

Effets à long terme du fonctionnement de l'usine marémotrice sur l'évolution du peuplement des sables fins vaseux de la Rance

Écologie dynamique
Recolonisation d'un estuaire
Biologie de populations
Stratégies démographiques

Dynamic ecology
Recolonization of an estuary
Biology of populations
Demographic strategies

Jacques Clavier, Jean-Paul Lechapt, Christian Retière, Vincent Rivain
Laboratoire Maritime, Muséum National d'Histoire Naturelle, 35081 Dinard, France.

RÉSUMÉ

La dynamique du peuplement des sables fins vaseux à *Abra alba-Melinna palmata* analysée entre 1972 et 1982 montre qu'au terme d'une phase de colonisation qui s'étend jusqu'en 1976, la richesse spécifique et la densité tendent à se stabiliser. Les suivis qualitatif et quantitatif mettent respectivement en évidence trois catégories d'espèces (permanentes, temporaires et intermittentes) et cinq types majeurs d'évolution d'abondance des populations. Compte-tenu de la stabilisation relativement rapide des paramètres abiotiques après la mise en service du barrage en 1966, ce schéma évolutif reflète à la fois l'importance de l'hydrodynamisme dans la dispersion des organismes benthiques et la stratégie démographique des populations principales, essentiellement annéliennes, qui représentent 80 à 90 % du peuplement. Parmi ces dernières, six sont nettement dominantes ; quatre d'entre elles, bien qu'ayant une durée de vie longue et une phase larvaire pélagique inexistante ou brève, ont participé à la recolonisation du milieu.

Oceanol. Acta, 1983. Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, 75-79.

ABSTRACT

Long term impact of functioning of the tidal power station on the evolution of the muddy fine sand community of La Rance

Dynamic studies of the *Abra alba-Melinna palmata* muddy sand community from 1972 to 1982 show that after an initial recolonization until 1976 species richness and density exhibit a steady trend. Three groups of species and five main categories of population abundance evolution are deduced from qualitative and quantitative sampling. Rapid stabilization of abiotic factors occurs after the starting up of the tidal power dam in 1966 and our evolutive scheme reflects both importance of hydrodynamic effects in the dispersion of benthic organisms and demographic strategies of main populations, especially annelids (80-90 % of the community). Among the six annelid dominant species, four took part in the recolonization of the biotopa although they are able to live several years and possess a short pelagic stage in their larval development or none.

Oceanol. Acta, 1983. Proceedings 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France, 27 September-1 October, 1982, 75-79.

INTRODUCTION

La construction du barrage marémoteur a isolé l'estuaire de la Rance de 1963 à 1966. Durant cette période les composantes marines de la flore et de la faune ont quasiment disparu ; seules quelques espèces particulièrement

euryhalines ont résisté et se sont développées (Rouville, 1972). Une première prospection bionomique en 1971 a permis de reconnaître, à l'intérieur du bassin, les séquences biosédimentaires décrites en mer ouverte ; nous en avons analysé l'un des termes pendant dix années, de 1972 à 1982.

MÉTHODOLOGIE

La station étudiée située au centre du Bassin de la Rance est restée constamment immergée sous 4 à 13 mètres d'eau. Au plan bionomique, elle se réfère au faciès à *Melinna palmata* du peuplement des sédiments fins à *Abra alba*-*Corbula gibba* rencontré sous son aspect diversifié dans les fonds sablo-vaseux non exondables (Retière, 1979).

Effectués de 1972 à 1977 à l'aide d'une benne « orange-peel » les prélèvements ont ensuite été réalisés avec un carottier plus performant manipulé en plongée (Clavier, 1981). Ils ont été tamisés sur maille carrée de 1 mm de côté. Ces deux méthodes d'échantillonnage nous ont imposé de ne prendre en compte, dans l'interprétation des phénomènes biologiques, que l'endofaune *stricto sensu*. Au sein de celle-ci nous nous sommes intéressés aux seules populations dont la densité a atteint à un moment quelconque du cycle d'observations une valeur égale ou supérieure à 30 individus par mètre carré et que nous qualifions d'espèces principales du peuplement.

RÉSULTATS

Le nombre des espèces principales s'accroît de 1972 à 1976 puis tend à se stabiliser, les valeurs hivernales restant toujours supérieures à dix. Leur densité totale évolue sensiblement de la même manière. L'abondance globale moyenne reste comprise entre 3 300 et 3 800 individus par mètre carré jusqu'en 1976; ensuite elle oscille entre des valeurs nettement plus élevées qui ont respectivement pour limites 4 500 et 5 400. Ces espèces appartiennent essentiellement à la classe des polychètes dont la dominance passe de 95 à 75 % entre 1972 et 1982. L'observation de l'ordre d'apparition des 28 composantes du peuplement permet de distinguer des espèces permanentes, temporaires et intermittentes (fig. 1). Les espèces permanentes sont celles qui étaient présentes dès 1972 ou sont apparues ultérieurement et se sont maintenues jusqu'en 1982. Les espèces temporaires sont celles qui deviennent principales durant plus d'un cycle annuel. Enfin les espèces qualifiées d'intermittentes n'acquièrent le rang d'espèces principales qu'à la faveur d'un bon recrutement.

Six populations annéliennes représentent qualitativement et quantitativement 80 à 90 % du peuplement d'endofaune; compte-tenu de la stabilisation relativement rapide des paramètres abiotiques après la mise en service du barrage leur biologie détermine donc la dynamique de l'ensemble de la communauté.

A l'exception de *Ampharete acutifrons* elles appartiennent toutes à la catégorie des espèces permanentes. Au cours du suivi, chacune, à des périodes différentes, a fait l'objet d'études se rapportant aux modalités de sa reproduction et à sa durée de vie (fig. 2). Au terme de ces recherches et en s'appuyant sur les travaux d'autres auteurs il s'avère que seule *Ampharete acutifrons* se reproduit en hiver (Clavier, 1981) et que la phase larvaire de *Nephtys hombergii* est relativement longue (six semaines selon Cazaux, 1970). *Chaetozone setosa* et *Ampharete acutifrons* ont une durée de vie brève,

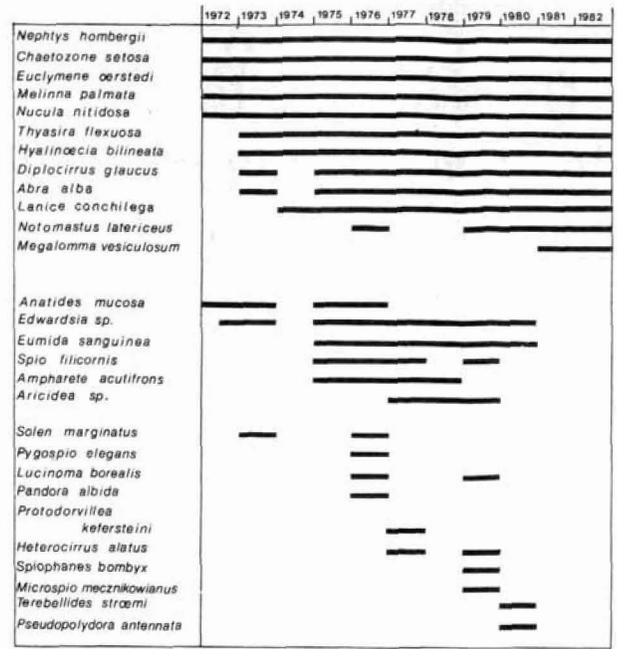


Figure 1
Espèces permanentes, temporaires et intermittentes du peuplement à *Abra alba* du bassin de la Rance entre 1972 et 1982.

Permanent temporary and intermittent species in the Abra alba community of the Rance basin from 1972 to 1982.

Evolution des densités	Espèces	repro.	phase pél.	durée de vie
rapide	<i>Chaetozone setosa</i> <i>Ampharete acutifrons</i>	été	courte	brève
		hiv.	courte	brève
colonis. av. 1971	<i>Nephtys hombergii</i> <i>Melinna palmata</i>	été	long.	long.
lente	<i>Euclymene oerstedii</i> <i>Hyalinoecia bilineata</i>	été	courte	long.
colonis. ap. 1971		été	courte	long.

Figure 2
Caractères biologiques et types d'évolution des populations annéliennes principales (80-90 % de l'endofaune).

Biological characters and evolution types of the principal annelid populations (80-90 % of the infauna).

d'environ un an et demi-deux ans (Lechapt, 1983; Clavier, 1981) par opposition à *Nephtys hombergii*, *Melinna palmata*, *Euclymene oerstedii* et *Hyalinoecia bilineata* dont on peut estimer la longévité à 4-6 ans (Retière, 1979; Clavier, 1981; Rivain, 1983). Le recrutement des espèces à durée de vie brève telles *Chaetozone setosa* et *Ampharete acutifrons* génère des fluctuations de densité irrégulières (fig. 3 B) et n'intervient que très faiblement dans l'évolution à long terme du peuplement. Ce sont les espèces à durée de vie longue qui impriment la tendance évolutive générale de la communauté, le mauvais recrutement d'une année n'affectant pas sensiblement le niveau d'abondance de la population et diminuant peu le potentiel de reproduction de l'année suivante. Les lentes variations de leurs

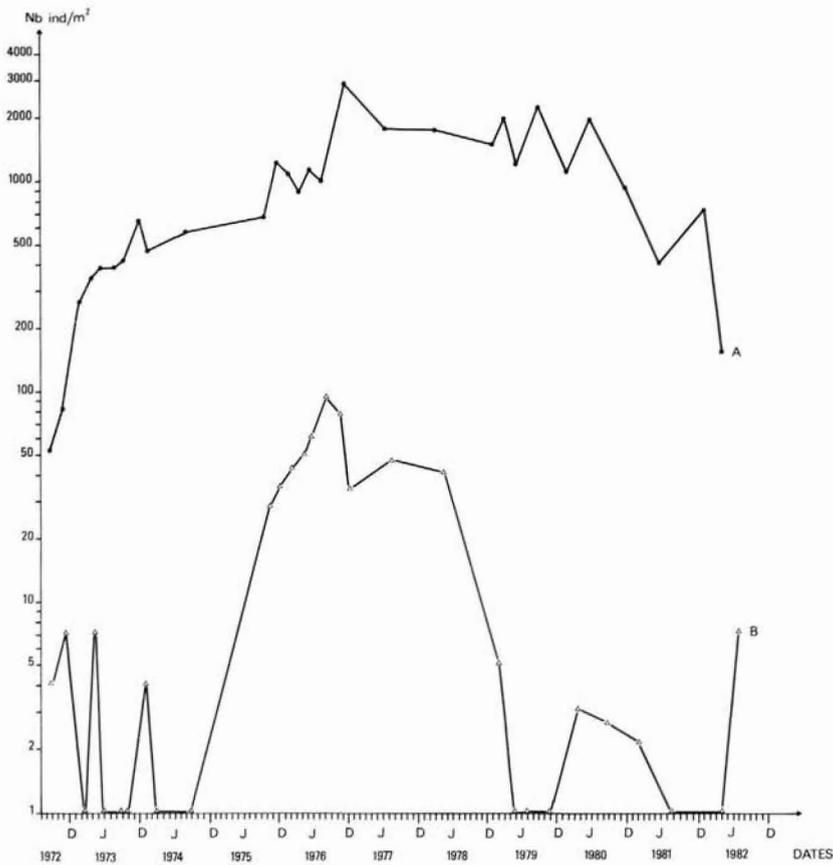


Figure 3

Variations à long terme de l'abondance de : *Euclymene oerstedii* (A) et *Ampharete acutifrons* (B).

Long term variations in the abundance of *Euclymene oerstedii* (A) and *Ampharete acutifrons* (B).

densités permettent de reconnaître, sur dix années, en plus des fluctuations irrégulières précédemment mentionnées, quatre types majeurs d'évolution : stable (*Melinna palmata*, fig. 4 C), croissant (*Hyalinoecia bilineata*, fig. 4 B), décroissant (*Nephtys hombergii*, fig. 4 A) ou avec un maximum au cours du cycle d'observations (*Euclymene oerstedii*, fig. 3 A). C'est de la sommation de ces diverses modalités que naît la tendance évolutive générale de la communauté.

Il convient de remarquer que l'implantation plus ou moins rapide de ces espèces à durée de vie longue semble dépendre davantage de leur tolérance ou exigence vis-à-vis des facteurs abiotiques et de la proximité de « populations réservoirs proches » que du critère biologique qu'est la durée de la vie larvaire pélagique. En effet, dès 1972, *Melinna palmata* et *Nephtys hombergii* se présentaient dans les fonds de la Rance en populations bien structurées (Retière, 1979) témoignant de leur colonisation précoce du milieu. Ces deux espèces qui proliféraient dans les sédiments à proximité immédiate du barrage pendant l'isolement de l'estuaire ont donc colonisé simultanément le bassin bien que la vie larvaire pélagique de la première soit très courte (non publié) et celle de la seconde beaucoup plus longue. Les populations d'*Euclymene oerstedii* et *Hyalinoecia bilineata* plus ou moins éloignées du bassin perturbé et présentant des phases larvaires pélagiques brèves se sont développées ultérieurement. Peut-être ce décalage temporel correspond-il à « l'effet de distance » bien souligné par Dauer et Simon (1976) dans les cas de recolonisation par les annélides polychètes d'habitats intertidaux

insulaires ? Enfin la comparaison des spectres de densité des espèces principales, au cours du cycle d'observations, traduit une « équilibration » progressive de leur hiérarchie et l'analyse fonctionnelle de la communauté souligne le rôle essentiel des rapports trophiques dans la dynamique du peuplement qui, à partir de 1976 semble évoluer naturellement, dans un environnement abiotique stable, sous le contrôle des relations intra- et interspécifiques indépendamment de la perturbation initiale (fig. 5 ; Clavier, 1981 ; Rivain, 1983).

DISCUSSION

Le problème de la recolonisation des milieux modifiés a été abordé par de nombreux auteurs. Selon Bhaud (1982) qui a récemment fait une mise au point sur les relations entre stratégies de reproduction et aire de répartition chez les annélides polychètes, « le processus de conquête d'une niche n'est jamais aussi perfectionné que chez les espèces à phase de dissémination larvaire ». D'ailleurs on sait que certaines espèces de *Spionidae* et *Cirratulidae* (George, 1967 ; Simon, 1968 ; Woodwick, 1977) produisent deux types de larves, certaines « nageuses » permettant une large dispersion, les autres benthiques correspondant à une extension limitée. Cependant ces idées ne s'accordent pas avec les résultats de Santos et Simon (1980 a et b) qui ont étudié de 1975 à 1978 l'installation d'une communauté de sédiments meubles en baie d'Hillsbrough (Floride) dont la faune est détruite chaque été. Ces auteurs concluent, en accord

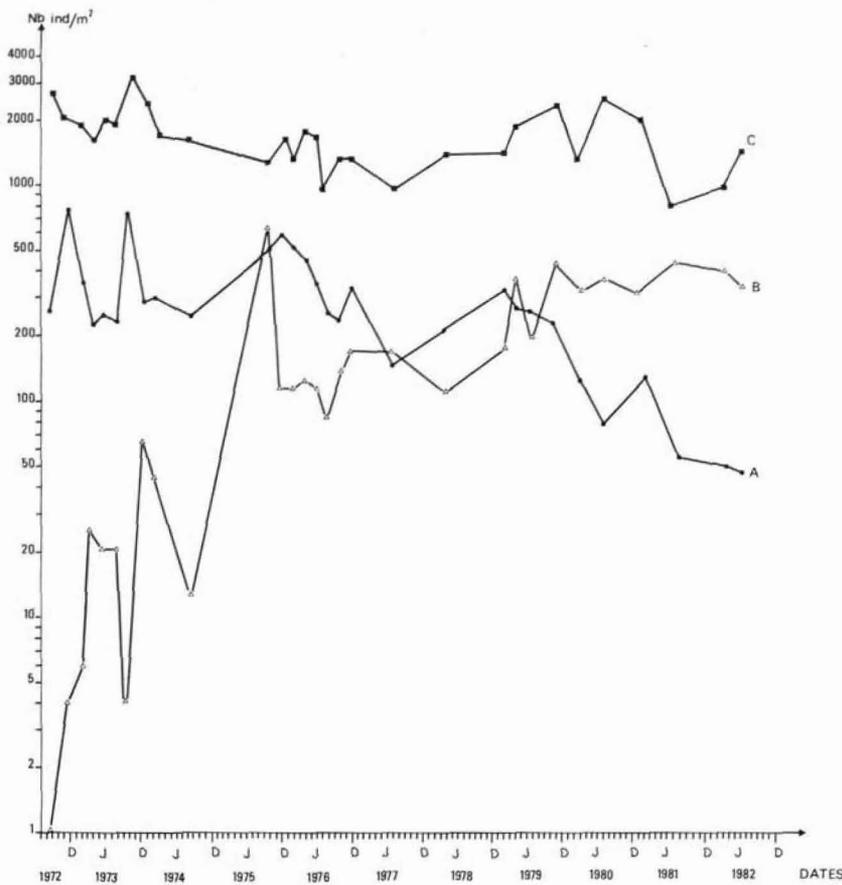


Figure 4

Variations à long terme de l'abondance de : *Nephtys hombergii* (A), *Hyalinoecia bilineata* (B) et *Melinna palmata* (C).
Long term variations in the abundance of : *Nephtys hombergii* (A), *Hyalinoecia bilineata* (B) and *Melinna palmata* (C).

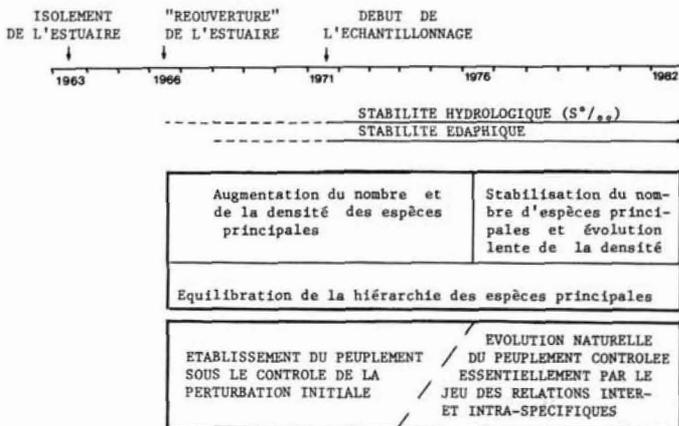


Figure 5

Tendance évolutive du peuplement.
Evolutionary trend of the community.

avec Dauer et Simon (1976) qui ont analysé le repeuplement d'un habitat par la faune annélide dans la baie de Tampa (Floride) et Bonsdorff (1980) qui a suivi sur deux ans la recolonisation par le macrozoobenthos d'une baie de Finlande, que la colonisation initiale se réalise autant par l'arrivée d'adultes sur les fonds que par la fixation des larves. Dès 1974, Kraeuter avait montré que pour une espèce de gastéropode prosobranche à larves planctoniques les possibilités de dissémination n'étaient pas suffisantes pour expliquer de façon satisfaisante l'extension de l'aire de présence.

En outre, Santos et Simon (1980 a et b) constatent que sur les huit espèces pionnières principales, toutes présentent une stratégie de type r et utilisent des procédés de dispersion variés permettant le développement des populations. Grassle et Grassle (1974), McCall (1977) et Rhoads et al. (1978) suggèrent que les espèces opportunistes de type r précèdent celles de type k qui apparaissent plutôt comme des « equilibrium species ». Cependant une telle succession n'est pas observée par Wolf et al. (1977) en Mer du Nord et Rhoads et al. (1978) admettent que les « equilibrium species » sont susceptibles de se comporter en espèces colonisatrices d'un environnement sédimentaire.

En Rance il ne semble pas que l'existence d'une vie larvaire pélagique et sa durée aient été des éléments déterminants dans les processus de recolonisation du bassin. A cet égard il est important de souligner que la violence des courants a très probablement contribué, à partir de populations « souches » plus ou moins proches de l'estuaire, au transfert passif à travers les diverses structures du barrage, des larves, des jeunes benthontes mais aussi, d'individus adultes comme en témoigne des expériences de colonisation de sédiments fins (Rivain, 1983). Bien que nous manquions de données relatives aux premières années de réintroduction de la faune marine à l'intérieur du bassin après la mise en service de l'ouvrage en 1966, les structures des populations étudiées en 1972 (*Melinna palmata* et *Nephtys hombergii*) indiquent clairement qu'elles appartenaient au cortège des espèces pionnières du biotope. A ce titre elles peuvent donc être considérées comme des colonisa-

trices initiales bien que leur stratégie démographique ne corresponde pas à celle classiquement reconnue à cette catégorie.

CONCLUSION

De 1966 à 1976 le nombre et la densité des populations principales ont augmenté traduisant la perméabilité biologique du barrage qui laisse passer les larves mais aussi, en raison de l'hydrodynamisme très intense, des juvéniles et des individus adultes. Il semble que pendant

toute cette période, l'établissement et la structuration du peuplement d'endofaune des sédiments fins se sont réalisés, sous la dépendance de la perturbation initiale, en fonction de la tolérance ou de l'exigence écologique des espèces susceptibles de s'implanter et de la proximité des populations. Depuis 1976 le peuplement fonctionne naturellement par le jeu des relations intra et interspécifiques, les espèces à durée de vie longue imprimant la tendance évolutive générale soumise évidemment au rythme de fonctionnement de l'usine marémotrice qui définit les conditions écologiques du bassin de la Rance.

RÉFÉRENCES

- Bhaud M.**, 1982. Relations entre stratégies de reproduction et aire de répartition chez les annélides polychètes. *Oceanol. Acta*, 5 (4), 465-472.
- Bonsdorff E.**, 1980. Macrozoobenthic recolonization of a dredged brackish water bay in SW Finland. *Ophelia*, 1, 145-155.
- Cazaux C.**, 1970. Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des polychètes de la région d'Arcachon. Thèse Doct. Etat, Univ. Bordeaux, 1-355, 90 pl.
- Clavier J.**, 1981. Ecologie descriptive et fonctionnelle du peuplement des sables fins vaseux dans le bassin maritime de la Rance. Thèse 3^e Cycle, Univ. Paris 6, 1-232.
- Dauer D. M., Simon J. L.**, 1976. Repopulation of the polychaete fauna of an intertidal habitat following natural defaunation : species equilibrium. *Oecologia*, 22, 99-117.
- George D. J.**, 1967. Cryptic polymorphism in the cirratulid *Cirriformia tentaculata*. *J. mar. biol. Ass., UK*, 47, 75-79.
- Grassle J. F., Grassle P. J.**, 1974. Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. *J. mar. Res.*, 32, 253-284.
- Kraeuter J. N.**, 1974. Offshore currents, larval transport and establishment of southern populations of *Littorina littorea* Linné along the U.S. Atlantic coast. *Thalassia Jugosl.*, 10(1-1), 171-179.
- Lechapt J. P.**, 1983. Contribution à l'étude des annélides polychètes de substrat meuble en Rance maritime. Thèse 3^e cycle, Univ. Rennes 1, 1-129.
- McArthur R. H., Wilson E. D.**, 1967. The theory of Island biogeography. Monographs in population biology, 1 Princeton, N.J., Princeton University Press.
- McCall P. L.**, 1977. Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. *J. mar. Res.*, 35, 221-266.
- Retière Ch.**, 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton. Thèse Doct. État, Univ. Rennes 1, 1-431.
- Rhoads C. H., McCall P. L., Yingst J. Y.**, 1978. Disturbance and production on the estuarine seafloor. *Am. Sci.*, 66, 477-486.
- Rivain V.**, 1983. Contribution à l'étude dynamique et fonctionnelle des peuplements des sables fins du golfe normanno-breton. Thèse 3^e Cycle, Univ. Paris 6, 1-166.
- Rouillois A.**, 1972. Influence du barrage de l'usine marémotrice sur la morphologie, l'écologie et la biocénose de la plage de la Ville Ger dans l'estuaire de la Rance. 4^e Congrès International de la Mer, Dinard-Saint-Malo-Granville, 1 (11), 115-123.
- Santos S. L., Simon J. L.**, 1980 a. Marine soft bottom community establishment following annual defaunation : larval or adult recruitment. *Mar. Ecol. Prog.*, 2, 235-241.
- Santos S. L., Simon J. L.**, 1980 b. Response of soft bottom benthos to annual catastrophic disturbance in a South Florida estuary. *Mar. Ecol. Prog.*, 3, 347-355.
- Scheltema R. S.**, 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.*, 10(1-2) 163-296.
- Simon J. L.**, 1968. Occurrence of pelagic larvae in *Spio setosa* Verrill 1873 (*Polychaeta Spionidae*). *Biol. bull. mar. biol. Lab.*, Woods Hole, 134, 503-515.
- Simon J. L., Dauer D. M.**, 1977. Reestablishing of a benthic community following natural defaunation. In : Ecology of marine benthos, edited by Coull B. C., Carolina Press, Columbia, 139-154.
- Woodwick K. H.**, 1977. Lecitrophic larval development in *Bocardia proboscidae* Hartman. In : Essays on polychaetous annelids in memory of Doctor Olga Hartman, edited by Reish D. J., Fauchald K., Allan Hancock Foundation, Los Angeles, 347-371.
- Wolff W. J., Sandee A. J. J., de Wolf L.**, 1977. The development of a benthic ecosystem. *Hydrobiologia*, 52, 107-115.

