

LA BAIE DE SEINE : PEUPELEMENTS ET ESPECES BENTHIQUES EN REGIME PERTURBE.

CABIOCH L. \*, RETIERE C. \*\*.

Les écosystèmes côtiers de la baie de Seine, largement ouverts, soumis à un régime macrotidal, subissent l'influence d'apports fluviaux importants, entraînant des agents polluants d'origine industrielle, agricole et urbaine. Distinguer et mesurer les effets perturbants des polluants à travers la variabilité naturelle des systèmes vivants est une entreprise difficile, surtout si l'on veut prendre en compte, ce qui est idéalement souhaitable, tous les maillons de l'écosystème, analyser les relations entre les diverses composantes et surtout cerner les mécanismes qui en régulent le fonctionnement (contraintes physiques de l'environnement et/ou facteurs biotiques).

En raison des effectifs engagés dans le programme Baie de Seine et des spécialités disponibles il n'a pas été possible de procéder à une telle étude intégrale et il est apparu judicieux de concentrer les efforts de recherche sur le benthos, compartiment de l'écosystème qui s'avère le témoin le plus permanent des modifications du milieu.

Au sein même de cette entité l'analyse des mécanismes fonctionnels et la détection d'impacts (d'apports polluants par exemple) peuvent être envisagées à des niveaux structuraux différents: le peuplement, la population et l'individu. Le "bon fonctionnement" de chacun d'eux peut être évalué au travers de la variabilité du ou des paramètres qui en caractérisent le mieux "l'état physiologique" par comparaison à des états de référence intégrant les fluctuations spatio-temporelles (variations saisonnières, annuelles, pluriannuelles...) le long d'un gradient de perturbation ou dans un site considéré comme sain.

Mais à cet égard, il convient de remarquer dès à présent que la mortalité sous effet de pollutions chroniques n'intervient souvent que sous l'influence à long terme de stress ou de déviations métaboliques apparemment sans effet à court terme. Il importe donc de disposer d'un certain nombre de techniques permettant d'apprécier des niveaux de pollution suffisamment faibles pour ne pas entraîner de mortalité immédiate mais cependant susceptibles de conduire à des modifications des équilibres écologiques.

Le souci de tenir compte du décalage temporel des réponses du milieu vivant aux altérations de l'environnement a guidé la double approche des recherches entreprises en Baie de Seine :

- la définition d'indices et/ou l'évaluation quantitative de paramètres reflétant l'état physiologique d'une espèce ou d'une population et leur utilisation pour détecter les effets de stress dans les gradients de pollution, sans omettre les phénomènes de bioaccumulation des éléments polluants au sein des organes, tissus et cellules de l'individu;
- l'étude de la cinétique d'un peuplement et de ses populations dominantes en s'efforçant de faire la part des fluctuations naturelles et de celles liées aux actions anthropiques.

Confrontés entre eux et interprétés à la lumière des données apportées par

\* Station Biologique, 29211 Roscoff.

\*\* Laboratoire Maritime, M.N.H.N., 17, Avenue Georges V, 35801 Dinard.

les autres disciplines les résultats acquis permettent de dissocier certains enseignements relatifs à une unité de peuplement benthique qui sont propres à la baie de Seine et ceux qui ont une portée scientifique plus générale.

## 1.- LE PEUPEMENT A ABRA ALBA.

### 1.1. Choix du peuplement :

Il est classiquement admis que la communauté des sédiments fins à *Abra alba* étudiée dans la plupart des mers nord-européennes et présentant une forte richesse en espèces et en individus associée à une production élevée, joue un rôle déterminant dans l'économie de ces mers.

Un peuplement de ce type a été décrit en Baie de Seine lors de la phase d'exploration biocénétique de la Manche dans le cadre de la RCP 378 et du GRECO 19 (Cabioch & Gentil, 1975; Gentil, 1976 et 1980); il y revêt, de par son extension, une importance toute particulière.

Confiné en fond de baie en raison de la distribution sédimentaire dépendante de l'intensité des courants de marée, il jouxte l'estuaire de la Seine et constitue, de ce fait, le peuplement benthique marin le plus directement soumis aux apports fluviaux polluants.

### 1.2. Caractéristiques générales du peuplement :

La communauté à *Abra alba* - *Pectinaria koreni*, la plus riche en espèces et en individus de la baie de Seine (Gentil, 1975) est une des plus vastes enclaves de peuplement de sédiments fins, localisées en Manche dans les baies : baie de Morlaix (Cabioch, 1968), baies de Saint-Brieuc et du Mont Saint-Michel (Rétière, 1979), baie de Somme (Cabioch & Glaçon, 1975), baies de la côte anglaise (Holme, 1961, 1966). Le caractère insulaire de cette distribution pose immédiatement le problème de la dissémination des larves pélagiques (transport advectif et dispersion turbulente) et du maintien de la communauté; en Baie de Seine il soulève avec une grande acuité celui de la reconstitution du peuplement en cas d'altération profonde.

A l'est d'une ligne joignant le port du Havre à Deauville le peuplement est relayé par un ensemble faunistique appauvri au caractère estuarien affirmé (Gentil, 1975; Proniewski & Elkaïm, 1980).

### 1.3. Peuplement du secteur d'étude :

A la limite de l'estuaire trois stations, bien que proches les unes des autres (1 mille), se répartissent le long d'un gradient édaphique naturel et à une distance croissante des sources de dessalure et d'apports polluants. Une station de référence en régime côtier, à l'écart de l'estuaire, a été retenue dans le port d'Antifer.

L'analyse des paramètres qui caractérisent leur peuplement révèle leur appartenance à trois faciès se succédant vers l'estuaire : un faciès sableux (station B, voir Gentil *et al.*, ce colloque, un faciès sablo-vaseux (station A) et un faciès vaseux (stations E et N). La composition spécifique du faciès sableux est comparable à celle du faciès sablo-vaseux, mais seulement moins riche en individus; le faciès vaseux apparaît comme un faciès d'appauvrissement (richesse spécifique et densité moyenne plus faibles). Ces trois faciès présentent un noyau commun de 12 espèces constantes et sont sur le plan trophique dominés par les suspensivores et dépositivores de surface.

Enfin on constate qu'un nombre limité d'espèces développent des populations denses dont la dynamique contrôle celle du peuplement. Dans toute la mesure du possible, l'étude des effets subléthaux des "polluants" et les phénomènes de bioaccumulation ont porté sur des représentants de populations dominantes. Cependant des espèces appartenant à d'autres communautés et étudiées en divers secteurs des côtes françaises ont été testées en Baie de Seine; à titre comparatif elles constituent en effet de précieux témoins.

## 2.- LES POLLUANTS ET LE MILIEU VIVANT.

### 2.1. Les effets subléthaux :

Pour évaluer les effets subléthaux des polluants rejetés dans le milieu naturel une première méthode d'approche consiste à utiliser un certain nombre d'indices biochimiques susceptibles de traduire à un instant donné l'état physiologique général d'un organisme ou d'une population. C'est ainsi que des altérations du fonctionnement de certaines enzymes peuvent être décelées pour des niveaux nuls de toxicité directe.

#### 2.1.1. Les mesures d'activité des systèmes enzymatiques étudiés (ATPases branchiales; système LDH - ODH; GDH).

Des résultats concluants ont été obtenus avec la G.D.H., enzyme reliée au métabolisme excréteur qui fait preuve d'une sensibilité particulière aux pollutions organiques à fort pourcentage de matière azotée (Batrel & Le Gal, 1982). En Baie de Seine, à la limite de l'estuaire, les effets de la charge organique sur ce système enzymatique disparaissent rapidement dès que l'on s'écarte de quelques milles; la faible distribution spatiale de cet effet témoigne probablement du rôle important du renouvellement d'eau par convergence des courants résiduels de fond en direction de l'estuaire.

Toutefois la diversité des conditions de mesure des activités enzymatiques selon les groupes zoologiques d'une part et l'extrême variété des modes d'action des polluants (métaux, hydrocarbures, substances organiques) sur les systèmes enzymatiques ou les structures cellulaires d'autre part, constituent un obstacle majeur à l'utilisation de cette méthode.

L'attention s'est donc portée sur un type d'indice indépendant du niveau évolutif ou écologique des organismes et susceptible de refléter le statut métabolique général quels que soient les agents extérieurs mis en jeu : la charge énergétique adénylique (C.E.) semblait répondre à ces critères.

#### 2.1.2. La charge énergétique adénylique.

Les mesures de nucléotides sont extrêmement délicates et ont nécessité au cours de la première phase de recherches la mise au point de la technique de récolte et de préparation du matériel biologique et l'affinement de la méthode d'analyse.

Il aurait été préférable d'effectuer les mesures de C.E. sur les hôtes les plus permanents de la communauté benthique, spécialement sur les représentants dominants de la faune endogée, suspensivores ou déposivores de surface ou de sub-surface (*Owenia fusiformis*, *Pectinaria koreni*, *Abra alba*). Cependant il a fallu concilier les contraintes d'échantillonnage liées aux faibles densités des populations à la station la plus interne (E) et les quantités de matériel nécessaire au biochimiste. De ce fait il n'a pas été possible d'établir de comparaisons statistiques valables pour ces espèces entre les résultats correspondant aux stations jalonnant la radiale face à l'estuaire. Les analyses ont, de ce fait, été effectuées sur des échantillons de populations d'autres espèces. Le Mollusque Gastéropode nécrophage *Nassarius reticulatus* et le Crustacé Décapode Natantia prédateur *Crangon crangon* (crevette grise).

A travers ces deux espèces il apparaît clairement qu'en Baie de Seine, les valeurs de la C.E. sont significativement inférieures à celles que l'on détermine dans un système de référence non pollué (Baie de Concarneau) (Sylvestre *et al.*, ce colloque); toutefois il se peut que l'altération métabolique n'affecte qu'une fraction de la population.

En raison de la brièveté du cycle biologique de *Crangon crangon* et du changement de localisation, maintenant bien établi, des populations entre estuaires interne et externe selon les saisons, les périodes de crues et d'étiage (Marchand, 1981), il est à peu près certain que les résultats obtenus en mai et septembre en Baie de Seine ne se rapportent pas à la même population. Au sud

du banc du Ratier les conditions environnementales engendreraient rapidement un déséquilibre du métabolisme général de ce Crustacé, qui, en raison de la succession rapide des générations sur le site présenterait un caractère permanent.

L'absence de différence significative entre les échantillons de *Nassarius reticulatus* provenant des trois stations A, B et E n'est sans doute pas sans relation avec le degré de mobilité de ces organismes, capables d'effectuer des déplacements d'amplitude non négligeable au cours de migrations saisonnières ou sous l'influence des stimuli chimiques des proies (Tallmark, 1980). Même faible la probabilité de mélange des populations analysées existe.

Mais les travaux poursuivis en ce domaine ont une portée qui dépasse largement la baie de Seine. Ils ont en effet démontré que l'évolution du rapport de la charge énergétique aux nucléotides totaux représente un signal de déséquilibre encore plus sensible que la charge énergétique elle-même. Les résultats permettent donc d'envisager favorablement la réalisation des suivis réguliers de zones sensibles basés sur la mesure des nucléotides adényliques et la détermination de la charge énergétique. Il conviendra soit de préciser le point de référence le mieux adapté à l'établissement d'une comparaison avec le site étudié ou de sélectionner judicieusement les stations le long d'un gradient de perturbation. En outre, il faudra choisir des espèces fixes ou endogées du peuplement à durée de vie plus ou moins longue et définir l'échelle temporelle d'observation en fonction des modifications, cycliques ou non, de l'environnement (périodicité des rejets, crues...).

### 2.1.3. Les anomalies pigmentaires.

Chez les animaux, les caroténoïdes sont d'origine alimentaire. Outre le fait que l'évaluation de leur teneur peut apporter des informations sur l'alimentation et l'état trophique des individus, il semblerait selon Karnaukov *et al.* (1977) que certains Mollusques Lamellibranches et Gastéropodes des fonds littoraux de la Mer Noire auraient une résistance à la pollution et à l'anoxie d'autant plus grande qu'ils seraient plus riches en caroténoïdes.

Mais les méthodes généralement utilisées pour les dosages des caroténoïdes extraits d'un milieu naturel, basées sur la spectrométrie d'absorption visible, nécessitent une préparation longue de l'échantillon à analyser. Il importait donc de mettre au point un outil méthodologique permettant leur dosage rapide en milieu marin. Cet objectif a été pleinement atteint, la spectrométrie Raman de résonance autorisant des analyses quantitatives des caroténoïdes d'une solution non purifiée sans interférence avec les autres constituants du mélange (Merlin *et al.*, ce colloque).

La seconde étape consistait à appliquer cette nouvelle méthodologie à la macrofaune d'Invertébrés benthiques de la baie de Seine et à comparer les résultats à ceux obtenus sur des échantillons de référence provenant des sédiments subtidiaux de même nature de la région de Roscoff. En fait, il n'apparaît aucune variation quantitative significative entre les organismes des zones supposées les plus polluées et le secteur de référence, quel que soit leur régime alimentaire (suspensivore, dépositivore ou prédateur-nécrophage) (Merlin *et al.*, ce colloque). Il est vrai que la teneur en caroténoïdes des sédiments où vivent ces populations, qui a pour origine les microphytes du film superficiel et les bactéries anaérobies, est en général relativement faible.

Aussi, avant de proposer l'utilisation de cette méthode maintenant parfaitement maîtrisée au plan technique en vue de suivis écologiques, il paraît souhaitable d'envisager :

- l'analyse de la variabilité des taux de caroténoïdes au sein du matériel biologique en fonction de l'espèce, de l'âge, de l'état physiologique des individus, de la présence de pigments exogènes...
- L'étude des effets de la nature de la pollution et de son intensité en

travaillant sur des systèmes "témoin et perturbé" plus tranchés (aux conditions d'anoxie importantes par exemple).

Enfin, il pourrait être intéressant de transposer et de tester ce type de recherches sur des organismes de substrats durs dont la teneur en caroténoïdes, dépendante du couvert végétal, est nettement plus élevée.

## 2.2. Les phénomènes de bioaccumulation :

Les organismes vivant en Baie de Seine subissent une contamination permanente par des éléments stables et radioactifs. A cet égard les travaux entrepris sur un certain nombre d'espèces d'Invertébrés benthiques ont eu pour objet d'une part de détecter les éléments chimiques responsables, d'autre part d'en déterminer le métabolisme. Les méthodes de microanalyse (spectrographie des rayons X et analyse par émission ionique secondaire) sont bien adaptées à ce type de recherche.

Parmi la masse importante des résultats acquis, seuls ceux relatifs à un petit nombre d'éléments intéressant conjointement les chimistes et les sédimentologues sont exposés ici (Chassard-Bouchaud *et al.*, ce colloque).

### 2.2.1. Situation de la baie de Seine par rapport à l'ensemble du littoral français.

Les analyses ont porté sur le Mollusque Lamellibranche *Mytilus edulis* à très grande capacité de filtration. De l'ensemble des données il ressort que :

- les valeurs les plus élevées en argent, élément particulièrement toxique, sont celles relevées en Baie de Seine même si toutes les eaux côtières apparaissent contaminées par ce métal. Cette observation n'est sans doute pas sans rapport avec le fait que l'argent est l'un des métaux présentant dans les suspensions de l'estuaire de la Seine (Quillebeuf) le plus fort facteur d'enrichissement par rapport à la croûte terrestre (Guéguéniat *et al.*, ce colloque).

- Les valeurs en La sont deux fois plus élevées entre le nord Cotentin et le Pas-de-Calais que dans les autres secteurs côtiers. Guéguéniat *et al.* (op. cit.) signalent d'ailleurs que vis-à-vis de cet élément, la baie de Seine s'avère un système perturbé en comparaison d'autres systèmes marins (baie du Mont-Saint-Michel par exemple), les valeurs normalisées au scandium étant très élevées pour les suspensions et les sédiments du secteur oriental de la baie. Il est fort probable que le La accumulé par les organismes a une double origine: naturelle et dépendante des rejets (phosphogypses).

- Les plus fortes valeurs en uranium sont détectées sur les échantillons de la baie de Seine.

### 2.2.2. Bioaccumulation en Baie de Seine le long du gradient de perturbation étudié, face à l'estuaire de la Seine.

Les résultats concernant le fer, le cuivre, l'argent et le lanthane démontrent que :

- a) les teneurs en Fe et Cu sont toujours plus élevées à la station E qu'à la station A tant chez les organismes filtreurs endogés (*Abra alba* et *Cultellus pellucidus*) que chez le déposivore de surface *Owenia fusiformis*;
- b) les valeurs en Ag et La sont équivalentes aux deux stations de la radiale sauf pour *Owenia fusiformis* présentant des teneurs plus fortes à la station la plus interne;
- c) l'uranium n'a été mis en évidence que chez *Cultellus pellucidus* et *Crangon crangon*.

Pour progresser dans l'interprétation des phénomènes de bioaccumulation il faudrait, semble-t-il, travailler simultanément sur les eaux, les suspensions, les sédiments et les organismes et tenir compte de l'activité de bio-

turbation de la faune endogée (ingestion et rejet particuliers, creusement de galeries) susceptible d'entraîner une migration des éléments vers les couches sédimentaires profondes (in Cockran, 1984).

### 2.2.3. Le métabolisme des éléments.

Les analyses entreprises sur le matériel biologique de la baie de Seine montrent que les voies d'absorption sont transtégumentaire, branchiale et digestive. Les sites principaux de rétention sont toujours la glande digestive et la branchie, auxquelles s'ajoutent chez les Crustacés, le muscle (partie comestible) et l'exosquelette qui participe, lors des mues, à une détoxification partielle de l'individu. Chez les Annélides uniquement, l'épithélium tant tégumentaire que digestif est un site électif de rétention. La comparaison des teneurs de tous les éléments relevés au point A et au point E fait ressortir qu'en A les bioaccumulations sont toujours plus importantes dans l'épithélium tégumentaire alors qu'en E les teneurs de l'épithélium digestif sont toujours les plus élevées en lanthanides. Dans tous les organismes les macrophages, cellules douées de mouvements amiboïdes et d'une activité phagocytaire intense, jouent un rôle fondamental dans la capture, le stockage et le transport des éléments contaminants. Enfin lysosomes et sphérocristaux se révèlent les principaux organites cibles de concentration des métaux, qui, associés au phosphore, se présentent sous forme de phosphates. Ces résultats contribuent de façon tout à fait significative à une meilleure connaissance du métabolisme de nombreux éléments qui n'avaient jusqu'alors été étudiés que chez les Vertébrés. Mais peut-être conviendrait-il par des expérimentations de contamination métallique de quantifier plus précisément les données acquises et de déterminer le seuil d'accumulation que peuvent tolérer organes, tissus et cellules.

## 3.- CINETIQUE DU PEUPELEMENT ET DES POPULATIONS PRINCIPALES DU PEUPELEMENT A ABRA ALBA - PECTINARIA KORENI.

### 3.1. L'analyse quantitative numérique du peuplement à *Abra alba* - *Pectinaria koreni*:

Poursuivie pendant deux ans et demi, elle souligne plusieurs faits majeurs (Gentil *et al.*, ce colloque) :

- la densité moyenne à la station A, comparable aux valeurs les plus élevées obtenues pour les peuplements du même type à l'échelon mondial (Dauvin, 1984), traduit vraisemblablement un apport en matière organique important mais cependant insuffisant pour modifier l'activité du système enzymatique G.D.H. des espèces testées;
- la densité moyenne à la station A, beaucoup plus élevée qu'en N et E qui sont en fait des faciès d'appauvrissement, est sous le contrôle principal des populations de deux espèces, *Tharyx marioni* et *Mysella bidentata*; alors qu'un remaniement hiérarchique intéresse les autres composantes du peuplement, ces deux espèces sont dominantes tout au long de l'année;
- l'évolution de la richesse spécifique du peuplement de la station A se caractérise par un minimum hivernal et un maximum estival-automnal qui correspondent classiquement dans les mers des régions tempérées aux intrusions sur les fonds côtiers de certaines espèces lors du réchauffement des eaux et au recrutement d'espèces qui disparaissent en fin d'automne ou durant l'hiver, les conditions écologiques ne satisfaisant pas aux tolérances ou exigences des populations adultes;
- l'évolution de l'abondance qui suit celle de la richesse spécifique est cependant plus nette et itérative en A qu'en N et E, dont les biotopes sont affectés, naturellement ou par l'intermédiaire des activités humaines, de variations plus amples et moins régulières de l'environnement. Mais, de ce

point de vue il importe de signaler le rôle que revêt le type de distribution spatiale des organismes (variable dans le temps) pour l'échantillonnage et par voie de conséquence l'évaluation de la densité des populations et des peuplements.

### 3.2. Les fluctuations d'abondance des populations :

La tendance de l'évolution annuelle de la densité du peuplement est imprimée, en Baie de Seine, par les fluctuations d'abondance d'un nombre très limité d'espèces qui sont pour la plupart communes aux différents faciès.

#### 3.2.1. Caractéristiques biologiques des populations dominantes :

Dans les mers boréales et particulièrement en Manche, la plupart des espèces des peuplements côtiers se reproduisent et recrutent au printemps et (ou) en été. En Baie de Seine les espèces dominantes du peuplement à *Abra alba* ont pour la majorité une période de reproduction unique (ou au moins une période très largement prépondérante) et un cycle de développement indirect. En effet, à l'exception de *Tharyx marioni* et *Chaetozone setosa* uniquement présentes à la station A dont le développement est direct ou à phase pélagique très brève, toutes les espèces dominantes de la station la plus interne ont une vie larvaire pélagique relativement longue (entre 1 et 2 mois). Or, c'est l'hydrodynamisme qui est le moteur de la dissémination des populations méroplanctoniques et si, en Baie de Seine, on admet pour la circulation résiduelle au voisinage du fond un ordre de grandeur de 5 cm/sec face à l'estuaire de la Seine (Le Hir *et al.*, ce colloque) la distance théorique que peut parcourir une larve est de l'ordre de 120 à 250 km sans tenir compte de la dispersion turbulente. Bien évidemment, cette évaluation est maximale, les larves pouvant occuper différents niveaux de la colonne d'eau et ne se comportant pas comme des particules d'eau. Du fait que le flux de circulation résiduelle de fond, dans ce secteur de la baie, se dirige vers l'estuaire (Le Hir *et al.*, ce colloque), l'eau de mer venant "saler" les eaux de la Seine, il est quasiment certain que l'approvisionnement des fonds proches de l'estuaire peut se réaliser aux dépens de populations larvaires issues de toute l'unité de peuplement, y compris sa frange la plus externe. Encore faut-il que les conditions météorologiques (tempêtes par exemple) n'interviennent pas pour chasser temporairement les eaux hors de la baie (une réinvasion ultérieure étant d'ailleurs toujours possible). Arrivées à la limite de l'estuaire, les larves doivent en outre trouver des conditions favorables à leur établissement, à leur recrutement sur le fond. Or, il s'avère que c'est au printemps et en été, époque préférentielle du recrutement des post-larves que la stabilité du substrat est maximale; c'est également durant la saison d'étiage que le niveau de rejet des polluants (métaux lourds, PCB...) est le plus bas dans les eaux et les sédiments (Avoine, ce colloque).

La cinétique du peuplement, sans anomalies apparentes à l'échelle de temps d'observation (2-3 ans) et par comparaison avec les peuplements du même type des régions ou mers voisines, tient donc non seulement à la très grande extension du peuplement dans la partie orientale de la baie et à la "sélection" d'espèces à développement indirect en limite d'estuaire mais surtout à la discordance de phase à effets positifs tout à fait remarquable rencontrée dans ce secteur entre les processus perturbateurs (crues, tempêtes, apports polluants...) et les étapes fondamentales du déroulement des événements biologiques. Ce constat incite à contrôler en continu l'évolution des principaux paramètres physico-chimiques afin d'identifier avec finesse leur périodicité.

Enfin, il faut bien voir qu'une telle extension d'un peuplement aussi riche, diversifié et abondant face à l'estuaire d'un grand fleuve n'est possible que grâce à l'intensité du régime macrotidal qui contrebalance les influences des apports fluviaux dispersant les particules et les polluants

potentiels et permettant l'existence d'un milieu hypertrophique sans phénomène d'anoxie du sédiment.

### 3.2.2. Cinétique démographique comparée le long du gradient d'étude :

Elle concerne deux espèces, l'Annélide Polychète *Pectinaria koreni* et le Mollusque Lamelibranche *Abra alba* dont les populations ont été suivies respectivement aux stations A et E en 1982 (Gentil *et al.*, ce colloque).

Bien que les densités soient beaucoup plus élevées à la station A (valeurs moyenne et maximale) l'évolution de la structure démographique des populations de *Pectinaria koreni*, basée sur la mesure du diamètre du disque céphalique montre clairement que le cycle biologique, de type univoltin, se déroule globalement de manière identique dans les deux sites. Le ponte se produit quasi simultanément et le recrutement principal des juvéniles (sur maille de 1 mm) se produit en mai-juin, suivi d'une seconde vague, d'amplitude beaucoup plus limitée, observée en été, à la station A (juillet-septembre) et plus tardivement à la station E. L'espèce dont les individus ont une croissance printanière et estivale plus forte dans les fonds côtiers très envasés (sans doute en raison du mode d'alimentation) a une durée de vie comprise entre 15 et 18 mois.

Elle apparaît donc, comparée à nombre d'espèces principales du peuplement pour lesquelles nous disposons à ce sujet d'informations précises grâce aux données recueillies au sein du GRECO par les biologistes des Stations Marines de Roscoff, Dinard, Luc-sur-Mer et Wimereux qui constituent des observatoires privilégiés le long du littoral français, comme une espèce à durée de vie brève (au même titre par exemple que l'Annélide Polychète *Ampharette acutifrons* en Rance). Toutefois, la valeur de ce paramètre qui entre dans la définition des stratégies démographiques des populations (stratégies r-k) est du même ordre de grandeur que celui trouvé par les chercheurs ayant travaillé ailleurs en Europe sur la même espèce. Par contre, la longévité de cette espèce contraste nettement avec celle du Lamelibranche *Abra alba* dont les histogrammes de distribution de fréquence de taille, polymodaux, laissent présager, à la même station E, une durée de vie de plusieurs années (2 à 3 ans), longévité intermédiaire entre celles des populations nordiques et méridionales de la même espèce. Mais il va de soi que la durée de vie d'une espèce et la structure démographique de sa population en un biotope déterminé ne sont pas sous le seul contrôle des paramètres physiques, mais peuvent être contrôlées par des relations de type densité-dépendance ou de nature trophique. Il faut d'ailleurs remarquer que les prédateurs potentiels (poissons nectobenthiques) sont présents à l'état de juvéniles sur les nurseries littorales de la baie de Seine et il est bien connu que d'une manière générale ils s'alimentent, *pro parte*, sur le méiobenthos permanent et temporaire mais aussi sur les juvéniles d'espèces benthiques. Quoiqu'il en soit coexistent, sur le même site, en limite d'estuaire, là où les conditions de l'environnement fluctuent amplement, des populations de longévité quelque peu différente.

Comme nous l'avons déjà souligné, la nature des cycles biologiques des espèces dominantes, avec longue phase pélagique, dont l'aire de répartition en Baie de Seine orientale est vaste, est un élément favorable au maintien des populations malgré les effets perturbateurs de l'estuaire (et des polluants qui s'y déversent).

On ne doit cependant pas oublier qu'un évènement majeur (climatique ou pollution accidentelle à grande échelle) pourrait avoir des conséquences drastiques sur certaines composantes du peuplement et mettre en cause la régularité de son fonctionnement.

### DISCUSSION - CONCLUSION

La composition faunistique des faciès du peuplement à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* ne reflète pas un état de déséquilibre profond de la communauté

semblable à celui observé en Baltique et en Mer du Nord. Bien qu'en limite de l'estuaire, la richesse spécifique diminue, le stade de pollution extrême avec disparition presque totale de la macrofaune et prolifération d'espèces "opportunistes indicatrices" n'est pas atteint (Pearson *et al.*, 1978).

Pourtant certaines populations d'Invertébrés qui accumulent dans leurs organes ou leurs tissus des éléments métalliques dont quelques uns comme l'Ag sont particulièrement toxiques, présentent des caractéristiques physiologiques amoindries, les valeurs de la C.E. devenant proches de celles d'un état subléthal. A cet égard, il convient de rappeler que les faibles valeurs de la C.E. peuvent ne concerner que certains individus d'une population. De plus, le déroulement de la maturation des gamètes et le déclenchement de la ponte apparemment normaux ne signifient pas pour autant, que la reproduction s'effectue avec une totale efficacité, les larves qui alimentent le biotope étudié n'étant pas toutes issues de la population qui l'occupe.

L'analyse dynamique de la structure numérique du peuplement à l'aide des diagrammes "Rang-Fréquence" de Frontier (1976) tend à accorder à la communauté un caractère pionnier, juvénile. Il semble intéressant à ce propos de souligner qu'à partir d'observations relatives à des peuplements planctoniques, Amblard (1978) et Romano (1981) suggèrent que les faibles valeurs de C.E. pourraient correspondre à ces écosystèmes immatures. La C.E. servirait alors à évaluer les contraintes d'adaptation d'une population aux conditions du milieu.

Généralement on admet que les peuplements qualifiés de pionniers sont sous prédominance des actions de "contrôle physique" (Sanders, 1968; Frontier 1976 et 1977). Toutefois, personne de nos jours n'accorde plus aux seules contraintes de l'environnement ou aux interactions biotiques un rôle exclusif dans la régulation des populations: depuis longtemps déjà une approche systématique du couple population-environnement s'est développée.

Pour leur part, les variations du milieu interviennent sur les populations par leur intensité, leur amplitude, mais aussi, lorsqu'elles ont un caractère périodique par leur concordance ou discordance de phase avec les processus biologiques. Sur l'exemple de la baie de Seine, à l'échelle de temps (quelques années), d'espace et d'observation il est bien certain qu'une discordance à effets positifs entre les processus physiques et biologiques saisonniers contribue largement à assurer la pérennité d'un peuplement soumis à perturbations en limite estuarienne; de fait, la communauté analysée pendant le suivi (1981-1983) ne semble pas différer sensiblement de celle identifiée au début de la précédente décennie (1971-1973) bien qu'à cette époque, les débits de la Seine fussent nettement plus faibles (Avoine, ce colloque).

Récemment Silvert (1983) a rappelé que pour comprendre l'incidence d'un facteur particulier sur un écosystème il ne suffit pas seulement de connaître son importance par rapport aux composantes biologiques mais également la vitesse à laquelle cet écosystème réagit. En effet, il semble bien que certains écosystèmes ont des fréquences de résonance caractéristiques, c'est-à-dire qu'une perturbation même légère de l'environnement, à l'une de ces fréquences, peut entraîner des changements considérables dans le développement des populations.

On voit donc que les premiers résultats des recherches engagées en Baie de Seine s'inscrivent pleinement dans le récent courant d'idées selon lesquelles les processus hydrodynamiques et les réponses biologiques sont interactifs à différentes échelles de temps et d'espaces (Legendre et Demers, 1984) et illustrent parfaitement tout l'intérêt qui doit être porté aux plans d'échantillonnage, spécialement au pas de temps, afin d'explorer des variations significatives.

Mais pour essentielle que soit la mise en évidence de ces niveaux de corréla-

tions, l'interprétation des mécanismes écologiques intégrant les interactions biotiques qui contribuent à réguler les populations et à structurer les peuplements, doit être entreprise conjointement.

En conclusion, il apparaît qu'en Baie de Seine les réponses des différents niveaux de structuration du benthos (individu, population, peuplement) aux perturbations naturelles ou anthropiques de l'environnement sont extrêmement complexes et par certains côtés contradictoires. Ainsi, la structure du peuplement des sédiments fins de la partie orientale de la baie et sa cinétique reflètent un fonctionnement apparemment normal mais de fait, largement dépendant des modalités de circulation résiduelle de fond au débouché de l'estuaire. Cependant, les faibles valeurs de C.E., les fortes accumulations d'éléments nocifs au sein des tissus et organes de plusieurs espèces se révèlent de véritables signaux d'alarme, témoins d'une altération plus ou moins profonde du métabolisme de certains individus.

Pour continuer de progresser dans le domaine du fonctionnement des écosystèmes côtiers perturbés, il semble donc qu'il faille simultanément :

- cerner les étapes les plus critiques du cycle de vie des principales espèces, phases qui sont responsables de la variabilité temporelle quantitative des populations;
- rechercher les tests biochimiques, qui, traduisant un statut métabolique général indépendant de la nature des agents extérieurs, aient le caractère le plus universel possible;
- enfin, suivre le cheminement des éléments polluants rejetés (métaux, radio-nucléides artificiels) à travers le milieu vivant (cycles biogéochimiques).

A l'égard des problèmes soulevés et compte tenu de son originalité (régime macrotidal), la Manche constitue, pour les équipes du GRECO, en raison de l'expérience pluridisciplinaire et des connaissances acquises, un champ d'observations tout à fait exemplaire.

- Amblard C., 1978.- Application du dosage des Adénosines 5'phosphate à l'étude d'un phytoplancton lacustre (lac Pavin). Thèse Doct. Univ. Clermont-Ferrand, 1-192.
- Cabioch L., 1968.- Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Cah. Biol. Mar., 9, 5, 493-720.
- Cabioch L. & Gentil G., 1975.- Distribution des peuplements benthiques dans la partie orientale de la baie de Seine. C.R. Ac. Sci., Paris, t; 280 D, 571-574.
- Cabioch L. & Glaçon R., 1975.- Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Seine au Pas-de-Calais. C.R. Acad. Sci., Paris, 280, 491-494.
- Cockran J.K., 1984.- The fates of Uranium and Thorium Decay Sciences Nuclides in the estuarine environment. In : The estuary as a filter. Edt. V.S. Kennedy, Academic Press, 179-220.
- Dauvin J.C., 1984.- Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco-Cadiz. Thèse Doct. Etat, Univ. P. & M. Curie, Paris 6, 1-469.
- Frontier S., 1976.- Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des systèmes. J. Rech. océanogr., 1,3, 35-48.
- Frontier S., 1977.- Réflexions pour une théorie des écosystèmes. Bull. Ecol., 8, 4, 445-464.

- Gentil F., 1976.- Distribution des peuplements benthiques en Baie de Seine. Thèse 3ème cycle en océanographie biologique, Univ. Paris 6, 1-70.
- Gentil F., 1980.- Les peuplements benthiques de la baie de Seine : Caractères généraux et liaisons biogéographiques. C.R. 105ème Congrès Nat. Soc. Sav., Caen, Sci., 3, 125-238.
- Holme, N.A., 1961.- The bottom fauna of the English Channel. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 41, 397-461.
- Holme, N.A., 1966.- The bottom fauna of the English Channel. Part II. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 46, 401-493.
- Karnaukov V.N., Milovidoua N.Y. & Kargopolova I.N., 1977.- On a role of carotenoids in tolerance of sea molluscs to environment pollution. Comp. Biochem. Physiol., 56A, 189-193.
- Legendre L. & Demers S., 1984.- Towards dynamic biological oceanography and limnology. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 41, 2-19.
- Lewis J.R., 1980.- Options and problems in environmental management and evaluation. Helgoländer Meeresunters, 33, 452-466.
- Marchand J., 1981.- Observations sur l'écologie de *Crangon crangon* (Linné) et *Palaemon longirostris* H. et Milne Edwards (Crustacea, Decapoda, Natantia) dans l'estuaire interne de la Loire (France). Vie et Milieu, 31, 1, 83-92.
- Pearson T.H., Rosenberg R., 1978.- Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 16, 229-311.
- Proniewski F. & Elkaïm B., 1980.- Benthos subtidal de l'estuaire de la Seine. Résultats préliminaires. C.R. Acad. Sci. Paris, t 291D, 545-547.
- Retière C., 1979.- Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton. Thèse Doct. Etat., Univ. Rennes, 1-431.
- Romano J.C., 1981.- Aperçu sur la notion de "charge énergétique" et sur son utilisation en écologie planctonique. Oceanis, 7, 7, 827-843.
- Sanders, H.L., 1968.- Marine benthic diversity. A comparative study. American Naturalist, 102 (925), 243-282.
- Silvert W., 1983.- Amplification of environmental fluctuations by marine ecosystems. Oceanol. Acta. Actes 17ème Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1er octobre 1982, vol. spéc., 183-186.
- Tallmark, B., 1980.- Population dynamics of *Nassarius reticulatus* (Gastropoda, Prosobranchia) in Gullmar Fjord, Sweden. Mar. Ecol. Prog. Ser., 3, 51-62.