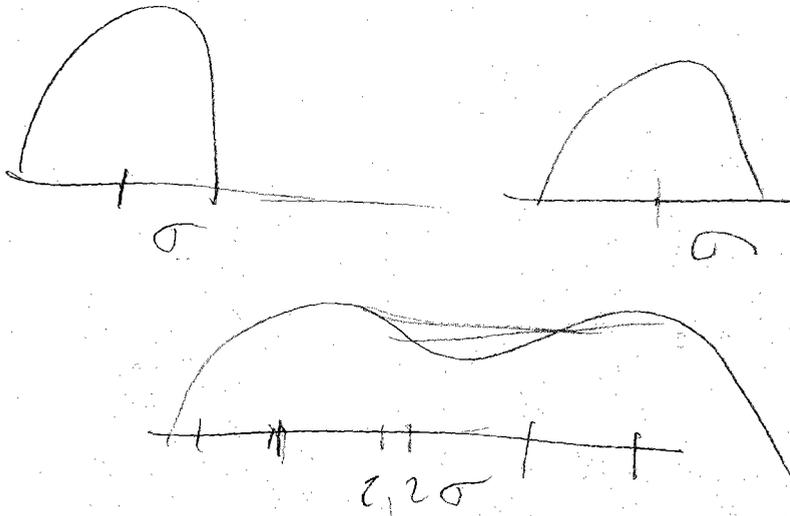
Quelle la position de fond de la
démarche

Le anneau en marche?

Influence de l'âge

Travail effectué
chez les hôpitaux

En la troisième
antidémographique
Par exemple au-delà
une de la
de classe d'âge



avec L_{∞} = taille maximale théorique

K = constante *lié au métabolisme* $+ K e^{b/r^a} + \text{métabolisme}$ \nearrow

t = temps

t_0 = temps hypothétique auquel l'animal a une taille nulle

L'équation de Gompertz est la suivante :

$$L_t = L_{\infty} \cdot a^{b^{Kt}}$$

avec L_{∞} , t et K comme dans l'équation précédente

a et b = constantes

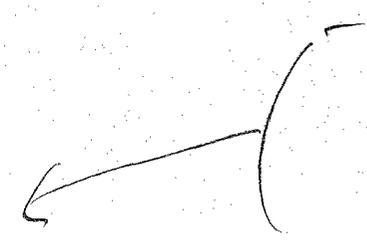
L'équation de Von Bertalanffy présente l'avantage de pouvoir s'intégrer dans des modèles de production, contrairement au modèle de Gompertz ; de nombreux auteurs l'ont donc utilisé (THEISEN, 1968; LEVEQUE, 1971 ; DAGUZAN, 1975 ; MORETEAU, 1976 par exemple).

L'utilisation du modèle de Gompertz a été proposée par WEYMOUTH et THOMPSON (1930). Ce modèle s'ajuste très souvent bien mieux aux données expérimentales que le modèle précédent, surtout en ce qui concerne les stades juvéniles (DAGET, communication personnelle). D'autre part, le calcul du paramètre " t_0 " de l'équation de Von Bertalanffy demande de connaître au moins un couple de valeur "taille-âge" (DAGUZAN, 1975 ; BOUGIS et coll., 1976), ce qui n'est pas toujours possible. THEISEN (1973) a essayé de représenter la croissance de *Mytilus edulis* par une courbe mixte, formée d'une courbe de Gompertz en ce qui concerne les stades jeunes et d'une courbe de Von Bertalanffy pour les stades âgés.

Dans notre travail, le modèle de Gompertz a été utilisé pour décrire le plus exactement possible la croissance des espèces étudiées.

Il faut noter que le terme " L_{∞} " de l'équation ne représente qu'une limite mathématique vers laquelle L tend asymptotiquement quand t augmente. Cette limite n'a pas de valeur biologique (SOUPLET, 1977). Elle sera appelée λ dans la suite de l'exposé. La valeur L_{∞} réelle, c'est-à-dire, la taille maximale moyenne de l'espèce, peut être calculée à l'aide du diagramme de FORD-WALFORD (RICKER, 1958). Ce diagramme est construit (voir exemple Fig. 44) en portant la taille au temps t_{n+1} en fonction de la taille au temps t_n . Le graphe obtenu est formé de une ou plusieurs droites. La taille maximale L_{∞} est l'abscisse du point d'intersection de cette droite ou de l'une de ces droites avec la droite d'équation $L(t_{n+1}) = L(t_n)$.

Handwritten notes, possibly including the word "Lecture" and some illegible scribbles.



TTC

$$L_f = k \cdot a \cdot b^{kT}$$

Les valeurs empiriques de taille en fonction du temps sont, ensuite, ajustées à une équation de Gompertz et le coefficient de corrélation a été calculé.*

L'abscisse du point d'intersection de la courbe d'équation $L = \lambda a^{b^{Kt}}$ avec la droite d'équation $L = L_{\infty}$ permet de déterminer la longévité moyenne t_{∞} de l'espèce.

Par dérivations successives de l'équation de croissance, il est possible d'obtenir les équations de la vitesse et de l'accélération de la croissance en fonction du temps.

Les formules générales de ces équations sont (SOUPLET, 1977)

$$V = K\lambda \cdot \ln a \cdot \ln b \cdot a^{b^{Kt}} \cdot b^{Kt}$$

V = vitesse de croissance exprimée en mm/mois

t = temps en mois

$$A = K^2 \lambda \cdot \ln a \cdot \ln b \cdot a^{b^{Kt}} \cdot b^{Kt} \left[(b^{Kt} \cdot \ln a \cdot \ln b) + \ln b \right]$$

A = accélération de la croissance en mm/mois²

t = temps en mois

Enfin, connaissant l'équation de croissance linéaire : $L = \lambda a^{b^{Kt}}$ et la relation d'allométrie taille-poids : $p = c L^d$, il est facile d'établir l'équation de la croissance pondérale :

$$p = c \lambda^d \cdot a^{db^{Kt}}$$

$p_{\infty} = c L_{\infty}^d$

VI.2 RESULTATS CHEZ *PATELLA VULGATA*

La dimension étudiée chez cette espèce est la longueur de la coquille. Cette dimension en effet, est peu sensible aux variations d'exposition aux vagues (cf. V.2). Les tailles extrêmes mesurées sont de 2,2 mm et de 46,1 mm.

* Les calculs ont été effectués sur un calculateur programmable Hewlett Packard 65 dont la bibliothèque de programme contient un programme effectuant cet ajustement.

Le diagramme (Fig. 43) permet de définir deux profils de croissance, une génération prenant naissance en octobre, l'autre en février-mars. La période de reproduction de Patella vulgata s'étend selon CHOQUET (1969) du mois d'août au mois de mars. FRETTER et GRAHAM (1962) signalent la présence de larves pélagiques de novembre à février, avec un maximum d'abondance en décembre-janvier.

Les deux profils de croissance obtenus sont donc des valeurs extrêmes correspondant aux éclosions de septembre d'une part et à celles de janvier d'autre-part. Cet étalement dans le temps de la période de ponte entraîne des différences importantes entre les différentes cohortes d'individus. En effet la croissance des animaux marins, et plus particulièrement des Mollusques, est très sensible à la température de l'eau et se ralentit l'hiver pour reprendre en saison chaude (LEVEQUE, 1971 ; RICHARD, 1971). On peut d'autre part estimer, d'après le diagramme (Fig. 43) que les individus les plus grands qui ont été récoltés, sont âgés de 5 ans ou 5 ans et demi. Dans la revue bibliographique qu'il a effectuée, CHOQUET (1969) a trouvé des valeurs de longévité variant, suivant les auteurs et les régions, de 2 à 16 ans. Pour sa part, dans le Boulonnais, il leur attribue (1968) une longévité de 5 à 6 ans, ce que confirme nos observations sur le littoral Normand.

Le diagramme de FORD-WALFORD construit à partir de ces données (Fig. 44) fait apparaître une taille maximale moyenne de 49,25 mm pour la génération d'été et de 49,03 mm pour la génération d'hiver.

Les équations de croissance chez cette espèce sont les suivantes (Fig. 44) :

$$L = 67,08 \cdot 0,04^a \cdot 0,83^{\frac{t}{6}}$$

K=0,6

Soit

$$L = 67,08 \cdot 0,04^a \cdot 0,97^{\frac{t}{6}}$$

avec L en mm

t en mois

en ce qui concerne la première génération, et :

$$L = 58,15 \cdot 0,02^a \cdot 0,79^{\frac{t}{6}}$$

soit

$$L = 58,15 \cdot 0,02^{0,96 t}$$

L en mm

t en mois

pour la deuxième génération

Le calcul du coefficient de corrélation, égal dans le premier cas à :

$$r = 0,984$$

et dans le deuxième cas à

$$r = 0,995$$

atteste la rigueur de l'ajustement des données observées au modèle mathématique.

Le décalage de temps entre les deux stocks d'animaux pourrait laisser penser que les paramètres de leur croissance sont très différents. En fait le handicap supporté par les animaux naissant à la fin de l'été, c'est-à-dire au début d'une période de croissance faible, est rapidement comblé et les deux générations présentent des courbes de croissance sensiblement identiques. Les longueurs maximales et les longévités des deux lots d'individus sont semblables. CHOQUET (1968) était arrivé aux mêmes conclusions, en mesurant régulièrement des individus marqués. Nous pouvons constater (Fig. 46) qu'il en est de même en ce qui concerne la croissance pondérale. La différence entre les deux lots est plus nette quand on considère la vitesse et l'accélération de la croissance (Fig. 45). La génération de la fin de l'hiver bénéficie très vite du réchauffement printanier et l'accélération initiale de la croissance est plus forte que celle de la génération d'automne.

Par comparaison avec les Patelles récoltées dans le Boulonnais par CHOQUET (1968), celles de Paluel semblent avoir une croissance plus lente. En effet les individus du Boulonnais atteignent une taille de 43 à 45 mm en 4 ans et l'auteur estime qu'elles atteignent leur taille maximale (50 mm) en 5 ans. A l'âge de 4 ans les Patelles de Paluel ont une taille comprise entre 31 et 34 mm et il leur faut 6 ans et demi environ pour atteindre leur taille maximale (49 mm). Cependant la température moyenne est plus élevée à Paluel qu'à Boulogne, ce qui devrait y entraîner, pour la majorité des Inver-

tébrés, une croissance plus rapide. L'action d'autres facteurs, vraisemblablement de nature trophique, doit donc être invoquée pour expliquer ces différences de croissance entre les Patelles des deux sites.

Les tableaux 22 et 23 résument les résultats de croissance linéaire et pondérale chez *Patella vulgata*

	1ère génération	2ème génération
Equation de croissance linéaire	$L = 67,08 \cdot 0,04^{0,97^t}$	$L = 58,15 \cdot 0,02^{0,96^t}$
Equation de croissance pondérale	$P = 4296,64 \cdot 0,04^{3,14(0,97)^t}$	$P = 2743,55 \cdot 0,02^{3,14(0,96)^t}$
L_{∞}	49,25 mm	49,03 mm
t_{∞}	76 mois	79 mois
P_{∞}	1 583 mg	1 683 mg

Tableau 22 : Paramètres et équations de la croissance chez *Patella vulgata*

Age	Longueur (mm)		Poids (mg)	
	1e gen.	2e gen.	1e gen.	2e gen.
1 an	6,9	5,6	3,8	1,5
2 ans	14,4	13,4	33,1	27,3
3 ans	23,5	23,1	146,9	162,6
4 ans	32,9	32,6	412,9	485,8
5 ans	41,3	40,5	845,8	949,8
6 ans	48,2	46,3	1391,13	1432,4

Tableau 23 : Relations entre l'âge, la longueur de la coquille et le poids sec chez *Patella vulgata*

cas insp / 1 seule période

VI.3 RESULTATS CHEZ GIBBULA UMBILICALIS

La dimension mesurée chez cette espèce est la hauteur H de la coquille (Fig. 30). Les dimensions extrêmes relevées sont de 1,2 mm et 15,4 mm. Une seule génération apparaît graphiquement. Elle prend naissance en avril-mai.

D'après CORNET et MARCHE-MARCHAD (1951) la période de reproduction dure de fin mars à début juin, intervalle de temps trop court pour que plusieurs générations puissent se différencier.

L'âge du plus grand individu récolté semble être de 10 ans. Ceci est très proche des observations de FRANC (1962) qui signale une longévité de 8 à 9 ans pour *Gibbula umbilicalis* sur le littoral boulonnais.

La taille maximale moyenne, telle qu'elle apparaît sur le diagramme de FORD-WALFORD (Fig. 48a) est de 16,26 mm.

L'équation de croissance de la hauteur de la coquille est (Fig. 48b) :

$$H = 18,11 \cdot 0,04^{0,98^t}$$

avec H en millimètre et t en mois

Le coefficient de corrélation est égal à :

$$r = 0,997$$

La longévité moyenne est de :

$$t_{\infty} = 145 \text{ mois} = 12 \text{ ans}$$

Cette longévité est de beaucoup supérieure à celle indiquée par FRANC (1968). Là encore, on peut penser que la température, quoique son action soit prépondérante, n'est pas seule à intervenir.

La ponte s'effectuant au printemps les jeunes bénéficient de conditions de température favorables, et, pendant environ six mois, l'accélération de la croissance va augmenter (Fig. 49) puis elle diminuera régulièrement jusqu'à s'annuler pour un âge de 4 ans, âge auquel la vitesse de croissance va commencer à diminuer.

La croissance pondérale s'exprime par l'équation suivante (Fig. 50)

$$P = 147,78 \cdot 0,04^{2,68(0,98^t)}$$

Le poids maximal est égal à $P_{\infty} = 93,21$ mg

Les relations entre l'âge et la taille, d'une part, et l'âge et le poids, d'autre part, figurent dans le tableau 24

Âge	Taille (mm)	Poids (mg)
1 an	1,5	0,2
2 ans	2,8	0,7
3 ans	4,4	2,3
4 ans	6,2	5,6
5 ans	8,1	11,4
6 ans	9,8	19,7
7 ans	11,4	30,4
8 ans	12,8	42,8
9 ans	13,9	55,8
10 ans	14,8	68,9
11 ans	15,5	81,2
12 ans	16,1	92,3

Tableau 24 : Relation entre l'âge, la hauteur de coquille et le poids sec chez *Gibbula umbilicalis*

VI.4 RESULTATS CHEZ *LITTORINA LITTOREA*

La croissance de cette espèce a donné lieu à de nombreux travaux. Pour MOORE (1937), à Plymouth, *Littorina littorea* vivrait une vingtaine d'années et atteindrait la taille de 27,3 mm à 4 ans et demi.

SMITH et NEWELL (1955) en Angleterre trouvent une longévité beaucoup moindre, puisqu'elle est de 3 ans, avec une taille maximale de 17 mm. GUYOMARC'H-COUSIN (1975) aboutit à des conclusions identiques pour des *Littorina littorea* du Calvados.

Après ses travaux au Pays de Galles, WILLIAMS (1964a) pense que l'espèce vit 3 ou 4 ans et donne les chiffres suivants :

- 1ère année H < 9 mm
- 2ème année 9 < H < 14 mm
- 3ème année 14 < H < 17,5 mm
- 4ème année H > 17,5 mm

DAGUZAN (1975) dans le Morbihan ne trouve pas d'individus de taille supérieure à 22 mm. D'après lui, la longévité de *Littorina littorea* est d'environ 5 ans. Il établit les correspondances suivantes entre l'âge et la hauteur de la coquille :

- 1 an : 8,4 mm
- 2 ans : 13,6 mm
- 3 ans : 17,6 mm
- 4 ans : 20,1 mm
- 5 ans : 21,8 mm

A Paluel, le plus petit individu récolté mesurait 4,2 mm et le plus grand 29,5 mm. Une seule génération annuelle apparaît, en mars-avril. Suivant les auteurs la période de ponte dure plus ou moins longtemps, parfois même toute l'année (LEBOUR, 1947) mais présente toujours un maximum en mars (MOORE, 1937 ; SMITH et NEWELL, 1955 ; WILLIAMS, 1964 ; GUYOMARC'H-COUSIN, 1975).

Le diagramme de FORD-WALFORD fait apparaître une taille maximale moyenne de 24,3 mm (Fig. 52a).

L'équation de croissance de la hauteur de coquille chez *Littorina littorea* est :

$$H = 26,97 \cdot 0,10^{0,96t}$$

avec un coefficient de corrélation $r = 0,995$

Cette équation conduit à une longévité moyenne

$$t_{\infty} = 77 \text{ mois}$$

soit un peu plus de 6 ans et demi (Fig. 52b)

Il faut noter ici l'écart entre la taille maximale moyenne ($L_{\infty} = 24,3 \text{ mm}$) et la taille du plus grand individu récolté (29,5 mm). Il faut se souvenir que, d'une part, L_{∞} est une valeur moyenne et que d'autre

part, l'échantillonnage présente vraisemblablement une erreur plus ou moins importante due à la récolte sélective des gros individus à des fins commerciales. GUYOMARC'H-COUSIN (1975) remarque que cette prédation par l'homme conduit, surtout en période estivale, à des populations essentiellement formées de juvéniles et de jeunes adultes.

Si l'on compare nos résultats avec ceux de DAGUZAN (1975) à la pointe de Penvins (Tableau 25), on peut constater que les *Littorina littorea* de Paluel ont, à âge égal, une taille légèrement inférieure à celle des individus de Penvins.

Age	Taille (mm)	
	Penvins	Paluel
1 an	8,4	6,5
2 ans	13,6	11,2
3 ans	17,6	15,7
4 ans	20,1	19,3
5 ans	21,8	21,9
6 ans	-	23,7

Tableau 25 : Comparaison de la croissance de *Littorina littorea* à Paluel en 1976 et à Penvins (DAGUZAN, 1975)

A Paluel, où la température est plus basse, l'espèce présente une croissance plus lente mais la longévité est plus importante (6 ans et demi au lieu de 5 ans) et la taille maximale augmente (24,3 mm contre 21,8 mm).

La croissance pondérale de l'espèce peut s'exprimer ainsi :

$$P = 340,09 \cdot 0,10^{4,09(0,96)^t}$$

Ce qui permet de définir un poids sec maximal moyen : (Fig. 54)

$$P_{\infty} = 226,4 \text{ mg}$$

et d'établir les relations entre l'âge, la hauteur de la coquille et le poids sec (Tableau 26).

Age	Hauteur (mm)	Poids sec (mg)
1 an	6,5	1,1
2 ans	11,2	9,9
3 ans	15,7	38,9
4 ans	19,3	90,0
5 ans	21,9	150,7
6 ans	23,7	206,5

Tableau 26 : Relations entre l'âge, la hauteur et le poids sec chez *Littorina littorea*

VI.5 RESULTATS CHEZ *LITTORINA OBTUSATA*

Il existe peu de travaux consacrés à la croissance de cette espèce. DAGUZAN (1975) lui accorde une longévité de 4 ans en Bretagne du Sud.

Cette espèce présente l'avantage de déposer ses pontes sur les *Fucus*, ce qui permet de récolter les très jeunes individus. Les valeurs extrêmes mesurées sont de 0,3 mm et de 16,1 mm. THORSON (1946) signale que, sur les côtes de France, la reproduction a lieu de mars à septembre. Deux générations apparaissent, l'une prenant naissance en avril, l'autre en septembre. La taille maximale déterminée par le diagramme de FORD-WALFORD est de 15,8 mm pour la première génération et de 15,9 mm pour la seconde (Fig. 56a).

Les équations de croissance sont :

pour le premier lot :

$$H = 19,26 \cdot 0,09^{0,93^t}$$

avec $r = 0,997$

et pour le deuxième :

$$H = 16,41 \cdot 0,05^{0,91^t}$$

avec $r = 0,998$

La longévit  moyenne des individus des deux g n rations est respectivement de 3 et 4 ans (exactement 36 et 50 mois) (Fig. 56b).

Le tableau 27 permet de comparer ces r sultats avec ceux de DAGUZAN (1975).

Age	Taille (mm)		
	Penvins	Paluel 1e gen.	Paluel 2e gen.
6 mois	4,4	3,9	2,8
1 an	7,5	6,7	5,8
1 an et demi	9,8	9,7	9,0
2 ans	11,7	12,3	11,6
2 ans et demi	13,2	14,3	13,4
3 ans	14,3	15,8	14,6
3 ans et demi	15,2	-	15,3
4 ans	16,0	-	15,9

Tableau 27 : Comparaison de la croissance de *Littorina obtusata*   Paluel (1976) et   Penvins (DAGUZAN, 1975)

Il appara t tout d'abord que les tailles maximales moyennes sont identiques dans les trois cas. La deuxi me g n ration de *Littorina obtusata*   Paluel pr sente une croissance semblable   celle des individus de Bretagne du Sud, quoique plus lente au d part.

La premi re g n ration, qui b n ficie de conditions favorables   la naissance (d but du printemps) subit une croissance tr s rapide (Fig. 57) et elle atteint sa taille maximale plus vite que le deuxi me stock d'individus.

Chez *Littorina obtusata* la croissance pond rale a pour  quation : (Tableau 2 , Fig. 58)

$$P = 109,59 \cdot 0,09^{2,48(0,93)^t}$$

pour la première génération avec

$$P_{\infty 1} = 70,72 \text{ mg}$$

et

$$P = 73,65 \cdot 0,05^{2,48(0,91)^t}$$

pour la deuxième génération avec

$$P_{\infty 2} = 68,91 \text{ mg}$$

Age	Poids sec (mg)	
	1e gen.	2e gen.
6 mois	2,3	1,1
1 an	9,0	6,7
1 an et demi	21,7	18,9
2 ans	38,5	34,0
2 ans et demi	55,7	47,5
3 ans	70,7	57,4
3 ans et demi	-	63,9
4 ans	-	68,0

Tableau 28 : Relations entre l'âge et le poids sec chez *Littorina obtusata*

VI.6 ETUDE EXPERIMENTALE DU ROLE DE LA TEMPERATURE DANS LA CROISSANCE

Il est apparu, dans les paragraphes précédents, que la température influe de façon très sensible sur la croissance. D'après LEVEQUE (1971) la courbe de croissance, quelque soit le modèle utilisé, est constituée de tronçons juxtaposés de deux courbes, l'une correspondant à la croissance hivernale, l'autre à la croissance estivale.

Pour essayer de séparer ces deux composantes il fallait pouvoir étudier des lots d'animaux placés dans des conditions de température cons-

L1
8°,5

L2
18°

L3
7° EDM

tantes. Littorina obtusata semblant l'espèce la plus sensible à l'action de la température, c'est elle qui a été choisie comme sujet d'expérimentation. Deux manipulations ont été effectuées :

- l'une de marquages sur le terrain
- l'autre d'élevage en laboratoire

6.1. Marquages

Environ 500 individus ont été récoltés, à Paluel, le 29 octobre 1976, parmi lesquels 300 ont été mesurés, marqués à la lime et remis en place immédiatement.

A la fin de l'expérience, le 12 mars 1977, il a été impossible de retrouver les animaux marqués, aussi avons nous effectué un nouveau prélèvement de 200 individus qui ont été mesurés à leur tour. En supposant que les deux lots de *Littorina obtusata* mesurés représentent bien, à chaque fois, l'ensemble de la population il a été possible de calculer les vitesses relatives de croissance des deux générations considérées dans l'expérience (les tailles moyennes de ces deux générations étaient respectivement, en octobre 1976 de 7,3 mm et 11,8 mm) (Tableau 29).

6.2. Elevage

Les 200 individus qui n'avaient pas été marqués le 29 octobre ont été ramenés au laboratoire et mesurés au 1/10 de millimètre. L'échantillon a été divisé en trois lots identiques, les classes de taille (classes millimétriques) homologues dans les trois lots contenant des nombres d'individus aussi semblables que possible.

Chaque lot a ensuite été placé quelques jours (jusqu'au 5 novembre) dans un aquarium à eau de mer courante afin de s'adapter aux conditions d'élevage. La nourriture était assurée par du *Fucus vesiculosus*.

Le premier lot a ensuite été placé en aquarium à température thermostatée de 8,5° C. L'eau de mer, venant du circuit de pompage du laboratoire était d'abord refroidie à 5 ou 6° C par un réfrigérant puis réchauffée à 8,5 ° C avant de parvenir au bac d'élevage (Fig. 59b). Lorsque l'eau de mer avait une température supérieure à 10° C, la nécessité de maintenir un débit relativement élevé empêchait une réfrigération suffisante de l'eau. Il a donc fallu, à ce moment, travailler en circuit fermé.

Le deuxième lot a été élevé à la température de 18° C, en utilisant la même technique que celle employée par RICHARD (1975) pour l'élevage de la Seiche (Fig. 59a) en circuit ouvert.

Le dernier lot a été laissé dans un aquarium en eau courante, dont la température était supérieure de 1° C environ à celle de la mer (réchauffement dans les tuyauteries). Des compresseurs d'air assuraient l'oxygénation et les bacs contenaient des *Fucus vesiculosus* en quantité suffisante pour servir de support et de nourriture aux Littorines. Le renouvellement des *Fucus* s'effectuait toutes les semaines environ.

Pour éviter les effets d'un choc thermique, les bacs 1 et 2 ont été progressivement amenés à la température expérimentale en 15 jours.

L'expérience a pris fin le 12 mars 1977 soit après un peu plus de 4 mois (128 jours).

6.3. Résultats

Le tableau 29 indique les vitesses relatives de croissance moyennes ($\frac{\Delta L}{L \Delta t}$) des deux classes d'âges (7,3 mm et 11,8 mm) de chacun des lots envisagés.

Protocole expérimental	Classe d'âge	$\frac{\Delta L}{L \Delta t}$
Marquage	jeunes	0,00165
	agés	0,00056
Température de la mer	jeunes	0,00201
	agés	0,00115
8° C	jeunes	0,00201
	agés	0,00106
18° C	jeunes	0,00275
	agés	0,00079

$$\frac{\Delta L}{L \Delta t} = \frac{\Delta L}{L} \cdot \frac{1}{\Delta t}$$

Tableau 29 : Vitesse de croissance relative des différents lots expérimentaux

Il apparaît immédiatement que la vitesse de croissance relative des animaux laissés en conditions naturelles est inférieure à celle des animaux des autres lots. Ceci montre l'influence d'autres facteurs que la température. DAGUZAN (1975) a observé que l'activité des animaux sur l'estran se ralentissait à basse mer, pour s'arrêter totalement quand la dessiccation devenait trop forte. Le rythme des marées, supprimé en aquarium, présente donc une grande importance au niveau du métabolisme des espèces intertidales.

D'autre part les émerisions et immersions s'accompagnent d'une forte agitation de l'eau et les animaux sont soumis plusieurs fois par jour au choc des vagues. Cette agitation n'existe plus dans les bacs d'élevage et l'on sait qu'elle peut être un facteur limitant de la croissance.

La comparaison des trois bacs d'élevage, par contre, met en évidence l'action de la température. En ce qui concerne les jeunes, la différence est nulle entre le bac "froid" et le bac à température ambiante. La vitesse relative est, par contre, beaucoup plus élevée dans le bac "chaud".

Pour les individus âgés, les vitesses relatives sont peu différentes entre les trois bacs, avec cependant une valeur plus faible pour le bac à 18°. Ceci peut s'expliquer par une action néfaste des fortes températures. Les individus âgés, peuvent avoir plus de difficultés à s'y adapter. D'autre part une température élevée constante peut provoquer un vieillissement rapide sans croissance. On retrouve là la notion d'âge "physiologique", qui, dans des conditions exceptionnelles, peut se différencier de l'âge "temporel".

Il est évident que la prudence s'impose dans l'interprétation de cette expérience. Elle ne s'est pas déroulée pendant un temps suffisamment long et avec suffisamment de lots expérimentaux pour apporter des certitudes. Cependant l'action de la température sur la croissance semble certaine, bien qu'elle ne semble pas intervenir seule.

VI.7 DISCUSSION - CONCLUSION

A la suite de cette étude de la croissance de quelques Gastéropodes à Paluel, plusieurs faits se dégagent.

L'action de la température de l'eau apparaît prépondérante notamment en ce qui concerne la vitesse de croissance. Ce facteur régule le rythme de croissance. Il est surtout décisif dans les premiers mois de la vie des animaux.

D'autre part, nous avons vu que chez les individus âgés, il pouvait devenir nocif, peut-être en provoquant un "épuiement" métabolique. Ceci est à rapprocher des observations de KENNEDY et MIHURSKY (1972), cités par AUBERT et AUBERT (1973), sur les bivalves chez lesquels un réchauffement de l'eau, dû à des rejets industriels, augmente le métabolisme et peut conduire les espèces examinées à la dénutrition. PEREZ (1976) signale lui aussi une accélération métabolique chez *Tellina tenuis* L. au voisinage d'une centrale utilisant un circuit de refroidissement à eau de mer. (Travaux de

BARNETT, 1971). Les jeunes présentent une accélération de la croissance mais le poids sec diminue et la teneur en eau des tissus augmente, puisque l'animal ne trouve plus, du fait de son métabolisme accru, une nourriture suffisante.

Cependant, le facteur température n'est pas seul à intervenir. En effet, nous avons pu soupçonner l'action d'autres facteurs tels que l'agitation de l'eau, le rythme des marées, la qualité et la quantité de la nourriture, les conditions météorologiques.

Rappel
Contradictions avec le
1er chapitre versatiles - surprises.

Autonomie Hiver ≠ Printemps
dents →

Différence per significations

CHAPITRE VII : ETUDE DEMOGRAPHIQUE

VII.1 VARIATIONS ANNUELLES DE DENSITE

Les prélèvements ayant été effectués sur une surface connue (2 500 cm²), il est possible de comparer les densités de chaque espèce aux différents moments de l'année.

Pour chacune des campagnes, nous avons effectué la moyenne du nombre d'individus de chaque espèce pour tous les prélèvements situés dans la zone de répartition des espèces (voir chapitre IV). Cette moyenne s'exprime en nombre d'individus par m² (Tableau 30).

Campagnes \ Espèces	I	II	III	IV	V	VI
<i>Patella vulgata</i>	31,6	31,6	51,2	26,8	42,4	32,8
<i>Gibbula umbilicalis</i>	23,6	41,2	32,8	26,0	33,2	26,8
<i>Littorina littorea</i>	5,6	17,6	9,2	7,2	12,4	4,4
<i>Littorina obtusata</i>	25,6	30,8	12,8	35,2	35,2	18,8
<i>Littorina saxatilis</i>	18,8	29,2	24,0	10,8	9,2	12,0

Tableau 30 : Densité (individus/m²) des principales espèces de Gastéropodes au cours de l'année

Au cours de l'année deux périodes se distinguent (Fig. 60) :

- les campagnes II et III (Hiver) qui montrent une grande abondance de toutes les espèces
- la campagne IV (Printemps), où, au contraire, on peut voir une chute presque générale de la densité.

Si l'on groupe les trois campagnes de l'Automne et de l'Hiver (octobre à mars, campagne I à III) d'une part et les campagnes du Printemps et de l'Eté (mai à septembre, campagnes IV à VI), on constate que la densité est plus forte en saison froide qu'en saison chaude, pour toutes les espèces, exceptée *Littorina obtusata*.

est avec le M 62
 a a quelque rapport avec
 le f.p. 42 43

id a %

il f - l a dire

→ antedictoire
 5 a 6 weeks

il a y - a plus rien
 3

on est dans les autres

↳
 l'absence de l...
 efficace
 = prop... absolus
 → l'absence relative

on se voit bien rendre
d'une décroissance
brusque de la densité.

Cette décroissance brusque de la densité peut être révélatrice d'une forte mortalité, à la fin de l'Hiver, des individus âgés. Les très jeunes individus ne figurant que rarement dans les relevés, seule la mortalité des plus vieux apparaît dans les variations de densité.

Ceci vaut pour toutes les espèces, sauf *Littorina obtusata*. En effet, en ce qui concerne cette espèce, les jeunes individus sont récoltés et sont donc pris en compte dans les calculs de densité. Les fortes valeurs enregistrées dans les campagnes IV et V correspondent en fait au recrutement des individus nés en mars ou avril, cette abondance de jeunes masquant la mortalité des individus âgés.

VII.2 STRUCTURE DES POPULATIONS

Après avoir étudié la croissance des principales espèces de Gastéropodes, il paraît utile de s'intéresser à la répartition de la population entre les différentes classes d'âge.

2.1. Patella vulgata

Si l'on considère la figure 61, on s'aperçoit que la courbe de fréquence de taille est plurimodale. Trois classes d'âges semblent se dégager :

- la première est constituée des individus d'âge inférieur à 2 ans
- la seconde des individus de troisième et quatrième année
- la dernière des individus d'âge supérieur à 4 ans.

Les jeunes de première année sont peu représentés. En fait leur petite taille ($1 < 5$ mm) les oblige à se concentrer dans les trous et fissures du rocher dans lesquels ils résistent plus facilement aux vagues et où ils n'ont pu être prélevés.

En ce qui concerne les individus âgés de plus de 5 ans, on peut aussi constater leur faible effectif, dû vraisemblablement à une mortalité importante.

Le tableau 31 indique d'ailleurs clairement que, dès la fin de la quatrième année les effectifs chutent brusquement. Cette diminution est due à la mortalité naturelle d'animaux âgés, mais peut-être aussi à la prédation par les oiseaux marins (Goelands, Huitriers) repérant plus facilement les gros individus.

Age des individus	Importance en %
1ère année	5,24
2ème année	22,83
3ème année	38,71
4ème année	26,19
5ème année	6,06
5 ans et plus	0,97

albicollis
haut de
calcul de
mortalité

Tableau 31 : Répartition de la population de *Patella vulgata* entre les classes annuelles

2.2. *Gibbula umbilicalis*

Les courbes de fréquence de taille (Fig. 62) sont le plus souvent unimodales. Ce mode représente l'ensemble des individus des 6ème, 7ème et 8ème années.

Certains modes secondaires peuvent apparaître parfois, comme celui constitué par de très jeunes individus de mars à juin, correspondant à la période de reproduction.

Il faut noter cependant le petit nombre de captures des jeunes, du fait, là encore, de leur petite taille. La mortalité des individus âgés semble surtout importante au début de la 9ème année (Tableau 32). D'une manière générale les individus âgés de 8 ans et plus sont peu représentés surtout à la fin de l'Hiver (janvier, février).

Le rythme de croissance, très lent, de cette espèce ne permet pas, pendant un intervalle d'un an, de voir une évolution très sensible du mode.

Age des individus	Importance en %
1ère et 2ème années	1,6
3ème et 4ème années	7,0
5ème et 6ème années	37,5
7ème et 8ème années	47,5
9ème et 10ème années	6,2
10 ans et plus	0,2

Tableau 32 : Répartition de la population de *Gibbula umbilicalis* entre les classes annuelles

2.3. *Littorina littorea*

Il est possible de déceler, sur les courbes, un mode principal et deux modes secondaires (Fig. 63).

Le mode principal correspond aux individus de 4^{ème} année. Nous avons vu dans le chapitre précédent que *Littorina littorea* pouvait vivre 6 ans et demi. Cependant les individus âgés de plus de cinq ans et qui constituent un mode secondaire sont peu nombreux. On note d'autre part (Tableau 33) une forte mortalité dès la fin de la quatrième année. Le taux de mortalité se maintient à un niveau élevé après la 5^{ème} année. Ceci est dû à la récolte intensive des bigorneaux dans la région.

Le dernier mode décelable correspond aux jeunes. On le voit apparaître au mois de juin et prendre de l'ampleur par la suite. Cette arrivée des jeunes fait suite aux pontes de la fin de l'hiver (février-mars). D'après SMITH et NEWELL (1955) et DAGUZAN (1975) les larves de *Littorina littorea* se déposeraient en dessous du niveau des plus basses mers et remonteraient ensuite sur l'estran, au fur et à mesure de leur croissance, ce qui expliquerait qu'on trouve peu de très jeunes individus dans les récoltes.

Age des individus	Importance en %
1 ^{ère} année	0,36
2 ^{ème} année	4,50
3 ^{ème} année	13,31
4 ^{ème} année	54,86
5 ^{ème} année	22,12
5 ans et plus	4,86

Tableau 33 : Répartition de la population de *Littorina littorea* entre les classes d'âge annuelles.

2.4. *Littorina obtusata*

Trois classes d'âge apparaissent (Fig. 64). Elles coïncident avec les classes annuelles. Les individus de première année, y compris ceux de très petite taille, sont capturés avec les algues dans lesquelles ils se tiennent.

L'étalement de la période de ponte permet de trouver des jeunes toute l'année.

La classe d'âge suivante, constituée des animaux de 2ème année, est, curieusement, la moins bien représentée, peut-être, à cause d'une forte mortalité des jeunes, cette mortalité ne se faisant pas sentir au niveau de la première classe à cause d'un recrutement important. On peut noter toutefois une chute importante de l'effectif pour une taille de 2 à 3 mm soit un âge de 4 à 6 mois, la mortalité devant intervenir surtout à cet âge.

La troisième cohorte est formée d'individus âgés de plus de deux ans. Elle est très développée et ne semble pas subir une prédation importante.

En effet l'espèce vit entre 3 et 4 ans et ce n'est qu'au cours de la quatrième année qu'une mortalité importante semble intervenir (Tableau 34).

Age des individus	Importance en %
1ère année	55,8
2ème année	19,16
3ème année	24,71
3 ans et plus	0,34

Tableau 34 : Répartition de la population de *Littorina obtusata* entre les classes d'âge annuelles

VII.3. CONCLUSION

Toutes les espèces étudiées semblent subir une mortalité importante à la fin de l'hiver et au printemps.

Une grosse part de cette mortalité est, vraisemblablement imputable à la mortalité propre à l'espèce et survenant après la reproduction.

D'autre part, comme nous l'avons vu chez *Littorina obtusata*, les jeunes issus des pontes de printemps connaissent une forte mortalité au cours de leur première année d'existence.

A ce cycle complexe de mortalité intrinsèque à l'espèce se superpose un cycle de mortalité due à la prédation. Celle-ci dépend donc du cycle biologique des prédateurs : cycle de vie de *Nucella lapillus*, cycle de migration des oiseaux marins, etc.

sur le plan faunistique

1 (L'ensemble des faunes = ceinture de la ceinture de la
thalle épave

2 (Algues rouges et
cyanobactéries

sur le plan de la diversité et biomasse

Eubacteriophytes et F. vesiculobasus Medio Sup

F. geminata et algues rouges Medio inf

RESUME ET CONCLUSIONS GENERALES

- Au cours de cette étude, nous nous sommes attachés à décrire la bionomie ainsi que l'écologie et la biologie des espèces principales de l'estran rocheux de Paluel (Seine Maritime). Dans une première partie, après une présentation de la géographie, de la géologie et de la morphologie du site, les caractéristiques climatiques de la région ont été exposées. Le climat est de type océanique tempéré. Cependant, la période pendant laquelle s'est déroulée l'étude (août 1973, mars 1977) a connu des moments exceptionnels : l'Automne 1974, caractérisé par de fortes pluies et le Printemps et l'Eté 1976, marqués par une extrême sécheresse.

Les principaux paramètres physico-chimiques de l'eau de mer (température, salinité, oxygène dissous, pH, matières en suspension) ont été mesurés, de mars 1975 à février 1976, devant le site étudié.

La délimitation des principales unités bionomiques de l'estran a été effectuée à partir des résultats d'une première série de prélèvements (Automne 1973).

L'emploi des méthodes d'analyse d'inertie permet de mettre en évidence trois ensembles faunistiques.

La très bonne corrélation ($r = - 0,76$) entre les saturations des points-relevés sur le premier axe factoriel et le niveau marégraphique, montre que la première composante principale est en relation étroite avec le niveau marégraphique.

Le deuxième axe factoriel semble séparer les peuplements animaux vivant dans des ceintures d'algues très denses et au thalle épais (*Fucus*) des peuplements installés dans les ceintures d'algues plus clairsemées et au thalle plus petit (*Gigartina*) ou prostré (Entéromorphe).

A chacun des ensembles faunistiques est associé un groupe d'espèces caractéristiques.

Si l'on effectue l'analyse simultanée de la campagne de l'Automne 1973 et de celle du Printemps 1974, on s'aperçoit qu'il ne semble pas y avoir de variation saisonnière importante des ensembles faunistiques.

Une étude plus détaillée (six campagnes d'octobre 1974 à septembre 1976) montre, tant pour le nombre d'individus que pour la biomasse de chaque espèce, que la composition des peuplements ne semble pas suivre un cycle annuel cohérent. Les variations constatées ne sont dues qu'aux aléas de l'échantillonnage.

Trois ensembles faunistiques sont donc définis :

- le peuplement des Entéromorphes (hauts niveaux)
- le peuplement des *Fucus* (moyens niveaux) divisé en peuplement des *Fucus vesiculosus* et peuplement des *Fucus serratus*
- le peuplement des Algues rouges (bas niveaux)

Ces peuplements ne présentent pas de variations temporelles et semblent uniformes sur toute la zone étudiée.

La composition faunistique de chaque peuplement est ensuite exposée et le statut des différentes espèces est précisé. On s'aperçoit que les espèces principales appartiennent, le plus souvent, à la classe des Gastéropodes.

L'étude des distributions d'abondance conduit à adopter, en général, le modèle log-normal de Preston quoique l'ajustement ne puisse être, en aucun cas, considéré comme parfait.

Les différentes méthodes de mesure de la diversité (constante de milieu, indice de Shannon, méthode de raréfaction, méthode de la dominance moyenne cumulée) montrent que la diversité augmente des hauts niveaux vers les bas niveaux et que les peuplements peuvent se regrouper en deux ensembles :

- un ensemble médiolittoral supérieur (Entéromorphes et *Fucus vesiculosus*)
- un ensemble médiolittoral inférieur (*Fucus serratus* et Algues rouges).

Cette partition se retrouve en ce qui concerne la biomasse animale, très élevée dans l'ensemble supérieur, plus faible dans l'ensemble inférieur.

Dans la deuxième partie du travail, les principales espèces de Gastéropodes : *Patella vulgata*, *Gibbula umbilicalis*, *Littorina littorea*, *Littorina obtusata* et *Littorina saxatilis* sont étudiées plus particulièrement.

La répartition de ces espèces est exposée. La famille des Littorinidae permet une zonation précise de l'estran en trois niveaux.

L'étude de la dominance moyenne par niveau de chacune des espèces montre qu'à chaque niveau de l'estran correspond une espèce.

Pour chacune des cinq espèces, les allométries de taille sont étudiées. En ce qui concerne le cas particulier de *Patella vulgata*, la pente de la droite d'allométrie dépend du niveau marégraphique.

Les relations entre chacune des dimensions mesurées et le poids sec ont été déterminées. Pour chaque espèce, un modèle multilinéaire du poids en fonction de plusieurs dimensions a été établi.

Nous nous sommes ensuite attachés à l'étude de la croissance des espèces étudiées. Le modèle mathématique de croissance utilisé est le modèle de GOMPertz de type :

$$L_t = \lambda \cdot a^{b^t}$$

Dans chacun des cas, l'ajustement du modèle aux données observées est jugé satisfaisant. Cette étude fait apparaître l'action de la température sur la croissance.

Afin de mieux caractériser cette action, une étude expérimentale a été menée sur *Littorina obtusata*. Cette étude montre que la vitesse de croissance augmente avec la température. Cependant une température trop élevée devient nuisible, surtout pour les individus âgés.

A partir des équations de croissance et des relations taille-poids il a été possible de déterminer la croissance pondérale moyenne de chaque espèce.

Les variations annuelles de la densité et de la structure de la population de ces espèces ont été étudiées. Ceci a permis de mettre en évidence les principales périodes de recrutement ainsi que les périodes de forte mortalité, naturelle ou par prédation animale ou humaine.

En conclusion de cette étude, on constate que la répartition, la composition et l'évolution des peuplements animaux de l'estran dépendent étroitement d'un ensemble complexe de facteurs caractérisant la biocénose intertidale. Le facteur le plus important semble être le niveau marégraphique qui détermine le rythme et la durée des immersions et des émergences. Cette alternance conditionne les variations à court terme des autres facteurs, tels que salinité et température, auxquels sont soumis les organismes. Leurs variations à long terme sont provoquées, en grande partie, par les facteurs climatologiques. Cet ensemble de facteurs physiques et chimiques conditionne les peuplements végétaux qui déterminent eux-mêmes, pour une grande part, les peuplements animaux.

Compte tenu de la faible industrialisation et de l'urbanisation réduite de ce littoral, l'intégrité de cet équilibre entre peuplements biologiques et facteurs physico-chimiques est respectée. Toute implantation industrielle émettant des rejets dans la zone côtière affectera plus ou moins

cet équilibre.

Nous avons vu comment l'augmentation d'un de ces facteurs du milieu, la température, pouvait dérégler le métabolisme de l'espèce *Littorina obtusata*.

Dans le cas d'une pollution physique ou chimique de nature industrielle l'ensemble des populations végétales ou animales de l'estran serait modifié de façon profonde et durable.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGER K. - 1975 - On the influence of sewage pollution on inshore benthic communities in the South of Kiel Bay. - Helgoländer Wiss. Meeresunters 27 : 408-438.
- ANNUAIRES DES MAREES - 1973 - 1974 - 1975 - 1977 - Service hydrographique et océanographique de la Marine, Paris
- AUBERT M. et AUBERT J. - 1973 - Pollutions marines et aménagement des rivages. Rev. Int. Océano. médicale supplément 1973, 309 pages.
- BANNISTER J.V. - 1975 - Shell Parameters in relation to zonation in Mediterranean Limpets. Marine Biology 31 : 63-67.
- BARNETT P.R.O. - 1971 - Some changes in intertidal sand communities due to thermal pollution. Proc. Roy. Soc. Lond. 177 : 353-364.
- BENZECRI J.P. et coll. - 1976 - L'analyse des données - I. La Taxinomie 631 p. - Paris : DUNOD
- Von BERTALANFFY L. - 1938 - A quantitative theory of organic growth. Hum. Biol. 10 (2) : 181-213.
- BHATTACHARYA C.G. - 1967 - A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. Biometrics 23 : 115-135.
- BLANC F., CHARDY P., LAUREC A., REYS J.P. - 1976 - Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. Marine Biology 35 : 49-67.
- BOADEN, P.J.J., O'CONNOR R.J., SEED R. - 1975 - The composition and zonation of a *Fucus serratus* community in Strangford lough, Co. Down. J. exp. mar. Biol. Ecol. 17 : 111-136.
- BODIOU J. Y., CHARDY P. - 1973 - Analyse en composantes principales du cycle annuel d'un peuplement de Copépodes harpacticoïdes des sables fins infralittoraux de Banyuls sur mer. Marine Biology 20 : 27-34.
- BOESCH D.F. - 1973 - Classification and community structure of macrobenthos in the Hampton Roads Area, Virginia. Marine Biology 21 : 226-244.
- BOUDOURESQUE C.F. - 1970 - Recherche sur les concepts de biocénose et de continuum au niveau de peuplements benthiques sciaphiles. Vie et Milieu 21 (1-B) 103-136.
- BOUVIER E. L. - 1940 - Faune de France n° 37 - Décapodes marcheurs. Ed. P. Lechevalier - 399 pages.
- BRADY F. - 1942 - The distribution of the fauna of some intertidal sands and muds on the Northumberland coast. Jour. Animal ecology 12 (1) : 27.

- B. R. G. M. - CNEXO - 1974 - Carte géologique de la Manche - Paris.
- BRILLOUIN L. - 1956 - Science and information theory - Academic Press
N.Y. 320 p.
- BROWN R.A., SEED R., O'CONNOR R.J. - 1976 - A comparison of relative growth
in *Cerastoderma* (= *Cardium*) *edule*, *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*
(Mollusca ; Bivalvia). J. Zool. Lond. 179 : 297-315.
- BRUCE J.R., COLMAN J.S., JONES N.S. - 1963 - Marine Fauna of the Isle of
Man. Liverpool University Press, p. 307.
- Bulletin climatique de Normandie - Années 1974, 1975, 1976 - n° 73 à 108
- CABIOCH L. - 1961 - Etude de la répartition des peuplements benthiques au
large de Roscoff. Cah. Biol. Mar. 2 : 1-40.
- CABIOCH L. - 1968 - Contribution à la connaissance des peuplements benthiques
de la Manche Occidentale. Cah. Biol. Mar. 9 (5) : 493-720.
- CABIOCH L., GLAÇON R. - 1975 - Distribution des peuplements benthiques en
Manche Orientale, de la Baie de Somme au Pas-de-Calais. C.R. Acad.
Sc. 280 : 491-494.
- CALOW P. - 1975 - Length-dry weight relationships in snails : some explanatory
models. Proc. malac. Soc. Lond. 41 : 357-375.
- CHARDY P., GLEMAREC M. - 1974 - Contribution au problème de l'étagement
des communautés benthiques du plateau continental Nord-Gascogne.
C.R. Acad. Sci. 278 : 213-216.
- CHEVREUX E., FAGE L. - 1925 - Faune de France n° 9 - Amphipodes - Ed. Li-
brairie de la Faculté des Sciences, 488 p.
- CHOQUET M. - 1969 - Contribution à l'étude du cycle biologique et de l'in-
version du sexe chez *Patella vulgata* L. (Mollusques Gastéropodes Pro-
sobranches). Thèse doctorat Etat - Fac. Sciences Lille, 234 p.
- CHOQUET M. - 1968 - Croissance et longévité de *Patella vulgata* L. dans le
Boulonnais. Cahiers de Biologie Marine 9 (4) : 449-468.
- COLMAN J. - 1940 - On the faunas inhabiting intertidal seaweeds. J. Mar.
Biol. Ass. U.K. 24 : 129-183.
- CORNET R., MARCHE-MARCHAD I. - 1951 - Inventaire de la faune marine de
Roscoff : Mollusques, 80 pages.
- CORRUCCINI - 1972 - Allometry correction in taxometrics. Systematic Zool.
21 (4) : 375-383.
- COURANTS DE MAREE DANS LA MANCHE ET SUR LES COTES FRANÇAISES DE L'ATLANTI-
QUE. - 1968 - Service Hydrographique de la Marine - Paris.
- CUENOT L. - 1922 - Faune de France n° 4, Sipunculien, Echiuriens, Priapuliens.
Ed. P. Lechevallier, Paris, 29 p.
- CUZIN-ROUDY - 1975 - Etude de la variabilité et de l'allométrie de taille
chez *Notonecta maculata* Fabricius (Insectes, Hétéroptères), par les
méthodes classiques et par la méthode des composantes principales.
Arch. Zool. exp. gén. 116 : 173-227.

- DAGET J. - 1976 - Les modèles mathématiques en Ecologie. Ed. Masson Paris, 172 p.
- DAGET J., LECORDIER C., LEVEQUE C. - 1973 - Notion de nœmocénose : ses applications en écologie. Bull. Soc. Ecol. 3 (4) : 448-462.
- DAGET J., LEVEQUE C. - 1969 - Application de la loi de Motomura aux Mollusques du lac Tchad Cah. ORSTOM 3 (2) : 81-85.
- DAGNELIE P. - 1966 - La corrélation et la régression simples. Biométrie-Praximétrie 7 (3) : 134-166.
- DAGNELIE P. - 1967 - La corrélation multiple, la corrélation partielle et la corrélation entre groupes de variables. Biométrie-Praximétrie 8 (1) : 3-25.
- DAGUZAN J. - 1975 - Recherches sur les Littorinidae - Thèse Doctorat d'Etat Univ. Rennes, 400 p.
- DAJOZ R. - 1966 - Ecologie et Biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie - (1ère partie). Vie et milieu 17 (1 C) : 525-636.
- DAJOZ R. - 1972 - Précis d'Ecologie - 434 p, DUNOD édit. Paris.
- DAVID F.N. - 1947 - A χ^2 smooth test for goodness of fit. Biometrika 34 : 299-304.
- DO CHI T. - 1975 - Remarques sur le facteur de condition de *Squilla mantis* (L.) (Crustacé, Stomatopode). Cah. Biol. Mar. 16 : 415-423.
- EAGLE R.A. - 1973 - Benthic studies in the South East of Liverpool Bay Estuarine and Coastal Marine Science, 1 : 285-299.
- FAUVEL P. - 1923 - Faune de France n° 5 - Polychètes sédentaires. P. Lechevalier, 488 p.
- FAUVEL P. - 1927 - Faune de France n° 16 - Polychètes sédentaires. P. Lechevalier, 494 p.
- FIELD J.G., McFARLANE G. - 1968 - Numerical methods in marine ecology to a quantitative "similarity" analysis of rocky shore samples in False Bay, South Africa. Zoologica Africana 3 (2) : 119-137.
- FISCHER-PIETTE E. - 1932 - Répartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et des îles de la Manche, de Lannion à Fécamp. Ann. Inst. Océanogr. 12 : 105-213.
- FISCHER R.A., CORBET A.S., WILLIAMS C.B. - 1943 - The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. J. anim. Ecol. 12 : 42-58.
- FRETTER V., GRAHAM A. - 1962 - British Prosobranchs Molluscs. Ray. Society, 755 p.
- GAGE J., TETT P.B. - 1973 - The use of log-normal statistics to describe the benthos of Lochs Etive and Creran. J. animal. Ecol. 42 (2) : 373-382.

- GAUSSENS H. - 1955 - Détermination des climats par la méthode des courbes ombrothermiques. C.R. Acad. Sc. 240 : 642-644.
- GAYRAL - 1966 - Les algues des côtes françaises, (Manche et Atlantique.) DOIN Paris, 632 p.
- GENTIL F. - 1976 - Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Thèse 3ème cycle, Paris VI, 70 p.
- GIBBS P.E. - 1973 - On the genus *Golfingia* (*Sipuncula*) in the Plymouth area with a description of a new species. J. mar. biol. Ass. U.K., 53 : 73-86.
- GLEMAREC M. - 1964 - Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. Cah. Biol. Mar. 5 (2) : 33-96.
- GLAÇON R. - 1977 - Faune et flore du littoral du Pas de Calais et de la Manche Orientale. Ed. de l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux, 51 p.
- GOMPERTZ B. - 1825 - On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. Phil. Trans. R. Soc. Lond., 115 : 513-585.
- GOODMAN D. - 1975 - The theorie of diversity-stability relationships in ecology. Quart. rev. Biol. 50 (3) : 237-266.
- GRAHAM A. - 1971 - British Prosobranchs. Academic Press, 112 p.
- GREEN C.V., GREEN S.K. - 1932 - Shell growth in the periwinkle *Littorina littorea*. The American Naturalist 49 : 371-376.
- GUILLE A. - 1970 - Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. Vie et milieu : 21 (1B) : 149-280.
- GUILLE A. - 1971 - Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. IV. Densité, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune. Vie et Milieu 22 (1B) : 93-158.
- GUILLE A., PONGE J.F. - 1975 - Application de l'analyse des correspondances à l'étude des peuplements benthiques de la côte catalane française. Ann. Inst. Océanogr. 51 (2) : 223-235.
- GULLAND J.A. - 1969 - Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie - Analyse des populations. Manuel F.A.O. de Science halieutique n° 4 FRS/M4.
- GUYOMARC'H-COUSIN C. - 1975 - Etude de la croissance d'un Gastéropode Prosobranch gonochorique : *Littorina littorea* L. Cahiers de Biologie Marine 16 : 483-494.
- HAIRSTON N.G. - 1959 - Species abundance and community organisation. Ecology 40 : 404-416.

- HARANT M., VERNIERES P. - 1933 - Faune de France n° 27 - Tuniciers - Fasc. 1 : Ascidies. Ed. P. Lechevallier, 99 p.
- HARDING J.P. - 1949 - The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 28 : 141-153.
- HARTMANN-SCHRÖDER G. - 1971 - Die Tierwelt Deutschlands n° 58 Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Gustav Fischer Verlag. Jena, 594 p.
- HEIP C. - 1974 - A new index measuring evenness. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 54 : 555-557.
- HEIP C., HENGELS P. - 1974 - Comparing species diversity and evenness indices. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 54 : 559-563.
- HOLME N.A. - 1949 - The fauna of sand and mud banks near the mouth of the Exe Estuary. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 28 (1) : 189-237.
- IGLESIAS A. - 1975 - Contribution à l'analyse des tableaux de distances et de similarité. Applications à la biologie. Thèse 3ème cycle Univ. cl. Bernard - Lyon 86 p.
- INAGAKI H. - 1967 - Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. Vie et Milieu 18 (1) : 153-166.
- JOUBIN L. - 1894 - Les Némertiens. Ed. Société d'Editions Scientifiques, 230 p.
- KAY D.G., KNIGHTS R.D. - 1975 - The macro-invertebrate fauna of the intertidal soft-sediments of south east England. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 55 : 811-832.
- KENNEDY U.S., MIHURSKY J.A. - 1972 - Effects of temperature on the respiratory metabolism of three Chesapeake Bay bivalves. Chesapeake Science, 13 (1) : 1-22.
- KING P.E. - 1974 - British sea spiders. Academic Press, 67 p.
- KING S.E. - 1964 - Relative abundance of species and Mac Arthur's model. Ecology 45 : 716-727.
- KOELER R. - 1921 - Faune de France n° 1 - Echinodermes. Ed. Librairie de la Faculté des Sciences, 210 p.
- KÖNNECKER G. - 1973 - Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland. I : The sponge fauna of Kilkieran bay and adjacent area. Proc. R.I.A., 73 (B) : 451-472.
- LEBART L., FENELON J.P. - 1975 - Statistique et informatique appliquées 3ème édition. Ed. Dunod Paris, 439 p.
- LELOUP E. - 1952 - Faune de Belgique - Coelentérés - Patrimoine de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 283 p.

- LEVEQUE C. - 1971 - Equation de Von Bertalanffy et croissance des Mollusques benthiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM V. (3/4) : 262-283.
- LEWIS J.R. - 1964 - The ecology of rocky shores. Edit. English Universities Press Ltd., London, 323 p.
- LIE U. - 1969 - The logarithmic series and the lognormal distribution applied to benthic infauna from Puget Sound, Washington, U.S.A. Fisk. Dir. Skr. Ser. Havunders, 25 : 234-245.
- LIE U. - 1974 - Distribution and structure of Benthic assemblages in Puget Sound, Washington, U.S.A. Marine Biology, 26 : 203-223.
- LOYA Y. - 1972 - Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. Marine Biology 13 : 100-123.
- MAC ARTHUR R.H. - 1957 - On the relative abundance of bird species. Proc. Nat. Acad. Sci. 43 : 293-295.
- MARGALEF R. - 1957 - La teorie de la informacion en ecologia. Mens. R. Acad. Cienc. Artes Barcelona 32 : 373-449.
- MARGALEF R. - 1974 - Ecologia - Ed. Omega, Barcelona, p. 951
- MASON C. - 1970 - Snails populations, beech litter production, and the role of snails in litter decomposition. Oecologia 5 : 215-239.
- MAYRAT - 1965a - La loi d'allométrie et les allométries. C.R. Soc. Biol. 159 : 544-548.
- MAYRAT - 1965b - Calculs et comparaison des droites d'allométrie de croissance C.R. Soc. Biol. 159 : 2139-2143.
- MAUPAS A. - 1971 - Courant de marée - Manche Est. Editions Maritimes et d'Outre-Mer, Paris.
- MAURER D., KINNER P., LEATHEM W., WATLING L. - 1976 - Benthic faunal assemblages off the Delmarvapeninsula. Estuarine and Coastal Marine Science, 4 : 163-177.
- MICALLEF M. - 1969 - The zonation of certain trochids under an artificial tidal regime. Neth. J. Sea Res., 4 : 380-393.
- MILLAR R. H. - 1970 - British Ascidians - Academic Press, London, 92 p.
- MONBET Y. - 1972 - Etude bionomique du plateau continental au large d'Arcahon - Application de l'analyse factorielle. Thèse Doc. 3ème Cycle Océanographie - Aix-Marseille, 98 p.
- MOORE M.B. - 1940 - The biology of *Littorina littorea* - Part II : Zonation in relation to other Gastropods on stony and muddy shores. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 24 : 227-237.

- MORETEAU J.C. - 1976 - Etude sur la croissance de *Littorina saxatilis* (Olivi) *rudis* (Maton). Cah. de Biol. Mar., 17 : 463-484.
- MOTOMURA I. - 1947 - Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association. Seiri Seitai 1 : 55-60.
- MUUS K. - 1973 - Settling, growth and mortality of young bivalves in the Øresund. Ophelia 12 : 79-116.
- NAYLOR E. - 1955 - The comparative external morphology and revised taxonomy of the British species of *Idotea*. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 34 : 467-493.
- NAYLOR E. - 1972 - British marine Isopods. Academic Press, 86 p.
- NIELL X. - 1974 - Les applications de l'indice de Shannon à l'étude de la végétation intertidale. Soc. Phycol., 19 : 238-254.
- ORRHAGE L. - 1969 - On the growth of *Littorina littorea* (L.) (Prosobranchia, Gasteropoda) and the occurrence of *Polydora ciliata* (Polychaeta sedentaria). Zool. Midr. Uppsala, 38 : 137-153.
- PAINE R.T. - 1971 - Energy flow in a natural population of the herbivorous gastropod *Tegula funebris*. Limnology and Oceanography, 16 : 86-98.
- PARKER R., LARKIN P.A. - 1959 - A concept of growth in fishes. J. Fish. Res. Board Canada, 16 (5) : 721-745.
- PEET R.K. - 1974 - The measurement of species diversity. Annual review of ecology and systematics, 5 : 285-307.
- PEET R.K. - 1975 - Relative diversity indices. Ecology 56 (2) : 496-498.
- PERES J.M. - 1976 - La pollution des eaux marines. Ed Gauthiers-Villars, Paris, 230 p.
- PERRIER R. - 1964 - La faune de la France - I A Coelentérés, Spongiaires, Echinodermes. Delagrave, Paris, 213 p.
- PICARD J. - 1964 - Propositions pour une subdivision des benthontes en fonction de la taille - in Méthodes quantitatives d'étude du benthos et échelle dimensionnelle des benthontes. Colloque du Comité du Benthos de la C.I.E.S.M.M. : 63-64.
- PICARD J. - 1965 - Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles draguables de la région marseillaise. Rev. Trav. Stat. Mar. Endoume, 52 (36) : 1-158.
- PIELOU E.C. - 1969 - An introduction to mathematical ecology. Wiley-intersciences, Ed. New York, 286 p.
- PLYMOUTH MARINE FAUNE - 1957 - Marine Biological Association of the United Kingdom, 457 p.
- PRECHEUR C. - 1960 - Le littoral de la Manche, de Ste Adresse à Ault, étude morphologique. N° hors série de NOROIS, 138 p. S.F.I.L. Poitiers.

- PRENANT M. - 1927 - Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires. Associations de la faune fixée. Trav. Stat. Biol. Roscoff 6 : 3-58.
- PRENANT M., BOBIN G. - 1956 - Faune de France n° 60 - Bryozoaires : Entoproctes, Phylactolèmes, Cténostomes. Ed. P. Lechevallier Paris, 398 p.
- PRENANT M., BOBIN G. - 1966 - Faune de France n° 68 - Bryozoaires : chilomes Anasca. Librairie de la Faculté des Sciences, Paris, 647 p.
- PRENTICE S.A., KAIN J.M. - 1976 - Numerical Analysis of subtidal communities on Rocky Shores. Estuarine and Coastal Marine Science, 4 : 65-70.
- PRESTON F.W. - 1948 - The commonness and rarity of species. Ecology 29 : 254-283.
- REES C.B. - 1939 - Notes on the ecology of the sandy beaches of North Donegal. Proc. Roy. Irish. Acad. 45 (B9) : 215-229.
- REYS J.P. - 1976 - Les peuplements benthiques (zoobenthos) de la région de Marseille (France) : aspects méthodologiques de la délimitation des peuplements par les méthodes mathématiques. Marine Biology 36 : 123-134.
- RICHARD A. - 1971 - Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Thèse Doctorat d'Etat, Fac. Sciences Lille. 264 p.
- RICHARD A. - 1975 - L'élevage de la seiche (*Sepia officinalis* L., Mollusque Céphalopode). 10th European Symposium on Marine Biology, 1 : 359-380.
- RICKER W.E. - 1958 - Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can., 119 : 1-300.
- RONCHINE J. - 1964 - Mesure et étude de la croissance chez les végétaux Principes généraux et exemples d'application. Biométrie-Praximétrie 5 (3-4) : 136-158.
- RUSSEL E.S. - 1907 - Environmental studies on the Limpet. Proc. Zool. Soc. Lond., 1907 : 856-870.
- SACCHI C.F. - 1975 - *Littorina nigrolineata* (GRAY) (Gastropode, Prosobranchie). Cah. Biol. Mar. 16 : 111-120.
- SALVAT - 1962 - Faune des sédiments meubles intertidaux du bassin d'Arcachon - Systématique et écologie. Cah. Biol. Mar. 3 (3) : 219-244.
- SANDERS H.L. - 1960 - Benthic studies in Buzzards bay. III The structure of the soft-bottom community. Limnol. Oceanogr. 5 (2) : 138-153.
- SANDERS H.L. - 1968 - Marine benthic diversity : a comparative study. Amer. Natur. 102 : 243-282.

- SARS G.O. - 1899 - An account of the Crustacea of Norway - Vol. II Isopoda.
Alb Cammer meyers Forlag. Christiania, 270 p, 100 pl.
- SEXTON E.W., SPOONER G.M. - 1940 - An account of *Marinogammarus* (Schellenberg)
gen. nov. (Amphipoda), with a description of a new species, *M. pirloti*.
J. mar. Biol. Ass. U.K. 24 (2) : 633-682.
- SHANNON C.E., WEAVER W. - 1948 - The mathematical theory of communication
Urbana Univ. Press, Illinois : 117-127.
- SOUPLET A. - 1974 - Etude de la macrofaune d'un estran rocheux (Paluel -
Seine-Maritime). D.E.A. Université des Sciences de Lille, 50 p.
- SOUPLET A. - 1977 - Etude de la croissance et de la longévité de quelques
Gastéropodes du littoral de Normandie. Haliotis 7 (Sous presse).
- STEPHEN A.C. - 1928 - Notes on the Biology of *Tellina tenuis* Da Costa.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 15 (2)
- STEPHENSON, STEPHENSON - 1972 - Life between tide marks on rocky shores.
W.H. Freeman and C°, San Francisco, 425 p.
- TAYLOR L. R., KEMPTON R.A., WOIWOD I.P. - 1976 - Diversity statistics and
the log-series model. J. Anim. Ecol., 45 (1) : 255-272.
- TEBBLE N. - 1966 - British bivalve seashells. Adden Press, Oxford, 212 p.
- TEISSIER G. - 1961 - Choix des paramètres définissant une relation structu-
rale linéaire dans la pratique biométrique. Biométrie-Praximétrie,
2 : 137-158.
- TETT P. - 1973 - The use of log-normal statistics to describe phytoplank-
ton populations from the Firth of Lorne area. J. exp. Mar. Biol. Ecol.
II (2) : 121-136.
- THEISEN B.F. - 1968 - Growth and Mortality of Culture Mussels in the Da-
nish Wadden Sea. Meddr. Danm. Fisk-og Havunders, 6 : 47-58.
- THEISEN B. F. - 1973 - The growth of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from
Disko and Thule district, Greenland. Ophelia 12 : 59-77.
- THORSON G. - 1946 - Reproduction and larval development of Danish marine
bottom invertebrates. Dan. Fisk og Havunders, 4 (1) : 7-523.
- UNDERWOOD A. J. - 1972a - Tide-model analysis of the zonation of interti-
dal Prosobranchs - I. Four species of *Littorina* (L.). J. exp. Mar.
Biol. Ecol., 9 : 239-255.
- UNDERWOOD A. J. - 1972b - Tide-model analysis of the zonation of interti-
dal Prosobranchs - II : Four species of Trochids (Gastropoda, Proso-
branchia). J. exp. Mar. Biol. Ecol. 9 : 257-277.
- VAHL - 1971 - Growth and density of *Patina pellucida* (L.) (Gastropoda :
Prosobranchia) on *Laminaria hyperborea* (Gunnerns) from Western
Norway. Ophelia, 9 (1) : 31-50.

- WEYMOUTH F.W., THOMPSON S.M. - 1930 - The age and growth of the Pacific
Cockle (*Cardium corbis* Martyn). Bull. U.S. Bur. Fisheries, 46 : 633-
641.
- WHITTAKER (R.M.) - 1965 - Dominance and diversity of in land plant commu-
nities. Science, 147 : 250-260.
- WILLIAMS E.E. - 1964a - The growth and distribution of *Littorina littorea*
(L.) on a rocky shore in Wales. J. Anim. Ecol. 33 (3) : 413-432.
- WILLIAMS E.E. - 1964b - The growth and distribution of *Gibbula umbilica-*
lis (da Costa) on a rocky shore in Wales. J. Anim. Ecol. 33 (3) :
433-442.
- ZARIQUIEZ ALVAREZ R. - 1968 - Crustaceos Decapodos Ibéricos. Inv. Pesq.
32 : 510 p.