

Macrobenthos
Recrutement
Spisula subtruncata

Macrobenthos
Recruitment
Spisula subtruncata

Importance du recrutement de *Spisula subtruncata* (da Costa) sur la structure et les fluctuations d'un peuplement benthique

Maria Cattaneo^a, Henri Massé^b

^a Cattedra di Idrobiologia e Piscicoltura, Università di Genova, 16126 Genova, Italie.

^b Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille, France.

RÉSUMÉ

Une étude du méiobenthos temporaire comprenant les post-larves des espèces de la macrofaune benthique a été poursuivie pendant six mois. La mortalité élevée des jeunes recrues de *Spisula subtruncata* induit des variations importantes et fugaces de la densité et de la structure du peuplement. Ceci permet de suggérer, pour la séparation de la macrofaune, l'abandon des tamis dont la maille est inférieure à 1 mm, dans les études portant sur la structure et les fluctuations temporelles à long terme des communautés. La densité des post-larves de la macrofaune benthique ne permet pas de prédire l'importance quantitative des populations d'adultes. Par contre, ces post-larves représentent une production non négligeable disponible au moment du recrutement (1 à 1,4 g/m²/mois pour *S. subtruncata*).

Oceanol. Acta, 1983. Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, 63-67.

ABSTRACT

The importance of *Spisula subtruncata* (da Costa) recruitment upon fluctuations and structure of a benthic community

A 6-month survey on temporary meiofauna including settling specimens of macrofauna species shows the high mortality rates of young *Spisula subtruncata*.

Considering this mortality, its importance on density fluctuations of the macrobenthos, it is suggested to avoid screens of less than 1 mm mesh-size in studies on structure and long term fluctuations of benthic communities.

It is difficult to predict macrofauna density from the success of seasonal spatfall but these newly settled specimens represent a production available during periods of recruitment (1 to 1,4 g/m²/month for *Spisula subtruncata*).

Oceanol. Acta, 1983. Proceedings 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France, 27 September-1 October, 1982, 63-67.

INTRODUCTION

Dans les études sur le macrobenthos, peu d'attention a été consacrée aux marges de variation des fluctuations de la densité et de la biomasse. Des fluctuations temporelles de longue période peuvent être masquées par des variations saisonnières liées au recrutement des espèces. Thorson (1966) a soulevé le problème des variations liées aux post-larves benthiques et impulsé les recherches de Muus (1973; 1981). Des auteurs

comme Scheltema (1974) et Strathmann (1974) ont également attiré l'attention sur ce problème.

Notre étude concerne, si l'on suit les définitions proposées par Vitiello et Diné (1979), le méiobenthos temporaire. Nous examinerons successivement l'incidence de la maille du tamis sur l'ampleur des variations, l'évolution dynamique du stock de l'espèce dominante *Spisula subtruncata*, et notamment sa mortalité; enfin, nous évaluerons ce que représentent, au plan de la biomasse et de la production, ces recrutements.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour observer ces fluctuations, nous avons choisi deux stations fixes échantillonnées pendant 6 mois, du printemps à l'automne 1981, à raison d'un prélèvement par mois. L'une, à 5 m de profondeur, est située dans la baie du Prado ; la seconde, à 15 m, dans l'anse de Verdon. Dans les deux cas il s'agit de sables fins bien calibrés situés en zone tempérée chaude (Méditerranée nord-occidentale).

L'échantillonnage a été conduit en plongée à l'aide de cylindres en plastique d'une section de 28,25 cm², d'une hauteur de 20 cm. Le prélèvement comprend la couche oxydée du sédiment de la carotte, soit environ une épaisseur de 5 cm.

A la station Prado, 36 carottes ont été faites, couvrant une surface totale de 0,1 m². A la station Verdon, le nombre des carottes a été limité à 18 en raison d'un refus de tamis plus important. Les carottes sont tamisées sur un tamis de 315 µm de maille.

Pour *S. subtruncata*, une estimation de la mortalité a été faite, et sa biomasse calculée à partir de la mesure des poids individuels moyens.

A partir du mois d'août, pour observer l'abondance des individus survivants, représentants de la macrofaune, 10 prélèvements ont été réalisés à chaque station à l'aide d'une suceuse à air manipulée en plongée. Chaque prélèvement représente une surface de 0,1 m². Le sac de prélèvement de la suceuse correspond à un tamis de 1 mm de maille.

RÉSULTATS

Contrairement à la station Verdon, la station Prado subit directement l'effet mécanique des houles, ce qui

entraîne l'existence de ripple-marks généralement bien marqués donnant lieu à des microrépartitions dans la distribution de *S. subtruncata* (Cattaneo *et al.*, 1983).

Les conditions hydrobiologiques sont assez comparables aux 2 stations, tant du point de vue de la salinité, de la température que de la quantité de nourriture disponible pour les filtreurs (seston et chlorophylle *a* fonctionnelle).

Le tableau 1 regroupe l'ensemble des données obtenues par les carottages. Les faits marquants concernent, d'une part, le caractère fugace du recrutement de *S. subtruncata*, d'autre part, l'influence de la densité de ce bivalve sur la structure du peuplement. Au niveau de la macrofaune, le stock que l'on peut considérer comme représentatif des survivants, à partir du mois d'août, montre une meilleure représentation de l'espèce au Prado qu'à Verdon (tab. 2).

Pour étudier la mortalité de *S. subtruncata*, nous avons considéré ce que l'on peut appeler la mortalité observée, correspondant au nombre d'individus morts récemment et représentés par les tests ayant encore les valves jointes. De plus, nous avons calculé la mortalité à partir de la différence de densité entre deux prélèvements successifs, en excluant de ce calcul les cohortes nouvellement installées, dont la taille est plus petite. D'après les données du tableau 2, nous pouvons dire que la part liée à l'activité des perceurs est négligeable au Prado et notable à Verdon uniquement de juin à juillet, ce qui correspond aux densités les plus fortes pour les naticidae. Cette observation permet de penser que la période pendant laquelle les valves de *S. subtruncata* restent jointes est courte, et que la prise en compte de leur densité reflète bien la mortalité entre 2 prélèvements car, dans l'hypothèse inverse, le pourcentage des morts attribués aux perceurs resterait élevé en août et septembre, après la disparition de ces derniers. La compa-

Tableau 1

Résultats de l'analyse faunistique des carottages exprimés en densité/0,1 m².

Quantitative results from core samples, number of individuals/0.1 m².

	Prado						Verdon					
	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre
Méiofaune permanente												
Nématodes	22	69	177	147	120	50	108	114	114	68	79	52
Harpacticoïdes	350	172	42	21	163	334	146	142	172	180	168	126
Acariens	—	—	—	—	—	—	48	10	26	38	12	4
Méiofaune temporaire												
<i>Spisula subtruncata</i>	679	154	106	76	23	3	4 474	5 032	103	63	24	—
Autres bivalves	81	22	46	69	136	151	206	428	330	462	236	158
Gastéropodes	2	3	4	9	5	8	88	134	160	108	78	62
Macrofaune												
Polychètes	187	152	208	98	128	217	674	1 652	1 584	1 126	850	872
Cumacés	10	12	24	20	12	23	26	66	70	46	50	40
Amphipodes	50	56	59	65	63	61	444	704	424	492	274	268
Autres crustacés	—	—	1	—	4	22	64	104	62	34	36	34
<i>Echinocardium</i>	12	5	12	2	2	—	8	436	140	32	8	6
Ophiurides	—	—	—	—	—	—	16	80	20	12	8	8
Holothurides	1	—	—	—	1	—	204	74	10	4	—	—
Autres échinodermes	—	—	—	—	—	—	4	6	4	6	6	—
<i>Phoronis</i>	40	49	92	20	57	15	2	—	6	—	—	—
Autres formes (*)	43	40	17	10	10	2	102	142	25	27	16	16
Total	1 477	734	788	537	724	886	6 514	9 124	3 250	2 698	1 845	1 646
<i>Spisula</i> (%)	46,8	21,3	13,7	14,3	3,1	0,3	70	56	3,7	2,3	1,3	—

(*) Cette rubrique comprend des mollusques de la macrofaune y compris des *S. subtruncata*.

Tableau 2

Détail de la mortalité de *Spisula subtruncata* et *Echinocardium cordatum* aux deux stations.

Mortality of Spisula subtruncata and Echinocardium cordatum as determined by successive core (0.1 m²) and macrofaunal samples (1.0 m²) over a period of seven months.

Mois	Baie du Prado					Baie de Verdon						
	Carottage (0,1 m ²)	Mortalité (0,1 m ²)			Suceuse (1 m ²)	<i>Spisula subtruncata</i>			Suceuse (1 m ²)	<i>Echinocardium cordatum</i>		
		observée	valves percées %	calculée		Carottage (0,1 m ²)	observée	valves percées %		calculée	Carottage (0,1 m ²)	Suceuse (1 m ²)
V	679	276	1,3	—	—	4 474	14 868	6,7	—	—	8	—
VI	154	117	2,7	600	—	5 032	11 611	20,8	4 000	—	436	—
VII	106	173	7,9	90	—	103	4 893	20,6	5 000	—	140	—
VIII	76	120	5,7	90	89	63	4 539	4	90	16	32	88
IX	23	248	—	70	64	24	5 631	1,9	50	8	8	42
X	3	47	2,1	30	14	—	4 134	2,3	47	3	6	66
XI	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	20

raison de la mortalité observée à la mortalité calculée montre une différence très importante en faveur de la première. Ceci nous amène à suggérer que la mortalité calculée est très sous-estimée, car elle ne tient pas compte de l'arrivée des recrues qui meurent entre deux prélèvements.

Du point de vue de la biomasse des *S. subtruncata* (tab. 3), nous avons considéré, d'une part, la biomasse réelle des individus vivants, d'autre part, la biomasse équivalente à la mortalité observée. La somme de ces deux valeurs donne une idée de la production du fond pendant l'intervalle considéré. A Verdon, le recrutement benthique se fait à une taille inférieure à celle observée au Prado (fig. 1 et 2), et à taille égale, le poids moyen individuel est plus élevé au Prado. Aussi, mis à part en juin, la biomasse réelle est sensiblement égale aux 2 stations. Par contre, la production est plus élevée à Verdon en fonction de l'importance du recrutement.

En dehors de *S. subtruncata*, nous pouvons attirer l'attention (tab. 1) sur l'abondance des polychètes à Verdon avec un recrutement en juin, ainsi que sur celle de l'oursin irrégulier *Echinocardium cordatum*.

DISCUSSION

Depuis le travail de Reish (1959), il est connu que la maille du tamis a une influence déterminante sur l'évaluation de la densité des espèces de la macrofaune benthique. Il faut être conscient de l'incidence de ce détail méthodologique sur les fluctuations quantitatives dans les écosystèmes marins. Pour la description des peuplements, Picard (1965) a préconisé l'utilisation d'une maille de 2 mm, qui permet d'écarter les post-larves et de ne considérer que les individus dont les chances de survie sont raisonnables. Cette façon de voir a également été adoptée par Guille (1970), qui par ailleurs au niveau de ses travaux quantitatifs (Guille, 1971) a préféré utiliser une maille de 1 mm de côté. Dans le passé, comme le remarque Thorson (1957), la maille de 2 mm a été le plus souvent utilisée. Puis, progressivement, on est passé à une maille de 1,5 mm (Reys, 1968); de 1 mm (Glémarec, 1964; Cabioch,

Tableau 3

Biomasse correspondant au recrutement de *Spisula subtruncata*. Poids secs de chair en mg/0,1 m².

Biomass of living and dead Spisula subtruncata from settlement between the months of May and September (dry tissue weight, mg/0.1 m²).

Mois	Baie du Prado			Baie de Verdon		
	Vivants	Morts	Total	Vivants	Morts	Total
Mai	27	10	37	21	68	89
Juin	11	94	105	43	100	143
Juillet	8	13	21	1	48	49
Août	1	2	3	4	23	27
Septembre	3	4	7	1	28	29

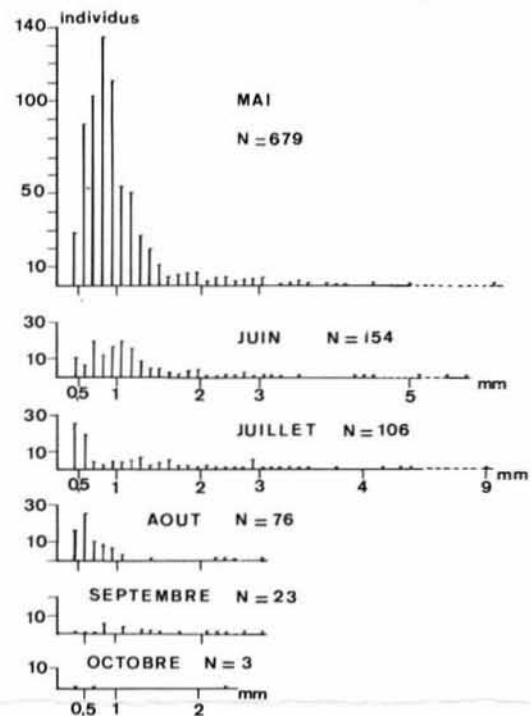


Figure 1
Distribution des tailles de *Spisula subtruncata* récoltés sur une surface de 0,1 m², au cours du cycle, au Prado.
Size distribution of S. subtruncata sampled in the Bay of Prado (0.1 m²).

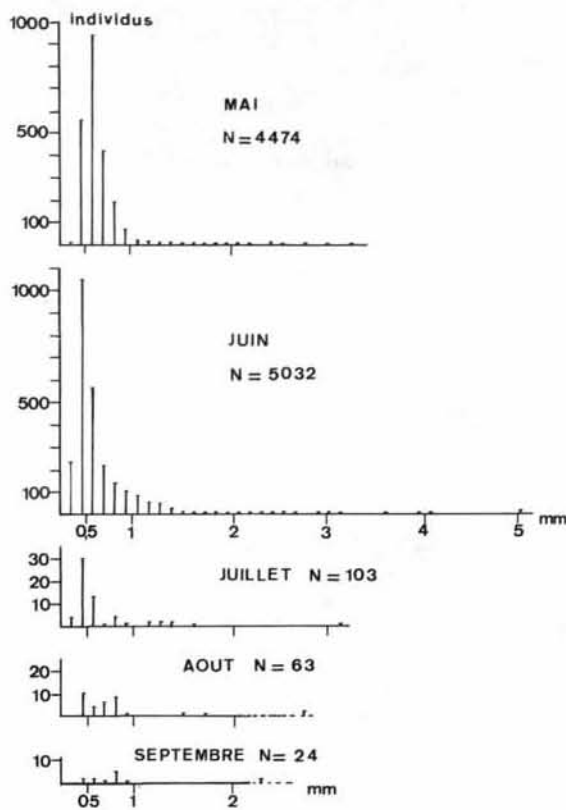


Figure 2

Distribution des tailles de *S. subtruncata* récoltés sur une surface de 0,1 m², au cours du cycle, baie de Verdon.

Size distribution of *S. subtruncata* sampled in the Bay of Verdon (0.1 m²).

1968; Stripp, 1968; Rachor, Salzwedel, 1975, etc.); de 0.7 mm (Brunswig *et al.*, 1976); de 0.5 mm (McIntyre, Eleftheriou, 1968); de 0.42 mm (Rowe, 1971). Déjà Sanders était passé d'une maille de 0.5 mm (Sanders, 1958) à celle de 0.2 mm (Sanders, 1960). Dans le cadre de cette étude, en partant des figures 1 et 2, il est facile de se rendre compte des différences saisonnières énormes que vont introduire respectivement le choix d'une maille de 0.2, 0.5, 1 ou 2 mm. Compte tenu de la durée des tris manuels dans les études sur le benthos, la proposition de Picard (1965) pour le choix d'une maille de 2 mm est séduisante, en particulier dans les études des fluctuations à long terme. Toutefois, la proposition de Vitiello et Dinét (1979) nous semble un compromis acceptable, compte tenu du grand nombre de travaux où les auteurs ont choisi la maille de 1 mm, en raison des possibilités de comparaisons.

Il convient de signaler que ce problème se pose de façon plus aiguë en Méditerranée et dans les mers subtropicales et tropicales. Dans ces mers, la longévité moyenne des individus est plus courte que dans les mers septentrionales. Ainsi, beaucoup d'espèces comme *S. subtruncata* vivent seulement 1 ou 2 ans en Méditerranée

(Bodoy, 1980; Guille, 1971; Massé, 1972 b). Il n'y a pas, au niveau d'une population, comme cela s'observe dans les mers froides, de cumul de générations. Cette coexistence maintient le stock de l'espèce considérée à un effectif non négligeable pouvant atténuer les variations fugaces de densité occasionnées par les recrutements.

Du point de vue descriptif, les bionomistes marins prennent souvent en compte des groupements trophiques basés sur une éthologie alimentaire commune, ce qui conduit à affirmer la prédominance de telle catégorie dans tel type de biotope. Dans notre étude, la comptabilisation ou non de *S. subtruncata* va consacrer ou non la supériorité des filtreurs « suspension-feeders » sur les autres groupes, pendant une période très courte, alors que les conditions fondamentales au niveau du biotope n'ont guère changé.

Au niveau de l'étude quantitative d'un peuplement, la prise en compte ou non de ces jeunes stades introduira des variations de grande amplitude en fonction de l'échelle de temps adoptée pour l'échantillonnage. Ces variations sont de peu d'intérêt pour l'étude d'une tendance à long terme dans les fluctuations. En ce qui concerne l'aspect dynamique du peuplement, il semble essentiel de connaître l'importance du recrutement de chaque population et l'évolution de la mortalité pour essayer de comprendre les mécanismes qui contrôlent les fluctuations et les successions. Toutefois, Muus (1973) va jusqu'à dire que le nombre et la densité des post-larves benthiques d'une espèce n'ont que peu de rapport avec le succès du recrutement au niveau de la macrofaune. Ainsi, cet auteur montre que des recrutements relativement modestes ont été à l'origine de populations durables, alors que des recrutements massifs disparaissent en quelques mois. Dans notre étude, cela se vérifie respectivement pour *E. cordatum* et *S. subtruncata* (tab. 2).

Un des aspects important et méconnu de ces fluctuations saisonnières liées au recrutement, concerne la production de matière organique qui, d'une part, rend ces fonds attractifs pour les prédateurs vagiles du mégabenthos et, d'autre part, est utilisée par de nombreux consommateurs vivant à demeure ou saisonnièrement sur ces fonds. Comme le montre le tableau 3, la production mensuelle des *S. subtruncata* peut atteindre 1 à 1,4 g/m² en poids sec, ce qui n'est pas négligeable dans des fonds où la biomasse de la macrofaune n'atteint pas des valeurs élevées, en moyenne 5 g/m² (Massé, 1971; 1972 a).

Cette étude pose le problème de l'origine de ces taux de mortalité élevés. Une analyse détaillée du réseau trophique et la quantification de la consommation semblent des préalables indispensables à tout progrès dans ce domaine, notamment si l'on veut prouver le caractère naturel des variations observées au niveau du recrutement.

RÉFÉRENCES

- Bodoy A.**, 1980. Croissance et variations de la composition biochimique du bivalve *Spisula subtruncata* (da Costa) dans le Golfe de Marseille, *Téthys*, **9**, 345-354.
- Brunswig D., Arntz W. E., Rumohr H.**, 1976. A tentative field experiment on population dynamics of macrobenthos in the Western Baltic, *Kiel. Meeresforschung*, **3**, 49-59.
- Cabioch L.**, 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale, *Cah. Biol. Mar.*, **9**, 1-449.
- Cattaneo M., Massé H., Plante R., Reys J. P.**, 1983. Microrépartition des post-larves de *Spisula subtruncata* (da Costa) lors du recrutement sur le fond, *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **28**, 3, 241-243.
- Glémarec M.**, 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan, *Cah. Biol. Mar.*, **5**, 33-96.
- Guille A.**, 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune, *Vie Milieu*, **21**, 1 B, 149-280.
- Guille A.**, 1971. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. IV. Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune, *Vie Milieu*, **22**, 1 B, 93-158.
- Massé H.**, 1971. Étude quantitative d'un peuplement des sables fins infralittoraux. II. La baie du Prado (Golfe de Marseille), *Téthys*, **3**, 113-158.
- Massé H.**, 1972 a. Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. III. Anse de Verdon. IV. Anse de Saint Gervais (Golfe de Fos), *Téthys*, **3**, 283-319.
- Massé H.**, 1972 b. Quantitative investigations of sand bottom macrofauna along the Mediterranean North-West coast, *Mar. Biol.*, **15**, 209-220.
- McIntyre A. D., Eleftheriou A.**, 1968. The bottom fauna of a flatfish nursery ground, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **48**, 113-142.
- Muus K.**, 1973. Settling, growth and mortality of young bivalves in the Øresund, *Ophelia*, **12**, 79-116.
- Muus K.**, 1981. Density and growth of juvenile *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea) in the Øresund, *Ophelia*, **20**, 153-168.
- Picard J.**, 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise, *Rec. Trav. Stn Mar. Endoume*, **36**, 52, 1-160.
- Rachor E., Salzwedel H.**, 1975. Studies on population dynamics and productivity of some bivalves in the German Bight, *Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp., Ostend*, edited by G. Persoone and E. Jaspers, Universa Press, Wetteren, Belgium, **2**, 575-588.
- Reish D. J.**, 1959. A discussion of the importance of the screen size in washing quantitative marine bottom samples, *Ecology*, **40**, 307-309.
- Reys J. P.**, 1968. Quelques données quantitatives sur les biocoenoses benthiques du Golfe de Marseille, *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **19**, 121-123.
- Rowe G. T.**, 1971. Benthic biomass in the Pisco, Peru upwelling, *Invest. Pesq.*, **35**, 127-135.
- Sanders H. L.**, 1958. Benthic studies in Buzzards bay. I. Animal-sediment relationship, *Limnol. Oceanogr.*, **3**, 245-258.
- Sanders H. L.**, 1960. Benthic studies in Buzzards bay. III. Structure of the soft-bottom community, *Limnol. Oceanogr.*, **5**, 138-153.
- Scheltema R. S.**, 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates, *Thalassia Jugosl.*, **10**, 263-296.
- Strathmann R.**, 1974. Introduction to function and adaptation in echinoderm larvae, *Thalassia Jugosl.*, **10**, 321-339.
- Stripp K.**, 1968. Okologische Untersuchungen der sublitoralen benthischen Makro- und Meiofauna der inneren Deutschen Bucht unter Hervorhebung quantitativer Aspekte, *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **12**, 65-94.
- Thorson G.**, 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). Chapter 17, *Geol. Soc. Am. Mem.*, **67**, 461-534.
- Thorson G.**, 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities, *Neth. J. Sea Res.*, **3**, 267-293.
- Vitiello P., Dinet A.**, 1979. Définition et échantillonnage du méio-benthos, *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **25/26**, 279-283.

