

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE  
Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie

THÈSE

Pour l'obtention du grade de docteur  
du

**Muséum National d'Histoire Naturelle**

*Discipline* : Environnement Marin

Présentée et soutenue publiquement par

**Michel ROPERT**

LE 08 JUILLET 1999

*Titre :*

**CARACTÉRISATION ET DÉTERMINISME DU DÉVELOPPEMENT D'UNE  
POPULATION DE L'ANNÉLIDE TUBICOLE *LANICE CONCHILEGA*  
(PALLAS, 1766) (POLYCHÈTE TÉRÉBELLIDÉ) ASSOCIÉ À LA  
CONCHYLICULTURE EN BAIE DES VEYS  
(BAIE DE SEINE OCCIDENTALE)**

-----  
*Directeur de thèse* : DAUVIN Jean-Claude

-----  
*Jury*

M. RETIERE C., Président, Rapporteur

M. BACHELET G., Rapporteur

M. GOULLETQUER P., Examineur

M. JOLY J.-P., Examineur

M. SYLVAND, B., Examineur

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE  
Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie

THÈSE

Pour l'obtention du grade de docteur  
du

**Muséum National d'Histoire Naturelle**

*Discipline* : Environnement Marin

Présentée et soutenue publiquement par

**Michel ROPERT**

LE 08 JUILLET 1999

*Titre :*

**CARACTÉRISATION ET DÉTERMINISME DU DÉVELOPPEMENT D'UNE  
POPULATION DE L'ANNÉLIDE TUBICOLE *LANICE CONCHILEGA*  
(PALLAS, 1766) (POLYCHÈTE TÉRÉBELLIDÉ) ASSOCIÉ À LA  
CONCHYLICULTURE EN BAIE DES VEYS  
(BAIE DE SEINE OCCIDENTALE)**

-----  
*Directeur de thèse* : DAUVIN Jean-Claude

-----  
*Jury*

M. RETIERE C., Président, Rapporteur

M. BACHELET G., Rapporteur

M. GOULLETQUER P., Examineur

M. JOLY J.-P., Examineur

M. SYLVAND, B., Examineur

## Résumé :

### Caractérisation et déterminisme du développement d'une population de l'annélide tubicole *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) (Polychète Terebellidae) associé à la conchyliculture en Baie des Veys (Baie de Seine Occidentale)

Depuis le milieu des années 1980, une population intertidale de l'annélide tubicole *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) (Polychète Térébellidae) se développe sur le flanc est de la Baie des Veys (Baie de Seine Occidentale) en adoptant un caractère proliférant (densité maximum  $> 7\ 000\ \text{ind.m}^{-2}$ ). Les conséquences, sur l'activité conchylicole locale, se traduisent par des conditions d'exploitation ostréicole rendues plus difficiles. La démarche proposée par ce travail consiste à mieux comprendre le phénomène en l'abordant à différentes échelles spatio-temporelle (écosystème Baie des Veys, population, individu).

Une série d'études de terrain (cartographie sédimentaire, étude topographique, hydrologique) replacent l'apparition et le développement de cette population dans le contexte évolutif général de la Baie des Veys. Les réalisations de deux cartographies de répartition spatiale, en 1995 et 1998, ont permis de quantifier le phénomène (200 ha colonisés pour une biomasse estimée à 3 500 t en poids frais) et mettent en évidence la stabilité spatio-temporelle de la population. L'impact sédimentaire des proliférations est également évalué.

Le suivi spatio-temporel, sur cinq ans, fait ressortir d'importantes singularités dans les fluctuations d'abondance et la structure de taille de la population. L'absence de recrutement significatif de juvéniles sur plusieurs années consécutives (1993-1996) suggère l'existence d'apports exogènes d'individus adultes permettant la régulation démographique de cette population. Cette hypothèse est largement discutée et de nombreux arguments sont développés pour l'étayer.

Le bilan métabolique des deux espèces *Crassostrea gigas* et *Lanice conchilega* est également réalisé. Il en ressort des risques potentiels de compétition à la fois sur le plan trophique, mais également sur le plan respiratoire.

Les conclusions de ce travail ouvrent des perspectives de recherche multiples, tant en terme de dynamique de population (influence des processus hydrodynamiques dans la régulation de population par transport-charriage d'adultes, suivi à long terme, étude de la dynamique larvaire) que d'écophysiologie (intégration de *Lanice conchilega* en tant que compétiteur dans le cadre d'une modélisation du système conchylicole de la Baie des Veys.)

## Abstract :

Characterisation and determinism of the development of a *Lanice conchilega* (Pallas) population (Annelidae: Polychaeta, Terebellidae) associated with oyster farming in the "Baie des Veys" (Western part of the "Baie de Seine")

Since the mid 80's, a tidal population of the polychaete *Lanice conchilega* has proliferated along the eastern part of the "Baie des Veys" (Western part of the Bay of Seine). Population density 7 000 individuals per square meter. This proliferation affected significantly the local oyster farming industry, by resulting increased sedimentation rates. This work try to improved understanding the phenomenon by analyzing at various temporal and spatial scales the ecosystem and its relationship with the *Lanice conchilega* population dynamics.

Several field works were carried out (i.e. bottom type mapping, topography, hydrology) to analyse the occurrence and development of this population taking into account the overall changes of the "Baie des Veys" ecosystem. Spatial mapping of *Lanice conchilega* over time was performed in 1995 and 1998 to assess temporal changes : 200 ha have been colonized by a 3 500 t (wet weight) polychaete population biomass. This demonstrated the temporal population stability

The spatial and temporal population dynamic monitoring shows significant abundance changes over five years. The lacking of juvenile recruitments between 1993 and 1996 suggested adult individuals transfers from subtidal areas to regular tidal population. This hypothesis is discussed

Moreover, the physiological ecology of both main species, the Pacific cupped oyster *Crassostrea gigas* and *Lanice conchilega* was assessed. Trophic competition, as well as oxygen consumption, is likely to occur.

The main conclusions suggest several research approaches in terms of population dynamics as well as physiological ecology. Hydrodynamic processes involved in regulating population at the adults transfers and larval transports should be assessed. Similarly incorporating the *Lanice conchilega* as a trophic competitor would improved the ecosystem modeling of the "Baie des Veys".



## AVANT PROPOS

Je ne saurais aborder ce mémoire sans remercier vivement tous ceux qui par leur soutien, leurs encouragements et la confiance qu'ils m'ont accordée, ont contribué de manière importante à ce travail.

Je voudrais d'abord exprimer ma profonde gratitude envers M. Jean-Claude DAUVIN professeur à l'Université des Sciences et Technologies de Lille 1, Directeur de la Station Marine de Wimereux. Malgré son emploi du temps chargé et mon éloignement géographique, sa présence continue à mes côtés tout au long de ces années, ses conseils éclairés, ses encouragements et la confiance qu'il m'a accordée ont été pour moi une aide et un appui considérables. Qu'il soit assuré ici de ma sincère reconnaissance.

M. Jean-Pierre JOLY, chef du Laboratoire Conchylicole Normand de Port-en-Bessin, par son accueil chaleureux, m'a permis de réaliser ce travail dans les meilleures conditions possibles. Son soutien et ses encouragements ont été déterminants et j'ai pu, grâce à lui, m'imprégner de l'esprit du laboratoire côtier de l'IFREMER de Port-en-Bessin. C'est avec bonheur que je lui attribue une part de responsabilité dans le succès final qui conclut ce parcours. Qu'il reçoive ici l'assurance de mon amitié sincère et durable. Je lui suis particulièrement reconnaissant de me faire l'honneur d'être présent dans mon jury.

*J'adresse mes plus vifs remerciements à M. Guy BACHELET, Chargé de Recherche CNRS au Laboratoire d'Océanographie Biologique et Biologie Marine d'Arcachon, pour avoir accompli la tâche de rapporteur avec détail et minutie.*

*M. Christian RETIERE me fait l'honneur de cumuler les rôles de rapporteur et de président de ce jury. Ses recommandations ont toujours été précieuses, qu'il soit ici assuré de ma profonde reconnaissance.*

M. Bernard SYLVAND est certainement celui qui a le plus contribué à mon orientation dans le domaine de l'environnement marin. Sa connaissance remarquable de la Baie des Veys, les kilomètres parcourus ensemble dans ce vaste espace naturel et les longues heures passées devant la paillasse sont pour moi des souvenirs inoubliables. C'est bien plus qu'un fraternel et affectueux témoignage de reconnaissance que je lui adresse, sa présence aujourd'hui au sein de ce jury m'apparaît la meilleure manière de rappeler le rôle fondamental qu'il a joué dans mon parcours. Je tenais à le remercier pour tout !

M. Philippe GOULLETQUER, chef du laboratoire Conchylicole Poitou-Charentes est à l'origine de l'ensemble de ce travail. Notre première rencontre, en 1992, m'a permis d'intégrer une formation de DEA. Il a toujours été présent à mes côtés et a considérablement contribué à mon introduction auprès des instances régionales et conchylicoles de Basse-Normandie. Je lui adresse ici l'expression de ma gratitude, avec l'espoir de voir se poursuivre, dans le cadre d'une collaboration fructueuse, le travail commencé ensemble. A travers lui, c'est également l'ensemble du personnel du LCPC de la Tremblade que je souhaitais remercier.

Je ne saurais oublier M. DOUMENC, Directeur du Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et de Malacologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Rattaché administrativement à son laboratoire, je le remercie de m'avoir accepté au sein de

son équipe et je ne peux que lui faire part de mes regrets de ne pas avoir trouvé le temps de venir plus souvent à Paris

Ce travail a pu être mené à bien grâce au soutien actif de nombreux partenaires. Qu'ils trouvent tous ici l'expression de mes vifs remerciements : MM. J-N. RENAN et D. ANGER, du Conseil Régional de Basse-Normandie, M. J. ROMBAUT, Mlle F. CHEFSAILLES, M. E. FLORIN de l'Agence de l'eau Seine-Normandie, M. GODEFROY, de la Section Régionale de la Conchyliculture Manche-Mer du Nord. Mais au terme de ce parcours, c'est par l'intermédiaire de M. Patrick PERDRIEL que je souhaiterais pouvoir remercier l'ensemble des professionnels de la conchyliculture de la Baie des Veys pour leur appui et leur confiance. Si leur contact permanent m'a permis d'apprendre beaucoup, ils ont surtout contribué à développer chez moi les qualités qui me semblent essentielles à qui se veut au service du public et d'une région. C'est pour moi un véritable plaisir de savoir que je pourrai poursuivre ce partenariat dans le cadre des mes futures responsabilités.

J'adresse également mes remerciements les plus sincères à toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à la réussite de ce travail. J'y inclus l'ensemble du personnel du laboratoire côtier de l'IFREMER Port-en-Bessin, et tout particulièrement Joël KOPP, Eric LEGAGNEUR, François RUELLE. Un grand merci également à Annick du SDB Nantes pour sa disponibilité et son efficacité redoutable de bibliothécaire. L'équipe du GEMEL a également été déterminante par son soutien et sa collaboration : merci à Bernard, Isabelle, Brigitte, Hervé, Michel et tous les autres. Un merci tout particulier à Stéphane LE BOURHIS, sans qui mes suivis ne seraient pas ce qu'ils sont. J'adresse également une amicale pensée au personnel technique de la station marine de Luc-sur-mer et un merci tout particulier à Jean-Paul LEHODEY dont l'imagination et la dextérité n'ont de cesse de m'impressionner.

Au cours de ces cinq dernières années, les vrais amis ont toujours été présents. Je ne pourrai jamais les remercier assez d'avoir su m'entourer, en particulier durant les moments difficiles. Merci sincèrement à Olivier, Nathalie, Philippe, Isabelle, Laurent et Christophe, ainsi que Cyril, Régis, Corinne, Ludovic, Jean-Paul. Pardon à tous ceux que j'ai perdus pour ne pas avoir su leur accorder plus de temps que je ne l'aurais voulu au cours de ces deux dernières années.

Toute ma reconnaissance s'adresse enfin à mes proches (André, Suzanne, Vincent, Françoise, Pierre et Marion) qui ont partagé mes difficultés, mais surtout le bonheur de voir aujourd'hui se concrétiser un long parcours commencé il y a bientôt huit ans. C'est à eux que je pense tout particulièrement aujourd'hui, ainsi qu'à Lilou, qui a su comme par magie me redonner le goût de vivre et de faire des projets. Qu'ils sachent toute l'affection et l'amour que je leur porte. C'est à eux que je dédie ce mémoire.

# SOMMAIRE

## INTRODUCTION

1

## PARTIE I LA BAIE DES VEYS ET SON ENVIRONNEMENT

<b>I. PRÉSENTATION DE LA BAIE DES VEYS</b>	<b>4</b>
A. ENVIRONNEMENT GÉOGRAPHIQUE	4
B. ENVIRONNEMENT HYDRODYNAMIQUE	5
1. CARACTÉRISTIQUES MARINES	5
2. APPORTS D'EAU DOUCE	6
C. ENVIRONNEMENT BIOCÉNOTIQUE	6
1. CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE LA BAIE	6
2. PARTICULARITÉS BIOCÉNOTIQUES DU FLANC EST	7
D. ACTIVITÉ CONCHYLICOLE	8
<b>II. CARACTÉRISTIQUES SÉDIMENTAIRES</b>	<b>10</b>
A. HISTORIQUE MORPHOSÉDIMENTAIRE	10
A. MÉTHODOLOGIE	11
1. ECHANTILLONNAGE ET ANALYSE	11
2. MÉTHODE D'INTERPOLATION	12
B. CARTOGRAPHIE SÉDIMENTAIRE DU FLANC EST	13
<b>III. TOPOGRAPHIE DE LA ZONE D'ÉTUDE</b>	<b>16</b>
B. MÉTHODOLOGIE	16
A. MODÈLE NUMÉRIQUE DE TERRAIN	16
<b>IV. HYDROLOGIQUE</b>	<b>19</b>
C. MÉTHODOLOGIE	20
1. TECHNIQUES DE PRÉLÈVEMENT	20
2. CHOIX DES STATIONS DE SUIVI	21
3. PROTOCOLES D'ANALYSE	24
4. CALENDRIER DE TERRAIN	25
B. TEMPÉRATURE ET SALINITÉ	25
1. TEMPÉRATURE	25
2. SALINITÉ	27
C. DYNAMIQUE DE FLOT	28
1. SALINITÉ	28
2. MATIÈRES EN SUSPENSION (MES) ET TURBIDITÉ	29
3. MATIÈRE ORGANIQUE	30
4. CHLOROPHYLLE A ET PHÆOPHYTINE	31
5. C.H.N.	32
D. ORGANISATION DES MASSES D'EAU À MI-MARÉE	33
1. SALINITÉ	33
2. MATIÈRES EN SUSPENSION ET TURBIDITÉ	35
3. MATIÈRE ORGANIQUE PARTICULAIRE	36
4. CHLOROPHYLLE A ET PHÆOPHYTINES	38
5. C.H.N.	39
E. DISCUSSION	40
1. ANALYSES MULTIVARIÉES	40
2. TENDANCES SAISONNIÈRES LOCALES OU GLOBALES	43
3. RELATION MATIÈRE ORGANIQUE/MES	44
F. CONCLUSION	46
1. INFLUENCE DES APPORTS D'EAU DOUCE	46
2. PARTICULES EN SUSPENSIONS	47
3. ENRICHISSEMENT EN MATIÈRE ORGANIQUE	48
4. CAPACITÉ TROPHIQUE	48
<b>V. DÉVELOPPEMENT LOCAL DE LANICE CONCHILEGA</b>	<b>49</b>
D. HISTORIQUE DE LA SITUATION EN BAIE DES VEYS	49
A. IMPACT LOCAL	49
1. MODIFICATION DE LA NATURE DU SUBSTRAT	51
2. ACCÉLÉRATION DES PROCESSUS D'ENSABLEMENT	51
3. ENRICHISSEMENT DU MILIEU EN MATIÈRE ORGANIQUE	52
4. RISQUE DE COMPÉTITION TROPHIQUE	52
B. RÉPONSES DES PROFESSIONNELS	53
1. RELEVAGE DES TABLES OSTRÉICOLES	53
2. HERSAGE	53
<b>VI. CONCLUSION</b>	<b>54</b>

## PARTIE II PROLIFÉRATION DE *LANICE CONCHILEGA*

<b>I. INTRODUCTION</b>	<b>57</b>
<b>II. MORPHOLOGIE, BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DE <i>LANICE CONCHILEGA</i></b>	<b>58</b>
A. SYSTÉMATIQUE DESCRIPTIVE	58
B. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE	58
C. PHYSIOLOGIE ET COMPORTEMENT TROPHIQUE	59
D. CYCLE BIOLOGIQUE	60
<b>III. CARTOGRAPHIE DE POPULATION</b>	<b>61</b>
A. ETAT INITIAL	61
B. MATÉRIEL ET MÉTHODE	62
1. STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE	62
2. ÉVALUATION DES DENSITÉS	62
3. TRAITEMENT DES DONNÉES	64
C. CARTOGRAPHIE DE 1995	64
D. CARTOGRAPHIE 1998	66
E. DISCUSSION	67
1. ÉVOLUTION DES SURFACES ET DES DENSITÉS	67
2. ESTIMATION DU STOCK EN TERME D'ABONDANCE TOTALE	68
3. BILAN ÉVOLUTIF	68
4. STRATÉGIE DE COLONISATION	70
<b>IV. INFLUENCES BIOCÉNOTIQUES</b>	<b>72</b>
A. MÉTHODOLOGIE	72
1. ÉCHANTILLONNAGE	72
2. TRAITEMENT DES DONNÉES	73
B. RÉSULTATS ET DISCUSSION	74
1. COMPOSITION BIOCÉNOTIQUE	74
2. ANALYSES MULTIVARIÉES	75
<b>V. IMPACT SÉDIMENTAIRE</b>	<b>78</b>
A. MÉTHODOLOGIE	79
1. RELATION BIO-SÉDIMENTAIRE	79
2. SUIVI À MOYEN TERME	80
B. RELATIONS BIO-SÉDIMENTAIRES.	81
1. RELATION TUBE / SEDIMENT	81
2. IMPACT DES PROLIFÉRATIONS	84
C. SUIVI À MOYEN TERME	86
1. CARACTÉRISTIQUES SÉDIMENTAIRES DES DEUX STATIONS	86
2. TENDANCES À MOYEN TERME	88
D. DISCUSSION	91
<b>VI. CONCLUSION</b>	<b>92</b>
1. CARACTÈRE PROLIFÉRANT	92
2. TENDANCE ÉVOLUTIVE	93
3. RELATION BIO-SÉDIMENTAIRE	93

## PARTIE III DYNAMIQUE DE POPULATION

<b>I. INTRODUCTION</b>	<b>96</b>
<b>II. TECHNIQUES DE TERRAIN (SUIVI)</b>	<b>99</b>
A. CARACTÉRISTIQUES DES DEUX STATIONS SUIVIES	99
B. MÉTHODOLOGIE	100
1. ÉCHANTILLONNAGE	100
2. ESTIMATION DES DENSITÉS	100
3. BIOMÉTRIE	100
4. RELATION TAILLE-POIDS	101
5. ANALYSE DES HISTOGRAMMES	101
6. ESTIMATION DE LA PRODUCTION	102
7. Variabilité Interannuelle (Sommes Cumulées)	102
C. CAMPAGNES EN MER	103
1. LIMITES GÉOGRAPHIQUES	103
2. ÉCHANTILLONNAGE	103
<b>III. ÉVOLUTION DES DENSITÉS SUR LES DEUX STATIONS DE SUIVI</b>	<b>104</b>
A. SUIVI D'ABONDANCE	104
B. TENDANCES SAISONNIÈRES : SOMMES CUMULÉES	106
<b>IV. ÉVOLUTION DÉMOGRAPHIQUE</b>	<b>107</b>
A. STRUCTURES DE TAILLE	107
B. CROISSANCE	112
<b>V. ÉVALUATION DES BIOMASSES ET PRODUCTION SECONDAIRE</b>	<b>114</b>
A. RELATION D'ALLOMÉTRIE	114

B. EVOLUTION SAISONNIÈRE DES BIOMASSES	115
C. ESTIMATION DES STOCKS	116
D. PRODUCTION SECONDAIRE	118
1. RÉSULTATS	118
2. DISCUSSION	119
<b>VI. PROCESSUS DE RENOUVELLEMENT DE LA POPULATION</b>	<b>120</b>
<b>VII. DISCUSSION</b>	<b>122</b>
A. RECOLONISATION DU SÉDIMENT	123
B. INFLUENCE DU MILIEU SUR LA COLONISATION	124
C. ORIGINE DES APPORTS EXOGÈNES	126
D. INFLUENCE DE LA COLONISATION SUR LE MILIEU	128
<b>VIII. CONCLUSION</b>	<b>129</b>

## PARTIE IV ÉCOPHYSIOLOGIE DE *LANICE CONCHILEGA*

<b>I. INTRODUCTION</b>	<b>132</b>
<b>II. MÉTHODOLOGIE</b>	<b>133</b>
A. PRÉLÈVEMENTS ET CONDITIONNEMENT DES INDIVIDUS	133
B. PROTOCOLE D'ÉTUDE DE LA RÉTENTION	133
1. DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL	133
2. ECHANTILLONNAGE	134
3. RÉGIMES ALIMENTAIRES TESTÉS	134
4. CONTRAINTES EXPÉRIMENTALES	135
5. MESURES EXPÉRIMENTALES	136
C. TAUX D'ASSIMILATION	138
D. TAUX DE RESPIRATION	138
E. BILAN ÉNERGÉTIQUE : POTENTIEL DE CROISSANCE	138
F. EVALUATION QUANTITATIVE DE LA COMPÉTITION TROPHIQUE	139
<b>III. RÉSULTATS</b>	<b>140</b>
A. SPECTRE DE RÉTENTION ET EFFICACITÉ DE FILTRATION	140
B. RENDEMENT D'ASSIMILATION	142
C. TAUX DE RESPIRATION	143
D. POTENTIEL DE CROISSANCE	144
<b>IV. DISCUSSION</b>	<b>145</b>

## CONCLUSION & PERSPECTIVE

<b>I. PLACE DE LA ZONE CONCHYLICOLE DANS LA DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE DE LA BAIE DES VEYS</b>	<b>150</b>
A. SUR LE PLAN PHYSIQUE	150
B. SUR LE PLAN BIOCÉNOTIQUE	151
C. DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE DU FLANC EST	152
<b>II. PARTICULARITÉS DE LA POPULATION DE <i>LANICE CONCHILEGA</i></b>	<b>153</b>
A. PARADOXE FONCTIONNEL DE CETTE POPULATION	153
B. PARTICULARITÉ DU RECRUTEMENT	153
1. RECRUTEMENT LARVAIRE	153
2. RECRUTEMENT PAR APPORTS EXOGÈNES POST-FIXATION	154
3. COMPOSANTE ACTIVE OU PASSIVE DE CE TRANSPORT ?	155
4. ECHELLE D'INFLUENCE DE CES PROCESSUS	155
C. IMPACT LOCAL DES PROLIFÉRATIONS	155
D. ECOPHYSIOLOGIE DE L'ESPÈCE	156
<b>III. PERSPECTIVES</b>	<b>157</b>
A. DYNAMIQUE DE POPULATION DE <i>LANICE CONCHILEGA</i>	157
1. TRANSPORT-CHARRIAGE	157
2. DYNAMIQUE LARVAIRE	158
3. SUIVI À LONG TERME	158
B. ECOPHYSIOLOGIE ET COMPÉTITION	159

## BIBLIOGRAPHIE

163

## LISTE DES ILLUSTRATIONS

173

## ANNEXES

191

## ***INTRODUCTION***

L'origine du travail présenté ici remonte à 1991. A la demande des professionnels de la conchyliculture bas-normande, le Laboratoire Conchylicole Normand (LCN) de l'IFREMER Port-en-Bessin a commencé à s'intéresser au développement préoccupant d'une population de l'annélide tubicole *Lanice conchilega* (Polychète, Térébellidé) en Baie des Veys (Baie de Seine Occidentale) (Kopp *et al.*, 1991). La progression de cette population, au sein même des parcs conchylicoles, présentait un caractère envahissant depuis quelques années, les niveaux d'abondance observés les faisant déjà qualifier de proliférations. Cette attention particulière portée au développement de ce phénomène est à replacer dans le contexte particulier de la Baie des Veys.

Actuellement troisième bassin conchylicole d'une des premières régions ostréicoles de France, la Baie des Veys joue un rôle essentiel au plan régional. Plus de 300 personnes y vivent directement de l'activité liée à l'ostréiculture. La production de l'huître japonaise, *Crassostrea gigas*, est estimée à 12 000 tonnes en 1995 dont 8 700 commercialisables (Kopp *et al.* 1997). Sur la base de ces chiffres, le seul stock commercial représente à lui seul une valeur financière supérieure à 150 millions de francs (d'après Kopp, comm. pers., sur la base d'un prix de gros estimé à 13 F.kg<sup>-1</sup> pour la Baie des Veys). De tels chiffres font prendre conscience de l'importance de ce secteur dans la balance socio-économique régionale. Ainsi, son développement est directement tributaire de l'équilibre environnemental de cet espace naturel estuarien qu'est la baie des Veys. L'apparition et l'explosion de la population intertidale de *Lanice conchilega* au sein même de la zone conchylicole, soulevaient de nombreuses questions relatives à l'avenir de cette activité. Les conséquences directes se traduisaient essentiellement par une altération des conditions d'exploitations, rendues difficiles par l'impact de cette population sur le plan sédimentaire.

Le contexte environnemental de la Baie des Veys est aujourd'hui particulièrement bien connu. En ce sens, les travaux de Sylvand (1995) ont permis de mettre en évidence et de caractériser l'évolution biocénotique et morfo-sédimentaire de cette baie durant plus de vingt ans jusqu'en 1992. A l'origine de ce travail, les connaissances relatives au développement de populations de *Lanice conchilega* en zone intertidale se limitaient aux travaux de Féral (1988). Précédemment Buhr (1979, 1981) s'était intéressé au maintien et à l'évolution temporelle d'une population subtidale de l'estuaire de la Weser. Cet auteur avait également développé une approche expérimentale du comportement trophique de cette espèce (Buhr, 1976 ; Buhr & Winter, 1977). Les processus de reproduction et de développement larvaire de *Lanice conchilega* avaient fait l'objet de nombreux travaux (Keßler 1963 ; Heimler 1981 ; Bhaud 1988 ; Smith 1989a ; Smith 1989b ; Bhaud & Cazaux 1990). Cette bibliographie abondante sur la biologie de l'espèce ne permettait cependant pas de comprendre les raisons de son explosion démographique, observée en Baie des Veys depuis le milieu des années 1980. C'est dans cette perspective qu'a été prise, à partir de 1993, la décision de développer une thématique de recherche orientée sur ce phénomène régional.

Dans le cadre du travail présenté ici, l'approche envisagée et sa planification ont constamment été guidées par deux intentions essentielles.

1. replacer l'existence de cette population intertidale de *Lanice conchilega* dans le contexte général de l'écosystème, afin de permettre une meilleure évaluation des conséquences, à la fois directes et indirectes, de ces proliférations sur le milieu local. Pour cela, une approche environnementale des composantes abiotiques du milieu a été mise en œuvre.
2. essayer de comprendre les causes responsables de ce phénomène. Dans ce but, la démarche entreprise s'est orientée vers l'examen des caractéristiques structurelles et fonctionnelles de la population et plus généralement de l'espèce.

La présentation des résultats de cette étude se subdivise en quatre parties.

Dans un premier temps, une présentation générale de la Baie des Veys a été réalisée à partir des connaissances déjà acquises. Une série d'études environnementales de terrain (sédimentologie, topographie, hydrologie), ciblées sur la zone conchylicole, a complété cette approche. Cette première partie a permis de replacer le phénomène "*Lanice*" dans le contexte d'ensemble de la Baie des Veys.

Dans une seconde partie, je me suis attaché à mieux caractériser les phénomènes de prolifération de *Lanice conchilega* à travers la délimitation du domaine d'influence de cette population. Une approche biocénotique et sédimentaire a précisé ce travail. La conclusion en a été la mise en évidence tant des circonstances du développement que de l'impact de cette population à l'échelle du flanc est de la baie et de la zone conchylicole. Au terme de cette partie, les premières idées qui, par la suite, permettront d'envisager le développement d'hypothèses explicatives ont commencé à se dessiner.

La troisième partie concerne exclusivement l'annélide. A travers l'étude de sa dynamique de population, le caractère tout à fait particulier de la stratégie de renouvellement de cette population locale a été mis à jour. Une large place a été réservée à l'analyse des processus de recrutement développés localement par cette espèce. Les premières hypothèses explicatives, émises dans la partie précédente, ont été confirmées, complétées et développées. Elles ont été alors en mesure d'éclairer les raisons profondes et les circonstances particulières du développement proliférant de cette espèce dans le contexte conchylicole régional.

La quatrième partie a entrepris un examen beaucoup plus spécifique, en lien étroit avec l'activité ostréicole. A travers une étude écophysiological individuelle, un bilan trophique et énergétique des deux espèces concernées, *Lanice conchilega* et *Crassostrea gigas*, a été développé. Cette procédure a débouché sur l'évaluation, en terme de compétition, des risques représentés par la présence de cette population d'annélides pour l'avenir de l'activité conchylicole en Baie des Veys.

C'est donc par une approche multi-échelle (environnement, peuplement, population, individus) que ma démarche a permis de répondre aux questions initiales. Au delà d'une synthèse des recherches réalisées, la dernière partie s'attache à présenter les perspectives de travail actuellement envisageables, tant au plan de la recherche fondamentale : étude de l'importance des facteurs hydrodynamiques dans l'équilibre biologique de l'écosystème, modélisation des processus de couplage physique-biologique dans les mécanismes de régulation des populations..., qu'à celui de la recherche appliquée : caractérisation des contraintes environnementales liées au développement d'aménagements aquacoles, modélisation des systèmes conchylicoles, évaluation des risques futurs pour la poursuite de l'ostréiculture en Baie des Veys.

**PARTIE I**

**LA BAIE DES VEYS ET SON  
ENVIRONNEMENT**

# I. PRÉSENTATION DE LA BAIE DES VEYS

## A. ENVIRONNEMENT GÉOGRAPHIQUE

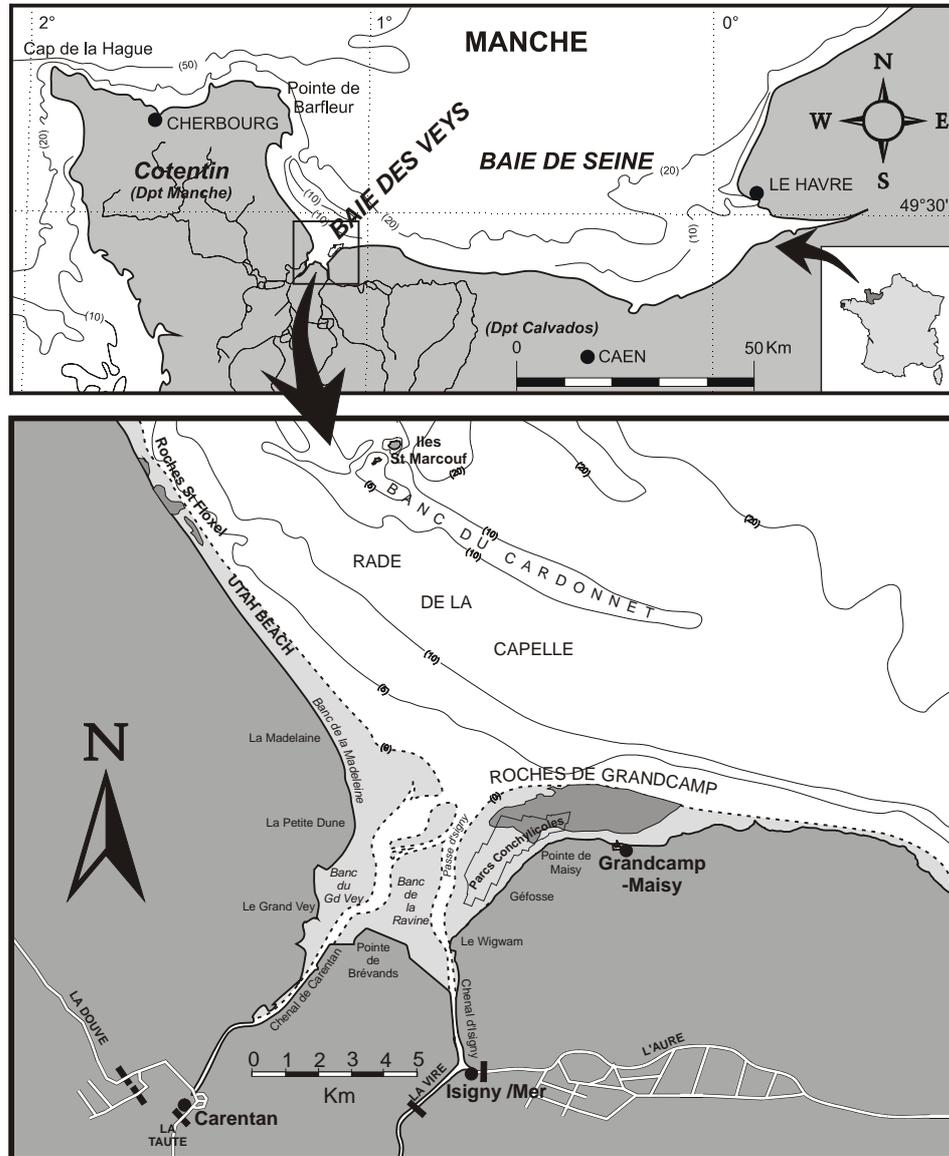


Figure 1 : Localisation et environnement géographique de la Baie des Veys en Baie de Seine Occidentale.

La Baie des Veys (Baie de Seine occidentale) représente le second espace estuarien du littoral de la Manche, avec une surface intertidale de 37 km<sup>2</sup> (Sylvand, 1995). Localisée à l'échancrure des départements de la Manche et du Calvados, cette baie est orientée nord/nord-est sur le milieu marin. Un double système de chenaux d'apports partage la zone intertidale en trois secteurs. Le flanc ouest (banc du Grand Vey, banc de la Madeleine) est isolé au sud et à l'est par le Chenal de Carentan. La zone centrale, limitée au sud par la Pointe de Brévands, s'étend vers le nord entre les deux chenaux de Carentan et d'Isigny. Enfin, le flanc est, isolé au sud et à l'ouest par le chenal d'Isigny, est délimité au nord par un vaste platier rocheux calcaire (Roches de Grandcamp). C'est principalement sur ce dernier secteur que s'est largement développé l'essentiel de l'activité conchylicole de la baie des Veys depuis le milieu des années 60 (Kopp *et al.*, 1991).

Pendant longtemps, les aménagements n'ont pas pris en considération le rôle et l'intérêt écologiques que pouvaient avoir les estuaires. Ces types de milieu, souvent considérés comme des zones insalubres, reçoivent les apports de tout le bassin versant associé et en particulier des industries et des villes en amont. Les teneurs en polluants y sont souvent supérieures au reste du littoral. Cependant, ces zones basses et étendues jouent un rôle majeur dans la régulation des flux de pollution. Les environnements biotiques et abiotiques des estuaires, agissant comme des filtres régulateurs, améliorent notablement la qualité des eaux contaminées avant qu'elles n'atteignent la mer. Leur importance écologique est aujourd'hui parfaitement reconnue en raison de la présence de zones humides, vasières, herbues, schorres ou roselières, lieux d'échanges et de production qui sont l'habitat permanent ou l'étape de migration de nombreuses espèces de poissons et d'oiseaux.

La Baie des Veys s'intègre parfaitement dans ce schéma général et présente de nombreux intérêts écologiques. D'un point de vue biologique, plus d'une centaine d'espèces macrozoobenthiques ont été répertoriées depuis 1972. L'accroissement de la diversité spécifique des populations intertidales au cours de 20 dernières années a été mis en évidence (Sylvand, 1995). D'un point de vue ornithologique, la création de la réserve naturelle de Beauguillot, sur le flanc ouest de la Baie, permet à une avifaune diversifiée de se maintenir malgré une tradition régionale de chasse côtière. Depuis toujours, ce site naturel est le siège privilégié d'une importante activité de pêche à pied et depuis la fin des années 1960, la conchyliculture y a fait son apparition.

## B. ENVIRONNEMENT HYDRODYNAMIQUE

En milieu estuarien, les conditions hydrologiques sont déterminées à la fois par les caractéristiques marégraphiques, les débits fluviaux et éventuellement les houles marines.

### 1. CARACTÉRISTIQUES MARINES

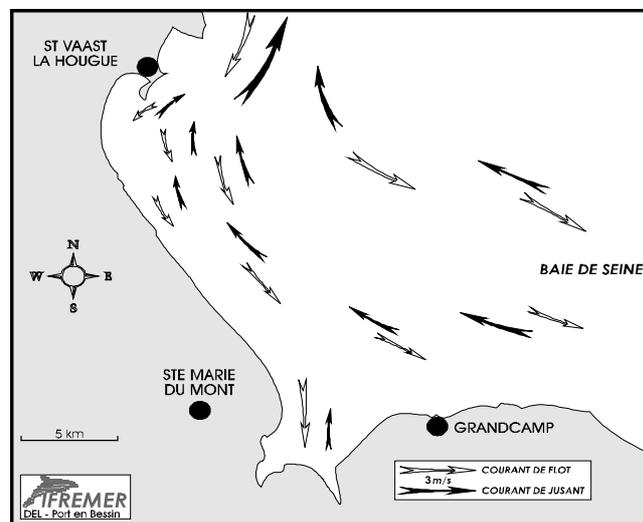


Figure 2: Les courants de marée au large de la Baie des Veys (d'après Le Gall & Larssonneur, 1972)

Les marées se caractérisent, à Grandcamp-Maisy par un marnage d'environ 8 m (régime macrotidal). Au large de la Baie, les courants de marée associés se distinguent par des mouvements alternatifs et parallèles au trait côtier. Ils s'orientent vers le sud-est au flot et longent en descendant la côte est de la presqu'île du Cotentin pour pénétrer en Baie des Veys. En période de vive-eau, le courant de flot peut atteindre une vitesse de  $3 \text{ m.s}^{-1}$  à l'entrée des chenaux et sa charge particulière est importante. Durant le jusant, les masses d'eau vont remonter vers le nord-ouest le long de la Côte Est du Cotentin. Les vitesses de courant, à la sortie de la Baie ne dépassent pas  $1,5 \text{ m.s}^{-1}$ . Cette différence courantologique n'induit, au jusant, qu'une remise en suspension partielle des particules apportées par le flot

qui ont ainsi tendance à s'accumuler en Baie. Le bilan sédimentaire positif se traduit donc par un engraissement généralisé de la Baie des Veys (Le Gall, 1970).

La situation abritée de la Baie des Veys, derrière la presqu'île du Cotentin, la met à l'abri des houles dominantes de secteur ouest rencontrées en Manche. Cependant, l'orientation nord-est de la Baie l'expose directement aux grandes houles en provenance de Manche centrale, voire de Mer du Nord. La zone du Grand Vey est ainsi directement exposée au fetch de nord-est rencontré dans ce secteur. Ces mêmes houles participent à l'élargissement du cordon de galets rencontré sur le flanc est par arrachement et transports de matériaux depuis le platier rocheux de Grandcamp (Le Gall, 1970 ; Le Gall & Larssonneur, 1972 ; Sylvand, 1995).

## 2. APPORTS D'EAU DOUCE

La Baie des Veys est arrosée par un bassin versant de près de 3 500 Km<sup>2</sup> constitué de deux sous-bassins de tailles sensiblement égales. D'une part, à l'Ouest, la Douve et la Taute drainent une partie de la presqu'île du Cotentin et traversent plus de 20 000 ha de marais (Parc naturel des marais du Cotentin) avant de se jeter en Baie des Veys via le chenal de Carentan. D'autre part, au sud-est, la Vire et l'Aure drainent une bonne partie de la plaine du Bessin jusqu'aux flancs de la Suisse Normande et parviennent en Baie par le chenal d'Isigny.

Les apports d'eau douce, issus du drainage continental, sont relativement faibles. Calculé sur 15 ans, le débit instantané moyen pour l'Aure et la Vire est de 19 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> alors qu'il atteint 33 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> pour le complexe Douve et Taute. Ces arrivées d'eau douce peuvent donc être considérées comme faibles face à l'étendue de la Baie (Sylvand, 1995).

## C. ENVIRONNEMENT BIOCÉNOTIQUE

### 1. CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE LA BAIE

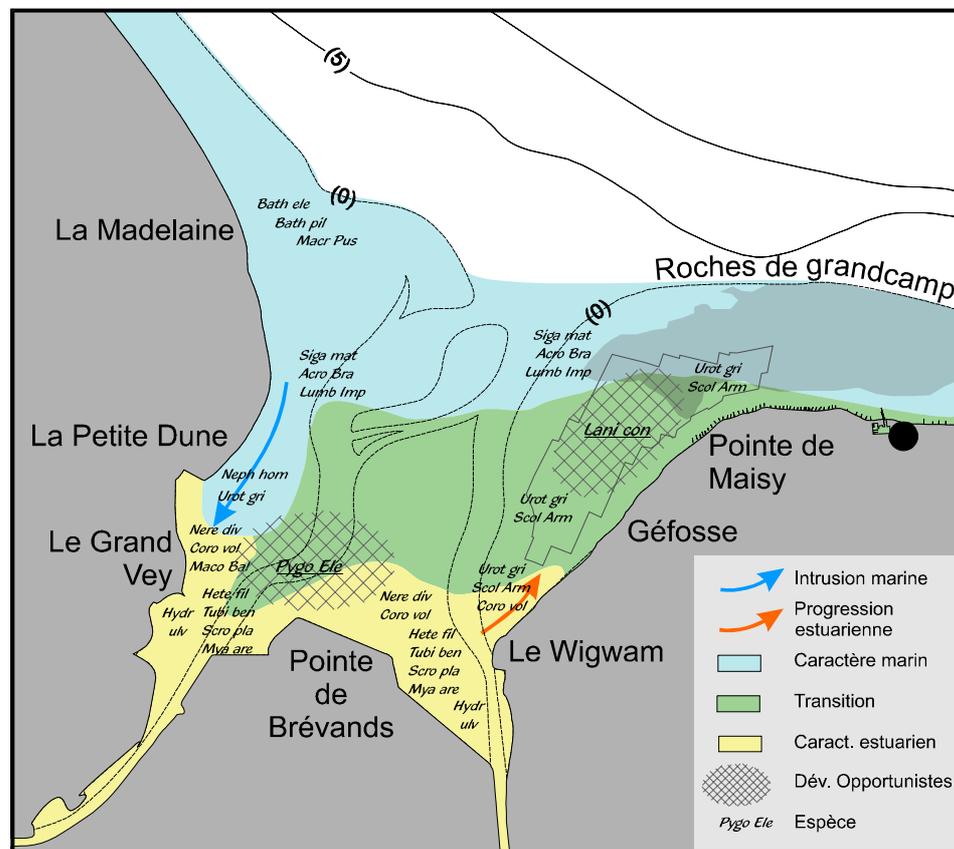


Figure 3 : Caractéristiques biocénétiques générales de la Baie des Veys (d'après Sylvand, 1995).

L'évolution biologique du macrozoobenthos intertidal de la Baie des Veys a fait l'objet d'un suivi à long terme entre 1972 et 1993 (Sylvand, 1995). Les résultats montrent un lien étroit entre le développement des compartiments biocénotiques et les transformations de l'environnement physique. Cet auteur met en évidence quatre tendances distinctes.

1) L'ouverture nord-ouest de la baie est caractérisée par des peuplements marins, très diversifiés, ayant peu évolué au cours de ces 20 dernières années. *Bathyporeia elegans*, *B. pelagica* et *Macropipus pusillus* sont les espèces les plus caractéristiques, même si elles ne constituent pas, à proprement parler, des espèces dominantes. Ces biofaciès marins progressent de manière intrusive le long du flanc ouest de la baie, et sont marqués par des espèces comme *Nephtys hombergii* et *Urothoe grimaldii* en basse slikke. On rencontre également des espèces comme *Sigalion mathildae*, *Acrocnida brachiata*, *Lumbrineris tetraura* et *Nephtys cirrosa* dans les plus bas niveaux de la partie nord du flanc est et du corps sableux central. Cette dernière zone, localisée à l'ouverture centrale de la Baie, se distingue par une diversité spécifique plus faible, traduisant un peuplement marin appauvri par les conditions hydrodynamiques locales plus contraignantes.

2) Les peuplements estuariens du fond de baie se sont étendus vers le nord et le centre de la Baie suivant des processus différents selon les slikkes. La zone interne sud-ouest est caractérisée par l'association *Hediste*<sup>1</sup> *diversicolor*, *Corophium volutator* et *Macoma balthica* complétée par des espèces comme *Heteromastus filiformis*, *Tubificoides benedeni*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria*, *Cyathura carinata*. La progression en haute slikke du gastéropode *Hydrobia ulvae* indique un engraissement vaseux notable de ce secteur. La zone interne sud-est est, quant à elle, beaucoup moins diversifiée. Les endigages réalisés en 1972 ont considérablement appauvri un milieu qui ne s'est jamais vraiment reconstitué. L'absence de schorre sur le flanc est se traduit par des peuplements appauvris où l'on rencontre quelques gastéropodes *Hydrobia ulvae*, l'annélide *Hediste diversicolor* ainsi que le crustacé *Corophium volutator*. La zone centre-sud de la Baie (Brévands) se distinguait, en 1972 par un caractère marin abrité où quelques espèces estuariennes semblaient intrusives. De 1972 à 1993, le caractère estuarien local s'est affirmé, gagnant progressivement par le nord à la rencontre du corps sableux central. Dans le même temps, les espèces les moins estuariennes régressaient.

3) Une autre composante déterminante de l'évolution biocénotique de la baie concerne l'apparition et la progression d'espèces qualifiées d'opportunistes. Au cours de ces 20 dernières années, l'annélide *Pygospio elegans* est rapidement devenue un élément omniprésent. A partir de 1986, l'accroissement rapide des densités (pouvant dépasser 10 000 ind.m<sup>-2</sup>) semble liés à la fois à l'enrichissement pélagique (favorable à son installation) mais également à une tendance hypertrophique du milieu qui prend son origine dans l'altération des effluents locaux. Durant cette même période, une autre annélide *Lanice conchilega* envahit le flanc est de la Baie. Son développement est strictement associé à la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy.

4) Enfin, Sylvand (1995) met en évidence une déstabilisation des biocénoses du flanc est de la baie, associée au développement de l'activité conchylicole sur ce secteur.

## 2. PARTICULARITÉS BIOCÉNOTIQUES DU FLANC EST

Du point de vue macrozoobenthique, le flanc est de la baie se partage en trois secteurs répartis selon un gradient d'influence estuarien-marin du sud vers le nord. Les travaux de Sylvand (1995) ont permis d'y caractériser l'évolution temporelle des peuplements entre 1973 et 1992. Ainsi, la partie la plus au sud de ce secteur, le Wigwam, présente d'abord un peuplement dominé par la polychète *Scoloplos armiger* et le crustacé *Urothoe grimaldii*. L'apparition, en 1981, du crustacé *Corophium volutator*, typiquement estuarien,

---

<sup>1</sup> Anciennement Nereis

annonce une transformation des biofaciès locaux. En 1986, cette tendance est confirmée par l'apparition, en grandes quantités, des espèces *Tubificoides benedeni*, *Hediste diversicolor* et *Pygospio elegans*. Parallèlement, les indices d'équitabilité et de diversité diminuent sensiblement. En 1992, le peuplement s'est diversifié, et le nombre d'espèces rencontrées est passé de 15 à 27. Le peuplement de ce secteur est alors dominé par le crustacé *Urothoe grimaldii* (890 ind.m<sup>-2</sup>), et les annélides *Pygospio elegans* et *Arenicola marina*.

En remontant vers le nord, la zone de Géfosse présente des caractéristiques biocénotiques proches de celles du Wigwam. Le peuplement est dominé par 6 espèces, parmi lesquelles on retrouve la polychète *Scoloplos armiger* (300 ind.m<sup>-2</sup>) et le crustacé *Urothoe grimaldii* (2 500 ind.m<sup>-2</sup>). Les indices d'équitabilité et de diversité, plus fort que sur le Wigwam, traduisent une transition lente vers des biocénoses marines.

La zone la plus au nord, à l'intérieur des parcs conchylicoles de Grandcamp, a subi, quant à elle, de profondes modifications, liées tant à l'évolution naturelle de la baie qu'aux différents aménagements réalisés au cours de ces 20 dernières années. Le macrozoobenthos a été modifié de façon importante. En 1992, sur les 33 espèces répertoriées par Sylvand (1995), seules 16 étaient présentes en 1974. Parmi toutes ces espèces, certaines sont un rappel cénotique de l'ensemble du flanc est (*Scoloplos armiger* : 300 ind.m<sup>-2</sup> et *Urothoe grimaldii* : 800 ind.m<sup>-2</sup>). Toutefois, les bas niveaux sont fortement dominés par une population de la Polychète Térébellidé *Lanice conchilega*. Cette dernière est signalée dès 1974 à des densités ne dépassant pas 500 ind.m<sup>-2</sup>. En 1992, le peuplement est largement dominé par cette espèce (3 240 ind.m<sup>-2</sup>).

Un suivi mensuel à court-terme (1977-1978) du macrozoobenthos intertidal du flanc est (Desprez *et al.*, 1986 ; Sylvand, 1986) a mis en évidence le caractère particulièrement stable et abrité de ce secteur. Les conclusions de ces auteurs attiraient l'attention sur les risques qui en découlaient. Selon eux la nature abritée du flanc est constituait un piège potentiel pour les particules, et toute transformation survenant dans cette zone prendrait un caractère durable (Desprez *et al.*, 1986). C'est pourtant ce secteur qui fut choisi pour le développement à grande échelle d'une activité conchylicole.

## D. ACTIVITÉ CONCHYLICOLE

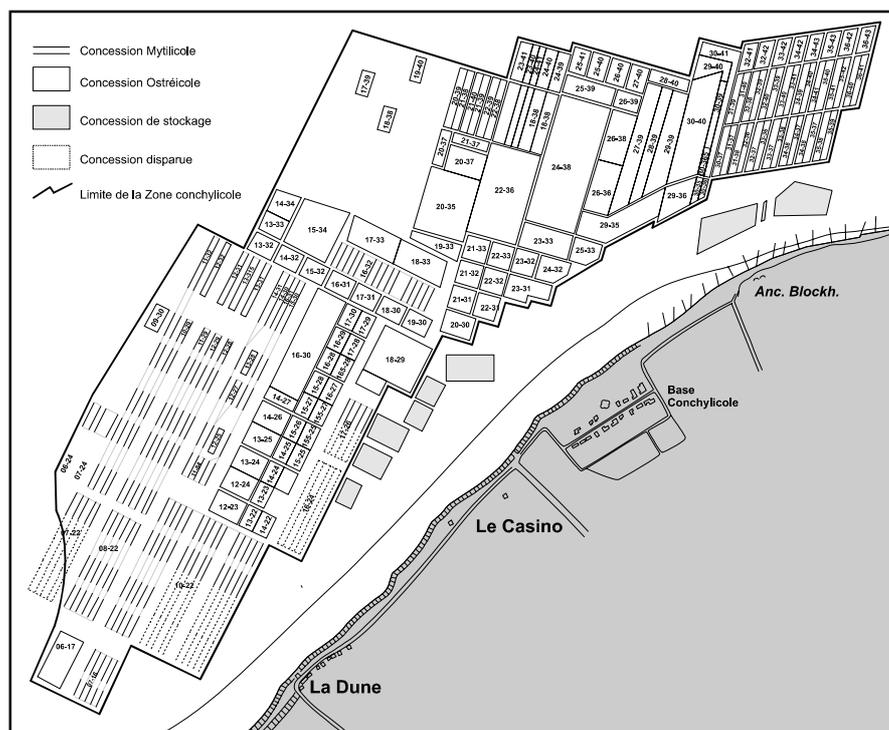


Figure 4 : Cadastre conchylicole de Grandcamp-Maisy au départ de l'étude (juin 1994) d'après feuille N° 10 (Affaires Maritimes de Caen) et observations de terrain.

La Baie des Veys constitue l'un des trois bassins conchylicoles de Basse Normandie avec la Côte Ouest du Cotentin, et le secteur de St-Vaast-La-Hougue (Côte est du Cotentin). Les premiers parcs mytilicoles ont été installés, en Baie des Veys, en 1963, suivis, en 1968 par les premières concessions ostréicoles. La surface totale concédée s'est stabilisée à partir de 1990 et couvre actuellement 162 ha. Au plan sanitaire, la majeure partie de la Baie des Veys a été reclassée salubre en mai 1980. Seuls quelques parcs de la partie sud de la baie restaient encore en zone insalubre. Des efforts importants d'assainissement, particulièrement sur la Vire, ont été nécessaires pour reconquérir cette salubrité. Selon les derniers règlements européens et nationaux, les parcs conchylicoles sont actuellement partagés en deux moitiés par un axe orienté sud-est / nord-ouest. La partie nord des parcs, est considérée comme salubre inconditionnelle (les coquillages peuvent être commercialisés directement). La partie sud, quant à elle, est considérée comme salubre conditionnelle pour les coquillages surélevés (les huîtres doivent subir une phase de purification avant commercialisation) et insalubre pour les fousseurs (Coques).

La production conchylicole de la Baie des Veys est largement dominée par l'ostréiculture, la mytiliculture sur tables ne produisant plus qu'environ 300 t/an. Cette activité représente donc une ressource économique importante pour cette région. La production ostréicole commercialisée de la Baie des Veys reste relativement stable comparée aux autres bassins conchylicoles et oscille autour de 8900 t par an (moyenne sur 1988,1989,1990 et 1995). Une étude des stocks en élevage et des performances de croissance des huîtres, menée par le laboratoire conchylicole de l'IFREMER Ouistreham en 1988, 1989 et 1990 (Kopp *et al.*, 1991) a confirmé que la biomasse en élevage déjà présente constituait un maximum tolérable. Elle montrait en effet qu'une surcharge éventuelle se traduirait par une chute sensible des performances de croissance. Si les productions des autres secteurs ont toutes évolué à la hausse depuis 1990, comparativement, la production de la Baie des Veys stagne, mais la qualité des huîtres et des moules reste très bonne en dépit d'un parasitisme parfois assez important par les vers perforants du genre *Polydora*. Ces huîtres atteignent facilement le classement en "spéciales" selon la norme AFNOR et sont toujours recherchées par les professionnels des autres régions (Charente en particulier). La Baie des Veys est reconnue comme un secteur à forte productivité, où la croissance individuelle et l'engraissement des huîtres sont beaucoup plus élevés que sur les autres bassins bas-normands (Goyard, 1996).

Secteurs	Production 1990	Production 1995	Evolution
<b>Côte Ouest</b>	18 800	21 770	+ 15,8 %
<b>Côte Est</b>	8 140	12 800	+ 57,3 %
<b>Baie des Veys</b>	8 950*	8 700	- 3 %

(\* : moyenne 1988,1989,1990)

Tableau 1 : Production commercialisée des trois bassins ostréicoles de Basse-Normandie (Source IFREMER Port-en-Bessin)

En 1990, date de la dernière enquête sociale et économique réalisée par l'IFREMER, il existait 81 entreprises conchylicoles regroupant 103 concessionnaires (Kopp *et al.*, 1991). Depuis 1990, aucune concession supplémentaire n'a été créée, et les mouvements de concessions se font par transfert/rachat. La majorité des concessions est de petite taille et 71 % des exploitants disposent de moins de 2 ha. Une trentaine d'exploitants n'atteignent pas la dimension minimale de référence (DIMIR) fixée à 1,5 ha. Les producteurs sont majoritaires et une quinzaine d'entreprises locales sont agréées pour l'expédition. Elles sont essentiellement concentrées sur la base conchylicole de Grandcamp-Maisy et commercialisent environ 30 % des huîtres de la Baie. Le reste est commercialisé par des entreprises extérieures à la Baie ou à la Région. Compte tenu de la production totale d'huîtres, le nombre d'emplois salariés directs (en équivalent temps plein) a été évalué à 115. On peut ainsi estimer que plus de 300 personnes vivent directement de l'activité liée à l'ostréiculture (production et/ou commercialisation) en Baie des Veys.

## II. CARACTÉRISTIQUES SÉDIMENTAIRES

### A. HISTORIQUE MORPHOSÉDIMENTAIRE

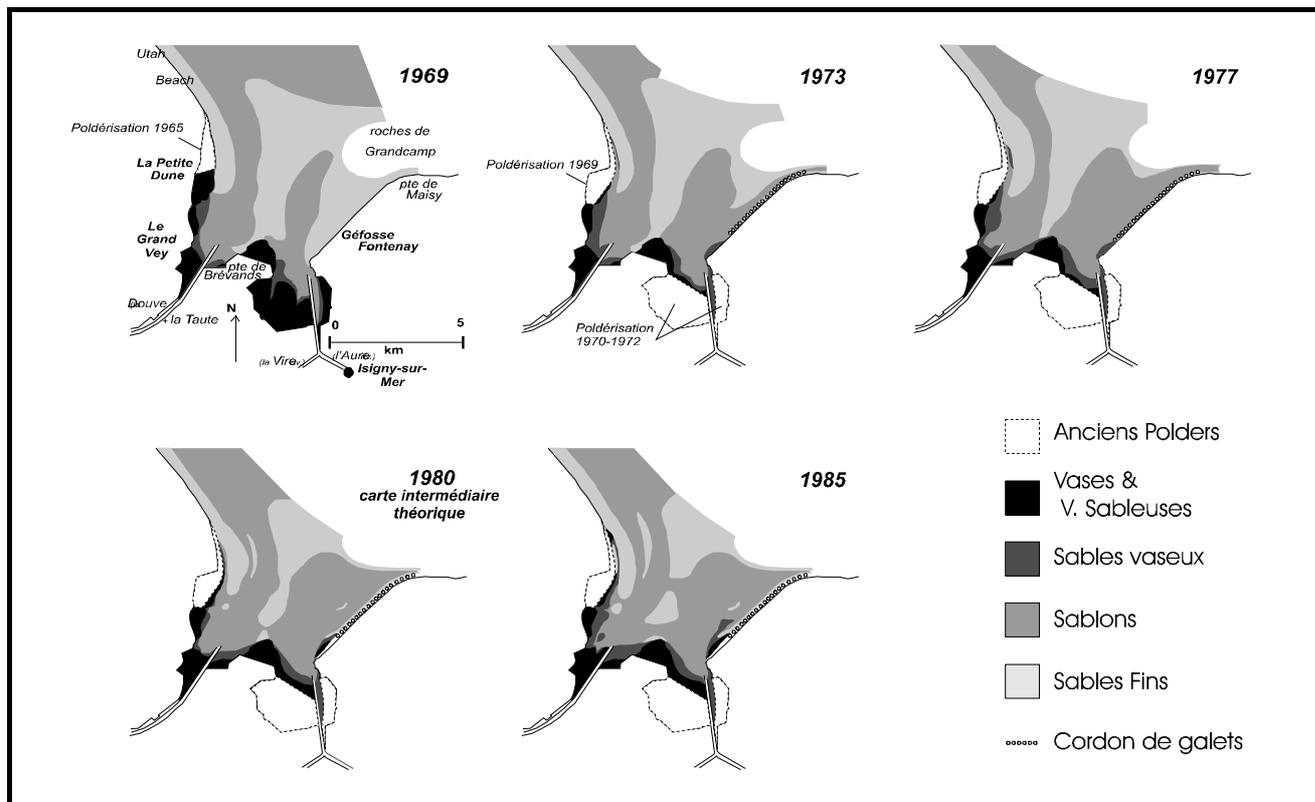


Figure 5 : Evolution morpho-sédimentaire de la Baie des Veys d'après Sylvand (1995).

Sur le plan sédimentaire, les particularités hydrodynamiques de l'estuaire vont induire un gradient granulométrique décroissant de l'ouverture sableuse vers le fond envasé de la baie. Depuis le XVIII<sup>ème</sup> siècle la moitié de la surface intertidale a été poldérisée et la plupart des vasières ont disparu. Depuis 1972, on observe un envasement accéléré du fond de la baie associé à une disparition de l'estuaire de la Vire suite aux endiguements. De plus, faute d'agents hydrodynamiques suffisamment puissants, les remises en suspension sont faibles et les vases s'accumulent en bordure des derniers polders. Les houles de nord-est à nord-nord-est sont responsables de la structure des éléments sableux centraux (corps sableux central) et ouest (barre de déferlement) qui sont en passe de constituer une flèche littorale (Figure 5).

Aujourd'hui, le comblement naturel de la Baie des Veys est accéléré par les multiples interventions humaines et par sa situation géographique particulière. Placée dans une zone de convergence de houles et de transit littoral, la Baie des Veys subit des modifications morphologiques dont les caractères semblent irréversibles. Au cours des 20 dernières années, les fonds sédimentaires de la Baie des Veys ont subi de profondes modifications liées à la fois à des processus naturels communs à toutes les zones estuariennes, mais également à une forte activité anthropique. Les zones initialement définies, morphologiquement et sédimentologiquement comme estuariennes, ont régressé à la suite des derniers endiguements de polders. La disparition des espaces de décantation naturelle, dans les années 60-70, s'est immédiatement accompagnée par une accumulation pélagique en aval de ces polders, en particulier en fond de baie. Ce processus s'est traduit, dès le milieu des années 70 par une régression rapide vers le nord des faciès marins (réduction du corps sableux central, s'accompagnant d'un ensablement des roches de Grandcamp sur le flanc Est) (Sylvand, 1995). Le flanc Ouest de la baie se caractérise, quant à lui, par une intrusion marine à travers la progression rapide d'une flèche sableuse associée à la barre de

déferlement du banc de la Madeleine (Figure 6). La conséquence est un exhaussement progressif du substrat de ce secteur, s'accompagnant naturellement d'une progression du schorre.

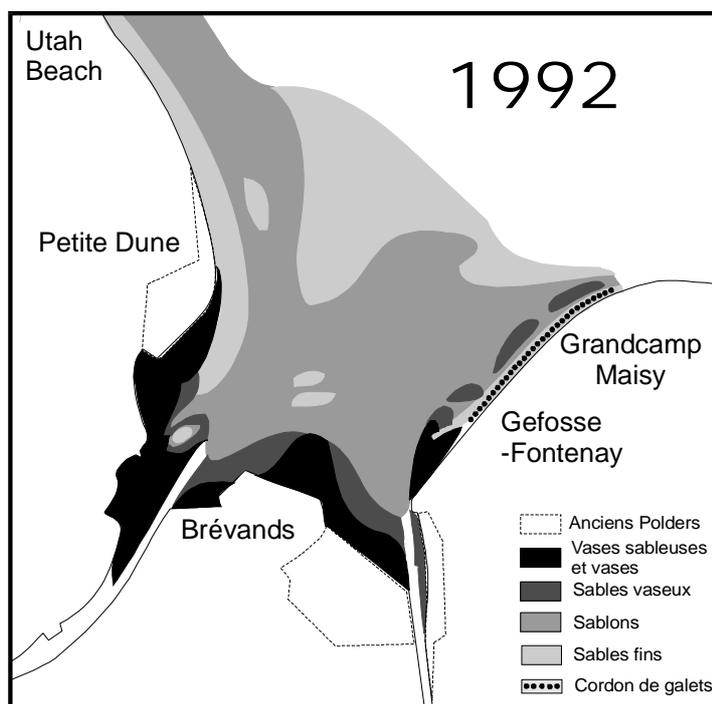


Figure 6 : Répartition des dépôts en Baie des Veys en 1992 (d'après Sylvand, 1995).

Ce processus évolutif général d'affinement des sédiments et de la baisse des influences hydrodynamiques s'accompagne d'une déstabilisation du flanc Est de la baie. Ce secteur, longtemps caractérisé par une grande homogénéité morphologique et sédimentologique est depuis perturbé par la progression estuarienne de la partie Sud. Cependant, l'envasement gagne également ce secteur par le Nord, à la faveur de l'installation progressive des structures tabulaires conchylicoles, véritable frein hydrodynamique (Sornin, 1981). La conséquence de ces aménagements se traduit par une accumulation de sédiment dans la partie Nord des parcs et un lent recouvrement des roches de Grandcamp. Sur le secteur conchylicole, cette tendance prend un caractère préoccupant pour les professionnels et soulèvent de nombreuses questions relatives à l'avenir de la conchyliculture en Baie des Veys.

## B. MÉTHODOLOGIE

### 1. ÉCHANTILLONNAGE ET ANALYSE

L'échantillonnage et l'analyse du sédiment sont les mêmes quel que soit l'objectif envisagé (cartographie spatiale ou suivi temporel). Les techniques et les protocoles utilisés sont les mêmes que ceux largement détaillés par Sylvand (1995).

Les sédiments sont prélevés à l'aide d'un petit carottier de PVC de 4,5 cm de diamètre sur une profondeur de 15 cm. Exceptionnellement, des échantillonnages ont été réalisés sur une profondeur de 30 cm afin de permettre un fractionnement de l'échantillon selon un gradient vertical. Le sédiment est alors conditionné, dans des sachets plastiques étanches, puis immédiatement congelé dès le retour du terrain avant traitement. Par différence entre le poids congelé et le poids sec, le pourcentage pondéral d'humectation est évalué. L'échantillon est ensuite rincé à l'eau douce sur un tamis inox de 40 µm de maille

carrée. Cette étape est indispensable pour éliminer le sel de l'échantillon et séparer la fraction de particules inférieures à 40 µm responsable d'agrégation lors du traitement suivant. L'eau de rinçage est récupérée dans sa totalité, puis mise à décanter 24 h. Le surnageant est délicatement siphonné pour élimination, et le dépôt récupéré. Le sédiment rincé, ainsi que le dépôt de fines sont placés à l'étuve à 60°C jusqu'à poids constant. Dans le cas de prélèvements réalisés au sein de populations denses de *Lanice conchilega*, les tubes sableux sont extraits de l'échantillon durant la phase de rinçage afin de ne pas modifier la composition granulométrique de l'échantillon par les grains de sables constitutifs des tubes.

Une fois parfaitement séché, l'échantillon de sédiment est fractionné de manière homogène en un sous échantillon de 50 g (échantillon vaseux) à 100 g (échantillon sableux) afin d'être tamisé sur une colonne de tamis AFNOR complète de 6,3 mm à 40 µm de maille carrée (progression d'ordre  $\sqrt{2}$  répartie sur 23 tamis). Au terme du tamisage (10 à 15 minutes) les poids de chaque fraction séparée sont évalués, puis cumulés. Les percentiles et percentiles cumulés sont également estimés et servent à la réalisation des classiques courbes granulométriques, ainsi qu'au calcul éventuel des coefficients de Folk (Classement, symétrie, angulosité) (Passega, 1957 ; Folk, 1966 ; Passega & Byramjee, 1969 ; Dupont & Sylvand, 1991). Les paramètres usuels de l'analyse granulométrique sont également déterminés (médiane, mode principal, pourcentage de pélites...etc.). L'ensemble de ces traitements est réalisé en tenant compte d'un facteur de correction (x1,3) sur la maille carrée des tamis utilisés, ceci dans un souci d'homogénéité vis à vis des travaux antérieurs initiés par Le Gall (1970) et conservés par la suite par Sylvand (1995) dans l'étude évolutive de la couverture sédimentaire de la baie.

Le sédiment est alors classé selon une échelle simplifiée par Sylvand (1995) d'après Larsonneur (1971) adaptée à l'étude des corrélations Biocénoses/sédiments. L'échelle de classement est basée sur deux critères : le pourcentage pondéral de particules fines (pélites < 65 µm) lorsque l'échantillon contient plus de 5 % de vase, et le mode principal lorsque le pourcentage pondéral de pélites est inférieur à 5 %.

Type de sédiment	Teneur en Pélites	Mode Principal
<b>Vases</b>	> 75 %	-
<b>Vases Sableuses</b>	De 25 à 75 %	-
<b>Sables Vaseux</b>	De 5 à 25 %	-
<b>Sablons</b>	< 5 %	< 0,2 mm
<b>Sables Fins</b>	< 5 %	0,2 à 0,5 mm
<b>Sables Moyens</b>	< 5 %	0,5 à 1,0 mm
<b>Sables Grossiers</b>	< 5 %	1,0 à 2,0 mm

Tableau 2 : Classification des différents types de sédiments en fonction de leur teneur en pélites et de leur mode principal (D'après Sylvand, 1995).

## 2. MÉTHODE D'INTERPOLATION

Deux types de cartographies sont réalisés selon deux techniques d'interpolation. La première consiste à représenter, sur l'ensemble des parcs, l'évolution des teneurs en vase. Les données (% de pélites dans l'échantillon), de type continu, ont fait l'objet d'une technique classique de krigeage (Cressie, 1991). L'interpolation, ainsi que la représentation graphique, ont été réalisées à l'aide du logiciel SURFER<sup>®</sup>. D'autre part, une seconde carte, représentant les différents types de sédiments, a été réalisée. Les résultats ont fait l'objet d'un codage avant traitement sous la forme de l'attribution d'un numéro (1,2,3...) pour chaque type de sédiment rencontré. Ces données, de type discret, sont plus délicates à interpoler par le logiciel. En effet dans le cas de données continues (% vase) un point se verra attribuer, par interpolation, une valeur intermédiaire entre les points voisins. Cependant, ce principe n'a plus de sens dans le cas de données discrètes. En effet, l'interpolation d'un point encadré par un sédiment de type "1" et un autre de type "3" n'aboutit pas forcément à un sédiment de type "2". Pour pallier ce défaut, la technique d'interpolation utilisée pour les types de

sédiment est basée sur la méthode de triangulation de Delaunay. Cette méthode d'interpolation permet une représentation fidèle des ruptures brutales observées sur le terrain dans la transition des différents types de sédiment (Lee & Schachter, 1980). Après traitement, les cartes issues de ces analyses informatiques ont fait l'objet de retouches graphiques en fonction des situations de terrain observées *in situ*. De plus, la digitalisation de photos aériennes de la zone d'étude nous a également permis de recalibrer l'ensemble des résultats dans le système géodésique Lambert I.

### C. CARTOGRAPHIE SÉDIMENTAIRE DU FLANC EST

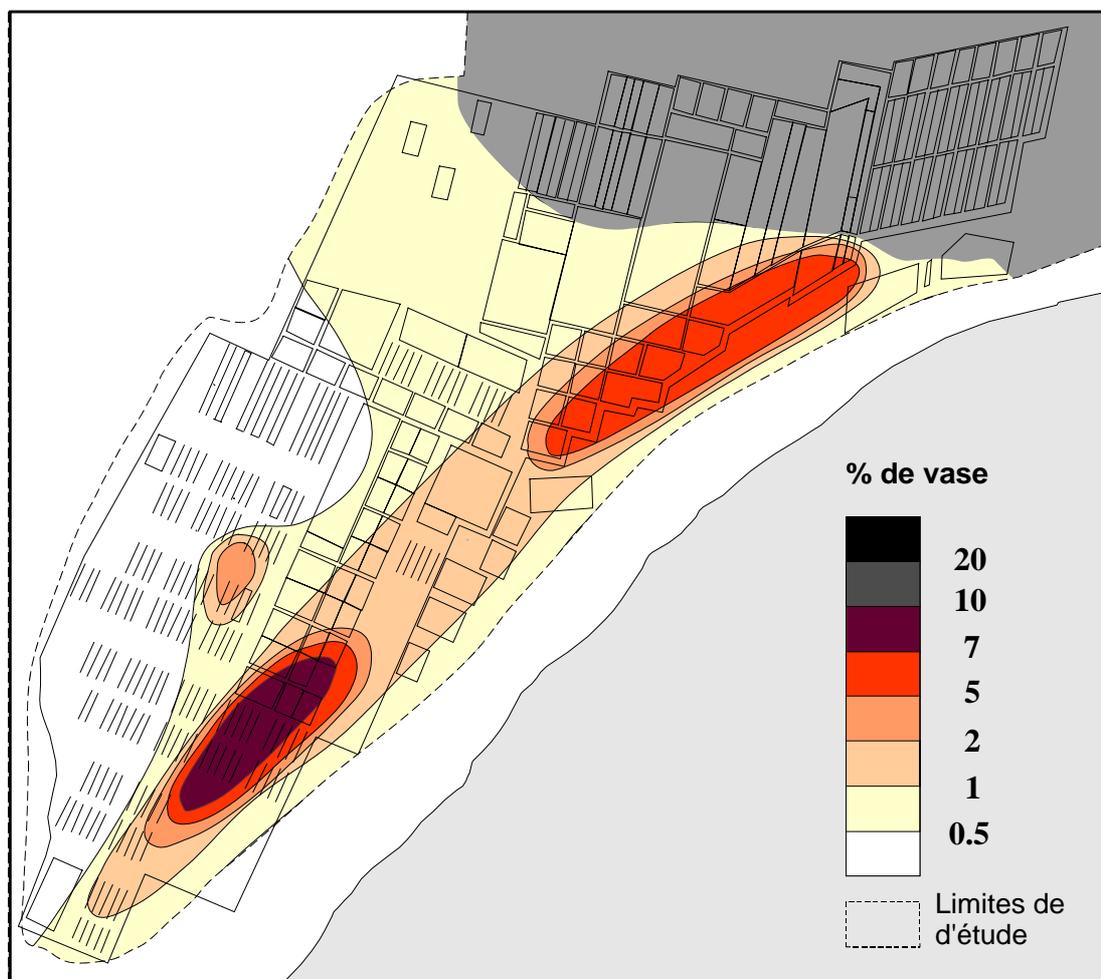


Figure 7 : Développement de l'envasement des parcs conchylicoles de Grandcamp-Maisy en 1992 (d'après Sylvand (1995) modifié par Sylvand (1999), non Publiée).

La première cartographie sédimentaire de la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy remonte à 1992 (Sylvand, 1995). Elle fut réalisée à l'occasion de la couverture sédimentaire de l'ensemble de la Baie des Veys. Une quinzaine de stations couvrait les parcs, réparties le long de trois radiales transversales.

C'est à cette occasion que fut mise en évidence l'apparition d'un cordon envasé le long du trait de côte. Sylvand (1995) qualifie ce phénomène d'anormal car ce secteur, situé en ouverture de Baie, présente, d'un point de vue biocénotique, des caractéristiques clairement marines. La mise en place de ces "poches" envasées est associée à la présence des structures tabulaires ostréicoles, renforcées par les facteurs naturels d'abri de cette zone. Le rôle de frein hydrodynamique, développé par les parcs conchylicoles, favorise la décantation (Sornin, 1981) tandis que les conditions environnementales naturelles rendent difficile la remise en suspension de ces dépôts (Sylvand, 1995).

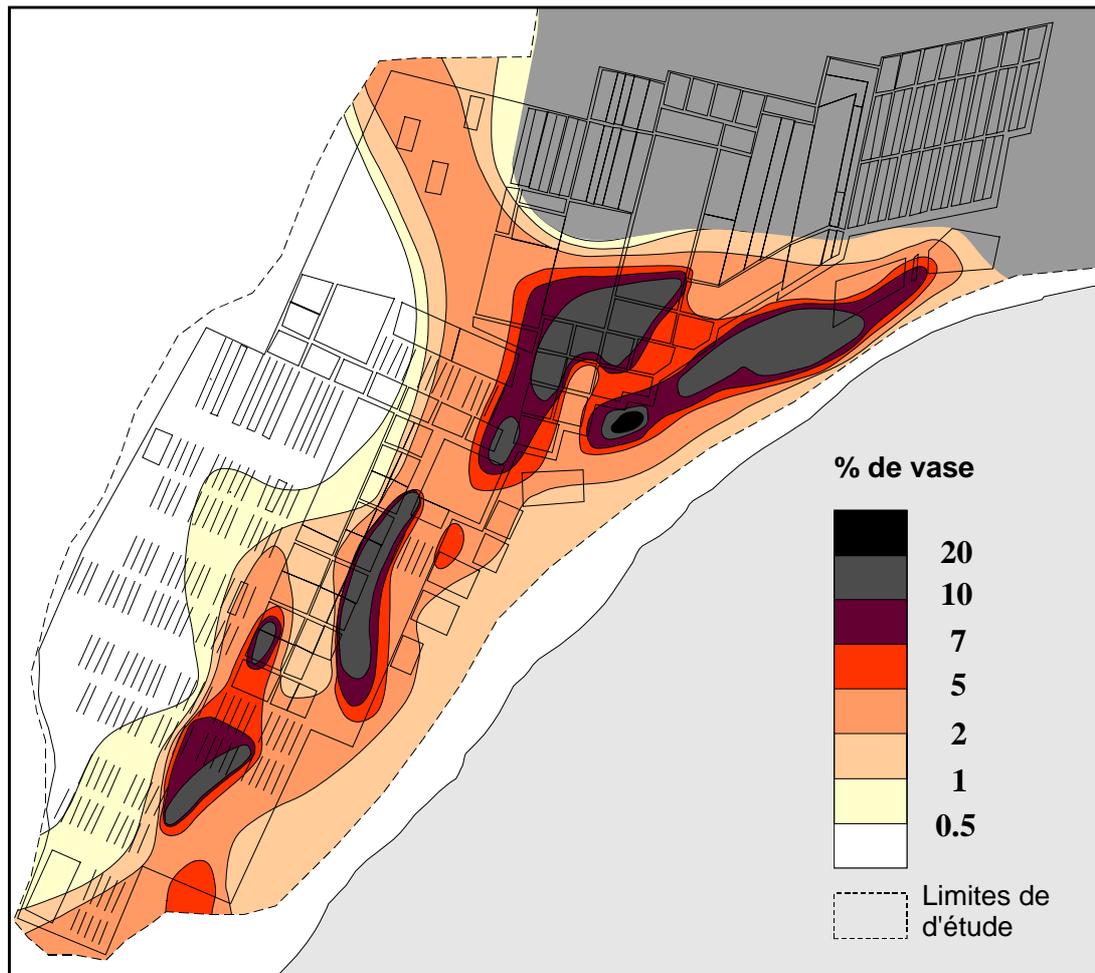


Figure 8 : Cartographie des teneurs en vase du sédiment sur la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy en 1998.

Au cours du mois de juin 1998, une vaste campagne d'échantillonnage de sédiment a été programmée, à l'occasion de la réalisation d'une cartographie de répartition spatiale de la population de *Lanice conchilega*. Une stratégie d'échantillonnage stratifié à deux facteurs hiérarchisés (Frontier, 1983), inspirée des techniques d'évaluation des stocks ostréicoles par l'IFREMER (Kopp *et al.*, 1991) a été choisie. Sur chacune des 120 stations définies, un échantillon de sédiment est prélevé puis analysé selon les protocoles détaillés précédemment. Deux cartographies ont été réalisées concernant 1) les teneurs en vase, afin d'évaluer la progression ou la régression des poches envasées par rapport à la cartographie de 1992 ; 2) la nature du sédiment, afin d'évaluer une éventuelle correspondance avec le développement de la population de *Lanice conchilega*.

D'un point de vue méthodologique, le changement intervenu dans les maillages utilisés (15 points en 1992, contre 120 en 1998), explique les différences observées dans la résolution des deux cartes. En effet cette différence a tendance à lisser les résultats de 1992 alors qu'elle précise ceux de 1998. Malgré cela, de fortes disparités se manifestent. En 1992, les plus fortes teneurs en vases dépassaient à peine 7 %. En 1998 (Figure 8), le sédiment s'est considérablement enrichi en particules fines qui atteignent, en bordure est des parcs, près de 20 % du pourcentage pondéral du sédiment. Limité sur deux taches en 1992, l'envasement semble gagner l'intérieur de la zone conchylicole autant vers le sud que vers le nord. La partie ouest des parcs, caractérisée par un hydrodynamisme plus important reste préservée de cette contamination.



Figure 9 : Evolution de l'envasement (> 5% de pélites) entre 1992 et 1998.

La superposition des cartographies successives de 1992 et 1998 met en évidence un étalement des poches envasées. Les deux taches initiales, parfaitement individualisées en 1992, sont en cours de jonction. Dans le même temps, la tache sud semble progresser vers l'amont.

Ces résultats tendent à confirmer les tendances prévisionnelles développées par Sylvand (1995). Malgré sa situation relativement exposée en ouverture de baie, la zone conchylicole développe un envasement anormal pour ce type de faciès. La responsabilité de la présence des structures conchylicoles n'est pas à écarter (Sornin, 1981) cependant, cette évolution est ici particulièrement rapide et reste, sans nul doute, un des aspects les plus préoccupants pour l'avenir de la conchyliculture de ce secteur.

### III. TOPOGRAPHIE DE LA ZONE D'ÉTUDE

Un des problèmes majeurs rencontrés sur la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy réside dans l'accélération des processus de sédimentation et d'engraissement observée depuis quelques années. Déjà signalés dès 1986 (Sylvand, 1996), ces processus se sont considérablement accélérés ces dernières années. Ainsi, sur les dix dernières années, la partie centrale des parcs conchylicoles subit un exhaussement continu pouvant atteindre plus d'un mètre par endroit. Si de tels processus sont naturels dans les milieux estuariens, l'échelle de temps à laquelle ils se déroulent (la décennie) soulève de nombreuses questions quant à l'avenir de la conchyliculture en baie des Veys à moyen terme.

#### A. MÉTHODOLOGIE

C'est afin d'évaluer cette situation que le Laboratoire Conchylicole de l'IFREMER Port en Bessin a décidé de faire réaliser, par le laboratoire de géomorphologie de l'Université de Caen, une couverture topographique de toute la zone concernée en septembre 1995 (GRESARC, 1996). Le levé topographique a été effectué à l'aide d'un théodolite électro-optique WILD® TI 1000. Dix stations, réparties sur l'ensemble de la zone, servent à l'établissement d'une polygone de base. Le levé est réalisé selon une maille régulière de 50 m. Le recalage en altitude de l'ensemble du relevé est effectué à partir d'une borne IGN située à proximité (église de Maisy). Les 1 500 points du relevé ont permis la constitution d'un modèle numérique de terrain, à l'aide du logiciel SURFER®, couvrant plus de 300 ha selon une maille calculée de 20 m. La technique utilisée est le krigeage, reposant sur un modèle de variogramme linéaire, sans effet de nœud ni de diffusion (du fait de la régularité de la maille du levé) (Cressie, 1991).

#### B. MODÈLE NUMÉRIQUE DE TERRAIN

D'un point de vue topographique, le secteur conchylicole de la Baie des Veys se caractérise par une pente sud/nord. La partie nord-est, la plus basse, repose sur un platier rocheux irrégulier mais relativement horizontal. Ces affleurements, orientés selon une direction sud-nord, font progressivement place à une couverture sédimentaire en haut de plage. Le front de marée y progresse, durant le flot, parallèlement au trait de côte. La présence des tables ostréicoles crée une barrière hydrodynamique qui a pour conséquence de constituer une zone de convergence en haut de plage. Cette particularité est confirmée par la présence et le développement d'une poche vaseuse en bordure haute des parcs (Figure 9). Cependant, le secteur ostréicole conserve un caractère exposé qui limite la sédimentation dans le nord de la zone exploitée.

Le secteur sud-ouest présente, quant à lui, un faciès plus complexe et un relief marqué. Ce secteur est caractérisé par deux encaissements parfaitement individualisés jouant le rôle de chenaux naturels de vidange et de remplissage des parcs (Figure 10). A l'ouest, une importante dune hydraulique isole les parcs conchylicoles du chenal d'Isigny, qui les borde. Cette accumulation de sédiments se traduit par un dénivelé de 3,62 m entre les deux altitudes extrêmes de la zone (soit une pente relative de 0,13 %).

Cette morphologie particulière de l'estran va déterminer les caractéristiques hydrodynamiques locales durant le cycle de marée. La présence des zones encaissées, que ce soit dans la partie nord des parcs ou au niveau des chenaux, va induire un processus de convergence des masses d'eau pendant le flot (Figure 11). Dès les premiers instants de la marée, l'eau emplit brutalement les chenaux à des vitesses pouvant atteindre  $3 \text{ m.s}^{-1}$  (Le Gall, 1970). Dans un second temps, lorsque les chenaux sont totalement remplis, l'immersion des parcs va s'établir par débordement progressif.

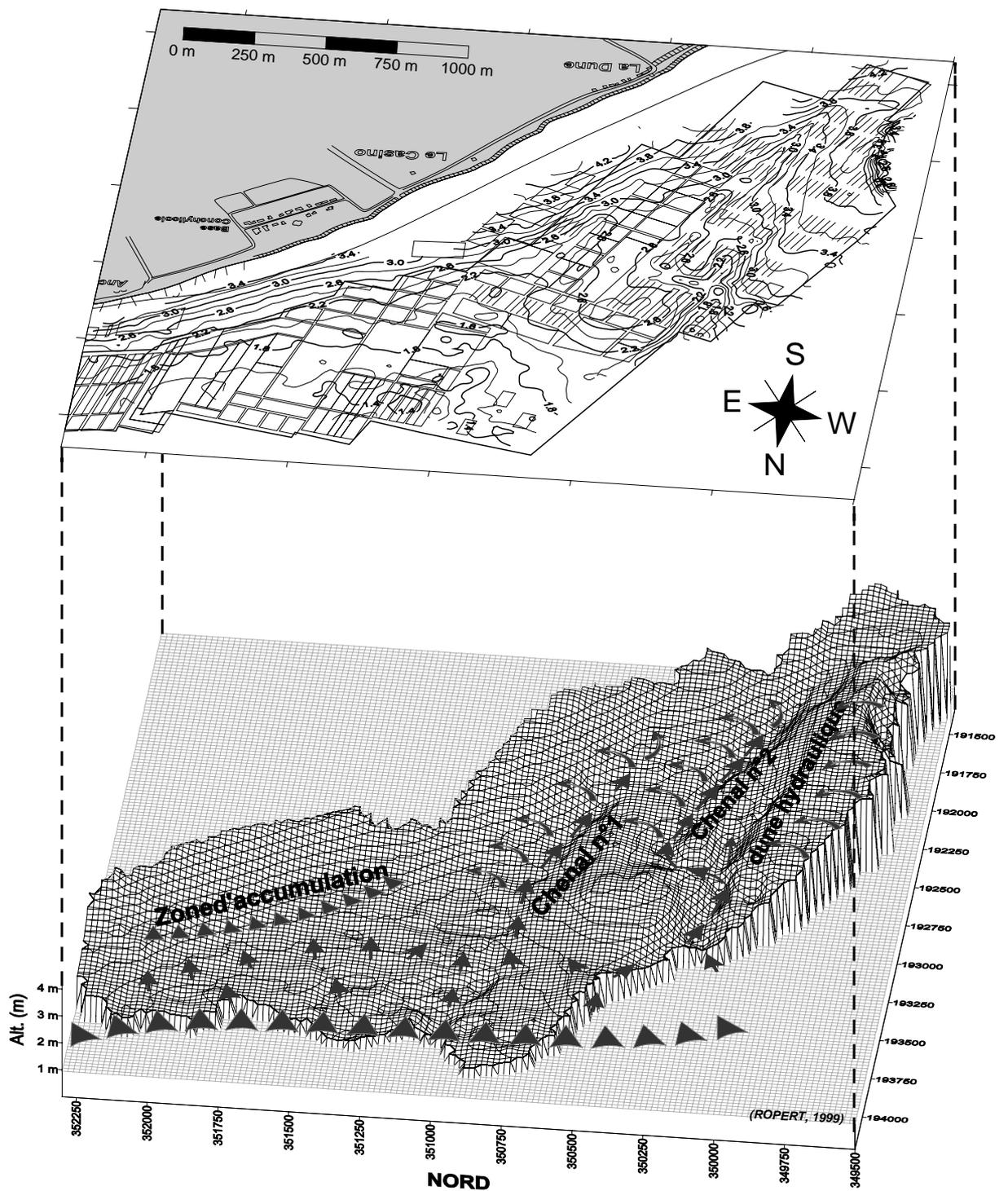


Figure 10 : Modèle numérique de terrain du secteur conchylicole de la Baie des Veys (D'après GRESARC, 1996)

Lors du jusant, un processus inverse se met en place. Les particules apportées par le flot sont alors exportées vers le large au fur et à mesure de la vidange des parcs. Sur un cycle de marée, les deux chenaux sont immergés pendant une période continue de 8 heures (vive-eau) à 12 heures (morte-eau).

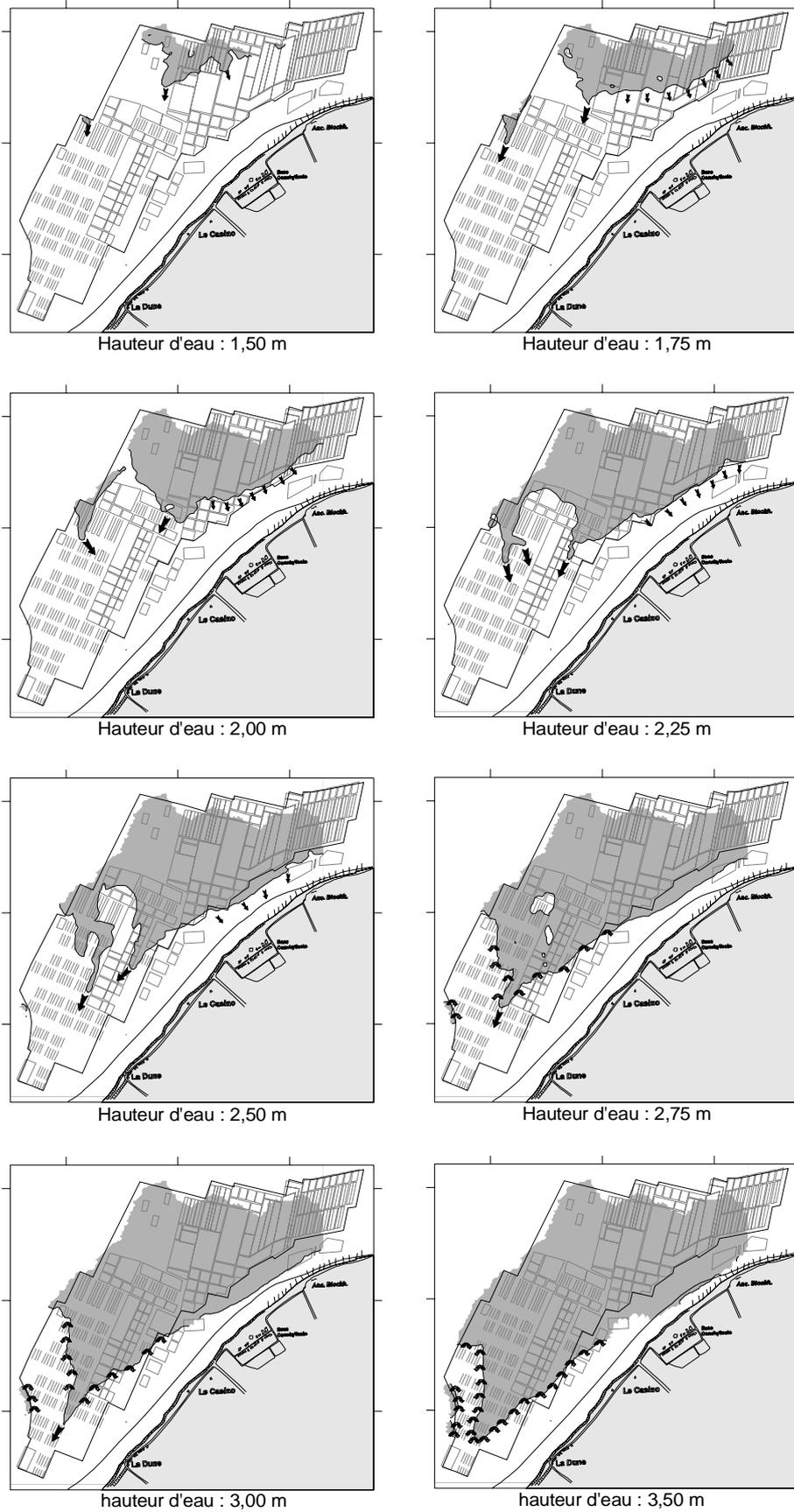


Figure 11 : Simulation de l'immersion des parcs conchylicoles pendant le flot d'après le modèle numérique de terrain. Progression par pas de 0,25 m, les flèches symbolisent la progression du front de marée (d'après GRESARC, 1996)

## IV. HYDROLOGIE

Les travaux relatifs à la qualité hydrologique de la Baie des Veys sont nombreux, (Brochard, 1981 ; Billet, 1993 ; Meunier *et al.*, 1993 ; Godefroy & Etourneau, 1994 ; Renouf, 1994, 1995 ; Ropert, 1994 ; Sylvand, 1995 ; Godefroy *et al.*, 1997), mais ils constituent souvent un aperçu trop ponctuel dans l'espace ou dans le temps pour permettre une approche évolutive des caractéristiques hydrologiques de la Baie. Ainsi, le R.N.O. (Réseau National d'Observation), mis en place en Baie des Veys depuis 1993 reste-t-il pour le moment peu exploitable dans le cadre d'un suivi temporel. En effet, seules 10 campagnes d'échantillonnage ont été réalisées en 5 ans. De plus, les protocoles de prélèvements ont été modifiés en 1995. Les travaux de Sylvand (Meunier *et al.*, 1993 ; Sylvand, 1995) abordent les notions de flux, mais restent trop ciblés sur une partie du cycle de marée pour pouvoir dégager de grandes tendances.

Il faut attendre 1994-1995 pour qu'un premier travail de réel suivi saisonnier des paramètres hydrologiques soit réalisé (Godefroy *et al.*, 1997). Ces auteurs se sont attachés à caractériser et quantifier les apports d'eau douce en Baie des Veys pendant une année par la mesure de plusieurs paramètres physico-chimiques et bactériologiques (Azote, Phosphore, Matières en Suspension et Colimétrie). Ce travail, a permis : 1) de définir, pour la Baie des Veys, des valeurs limites de rejets à ne pas dépasser pour rester en accord avec les normes requises, les critères d'objectifs de qualité et les recommandations du ministère de l'environnement ; 2) de déterminer une échelle qualitative (appelée "grille de lecture synthétique") répartissant chaque paramètre en quatre classes de qualité (cette grille permet de caractériser et d'identifier les secteurs les plus touchés et les paramètres les plus perturbants pour le milieu) ; 3) enfin, de quantifier, en terme de flux, le potentiel polluant de chacun des apports en Baie des Veys.

Ce travail a permis de dresser un premier bilan global de la qualité des apports en Baie des Veys. Les résultats soulignent nettement l'importance des flux des rivières de l'Aure et de la Vire. Toutefois, l'absence de suivi hydrologique dans le milieu marin ne permet pas d'appréhender le devenir de ces apports telluriques et leur influence sur la qualité du milieu littoral (Godefroy *et al.*, 1997).

Au cours des années 1995 et 1996, il a été fait le choix de s'orienter vers la réalisation d'une étude hydrologique sur l'ensemble des parcs conchylicoles (Ropert, 1998). Cette direction prise dans mes activités fut motivée par l'étroite corrélation entre l'existence et le devenir des communautés benthiques et la qualité du milieu dans lequel elles se développent. La bibliographie sur ce sujet est en effet riche (Dauvin, 1993). Bellan & Bourcier (1990) étudient la réponse à une perturbation chronique liée au débouché en mer d'émissaires urbains, entraînant une surcharge en matière organique ; Glémarec & Hily (1981) parviennent à établir un schéma de répartition des espèces benthiques dans les milieux hypertrophes de Bretagne en fonction de l'influence relative des facteurs du milieu. Pearson & Josefson (1985), Rosenberg (1985), Rachor (1990), Beukema (1991), Gray (1992) sont autant d'auteurs de travaux relatifs à l'étude de l'évolution de la macrofaune en milieu eutrophisé. Dauvin (1991) décrit la reconstitution des peuplements benthiques de la Baie de Morlaix sur plus de 10 ans suite à une pollution par les hydrocarbures (catastrophe de l'*Amoco Cadiz*, mars 1978). Du fait de la sédentarité et de la longévité des espèces de la macrofaune, le benthos intègre les variations de l'environnement et s'en révèle un très bon indicateur. Comme l'a souligné Bilyard (1987), " *...le benthos est beaucoup mieux indiqué que les autres groupes biologiques marins (plancton, poisson, oiseaux marins) pour mesurer les stress environnementaux, car ce maillon intègre les variations et les perturbations, à la fois de la colonne d'eau et de la colonne sédimentaire...* ".

L'ensemble de ce travail ne fera pas l'objet, ici, d'un développement détaillé. Seuls les principaux résultats seront exposés, et le lecteur pourra se reporter en annexe pour de plus amples détails.

## A. MÉTHODOLOGIE

L'absence de données qualitatives et quantitatives relatives à la qualité des masses d'eau sur les parcs conchylicoles a été à l'origine de ce travail de suivi régulier sur la zone d'étude. Le but de ce travail consistait à évaluer les variations saisonnières des paramètres hydrologiques durant le flot, sur une échelle temporelle d'une année complète. Les paramètres étudiés étaient au nombre de 13 : Température, salinité, Ammoniaque ( $\text{NH}_3$ ), Nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ), Nitrites ( $\text{NO}_2^-$ ), Orthophosphates ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), Silicates ( $\text{Si(OH)}_4$ ), Matière en suspension (MES) et turbidité, Matière organique particulaire (MOP), Chlorophylle a (Chla) et Phaeophytine (Phae) et C.H.N.

Les protocoles développés dans cette étude tiennent compte directement des connaissances déjà acquises sur le site (Topographie, Biocénologie, Hydrodynamique...).

### 1. TECHNIQUES DE PRÉLÈVEMENT

Les prélèvements automatiques sont réalisés à l'aide d'une bouteille plastique (1 litre) munie d'un bouchon équipé d'un siphon (Figure 12). Lorsque ce dernier se fait recouvrir par la marée, l'eau pénètre dans la bouteille immédiatement. Une fois remplie, une bulle d'air à l'extrémité du tuyau d'évacuation empêche toute contamination de l'échantillon durant le reste de la marée. Les bouteilles sont enveloppées d'un film aluminium opaque permettant une isolation lumineuse.

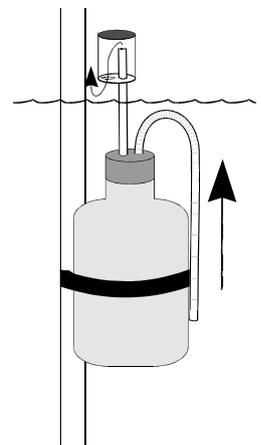


Figure 12 :  
Bouteille de prélèvement.

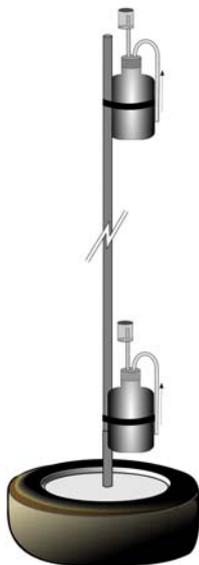


Figure 13 :  
Perche de prélèvements.

Cette technique est adaptée des travaux réalisés en Baie de Somme à l'occasion des études de suivis hydrologiques du GEMEL de Picardie (Rybarczyk, 1993)

Les bouteilles d'échantillonnage sont fixées sur des perches en acier inoxydable (Figure 13). En multipliant le nombre de bouteilles fixées sur les perches, il est possible de travailler selon plusieurs échelles possibles :

D'un point de vue spatial, l'implantation de plusieurs perches sur un secteur permet d'appréhender les processus selon un plan horizontal dans l'espace d'étude.

Il est également possible, selon cette technique, de prélever plusieurs échantillons en même temps à différents niveaux de la colonne d'eau et donc d'appréhender les variations verticales des paramètres physico-chimiques. Cet aspect n'a pas été exploité dans ce travail du fait de la multiplicité des échantillons qu'il induit.

D'un point de vue temporel, l'échantillonnage s'effectuant lorsque l'eau arrive à hauteur de la bouteille, on obtient autant d'échantillons dans le temps que de niveaux d'échantillonnage sur la perche.

A l'occasion de ce travail, les perches ont été équipées de deux bouteilles : la première, à la base, prélève un échantillon de la première eau qui arrive sur le point en début de flot. La seconde bouteille, placée plus haut, prélève un échantillon à mi-marée. Cet échantillonnage est effectué à une vingtaine de centimètres de la surface.

Un socle ensablé permet de marquer la station sur le terrain avec une grande précision. Les perches sont préparées au laboratoire puis placées sur le terrain à la basse mer du matin, elles sont récupérées lors de la basse-mer suivante.

## 2. CHOIX DES STATIONS DE SUIVI

Le choix des stations d'échantillonnage a été déterminé par les particularités topographiques. Nos points de prélèvements ont été organisés selon un gradient nord-est sud-ouest, en tenant compte des particularités hydrodynamiques du secteur (Figure 14 & Figure 15).

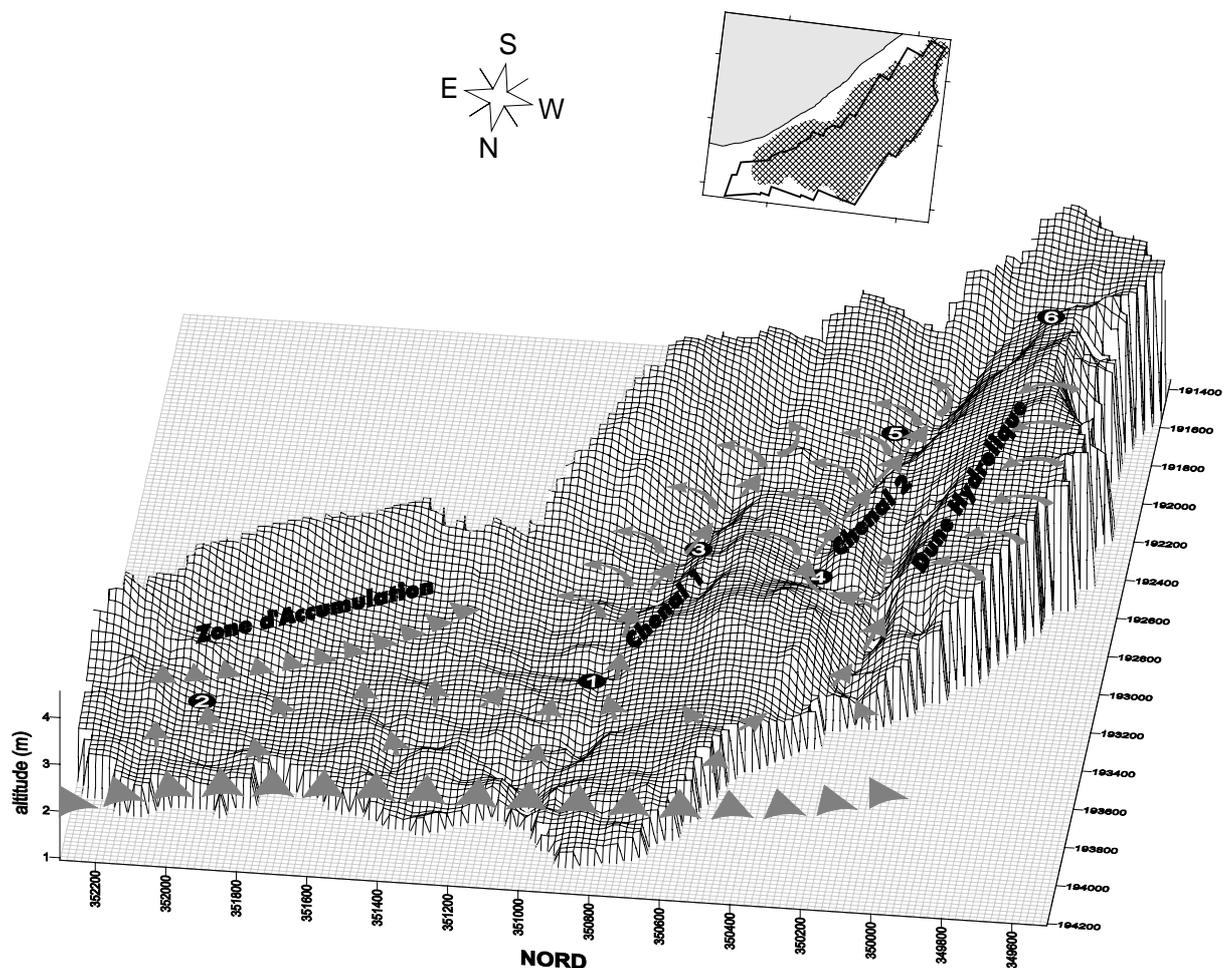


Figure 14 : Topographie générale du secteur conchylicole de la Baie des Veys (système Lambert 1, cote marine)  
(s : évolution du front de marée durant le flot, ● : Positions des stations de prélèvements)

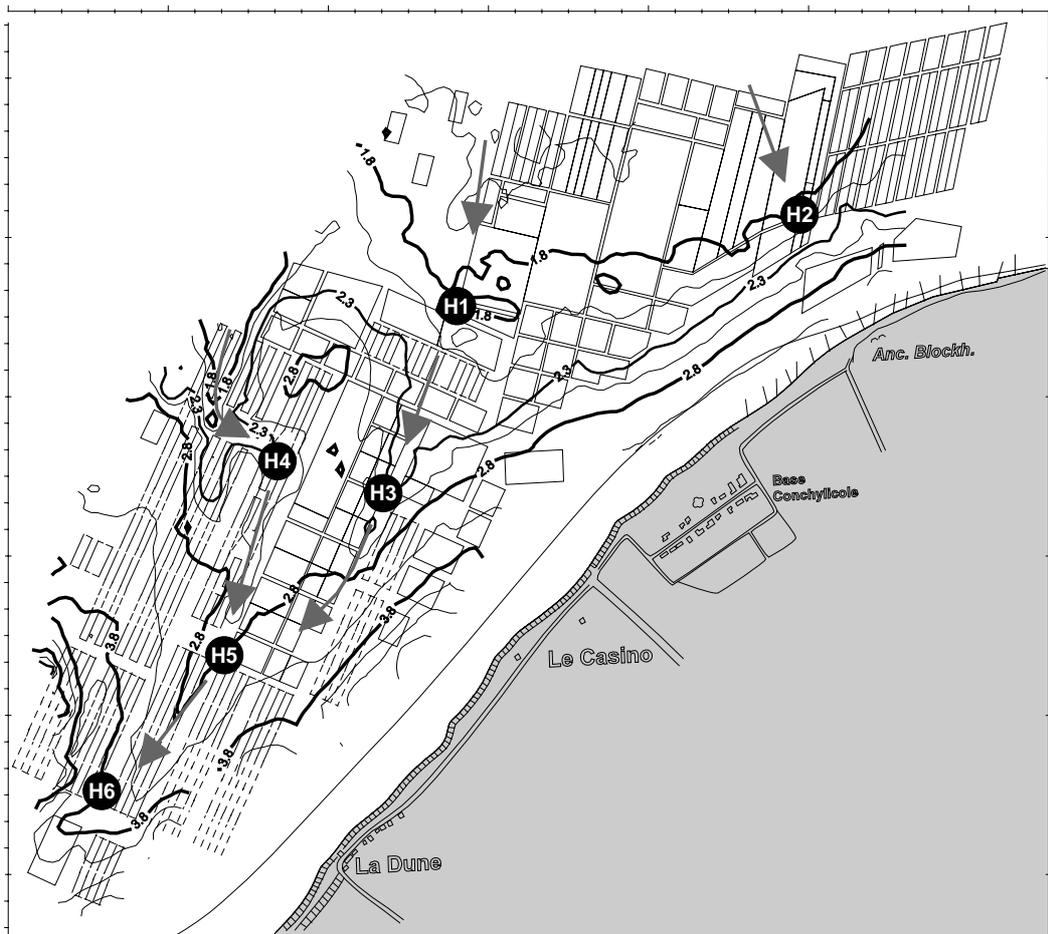


Figure 15 : Positionnement des perches destinées au suivi hydrologique du Secteur conchylicole de Grandcamp-Maisy. Les flèches grises symbolisent le déplacement des masses d'eau pendant le flot

**H1** : la perche est située à l'entrée du premier chenal (Figure 14) sur la cote marine 1,80. Lors du flot, l'eau arrivant sur ce point n'a pas encore été en contact avec les structures ostréicoles. Elle est donc considérée comme référence de la qualité hydrologique de l'eau pénétrant sur le secteur.

**H2** : Située sur la même cote marine que H1 (1,80 m), cette perche se localise au nord-est sur le platier rocheux de Grandcamp. C'est également le point le plus éloigné de l'ouverture de la Baie.

**H3** : Cette perche se localise dans le prolongement du premier chenal, à la cote 2,30 m. En début de flot, elle prélève l'échantillon dans la même masse d'eau que celle qui a recouvert le point H1.

**H4** : Située sur la même cote que H3 (2,30m), cette perche prélève de l'eau qui pénètre dans les parcs par le second chenal (Figure 10). A ce niveau, la masse d'eau, en provenance de l'extérieur n'a pas encore été en contact avec les structures conchyliques.

**H5** : Positionnée sur la cote 2,80 m, cette perche se situe à la jonction des deux chenaux et reçoit donc une masse d'eau constituée par le mélange de la masse d'eau arrivant du point H4 d'une part et d'autre part de celle provenant successivement du point H1 et H3. A ce stade, la topographie du terrain interdit toute contamination par la masse d'eau issue directement du chenal d'Isigny à l'ouest du point H5.

**H6** : Située à l'extrême sud du secteur, sur la cote 3,80 m cette perche est la dernière à être submergée. Là encore, la masse d'eau échantillonnée à l'arrivée du flot est la même que celle échantillonnée au point H5 trente minutes auparavant. La présence de la dune hydraulique (Figure 10), en bordure du chenal d'Isigny, interdit toujours le passage d'eau douce en provenance du chenal, vers ce point.

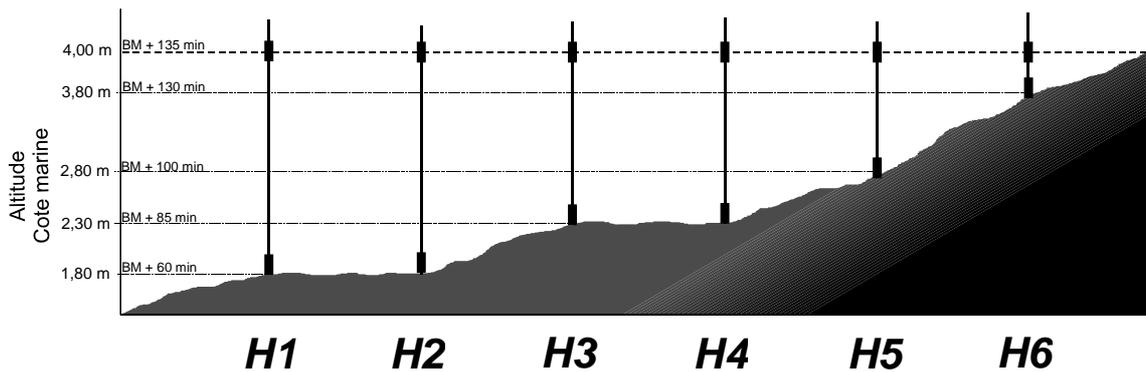


Figure 16 : Profil relatif le long d'une radiale fictive des 6 perches les unes par rapport aux autres (Cote marine) et instant du prélèvement par rapport à la Basse mer.

La Figure 16 montre la répartition topographique des perches les unes par rapport aux autres. Les perches H1 et H2 sont délibérément placées à la même cote marine, de telle sorte que le premier échantillon est prélevé en même temps sur les deux points (BM + 60 min.). Il en est de même pour les perches H3 et H4 (BM + 85 min.). Sur chacune des 6 perches la seconde bouteille de prélèvement est ajustée sur la cote marine 4 m (correspondant à la mi-marée : BM + 135 min.), de telle sorte que l'échantillonnage soit synchrone sur l'ensemble des points, permettant d'avoir une vision instantanée des masses d'eau sur toute la zone conchylicole. Le prélèvement est considéré comme représentatif de l'ensemble de la colonne d'eau par la faible profondeur de la zone et de la présence des structures tabulaires ostréicoles qui homogénéisent le milieu.

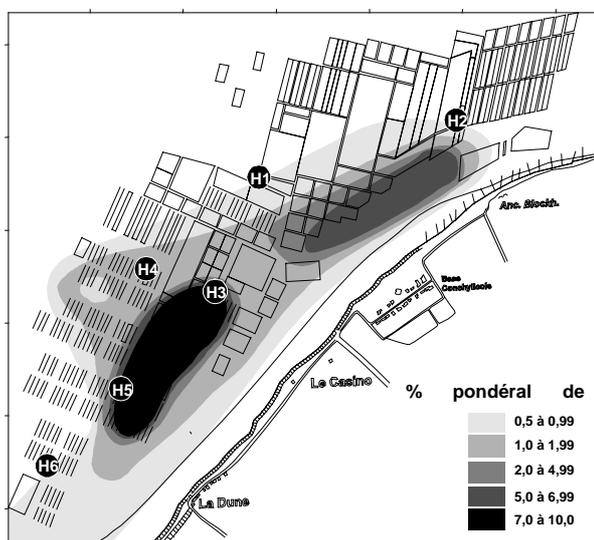


Figure 17 : Caractérisation de l'envasement des parcs conchylicoles en 1992 (d'après Sylvand, 1995) et positionnement relatif des points de prélèvements.

Les points H1 à H5 sont disposés le long d'un gradient d'envasement mis en évidence en 1992 (Sylvand, 1995). Le point H6, situé sur la dune hydraulique bordant le chenal d'Isigny, se caractérise par un sédiment non envasé. Cette particularité est liée aux conditions hydrodynamiques fortes de ce secteur (Figure 17).

### 3. PROTOCOLES D'ANALYSE

En dessous d'un coefficient de 80, les points H1 et H2 restent immergés à marée basse, et sont donc inaccessibles. De ce fait toutes les campagnes sont programmées lors de grandes marées. Dès lors, les perches sont mises en place à la basse mer du matin, les prélèvements s'effectuant durant le flot suivant. Les bouteilles sont relevées à la basse mer du soir. Elles sont hermétiquement refermées puis conservées au frais (4° C) et à l'obscurité pour être exploitées dès le lendemain matin.

L'ensemble des protocoles d'analyse pour chacun des paramètres fait l'objet d'une revue détaillée par Ropert (1998). Seuls sont présentés ici les protocoles les plus pertinents vis à vis de la problématique *Lanice conchilega*.

#### a) Température

La technique de prélèvement sur perche ne permet pas de mesure directe de la température dans l'échantillon. Par contre, une sonde de mesure de type SENSOR TPS® (Société MICREL, Hennebont), appartenant au Laboratoire Conchylicole de l'IFREMER à Port en Bessin, a été utilisée sur le terrain. Cette sonde permet une mesure de trois paramètres : la température ( $\pm 0,1$  °C), la salinité ( $\pm 0,1$  ppt) et la profondeur d'immersion ( $\pm 0,5$  %). Elle est placée dans une poche à huîtres sur le point H1. La fréquence d'acquisition a été choisie à 20 minutes afin d'étendre l'autonomie de la sonde à 8 semaines. La mesure de la profondeur d'immersion permet de dissocier les mesures effectuées dans la masse d'eau de celles effectuées lorsque la sonde est émergée (basse mer). La sonde est placée sur le terrain de manière permanente depuis le mois d'avril 1996.

#### b) Salinité

Outre les mesures obtenues en continu par la sonde TPS sur le terrain, chaque échantillon fait l'objet d'une estimation de la salinité dès le retour au laboratoire par mesure de la conductivité (sonde TETRACON 96a-4®) afin de mettre en évidence les variations spatio-temporelles de salinité sur la zone au cours du flot.

#### c) Matières en suspension et matière organique particulaire

Les matières en suspension (MES) sont évaluées par filtration de 250 ml sur une membrane en microfibre de verre (type Whatman GF/F : rétention de particules de 0,7  $\mu\text{m}$ ). Après rinçage et séchage à l'étuve pendant 24 h, les MES sont estimées par pesée ( $1/100^{\text{ème}}$  de mg selon Aminot et Chaussepied, 1983). Les filtres sont ensuite calcinés pendant 2h à 450°C afin de déterminer la teneur en matière organique (MO) contenue dans la fraction particulaire des échantillons.

#### d) Turbidité

La turbidité est évaluée à l'aide d'un turbidimètre de type HACH 2100®. Un échantillon d'environ 30 ml est introduit dans l'appareil, le résultat est immédiatement transmis par l'appareil en NTU.

#### e) Chlorophylle a et phæophytine

Après filtration sur membrane en microfibre de verre (type Whatman GF/F : diamètre de pore de 0,7  $\mu\text{m}$ ), les échantillons sont congelés à l'abri de la lumière avant d'être analysés. Ces composés sont quantifiés par la méthode fluorimétrique adaptée d'Aminot & Chaussepied (1983) par Razet *et al.* (1996).

#### f) C.H.N

Un échantillon de 50 ml est filtré sur membrane de microfibre de verre (type Whatman GF/F : diamètre de pore de 0,7  $\mu\text{m}$ ). Après passage pendant 10 secondes dans des vapeurs d'acide, le filtre est conservé à l'étuve à 40 °C (Razet, comm. pers.). Les analyses sont réalisées avec un doseur CHN Perkin Elmer modèle 240 selon la méthode de Kerambrun & Szekiolda (1969) détaillée par Razet *et al.* (1996).

#### 4. CALENDRIER DE TERRAIN

Au total, 21 campagnes ont pu être programmées, et seule la dernière (26 mai 1997) n'a pu être maintenue suite à panne mécanique du véhicule 4x4 nécessaire à l'installation des perches sur le terrain. Les six premières campagnes n'ont été effectuées que sur 3 des 6 points.

	DATE	Coefficient de marée	Basse Mer matin	Basse Mer soir	Points échantillonnés
1	18 avril 1996	105	06h33	18h55	H1 - H3 - H6.
2	06 mai 1996	105	07h38	20h00	H1 - H3 - H6.
3	20 mai 1996	80	07h30	19h40	H1 - H3 - H6.
4	04 juin 1996	105	07h28	19h48	H1 - H3 - H6.
5	18 juin 1996	86	06h30	18h45	H1 - H3 - H6.
6	03 juillet 1996	109	07h18	19h48	H1 - H3 - H6.
7	17 juillet 1996	80	06h42	19h10	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
8	31 juillet 1996	105	06h18	18h43	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
9	19 août 1996	80	08h25	20h13	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
10	02 septembre 1996	90	08h14	20h45	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
11	16 septembre 1996	90	07h32	19h47	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
12	30 septembre 1996	104	07h45	20h02	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
13	14 octobre 1996	94	06h36	18h53	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
14	14 novembre 1996	97	06h35	18h55	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
15	12 décembre 1996	102	05h39	18h02	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
16	27 janvier 1997	103	07h48	20h01	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
17	10 février 1997	115	06h48	19h09	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
18	11 mars 1997	117	06h29	18h48	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
19	10 avril 1997	107	06h46	19h04	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
20	25 avril 1997	95	06h15	18h31	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.
21	08 mai 1997	105	05h43	18h01	H1 - H2 - H3 - H4 - H5 - H6.

Tableau 3 : Calendrier des campagnes hydrologiques (1996-1997)

## B. TEMPÉRATURE ET SALINITÉ

### 1. TEMPÉRATURE

Le milieu marin agit comme un tampon dont l'inertie thermique atténue considérablement les variations de température atmosphérique. Sur l'estran, la faible épaisseur de la couche d'eau (quelques mètres) et le brassage lié au rythme de balancement des marées rend le milieu aquatique beaucoup plus sensible aux fluctuations de la température extérieure (Figure 18). L'amplitude thermique peut atteindre plusieurs degrés sur un demi-cycle de marée. Dans ces conditions, il est délicat de définir une valeur de température qui soit représentative de l'ensemble de la masse d'eau, le jour du prélèvement.

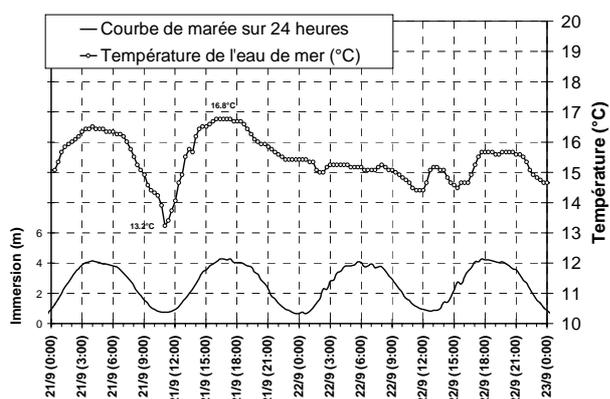


Figure 18 : Variation de la température de l'eau de mer en fonction du cycle de marée sur 48 heures (fréquence de mesure : 20 minutes)

Pour pallier ce handicap, il a été choisi de caractériser ce paramètre par la température moyenne, sur deux heures au moment de la pleine mer (Figure 19). L'erreur standard de cette mesure est systématiquement inférieure à 0,5 %. L'appareil de mesure est placé à 30 cm du sol (niveau des tables à huîtres). L'épaisseur de la colonne d'eau est comprise entre 3,0 m et 6,5 m à pleine mer (fonction des coefficients de marée). Dès lors, la valeur moyenne sur 2 heures est considérée comme représentative de l'ensemble de la colonne d'eau.

L'amplitude de température se caractérise par des minimums de l'ordre de 5 à 6°C vers le mois de février. Les valeurs maximums sont atteintes courant août (de 19,8°C en 1996 à 21.01° en 1997), soit une amplitude de 14 à 15°C. D'une année sur l'autre, la température de l'eau est relativement homogène, hormis de décembre à février, où l'on peut observer de grandes variations. L'hiver 96/97 s'est ainsi caractérisé par une période de froid intense au début du mois de janvier 1997. La température moyenne de l'eau de mer (pendant 2 heures à pleine mer sous plus de 4 m d'eau) a atteint 2,5°C le 3 janvier 1997. Du reste, dès les jours suivants, les conditions météorologiques s'améliorant, la température a rapidement rejoint des valeurs plus habituelles pour cette saison. Les hivers suivants, moins rigoureux présentent, à la même période une différence de température de plus de 6°C avec celle de l'année 1997.

Ces résultats illustrent combien le milieu intertidal peut être sensible aux conditions climatiques environnementales. Le milieu marin littoral répond de manière beaucoup plus contrastée aux variations de températures atmosphériques que le large.

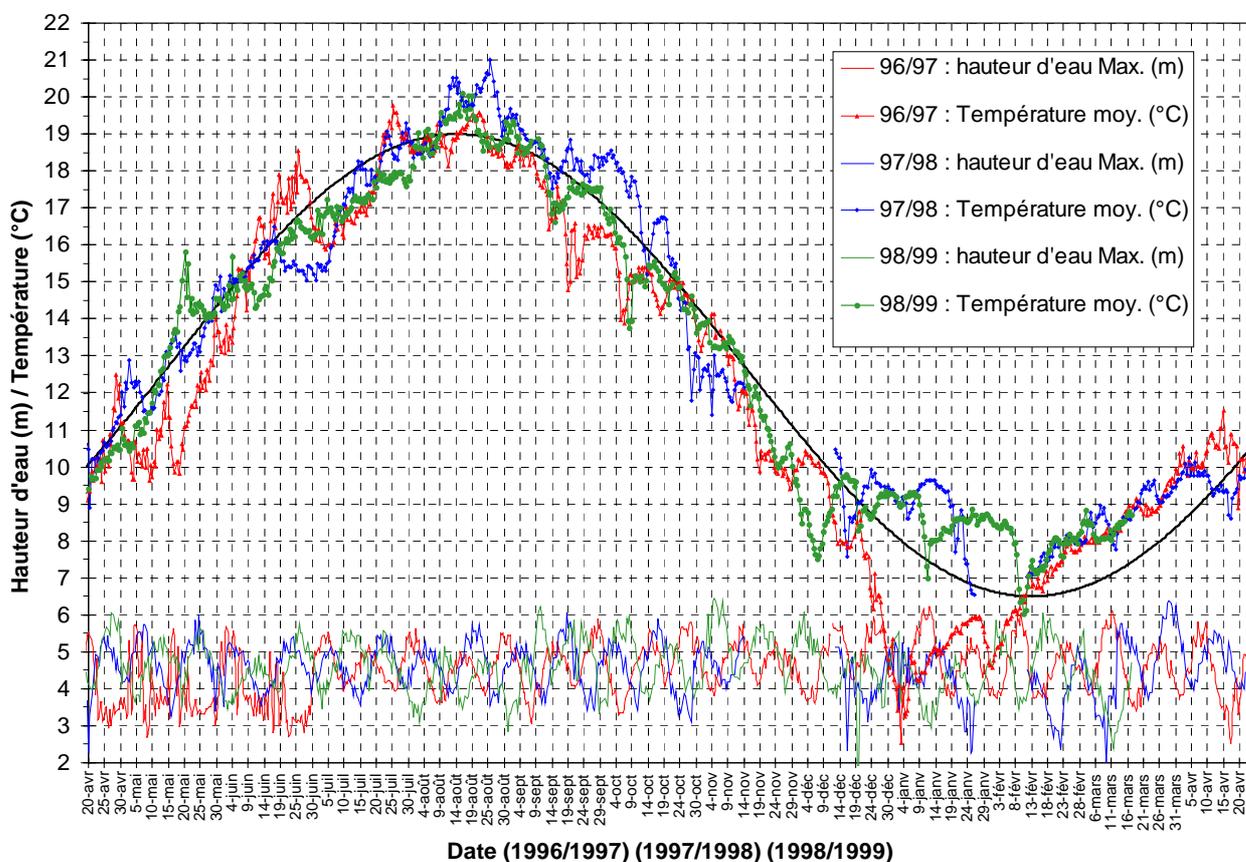


Figure 19 : Evolution de la température moyenne de l'eau de mer sur le site ostréicole de Grandcamp-Maisy (moyenne sur 2 heures à pleine mer, mesurée à 30 cm du fond) (La courbe de tendance saisonnière, estimée à partir d'une fonction sinusoïdale, est purement indicative.)

## 2. SALINITÉ

En milieu estuarien, la salinité est un facteur prépondérant soumis à l'influence des apports d'eau douce, mais également de la marée (Figure 20). En période de morte eau, nous observons nettement des variations de salinité liées au rythme tidal. Les plus fortes valeurs de salinité (comprises entre 33 et 33,5 PSU) se rencontrent exclusivement à pleine mer. La salinité va ensuite décroître avec le jusant. Ce phénomène s'explique par le fait que la masse d'eau douce, moins dense que l'eau de mer, est repoussée en surface. Lors du jusant, la diminution de l'épaisseur de la couche d'eau, sur le point de mesure, explique cette baisse de salinité associée. D'autre part, le début du flot se caractérise par une chute brutale de la salinité (Figure 20 : flèche). Ce phénomène est sans doute la conséquence du retour sur le point de mesure d'une lentille d'eau saumâtre provenant du chenal d'Isigny.

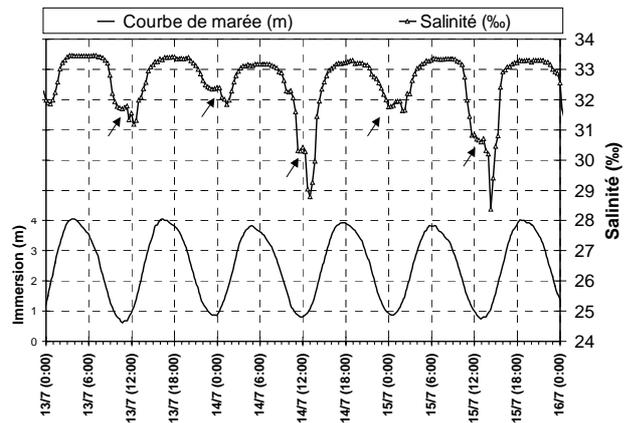


Figure 20 : évolution de la salinité sur des cycles de marée successifs en morte eau sur le point H1.

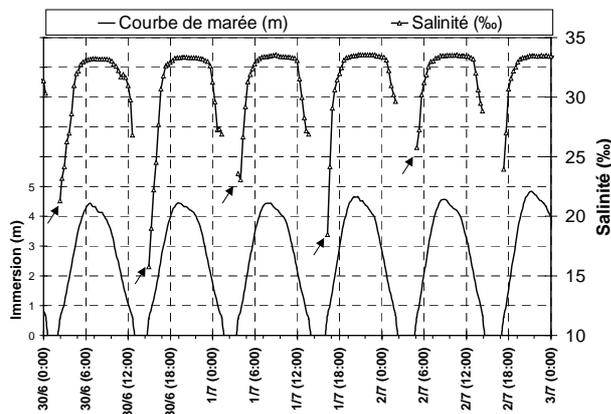


Figure 21 : Évolution de la salinité sur des cycles de marée successifs en vive-eau sur le point H1.

Lors des marées de vive-eau, la sonde subit pendant quelques heures une période d'émersion durant laquelle elle ne peut effectuer de mesures. Dès le retour du flot (Figure 21 : 30/06 après midi), c'est une eau nettement diluée qui arrive sur le point. Il faut attendre plus de 2 heures avant de retrouver un niveau de salinité équivalent à la marée précédente.

Ces mesures démontrent clairement l'influence des dilutions liées aux apports d'eau douce en Baie des Veys. Cette influence, fortement dépendante du rythme des marées, est observée à l'échelle de l'ensemble de la zone conchylicole. Durant la même période, une seconde sonde TPS avait été placée à l'extrémité nord-est des parcs conchylicoles. Sur ce secteur, l'influence de la dessalure en début de flot se fait toujours ressentir, même si l'amplitude est moindre que celle observée sur le point H1 (Figure 22)

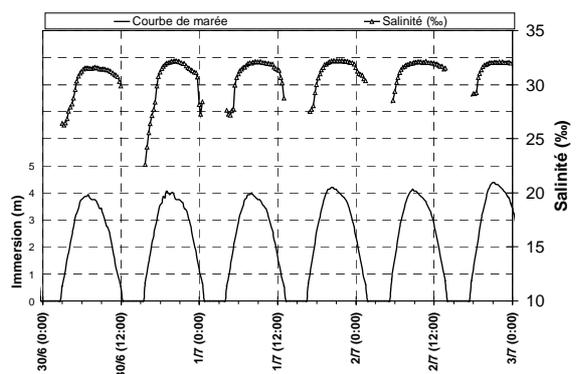


Figure 22 : Evolution de la salinité sur des cycles de marées successifs en vive-eau à l'extrémité nord-est des parcs conchylicoles

## C. DYNAMIQUE DE FLOT

L'ensemble des résultats (13 paramètres) est présenté en Annexe 01. Seuls les plus significatifs en fonction de la problématique développée feront l'objet d'un exposé dans le présent travail. La dynamique de flot est envisagée à partir de l'exploitation des données recueillies par les échantillonnages successifs en bas de perche.

### 1. SALINITÉ

L'analyse des résultats sur perche montre que durant la première moitié du flot, la progression de l'onde de flot ne s'accompagne pas de fortes variations de salinité.

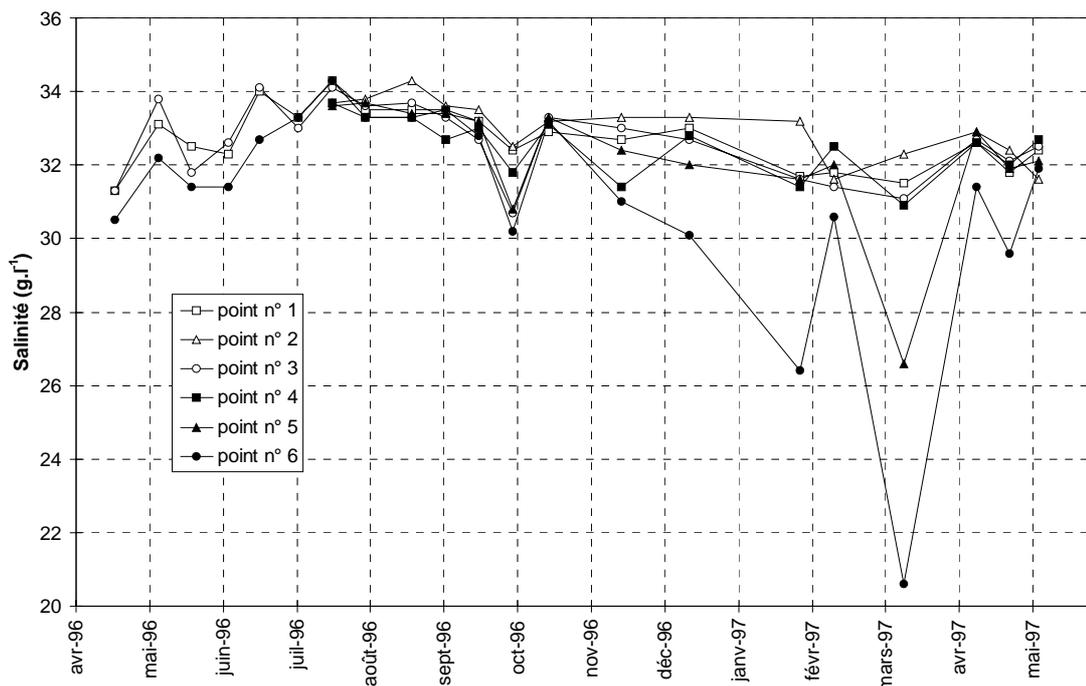


Figure 23 : Évolution saisonnière de la salinité en début de flot sur les 6 points de l'étude.

Seules trois campagnes (12/12/1996 ; 27/01/1996 et 11/03/1996) présentent des différences de salinité plus marquées (variations supérieures à 3 PSU) entre le nord et le sud des parcs.

La campagne du 30/09/96 se caractérise, sur l'ensemble des six points, par une diminution de la salinité. Elle a eu lieu à la suite d'une période pluvieuse (430 mm tombés durant les 10 jours précédents). Associé à cet importante arrivée d'eau douce, un fort vent de secteur sud-ouest a sans doute favorisé une dilution plus importante de la masse d'eau accumulée en sortie de baie. Le mois de novembre se caractérise par une pluviométrie très importante. Il est tombé près de 160 mm d'eau, soit le double de la normale saisonnière. A partir de cette date, une diminution générale de la salinité est observée sur l'ensemble du secteur. De plus, la période hivernale se caractérise également par des variations plus marquées de la salinité au cours du flot.

Durant la période hivernale, les variations de salinité observées traduisent une dilution de la masse d'eau, au fur et à mesure de la progression du flot. Ce phénomène peut paraître relativement paradoxal. En effet, la configuration topographique du secteur (présence d'une importante dune hydraulique entre le chenal d'Isigny et le bord ouest des parcs) (Figure 14) interdit l'arrivée d'une masse d'eau douce par le sud. Cette particularité fut particulièrement marquée lors de la campagne du 11/03/97 (Figure 24).

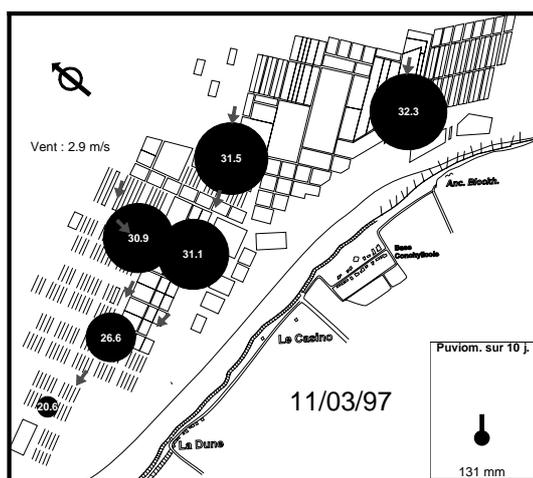


Figure 24 : Evolution de la salinité (PSU) pendant le flot le 11/03/1997. [les flèches symbolisent le parcours des masses d'eau au cours du temps]

Sur les points H1 et H2, la masse d'eau présente une salinité proche de 32 PSU. Lorsqu'elle parvient au point H3, la salinité a peu évolué (31,1 PSU). Au même instant, la masse d'eau recouvrant le point H4 présente une salinité très proche (30,9 PSU). Un quart d'heure plus tard, au point H5, la masse d'eau échantillonnée provient du mélange entre les masses d'eau issue des points H3 et H4. On observe alors une diminution significative de la salinité (26,6 PSU). Lorsque la masse d'eau parvient au point H6 la salinité atteint alors 20,6 PSU.

Au cours de mon travail, je n'ai pas rencontré d'autre période caractérisée par un phénomène de dilution aussi marqué. Cependant, à l'occasion de chaque campagne, il est possible d'observer une certaine diminution relative de la salinité sur le point H6

Il n'a pas pu être identifié avec certitude l'origine de ce phénomène, cependant deux hypothèses peuvent être avancées :

D'une part, il existe sur le secteur de la Dune (Géfosse) une vanne de vidange des marais. Elle pourrait être à l'origine d'un apport significatif d'eau douce sur l'estran lors de son ouverture.

D'autre part, les photos aériennes de l'IFREMER mettent en évidence, sur le même secteur, de nombreuses traces de ruissellement sur l'estran qui prennent naissance en bordure du trait de côte. Il peut s'agir d'une zone de résurgence de la nappe phréatique. Toutefois il n'existe pas de données susceptibles d'informer sur l'importance qualitative et quantitative d'un tel phénomène. L'existence, sur le terrain, d'une humectation importante et permanente, surtout en période hivernale, suggère, cependant, que cette composante doit être considérée dans la prise en compte des apports d'eau douce sur ce secteur.

## 2. MATIÈRES EN SUSPENSION (MES) ET TURBIDITÉ

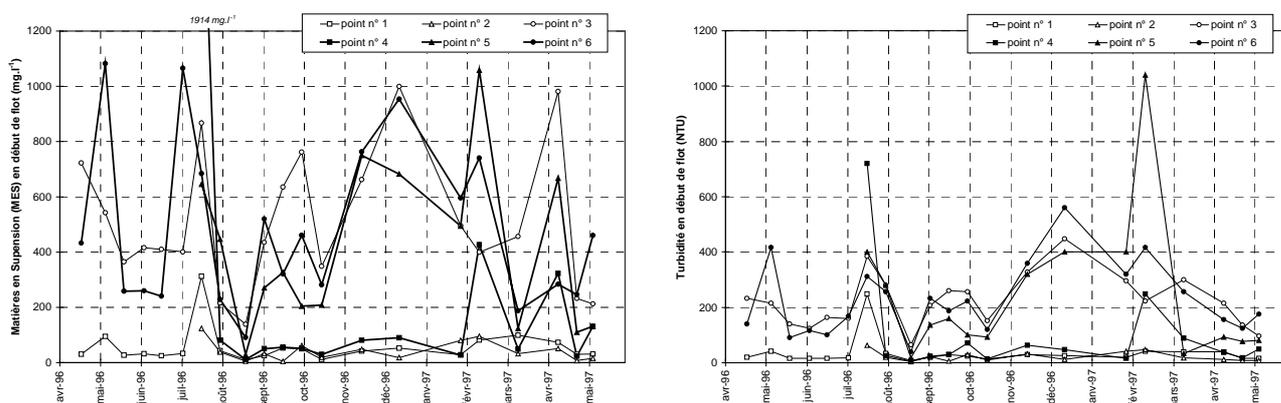


Figure 25 : Evolution saisonnière du taux de matières en suspension ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) et de la turbidité (NTU) apportés avec le flot.

Les taux de matières en suspension observés en début de flot sont relativement importants. Des valeurs de plusieurs centaines de  $\text{mg.l}^{-1}$  ne sont pas rares et les taux maximums approchent  $1\ 000\ \text{mg.l}^{-1}$  (Figure 25). Lors de la campagne du 17/07/96 il a été mesuré une valeur extrême de  $2\ 000\ \text{mg.l}^{-1}$  sur le point H4. Ce taux ne semble pas être

caractéristique de l'hydrologie du secteur, en particulier à cette saison. Lors de cette campagne, les conditions climatiques particulières (tempête de nord-est) sont sans doute à l'origine de cette particularité. De telles turbidités sont caractéristiques, en estuaire, des bouchons vaseux ; or, lors de l'échantillonnage les valeurs de salinité mesurées (33.7 PSU) (Tableau 2) attestent de la présence d'une eau de nature marine, excluant de ce fait la possibilité d'une expulsion du bouchon vaseux du chenal d'Isigny. Ainsi, cette très forte charge particulaire observée sur le point H4 le 17/07/96 ne doit pas être interprétée comme un phénomène ordinaire, mais comme un épiphénomène, sans doute lié à des remises en suspension locales.

On remarque que les six points de prélèvement se répartissent nettement en deux groupes pendant le flot (Figure 23). D'une part les perches H1, H2, H4 se caractérisent par des teneurs en MES faibles. D'autre part, les points H3, H5 et H6 présentent des teneurs beaucoup plus importantes. Ces trois derniers points reçoivent, pendant le flot, une eau qui a déjà recouvert une partie des parcs ostréicoles en se chargeant de particules fines. Il s'agit d'une production locale de MES, qui trouve son origine à la fois dans les remises en suspension des dépôts fins, retenus par les panaches de *Janice conchilega*, mais également dans les rejets par les huîtres en élevage (fèces et pseudofèces), dès le début de leur immersion.

Le gradient de turbidité est tout à fait comparable à celui de la charge particulaire. Les points H3, H5 et H6 constituent un groupe relativement homogène qui se caractérise par les plus fortes turbidités (comprises entre 50 et 400 NTU), notamment en période hivernale. Comparativement, les points H1, H2 et H4 se distinguent par des valeurs de turbidité bien moindres (inférieures à 50 NTU en moyenne). Cette particularité renforce l'idée d'une nette distinction entre les zones des points H1, H2 et H4 (non soumises à des remises en suspension) et celles des points H3, H5 et H6, influencées par les structures conchyliques.

### 3. MATIÈRE ORGANIQUE

Sur l'ensemble des campagnes, les teneurs en matière organique particulaire varient entre  $1,8 \text{ mg.l}^{-1}$  et  $105 \text{ mg.l}^{-1}$ . Lors du coup de vent de juillet 1996, nous avons observé une valeur extrême de plus de  $180 \text{ mg.l}^{-1}$  sur le point H4, associée à la très forte charge en MES ( $1\,900 \text{ mg.l}^{-1}$ ).

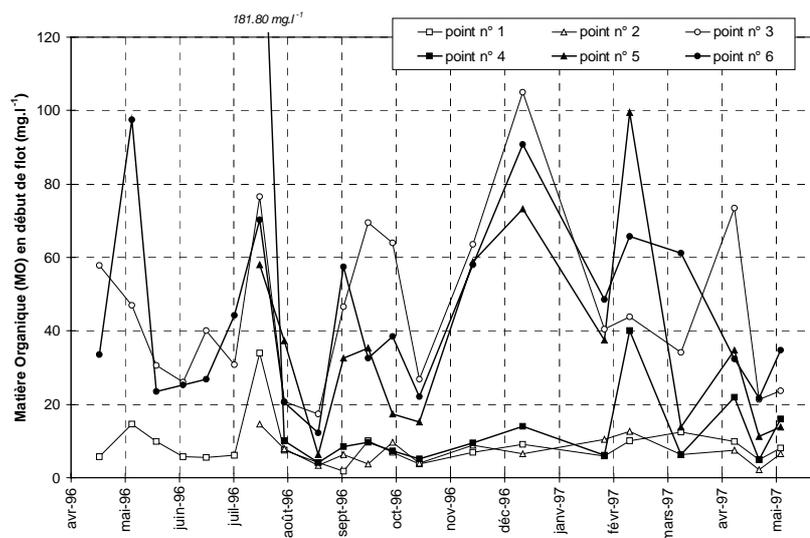


Figure 26 : Evolution saisonnière de la matière organique particulaire ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) en début de flot au cours de l'étude.

Sur les points H1, H2 et H4, la charge en MO particulaire représente en moyenne de 8 à  $11 \text{ mg.l}^{-1}$  sur l'ensemble de l'année (mis à part l'échantillon du 17/07/96). Les points H3,

H5 et H6 se caractérisent par des quantités de MO plus importantes de 36 à 45  $\text{mg.l}^{-1}$  (Figure 26). Entre les points H3 et H4, pour lesquels les prélèvements sont simultanés, il a été observé une variation d'un facteur 4 dans les teneurs respectives en MO. Cette différence montre l'importance de la production locale de matière organique. A cet instant du flot, la masse d'eau a déjà recouvert une bonne partie de la zone conchylicole lorsqu'elle parvient sur le point H3, chargée de MO. Sur le point H4, la masse d'eau provient de l'extérieur des parcs conchylicoles. Le phénomène est encore amplifié au point H6 (le plus au sud), lorsqu'il est atteint par le flot. Le taux de matière organique a été multiplié, en moyenne, par 6 par rapport au début du flot. Cet enrichissement local en MO s'observe quelles que soient les conditions de vent (Figure 27).

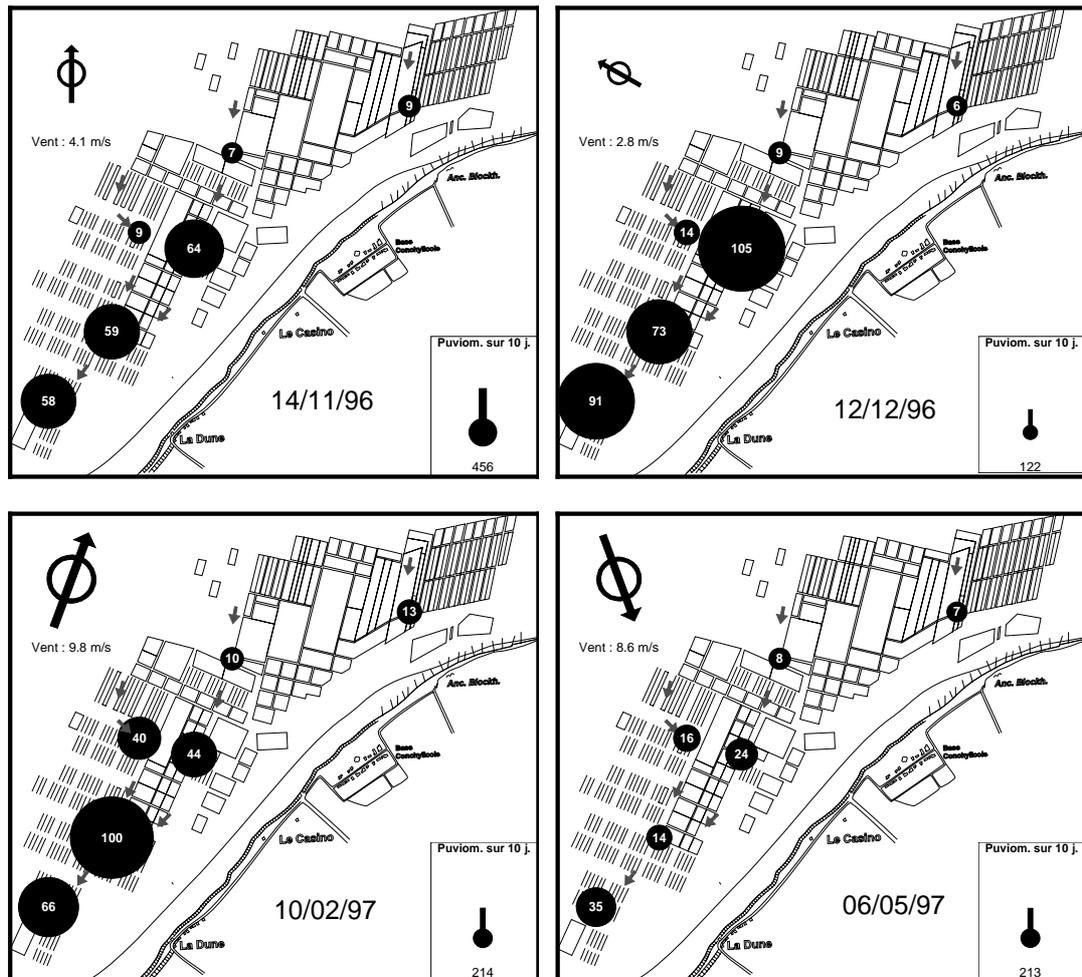


Figure 27 : Évolution de la charge en matière organique particulaire ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) pendant le flot [les flèches symbolisent le parcours des masses d'eau pendant le début du flot] Symbole en haut à gauche : vent selon direction et force le jour des prélèvements ; en bas à droite : pluviométrie (mm) cumulée sur les dix jours précédents.

#### 4. CHLOROPHYLLE A ET PHÆOPHYTINE

Les teneurs en chlorophylle observées sur le secteur conchylicole de Grandcamp-Maisy sont très variables. Les points H1, H2 et H4 se distinguent des points H3, H5 et H6 par une plus grande régularité des mesures (Figure 28). D'autre part, comme je l'ai observé pour d'autres paramètres (MES, MO, Turbidité...), il est retrouvé une forte influence du coup de vent de nord-est, sur le point H4, lors de la campagne du 17 juillet 1997. La teneur en chlorophylle enregistrée ce jour-là ne semble pas caractéristique de la tendance saisonnière sur ce point. Si l'on ne tient pas compte de ce point particulier, la teneur moyenne sur l'ensemble de l'année pour ces trois points (H1, H2 et H4) est comprise entre 7,4 et 9,7  $\mu\text{g.l}^{-1}$

alors que sur les points H3, H5 et H6, les teneurs moyennes annuelles sont respectivement de 36,3, 14,3 et 48,3  $\mu\text{g.l}^{-1}$ . Cette différence hautement significative traduit un enrichissement de la masse d'eau pendant le début du flot, à mesure de sa progression vers le sud. Cet enrichissement ne peut provenir d'une contamination d'origine extérieure. En revanche, l'effet des remises en suspension, liées à la progression du flot, associé à cet enrichissement local en chlorophylle, laisse présager l'existence d'une importante activité chlorophyllienne benthique (microphytobenthos) dans la zone conchylicole.

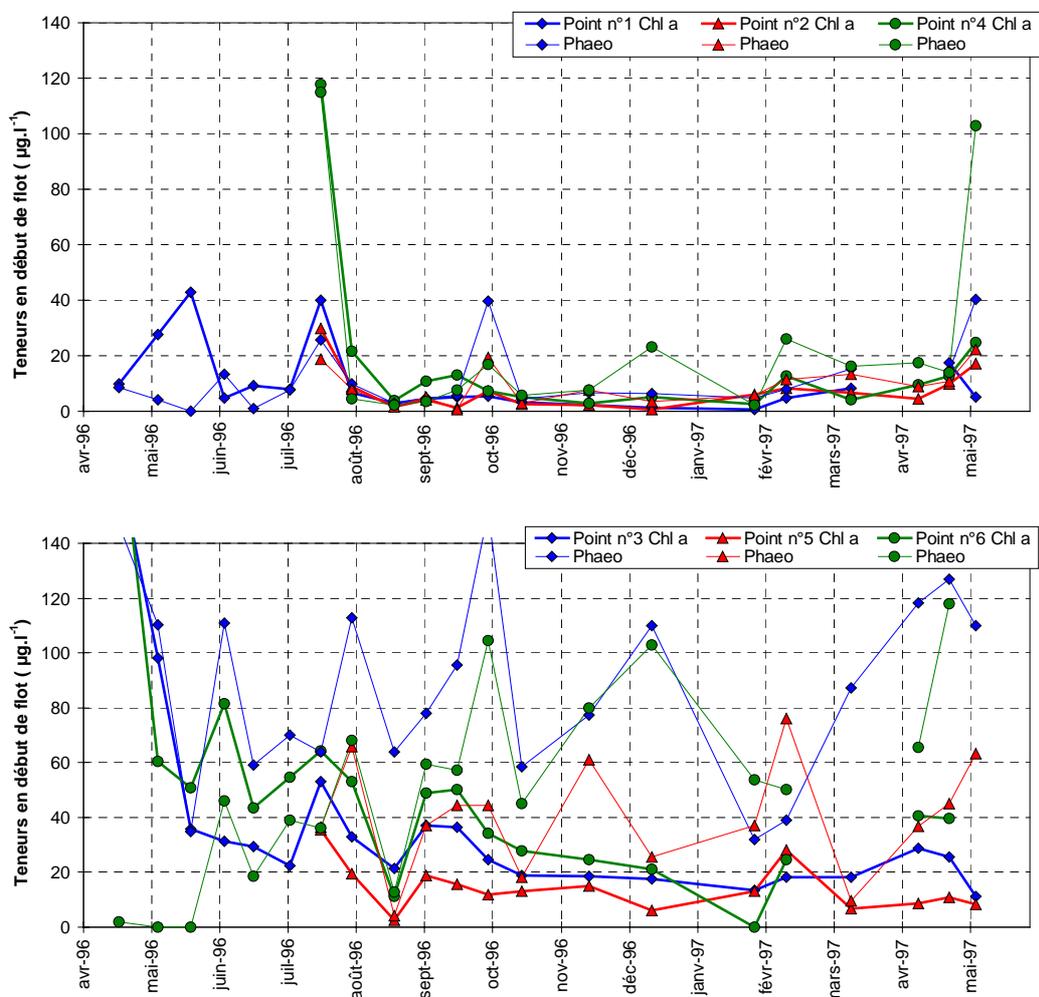


Figure 28 : Evolution saisonnière de la teneur en chlorophylle a et phaeophytine ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) en début de flot au cours de l'étude.

## 5. C.H.N.

Le rapport C/N des particules transportées par le flot présente des valeurs élevées comprises entre 5 et 15 (Figure 29).

Il constitue un bon indicateur pour suivre l'origine de la matière organique (Lemoine, 1994). Les valeurs élevées ( $\text{C/N} > 10$ ) traduisent de fortes influences terrigènes ou détritiques. Des valeurs de C/N inférieures à 6 marquent à l'opposé des influences marines. Toutefois, cet auteur signale que cet indice doit être manipulé avec précaution du fait qu'il ne décrit qu'un état d'évolution de la matière organique.

En début de flot, nous observons une grande hétérogénéité du rapport C/N pouvant atteindre des valeurs importantes ( $C/N > 15$ ). Au cours de l'été 1996 et fin avril 1997 les valeurs observées (autour de 5) peuvent être associées aux fortes activités phytoplanctoniques (MO d'origine marine). Cette tendance est confirmée en février 1997, sur la station n°5, par l'observation d'une augmentation des chlorophylles (phytoplancton et/ou phytobenthos) associée à une diminution du rapport C/N. Les remises en suspension de matière organique d'origine détritique (fèces et pseudofèces), le reste de l'année, sont à l'origine des fortes valeurs de C/N observées.

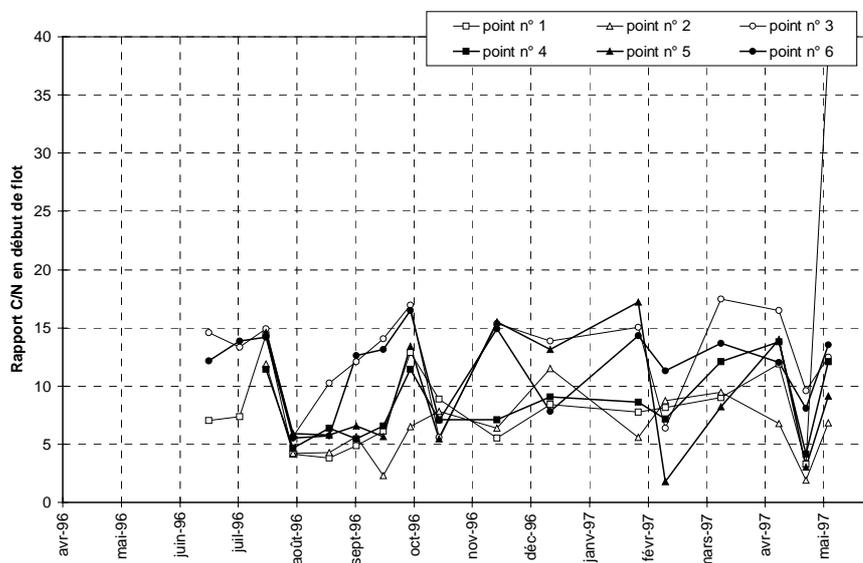


Figure 29: Evolution saisonnière du rapport C/N en début de flot pour l'ensemble des stations.

## D. ORGANISATION DES MASSES D'EAU À MI-MARÉE

Le second prélèvement sur les perches est ajusté sur la cote marine 4 m. Les prélèvements sont donc simultanés sur tous les points, permettant une vision globale et instantanée de l'organisation des masses d'eau lorsqu'elles ont recouvert l'ensemble de la zone. Comme précédemment, le lecteur pourra se reporter en annexe 1 pour consulter l'ensemble des résultats, seuls les plus significatifs sont retenus ici.

### 1. SALINITÉ

La fin de l'été 1996 se caractérise par une grande homogénéité de la salinité. A partir du mois de novembre, de fortes variations apparaissent entre les différents points sur le site (Figure 30). Au mois de décembre 1996, les différences de salinité se répartissent graduellement entre le point H2, le plus marin, avec une salinité de près de  $34 \text{ g.l}^{-1}$ , et le point H6 où la salinité a fortement chuté à  $24.4 \text{ PSU}$  (Figure 31).

Durant le mois de janvier 1997, le gradient n'est pas aussi marqué. Cependant, les valeurs observées, sur le second chenal de flot (point H4), illustrent bien l'importance de ce dernier dans les apports d'eau saumâtre dans la partie sud des parcs. Il est retrouvé ce même type de répartition des masses d'eau en mars, avec toutefois une lentille d'eau marine confinée sur le point H5.

Ces différentes configurations confirment l'importance des apports d'eau douce dans cet écosystème. La partie sud-ouest des parcs est fortement influencée par la proximité du chenal d'Isigny. Il peut être à l'origine d'une arrivée non négligeable d'eau dessalée sur ce secteur pendant la seconde moitié du flot. A l'opposé, l'extrémité nord-est des parcs est nettement sous influence marine.

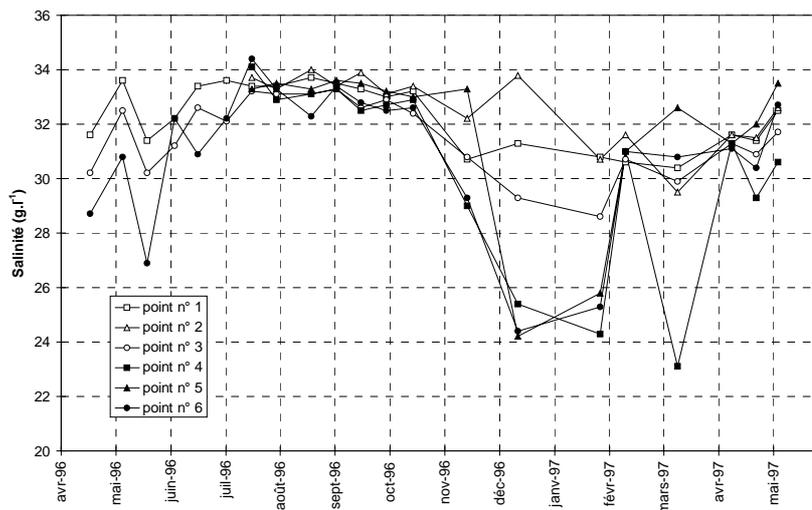


Figure 30 : Évolution saisonnière de la salinité à mi-marée sur les six points de l'étude

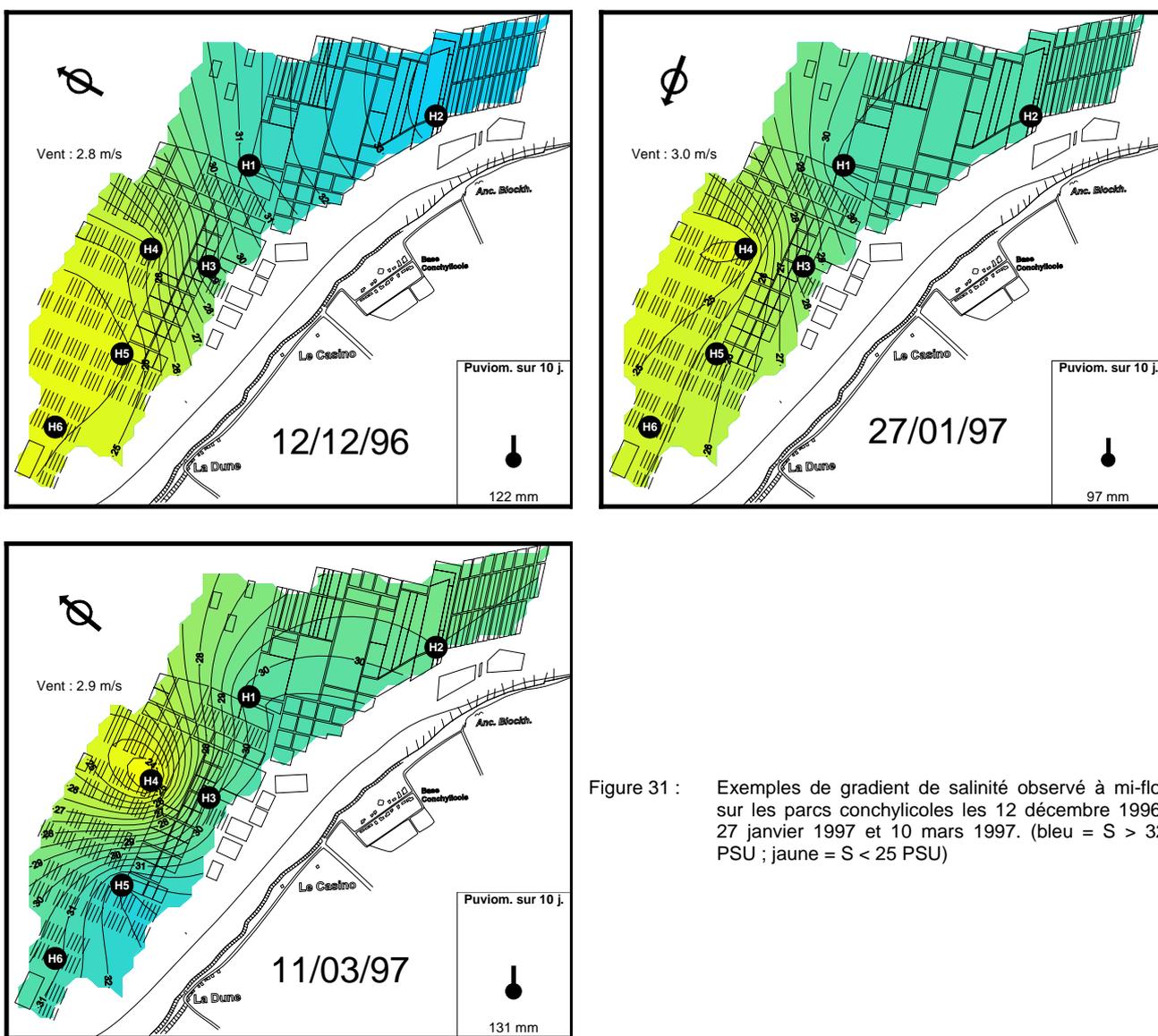


Figure 31 : Exemples de gradient de salinité observé à mi-flot sur les parcs conchylicoles les 12 décembre 1996, 27 janvier 1997 et 10 mars 1997. (bleu = S > 32 PSU ; jaune = S < 25 PSU)

## 2. MATIÈRES EN SUSPENSION ET TURBIDITÉ

Les taux de MES observés à mi-flot sur l'ensemble des parcs conchylicoles sont bien moindres que ceux observés en début de marée. Cependant, les valeurs restent élevées, en particulier pour les points les plus au sud où des valeurs supérieures à 200 mg.l<sup>-1</sup> sont fréquentes. Nous retrouvons la tendance saisonnière, mise en évidence en début de flot, avec une augmentation des MES en période hivernale (Figure 32).

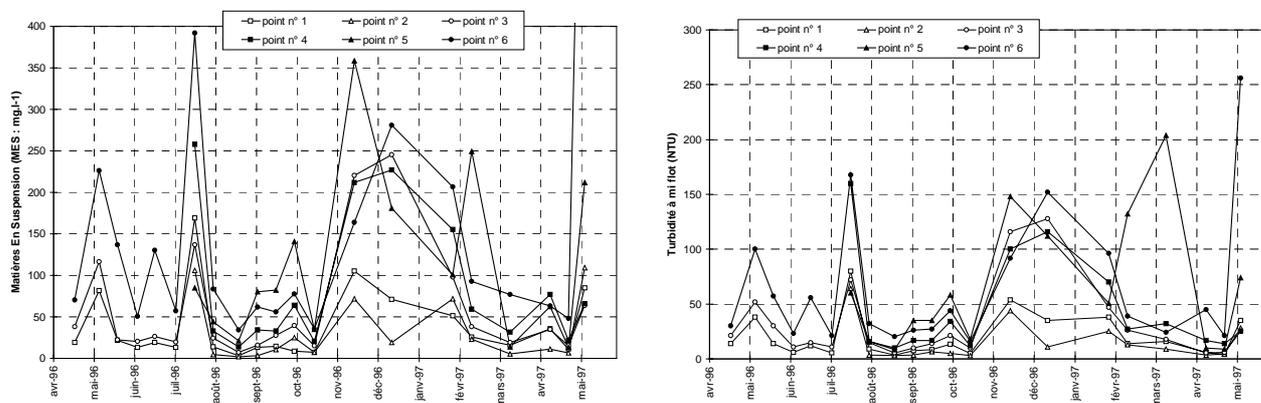


Figure 32 : Evolution saisonnière du taux de matières en suspension (mg.l<sup>-1</sup>) et de la Turbidité (NTU) à mi-flot au cours de l'étude.

Il faut noter que les fortes valeurs observées sur la perche n°6 peuvent s'expliquer par la situation du prélèvement à 30 cm du sédiment (hauteur d'eau à mi-marée sur le point) : cet échantillon peut caractériser des remises en suspension à proximité du substrat. Par contre, les prélèvements sur les points H3, H4 et H5 sont effectués respectivement à 1,70 m, 1,70 m et 1,20 m du fond à mi-marée. Les fortes charges en MES observées en période hivernale sur ces points peuvent donc être considérées comme significatives de l'ensemble de la colonne d'eau à ce moment.

D'une manière générale, les valeurs de turbidité sont beaucoup plus faibles qu'en début de flot. Pour les points les plus marins (H1, H2 et H4), la diminution représente de 30 à 50 % des valeurs mesurées lors du début du flot, et sont supérieures à 70 % pour les stations les plus estuariennes (H3, H5 et H6). A mi-flot se sont les points H1 et H2 qui se caractérisent par des valeurs de turbidité les plus faibles et les plus stables (15 et 30 NTU en moyenne sur l'ensemble de l'étude) (Figure 32). Les autres stations présentent des valeurs nettement supérieures (de 40 à 65 NTU en moyenne sur l'ensemble de l'étude) : elles sont certainement influencées par les remises en suspension liées aux parcs conchylicoles. Tout comme pour les MES, la période hivernale est caractérisée par de fortes variations de turbidité (Figure 32). L'influence du coup de vent de mi-juillet 1996 est identifié sur l'ensemble des points par une brutale augmentation de turbidité. En conditions de vent similaires, mais précédées de fortes pluies (Mai 1996), les remises en suspensions semblent moindres (Figure 33)

Sur l'ensemble des parcs, un gradient de turbidité apparaît nettement à certaines périodes (Figure 33). Il peut être parfaitement établi selon l'axe nord-est sud-ouest tel que le 6 mai 1996. Il est également possible d'observer l'influence du chenal d'Isigny, en juillet 1996, ainsi qu'en janvier 1997. Bien que les conditions de vent et de pluie soient différentes, le second chenal de flot (point H4) se caractérise par une augmentation de turbidité certainement liée à la proximité du chenal d'Isigny. Le mois de février 1997 se caractérise par l'isolement, sur le point H5, d'une masse d'eau plus turbide liée sans doute à des remises en suspension locales plus importantes.

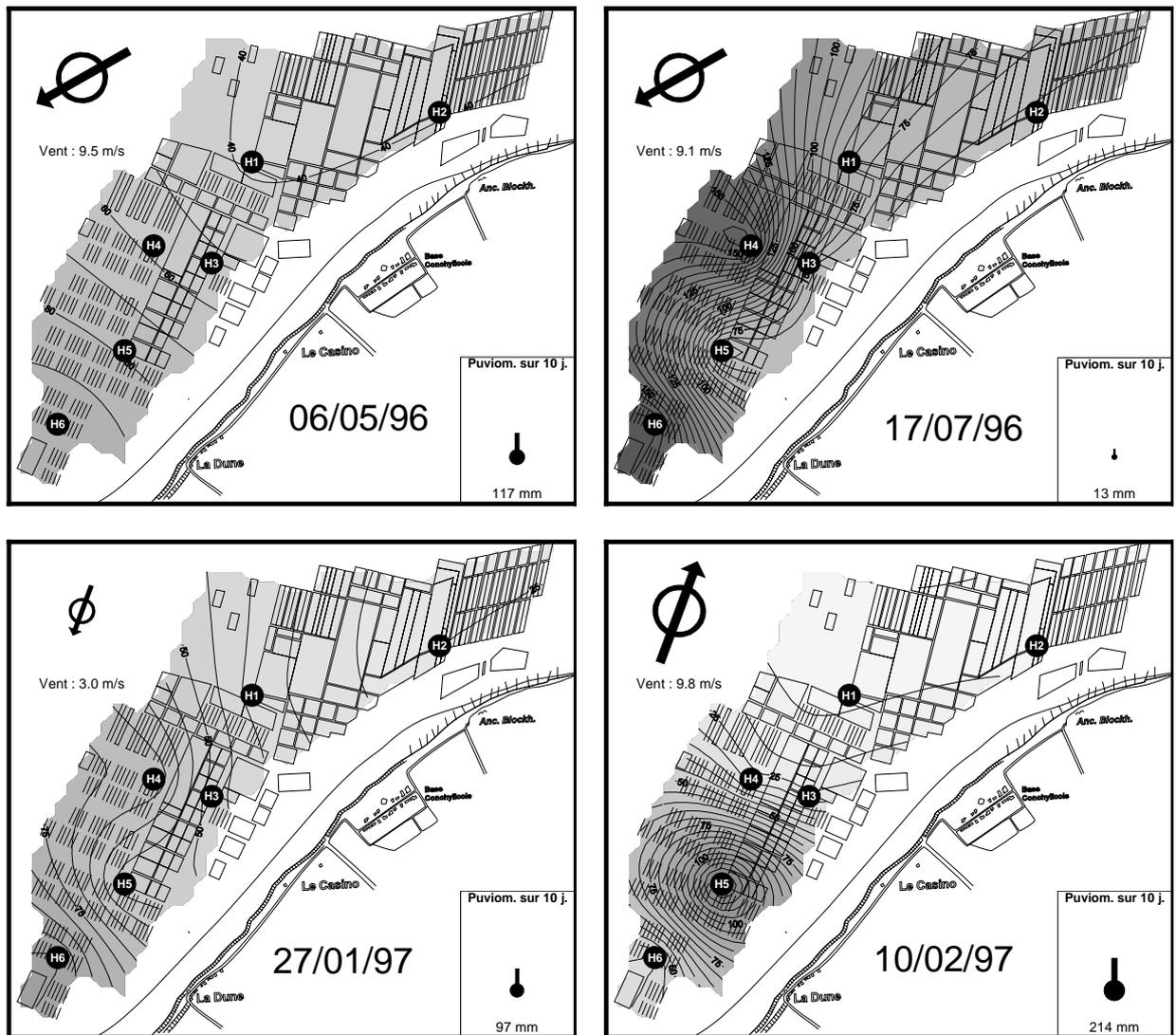


Figure 33 : Exemple de gradients de turbidité observés sur les parcs conchylicoles le 06 mai et 17 juillet 1996, ainsi que les 27 janvier et 10 février 1997

### 3. MATIÈRE ORGANIQUE PARTICULAIRE

A mi-flot, les teneurs en matière organique ont nettement diminué, ce qui confirme l'importance de l'enrichissement en MO du milieu lié aux remises en suspension pendant le flot.

D'une façon générale, les teneurs sont relativement homogènes sur toute la zone d'étude. Durant la période hivernale, le milieu conserve une certaine homogénéité entre les mois de novembre et février. Sur les taux de matière organique, il est également observé une forte influence du coup de vent de juillet 1996 et les dernières mesures (mai 1997) semblent également influencées par les conditions de vent.

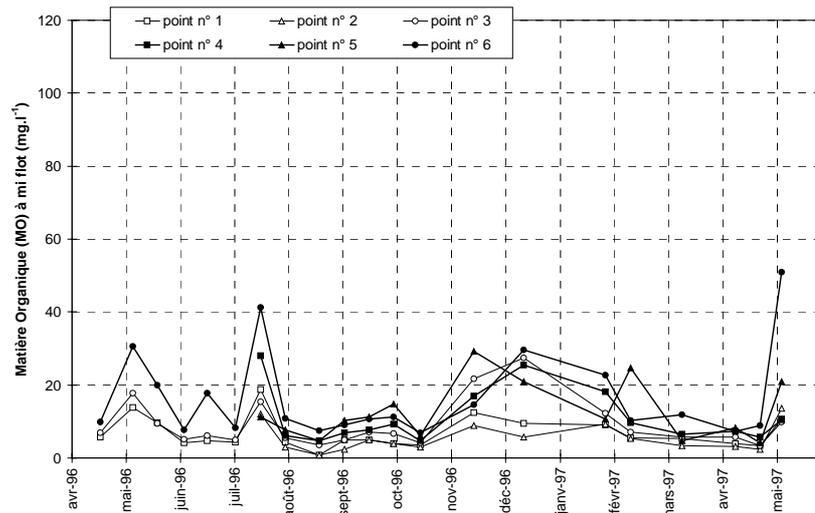


Figure 34 : Evolution saisonnière de la teneur en MOP ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) à mi-flot au cours de l'étude.

Ce sont les vents de secteur nord qui semblent induire les plus forts gradients de teneur en matière organique mis en évidence par l'importante remise en suspension (Figure 35).

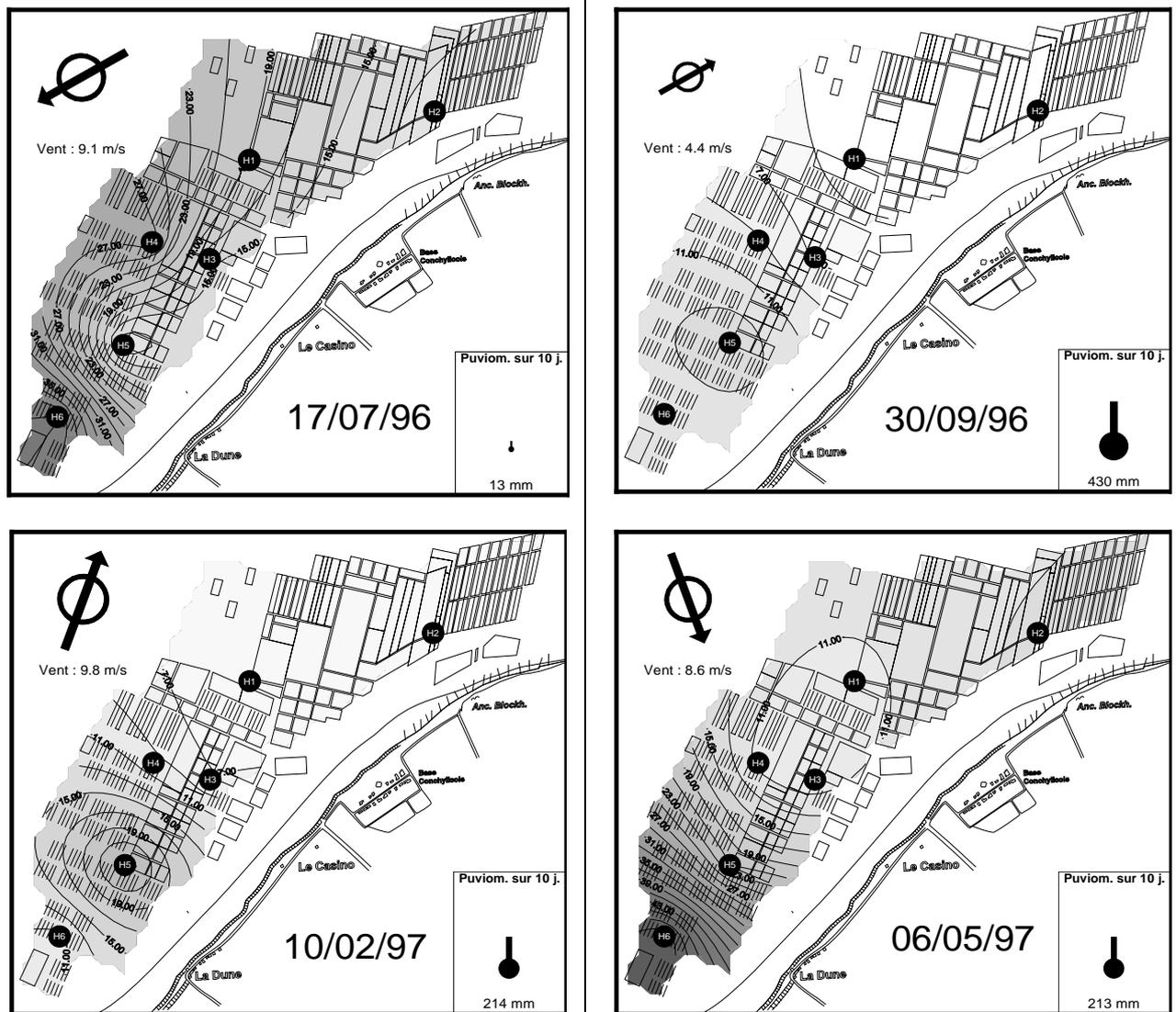


Figure 35 : Répartition de la matière organique ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) à mi-flot en fonction du vent sur le site ostréicole de Grandcamp-Maisy.

#### 4. CHLOROPHYLLE A ET PHÆOPHYTINES

Les teneurs en chlorophylle *a* et en phæophytine sont plus homogènes qu'en début de flot, même si les taux relevés sur les points H5 et H6 présentent des fluctuations plus importantes. Les teneurs sont relativement élevées : des taux moyens de chlorophylle supérieurs à  $20 \mu\text{g.l}^{-1}$  sont fréquents. Les points H4, H5 et H6 se caractérisent par des quantités de chlorophylle mesurées largement supérieures aux autres points. Cette particularité est sans doute liée aux remises en suspension (à mi-marée, la hauteur d'eau sur le point H6 ne dépasse pas 50 cm) alors que les points H1, H2 et H3, beaucoup plus exposés au domaine marin, ne présentent pas de telles charges particulières.

En terme de tendance saisonnière, il est important de dissocier les processus globaux des processus locaux. A l'échelle de la baie, les teneurs élevées de chlorophylle traduisent un véritable bloom phytoplanctonique saisonnier, alors qu'à l'échelle des parcs conchylicoles, elles peuvent être liées à des remises en suspension ponctuelles. Ainsi, ce qui peut paraître comme un bloom au début du mois de mai 1996 ou le 17 juin 1996 n'est qu'un phénomène limité au point H6. Par contre, fin mai 1996, l'augmentation est significative sur les points marins (H1 et H2) et la valeur est élevée sur le point H6. De plus, durant la seconde quinzaine d'avril 1997, on observe de nouveau une brutale augmentation des teneurs de chlorophylle sur l'ensemble des points. Il s'agit sans aucun doute du bloom phytoplanctonique de printemps que l'on peut donc situer sur une période de 1 mois de mi-avril à mi-mai. A la fin de septembre 1996, une augmentation significative des teneurs en chlorophylle apparaît sur les points H3, H4, H5 et H6, mais pas sur les points H1 ni H2. Cette observation, suggère l'existence d'un bloom phytoplanctonique limité à la baie. Les points H1 et H2, situé à l'extérieur de la zone d'influence de le détectent pas.

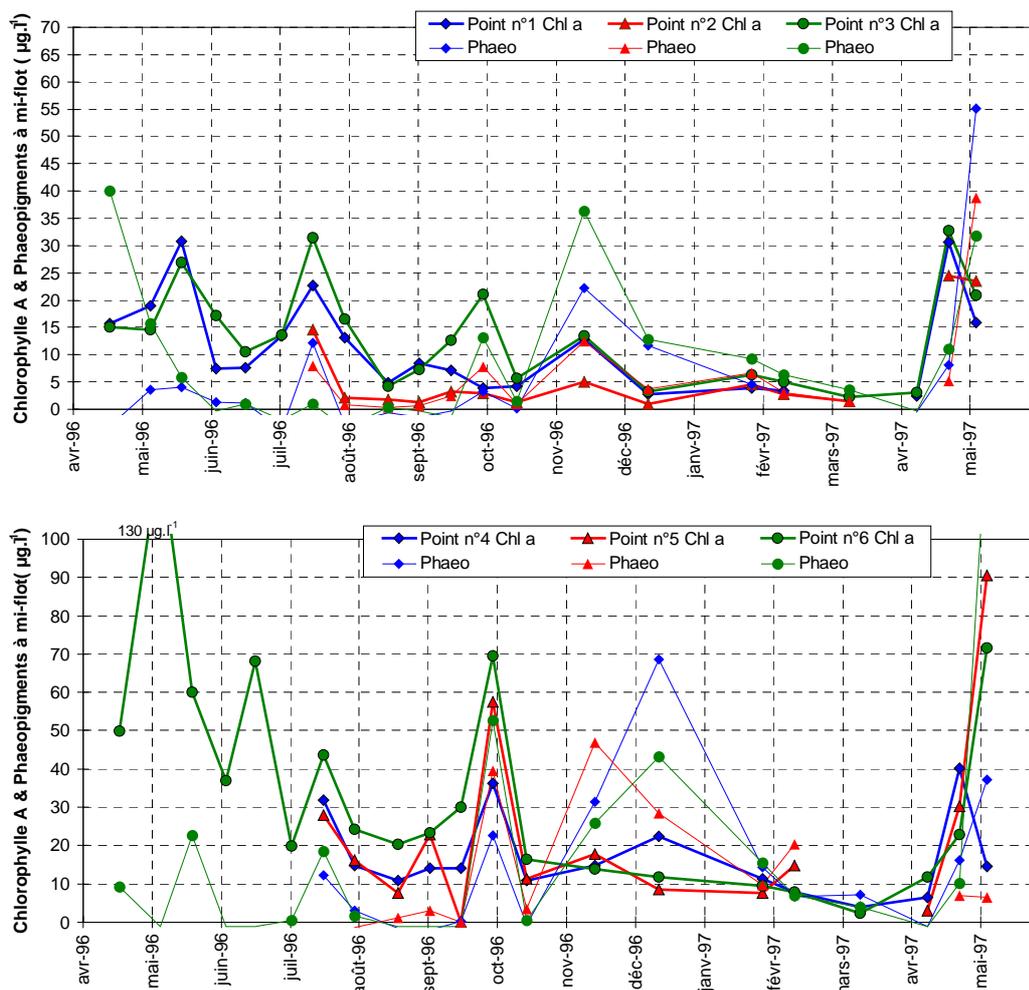


Figure 36 : Evolution saisonnière de la teneur en chlorophylle *a* et phæophytine ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) à mi-flot au cours de l'étude.

Courant juillet, les conditions de vent fort favorisent une importante remise en suspension. Dans ces conditions la hausse des teneurs en chlorophylle pourrait être attribuée à une remise en suspension du phytobenthos. Cependant, les observations de l'IFREMER, effectuées dans le cadre du réseau REPHY, signalent à la même époque d'importantes quantités de phytoplancton du genre *Rhizosolenia* au large de Grandcamp-Maisy. L'augmentation des teneurs en chlorophylle, observée sur la zone des parcs, semble donc plutôt liée à l'effet d'un bloom.

Il a donc été possible de déterminer trois périodes favorables au développement phytoplanctonique sur la zone conchylicole : avril / mai (bloom de printemps) ; juillet (bloom d'été) ; fin septembre (bloom d'automne).

## 5. C.H.N.

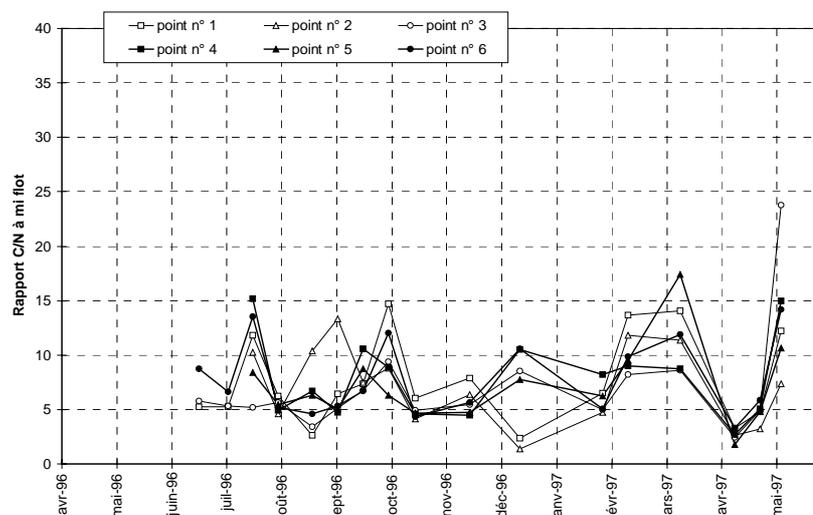


Figure 37 : Evolution saisonnière du rapport C/N sur l'ensemble du secteur d'étude à mi-flot.

Le rapport C/N à mi-flot présente des valeurs plus homogènes qu'en début de flot sur l'ensemble des parcs (Figure 37 et Figure 29). Toutefois, ces dernières restent très élevées ( $C/N > 5$ ), traduisant l'importance de l'origine détritique de la matière organique. Seule la période du mois d'avril 1997 se démarque par une diminution de ce rapport à des valeurs inférieures ou égales à 5. C'est également à cette époque que la reprise de l'activité phytoplanctonique est observée (Figure 36). L'augmentation brutale observée en mai correspond à la période post-bloom (dégradation des biomasses phytoplanctoniques). De plus, les conditions de vents forts (secteur nord-ouest ; vitesse moyenne  $> 8.5 \text{ m.s}^{-1}$ ) de début mai favorisent d'importantes remises en suspension.

## **E. DISCUSSION**

Au terme de ce travail d'une année, une base de plus de 3 200 données est disponible. Pour faciliter l'interprétation d'une telle masse d'information, il a été choisi d'utiliser l'outil multivarié (ACP) pour déterminer les facteurs prépondérants caractérisant ce milieu d'un point de vue hydrologique. Les tendances saisonnières, à l'échelle de la zone conchylicole, ont été déterminées. Enfin, certaines particularités liées aux caractéristiques hydrologiques du secteur ont été mise en évidence.

### **1. ANALYSES MULTIVARIÉES**

L'analyse multivariée est une méthode descriptive qui permet de faire ressortir le maximum d'informations contenues dans un tableau de données. Les résultats ont été synthétisés au sein d'un tableau représentant l'ensemble des 216 prélèvements caractérisés par leurs paramètres hydrologiques. La technique d'ordination adaptée à ce type de tableau (dont toutes les "variables" sont quantitatives et de métrique différente) est l'Analyse en Composantes Principales (ou ACP). Le résultat est traduit, de manière graphique, par la projection le long d'axes factoriels (ou composantes principales) de l'ensemble des points en fonction de leur ressemblance et de leur corrélation.

Les données météorologiques (température, pluviométrie, vent) sont communes à toutes les stations pour une même campagne. De ce fait, leur intégration directe, dans les processus de calcul de l'ACP, est susceptible d'introduire une altération des représentations graphiques finales. Par conséquent, elles sont considérées comme des variables supplémentaires qui, tout en étant écartées des calculs, sont toutefois incluses dans les résultats finaux, facilitant ainsi les diverses interprétations possibles.

#### **a) Dynamique de flot**

Nos résultats (Voir Annexe 1) montrent que quatre paramètres hydrologiques sont déterminants lors du flot : la Turbidité, les Matières En Suspension (MES), la Phaeophytine, et la Matière Organique Particulaire (MOP). Une forte corrélation lie d'ailleurs ces quatre variables. Au contraire, une corrélation négative est mise en évidence avec le pourcentage de MOP. Ce résultat pourrait signifier une corrélation négative entre la teneur en MES et la proportion de matière organique au sein de ces particules, mais je reviendrai plus tard sur cet aspect. La forte influence de la Phaeophytine et sa corrélation avec le groupe MES/MOP traduit une richesse non négligeable en éléments détritiques d'origine phytoplanctonique (et/ou phytobenthique) des particules remises en suspension.

Il est également mis en évidence une forte opposition entre les sels nutritifs et la salinité, traduisant de manière logique l'origine terrigène de ces éléments nutritifs. Les paramètres liés aux remises en suspension (TUR, MES, PHAE, MO) sont fortement corrélés avec les vents dominants de secteur nord-est.

La représentation graphique de l'ensemble des prélèvements selon les axes 1 et 2 (Figure 38) confirme l'influence des processus de dépôts-remises en suspension. En effet, l'ensemble des échantillons se répartit le long de l'axe 1 en fonction d'un gradient de turbidité. Les stations présentant les plus faibles charges sont représentées à l'extrémité positive de l'axe (à droite), alors qu'à l'opposé, on trouve les stations les plus turbides. La répartition des différentes stations, le long de l'axe, fait ressortir les particularités de ce secteur. Ainsi, les stations H1, H2 et H4 forment un groupe homogène, à l'extrémité positive de l'axe 1. Ces stations se caractérisent par de faibles taux de turbidité. Les stations H3, H5 et H6 se distinguent par des positions beaucoup plus étalées dans la partie négative de l'axe 1. Elles se caractérisent donc par des taux de charge particulaire beaucoup plus importantes. Les phénomènes de remise en suspension de particules (organiques et minérales) constituent un processus fondamental de la dynamique des masses d'eau de ce secteur conchylicole pendant la première partie du flot.

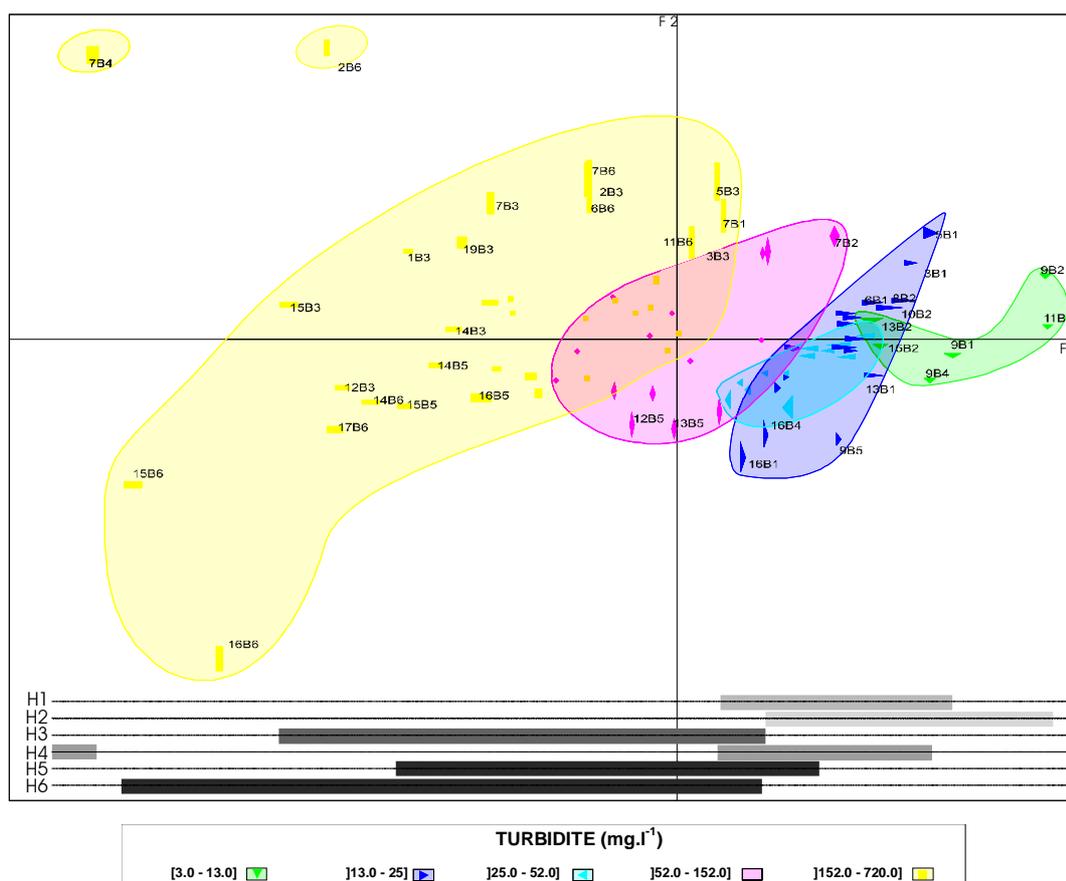


Figure 38 : ACP début de flot : résultat pour l'ensemble des prélèvements de la période d'étude (seuls sont notés les prélèvements dont la contribution est supérieure à 0.01 (Somme cumulée = 80 % du total de la contribution). La taille du symbole est fonction de la corrélation, et l'orientation de l'axe déterminé). La codification des points suit la règle suivante : le premier chiffre correspond au numéro de la campagne, la lettre "B" au niveau de prélèvement sur la perche (Bas), enfin, le dernier numéro identifie le point de prélèvement (H1, H2,...). A la base du graphique les diagrammes de dispersion de chaque station le long de l'axe 1 sont représentés (échelle de gris). La détermination des groupes (couleurs) est faite à partir des valeurs de turbidité

Il est possible de s'interroger sur la nature exacte des particules remises en suspension. L'activité conchylicole a sans aucun doute un rôle déterminant dans ces processus. Sornin (1981) estime la production quotidienne de biodépôts (fèces et pseudofèces) par des huîtres de Bretagne et de Charente entre 15 et 20 tonnes par hectare, cela pour une densité d'élevage de 7 000 poches de 200 individus (biomasse équivalente en Baie des Veys). Ces valeurs dépendent d'un grand nombre de paramètres (efficacité de filtration, densités d'élevage, charge particulaire de l'eau...) et, selon cet auteur, leur généralisation exige un réajustement, cependant elles montrent que l'impact de l'activité conchylicole sur la production locale de matières particulaires est loin d'être négligeable.

#### b) Disposition des masses d'eau à mi-flot

Cette seconde approche concerne l'ensemble des prélèvements effectués simultanément en haut de perches sur l'ensemble des points. Par conséquent, il s'agit là d'une vision instantanée, à la moitié du flot de la disposition et de l'organisation des masses d'eau à l'échelle spatiale de l'ensemble des parcs conchylicoles. Nous avons donc soumis, à l'ACP, tous les prélèvements réalisés en haut de perche décrits par l'ensemble des paramètres hydrologiques mesurés. Les facteurs environnementaux (température, pluviométrie, vent) ont été délibérément considérés en tant que variables supplémentaires comme dans le cas précédent.

Les résultats montrent (Voir Annexe 01) que si le flot est caractérisé par les processus de remise en suspension, la situation à mi-flot est plutôt conditionnée par les teneurs en chlorophylle. Leur forte corrélation avec les vents de secteur nord-est confirme l'origine marine du phytoplancton associé. Les paramètres de remises en suspension (MES, Turbidité, MOp) restent importants et sont indépendants de la salinité. Cette particularité permet de conclure que ces remises en suspension ne sont pas liées aux apports d'eau douce. Le milieu est toujours fortement influencé par les vents de secteurs nord-est.

La prise en considération des périodes de prélèvement, au cours de l'année, permet de mettre en évidence un cycle saisonnier non homogène au cours de l'année (Figure 39). En effet, les prélèvements effectués durant les mois de printemps (mars à juin), d'été (juillet et août) et d'automne (septembre octobre) se répartissent de manière relativement homogène au centre de la représentation. A partir du mois de novembre, les prélèvements vont s'écarter de ce groupe homogène pour le réintégrer dès le mois de février. Les masses d'eau vont présenter des caractéristiques relativement uniformes du mois de mars à octobre. Les modifications majeures vont apparaître durant une période brève comprise entre novembre et février. Le cycle annuel s'établit donc très rapidement sur les quatre mois d'hiver, alors que le reste de l'année, les masses d'eau vont conserver une certaine homogénéité. Desprez *et al.* (1986) et Sylvand (1986) mettent en évidence des phénomènes comparables de cycles saisonniers de la production animale sur le flanc est (Géfosse). Ils caractérisent ce milieu comme fondamentalement stable et abrité. Nos résultats semblent confirmer ce point de vue.

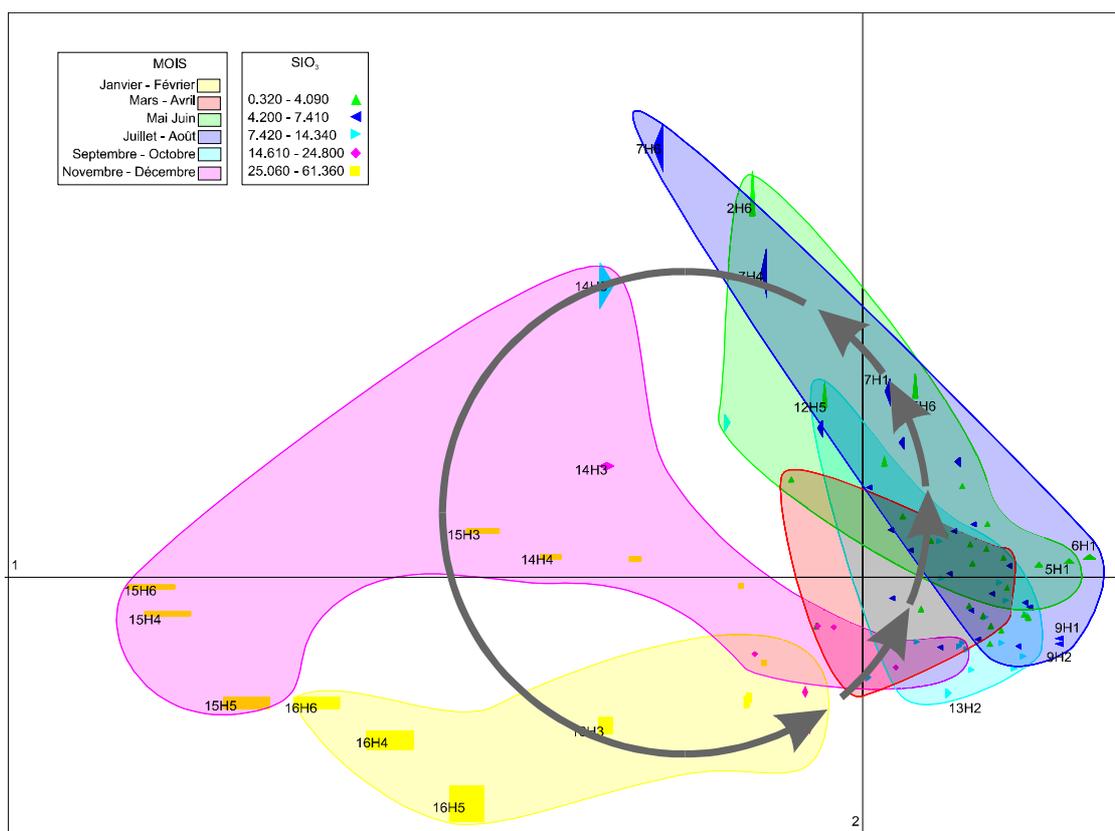


Figure 39 : ACP mi-flot : résultat pour l'ensemble des prélèvements de la période d'étude (seuls sont notés les prélèvements dont la contribution est supérieure à 0.01 (Somme cumulée = 80 % du total de la contribution) La taille du symbole est fonction de la corrélation avec l'axe déterminé). La codification des points suit la règle suivante : le premier chiffre correspond au numéro de la campagne, la lettre "H" au niveau de prélèvement sur la perche (H1, H2, ...). La détermination des groupes (couleurs) correspond à une échelle temporelle bimestrielle (voir légende de gauche). La discrétisation des points (symboles de couleur) est déterminée par les teneurs en Silicates (échelle de droite), maximum de contribution à l'ensemble de la représentation.

## 2. TENDANCES SAISONNIÈRES LOCALES OU GLOBALES

Selon le paramètre étudié, il est possible de mettre en évidence des comportements particuliers envisageables soit à l'échelle locale des parcs conchylicoles, soit à l'échelle plus large du milieu marin. A la vue des résultats présentés précédemment, les points H1, H2, H4 se caractérisent par des arrivées de masses d'eau extérieures au périmètre des parcs, soit d'origine marine (points H1 et H2), soit pouvant être influencées par les apports d'eau douce en provenance du chenal d'Isigny (point H4). Par contre, les points H3, H5 et H6 présentent la particularité de recevoir une masse d'eau qui a submergé une partie des parcs et qui, de ce fait, est influencée par ces structures conchylicoles.

La comparaison des tendances saisonnières sur les points H1, H2 et H4 (points exposés aux arrivées des masses d'eau extérieures) et sur les points H3, H5 et H6 (points abrités sous l'influence des structures ostréicoles) permet de mettre en évidence des dynamiques différentes selon les divers paramètres hydrologiques.

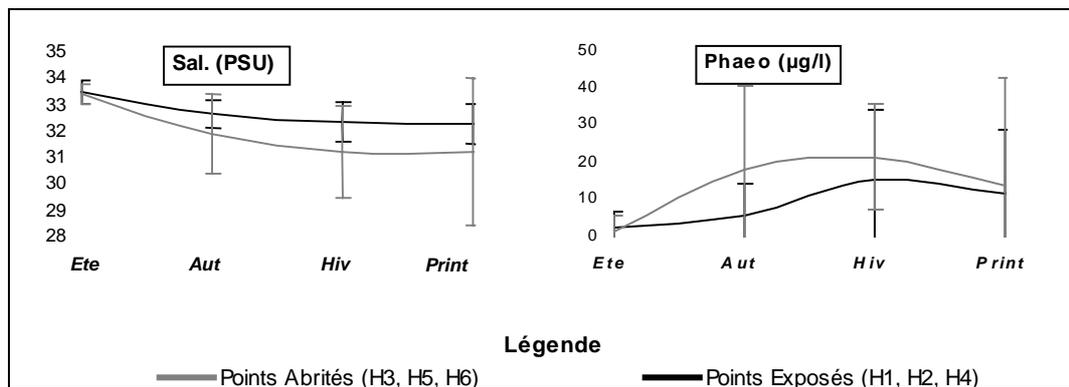


Figure 40 : Mise en évidence des tendances saisonnières générales à l'échelle du milieu pour les phaeopigments et la salinité, d'une part sur les points H1, H2, H4, d'autre part sur les points H3, H5 et H6.

La Figure 40 met en évidence la tendance saisonnière des phaeopigments et de la salinité. Ces paramètres ne présentent pas de différences dans leurs tendances entre les secteurs exposés et abrités. Leurs dynamiques ne semblent donc pas influencées par la présence des structures ostréicoles.

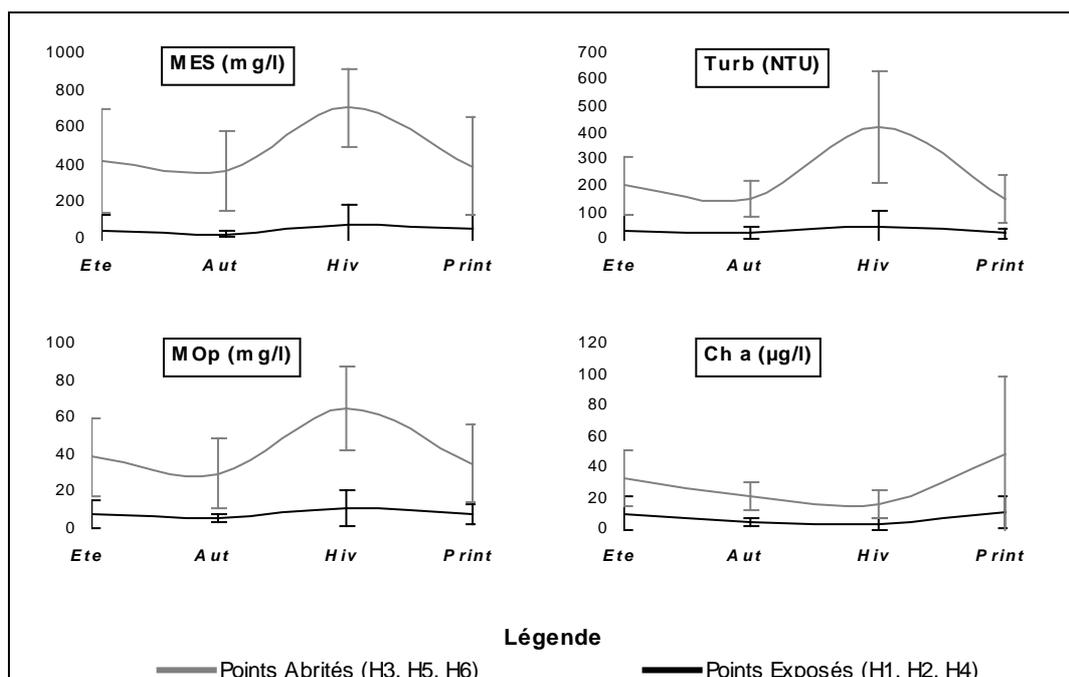


Figure 41 : Mise en évidence des tendances saisonnières générales à l'échelle du milieu pour les MES, la turbidité, la matière organique, les silicates, la chlorophylle et les nitrites (moyenne saisonnière encadrée de l'écart-type)

Les autres paramètres présentent des différences plus importantes entre les points exposés, au nord des parcs, et ceux situés à l'intérieur. Les MES, la turbidité et la matière organique particulaire présentent des valeurs beaucoup plus élevées sur les points abrités (H3, H5 et H6) que sur les points exposés (H1, H2, H4). C'est en période hivernale que les différences sont les plus marquées. Ces particularités sont liées à la combinaison entre une importante remise en suspension et une production locale de matière organique durant cette période. Les quantités importantes de fèces et de pseudofèces rejetées par les huîtres (Sornin, 1981) sont déterminantes dans l'enrichissement du milieu en matière organique particulaire.

Les teneurs en chlorophylle présentent des variations beaucoup plus prononcées dans les secteurs abrités (H3, H5 et H6). Ces variations peuvent s'expliquer par une remise en suspension de phytobenthos au cours du flot.

### 3. RELATION MATIÈRE ORGANIQUE/MES

Une particularité est apparue lors des analyses en composantes principales (ACP) concernant la relation liant les MES et la matière organique particulaire.

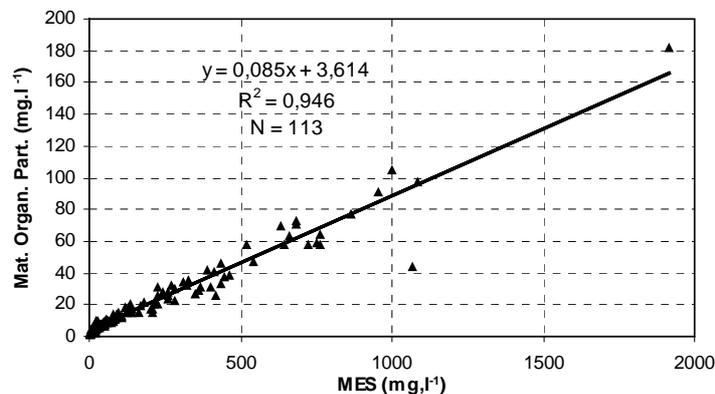


Figure 42 : Relation entre les teneurs en MES et la quantité de matière organique (MO) particulaire.

La Figure 42 montre une relation linéaire ( $MOP = 0,085 \cdot MES + 3,614$  ;  $R^2 = 0,95$ ) entre la quantité de MO particulaire et celle de particules en suspension dans la colonne d'eau. Plus le milieu est chargé de particules en suspension, plus il est enrichi en matière organique. Cependant, si la relation liant ces deux paramètres semble évidente, leur rapport est plus délicat.

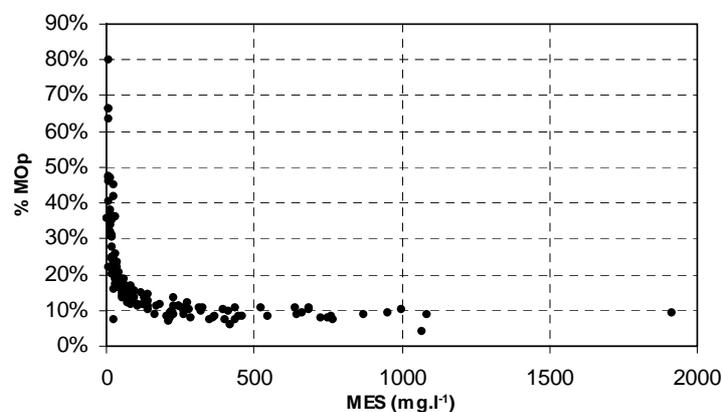


Figure 43 : Rapport entre la matière organique (MO) et la quantité de MES dans la colonne d'eau

En effet la fraction de MO contenue dans les MES varie selon les différentes charges particulières observées (Figure 43). Pour les charges les plus faibles (quelques dizaines de  $\text{mg.l}^{-1}$ ), jusqu'à 80 % de la MES peut être constituée par de la matière organique. En revanche, à partir d'un certain seuil ( $> 100 \text{ mg.l}^{-1}$  de MES) la proportion de MO particulaire est constante et représente environ 10 % de la charge totale. Dupont & Lafite (1986) étudient le rôle du matériel organique vivant et inerte dans les suspensions de la Baie de Seine. Ils mettent en évidence l'importance relative des populations phytoplanctoniques dans l'enrichissement en matière organique des particules en suspension. Ils opposent cette fraction vivante de la matière organique particulaire à une fraction inerte. Cette dernière est constituée d'éléments figurés (débris végétaux, fibres de celluloses et particules carbonées résultant de la pollution) et/ou de ce qu'ils qualifient de structures organo-minérales (voiles organiques, "flocons" constitués d'agglomérats de particules minérales liés à des éléments organiques). Les fèces et pseudofèces entrent dans cette seconde catégorie.

Lorsque la charge particulaire du milieu est faible, elle est dominée par des particules phytoplanctoniques (ce que Dupont & Lafite (1986) qualifient de particules organiques vivantes). Elles composent la plus grande part des MES (jusqu'à 80 % dans notre cas). Par contre, lorsque les conditions environnementales favorisent la remise en suspension, les sédiments fins (particules minérales : fraction inerte) deviennent prépondérants au sein des MES. Associée à ces particules minérales remises en suspension, on trouve une fraction organique adsorbée (structures organo-minérales selon Dupont & Lafite (1986)). Cette dernière présente une teneur globale dans la masse d'eau directement liée à la quantité de particules minérales remise en suspension. Ainsi, au-delà de  $100 \text{ mg.l}^{-1}$ , cette fraction organique, associée aux particules minérales, devient dominante au sein de toutes les particules organiques en suspension et représente environ 10 % de la charge totale.

Cette part importante de matière organique inerte est confirmée par les valeurs particulièrement élevées du rapport C/N. Frontier & Pichod-Viale (1993) donnent des valeurs de C/N variant de 4 à 8 dans la matière vivante marine (4 à 5 pour le zooplancton et 6 à 8 pour le phytoplancton). Cet indice augmente dans la matière organique récemment morte. Les résultats obtenus, fréquemment supérieurs à 10, ne laissent aucun doute quant à la nature détritique de cette matière organique.

Feuillet Girard *et al.* (1988), dans le bassin de Marennes-Oléron signalent des teneurs en azote particulaire (MES, biodépôts et sédiment) dans l'eau oscillant entre  $1 \text{ g.m}^{-3}$  et  $0,2 \text{ g.m}^{-3}$  en fonction de l'état de la mer et du coefficient de marée. Ces mêmes auteurs estiment les quantités d'azote rejetées par la biomasse ostréicole comprises entre 1,2 et plus de  $7,9 \text{ g.m}^{-3}$ , sur un mois pour des densités d'élevage comparables à celles observées en Baie des Veys (5 à 6 000 poches/ha). L'enrichissement du sédiment en matière organique est la résultante des quantités de biodépôts rejetés et de leur teneur en matière organique.

Début flot																	
N° Point	17/06/96	03/07/96	17/07/96	31/07/96	19/08/96	02/09/96	16/09/96	30/09/96	15/10/96	14/11/96	12/12/96	27/01/97	10/02/97	11/03/97	10/04/97	24/04/97	06/05/97
point n° 1	0,30	0,32	<b>1,61</b>	0,53	0,33	0,40	0,37	0,16	0,13	0,31	0,22	0,32	0,24	0,26	0,31	0,59	0,03
point n° 2			0,78	0,58	0,26	0,31	0,22	0,37	0,13	0,31	0,11	0,41	0,27	0,14	0,17	0,48	0,22
point n° 3	<b>1,61</b>	<b>1,38</b>	<b>3,14</b>	0,56	0,78	<b>1,44</b>	<b>1,71</b>	<b>1,86</b>	0,72	<b>2,01</b>	<b>1,87</b>	<b>1,19</b>	0,76	<b>1,00</b>	0,93	0,98	0,52
point n° 4			<b>6,08</b>	<b>1,44</b>	0,21	0,57	0,70	0,37	0,33	0,42	0,95	0,39	0,59	0,57	0,47	0,63	0,45
point n° 5			<b>2,92</b>	<b>1,48</b>	0,30	<b>1,02</b>	<b>1,09</b>	0,52	0,58	<b>1,56</b>	<b>1,87</b>	<b>1,38</b>	0,26	0,27	0,51	0,80	0,24
point n° 6	<b>1,32</b>	<b>1,65</b>	<b>3,04</b>	<b>1,63</b>	0,65	<b>1,70</b>	<b>1,39</b>	<b>1,43</b>	<b>1,03</b>	<b>2,09</b>	0,43	<b>1,61</b>	<b>5,09</b>	<b>1,30</b>	0,97	<b>1,02</b>	0,86

Tableau 4 : Teneurs en azote particulaire en début de flot ( $\text{g.m}^{-3}$ ). Les plus fortes valeurs ( $> 1 \text{ g.m}^{-3}$ ) sont signalées en gras.

<b>Mi-Flot</b>																	
<b>N° Point</b>	17/06/96	03/07/96	17/07/96	31/07/96	19/08/96	02/09/96	16/09/96	30/09/96	15/10/96	14/11/96	12/12/96	27/01/97	10/02/97	11/03/97	10/04/97	24/04/97	06/05/97
	point n° 1	0,34	0,37	0,66	0,78	0,41	0,21	0,36	0,10	0,22	0,78	0,22	0,56	<b>1,70</b>	0,59	0,29	0,59
point n° 2			0,78	0,43	0,09	0,07	0,21	0,15	0,23	0,35	0,15	0,40	0,12	0,12	0,22	0,33	0,35
point n° 3	0,39	0,32	0,71	0,48	0,31	0,24	0,27	0,23	0,34	0,88	<b>1,37</b>	0,53	0,22	0,28	0,38	0,29	0,07
point n° 4			<b>1,10</b>	0,49	0,24	0,40	0,18	0,32	0,27	0,65	0,98	0,71	0,20	0,27	0,42	0,34	0,14
point n° 5			0,67	0,39	0,26	0,61	0,36	0,63	0,31	0,99	0,66	0,48	0,50	0,50	0,43	0,21	0,46
point n° 6	<b>1,06</b>	0,46	<b>1,78</b>	0,69	0,53	0,55	0,37	0,40	0,25	0,66	0,89	0,72	0,28	0,29	0,68	0,37	0,99

Tableau 5 : Teneurs en azote particulaire à mi-flot (g.m<sup>-3</sup>). Les plus fortes valeurs (> 1 g.m<sup>-3</sup>) sont signalées en gras.

Les Tableau 4 et Tableau 5 illustrent les résultats obtenus lors de notre étude. Les teneurs observées pendant le début du flot (Tableau 4) sont nettement plus élevées, en particulier sur les points H3 et H6 présentant des teneurs pouvant dépasser 5 g.m<sup>-3</sup>. Cependant, la campagne du 17/07/96, caractérisée par des conditions de vents forts (remise en suspension importante), se démarque par des valeurs élevées, tant en début de flot qu'à mi-marée.

L'ensemble de ces observations souligne l'importance de la matière organique dans l'équilibre de ce secteur. Cet enrichissement du milieu en éléments organiques constitue une ressource alimentaire considérable pour des organismes détritivores. Malgré des conditions abiotiques difficiles (liées à la zone intertidale : variations thermiques, rythme marégraphique d'exondation, assèchement, activité professionnelle...), la population de *Lanice conchilega* trouve dans ce milieu un stock trophique considérable qui explique certainement en partie les raisons de son maintien et de son développement.

## F. CONCLUSION

Cette approche hydrologique a permis de mettre en évidence certaines caractéristiques du cycle tidal. Les contraintes essentielles, durant le flot, sont liées à la convergence des masses d'eau en trois points mis en évidence par le profil topographique de la zone.

### 1. INFLUENCE DES APPORTS D'EAU DOUCE

Malgré sa proximité, le chenal d'Isigny ne semble pas présenter d'influence en terme de dilution pendant le flot. Cette particularité est liée à l'existence, dans la partie sud-ouest des parcs, d'un exhaussement important (dune hydraulique) qui interdit le passage des eaux diluées depuis le chenal vers le secteur sud des parcs. Cette caractéristique topographique induit, sur la zone conchylicole, une dynamique d'immersion unidirectionnelle dirigée du nord vers le sud. Le mélange entre les masses d'eau marines qui pénètrent dans les parcs et celles du chenal d'Isigny ne se réalise pas avant l'immersion totale du secteur à mi-flot.

Dans certaines conditions, la progression de l'onde de flot s'accompagne cependant d'une diminution de la salinité. Cette observation soulève de nombreuses questions relatives à de possibles apports d'eau douce autres que ceux issus du chenal d'Isigny. Comme il a été dit, d'importantes traces de percolation, sur l'estran de Géfosse, sont visibles sur les photos aériennes. L'origine n'en a pas été déterminée. Deux hypothèses peuvent toutefois être envisagées : 1) débordement d'une nappe phréatique proche de la surface ; 2) vidange des eaux de drainage des marais de Géfosse. Quelles qu'en soit l'origine, de tels niveaux de dessalure montrent combien ce type d'apports d'eau douce peut avoir comme conséquence sur l'hydrologie locale.

## 2. PARTICULES EN SUSPENSIONS

Les caractéristiques hydrologiques du flanc est de la Baie des Veys sont fortement déterminées par la présence des parcs ostréicoles. Ces structures sont à l'origine d'un enrichissement considérable en particules fines et matière organique particulaire issue des biomasses ostréicoles et mytilicoles (fèces et pseudofèces). Ces particules sont transportées par l'onde de flot durant sa progression.

Sur le plan topographique, la partie sud-ouest des parcs constitue un cul de sac pour ces masses d'eau. On assiste donc à une accumulation et une concentration progressive des éléments transportés sur les parcs pendant le flot (Tableau 6).

Paramètres	Teneur en début de flot	Teneur à mi-flot	Facteur d'accumulation
MES	4 à 120 mg/l	90 à > 1 000 mg/l	2 à 30
Turbidité	7 à 250 NTU	40 à > 1 000 NTU	2 à 25
MOP	2 à 30 mg/l	12 à 100 mg/l	3 à 10

Tableau 6 : rapports des teneurs observées sur les points H1 et H2 (début de flot) et H5 et H6 (peu avant la moitié du flot) relatives aux particules en suspension.

Les mesures réalisées à mi-flot confirment cette particularité. Les masses d'eau analysées sur Géfosse (zone sud) présentent des charges bien plus élevées que sur Grandcamp (zone nord). La Figure 44 illustre l'impact des structures conchylicoles sur l'hydrologie de ce secteur. Les zones situées au nord-est et au nord-ouest (Grandcamp-Maisy) ne subissent pas d'influence particulière liée aux parcs. En revanche, dans la partie sud, le long du littoral ainsi que sur Géfosse, les masses d'eau subissent de profondes modifications liées à la présence des parcs.

Kopp *et al.* (1991) ont mis en évidence des écarts de performance de croissance des huîtres entre les secteurs de Géfosse (favorable) et de Grandcamp (moins favorable). Ces auteurs ont attribué ces différences, entre les deux zones, à la proximité du chenal d'Isigny, source d'éléments nutritifs pour les biomasses en élevage. Si le chenal d'Isigny contribue certainement à un apport en éléments nutritifs, nos résultats montrent également que ce secteur constitue, en baie des Veys, une zone d'accumulation et de convergence des masses d'eau. Les éléments nutritifs (phytoplancton, matière organique) vont donc avoir tendance à se concentrer sur ce secteur. Il semblerait donc que la configuration topographique (cul de sac) plus que la proximité du chenal d'Isigny soit à l'origine des observations de Kopp *et al.* (1991).

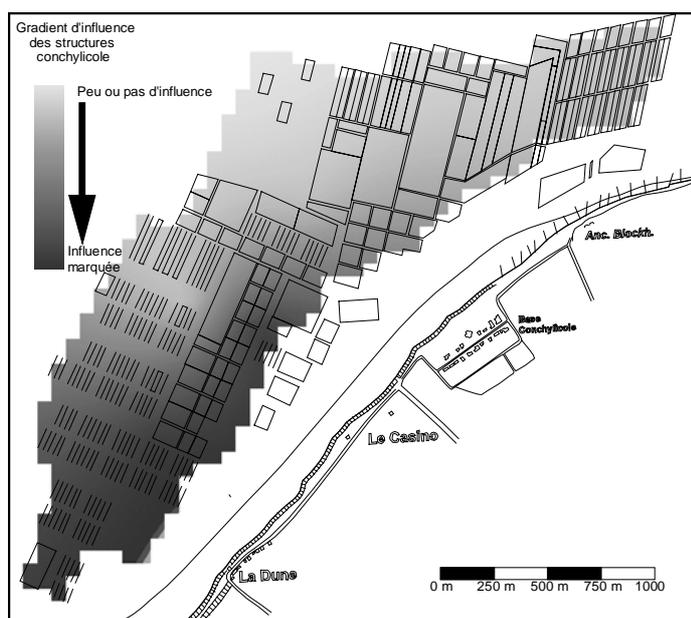


Figure 44 : Représentation schématique de l'influence des structures conchylicoles (tenant compte des remises en suspension et de l'enrichissement en matière organique) sur l'hydrologie de la zone d'étude.

### 3. ENRICHISSEMENT EN MATIÈRE ORGANIQUE

Les résultats des analyses CHN réalisées au cours de ce travail mettent en évidence le rôle prépondérant de la matière organique particulaire dans le fonctionnement de cet écosystème. Le milieu est caractérisé par des taux de MO pouvant être très élevés (fréquemment supérieurs à 50 mg.l<sup>-1</sup> pendant le flot). Les rapports C/N élevés traduisent une origine majoritairement détritique. De plus, les taux de MO particulaire, très fortement corrélés avec les MES, augmentent avec la progression du flot. Il faut voir dans la production locale par les biomasses en élevage de fèces et pseudofèces l'origine probable de cet enrichissement en MO particulaire. La production journalière de biodépôts issue des biomasses ostréicoles telles que celles de la Baie des Veys représente de 14 à 20 tonnes/hectare (Sornin, 1981). Étendue à l'ensemble des parcs (environ 12 000 t d'huîtres) cette production représenterait quotidiennement 2 000 à 3 000 tonnes (en poids sec). Les caractéristiques topographiques et hydrodynamiques sont à l'origine de la rétention d'une partie de cette production sur la zone. Cet aspect, concernant la production et l'exportation des biodépôts, paraît aujourd'hui déterminant au sein des processus de régulation de l'écosystème local.

### 4. CAPACITÉ TROPHIQUE

La Baie des Veys se caractérise par une importante capacité trophique. Soletchnik et al. (1998) ont réalisé un bilan hydrologique du bassin conchylicole de Marennes-Oléron à partir des résultats de plus de 15 ans de suivi sur 6 différentes stations. Leurs résultats montrent que les teneurs en chlorophylle *a* et phaeopigments sur les parcs conchylicoles sont comparables avec celles observées à l'entrée du bassin (station Boyard) (Tableau 7). En Baie des Veys la situation est différente. D'une part, les teneurs en Chlorophylle *a* et en phaeopigments observées sur la partie la plus marine des parcs (point 2) sont bien supérieures à celles observées en Charente-Maritime. De plus, sur les secteurs sous influence estuarienne (point 6), les teneurs en chlorophylle sont également très supérieures à celles observées à l'embouchure de la Charente.

stations	Marennes-Oléron			Baie des Veys	
	Boyard (infl. marine)	Parcs conchylicoles	Estuaire Charente	point 2 (infl. marine)	point 6 (infl. estuar.)
<b>Chlorophylle a (µg.l<sup>-1</sup>)</b>	0-5 <sup>(1)</sup>	1-4 <sup>(1)</sup>	5-15 <sup>(1)</sup>	1-25 (7) <sup>(3)</sup>	2-120 (35) <sup>(3)</sup>
<b>Phaeopigments (µg.l<sup>-1</sup>)</b>	2-5 <sup>(1)</sup>	1-6 <sup>(1)</sup>	3-32 <sup>(1)</sup>	0-40 (6) <sup>(3)</sup>	0-120 (14) <sup>(3)</sup>
<b>MES (mg.l<sup>-1</sup>)</b>	24-68 <sup>(2)</sup>	28-90 <sup>(2)</sup>	150-950 <sup>(2)</sup>	2-110 (60) <sup>(3)</sup>	34-950 (155) <sup>(3)</sup>

Tableau 7 : Bilan comparatif des caractéristiques hydrologiques entre les bassins de Marennes-Oléron (Soletchnik *et al.*, 1998 ; Faury, comm. pers.) et la Baie des Veys (à mi marée). (1) : écarts annuels observés entre 1978 et 1995 (Soletchnik *et al.*, 1998) ; (2) : écarts annuels des moyennes mensuelles entre 1978 et 1995 (Faury, comm.pers.) ; (3) : écarts annuels observés en Baie des Veys (moyenne annuelle entre parenthèse) (présent travail).

Ces résultats mettent en évidence la richesse trophique qui caractérise la baie des Veys. Les résultats des performances de croissance des huîtres Normandes, comparées à celles de Charente, sont d'ailleurs là pour en témoigner (Goyard, 1996 ; Fleury *et al.*, 1999).

Concernant les matières en suspension, les différences entre les deux bassins sont moins importantes. Toutefois, les valeurs observées en Baie des Veys restent élevées au regard de celles observées en Charente-Maritime. Les conditions hydrodynamiques, plus importantes en Normandie, sont sans doute à l'origine de ces différences. Comme en Charente, un important gradient de MES s'établit depuis les secteurs sous influence marine vers ceux sous influence estuarienne.

## V. DÉVELOPPEMENT LOCAL DE *LANICE CONCHILEGA*

### A. HISTORIQUE DE LA SITUATION EN BAIE DES VEYS

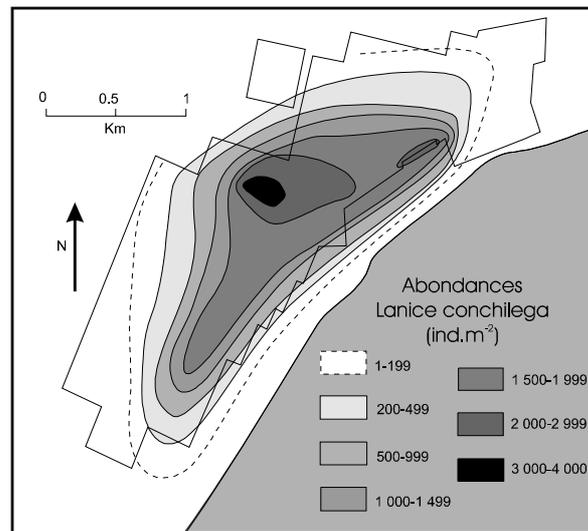


Figure 45 : Cartographie initiale de la population de *Lanice conchilega* en Baie des Veys (d'après Meunier *et al.*, 1993)

C'est en 1986 que pour la première fois, les professionnels de la Baie des Veys ont attiré l'attention de l'IFREMER sur le développement d'une population de l'Annélide Polychète tubicole *Lanice conchilega* sur les parcs conchylicoles. Les campagnes de photographies aériennes réalisées par l'IFREMER en 1988, 1989 et 1990 montrent une extension rapide de la colonisation (Kopp *et al.*, 1991). Dès 1992, une première cartographie de la population était réalisée (Meunier *et al.*, 1993) (Figure 45)

La caractéristique majeure de cette population réside dans sa distribution spatiale. En effet, très commune en Baie de Seine (Féral, 1988, Gentil & Cabioch, 1997) cette espèce se limite, en Baie des Veys, uniquement au secteur conchylicole de Grandcamp-Maisy (flanc est). La cartographie, réalisée en 1992, montre que cette population se partage l'espace de manière relativement homogène. La zone la plus fortement colonisée se localise dans la partie centrale des parcs. Les densités, pouvant dépasser les 3 000 ind.m<sup>-2</sup>, font localement qualifier ce phénomène de prolifération à caractère opportuniste (Photo 1 et Photo 2). Les abondances vont ensuite décroître au fur et à mesure que l'on s'éloigne de cet épicycle. Sur l'ensemble des parcs, les densités moyennes sont inférieures à 1 000 ind.m<sup>-2</sup>. La partie la plus au nord semble épargnée du fait de la présence du platier rocheux de Grandcamp où seules de petites poches de sable peuvent être colonisées.

### B. IMPACT LOCAL

De tels niveaux d'abondance ne sont pas sans induire de profondes modifications du milieu à différents niveaux (Figure 46). Il est possible d'envisager ces conséquences selon deux angles distincts : d'une part, les impacts directs, immédiatement observables, d'autre part, les risques, non visibles immédiatement, mais envisageables à plus ou moins long terme. La première catégorie touche le sédiment et entraîne des difficultés accrues pour les professionnels en terme de qualité d'exploitation. La seconde catégorie concerne le devenir de la qualité du milieu et, par répercussion, l'avenir de la qualité de production en Baie des Veys.

Photo 1 : Gros plan de la surface du sédiment sur un secteur colonisé par *Lanice conchilega* (Densités ~3 000 ind.m<sup>-2</sup>)

Photo 2 : refus de tamis issu d'un échantillonnage sur 0,02 m<sup>2</sup>.

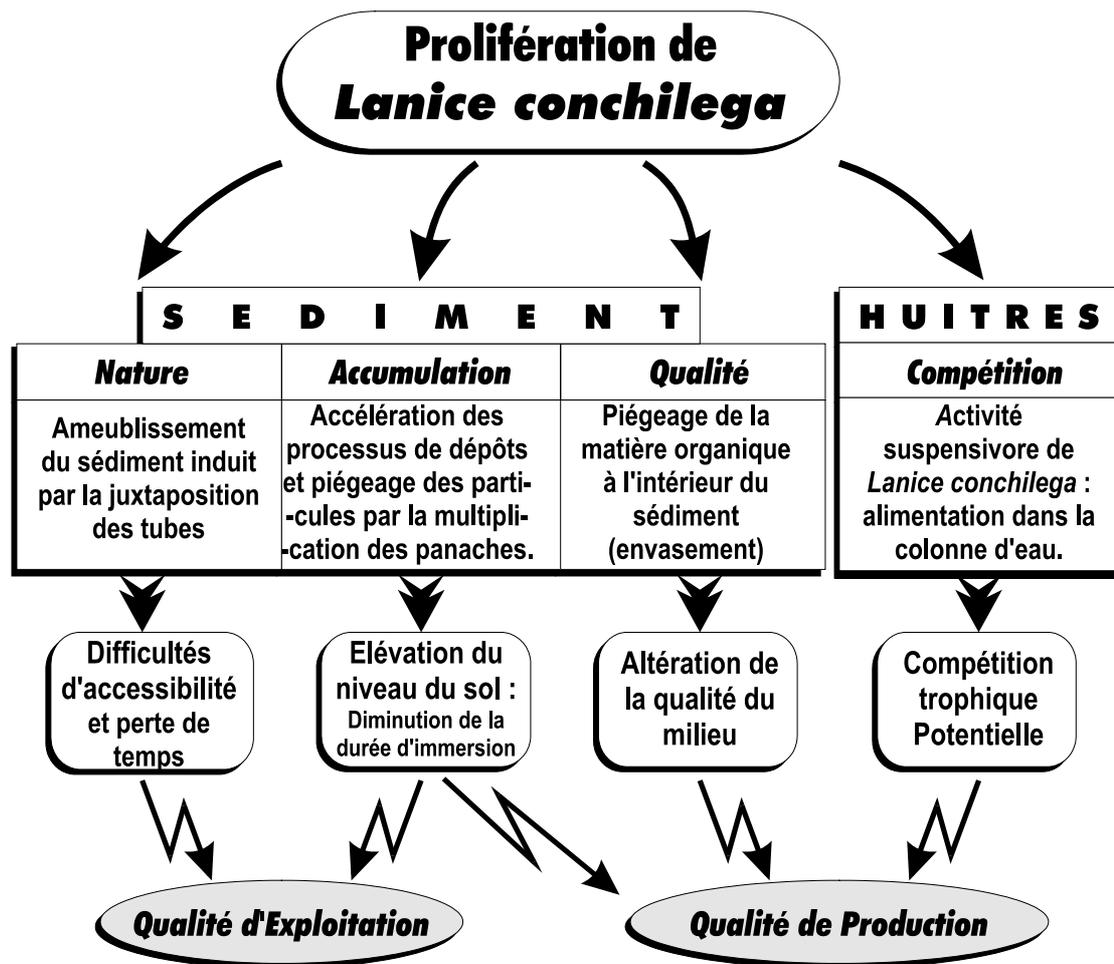
Photo 3 : Ameublissement du sédiment, conséquence de la prolifération de *Lanice conchilega* en Baie des Veys (Abondances ~4 000 ind.m<sup>-2</sup>).

Photo 4 : Formation de buttes sableuses liées au développement de la population de *Lanice conchilega* en Baie des Veys.

Photo 5 : Installation préférentielle de *Lanice conchilega* sous les tables ostréicoles en Baie des Veys.

Photo 6 : Relevage des tables ostréicoles à l'aide d'un traîneau tiré sous les tables ensablées.

Photo 7 : Herse utilisée par les professionnels pour limiter la prolifération de *Lanice conchilega* en Baie des Veys

Figure 46 : Organigramme synthétique de l'impact de la prolifération de *Lanice conchilega* en Baie des Veys.

## 1. MODIFICATION DE LA NATURE DU SUBSTRAT

L'impact majeur, pour les professionnels, concerne le sédiment. La juxtaposition très resserrée des tubes les uns contre les autres, dans les zones de densités supérieures à 3 000 ind.m<sup>-2</sup>, modifie la structure du substrat. Les lumières des tubes, gorgées d'eau, donnent au substrat une consistance d'éponge. L'ameublissement prend de telles proportions que l'accès à certains secteurs devient délicat (Photo 3). Il peut alors être dangereux pour les professionnels de s'engager dans ces zones avec leurs engins (tracteurs), obligeant certains à réduire leur activité sur les concessions les plus touchées.

## 2. ACCÉLÉRATION DES PROCESSUS D'ENSABLEMENT

D'autre part, nombreux sont les travaux signalant le rôle de piège à sédiment constitué par le panache sableux du tube de *Lanice conchilega* (Buhr, 1979 ; Carey, 1983 ; Féral, 1988). En Baie des Veys, cette caractéristique est particulièrement bien illustrée (Photo 4). La présence de populations denses se traduit par l'apparition rapide de buttes sableuses pouvant atteindre 10 à 20 cm. Cette accumulation de sédiment s'observe en particulier sous les tables ostréicoles, où le sédiment n'est pas perturbé par le passage des engins mécaniques (Photo 5). La présence des structures tabulaires ostréicoles, jouant le rôle de frein hydrodynamique (Sornin, 1981), est déjà responsable d'un ensablement du secteur. Le développement de la population de *Lanice conchilega* constitue, quant à elle, un véritable facteur d'accélération de ces processus. Au dire des professionnels, depuis le milieu des années 1980, l'exhaussement du substrat sur les parcs peut atteindre plus de 1

m, de manière stable et définitive. Outre les implications de tels processus en terme de réduction des durées d'immersion, la modification des caractéristiques topographiques locales est susceptible d'entraîner des modifications d'ordre hydrodynamique. La situation devient plus que préoccupante pour l'avenir l'ostréiculture en Baie des Veys.

### 3. ENRICHISSEMENT DU MILIEU EN MATIÈRE ORGANIQUE

L'étude hydrologique a permis de mettre en évidence combien les caractéristiques hydrodynamiques locales facilitaient le maintien en suspension d'une charge sestonique élevée, souvent supérieure à 300 mg.l<sup>-1</sup> pendant le flot. Or c'est principalement ce facteur qui régit la quantité de biodépôts rejetés par les biomasses conchyloles (Sornin, 1981 ; Barille *et al.*, 1993 ; Barille *et al.*, 1994). En rejetant sous forme de biodépôts (fèces et/ou pseudofèces) une partie de la nourriture ingérée, les organismes filtreurs contribuent à l'enrichissement du milieu en matière organique (Tito de Marais, 1983). Sur le secteur conchylole du bassin de Marennes-Oléron (densités d'élevages comparables à celle de la Baie des Veys), il a été démontré que, pour 1 hectare de culture, en période hivernale, la biodéposition retire quotidiennement plus de 6 tonnes (poids sec) de particules en suspension dans l'eau pour les déposer dans le sédiment. En Baie des Veys, si l'on se base sur un taux moyen de 10 % de matière organique particulaire dans les MES et pour une superficie de 160 hectares, la production de matière organique par les biomasses ostréicoles représenterait près de 100 tonnes (poids sec) par jour (abstraction faite de la production issue de l'endofaune benthique et des apports telluriques). Cette production locale de matière organique n'est pas sans conséquence sur le sédiment. D'une part, Sornin (1984) démontre que cet enrichissement modifie les propriétés rhéologiques des vases. Les limites d'écoulement et la viscosité relative du sédiment sont multipliées par 3 lorsque ce dernier est soumis à la biodéposition. Ce phénomène augmente donc de manière considérable la stabilité du sédiment et le piégeage des éléments "biodéposés". D'autre part, il a été démontré que le recyclage de cette matière organique augmente la consommation d'oxygène, favorisant l'ammonification et la réduction des sulfates en sulfures. On peut considérer qu'il y a 4 fois plus de H<sub>2</sub>S dans les eaux interstitielles des zones de cultures intensives d'huîtres (Sornin, 1984).

La capacité de *Lanice conchilega* à piéger les particules (Eagle, 1975 ; Buhr, 1979 ; Carey, 1983 ; Féral, 1988) a largement été démontrée. En Baie des Veys, *Lanice conchilega* constitue un amplificateur de ces processus d'enrichissement du milieu en matière organique (Meunier *et al.*, 1993). On est alors en mesure de s'interroger sur l'avenir, à plus ou moins long terme, de la qualité de production de ce site conchylole. Dans quelles mesures une détérioration de la qualité du milieu, renforcée par le développement proliférant de *Lanice conchilega*, ne pourrait-elle pas altérer, dans les années qui viennent, ce qui fait la richesse socio-économique de cette région ?

### 4. RISQUE DE COMPÉTITION TROPHIQUE

La capacité de cette annélide à adopter un comportement trophique qui alterne le mode dépositore et suspensivore (Buhr, 1976) soulève également de nombreuses questions. En effet, il semble que le choix du comportement trophique soit dicté par la réduction de la surface accessible par l'animal autour du tube (Buhr, 1976 ; Buhr & Winter, 1977). Les niveaux de densité élevés rencontrés sur les parcs conchyloles de la Baie des Veys (plusieurs milliers d'individus par mètre carré) réduisent considérablement les quantités de nourritures disponibles sur le substrat. Par conséquent, *Lanice conchilega* se doit de compenser ce déficit en adoptant un mode suspensivore. De ce fait, l'annélide est susceptible de prélever sa nourriture dans le même compartiment alimentaire que *Crassostrea gigas*. Le risque d'une compétition trophique entre les huîtres en élevage et la population de *Lanice conchilega* ne peut être écarté.

## C. RÉPONSES DES PROFESSIONNELS

Face à ces proliférations, les professionnels ont rapidement réagi contre les effets visibles. Dans les deux cas, ameublissement du sédiment et ensablement, les conséquences sont pour eux directes. Confrontés à ces problèmes, ils tentent de développer des moyens de lutte pour en limiter les conséquences. Leurs actions se développent à deux niveaux.

### 1. RELEVAGE DES TABLES OSTRÉICOLES

Si l'exhaussement est trop rapide, le substrat est susceptible de venir au contact des poches sur les tables d'élevages (Photo 5) : le risque d'un contact entre la table d'élevage et la surface du sédiment oblige le professionnel à remonter ses tables. Pour cela, deux techniques sont développées :

1. Le professionnel peut travailler table par table en les relevant de manière mécanique (tracteur). Le risque, si l'enfouissement et/ou la corrosion sont trop importants, est de voir la table plier ou se rompre sous la traction exercée par l'engin de levage.
2. L'autre technique consiste à utiliser un "traîneau". Cet appareil, de forme biseautée, est glissé sous la première table d'une rangée. Il est tracté par un câble en acier qu'on engage sous toute la rangée de tables à relever avant de le fixer à un tracteur. Ce dernier, en tirant ce traîneau, va remonter toutes les tables de l'ensemble, les soulevant l'une après l'autre (Photo 6). Cette seconde technique, ne nécessitant que deux personnes, est beaucoup plus rapide et réduit considérablement les risques d'altération de tables.

### 2. HERSAGE

L'autre type d'action développée est plus lourd. Les professionnels l'envisagent cependant selon une fréquence régulière, tous les 2 ou 3 ans, à l'occasion d'une restructuration de leur concession. La technique consiste en une érosion mécanique de la surface du substrat sur plusieurs dizaines de centimètres à l'aide de herse ou de lames métalliques fixées sur les tracteurs (Photo 7). Cette action a pour but de permettre à la fois une remise en suspension des sédiments accumulés qui seront évacués par la marée suivante, mais également une destruction physique de *Lanice conchilega* par arrachage des tubes. Ce traitement est lourd, car il nécessite le retrait ou le déplacement de toutes les tables ostréicoles de la concession. A défaut de ne pouvoir réaliser ce travail plus souvent, les professionnels envisagent, au moins une fois par an, le passage de herse ou de lames dans les travées, de part et d'autre des lignes de tables. Ce traitement partiel a pour objectif de limiter l'ensablement à l'intérieur de la concession.

Quelle que soit l'action envisagée par le professionnel, elle ne présente pas de solution durable pour plusieurs raisons. Le relevage des tables se traduit directement par une réduction du temps d'immersion, ce qui à long terme engendrera une diminution des performances de croissance et de la qualité de production. Le passage des herse, s'il se traduit par l'induction d'une mortalité importante chez *Lanice conchilega* (principalement par prédation exercée par les oiseaux marins), n'a qu'un effet très relatif sur les problèmes d'ensablement. En effet, le sédiment remanié ne quitte pas la zone, et s'accumule généralement dans la concession voisine. Ces techniques sont coûteuses pour le professionnel en terme de temps et de personnel. De plus, se pose le problème des secteurs situés en dehors des concessions (couloirs d'accès aux parcs). Ces zones, non exploitées, ne sont rattachées à aucune concession (domaine public maritime) et ne font jamais l'objet d'action particulière. De plus, ces techniques sont coûteuses pour le professionnel en terme de temps et de personnel.

Toutefois, face à l'urgence de la situation, les comportements évoluent. Les professionnels commencent à s'organiser collectivement pour tenter de trouver des solutions. Dernièrement, il a été envisagé de développer des actions à une échelle beaucoup plus importante en fédérant l'ensemble des professionnels de la Baie. Le projet développé actuellement viserait, mécaniquement, à retirer une partie de la couverture sédimentaire, en remontant à terre le sédiment prélevé. Cette solution envisagée à l'échelle des parcs s'est vite révélée irréalisable. Le volume de sédiment à retirer des secteurs les plus touchés par l'exhaussement du substrat atteignait plus de 1 million de m<sup>3</sup>. Cette proposition fut rapidement abandonnée au profit d'une action plus localisée à l'intérieur des chenaux de remplissage. Le projet développé consiste en un arasement des buttes de *Lanice conchilega* destiné à faciliter les circulations et les écoulements : espérant rendre ainsi au secteur conchylicole un hydrodynamisme réduit par la prolifération de l'Annélide. Mais, là encore, ce type de projet pose des problèmes nombreux relatifs au coût financier induit, ainsi qu'au devenir des sédiments marins extraits...

## VI. CONCLUSION

Cette première partie nous a permis de caractériser l'environnement local, et de présenter le contexte général dans lequel ce travail de recherche a pu être mis en place. L'abondante bibliographie a été complétée par une série d'études de terrain (hydrologie, topographie, couverture sédimentaire).

A travers cette approche environnementale, les caractéristiques hydrodynamiques, hydrobiologiques et sédimentaires de la zone conchylicole ont pu être mises en évidence. Elles permettent de dégager les grandes tendances de ce secteur.

### a) Dynamique de flot

La dynamique de flot, sur les parcs, est étroitement liée à la bathymétrie du secteur. La progression des masses d'eau est conditionnée par l'existence d'encaissements topographiques imposant leur convergence dans les deux chenaux de remplissage. Cette particularité induit un hydrodynamisme de flot très important associé à d'importantes remises en suspension et transport de particules. La topographie générale des parcs empêche, d'une part, le transfert vers l'extérieur de ces particules qui sont alors accumulées et concentrées au sein même de la zone conchylicole, et d'autre part, l'arrivée, sur les parcs, d'eau douce en provenance de l'estuaire.

### b) Tendance à l'engraissement et à l'envasement

Cette dynamique de flot se traduit principalement par un bilan sédimentaire positif. Les particules apportées par le flot ne sont pas exportées avec la même efficacité lors du jusant suivant. Cette accumulation sédimentaire provoque un engraissement progressif du sud de la zone conchylicole. Nous examinerons plus tard comment cette tendance à l'ensablement peut être expliquée par la dynamique morphosédimentaire générale de la Baie des Veys. La progression des caractères estuariens mis en évidence, par l'approche biocénotique, répond à cette dynamique générale. Sur la zone conchylicole, les cartographies sédimentaires mettent en évidence une inquiétante tendance à l'envasement de ce secteur.

### c) Grande richesse trophique

La dernière caractéristique environnementale du flanc est de la baie réside dans l'importante capacité trophique du milieu. Sur le plan hydrologique, les teneurs en chlorophylle et en matière organique particulaire peuvent atteindre des niveaux très élevés, en particulier durant l'immersion des parcs (respectivement jusque  $140 \mu\text{g.l}^{-1}$  et  $180 \text{mg.l}^{-1}$  pour la Chlorophylle *a* et la matière organique particulaire). Cette ressource nutritive, tant pour *Crassostrea gigas* que *Lanice conchilega* ne trouve pas son origine exclusivement dans une production locale. En effet, si les biodépôts issus des biomasses ostréicoles constituent une part importante de la matière organique particulaire, les résultats du suivi hydrologique montrent que l'environnement marin de la baie se caractérise également par une grande richesse phytoplanctonique. Les teneurs relevées en phaeopigments révèlent également la part importante des remises en suspension de microphytobenthos dans l'enrichissement du milieu en matière nutritive

Ces multiples directions, empruntées volontairement au cours de ces 4 dernières années, peuvent sembler éloignées de la problématique de départ. Cependant, nous montrerons dans les parties suivantes combien cette acquisition est importante dans la compréhension et l'explication des processus particuliers régissant le développement et la prolifération de *Lanice conchilega* en Baie des Veys.

**PARTIE II**

**PROLIFÉRATION DE LANICE  
CONCHILEGA**

## I. INTRODUCTION<sup>2</sup>

La problématique du développement et de la prolifération de *Lanice conchilega* en Baie des Veys s'articule, dans ce travail, autour d'une approche multi-échelle (environnement, population, individus). Dans cette seconde partie, je m'attacherai à caractériser ce phénomène en rapport avec l'environnement immédiat du flanc est de la Baie.

Dans un premier temps, les limites d'extension de la population sont recherchées afin d'en évaluer son importance. Pour cela, deux cartographies de répartition spatiale, à 3 ans d'intervalle (1995, 1998) ont été réalisées. Il est ainsi possible d'inclure dans cette approche spatiale, une composante temporelle. De plus, l'existence de travaux antérieurs (Meunier *et al.*, 1993 ; Sylvand, 1995) permettent d'intégrer cette évolution spatio-temporelle de la population de *Lanice conchilega* sur une période de 6 ans (de 1992 à 1998).

Toujours à l'échelle environnementale du flanc est, dans un second temps, une approche biocénotique est envisagée. Les travaux de Sylvand (1995) évaluent, de manière précise, le contexte évolutif des biocénoses macrozoobenthiques de l'ensemble de la baie. Les derniers résultats de cet auteur datent de 1992, époque à laquelle le développement de la population de *Lanice conchilega* n'avait pas encore atteint l'ampleur actuelle. Cependant, le présent travail ne prétend pas réaliser une étude complète de l'impact local, sur les biocénoses macrozoobenthiques, du développement proliférant de *Lanice conchilega*. De nombreux auteurs ont déjà apporté leurs observations face à de tels phénomènes (Seilacher, 1951 ; Ziegelmeier, 1952 ; Ziegelmeier, 1969 ; Buhr & Winter, 1977 ; Buhr, 1979 ; Heimler, 1981 ; Beukema *et al.*, 1983 ; Féral, 1988 ; Beukema, 1989 ; Forster & Graf, 1995 ; Kühne & Rachor, 1996 ; Brey & Gage, 1997 ; Heuers *et al.*, 1998 ; Zühlke *et al.*, 1998). Cependant il a paru intéressant, à travers une campagne ponctuelle (avril 1996), d'évaluer la richesse spécifique et la diversité du peuplement associé à *Lanice conchilega* 4 ans après les travaux de Sylvand (1995).

Enfin, c'est sur le plan sédimentaire que notre attention s'est reportée dans le cadre de cette approche globale, à l'échelle des parcs conchylicoles. Comme il a été précisé précédemment, le développement et la prolifération d'une annélide tubicole comme *Lanice conchilega* n'est pas sans conséquences sur le substrat. Encore une fois, différents auteurs ont abordé ce thème auparavant (Grant, 1981 ; Carey, 1983 ; Féral, 1988 ; Jones & Jago, 1993 ; Grant & Daborn, 1994 ; Marinelli, 1994 ; Levin & DiBacco, 1995 ; Cusson & Bourget, 1997 ; Zühlke *et al.*, 1998). Dans le contexte actuel de l'évolution morphosédimentaire de la baie des Veys (engraissement), et des implications envisageables pour l'avenir de l'activité conchylicole (ensablement, exhaussement, envasement), il a paru intéressant d'aborder cet aspect à travers la mise en place d'un suivi sédimentaire, sur deux points colonisés par *Lanice conchilega*. Une approche plus ciblée, sur la nature constitutive du tube sableux et du sédiment environnant, a également été envisagée.

---

<sup>2</sup> Certains des résultats de cette partie et de la suivante font l'objet d'une publication soumise :

**Ropert M. & J.C. Dauvin**, (Soumis). Recruitment and proliferation of a *Lanice conchilega* (Pallas) population (Annelida: Polychaeta, Terebellidae) in the Baie des Veys (Western part of the Baie of Seine). *Oceanol. Acta*.

## II. MORPHOLOGIE, BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DE *LANICE CONCHILEGA*

### A. SYSTEMATIQUE DESCRIPTIVE

D'un point de vue systématique, la classification de cette annélide polychète sédentaire a été réalisée par Fauvel en 1927, puis reprise par Day en 1967. *Lanice conchilega* appartient à la famille des Terebellidae, sous famille des Amphitritinae. Le genre *Lanice* ne comporte qu'une seule espèce : *Lanice conchilega* (Pallas, 1766). Marcano & Bhaud (1995) suggèrent l'existence d'une seconde espèce non déterminée : *Lanice* sp., d'après des observations réalisées sur des stades larvaires aulophores, échantillonnées dans le bassin d'Arcachon. Cependant, aucune différenciation n'a pu être observée sur les stades adultes.

Cette polychète, d'une longueur moyenne de 10 à 15 cm pour un diamètre de 5 mm, est de couleur jaunâtre ou verdâtre à l'état adulte. Le prostomium est surmonté d'un panache constitué de 15 à 20 longs tentacules rétractiles lui permettant de collecter sa nourriture dans un rayon de 10 à 15 cm. Trois paires de branchies dorsales forment une touffe arborescente rouge vif en arrière des tentacules. L'animal se développe à l'intérieur d'un tube vertical, constitué de grains de sables agglomérés par du mucus. Le tube sableux, beaucoup plus long que l'animal, peut atteindre des profondeurs de plus de 40 cm, ce qui n'est pas sans induire d'importantes difficultés lors de l'échantillonnage de l'animal. La partie apicale du tube forme un panache constitué par une série de grains de sable accolés les uns sur les autres en fins filaments ramifiés. Ce panache dépasse du sédiment sur une hauteur de 2 à 5 cm.

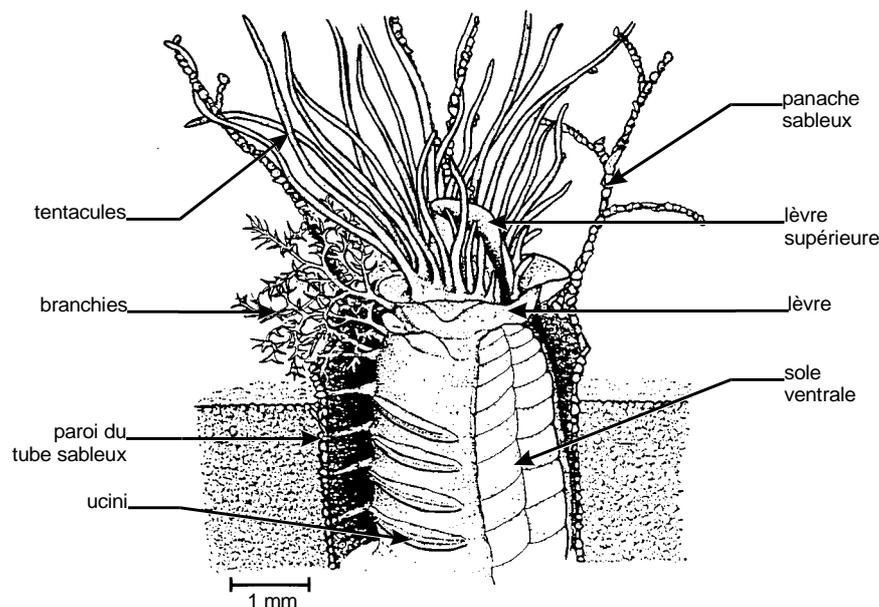


Figure 47 : Morphologie descriptive de *Lanice conchilega* (D'après Seilacher, 1951)

### B. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Cette annélide très commune est connue sur toutes les côtes d'Europe depuis les côtes de Suède jusqu'en Adriatique (Fauvel, 1927). Elle est également signalée dans le Pacifique, en Californie du sud (Day, 1967) ainsi qu'à Hawaii (Tabrah *et al.*, 1970). En raison de sa présence dans l'Atlantique, le Pacifique et les eaux tropicales, et de son absence dans les eaux arctiques, Holthe (1978) qualifie cette espèce d'amphiboréale, ayant ou ayant eu une répartition continue d'un tropique à l'autre.

Le développement de *Lanice conchilega* en milieu estuarien montre qu'elle s'accommode parfaitement de milieux turbides, voire pollués (Buhr & Winter, 1977). Selon

Amouroux, (1972) "cette espèce se limite à la moitié inférieure de la zone intertidale, quelques individus remontant jusqu'aux niveaux des mi-marées. Les densités importantes se situent en dessous des niveaux moyens de basse-mer de morte eau, sauf là où il existe un courant permanent. Alors *Lanice conchilega* peut se rencontrer en abondance même à des niveaux très élevés." En zone subtidale, cette espèce est mentionnée jusqu'à plusieurs centaines de mètres de profondeur (Amouroux, 1972) sur les côtes d'Afrique Equatoriale (Day, 1967).

Cette espèce semble indifférente vis à vis du substrat qu'elle colonise (Buhr & Winter, 1977 ; Buhr, 1979 ; Féral, 1988). Toute la fraction sableuse (jusqu'à 2 mm) est colonisée, le sédiment pouvant contenir une fraction pélitique, mais pas de graviers. Les paramètres environnementaux prépondérants susceptibles d'orienter le choix de *Lanice conchilega* lors de son implantation sont le taux de charge particulaire en suspension et la teneur en matière organique particulaire qui doivent être importants (Amoureux, 1966 ; Buhr, 1976 ; Buhr & Winter, 1977 ; Féral, 1988). Un hydrodynamisme élevé, favorisant un renouvellement régulier du seston et une bonne oxygénation, constituent également des conditions favorables à son installation. Comme de nombreuses espèces intertidales, *Lanice conchilega* semble bien résistante aux variations de températures. Toutefois, Buhr & Winter (1977) observent une destruction totale d'une population suite à l'hiver rigoureux de 1977-1978.

Les abondances de populations sont variables dans une gamme allant de quelques individus par mètre carré à quelques dizaines de milliers (Amouroux, 1972). Buhr & Winter (1977) observent des densités de 20 000 ind.m<sup>-2</sup> à 20 m de profondeur dans l'estuaire de la Weser. Cependant, de tels niveaux d'abondance restent exceptionnels et sont à mettre en relation avec les courtes périodes de fort recrutement de juvéniles. Les populations d'adultes de la Weser présentent en moyenne 5250 ind.m<sup>-2</sup> (Buhr & Winter, 1977).

### **C. PHYSIOLOGIE ET COMPORTEMENT TROPHIQUE**

L'arborescence apicale du tube sableux joue un rôle déterminant dans la vie de l'animal et peut avoir plusieurs fonctions : piège à particules, support pour les tentacules, fermeture du tube lors de l'exondation et grille de protection (Watson, 1916). Plusieurs auteurs, dont Ziegelmeier (1969) et Seilacher (1951) ont observé que la disposition et l'orientation de l'arborescence du tube, dans le courant, étaient destinées à optimiser la surface de contact entre l'animal et l'eau. Les tentacules déployés dans le panache sableux permettent à *Lanice conchilega* de capter les particules en transit dans la colonne d'eau avec une efficacité maximum. Une fois retenues par le voile muqueux des tentacules, les particules sont dirigées par des mouvements ciliaires jusqu'à la bouche où elles seront triées par les lèvres supérieures et inférieures de l'animal (Dales, 1955 ; Fauchald & Jumars, 1979). Cette rétention passive de particules a fait classer *Lanice conchilega* parmi les suspensivores (Seilacher, 1951 ; Buhr & Winter, 1977) alors que d'autres (Hagmeier, 1951 ; Ziegelmeier, 1952 ; Ziegelmeier, 1969) ont observé l'animal balayant la surface du sédiment de ses tentacules pour y prélever les particules déposées. Buhr & Winter (1977), puis Carey (1983) mettent en évidence un rôle particulier du panache sableux. En effet, ce dernier provoquerait une augmentation de la turbulence en arrière du tube, permettant une remise en suspension des particules et un retour de ces dernières vers le panache où elles seraient plus facilement happées par les tentacules.

Selon Fauchald & Jumars (1979), il semblerait que les deux théories soient exactes. *Lanice conchilega* est capable de modifier son comportement alimentaire en fonction des circonstances (hydrodynamiques et/ou biotiques). Cette faculté d'adaptation permet à l'animal, initialement déposévire, de devenir suspensivore lorsque les ressources trophiques à l'interface du sédiment s'épuisent ou deviennent difficilement accessibles du fait de l'augmentation de densités (Buhr & Winter, 1977). Cette caractéristique autorise alors le maintien et le développement de populations à de très hauts niveaux d'abondances.

## D. CYCLE BIOLOGIQUE

Comme la plupart des polychètes, *Lanice conchilega* présente des sexes séparés. Le cycle de vie est complexe, incluant une écophase planctonique (phase larvaire) et deux écophases benthiques (phases juvénile et adulte). Le succès du recrutement est généralement dépendant des processus assurant le développement et le retour des larves sur l'aire des géniteurs. Thiébaud (1994) hiérarchise ces différents mécanismes en fonction du stade de développement de l'animal. Ainsi, le recrutement est-il dépendant : 1) de la fécondation des gamètes et de la ponte, 2) des processus biologiques et hydrodynamiques affectant l'abondance et la distribution des larves 3) des processus biologiques et physiques influençant l'abondance et les apports de larves compétentes, 4) du comportement larvaire lors de la fixation, 5) de la survie des juvéniles et de leur migration. Le recrutement sera alors la résultante de l'enchaînement de ces différents mécanismes (Thiébaud, 1994).

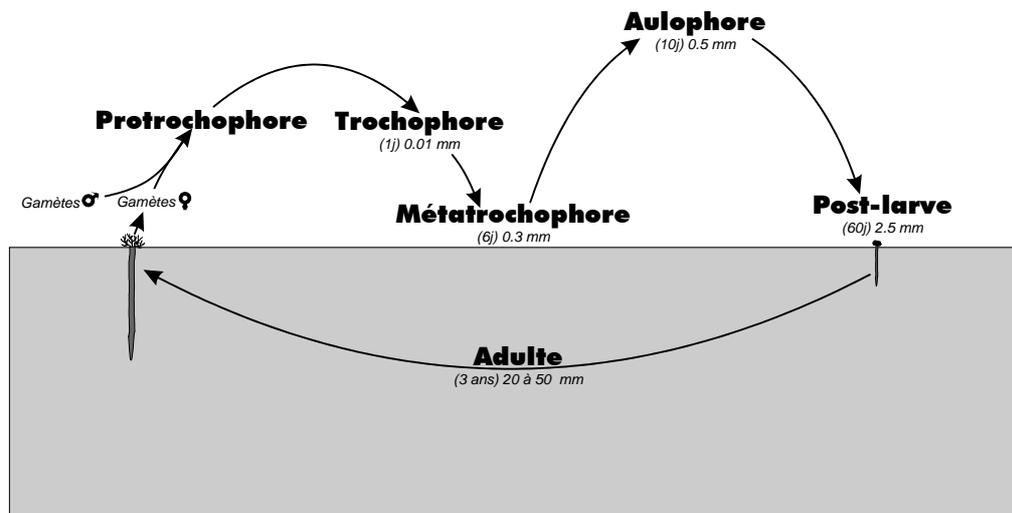


Figure 48 : Cycle biologique benthopélagique de *Lanice conchilega*. (âge en jours et longueur totale de l'animal) (d'après Marcano, 1990)

Le développement larvaire a fait l'objet de travaux très détaillés par Keßler (1963) et Heimler (1981). L'émission des produits génitaux et la fécondation se produisent dans l'eau de mer. Le développement, indirect, passe par différents stades larvaires qui sont caractérisés par leur nature pélagique ou benthique en fonction de l'âge (Figure 48). Les stades protrochophore et trochophore sont pélagiques. Durant le stade suivant, métatrochophore, la larve va tomber sur le sédiment et constituer un premier tube chargé de "débris". La larve entreprend ensuite une seconde phase pélagique (stade aulophore). Au cours de cette phase, *Lanice conchilega* acquiert une mobilité verticale (Bhaud & Cazaux, 1990). Comme chez *Pectinaria koreni* (Lambert, 1991) ou *Poecilochaetus serpens* (Nozais et al., 1997), *Lanice conchilega* sécrète un mucus qui s'échappe et se déploie par la partie antérieure du tube larvaire. De densité moindre que l'eau de mer, ce voile muqueux va permettre à la larve d'accroître ou de réduire sa flottabilité, et par-là même sa position verticale dans la colonne d'eau.

Marcano (1990), dans le bassin d'Arcachon, a mis en évidence l'existence de deux types de larves pélagiques. Leur différence apparaît au niveau du tube : optiquement vide et épais pour les larves du premier type, plus petits et aux parois fines et ornementées pour l'autre type. Ces deux types larvaires ont également une origine différente (lié au bassin ou à l'océan). L'acquisition de la compétence (aptitude pour la larve à se sédentariser, puis à se fixer en achevant sa métamorphose) intervient au début du stade aulophore pour les larves du premier type (stade 5 tentacules), alors que les observations réalisées par cet auteur montrent que les larves du second type deviennent capables de mener une vie benthique dès le stade 3 tentacules.

Ce n'est qu'au terme d'une période de deux mois de vie larvaire que la métamorphose intervient. Le juvénile est alors définitivement fixé dans le sédiment. Les travaux ont mis en évidence la longévité de *Lanice conchilega*. Cette annélide sédentaire est susceptible de coloniser durablement le sédiment. Heimler (1981) et Féral (1988) sont parvenus à estimer la durée de vie de *Lanice conchilega* à près de 3 ans.

### III. CARTOGRAPHIE DE LA POPULATION

#### A. ETAT INITIAL

En 1984, la population de *Lanice conchilega* était signalée sur le flanc est de la Baie des Veys (Féral, 1988). Les plus fortes densités atteignaient ponctuellement 3 000 ind.m<sup>-2</sup> pour des abondances moyennes comprises entre 500 et 1 500 ind.m<sup>-2</sup>. C'est en 1992 (Meunier *et al.*, 1993) que la première cartographie de la population a été réalisée sur le site ostréicole de Grandcamp-Maisy (Figure 49).

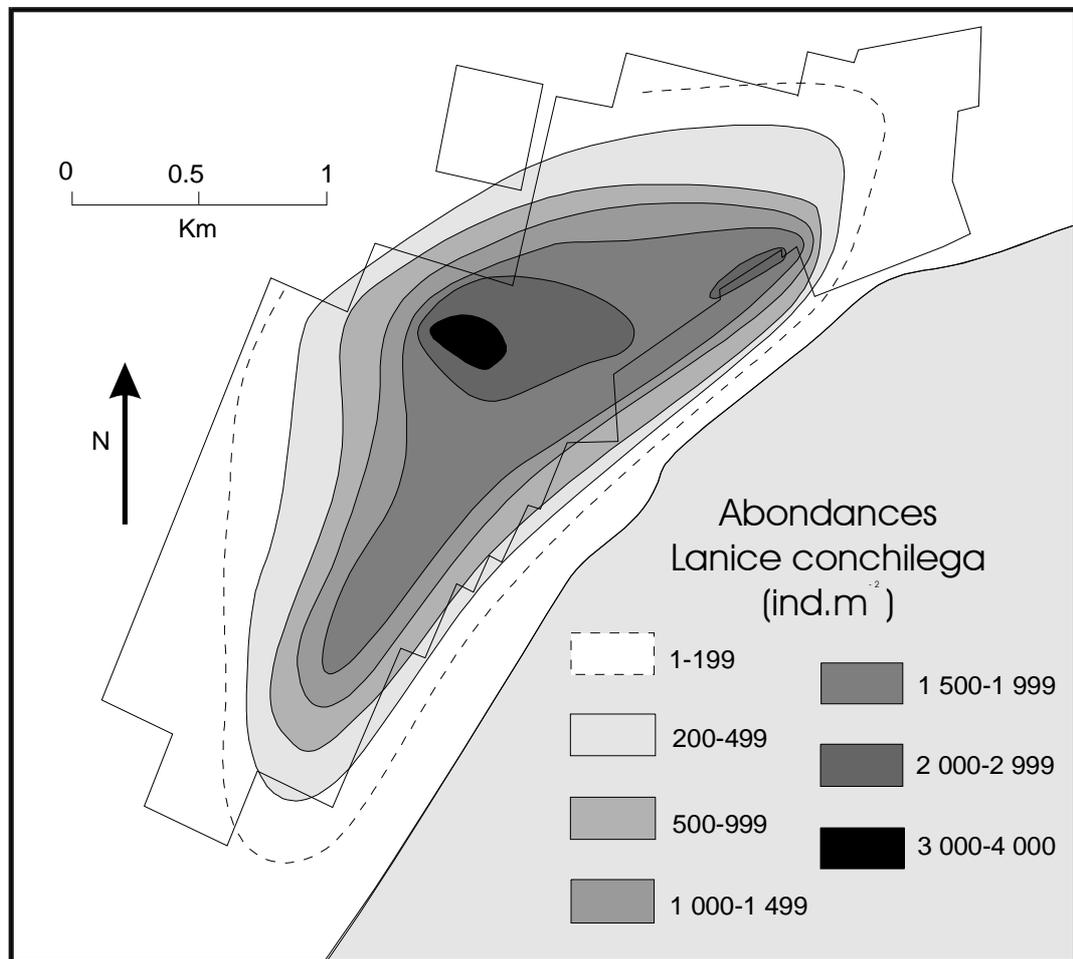


Figure 49 : Répartition de *Lanice conchilega* sur la zone des parcs ostréicoles de Grandcamp-Maisy (d'après Meunier *et al.*, 1993).

La population couvrait déjà une grande partie des parcs, les densités les plus importantes (de 3 500 à 4 000 ind./m<sup>2</sup>) étant localisées dans la zone centrale. Les conclusions de ces auteurs (Meunier *et al.*, 1993) mettaient en évidence les problèmes associés à la prolifération de cette annélide : exhaussement du substrat, apparition de modes vaseux dans le sédiment, et de manière plus générale, problèmes de qualité du milieu (la nature détritivore de *Lanice conchilega*, ainsi que sa prolifération pouvant être l'indicateur d'une altération de la qualité du milieu).

La réactualisation de cette cartographie fut envisagée pour deux raisons. D'une part, les observations de terrain montraient une évolution considérable de la population, et une progression des plus forts niveaux d'abondance. D'autre part, une des particularités majeures de ce type de population réside dans son caractère hétérogène. Or le maillage initial de 1992 (15 points) ne permettait pas de mettre en évidence cette distribution spatiale en tache caractéristique de ce type de population (Buhr & Winter, 1977 ; Buhr, 1981 ; Féral, 1988).

## B. MATÉRIEL ET MÉTHODE

### 1. STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

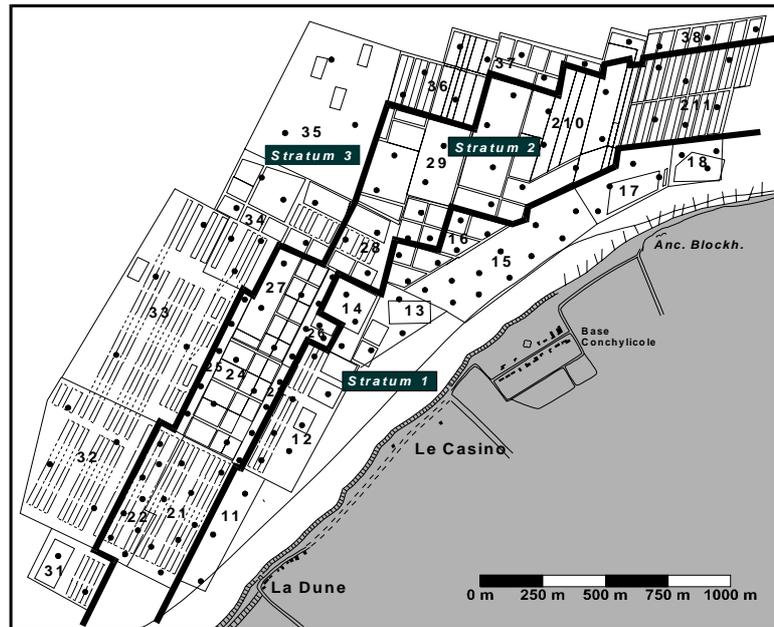


Figure 50 : Plan d'échantillonnage stratifié, à deux facteurs hiérarchisés, développé pour les cartographies de la population de *Lanice conchilega* en baie des Veys. "Stratum 1" : numéro des strates ; "11" : Numéro des sous-strates ; • : point d'échantillonnage.

L'évolution spatio-temporelle de la colonisation est évaluée par la réalisation de deux cartographies successives, à trois ans d'intervalle, en septembre 1995 et mars 1998. Le plan d'échantillonnage retenu, inspirée des techniques d'évaluation des stocks ostréicoles par l'IFREMER (Kopp *et al.*, 1991), repose sur une stratégie d'échantillonnage stratifié à deux facteurs hiérarchisés (Frontier, 1983). L'ensemble de la zone a été partagé en trois strates réparties parallèlement au trait de côte, selon un gradient théorique haut-niveau/bas-niveau (Figure 50). Ces trois strates ont elles-mêmes fait l'objet d'un fractionnement en sous-strates selon une direction sud-ouest/nord-est correspondant à un gradient estuarien-marin. Des observations de terrains effectuées durant les deux mois précédents la campagne ont permis une délimitation de ces sous-strates en fonction de la relative homogénéité des densités. Dans chacune des parcelles ainsi définies, 2 à 12 points de prélèvements ont été choisis aléatoirement. L'effort d'échantillonnage a été augmenté en fonctions de particularités locales (hétérogénéité des densités, présence de structures ostréicoles influençant la répartition...).

### 2. ÉVALUATION DES DENSITÉS

Les prélèvements sont réalisés au moyen d'un carottier TASM de 1/50<sup>ème</sup> de mètre carré ( $\phi$  : 16 cm) (Souza Reis *et al.*, 1982 ; Ducrotoy *et al.*, 1989) sur une profondeur de 15 à 20 cm. La capture de l'animal est rendue difficile par sa capacité à se rétracter dans son tube (Ziegelmeier, 1952 ; Dales, 1955) et à se réfugier très rapidement à des profondeurs de 40 à 50 cm. Face à cette difficulté, et dans un souci d'optimisation de l'échantillonnage, la

meilleure technique d'estimation des densités a été recherchée. Contrairement à Seilacher (1951) et Smith (1989b), aucun tube en forme de "U", présentant un double panache sableux, n'a été observé sur la zone conchylicole. Cette particularité résulte probablement d'une contrainte spatiale liée aux fortes densités.

Une étude comparative du nombre de panaches sableux présents en surface par rapport au nombre d'animaux capturés, dans des carottes de 50 cm de profondeur, a montré que le biais induit par le seul comptage des panaches ne dépassait pas 3 % du nombre d'animaux (par excès ou par défaut). De plus, j'ai pu observer, comme Féral en 1988, qu'un tube occupé par *Lanice conchilega* se différencie d'un tube inoccupé par l'existence d'une certaine rigidité de sa structure muqueuse entretenue par l'animal. Au contraire, un tube vide se caractérise par une consistance moins ferme, résultant de la dégradation rapide du ciment muqueux agglomérant les grains de sables constitutifs. De ce fait, l'estimation des densités de *Lanice conchilega* est évaluée à partir du nombre de tubes sableux, pourvus d'un panache et/ou présentant une bonne rigidité dans les 15 premiers centimètres (Féral, 1988).

Le nombre minimum de prélèvements nécessaires à une bonne estimation des densités est évalué par la méthode de Healy (1962) (Féral, 1988 ; Thiébaud, 1994) où "m" représente la moyenne de l'échantillon, "n" le nombre de réplicats et " $\sigma$ " l'écart-type.

$$t_h = \frac{m \times \sqrt{n}}{\sigma} \quad (1)$$

	n	ddl	moy	Ecart	Th Calc	Signif
ech 1	2	1	93,50	14,85	8,90	p<5%
	3	2	88,33	13,80	11,09	p<0,5%
	4	3	85,75	12,39	13,84	p<0,05%
5	4	81,80	13,90	13,16	p<0,05%	
ech 2	2	1	72,00	1,41	72,00	p<0,5%
	3	2	69,67	4,16	28,98	p<0,1%
	4	3	68,00	4,76	28,57	p<0,05%
5	4	65,00	7,87	18,46	p<0,05%	
ech 3	2	1	70,50	6,36	15,67	p<5%
	3	2	69,00	5,20	23,00	p<0,1%
	4	3	68,00	4,69	29,00	p<0,05%
5	4	65,40	7,09	20,62	p<0,05%	
ech 4	2	1	75,00	2,83	37,50	p<1%
	3	2	72,00	5,57	22,40	p<0,1%
	4	3	72,00	4,55	31,68	p<0,05%
5	4	70,60	5,03	31,39	p<0,05%	
ech 5	2	1	47,50	6,36	10,56	p<5%
	3	2	53,67	11,59	8,02	p<1%
	4	3	57,00	11,58	9,85	p<0,5%
5	4	64,00	18,59	7,70	p<0,1%	
ech 6	2	1	71,50	7,78	13,00	p<5%
	3	2	78,33	13,05	10,40	p<0,5%
	4	3	83,25	14,50	11,48	p<0,1%
5	4	86,60	14,62	13,24	p<0,05%	
ech 7	2	1	74,00	1,41	74,00	p<0,5%
	3	2	72,67	2,52	50,01	p<0,05%
	4	3	68,00	9,56	14,23	p<0,05%
5	4	61,80	16,15	8,56	p<0,1%	
ech 8	2	1	47,50	2,12	31,67	p<5%
	3	2	52,67	9,07	10,05	p<0,5%
	4	3	55,50	9,33	11,90	p<0,1%
5	4	60,20	13,26	10,16	p<0,05%	
ech 9	2	1	61,00	4,24	20,33	p<5%
	3	2	59,67	3,79	27,30	p<0,1%
	4	3	57,75	4,92	23,45	p<0,05%
5	4	54,80	7,85	15,60	p<0,05%	
ech 10	2	1	65,50	3,54	26,20	p<5%
	3	2	62,33	6,03	17,91	p<0,5%
	4	3	57,75	10,40	11,10	p<0,1%
5	4	53,00	13,93	8,51	p<0,1%	
ech 11	2	1	51,50	7,78	9,36	p<5%
	3	2	47,00	9,54	8,53	p<1%
	4	3	45,00	8,76	10,28	p<0,1%
5	4	43,20	8,58	11,25	p<0,05%	
ech 12	2	1	42,00	2,83	21,00	p<5%
	3	2	47,33	9,45	8,67	p<1%
	4	3	52,25	12,50	8,36	p<0,5%
5	4	55,20	12,68	9,74	p<0,05%	
ech 13	2	1	57,00	1,41	57,00	p<1%
	3	2	67,33	17,93	6,51	p<5%
	4	3	68,25	14,75	9,25	p<0,5%
5	4	67,00	13,08	11,46	p<0,05%	
ech 14	2	1	60,50	3,54	24,20	p<5%
	3	2	54,67	10,41	9,10	p<1%
	4	3	50,75	11,56	8,78	p<0,5%
5	4	46,40	13,96	7,43	p<0,1%	
ech 15	2	1	44,50	7,78	8,09	p<5%
	3	2	43,00	6,08	12,24	p<0,5%
	4	3	41,50	5,80	14,30	p<0,05%
5	4	43,20	6,30	15,33	p<0,05%	
ech 16	2	1	52,50	3,54	20,97	p<5%
	3	2	52,00	2,65	33,99	p<0,05%
	4	3	52,00	2,16	48,15	p<0,05%
5	4	51,60	2,07	55,74	p<0,05%	
ech 17	2	1	73,50	14,85	7,00	p<5%
	3	2	71,33	11,15	11,08	p<0,5%
	4	3	69,00	10,23	13,49	p<0,05%
5	4	67,20	9,73	15,44	p<0,05%	
ech 18	2	1	75,00	12,73	8,33	p<5%
	3	2	70,67	11,72	10,44	p<0,5%
	4	3	68,50	10,50	13,04	p<0,05%
5	4	65,20	11,71	12,45	p<0,05%	
ech 19	2	1	82,00	7,07	16,40	p<5%
	3	2	80,33	5,77	24,10	p<0,1%
	4	3	78,00	6,63	23,52	p<0,05%
5	4	72,20	14,18	11,38	p<0,05%	
ech 20	2	1	67,00	12,73	7,44	p<5%
	3	2	71,67	12,10	10,26	p<0,5%
	4	3	74,50	11,39	13,08	p<0,05%
5	4	79,20	14,41	12,29	p<0,05%	
ech 21	2	1	87,00	16,97	7,25	p<5%
	3	2	91,00	13,86	11,38	p<0,5%
	4	3	91,75	11,41	16,08	p<0,05%
5	4	86,20	15,87	12,15	p<0,05%	
ech 22	2	1	61,50	12,02	7,24	p<5%
	3	2	69,00	15,52	7,70	p<1%
	4	3	70,75	13,15	10,76	p<0,1%
5	4	72,00	11,73	13,73	p<0,05%	
ech 23	2	1	96,50	10,61	12,87	p<5%
	3	2	91,33	11,68	13,55	p<0,5%
	4	3	87,25	12,55	13,90	p<0,05%
5	4	83,80	13,33	14,06	p<0,05%	
ech 24	2	1	62,00	9,90	8,86	p<5%
	3	2	65,00	8,72	12,91	p<0,5%
	4	3	69,75	11,87	11,75	p<0,1%
5	4	68,00	11,00	13,82	p<0,05%	
ech 25	2	1	63,50	0,71	127,00	p<0,5%
	3	2	61,00	4,36	24,24	p<0,1%
	4	3	64,25	7,41	17,34	p<0,05%
5	4	62,40	7,64	18,27	p<0,05%	
ech 26	2	1	55,00	2,83	27,50	p<5%
	3	2	50,00	8,89	9,74	p<1%
	4	3	50,25	7,27	13,82	p<0,05%
5	4	49,60	6,47	17,15	p<0,05%	
ech 27	2	1	65,00	4,24	21,67	p<5%
	3	2	57,33	13,61	7,29	p<1%
	4	3	60,50	12,79	9,46	p<0,5%
5	4	62,40	11,87	11,76	p<0,05%	
ech 28	2	1	49,00	8,49	8,17	p<5%
	3	2	52,33	8,33	10,89	p<0,5%
	4	3	54,00	7,57	14,26	p<0,05%
5	4	52,00	7,94	14,65	p<0,05%	
ech 29	2	1	50,50	2,12	33,67	p<1%
	3	2	52,67	4,04	22,57	p<0,1%
	4	3	55,00	5,72	19,25	p<0,05%
5	4	58,40	9,07	14,39	p<0,05%	
ech 30	2	1	81,50	12,02	9,59	p<5%
	3	2	88,00	14,11	10,80	p<0,5%
	4	3	91,75	13,74	13,35	p<0,05%
5	4	95,20	14,18	15,01	p<0,05%	

Tableau 8 : Validation de l'estimation des densités de *Lanice conchilega* par la technique de Healy (1962)

On considère le nombre d'échantillon (n) comme suffisant lorsque la valeur calculée de " $t_h$ " devient supérieure au "t" de la table de Student, pour n-1 degré de liberté, à un seuil de signification choisi. D'après ce test, il apparaît qu'un nombre de 2 échantillons est suffisant pour avoir une bonne estimation de la densité de la population de *Lanice conchilega* au seuil de 95 % (Tableau 8).

Sur chaque station, deux échantillons sont prélevés à l'aide du carottier TASM sur une profondeur de 15 à 20 cm. La surface de la carotte est rincée afin d'en éliminer l'excédant sableux susceptible de recouvrir les plus petits tubes. Un comptage systématique des panaches présent à la surface du prélèvement est réalisé. Lorsque le nombre de panaches est inférieur à 25 ( $500 \text{ ind.m}^{-2}$ ), la densité de la population est évaluée par un comptage exhaustif sur deux quadrats de 1 mètre de côté.

Lorsque l'échantillonnage est réalisé dans un secteur particulièrement hétérogène, le nombre de réplicats peut être augmenté à 3 ou 4, afin de s'assurer la meilleure estimation possible de la densité (erreur standard < 10%).

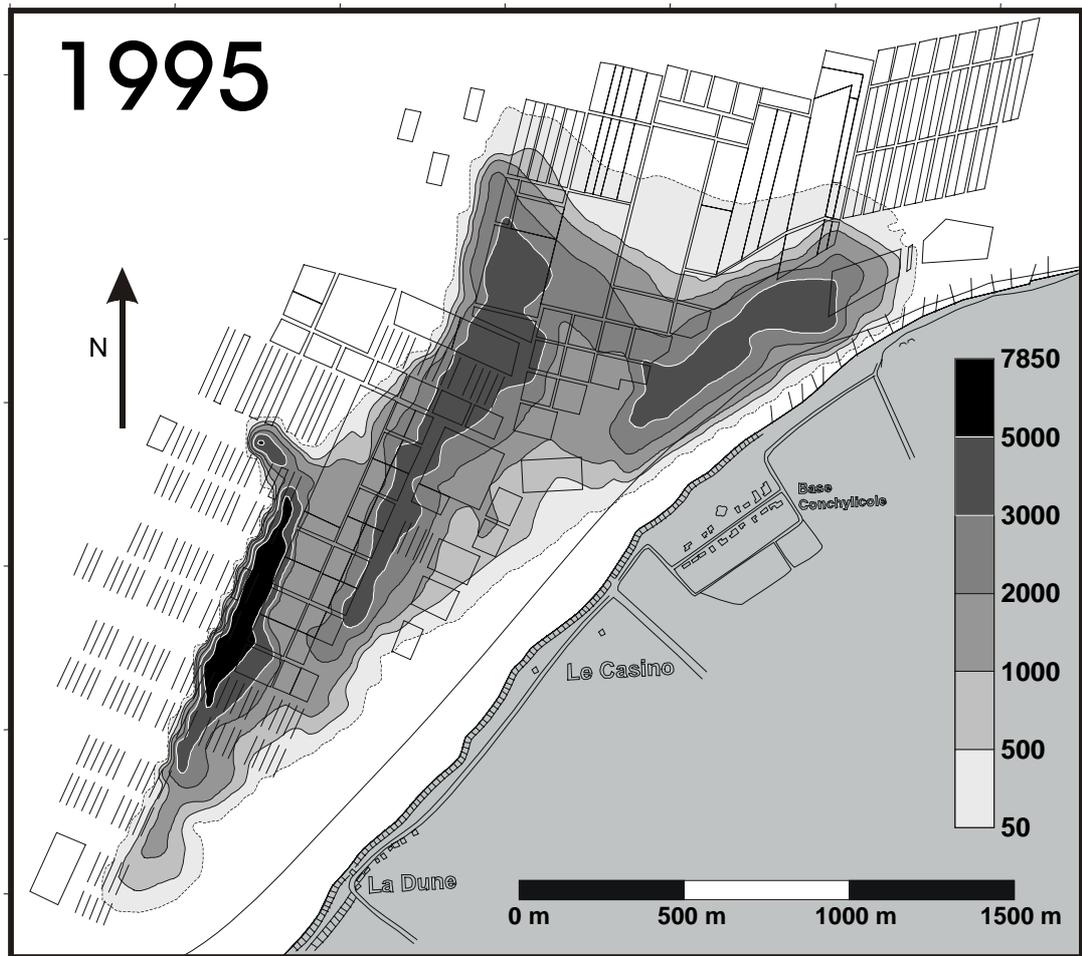
### 3. TRAITEMENT DES DONNÉES

Chaque point de prélèvement, préalablement repéré puis digitalisé sur photo aérienne, se voit attribué ses coordonnées géographiques (latitude et longitude dans le système géodésique Lambert 1) ainsi que la densité observée. L'ensemble des données est ensuite soumis au traitement informatique à l'aide du logiciel SURFER<sup>®</sup>. Le principe repose sur la création, à partir des données récoltées, d'une grille artificielle de maille régulière, couvrant l'ensemble de la zone étudiée. A chaque intersection de cette grille, le logiciel estime, selon une technique d'interpolation, la densité de *Lanice* en fonction des stations de prélèvements les plus proches. Le résultat de ces calculs peut alors se présenter sous la forme d'un fond de carte sur lequel sont projetées les courbes d'isodensité.

La technique d'interpolation utilisée, pour la réalisation de la cartographie de population, est basée sur la méthode de triangulation de Delaunay. Cette méthode d'interpolation exacte présente le double avantage 1) d'être parfaitement adaptée au réseau relativement régulier des stations de prélèvement et 2) de permettre une représentation fidèle des ruptures brutales de densités qui caractérisent la population (Lee & Schachter, 1980).

## C. CARTOGRAPHIE DE 1995

Les campagnes d'évaluation des densités de la population ont été programmées en fin d'été 1995 (août-septembre). Le résultat (Figure 51) montre que depuis 1992, cette population a évolué de manière significative. Initialement limitées à un secteur central, les zones à caractère proliférant se sont étendues sur l'ensemble des parcs, se détachant selon trois axes parallèles au trait de côte. Dans la partie nord-est, la cartographie de 1992 mettait en évidence une tache de fortes densités ( $> 2\,000 \text{ ind.m}^{-2}$ ) en bordures de parcs (Figure 49). Trois ans plus tard cette tache s'est considérablement étendue, et les densités y dépassent  $3\,000 \text{ ind.m}^{-2}$ . La tache centrale de 1992 s'est scindée en deux. D'une part, une zone de prolifération se distingue dans la partie centrale des concessions, s'étendant sur une distance de plus de 1 000 m dans un axe sud-ouest / nord-est. D'autre part, une seconde tache de prolifération se met en place vers le sud-ouest, parallèle à la précédente. Moins étendue, ce secteur présente toutefois les plus fortes abondances rencontrées ( $>7\,700 \text{ ind.m}^{-2}$ ).

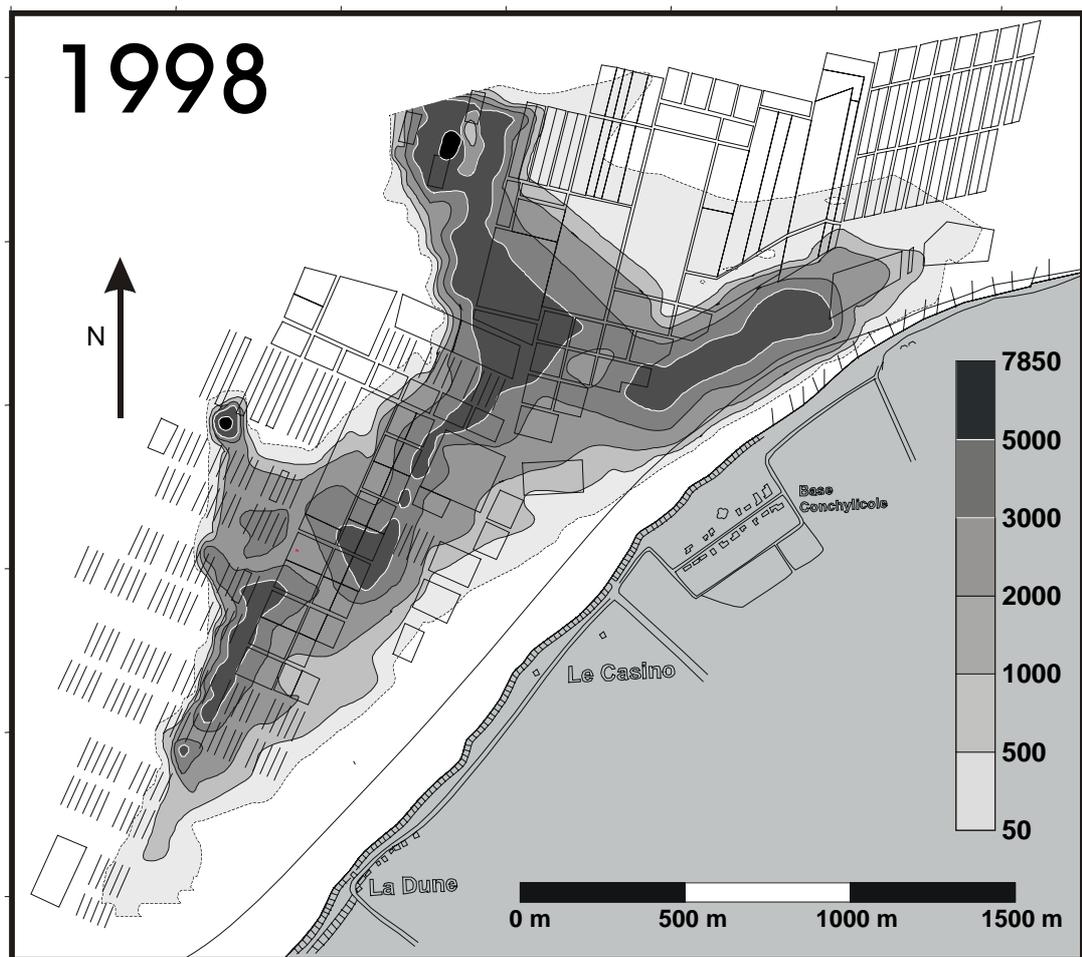
Figure 51 : Cartographie de l'annélide tubicole *Lanice conchilega* sur le site ostréicole de Grandcamp-Maisy (septembre 1995).

Classes d'abondance	1995		
	Surface (ha)	% de la surface totale	
50 - 100	11,26	5,61%	47,24 ha (23,55%)
100 - 250	14,85	7,40%	
250 - 500	21,14	10,54%	
500 - 1 000	29,00	14,46%	29 ha (14,46%)
1 000 - 1 500	28,77	14,35%	51,43 ha (25,64%)
1 500 - 2 000	22,66	11,30%	
2 000 - 2 500	20,26	10,10%	37,06 ha (18,48%)
2 500 - 3 000	16,80	8,37%	
3 000 - 3 500	18,92	9,43%	31,8 ha (15,85%)
3 500 - 4 000	7,70	3,84%	
4 000 - 4 500	3,75	1,87%	
4 500 - 5 000	1,43	0,71%	4,03 ha (2,01%)
5 000 - 5 500	1,11	0,55%	
5 500 - 6 000	1,08	0,54%	
6 000 - 6 500	0,86	0,43%	0,48 ha (0,24%)
6 500 - 7 000	0,48	0,24%	
7 000 - 7 500	0,50	0,25%	
<b>Total</b>	<b>200,57</b>		

En terme de surface, au total, 200 ha sont colonisés par plus de 50 ind.m<sup>-2</sup>. La densité moyenne sur l'ensemble de la population atteint 1 730 ind.m<sup>-2</sup>. Plus de 60 % de la surface est occupé par des densités inférieures à 2 000 ind.m<sup>-2</sup> (Tableau 9), alors que 17 % (35,8 ha) présente un caractère de prolifération avec des abondances supérieures à 3 000 ind.m<sup>-2</sup>.

Tableau 9 : Rapports entre les surfaces colonisées et les densités calculées à partir de la cartographie de population de 1995

## D. CARTOGRAPHIE 1998

Figure 52 : Cartographie de l'annélide tubicole *Lanice conchilega* sur le site ostréicole de Grandcamp-Maisy (juin 1998).

La distribution de la population en 1998 présente quelques modifications notables. Si l'on retrouve une répartition toujours partagée en 3 zones de fortes abondances, on observe cependant certains mouvements au sein de la population. La première tache, en bordure nord-est des parcs, est stable : les niveaux d'abondance y sont comparables et la surface colonisée n'évolue pas. Dans le sud des parcs, la situation est différente. Le secteur qui, en 1995, se caractérisait par les densités les plus importantes a régressé de manière significative, en 1998 les abondances n'y dépassent pas 3 700 ind.m<sup>-2</sup> (contre plus de 7 700 en 1995). Sur la zone centrale, au contraire, il est possible de noter une importante progression de la population vers le nord. La tache de prolifération s'étend sur une distance de 1 500 m. La "moulière de Guinehaut" (à l'extrême nord des parcs), vierge de toute colonisation en 1995, est totalement recouverte en 1998. C'est sur ce secteur que les plus fortes densités sont

Classes d'abondance	1998	
	Surface (ha)	% de la surface totale
50 - 100	25,48	10,77%
100 - 250	24,14	10,20%
250 - 500	23,25	9,83%
500 - 1 000	33,35	14,09%
1 000 - 1 500	27,65	11,69%
1 500 - 2 000	26,88	11,36%
2 000 - 2 500	23,72	10,03%
2 500 - 3 000	20,14	8,51%
3 000 - 3 500	17,18	7,26%
3 500 - 4 000	9,91	4,19%
4 000 - 4 500	4,03	1,70%
4 500 - 5 000	0,52	0,22%
5 000 - 5 500	0,24	0,10%
5 500 - 6 000	0,13	0,05%
6 000 - 6 500	0,00	0,00%
6 500 - 7 000	0,00	0,00%
7 000 - 7 500	0,00	0,00%
<b>Total</b>	<b>236,61</b>	

Tableau 10 : Rapports entre les surfaces colonisées et les densités calculées à partir de la cartographie de population de 1998

observées (6 000 ind.m<sup>-2</sup>). Dernière particularité, si en 1995, la cartographie délimitait parfaitement les contours de toute la population, en 1998, ce n'est plus le cas. En effet, sur le secteur de "la moulière de Guinehaut", la population disparaît sous le niveau des plus basses-mer, suggérant une extension de la population intertidale en zone subtidale.

La population s'est légèrement étendue. En 1998, 236 ha sont colonisés par plus de 50 ind.m<sup>-2</sup>, ce qui représente une progression de 18% de la surface occupée par rapport à 1995. La densité moyenne, sur l'ensemble du secteur, est en légère régression (1 500 ind.m<sup>-2</sup>). Les densités supérieures à 3 000 ind.m<sup>-2</sup> couvrent près de 32 ha (13 % de la surface totale) alors que celles inférieures à 2 000 ind.m<sup>-2</sup> occupent 68 % de l'espace (160 ha).

## E. DISCUSSION

### 1. EVOLUTION DES SURFACES ET DES DENSITÉS

Depuis 1992, date de la première cartographie (Figure 49) (Meunier *et al.*, 1993), la population a considérablement progressé. Le caractère proliférant, limité dans la partie centrale des parcs en 1992, s'est étendu sur trois secteurs distincts. Les densités ont également augmenté pour dépasser 7 700 ind.m<sup>-2</sup> en 1995 dans le sud des parcs. Ne disposant pas des données d'occupation des surfaces en 1992, il est difficile d'évaluer l'évolution de la superficie totale de la population entre 1992 et 1995, d'autant plus que le maillage utilisé en 1992 (une quinzaine de points) est trop faible pour permettre une telle évaluation.

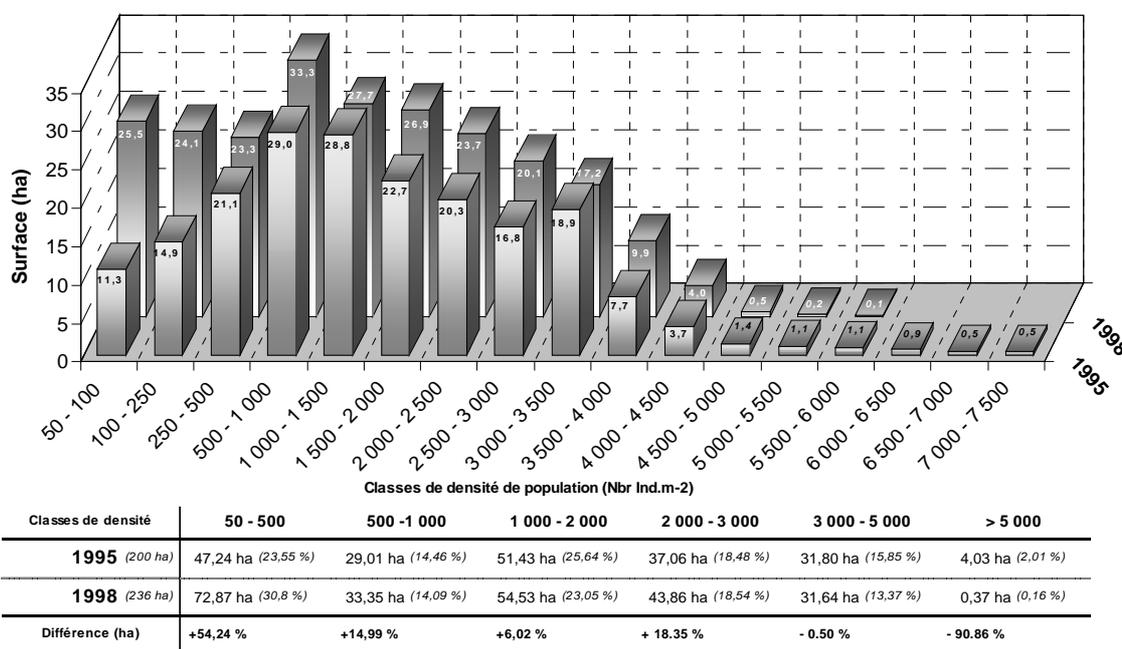


Figure 53 : Evolution brute et relative des surfaces occupées en fonction des classes d'abondance des populations de *Lanice conchilega* en 1995 et 1998.

L'analyse des cartographies de 1995 et 1998 fait ressortir deux tendances (Figure 53). D'une part, l'augmentation de la surface colonisée concerne principalement les plus faibles niveaux d'abondance (6 à 54% d'augmentation entre 50 et 3 000 ind.m<sup>-2</sup>). D'autre part, les zones de prolifération (densité > 3 000 ind.m<sup>-2</sup>) diminuent nettement jusqu'à 90% de perte pour les densités supérieures à 5 000 ind.m<sup>-2</sup>. Ces différences doivent cependant être doublement pondérées. D'une part, la surface occupée par plus de 5 000 ind.m<sup>-2</sup> en 1995 ne

représente que 4 ha (2% de la surface totale). D'autre part, si pour les classes d'abondance comprises entre 2 000 et 3 000 ind.m<sup>-2</sup> le gain de surface représente 7 ha, ramené à l'ensemble de la population, ce gain devient presque nul (18,46 % de la surface totale en 1995 contre 18,54 % en 1998). Ainsi, c'est pour les plus faibles niveaux d'abondance (< 500 ind.m<sup>-2</sup>) que l'augmentation de la surface d'occupation est la plus importante. Les secteurs fortement colonisés (500 à 4 000 ind.m<sup>-2</sup>) restent stables en terme de surface relative. Les différences observées sur les plus fortes densités (> 4 500 ind.m<sup>-2</sup>) sont plus délicates à interpréter du fait d'un possible effet saisonnier. En effet, la cartographie de 1998 fut réalisée en fin de période hivernale, contrairement à la carte de 1995 établie en fin de période estivale. Si l'on tient compte de cette particularité, il devient difficile de conclure sur une signification réelle des diminutions de surfaces observées au niveau des secteurs les plus fortement colonisés.

## 2. ESTIMATION DU STOCK EN TERME D'ABONDANCE TOTALE

A partir des cartographies de 1995 et 1998, il est possible de connaître, pour une classe de densité voulue, la surface occupée. En intégrant l'occupation spatiale de chaque classe d'abondance (par pas de 50 ind.m<sup>-2</sup> entre 0 et 7 700 ind.m<sup>-2</sup>), il a pu être réalisé un recensement théorique de l'ensemble de la population. Cet exercice peut sembler critiquable, cependant il nous permet d'illustrer une tendance intéressante de l'évolution spatio-temporelle de cette population entre 1995 et 1998.

En effet le résultat du dénombrement réalisé en 1995 autorise une estimation de l'abondance totale de la population à 3 015 millions d'individus. En 1998, la même démarche aboutit au chiffre de 3 068 millions d'individus, soit une progression de 1,8%, largement en dessous de la marge d'erreur envisageable dans une telle démarche de dénombrement. Il est remarquable de constater une telle stabilité des biomasses alors que dans le même temps, la population présente de grosses différences en terme d'occupation spatiale.

## 3. BILAN ÉVOLUTIF

A l'échelle de la population, il a pu être mis en évidence une augmentation sensible (+ 18 %) de la surface colonisée entre 1995 et 1998. Cette progression est compensée par une diminution moyenne des densités et se traduit par une remarquable stabilité du stock (+ 1,8 %). La superposition des cartographies de répartition de 1995 et de 1998 (Figure 54) permet de visualiser cette tendance évolutive et d'expliquer cet équilibre. C'est avant tout dans la partie sud des parcs que les pertes ont été les plus importantes, en particulier au sein de la troisième tache de prolifération mise en évidence en 1995. Ces pertes se traduisent, dans ce secteur, par une diminution des densités pouvant atteindre 4 000 ind.m<sup>-2</sup>. Dans le reste de la population, des diminutions de 500 à 2 000 ind.m<sup>-2</sup> sont également observées. Cependant, *Lanice conchilega* reste présent, et ces diminutions de densités n'influencent pas les limites de la population.

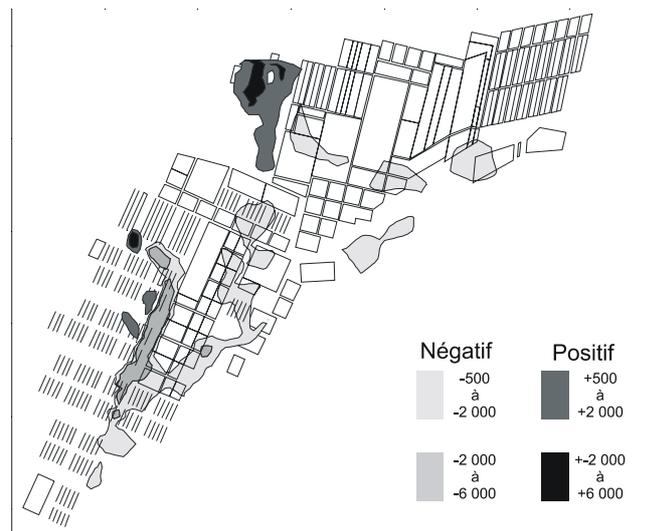


Figure 54 : Localisation des pertes et des gains en densités de *Lanice conchilega* entre 1995 et 1998.

Il en est autrement des secteurs où l'on note une augmentation de la densité. Ils sont parfaitement individualisés. De plus, ils se localisent à l'extérieur des limites de la population en 1995. Ainsi, ponctuellement, dans la partie est des parcs, une petite tache est apparue sur un secteur qui n'était pas colonisé en 1995. D'autre part, le secteur de la "moulière de Guinehaut" est le siège d'une colonisation beaucoup plus importante. Ce secteur, vierge en 1995 et le siège, en 1998, d'une véritable invasion, représente l'essentiel de l'augmentation de la surface en 1998.

Cette particularité a son importance car elle illustre bien les capacités colonisatrices, développées par *Lanice conchilega*, et leur caractère envahissant. Les pertes dans la population se traduisent par des baisses de densités, mais ne réduisent pas les limites de la population. En revanche, les gains se font brutalement, de manière proliférante, sur des secteurs non colonisés, permettant ainsi à la population de s'étendre. Les mortalités, susceptibles de survenir par la suite, ne sont alors pas destructives pour la population. Elles se traduisent uniquement par des baisses d'abondances, mais ne réduisent pas la surface occupée. D'une certaine manière, par la prolifération brutale, *Lanice conchilega* s'assure une colonisation durable. Schématiquement, la stratégie de colonisation développée par cette espèce pourrait se résumer en deux phases.

- 1- En développant un caractère proliférant, *Lanice conchilega* s'assure l'invasion d'un nouveau substrat. Durant cette première phase, la population n'est pas régulée et rapidement, les densités atteignent des valeurs extrêmes.
- 2- Dans un second temps, une fois que l'espèce a pris possession de l'espace, les densités sont telles qu'elles induisent de lourdes contraintes. La population va alors se réguler naturellement par mortalité d'une partie des individus. Dès lors, elle ne peut qu'évoluer vers une situation d'équilibre par diminution des densités.

Cette stratégie particulière présente de multiples avantages pour la population de *Lanice conchilega*. D'une part, par son caractère envahissant et proliférant, elle assure à l'espèce une colonisation rapide du milieu. De plus, elle facilite le succès de son installation en limitant les processus régulateurs au seul contrôle de la mortalité. Elle permet en outre à la nouvelle population de supporter les risques d'une mortalité importante liés à la colonisation d'un nouveau milieu.

Cette invasion proliférante offre alors un caractère particulièrement stable et durable dans le développement local de cette population de *Lanice conchilega* en Baie des Veys. La situation n'en est que plus préoccupante par rapport à l'activité conchylicole et à son avenir à plus ou moins long terme.

#### 4. STRATÉGIE DE COLONISATION

La distribution spatiale de cette population de *Lanice conchilega* se caractérise avant tout par le caractère hétérogène des zones de prolifération (densité > 3 000 ind.m<sup>-2</sup>). Cette hétérogénéité, mise en évidence lors de la cartographie de 1995, puis confirmée en 1998, se traduit par une scission marquée en trois secteurs de prolifération distincts, répartis sur l'ensemble de la zone conchylicole. L'orientation particulière de ces taches suggère une certaine stratégie dans l'organisation de la population.

C'est à travers l'étude topographique de 1995 qu'il a été possible de mettre en évidence une forte relation entre le schéma organisationnel de la population et les caractéristiques bathymétriques du secteur. La superposition de la cartographie de répartition spatiale de la population de 1995 (Figure 51) avec le modèle numérique de terrain topographique fait ressortir une parfaite corrélation entre la présence des zones de prolifération de l'annélide et les particularités hydrodynamiques liées au profil bathymétrique de la zone (Figure 55).

Dans la première partie de ce travail, à travers l'étude topographique de la zone conchylicole, une double dynamique de remplissage des parcs a pu être mise en évidence. Rappelons brièvement que le platier rocheux de Grandcamp, caractérisé par un profil presque horizontal, se voit immergé de manière progressive et homogène pendant le flot. Les masses d'eau progressent lentement et convergent vers le trait de cote dans une cuvette naturelle (Figure 55). Dans la partie sud des parcs, l'immersion est conditionnée par la présence des deux chenaux naturels de remplissage (Figure 55). Ces encaissements constituent naturellement des zones de convergence des masses d'eau pendant le flot. Durant la première moitié de la marée, les masses d'eau envahissent très rapidement ces chenaux. Une fois remplis, le processus d'immersion se fait par lent débordement.

Les zones présentant les plus forts niveaux d'abondance, dans la population de *Lanice conchilega*, se localisent précisément dans ces secteurs de convergence des masses d'eau. Cette particularité suggère un processus d'accumulation des individus dans les chenaux. Toute la question repose sur le déterminisme de ce mécanisme de concentration. Deux hypothèses peuvent être envisagées selon une approche "déterministe" ou "fataliste":

- 1) Les nouvelles recrues (e.g. larves pélagiques, post-larves...) de *Lanice conchilega*, transportées par les masses d'eau, sont amenées sur les parcs via les chenaux de remplissage. Ces zones de convergence des masses d'eau remplies, la baisse de l'hydrodynamisme local ne permet plus d'assurer la remise en suspension et le déplacement des larves, qui naturellement vont sédimenter et se fixer. De manière passive, l'annélide va donc se concentrer dans ces zones de décantation naturelles.
- 2) La seconde hypothèse repose sur un recrutement homogène sur l'ensemble de la zone conchylicole, mais avec un taux de survie différent selon le secteur choisi par la larve pour se fixer. L'étude hydrologique<sup>3</sup> a montré l'importance du rôle des chenaux dans les apports locaux et la concentration en matière organique de la zone conchylicole. C'est dans ces chenaux, comme dans la zone d'accumulation au nord-est des parcs, que la majorité des particules transportées à chaque marée va être concentrée. *Lanice conchilega* dispose ici d'une niche écologique idéale : ressource trophique considérable, humectation permanente, absence d'activité professionnelle, justifiant à elle seule le maintien de tels niveaux d'abondance. En dehors de ces zones, les conditions ne permettraient pas une telle survie des juvéniles et/ou adultes après fixation.

---

<sup>3</sup> Cf. partie I : étude hydrologique (p. 46).

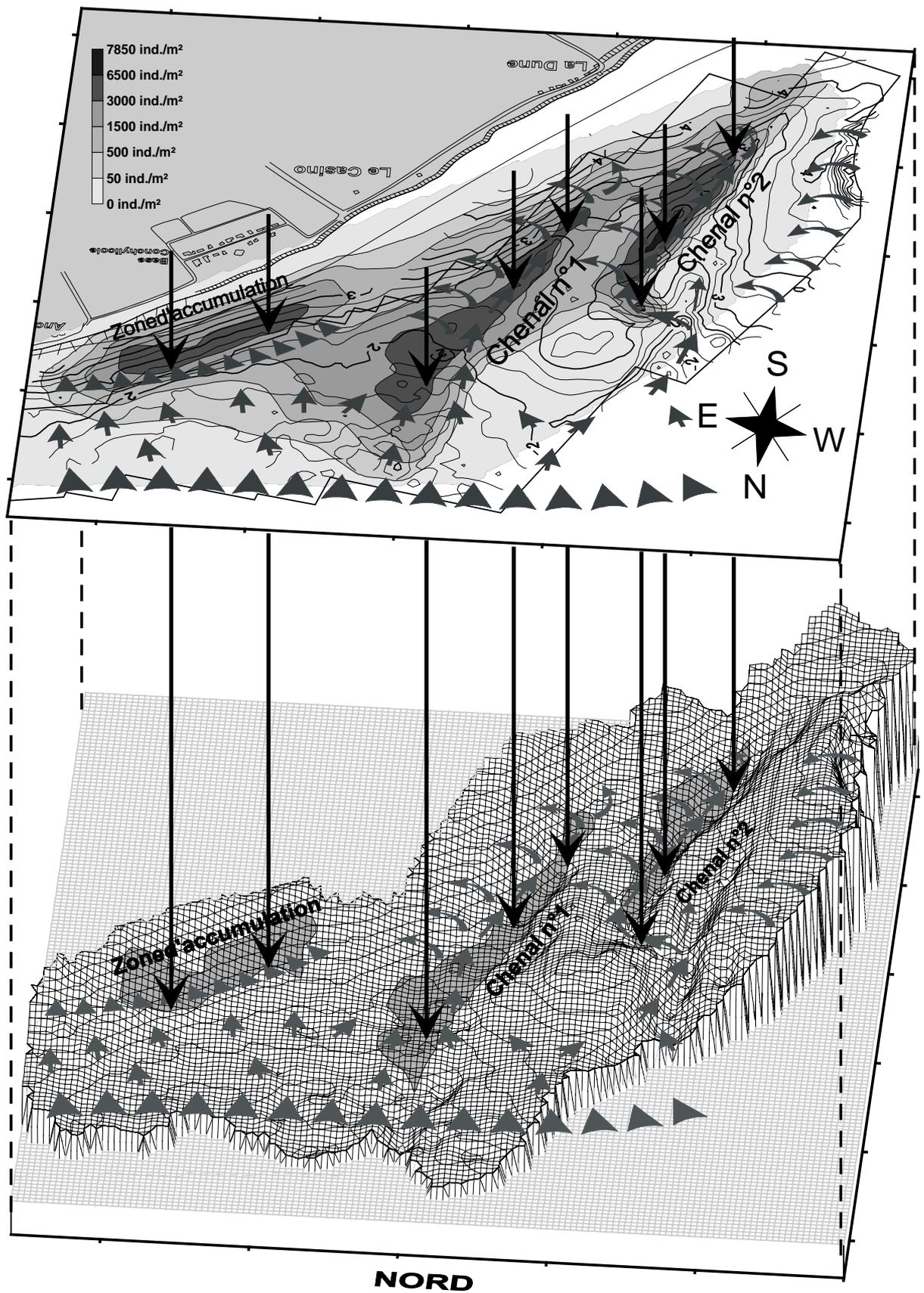


Figure 55 : Mise en évidence de la corrélation entre le schéma de répartition spatiale des zones de prolifération de *Lanice conchilega* et le modèle numérique de terrain issu de l'étude topographique.

## IV. INFLUENCES BIOCÉNOTIQUES

La présence de populations denses de *Lanice conchilega* favorise l'installation de toute une faune associée. Ainsi, Buhr & Winter (1977) montrent que sur les 56 espèces présentes dans un peuplement de *Lanice* subtidal, 32 sont des polychètes (*Nephtys hombergii*, *Scoloplos armiger*, *Harmothoe* sp., *Eumida punctifera*...). Il note également la présence d'*Asteria rubens*, *Ophiura albida* et *Carcinus maenas*. L'espèce la plus abondante, après *Lanice conchilega* (4375 ind.m<sup>-2</sup>), est l'actinie *Sagartia troglodytes* avec 189 ind.m<sup>-2</sup>. Cette dernière semble étroitement liée à *Lanice conchilega* et leurs abondances varient simultanément. Ces zones, où les deux espèces sont associées, présentent les plus grandes richesses spécifiques. L'actinie *Sagartia troglodytes* trouve dans les fèces rejetés par *Lanice conchilega* une ressource nutritive importante (Buhr & Winter, 1977). En effet, Buhr (1976) démontre que, d'un point de vue énergétique, les fèces de la polychète présentent une teneur calorifique (5 Cal.g<sup>-1</sup> de matériel fécal) équivalente à celle de certaines algues unicellulaires, d'où la présence, parmi les populations de *Lanice conchilega*, de nombreux filtreurs comme : *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* (Beukema et al., 1983). Kühne & Rachor (1996) étudient la macrofaune benthique du German Bight (Mer du Nord) où 289 taxons sont répertoriés. Ils distinguent, parmi les peuplements, deux groupes d'association, dont le premier est largement dominé par les polychètes *Anaitides mucosa* et *Lanice conchilega*. Ces deux espèces constituent près de 40 % des individus échantillonnés. Le peuplement est caractérisé par de nombreuses polychètes (*Aonides paucibranchiata*, *Pectinaria koreni*, *Gattyana cirrosa*, *Protodorvillea kefersteini*, *Scoloplos armiger*, *Glycera capitata*), mais également des crustacés (*Aora typica*, *Liocarcinus holstatus*), des échinodermes (ophiuridés), des anthozoaires (*Cerianthus lloydi*, *Anthozoa* sp.) et des mollusques (*Mya arenaria*, *Abra alba*). Zühlke et al. (1998) montrent que la richesse spécifique augmente avec la densité de *Lanice conchilega* dans une population caractérisée par une distribution agrégative. Une vingtaine d'espèces sont identifiées dans les zones colonisées par l'annélide, alors que 12 peuplent les secteurs non colonisés. Un grand nombre de jeunes *Mytilus edulis* et *Mya arenaria* utilisent le panache sableux de l'annélide pour se fixer. La polychète prédatrice *Eteone longa* est significativement plus abondante dans les taches de *Lanice conchilega*, cette dernière pouvant être observée à l'intérieur même des tubes de *Lanice conchilega*. L'annélide tubicole *Pygospio elegans* semblerait également se développer préférentiellement dans les agrégats de *Lanice conchilega*. Toutefois, cette dernière observation n'est pas validée par ces auteurs. De plus, les observations réalisées en Baie des Veys par Sylvand (1995) ne vont pas dans ce sens (Figure 4 partie I). Les conclusions de Zühlke et al. (1998) mettent en avant un effet significatif de la présence des tubes de *Lanice conchilega* sur la constitution et la distribution de la macrofaune benthique associée.

Les travaux de Sylvand (1995), permettent de disposer actuellement d'une base de données importante concernant l'évolution à long terme, sur 20 ans (1972-1992), des biocénoses macrozoobenthiques locales. En mai 1992, date des derniers recensements effectués par cet auteur, le flanc est de la Baie des Veys apparaissait comme isolé par rapport au reste de la baie, du fait de la présence de la population de *Lanice conchilega* déjà largement installée sur la zone conchylicole.

### A. MÉTHODOLOGIE

#### 1. ÉCHANTILLONNAGE

La technique d'échantillonnage, utilisée pour l'étude de la faune endogée, est issue des recommandations formulées par Sylvand (1995). Elle peut être résumée comme suit : le prélèvement est réalisé au moyen d'un carottier TASM en PVC de 0,02 m<sup>2</sup> ( $\phi=16\text{cm}$ ) (Desprez et al., 1986 ; Ducrotoy et al., 1989) sur une profondeur de 25 cm. Cinq réplicats sont réalisés ; l'échantillon est ensuite délicatement tamisé sur une maille carré de 1 mm. La totalité du refus de tamis est récolté puis fixé à l'eau de mer formolée (4 %) additionnée de

Phloxine B qui colore sélectivement les animaux. Après coloration, la faune est d'abord triée, déterminée puis dénombrée. Concernant spécifiquement *Lanice conchilega*, la profondeur de prélèvement ne permettant pas un échantillonnage efficace de cette espèce, son estimation est réalisée par comptage des panaches sableux selon la technique d'évaluation des densités développée pour les cartographies (Voir p. 62). Les prélèvements ont été réalisés au cours du mois d'avril 1996.

## 2. TRAITEMENT DES DONNÉES

L'ensemble des données quantitatives relatives aux biocénoses de la Baie des Veys en mai 1992 m'ont été fournies par Mr Sylvand. Ces fichiers matrices à double entrée (stations/espèces) ont été complétés par les résultats obtenus lors de la campagne d'avril 1996.

### a) Diversité

Dans ses travaux, Sylvand(1995) s'est d'abord attaché à caractériser les peuplements rencontrés en Baie des Veys à travers l'utilisation des indices de diversité de Shannon (①) et de régularité (② : également appelé Equitabilité de Piélou) (Frontier & Pichod-Viale, 1993) où "q<sub>i</sub>" représente l'effectif de l'espèce n<sup>o</sup>i dans l'échantillon, "Q" représente l'effectif total toutes espèces confondues, de l'échantillon et "N" le nombre d'espèces échantillonnées.

$$I_{sh} = - \sum \frac{q_i}{Q} \cdot \text{Log}_2 \frac{q_i}{Q} \quad \text{①}$$

$$E = \frac{I_{sh}}{\text{Log}_2 N} \quad \text{②}$$

L'indice de Shannon (facteur d'entropie selon Frontier & Pichod-Viale, 1993) est une quantité positive qui prend sa valeur minimum lorsque le peuplement est constitué d'une seule espèce et son maximum lorsque toutes les espèces d'un peuplement ont la même fréquence. Dans ce dernier cas, l'indice de diversité est égal au Log en base 2 du nombre de taxons échantillonné (Frontier & Pichod-Viale, 1993). Le rapport entre la diversité calculée (①) et la diversité maximum théorique traduit la régularité (②) de la distribution des espèces au sein du peuplement. Les ordres de grandeur de ces indices varient dans la nature entre 0,5 (très faible) et 4,5 pour l'indice de Shannon. Exceptionnellement, ce dernier peut atteindre des valeurs de l'ordre de 8 ou 9 dans le cas d'échantillon comprenant un très grand nombre de taxons (100 à 200). Les valeurs de régularité courantes sont comprises entre 0,8 et 0,9. Dans le cas de peuplement possédant une proportion importante d'espèces rares, cet indice est susceptible de descendre à des valeurs de 0,6 (Frontier & Pichod-Viale, 1993).

### b) Analyses multivariées

Dans ses travaux, relatifs aux biocénoses de la Baie des Veys, Sylvand (1995) a largement exploité les avantages de l'analyse multivariée. Comme il a été exposé, dans la première partie du présent travail<sup>4</sup>, ce type d'approche présente l'intérêt de synthétiser le maximum d'information contenu dans de grands tableaux de données multiples, difficiles à appréhender dans leur globalité. Par convention, ces tableaux de données comportent en ligne des "objets" (ou individus), caractérisés par des "variables" (ou descripteurs) ordonnées en colonnes. Dans cette étude, l'ensemble des résultats a été synthétisé à l'intérieur d'une matrice dont les "objets" représentaient l'ensemble des stations biocénotiques échantillonnées en 1992 (Sylvand, 1995), et les "variables", les abondances spécifiques de tous les taxons rencontrés. La technique d'ordination adaptée à ce type de tableau

<sup>4</sup> Cf. partie I : étude hydrologique (p. 40).

station/espèce (également appelé tableau de contingence) est l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). Cette méthode analyse simultanément les "objets stations" et les "variables espèces". Le résultat est traduit de manière graphique par la projection le long d'axes factoriels de l'ensemble des "objets" et des "variables" en fonction de leurs ressemblances, chaque point contribuant à la formation de l'axe correspondant. A partir des données initiales, l'AFC va déterminer successivement autant d'axes factoriels qu'il existe de variables. Chaque axe, ou composante, est caractérisé par une "valeur propre" qui traduit la part de l'information qu'il apporte. Les axes déterminants pour l'analyse sont donc ceux qui présentent les valeurs propres les plus élevées. L'analyse de la répartition des "objets" et des "variables" le long de ces axes permettra par la suite de déterminer la nature et l'importance des relations liant ces "objets" (stations) aux "variables" (espèces).

La démarche a donc consisté à renouveler les analyses de Sylvand (1995), à partir des données initiales de mai 1992, en y intégrant les résultats d'avril 1996 en tant que variables supplémentaires. Cette précaution permettait de ne rien modifier de l'analyse originale, mais d'observer comment, par sa composition faunistique, la station étudiée sur les parcs conchylicoles se structurait par rapport à 1992. En d'autres termes, comment le secteur conchylicole avait-il évolué au cours des 4 années précédentes.

## **B. RÉSULTATS ET DISCUSSION**

### **1. COMPOSITION BIOCÉNOTIQUE**

En 1992, la station échantillonnée par Sylvand (OS5) est largement dominée par *Lanice conchilega* (> 3 000 ind.m<sup>-2</sup>) qui représente à elle seule plus de 65 % du peuplement en abondance. Viennent ensuite, les annélides *Exogone gemmifera* (250 ind.m<sup>-2</sup>) et *Phyllodoce mucosa* (200 ind.m<sup>-2</sup>). Bien qu'elles ne soient pas dominantes sur les parcs conchylicoles, ce sont les deux espèces *Urothoe grimaldii* (Crustacé) et *Scoloplos armiger* (Annélide) qui constituent la signature biocénotique du flanc est en 1992 (Sylvand, 1995).

Sur les 29 espèces rencontrées sur le site entre 1992 et 1996, seules 10 sont communes aux deux campagnes, 7 ont disparu, et 12 sont nouvelles (dont 4 étaient déjà signalées en 1992 au sud de la zone conchylicole). Le peuplement s'est donc enrichi, à l'image de la diversité de Shannon qui atteint 2,13 en 1996 contre 1,96 en 1992. L'effectif total du peuplement est stable, et la régularité similaire au cours des deux campagnes (0,48) témoigne de l'équilibre biocénotique de ce secteur. En 1996, le peuplement est toujours dominé par *Lanice conchilega* (60 % du peuplement en 1996). L'apparition sur les parcs conchylicoles du mollusque bivalve *Cerastoderma edule* est à mettre en relation avec le déplacement de la population de coques depuis le banc de la ravine, au centre de la baie (Sylvand, 1995), vers le flanc est. Actuellement un large banc de coques est exploité par les professionnels pêcheurs à pied dans la zone conchylicole.

L'apparition des crustacés *Gammarus* sp. est difficilement interprétable, la signification écologique de ce groupe n'étant pas clairement définie. Par contre, on note l'apparition nouvelle de la polychète *Hediste diversicolor* habituellement absente de ce secteur à caractère marin. Taxon de signification typiquement estuarienne (Sylvand, 1995), son apparition sur les parcs laisse entrevoir une tendance à l'"estuarinisation" de ce secteur initialement marin. La disparition d'espèces comme l'annélide *Lumbrineris tetraura* (caractéristique des sables fins marins) et surtout du crustacé *Urothoe grimaldii* (ne supportant pas l'envasement) sont à mettre en relation avec l'apparition, sur la zone conchylicole, d'une tendance à l'envasement du substrat, mise en évidence par nos cartes sédimentaires (Cf. Partie I).

		1992	1996
		OS5	St1
Espèces disparues	<i>Exogone gemmifera</i>	250	
	<i>Urothoe grimaldii</i>	100	
	<i>Cirratulidae</i> sp.	50	
	<i>Hamothoe lunulata</i>	25	
	<i>Lumbrineris tetraura</i>	25	
	<i>Cumopsis goodsiri</i>	25	
	<i>Gammarus duebeni</i>	25	
Espèces communes 92/96	<b><i>Lanice conchilega</i></b>	<b>3240</b>	<b>2700</b>
	<b><i>Phyllodoce mucosa</i></b>	<b>200</b>	<b>160</b>
	<b><i>Eulalia sanguinea</i></b>	<b>175</b>	<b>10</b>
	<b><i>Notomastus latericeus</i></b>	<b>150</b>	<b>750</b>
	<b><i>Capitellidae</i> sp.</b>	<b>100</b>	<b>70</b>
	<b><i>Heteromastus filiformis</i></b>	<b>100</b>	<b>60</b>
	<b><i>Carcinus maenas</i></b>	<b>75</b>	<b>20</b>
	<b><i>Nephtys hombergii</i></b>	<b>50</b>	<b>30</b>
	<b><i>Scoloplos armiger</i></b>	<b>25</b>	<b>60</b>
<b><i>Glycera convoluta</i></b>	<b>25</b>	<b>10</b>	
Espèces présentes en 1992 sur les parcs	<i>Tubificoides benedeni</i>	(125)*	120
	<i>Eteone longa</i>	(25)*	20
	<i>Arenicola marina</i>	(25)*	10
	<i>Pholoe minuta</i>	(25)*	10
Nouvelles espèces absentes des parcs en 1992	<i>Gammarus</i> sp.		280
	<i>Glyceridae</i> sp.		40
	<i>Venerupis pullastra</i>		30
	<i>Cerastoderma edule</i>		20
	<i>Hediste diversicolor</i>		20
	<i>Crangon crangon</i>		10
	<i>Phyllodoce laminosa</i>		10
	<i>Syllidae</i> sp.		10
	Nbr sp.	17	22
	Eff. Total	4640	4450
	Diversité (Shannon)	1.96	2.13
	Régularité (Piélou)	0.48	0.48

Tableau 11 : Evolution de la composition faunistique d'une station localisée dans la partie centrale des parcs conchylicoles entre mai 1992 et avril 1996 (densités.m<sup>2</sup>). Données de 1992 issues de Sylvand (1995).(\* : abondances cumulées sur les 5 autres stations échantillonnées sur les parcs conchylicoles en 1992, hors station OS5, d'après Sylvand, 1995)

## 2. ANALYSES MULTIVARIÉES

### a) Par rapport à l'ensemble de la baie

Le résultat de cette analyse montre une structure complexe : seule 28 % de la variance totale est expliquée par les deux premiers axes de l'AFC. Conformément aux conclusions de Sylvand, l'analyse sépare l'ensemble des stations selon trois groupes distincts. Centré sur les deux premiers plans factoriels, le premier ensemble s'étire le long de l'axe 1 : il regroupe la presque totalité des stations de la baie. Quatre espèces contribuent à la formation de cet ensemble : *Corophium volutator* et *Hydrobia ulvae*, dans sa partie négative, sont opposées à *Pygospio elegans* et *Urothoe grimaldii* dans sa partie positive. Cette répartition traduit, le long de ce premier axe, un gradient estuarien marin de gauche à droite. Le second ensemble, isolé à l'extrémité marine du premier, regroupe les stations de la radiale de Géfosse (localisée au sud des parcs ostréicoles), autour de *Scoloplos armiger* (espèce caractéristique du flanc est) et *Urothoe grimaldii* (signature de la baie mais également associée au flanc est). Le troisième et dernier ensemble regroupe les stations localisées sur les parcs conchylicoles de Grandcamp-Maisy. Cet ensemble, très étalé le long de l'axe 2, se détache complètement du reste de la baie, traduisant ici toute la particularité biocénotique de ce secteur, déterminée par la présence en forte abondance de *Lanice conchilega* sur deux des 5 stations de la radiale.

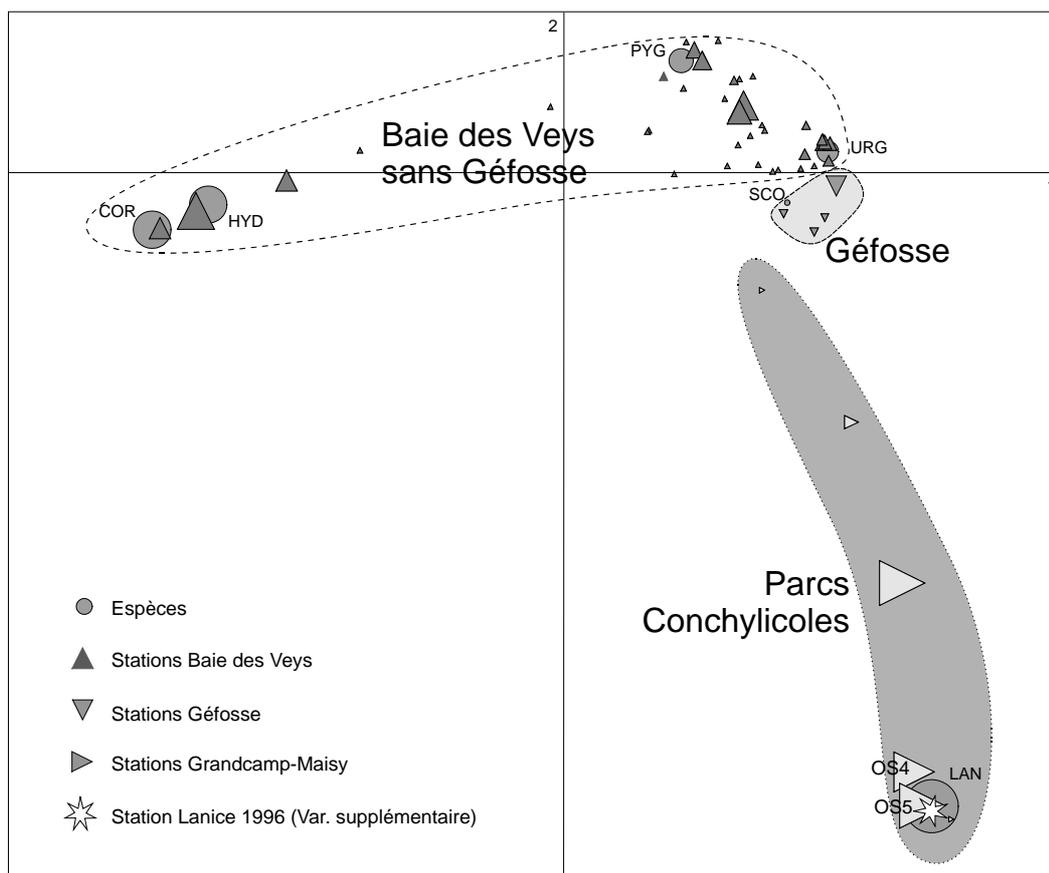


Figure 56 : Analyse Factorielle des Correspondances regroupant l'ensemble des stations biocénotiques de la Baie des Veys en 1992 (d'après Sylvand, 1995), auxquelles sont adjoints les résultats 1996 en variable supplémentaire. Pour des raisons de clarté, seules les espèces dont la somme des contributions aux axes factoriels est supérieure à 80% sont signalées. La taille des symboles est en rapport avec la qualité de la représentation dans le plan factoriel (Fonction de la corrélation et de la contribution à la formation des axes factoriels). La localisation des stations en Baie des Veys détermine leur appartenance aux trois groupes définis.

La station échantillonnée sur les parcs conchylicoles en 1996, localisée sur le point OS5 de 1992, s'intègre parfaitement, dans l'analyse, à l'ensemble des stations ostréicoles de 1992. Malgré les différences biocénotiques observées, ce point se place au même endroit que le point correspondant de 1992. Cette particularité traduit le rôle important de *Lanice conchilega* dans l'organisation biocénotique. La présence, en forte abondance sur les parcs conchylicoles, de *Lanice conchilega* contribue à effacer les dissemblances entre les stations du reste de la baie. Cette propriété mise en évidence en 1992 par Sylvand (1995) reste d'actualité. Le flanc est conserve, en 1996, ses caractéristiques initiales. A l'échelle de la baie, il n'existe pas de différence entre la situation de 1992 et celle de 1996.

#### b) Par rapport au flanc est

Afin d'évaluer le comportement particulier du secteur conchylicole au cours de ces dernières années, seules les données relatives au flanc est en 1992 ont été conservées dans cette seconde analyse. Toutefois, la prédominance de *Lanice conchilega* induisait toujours une saturation lors de la détermination des axes factoriels. Pour pallier ce handicap, les écarts d'abondance entre les différentes espèces ont été pondérés par transformation des données en  $\text{Log}(X+1)$ . Dès lors, la matrice de données initiales perd ses caractéristiques de tableau de contingence, interdisant par là même l'utilisation de l'Analyse Factorielle des Correspondances. L'Analyse en Composantes Principales (ACP) plus adaptée à ce type de traitement pour des données transformées a donc été préférée (Figure 57).

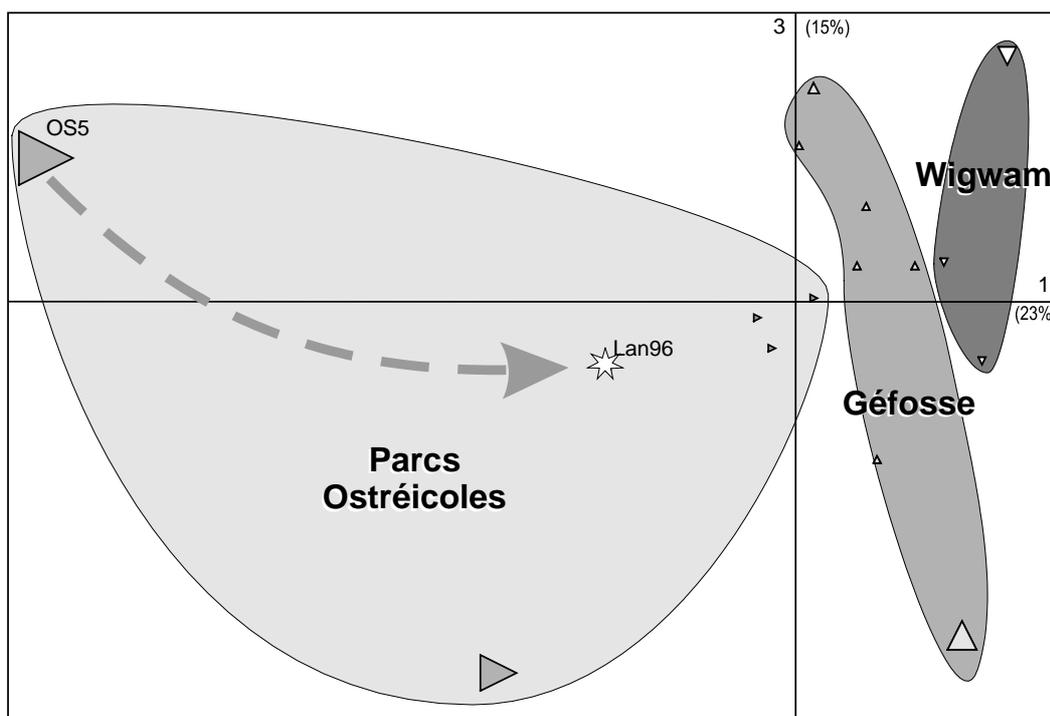


Figure 57 : Analyse en Composantes Principales (ACP) regroupant l'ensemble des stations biocénétiques du flanc est de la baie des Veys en 1992 (Sylvand, 1995) à laquelle sont adjoints les résultats 1996 en variables supplémentaires. La taille des symboles est en rapport avec la qualité de la représentation dans le plan factoriel (Fonction de la corrélation et de la contribution à la formation des axes factoriels). Comme précédemment, les groupes sont identifiés par l'appartenance des stations aux trois zones définies du flanc est (Wigwam, Géfosse, Parcs ostréicoles).

Près de 50 % de la variance totale est expliquée par les 3 premiers axes de l'ACP. Les stations du flanc est se répartissent graduellement le long de l'axe 1, depuis les stations à caractère marin (Parcs ostréicoles) à gauche vers les stations typiquement estuariennes (Géfosse, Wigwam) à droite. Cette discrimination est particulièrement bien visible sur le plan factoriel défini par les première et troisième composantes (Figure 57). La station échantillonnée en 1996 reste bien intégrée à l'ensemble constitué par les stations des parcs conchylicoles de 1992. Cette observation confirme ainsi le maintien de ce secteur dans l'unité biocénétique mise en évidence en 1992. La station OS5, correspondant en 1992 au point échantillonné en 1996, détermine la formation de l'axe 1 dans sa partie négative. Il est possible de noter que la variable supplémentaire introduite (station 1996) se démarque de la station OS5. Elle présente une tendance à se rapprocher des radiales de Géfosse et du Wigwam.

Dans la dynamique biocénétique actuelle du flanc est de la baie, il semble donc que l'intrusion des caractères estuariens vers le nord, mis en évidence en limite de la zone conchylicole par Sylvand (1995), continue sa progression à l'intérieur des parcs. Cette tendance évolutive, déjà suggérée par l'envasement observé au niveau sédimentaire<sup>5</sup>, se traduit également par des modifications d'ordre faunistique dans le peuplement : disparition d'espèces à caractère marin (*Urothoe grimaldii*, *Lumbrineris tetraura*) et apparition de *Hediste diversicolor* (signature estuarienne de la baie). D'autres espèces comme *Cerastoderma edule* ou *Glycera sp.* sont également installées. Déjà signalées comme caractéristiques des peuplements à *Lanice conchilega* (Beukema *et al.*, 1983 ; Kühne & Rachor, 1996), leur installation tend à montrer le caractère stable et durable du développement local de cette population.

<sup>5</sup> Cf. partie I : étude sédimentaire (p. 13).

## V. IMPACT SÉDIMENTAIRE

L'installation et le développement d'organismes fouisseurs induisent de profondes modifications du sédiment colonisé. Nombreux sont les travaux relatifs à l'influence des activités biologiques de l'endofaune sur les propriétés du substrat (Eckman *et al.*, 1981 ; Grant, 1981 ; Aller & Yingst, 1985 ; Luckenbach, 1986 ; Jones & Jago, 1993 ; Grant & Daborn, 1994 ; Bridges, 1996). Cet impact peut se traduire à différents niveaux. Des activités comme la ventilation et l'ingestion du sédiment affectent sa composition (Aller & Yingst, 1985 ; Marinelli, 1994). La présence de cette endofaune peut également réduire les phénomènes de remise en suspension des particules (Grant & Daborn, 1994), modifier la structure du sédiment (Meadows & Tait, 1989). La surface, la topographie et la rugosité du substrat sont également altérés par l'activité de ces organismes fouisseurs (Rhoads & Young, 1970 ; Eckman *et al.*, 1981). Grant *et al.* (1982) et Eckman & Nowell (1984) montrent également comment, par la production de mucus, certaines espèces contribuent à fixer le sédiment de surface. De plus, les micro-organismes, qui se développent sur et dans le voile muqueux (diatomées, cyanobactéries, bactéries...), forment également un fin feutrage favorisant la rétention des particules (Jumars *et al.*, 1981).

Jones & Jago (1993) s'intéressent plus spécifiquement à l'impact local de trois espèces fouisseuses dont *Lanice conchilega*. Par l'utilisation de méthodes électro-acoustiques, ces auteurs mettent en évidence une augmentation de la porosité du sédiment en liaison avec le développement d'une population dense de *Lanice conchilega*. Ils démontrent également le rôle stabilisant du tube sableux. Par sa présence, *Lanice conchilega* contribue à renforcer la stabilité du substrat de plus de 88 % (Jones & Jago, 1993). En fait, la rigidité du tube compense la déstabilisation du sédiment induite par les galeries de l'animal.

Féral (1988) suggère un enrichissement du substrat en particules fines, sablons et sables moyens associés à l'augmentation des densités d'une population de *Lanice conchilega*. Cette particularité semble être spécifiquement liée à la présence de cette annélide et indépendante des conditions granulométriques et hydrodynamiques locales. En outre, cet auteur démontre également un renforcement de la cohésion du sédiment au regard de la densité des tubes. Paradoxalement, il est également établi (Eckman *et al.*, 1981 ; Carey, 1983 ; Eckman & Nowell, 1984) que l'existence à la surface du sédiment de tubes proéminents favorise les remises en suspension. Il faut, en fait, replacer ces processus dans leur contexte intertidal et dynamique, en tenant compte de la chronologie des mécanismes qui résultent de la présence des tubes. En conditions hydrodynamiques élevées (flot et/ou jusant), les panaches sableux ont tendance à se coucher sur le sédiment, assurant ainsi une protection à l'érosion. A pleine mer, les panaches se redressent et favorisent ainsi la décantation des particules fines. Progressivement, l'accumulation de la fraction fine est alors génératrice d'un lent colmatage du sédiment (Féral, 1988). Ce schéma a toutefois ses limites. Lorsque les conditions de houles sont trop importantes, les panaches sableux ne jouent plus leur rôle de protection de manière efficace. Au contraire, on observe alors une importante érosion du sédiment pouvant se traduire par un déchaussement des tubes (Féral, 1988).

Dans le contexte local de la baie des Veys, la prolifération de *Lanice conchilega* induit de profondes modifications du substrat. Comme il a déjà été signalé, les conséquences se traduisent principalement à deux niveaux : d'une part l'ameublissement produit par la juxtaposition des tubes, d'autre part, l'accélération des processus d'engraissement lié à l'action de piégeage des particules par les panaches sableux. Dans ce cadre, depuis janvier 1996, un suivi sédimentaire a été mis en place sur deux stations. Plus ponctuellement, nous avons également, réalisé une étude comparative du sédiment constitutif des tubes sableux et du sédiment environnant. Enfin, des échantillonnages de surface, ainsi qu'à 30 cm de profondeur sur les zones colonisées et des zones vierges de *Lanice conchilega* nous ont permis d'évaluer l'impact local de la prolifération.

## A. MÉTHODOLOGIE

La méthodologie d'échantillonnage et le protocole d'analyse granulométrique du sédiment ont été décrits précédemment. Rappelons brièvement que les sédiments sont :

- échantillonnés au carottier sur 30 cm de profondeur,
- rincés au laboratoire et débarrassés des tubes de lanices
- la fraction vaseuse (grains de moins de 65  $\mu\text{m}$ ) est isolée par rinçage à l'eau douce.
- la fraction vaseuse et le refus de rinçage sont séchés à l'étuve à 60°C,
- enfin le sédiment est tamisé sur colonne normalisée AFNOR et les vases séchées à part sont incorporées au résultat.
- La valeur pondérale des refus de tamis permet d'établir les courbes granulométriques et de déterminer les paramètres descripteurs principaux (médiane, percentiles, mode principal, teneur en fines, ...).

### 1. RELATION BIO-SÉDIMENTAIRE

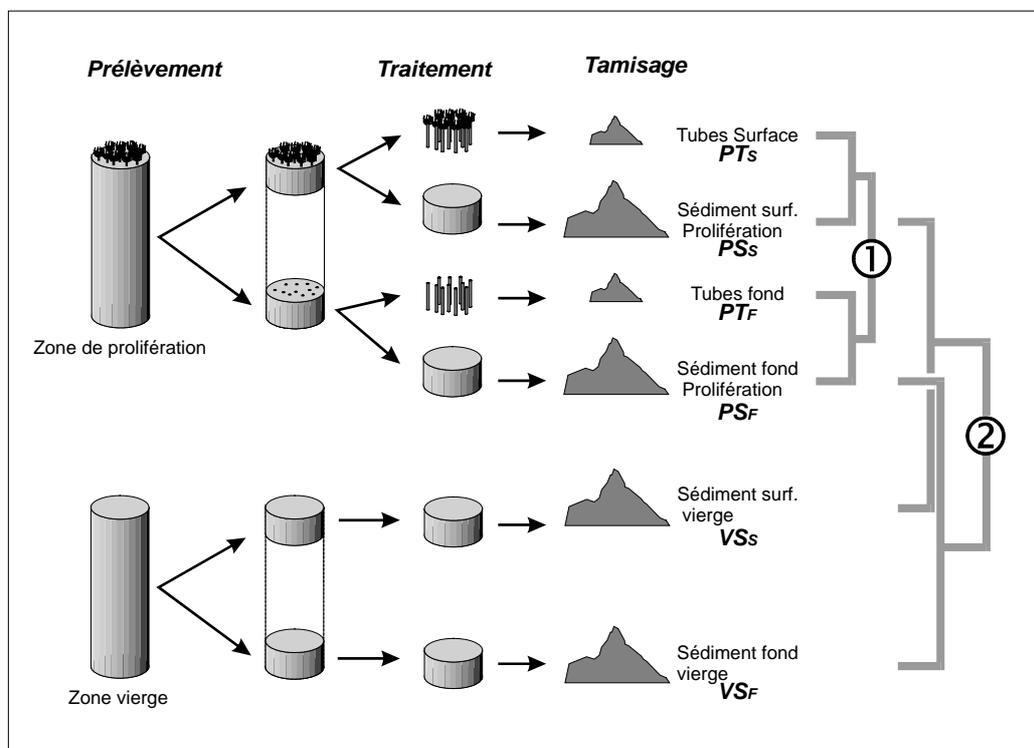


Figure 58 : Protocole d'échantillonnage mis en place pour l'étude de l'impact sédimentaire sur la stations S2. ① : relations tube/sédiment ; ② : Evaluation de l'impact des proliférations.

Deux approches ont été envisagées. Dans un premier temps la granulométrie des tubes sableux a été comparée avec celle des sédiments environnants sur les stations S1 et S2. Dans un second temps, l'impact sédimentaire de la prolifération a été évalué, par comparaison de la structure verticale de la granulométrie sédimentaire compte tenu de la colonisation ou non par *Lanice conchilega* (sur S2 uniquement). Les deux prélèvements (sur sédiment colonisé et non colonisé) sont réalisés au moyen d'un carottier TASM de 0,02 m<sup>2</sup>. Les carottes sont ramenées intactes au laboratoire. Une tranche de 5 cm est alors découpée en surface et au fond (30 cm). Le cas échéant, les tubes de *Lanice conchilega* sont séparés du sédiment, rincés et désagrégés. Les sédiments ainsi isolés sont alors traités selon le protocole d'analyse granulométrique détaillé dans la première partie (Figure 58).

### a) Relation tube-sédiment

Le principe repose sur une analyse granulométrique comparée des tubes sableux de *Lanice conchilega* et du sédiment environnant. Pour cela, les tubes sont délicatement extraits du sédiment, puis rincés sur maille carrée de 160  $\mu\text{m}$  afin d'éliminer les sédiments non constitutifs. Une fois isolés, ils sont soumis à une attaque de la matière organique à l'eau de Javel du commerce. Après dissociation des grains, les matrices muqueuses restantes du tube sont éliminées. Les protocoles d'analyse granulométrique du sédiment et des grains des tubes sont identiques et ont été détaillés plus haut.

L'adjonction ou non de la petite fraction pélitique après second rinçage ne change que très peu la répartition granulométrique. La teneur en pélites n'est donc pas considérée.

### b) Impact des proliférations

Pour appréhender l'impact des proliférations, deux échantillons, prélevés sur la même station ont été comparés. Le premier se caractérisait par un échantillonnage dans une zone de prolifération, alors que le second était extrait d'une zone non colonisée distante au maximum de 3 mètres.

## 2. SUIVI À MOYEN TERME

Ce suivi sédimentaire, mis en place sur deux stations depuis les mois de décembre 1995 et janvier 1996, n'est pas interrompu actuellement. Toutefois, pour les besoins du présent travail, l'exploitation des résultats est arrêtée au mois de Novembre 1998. Les points de prélèvements ont été choisis en tenant compte de la répartition spatiale de la population de *Lanice conchilega* (Figure 59):

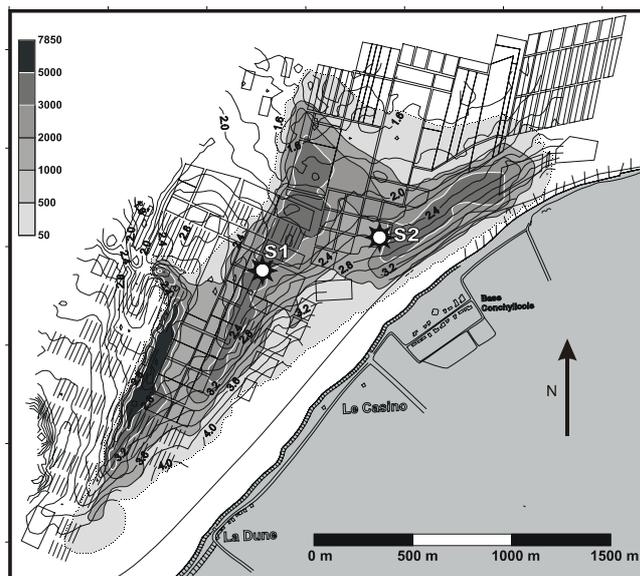


Figure 59 : Localisation des stations de suivi sédimentaire en fonction de la cartographie de répartition spatiale de la population de *Lanice conchilega* en 1995.

- S1 : A l'intérieur des parcs conchylicoles, cette station se localise au milieu de la zone de prolifération centrale de *Lanice conchilega*. Elle est située sur la cote marine 2,20 m, largement en dessous des niveaux de mi-marée (Cote 4,0 m). En dehors de toute concession ostréicole, le sédiment ne subit pas de modifications liées à l'activité des professionnels.
- S2 : En bordure est des parcs, cette seconde station a été choisie en limite de zone de prolifération de *Lanice conchilega*, et à l'extérieur des concessions. Alignée sur la cote marine 2,40 m, elle subit approximativement le même rythme d'exondation que la station S1.

## B. RELATIONS BIO-SEDIMENTAIRES.

### 1. RELATION TUBE / SEDIMENT

#### a) Mars 97

La première approche envisagée a permis de comparer la granulométrie de l'ensemble du tube sableux (sur 30 cm) avec l'ensemble du sédiment environnant (sur 30 cm de profondeur également).

#### STATION 1 (S1)

Le sédiment du substrat présente un mode principal très dominant vers 180  $\mu\text{m}$  pour une médiane à 202  $\mu\text{m}$  (Figure 60 et Tableau 12). Avec à peine plus de 5 % de fines (5,16 %), il entre de justesse dans la catégorie des sables vaseux. La fraction grossière, faiblement représentée, présente un petit sous-mode (3,06 %) individualisé vers 410  $\mu\text{m}$ .

Le sédiment des tubes comporte un mode principal (22 %) à 200  $\mu\text{m}$ , et un mode secondaire (14,68 %) proche de 400  $\mu\text{m}$ . Sa médiane est à 305  $\mu\text{m}$ .

#### STATION 2 (S2)

Le sédiment du substrat présente une plus forte teneur en fines (9,36 %) ; le mode principal à 150  $\mu\text{m}$ , pour une médiane à 180  $\mu\text{m}$ , en fait un sable vaseux (Figure 60 et Tableau 12). L'excédent grossier se caractérise de la même manière, que sur S1, par un petit mode accessoire (3,56 %) aux environs de 410  $\mu\text{m}$ .

Le sédiment des tubes présente un mode étalé entre 410 et 1 040  $\mu\text{m}$ , qui culmine faiblement à 650  $\mu\text{m}$ . Un mode secondaire apparaît là aussi, très net (5,93 %) mais au tamis 32 (1 630  $\mu\text{m}$ ). Sa médiane est à 723  $\mu\text{m}$ .

	Station S1		Station S2	
	Tubes.	Sédiment	Tubes	Sédiment
<b>Pélites</b>	-	5,16 %	-	9,36 %
<b>Médiane</b>	<b>305 <math>\mu\text{m}</math></b>	202 $\mu\text{m}$	<b>723 <math>\mu\text{m}</math></b>	180 $\mu\text{m}$
<b>Mode principal</b>	200 et 400 $\mu\text{m}$	180 $\mu\text{m}$	650 et 1600 $\mu\text{m}$	150 $\mu\text{m}$
<b>Percentile 1 % (C1)</b>	1 753 $\mu\text{m}$	1 001 $\mu\text{m}$	2551 $\mu\text{m}$	1 758 $\mu\text{m}$
<b>Percentile 5 % (C5)</b>	965 $\mu\text{m}$	<b>440 <math>\mu\text{m}</math></b>	1 908 $\mu\text{m}$	<b>675 <math>\mu\text{m}</math></b>

Tableau 12 : Constantes granulométriques associées aux tubes sableux de *Lanice conchilega* et aux sédiments de S1 et de S2

Sur les deux stations S1 et S2, la granulométrie du sédiment constitutif des tubes sableux fait apparaître deux modes nettement individualisés mais d'étalement inégal (200 à 400  $\mu\text{m}$  sur S1 contre 650 à 1600  $\mu\text{m}$  sur S2). Si sur S1, le mode sablonneux des tubes, à 200  $\mu\text{m}$ , rappelle celui du sédiment (180  $\mu\text{m}$ ), cela n'est pas le cas sur S2. Cette situation est paradoxale. En effet, c'est sur la station la moins sollicitée d'un point de vue hydrodynamique (S2) que l'on rencontre les sédiments de tubes les plus grossiers, alors que l'animal dispose de familles sédimentaires plus fines. Cependant, en comparant les médianes des tubes sableux avec les percentiles 5 % (C5) des sédiments, les similitudes sont remarquables (Tableau 12).

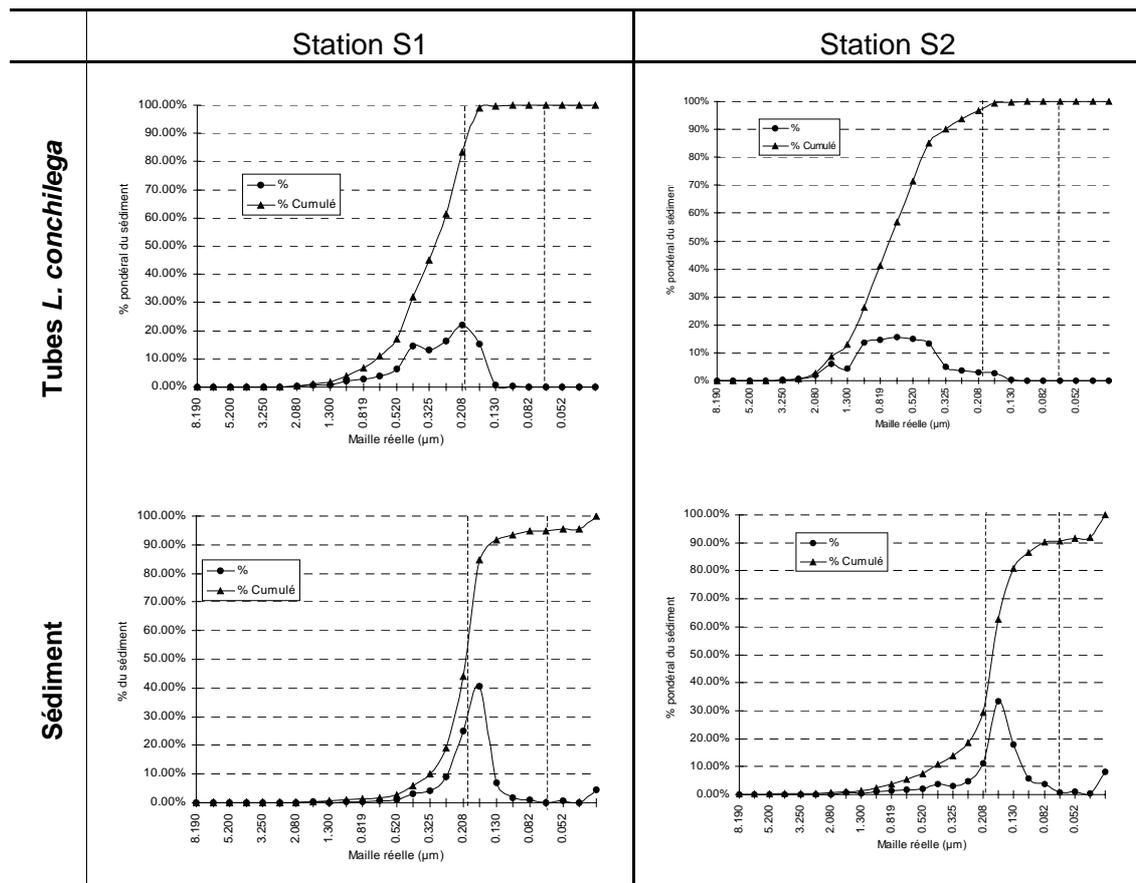


Figure 60 : Résultats comparés des courbes granulométriques obtenues sur les tubes sableux de *Lanice conchilega* ainsi que sur les échantillons de sédiment pour les 2 stations S1 et S2 en mars 1997.

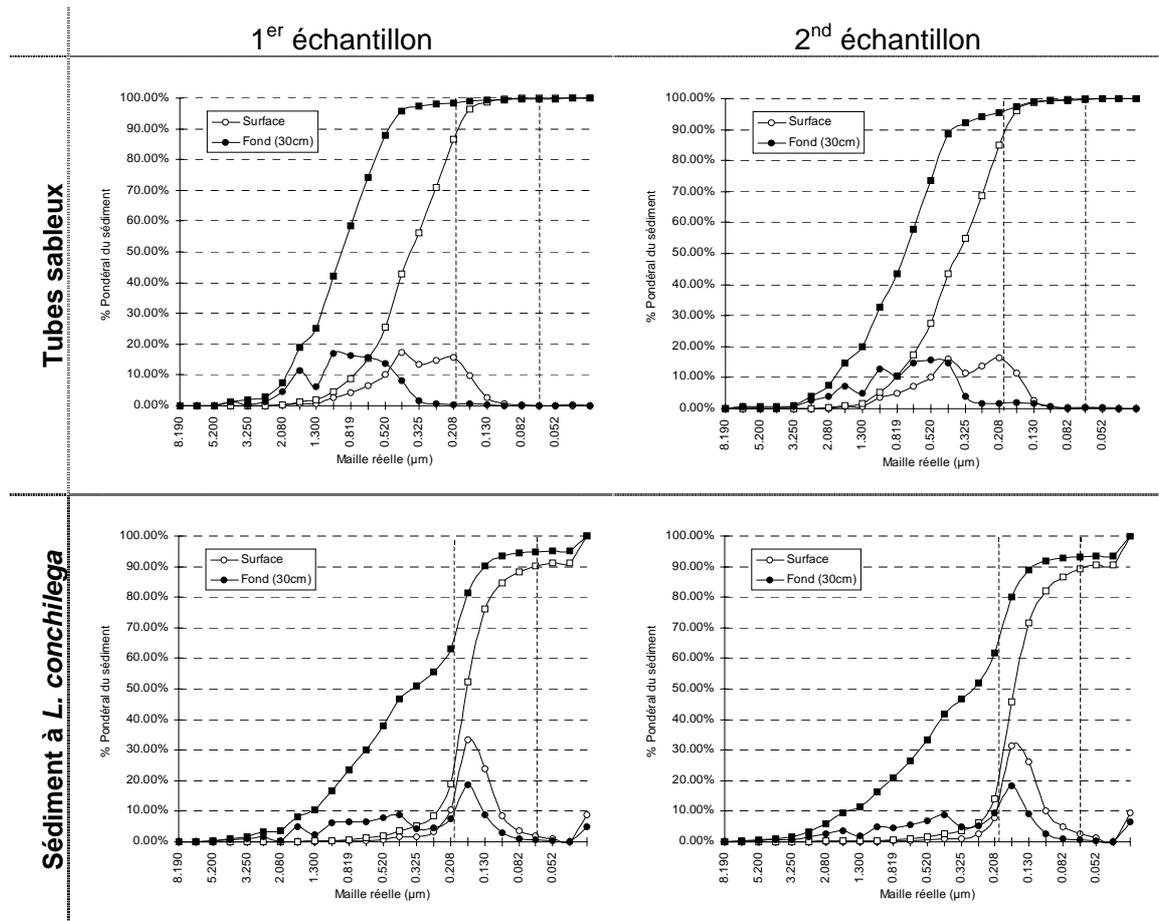
Les résultats montrent que *Lanice conchilega* préfère les sédiments grossiers pour construire son tube, même si le sédiment dont il dispose présente des caractéristiques péliques. La sélection des grains de sable par l'animal est un phénomène qui a été maintes fois observé et signalé (Seilacher, 1951 ; Ziegelmeier, 1952 ; Lafon, 1959 ; Vovelle, 1963 ; Amoureux, 1966 ; Ziegelmeier, 1969 ; Buhr, 1979 ; Féral, 1988). Selon Carey (1983) cette sélection ne semblerait exister que pour la construction du panache, et non pour le tube en dessous de l'interface eau-sédiment. Les résultats ne semblent pas confirmer ce dernier auteur puisqu'ils concernent les tubes d'une longueur de 30 cm (profondeur de l'échantillonnage). C'est pourquoi une seconde série de prélèvement a été réalisé sur la station S2, au cours du mois de novembre 1998, afin d'évaluer cette relation entre l'animal et le sédiment en tenant compte de la stratification verticale de ce dernier.

#### b) Novembre 1998

Le tableau suivant présente les valeurs des principaux paramètres descripteurs des sédiments constitutifs des tubes et du substrat environnant pour les échantillons réalisés en milieu colonisé par *Lanice conchilega*.

Les caractéristiques granulométriques font apparaître une plus grande quantité d'éléments grossiers dans les sédiments du fond, par comparaison avec ceux de surface (Tableau 13 : "gris clair"). De la même manière, les portions de tubes de lanices associés présentent un plus fort taux d'éléments grossiers au fond. Ce résultat apparaît à travers les valeurs de la médiane, des modes 1 et 2 et des percentiles grossiers C1 et C5 (Tableau 13 : "gris blanc").

		Médiane ( $\mu\text{m}$ )		Mode 1 ( $\mu\text{m}$ )		Mode 2 ( $\mu\text{m}$ )		C 1 % ( $\mu\text{m}$ )		C 5 % ( $\mu\text{m}$ )		% Fines		Commentaires
		ech1	ech2	ech1	ech2	ech1	ech2	ech1	ech2	ech1	ech2	ech1	ech2	
		<b>Surface</b>	Tubes Lanice	364	362	415	415	205	210	1749	1636	1023	1066	
	Substrat	166	157	155	150	410	410	718	650	355	291	9.8	10.65	mode 2 très faible à 410 $\mu\text{m}$
<b>Fond</b>	Tubes Lanice	934	742	900	500	1650	1100	4433	3263	2375	2432	0.29	0.25	mode principal étalé
	Substrat	343	286	165	160	420	400	3962	4193	1937	2233	5.11	6.7	3ème mode faible à 1630 $\mu\text{m}$

Tableau 13 : Paramètres granulométriques des tubes sableux de *Lanice conchilega* et du sédiment environnant en fonction de la stratification verticale du substrat.Figure 61 : comparaison des courbes granulométriques obtenues sur les tubes sableux de *Lanice conchilega* ainsi que sur les échantillons de sédiment en fonction de la stratification verticale pour les 2 stations S1 et S2 en novembre 1997.

En ce qui concerne les tubes prélevés, la partie endogée présente un mode grossier beaucoup plus étalé (300 à 2000  $\mu\text{m}$ ) que celui, bien défini, de la partie apicale (Figure 61). Par ailleurs, leur mode principal dominant est le plus grossier en surface, mais le moins grossier au fond. Les modes granulométriques de la partie profonde du tube sont systématiquement plus grossiers que ceux de la surface (Figure 61).

Par rapport au sédiment environnant, il faut aussi noter que les tubes, en surface, possèdent un mode granulométrique principal (410  $\mu\text{m}$ ) plus grossier que dans le sédiment environnant (entre 150 et 155  $\mu\text{m}$ ). Toutefois, comme cela a déjà été mis en évidence au cours de la campagne de mars 1997, ce mode principal, à 410  $\mu\text{m}$ , est équivalent au mode secondaire du sédiment. En profondeur, le mode granulométrique principal des tubes est plus variable, soit un peu plus fort, soit beaucoup plus élevé, mais suit la granulométrie généralement plus grossière du sédiment voisin.

En ce qui concerne le substrat, que ce soit au fond ou en surface, le mode principal qui détermine le type sédimentaire ne varie guère : ce sont toujours des sables. Par contre, si la valeur granulométrique du mode secondaire est toujours voisine de 410  $\mu\text{m}$ , son importance est beaucoup plus faible en surface, tandis qu'en profondeur, les sédiments présentent un mode secondaire étalé (400 à 1000  $\mu\text{m}$ ) ainsi qu'un mode tertiaire au-dessus de 1600  $\mu\text{m}$ . Ce troisième mode est associé à celui des tubes sableux.

Cette approche confirme donc l'importance de la sélection des particules par l'animal dans la construction de son tube. Comme Carey (1983) le mettait en évidence, cette sélection est effective en surface. Pour la partie endogée du tube sableux, l'animal puise les particules dans la fraction grossière du sédiment, même si cette fraction est minoritaire. Par contre, il exclut les particules sablonneuses (< 300  $\mu\text{m}$  et majoritaires dans le sédiment). Cette dernière observation vient pondérer les affirmations de Carey (1983) selon lesquelles la partie endogée du tube sableux serait édifiée de manière passive par simple imprégnation des parois du puits creusé par l'animal. Il semble bien au contraire que l'annélide utilise des fractions très grossières pour consolider les parois de la partie endogée de son tube.

## 2. IMPACT DES PROLIFÉRATIONS

Cette nouvelle approche est envisagée par comparaison des caractéristiques granulométriques sédimentaires, sur un secteur colonisé par *Lanice conchilega*, avec celles d'une zone vierge sur la même station (S2). Comme précédemment, deux sous échantillons ont été réalisés sur les deux faciès.

Faciès	Profondeur		Médiane ( $\mu\text{m}$ )	Mode 1 ( $\mu\text{m}$ )	Mode 2 ( $\mu\text{m}$ )	C 1 % ( $\mu\text{m}$ )	C 5 % ( $\mu\text{m}$ )	% Fines	Commentaires
<b>Sédiment colonisé par <i>L. conch.</i></b>	<b>Surface</b>	Ech. 1	166	155	410	718	355	<b>9.8</b>	mode 2 très faible à 410 $\mu\text{m}$
		Ech. 2	157	150	410	650	291	<b>10.65</b>	
	<b>Fond (30 cm)</b>	Ech. 1	<b>343</b>	165	420	<b>3962</b>	<b>1937</b>	5.11	3ème mode faible à 1630 $\mu\text{m}$
		Ech. 2	<b>286</b>	160	400	<b>4193</b>	<b>2233</b>	6.7	
<b>Sédiment vierge</b>	<b>Surface</b>	Ech. 1	168	150	410	697	302	<b>4.82</b>	mode 2 très faible à 410 $\mu\text{m}$
		Ech. 2	173	155	410	642	329	<b>5.02</b>	
	<b>Fond (30 cm)</b>	Ech. 1	<b>196</b>	155	410	<b>2437</b>	<b>1233</b>	5.32	3ème mode très faible à 1630 $\mu\text{m}$
		Ech. 2	<b>216</b>	160	400	<b>2462</b>	<b>1333</b>	2.84	

Tableau 14 : Paramètres granulométriques des sédiments en fonction de la colonisation ou non du milieu par *Lanice conchilega*

Comme précédemment, le mode principal qui détermine le type sédimentaire reste constant, que ce soit au fond ou en surface, avec ou sans tubes de lanices : ce sont toujours des sables envasés. De plus une stratification verticale apparaît en faveur de la fraction grossière (Tableau 14). Cependant l'étalement de cette fraction grossière est plus réduit en absence de l'annélide (de 325 à 1 000  $\mu\text{m}$ ) qu'en sa présence ( de 325 à 2 000  $\mu\text{m}$ ) (Figure 62). Le troisième mode (1 600  $\mu\text{m}$ ) qui caractérisait le sédiment profond colonisé par *Lanice conchilega* n'apparaît plus dans le sédiment vierge. L'annélide induit donc, par sa présence, un enrichissement du sédiment profond en particules grossières.

Il faut également noter que sur les deux faciès (colonisé et vierge), l'envasement du substrat est plus élevé en surface qu'au fond (Tableau 14). Cependant, si les teneurs en pélites du sédiment profond sont comparables d'un faciès à l'autre, il n'en est rien en surface. En effet, en présence d'annélides, la teneur en vase du sédiment de surface atteint 10 %, alors qu'en secteur vierge, ce taux est réduit de moitié (5%). Il faut voir dans cet enrichissement en pélites, une conséquence directe du rôle de piège à particules du panache sableux de *Lanice conchilega* à la surface du sédiment.

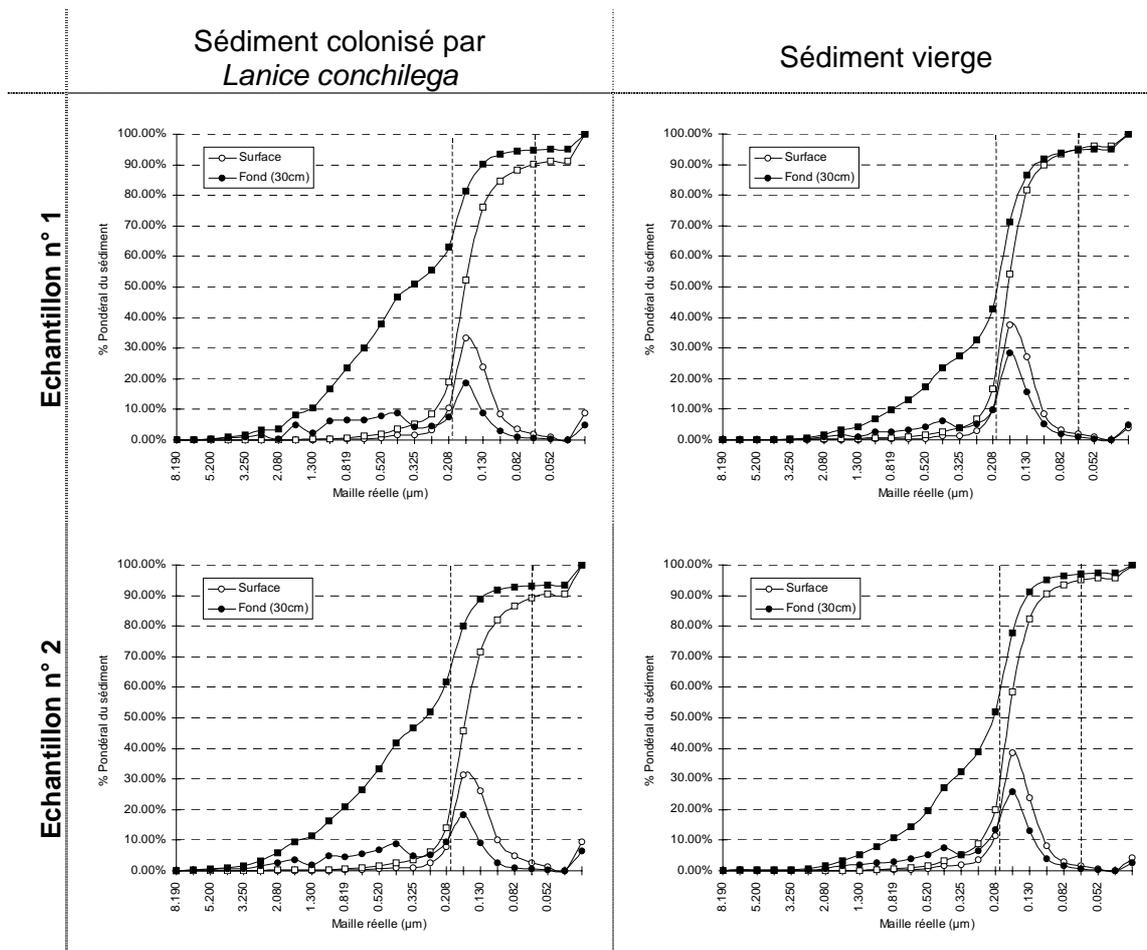


Figure 62 : comparaison des courbes granulométriques du sédiment en fonction de la présence ou de l'absence de *Lanice conchilega*.

## C. SUIVI À MOYEN TERME

Cette approche, complémentaire et antérieure aux précédentes, repose donc sur le suivi, dans le temps, des caractéristiques sédimentaires des deux stations S1 et S2. Ce suivi mis en place à partir de janvier 1996 s'est poursuivi selon un rythme mensuel pendant trois années successives.

### 1. CARACTÉRISTIQUES SÉDIMENTAIRES DES DEUX STATIONS

Station	Date	Médiane ( $\mu\text{m}$ )	Mode principal ( $\mu\text{m}$ )	Percentile 1% ( $\mu\text{m}$ )	Percentile 5% ( $\mu\text{m}$ )	% Pérites	% Humectation	Type de sédiment
Lanice 1 (S1)	27/12/95	<u>195</u>	175	<b>622</b>	<b>314</b>	8.21	-	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	26/01/96	210	180	2213	514	7.38	-	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	19/02/96	<b>219</b>	170	<b>4752</b>	<b>1782</b>	<b>3.27</b>	-	Sablon
Lanice 1 (S1)	19/03/96	205	180	1603	444	4.40	-	Sablon
Lanice 1 (S1)	22/04/96	196	175	799	351	7.94	-	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	22/05/96	206	<b>185</b>	927	392	5.75	-	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	20/06/96	205	<b>185</b>	652	357	6.32	-	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	25/07/96	198	170	819	371	5.65	26.00	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	27/08/96	197	170	1071	433	6.90	26.14	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	25/09/96	199	170	695	373	3.50	24.25	Sablon
Lanice 1 (S1)	24/10/96	204	175	805	434	4.32	25.84	Sablon
Lanice 1 (S1)	25/11/96	207	175	2683	636	3.53	-	Sablon
Lanice 1 (S1)	09/12/96	208	175	3237	680	4.73	-	Sablon
Lanice 1 (S1)	07/01/97	207	180	1237	470	3.78	-	Sablon
Lanice 1 (S1)	06/02/97	205	170	1095	454	5.73	-	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	06/03/97	202	180	1001	440	5.16	-	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	07/04/97	215	185	1172	484	6.94	29.39	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	21/04/97	216	180	868	395	<b>9.81</b>	30.65	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	28/05/97	216	180	691	384	5.74	22.67	Sablon
Lanice 1 (S1)	26/06/97	198	170	757	374	7.34	23.26	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	24/07/97	199	170	702	392	6.99	<b>13.43</b>	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	18/08/97	209	170	1102	480	6.96	25.75	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	18/09/97	200	170	754	395	4.56	22.51	Sablon
Lanice 1 (S1)	14/10/97	201	170	1013	436	6.29	24.41	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	12/11/97	200	170	874	431	5.78	25.46	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	15/12/97	202	170	1084	474	7.51	<b>31.32</b>	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	26/01/98	199	170	1074	457	6.37	23.45	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	24/02/98	214	180	1262	524	3.59	23.40	Sablon
Lanice 1 (S1)	30/03/98	215	180	838	454	3.62	26.85	Sablon
Lanice 1 (S1)	12/05/98	204	170	1180	483	5.72	25.73	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	26/05/98	196	<b>165</b>	676	393	6.44	24.60	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	10/06/98	200	170	723	417	5.63	21.94	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	26/08/98	207	170	1662	504	5.73	23.93	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	22/09/98	215	180	1630	557	5.35	24.19	Sabl. Vas.
Lanice 1 (S1)	19/11/98	216	170	1721	621	5.81	26.35	Sabl. Vas.
moy :		205	174	1257	489	5.79	24.85	

Station	Date	Médiane ( $\mu\text{m}$ )	Mode principal ( $\mu\text{m}$ )	Percentile 1% ( $\mu\text{m}$ )	Percentile 5% ( $\mu\text{m}$ )	% Pérites	% Humectation	Type de sédiment
Lanice 2 (S2)	26/01/96	177	160	1047	493	12.04	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	19/02/96	179	155	1780	777	11.74	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	19/03/96	173	<b>165</b>	1131	492	11.76	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	22/04/96	180	155	<b>3755</b>	1076	12.12	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	20/06/96	175	155	1883	601	10.43	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	25/07/96	172	<b>150</b>	1254	510	8.36	30.92	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	25/09/96	<b>200</b>	155	2904	<b>1274</b>	<b>5.73</b>	28.25	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	24/10/96	180	155	1387	669	9.77	<b>25.61</b>	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	25/11/96	174	160	994	447	9.08	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	09/12/96	182	160	2072	806	9.80	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	07/01/97	175	155	1801	563	7.76	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	06/02/97	180	155	1917	688	10.00	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	06/03/97	180	<b>150</b>	1758	675	9.39	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	07/04/97	160	160	1265	589	<b>28.53</b>	<b>34.33</b>	Vase Sabl.
Lanice 2 (S2)	21/04/97	175	160	943	417	13.00	30.63	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	28/05/97	167	160	1074	455	15.80	33.74	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	25/06/97	167	155	2117	543	14.38	28.64	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	24/07/97	172	155	1642	645	12.77	29.85	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	18/08/97	168	155	1236	518	13.21	28.33	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	18/09/97	175	155	1540	657	10.79	25.72	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	14/10/97	168	<b>150</b>	996	438	10.00	-	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	12/11/97	168	<b>150</b>	1276	607	12.64	29.32	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	15/12/97	169	155	1665	597	13.72	30.31	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	26/01/98	163	150	1172	475	14.83	29.79	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	24/02/98	161	155	879	373	11.65	26.88	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	30/03/98	166	<b>150</b>	1245	593	14.21	29.12	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	12/05/98	151	<b>150</b>	869	368	19.23	31.37	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	26/05/98	152	<b>150</b>	995	420	18.78	30.99	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	10/06/98	162	155	1147	530	17.10	32.23	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	26/08/98	172	160	2672	939	15.75	31.17	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	22/09/98	156	155	961	440	17.20	30.78	Sabl. Vas.
Lanice 2 (S2)	19/11/98	<b>150</b>	<b>150</b>	<b>802</b>	<b>318</b>	16.98	30.84	Sabl. Vas.
Moy :		170	155	1506	594	13.08	29.94	

Tableau 15: Caractéristiques sédimentaires des deux stations de suivi S1 et S2. Les valeurs extrêmes sont signalées en "gras", les minima "soulignés"

Après rinçage et tamisage sur colonne AFNOR, la constitution des diagrammes de taille granulométrique de chaque échantillon permet de déterminer les caractéristiques sédimentaires (Tableau 15).

Les deux stations S1 et S2 présentent des caractéristiques sédimentaires peu différentes. Toutefois, avec une médiane et un mode principal légèrement supérieurs (Figure 63), la station S1 révèle une granulométrie plus grossière que S2. La teneur en pélites, nettement inférieure (5,8 % contre 13,1% sur S2), traduit une tendance à l'envasement moins marquée sur S1 que sur S2. La comparaison des Percentiles 5 % (C5) confirme cette tendance.

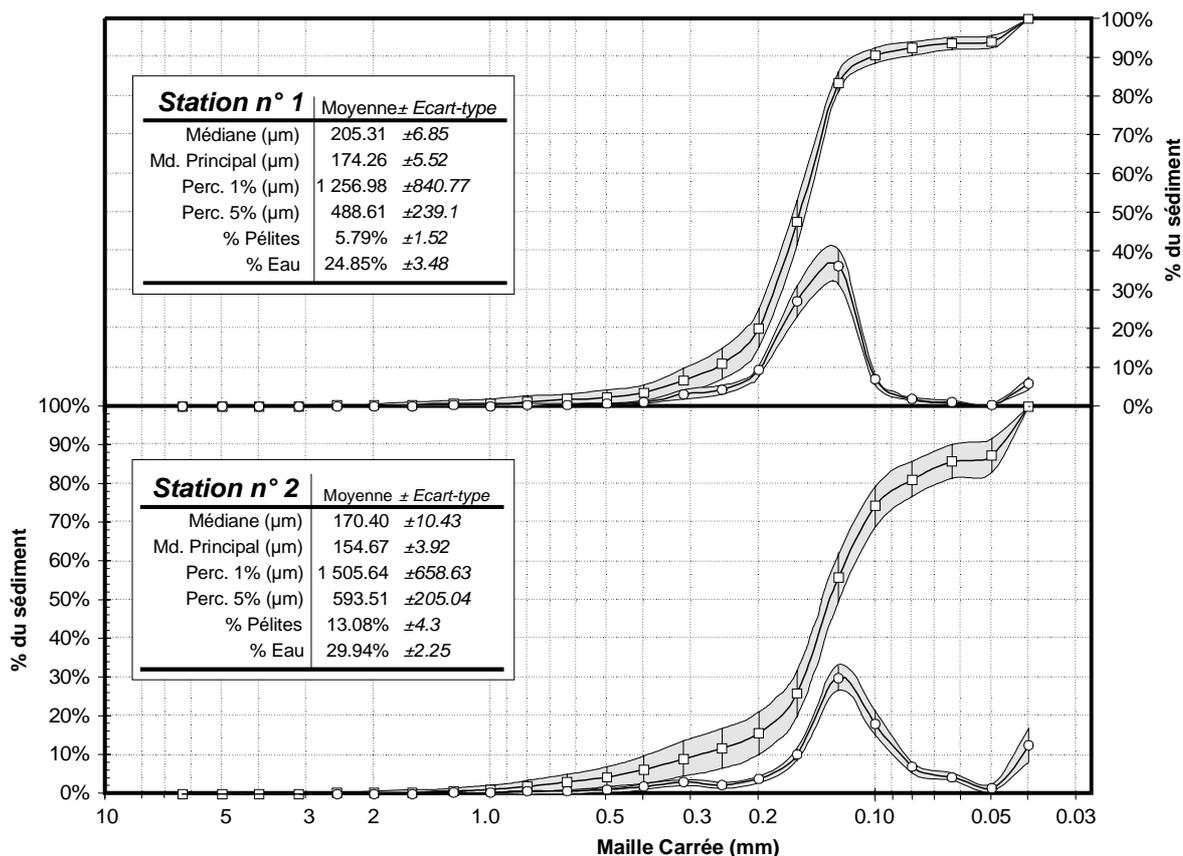


Figure 63 : Courbes granulométriques moyennes des sédiments des deux stations de suivi S1 et S2. La courbe enveloppe représente l'écart-type.

Entre 1996 et 1998, la station S1 présente des caractéristiques générales sablonneuses plus proches de la limite des sables fins et de l'envasement à 5% (de 3,5 à 8,21%). Située au milieu du premier chenal de flot (Cf. Topographie Partie 1), elle est donc soumise à un environnement hydrodynamique favorable aux remises en suspension des particules les plus fines.

La station S2 se localise, quant à elle, dans une zone de décantation (Cf. carte sédimentaire Partie I). La courbe granulométrique moyenne se caractérise par un décalage significatif vers l'affinement. La fraction pélitique, le plus souvent supérieure à 10 %, fait classer ce sédiment dans la catégorie des sables envasés tout au long du suivi.

## 2. TENDANCES À MOYEN TERME

### a) Médiane

La station S1 se caractérise par une grande stabilité inter-annuelle (Figure 64). La médiane varie entre 200 et 220  $\mu\text{m}$  en moyenne. Une légère variation saisonnière semble apparaître, les valeurs maximales, traduisant un enrichissement en particules grossières, se rencontrent en fin d'hiver (février – juin), alors que les valeurs minimales s'observent en période estivale (juin – août). Ces variations sont à mettre en relation avec les fluctuations saisonnières des conditions hydrodynamiques locales et la localisation exposée de cette station dans le chenal de flot.

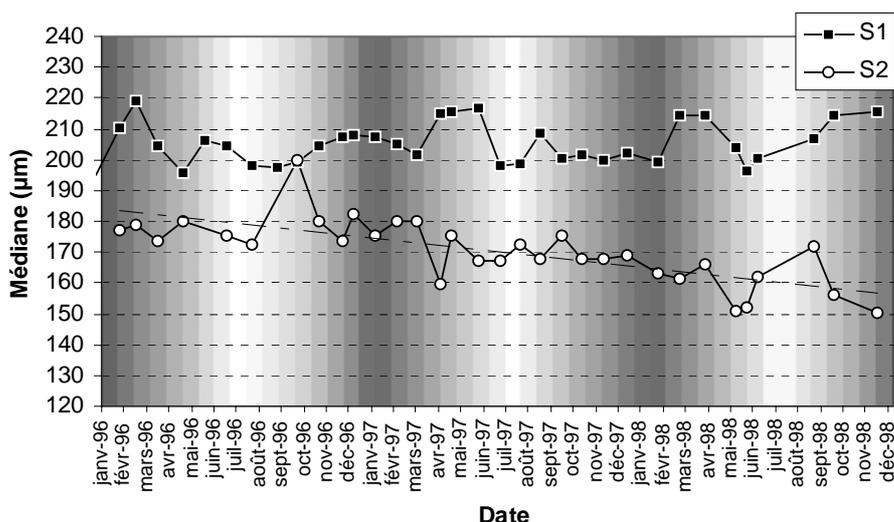


Figure 64 : Evolution temporelle de la médiane sur les deux stations de suivi S1 et S2 entre janvier 1996 et décembre 1998.

Sur la station S2, l'évolution temporelle de la médiane ne présente pas du tout le même profil. Il apparaît, au cours du suivi, une diminution progressive de ce paramètre, qui met en évidence une tendance nettement significative à l'affinement.

### b) Teneurs en pérites

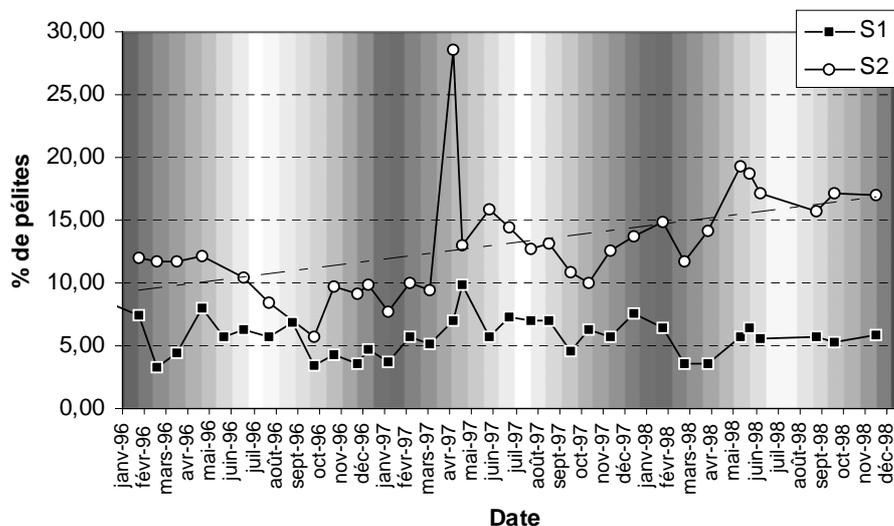


Figure 65 : Evolution temporelle du pourcentage de pérites sur les deux stations de suivi S1 et S2 entre janvier 1996 et décembre 1998.

Au cours de l'année, la station S1 se distingue par une certaine homogénéité quant à son envasement (Figure 65). Sur la station 2, à l'image de l'évolution temporelle de la médiane, une tendance significative se dégage. Depuis le mois de mars 1997, la teneur en pélites n'a jamais été inférieure à 10 % et elle progresse régulièrement. Le mois d'avril 1997 est marqué par une forte augmentation des teneurs en vase (> 28 %), liée sans doute à des conditions hydrodynamiques favorables aux redépositions. Cet envasement apparaît également sur la station S1 à la même époque, mais de manière moins prononcée.

Les résultats confirment que la station S2 présente des conditions plus favorables à l'envasement que la station S1. Cette particularité est liée à l'environnement hydrodynamique des deux sites. La station S1 est en effet placée au milieu d'un chenal de flot, exposée aux agents hydrodynamiques extérieurs, alors que la station S2 est localisée à l'extérieur de ce chenal, sur un secteur de convergence des masses d'eau pendant le flot (Ropert, 1998), favorables aux processus de décantation.

En 1970 ce secteur se caractérisait par un sédiment de type sable fin (< 5% de vases et mode principal > 0,2 mm) ; à partir de 1974, il prenait un caractère de sablon (diminution du mode principal et affinement granulométrique dépourvu d'envasement) (Sylvand & Savini, 1991), en 1992 les premières zones de sables envasés étaient répertoriées (de 5 à 25 % de vase), toutefois, les secteurs les plus envasés ne dépassaient pas 10 % de pélites (Sylvand, 1995). Aujourd'hui, sur la station S2, les teneurs en fines peuvent dépasser 20 % (07/04/97 : vase sableuse). L'évolution de la teneur en pélites ainsi mise en évidence renforce les observations de Sylvand (1995), qui concluait à un envasement anormal en ouverture de baie.

Enfin, il est remarquable de constater des évolutions parallèles entre les teneurs en pélites de S1 et celles de S2, ce qui indique des variations hydrodynamiques d'orientation identique avec une atténuation logique de ces agents dans les zones plus envasées de S2.

### c) Percentiles 5 %

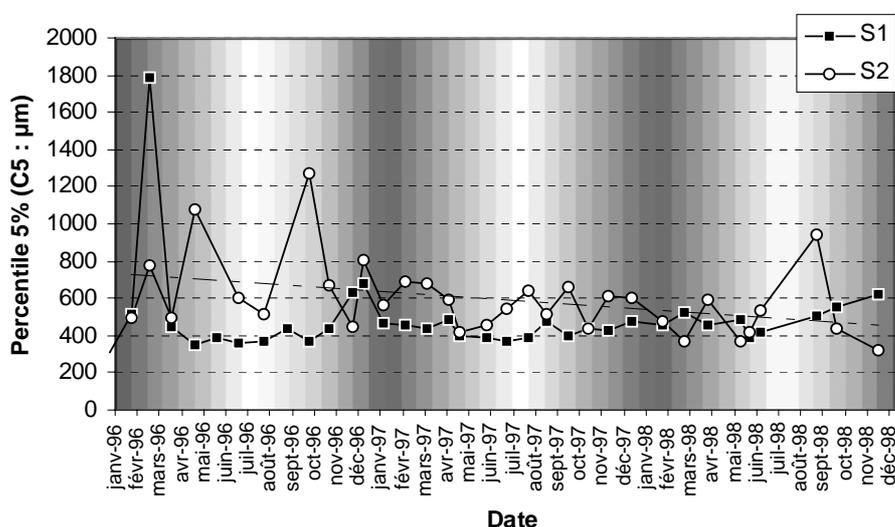


Figure 1 : Evolution du Percentile 5 % dans le sédiment des 2 Stations S1 et S2 au cours du suivi.

D'après le modèle CM de PASSEGA (Passegga & Byramjee, 1969), des percentiles 1 % (C1) et 5 % (C5) élevés trahissent le plus souvent un enrichissement en grosses particules lié à des hydrodynamismes élevés. Selon ce point de vue, la station S2 présente donc un sédiment enrichi en particules grossières par rapport à S1 (Figure 1). Cette particularité peut paraître paradoxale étant donné le caractère envasé de S2 par rapport à S1.

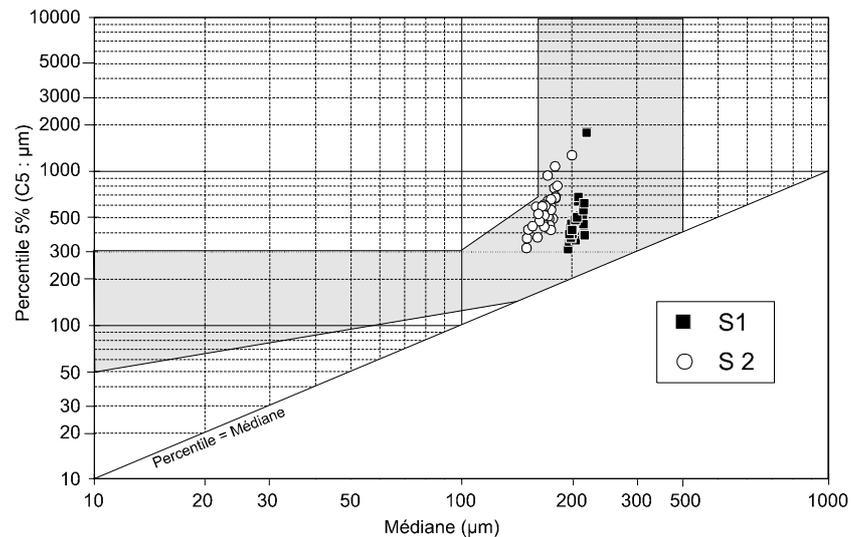


Figure 2 : Détermination du Diagramme CM de PASSEGA (d'après Dupont & Sylvand, 1991) d'après les données du percentile 5 et de médianes sur les deux stations.

A partir du modèle CM (Figure 2) il est possible de caractériser l'hydrodynamisme concernant chacune des stations (Dupont & Sylvand, 1991). Les sédiments analysés ici possèdent une fraction grossière majoritairement bioclastiques ; conformément à ces auteurs, ce sera donc le percentile 5 qui sera considéré.

Les valeurs de percentile 5% (C5) peuvent paraître élevées pour des sédiments majoritairement fins (Dupont & Sylvand, 1991), en particulier sur S2. Il s'agirait donc plutôt de C5 associés à des transports de bioclastes physiquement facilités. Une élévation du C5 devrait se traduire par une chute des pélites, l'un et l'autre événement répondant à un hydrodynamisme croissant. C'est souvent constaté en S1, mais non en S2. Ce paradoxe, enrichissement simultané en pélites et en sédiment grossier, suggère, principalement en S2, un apport de fraction grossière non hydrodynamique-dépendant, du moins dans la conception usuelle, c'est-à-dire par saltation ou roulement de grains individualisés -non adhérents les uns aux autres-.

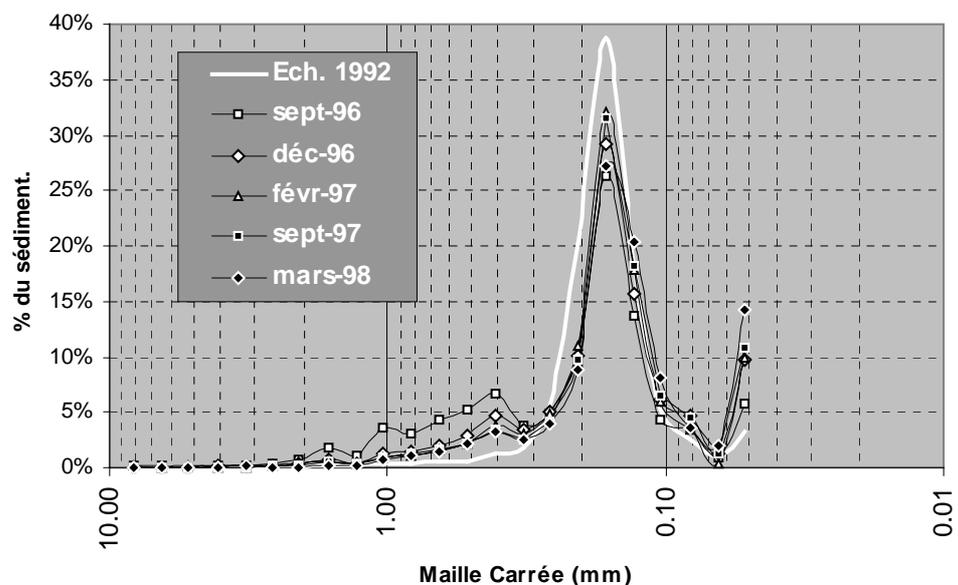


Figure 3 : Mise en évidence de l'asymétrie grossière dans les sédiments de la station S1.

Cette particularité induit une asymétrie dans les courbes granulométriques au niveau de la fraction grossière (Figure 3). Cette asymétrie grossière évoque des grains de mêmes dimensions que ceux des tubes de *Lanice*.

## D. DISCUSSION

Les résultats, relatifs à cette approche bio-sédimentaire, font apparaître une relation très étroite entre l'animal et le sédiment dans lequel il va se développer. Cependant, cette relation doit être envisagée à double sens :

### a) Influence du sédiment sur la construction du tube

*Lanice conchilega* dispose de toute la gamme de taille de particules du sédiment environnant pour constituer son tube sableux. La question d'une éventuelle sélection des particules par l'animal a été largement abordée depuis les travaux initiaux de Watson (1890). Les travaux de Lafon (1959), puis ceux de Vovelle (1963) et d'Amoureux (1966) montrent que l'implantation de *Lanice conchilega* est déterminée par la présence dans le sédiment d'une importante fraction grossière, voire graveleuse. Ces auteurs, puis Hommeril (1962), suivi de Buhr (1979) observent une sélection des grains par les lèvres de l'animal. Selon Carey (1983) cette sélection n'a lieu que dans la partie épigée du tube. En dessous du panache sableux, le tube endogé ne serait constitué que de manière passive par imprégnation des parois internes du tube au cours de son creusement.

Ce sont les travaux de Féral (1988) qui se sont les premiers intéressés de manière approfondie à cette question de la sélection en comparant les granulométries des tubes sableux en surface et en profondeur. Cet auteur parvient à démontrer, pour la partie apicale, que quel que soit le sédiment d'accueil, on retrouve la même composition granulométrique dans les tubes, mettant ainsi en évidence l'importance de la sélection de ces grains par l'animal. Il suggère également, pour la partie endogée, un processus de sélection susceptible de venir renforcer la construction passive du tube décrite par Carey (1983).

Nos résultats, obtenus en mars 1997, ne vont pas dans le même sens. Contrairement aux observations de Féral (1988), la structure granulométrique des tubes sableux de la station S1 (sablon) est nettement différente de celle de la station S2 (sablon envasé) (Figure 61). Ainsi, pour deux types proches de sédiments d'accueil, la granulométrie des tubes peut être différente. Cependant, dans les deux cas (S1 et S2), les décalages observés entre les courbes granulométriques du sédiment et des tubes sableux démontrent à nouveau le caractère sélectif de l'animal dans son choix pour constituer son tube. Les similitudes entre les modes principaux des tubes sableux et le percentile 5 % (C5) du sédiment suggèrent une sélection ciblée sur le mode secondaire bioclastique du sédiment, en particulier pour la partie endogée du tube sableux. Cette sélection se traduit par 1) un gradient granulométrique prononcé entre les parties supérieure et inférieure du tube sableux ; 2) l'exclusion de la fraction sablonneuse (< 200 µm) au profit des particules bioclastiques plus grosses, même si cette fraction reste minoritaire dans le sédiment d'accueil.

Que ce soit pour sa partie apicale ou sa partie endogée, la sélection des grains par *Lanice conchilega* est donc un processus déterminant dans la constitution de son tube sableux.

### b) Influence du tube sur le sédiment

Les travaux relatifs à l'influence des organismes fousseurs sur le substrat sédimentaire sont nombreux. L'installation et le développement de l'endofaune sont susceptibles de modifier les propriétés (Meadows & Tait, 1989 ; Meadows *et al.*, 1990 ; Grant & Daborn, 1994 ; Fenchel, 1996a, 1996b), la composition (Aller & Yingst, 1985 ; Marinelli, 1994), l'aspect (Rhoads & Young, 1970 ; Eckman *et al.*, 1981) la nature (Grant *et al.*, 1982 ; Meadows *et al.*, 1990 ; Jones & Jago, 1993 ; Marinelli, 1994) ou la structure du sédiment (Eckman *et al.*, 1981 ; Carey, 1983 ; Grant & Daborn, 1994). Dans le cas de *Lanice conchilega*, Buhr (1979) associe le développement d'une population de *Lanice* à un enrichissement pélitique du sédiment. Féral (1988) confirme le rôle de piège à sédiment développé par le panache sableux du tube de l'annélide. Jones & Jago (1993) mettent en évidence les effets antagonistes d'augmentation de la porosité et de la stabilisation du substrat par les populations denses de *Lanice conchilega*. Les résultats présentés ici vont

dans le même sens. La comparaison des échantillons prélevés dans la population et en dehors de toute colonisation montrent que la présence de *Lanice conchilega* fait doubler la teneur en particules fines (vases) à la surface du substrat (Tableau 14).

La relation avec les fractions grossières est plus complexe. Nos résultats (Figure 62) montrent que le développement de la population de *Lanice conchilega* contribue à enrichir, en particules grossières, un sédiment qui, initialement, en est quasiment dépourvu (Figure 63). L'apparition progressive, depuis 1992, de cette asymétrie dans les courbes granulométriques soulève plusieurs questions. L'hydrodynamisme local du flanc est de la baie n'est, en effet, pas favorable à l'apport de ces bioclastes grossiers, ce qui apparaît nettement dans les caractéristiques des sédiments étudiés avant 1985 dans cette zone (Sylvand, 1995). La présence des structures tabulaires ostréicoles crée un frein hydrodynamique important (Sornin, 1981), et l'envasement du secteur mis en évidence par les cartographies sédimentaires (Cf. partie I) le montre bien. Dans ce contexte, l'asymétrie grossière qui apparaît dans les courbes granulométriques de ces dernières années est paradoxale, d'autant plus que c'est à partir de cette fraction grossière que *Lanice conchilega* va préférentiellement constituer son tube sableux.

## VI. CONCLUSION

### 1. CARACTÈRE PROLIFÉRANT

L'installation de la population intertidale de *Lanice conchilega*, en Baie des Veys, a été mise en évidence au milieu des années 1980 (Féral, 1988 ; Sylvand, 1995). Depuis, son extension n'a cessé de progresser, comme le montrent les cartographies de répartitions spatiales successives, réalisées en 1992 (Sylvand, 1995) (Figure 49) puis en 1995 et 1998 (Figure 51 et Figure 52). Actuellement, cette population couvre une superficie de plus de 200 ha. Les densités moyennes se situent autour de 1 500 ind.m<sup>-2</sup>. Cependant, la particularité majeure de cette population réside dans l'existence de secteurs (32 ha en 1998) où celle-ci développe un caractère de prolifération, les densités observées pouvant dépasser 6 000 ind.m<sup>-2</sup> en 1998 (> 7 500 ind.m<sup>-2</sup> en 1995). Ces dernières années, l'extension de 30 ha de la colonisation est compensée par une diminution globale des densités. La conséquence est une remarquable stabilité des effectifs (+1,8%), traduisant le caractère particulièrement stable et durable du développement de cette population.

La stratégie d'occupation spatiale de cette espèce présente quelques particularités.

- ❖ La colonisation récente (prolifération) du secteur nord des parcs (Moulière de "Guinehaut"), et les diminutions des proliférations dans le sud des parcs (Figure 54) démontrent le caractère envahisseur de cette espèce. Elles suggèrent, en outre, une stratégie de colonisation basée d'abord sur l'occupation maximum de l'espace (prolifération) puis, dans un second temps, sur une régulation pouvant intervenir par réduction des densités.
- ❖ La seconde particularité réside dans la forte corrélation entre la présence des secteurs de prolifération et la topographie locale (Figure 55). L'accumulation des plus fortes densités s'organise dans les zones de convergence des masses d'eau pendant le flot. Cette observation suggère un processus de concentration et d'accumulation des individus en relation avec l'hydrodynamisme local.

## 2. TENDANCE ÉVOLUTIVE

Dans une perspective évolutive, le développement et la prolifération de cette population s'inscrit dans le contexte évolutif global de l'ensemble de la baie. Comme il a été exposé dans la première partie de ce travail, la Baie des Veys est actuellement marquée par un processus d'engraissement rapide consécutif, en partie, aux derniers aménagements de poldérisation des années 1970 (Sylvand, 1995). Ces processus se traduisent par la progression des caractères estuariens du fond de baie vers l'ouverture. Des secteurs, comme le flanc est de la baie, se caractérisent par des gradients biocénotiques allant de peuplements typiquement estuariens, au sud, à exclusivement marins, au nord (Sylvand, 1995). La population de *Lanice conchilega* se localise justement sur une de ces transitions. A travers l'approche biocénotique, une double particularité a pu être mise en évidence.

- 1) D'une part, depuis 1992, le flanc est de la baie conserve une bonne stabilité biocénotique. Le peuplement macrozoobenthique, malgré quelques modifications structurelles, reste homogène par rapport à l'ensemble de la baie. Cette stabilité est incontestablement renforcée par l'existence de la population de *Lanice conchilega*, qui contribue par sa présence à couvrir, héberger, abriter, diversifier le peuplement local (Buhr & Winter, 1977 ; Zühlke *et al.*, 1998).
- 2) D'autre part, cet équilibre, qui semble perdurer, paraît aujourd'hui menacé. L'apparition de certaines nouvelles espèces comme *Hediste diversicolor* et la disparition d'autres (*Lumbrineris tetraura* ; *Urothoe grimaldii*) traduisent les premiers effets de ce lent effacement des caractères marins au profit d'une progression estuarienne, depuis le fond de baie vers l'ouverture. Ces observations vont exactement dans le sens des hypothèses émises par Sylvand (1995) relatives à l'évolution à moyen terme de ce secteur. Cette nouvelle tendance semble également s'exprimer à travers :
  - ✓ le "glissement" progressif de la population vers le nord, mis en évidence par la cartographie de répartition spatiale de 1998. Le caractère marin de *Lanice conchilega* (Sylvand, 1995) étant incompatible avec la progression de l'influence estuarienne par le sud de la zone.
  - ✓ Le développement "anormal" (Sylvand, 1995) sur ce faciès, exposé en ouverture de baie, d'un envasement significatif du sédiment<sup>6</sup>. Le rôle de frein hydrodynamique des structures ostréicoles (Sornin, 1981) ne peut à lui seul expliquer cette tendance récente. Ce phénomène local est la conséquence à plus grande échelle de l'engraissement généralisé de la baie.

## 3. RELATION BIO-SÉDIMENTAIRE

Il existe un lien étroit entre le développement et le maintien de la population de *Lanice conchilega* et le substrat sédimentaire. L'étude ponctuelle des relations Lanice/sédiment associée au suivi sédimentaire sur 3 ans, nous a permis de dégager quelques caractéristiques locales :

- ✓ D'une part, la présence de *Lanice conchilega* contribue à favoriser l'envasement. Les mesures réalisées en présence et en absence de l'annélide montrent que l'animal est susceptible de faire doubler la teneur en pélites à la surface du sédiment (Tableau 14). Là encore, le rôle de piège à sédiment développé par le panache sableux est à incriminer.
- ✓ D'autre part, la nature sédimentaire et sa structure granulométrique sont déterminantes dans le développement de l'animal. La répartition spatiale de la population sur la zone conchylicole montre que *Lanice conchilega* s'accommode de

---

<sup>6</sup> Cf. Partie I : cartographie sédimentaire (p. 13).

tous les types de sédiment depuis les sables moyens jusqu'aux faciès envasés. Comme de nombreux auteurs l'ont déjà signalé (Seilacher, 1951 ; Ziegelmeier, 1952 ; Lafon, 1959 ; Vovelle, 1963 ; Amoureux, 1966 ; Ziegelmeier, 1969 ; Buhr, 1979 ; Féral, 1988), *Lanice conchilega* opère une sélection parmi les particules à sa disposition pour constituer son tube sableux. Cependant, contrairement aux observations de Féral (1988), *Lanice conchilega* ne sélectionne pas forcément le même type de particules quelle que soit la nature sédimentaire dans laquelle il est fixé. Il apparaît en fait que l'animal sélectionne ses particules dans des modes sédimentaires accessoires, en particulier sur notre station S2 (Figure 60). En outre, l'analyse de la structure verticale du tube sableux par rapport au sédiment environnant montre que, non seulement l'annélide préfère un mode secondaire, mais ce mode est systématiquement plus grossier que celui du sédiment environnant (Figure 61). Cela est vérifié tant pour la partie apicale que pour la partie endogée du tube sableux.

- ✓ De plus, l'étude sédimentaire menée sur les deux stations de suivi (S1 et S2) a permis de mettre en évidence les particularités de chacune. Le suivi sédimentaire a confirmé les différences entre les deux stations, différences liées principalement à leur environnement hydrodynamique immédiat : dans un chenal de flot pour S1, en dehors du chenal pour S2. Cependant, malgré leur tendance mutuelle à l'engraissement et l'envasement (traduisant un hydrodynamisme faible), une fraction grossière dans la granulométrie des deux stations témoigne de l'existence d'un apport de sédiments grossiers selon des modalités particulières qui s'éloignent des phénomènes connus de transport de particules par des hydrodynamismes élevés. L'apparition de cette fraction grossière est récente (postérieure à 1992). De plus, elle est à mettre en relation directe avec la taille des particules sélectionnées par *Lanice conchilega* pour constituer son tube sableux.

La question est posée de l'origine et des modalités d'apport de cette fraction grossière dans un sédiment soumis à l'envasement. De plus, la mise en évidence de processus de concentration et d'accumulation d'individus, au niveau de la population de *Lanice conchilega*, démontre le rôle fondamental des processus hydrodynamiques locaux dans la mise en place et l'équilibre tant, du compartiment biologique que physique.

**PARTIE III**

**DYNAMIQUE DE POPULATION**

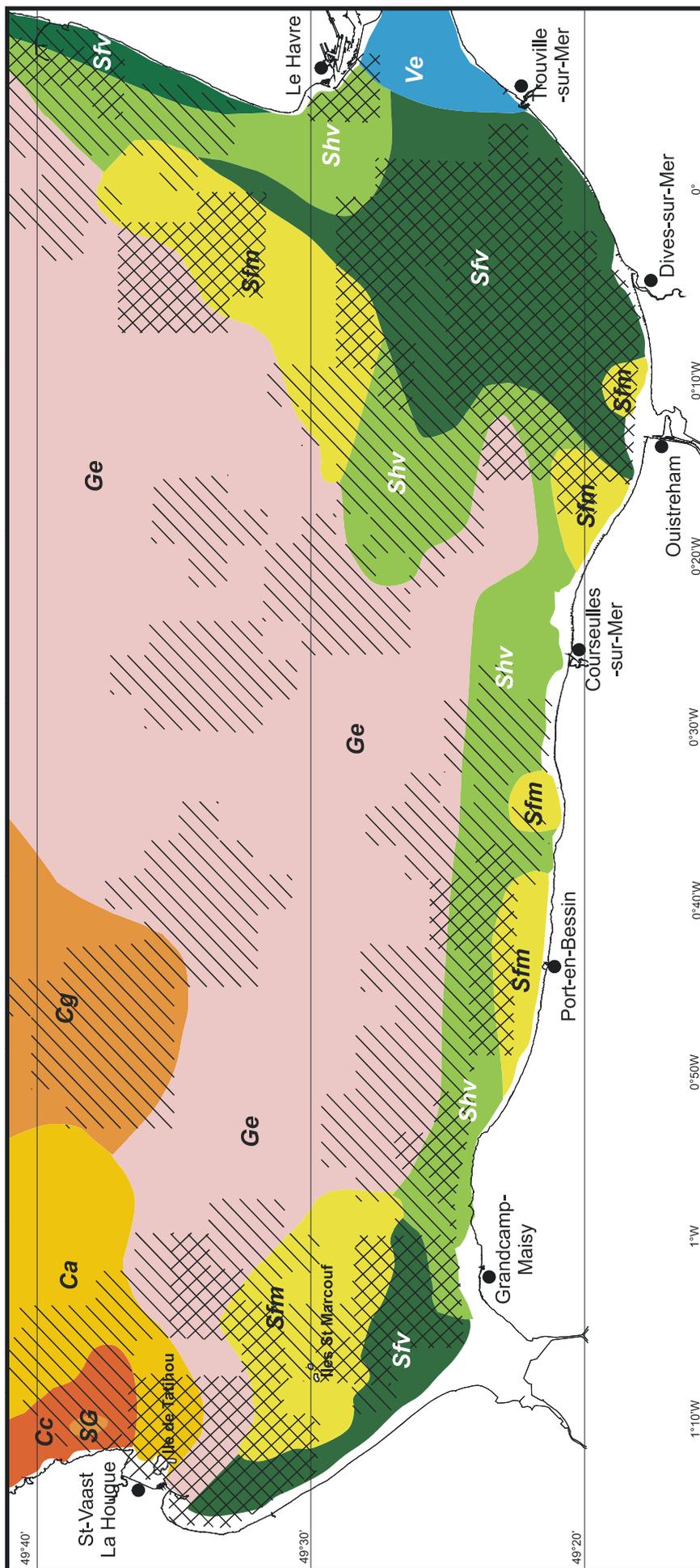
## I. INTRODUCTION

L'étendue de la répartition géographique de *Lanice conchilega*, qualifiée d'amphiboréale par Holthe (1978), témoigne de la capacité adaptative de cette espèce face à des environnements hétérogènes. Elle colonise les zones subtidales (Seilacher, 1951 ; Ziegelmeier, 1969 ; Buhr & Winter, 1977 ; Cabioch et Glaçon, 1977 ; Buhr, 1979 ; Amoureux, 1982 ; Dauvin, 1991 ; Gentil & Cabioch, 1997) comme intertidales (Féral, 1988 ; Ropert *et al.*, 1996a ; Heuers *et al.*, 1998 ; Zühlke *et al.*, 1998). Les résultats des campagnes du N/O "Pluteus II" (RCP Benthos Manche sous la direction de L. Cabioch), menées entre les années 1972 à 1974 (Dauvin, Comm. Pers.) révèlent la présence de cette espèce dans toute la baie de Seine, avec une tendance à la concentration en zone côtière, du pays de Caux jusqu'à St-Vaast-La-Hougue (Figure 66). Plus récemment, Gentil & Cabioch (1997) localise des populations de *Lanice conchilega* dans les peuplements des sables fins envasés à *Abra alba* (faciès à *Pectinaria koreni*) au large de l'estuaire de Seine, en zone côtière le long des côtes du Pays de Caux (entre les caps de la Hève et d'Antifer), ainsi qu'au large de la Baie des Veys (Rade de la Capelle) et le long de la côte est du Cotentin jusqu'à St-Vaast-La-Hougue (Figure 66).

Sur le domaine intertidal, cette espèce colonise aujourd'hui la quasi-totalité de l'estran de la côte du Calvados jusqu'à la Baie des Veys. Le département de la Manche n'est pas "épargné". La région de St-Vaast-La-Hougue est le siège depuis le début des années 1990 d'un développement croissant de populations de *Lanice conchilega*. Sur la côte Ouest du Cotentin de larges colonies ont été observées dans les secteurs conchylicoles compris entre Granville et Agon-Coutainville. L'archipel de Chausey (côte est du Cotentin) est également colonisé par cette espèce depuis quelques années. Si la colonisation du littoral Calvadosien par *Lanice conchilega* semble relativement homogène, ce n'est pas le cas sur le littoral du département de la Manche. En effet, que ce soit sur la côte Est ou la côte Ouest, l'installation et le développement des populations intertidales de *Lanice conchilega* semblent préférentiellement s'établir dans les zones d'activités conchylicoles.

Dans le domaine marin côtier, les abondances et la structure des communautés benthiques subissent d'importantes fluctuations (Eagle, 1975 ; Beukema, 1989 ; Thiébaud & Dauvin, 1992b ; Thiébaud, 1994). Ces variations sont, le plus souvent, liées à des facteurs cycliques naturels (saisons, ensoleillement, température...). Elles peuvent également résulter de facteurs acycliques d'origines anthropiques (pollutions, aménagements, eutrophisation...). Dans tous les cas, ce sont des modifications des paramètres environnementaux qui vont conditionner la structure et la nature de ces communautés benthiques (Eagle, 1975 ; Buhr, 1981 ; Rosenberg, 1985 ; Dauvin & Ibanez, 1988 ; Desprez *et al.*, 1986 ; Beukema, 1989 ; Beukema, 1991 ; Rybarczyk, 1993 ; Sylvand, 1995 ; Atrill & Thomas, 1996).

Figure 66 (page suivante): Carte des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine (D'après Gentil & Cabioch, 1997 : légende en couleur) et localisation des population de *Lanice conchilega* dans les années 70 (D'après les résultats des campagnes du N/O "Pluteus II" sous la direction du Pr L. Cabioch dans le cadre du GDR MANCHE (RCP Benthos Manche), Dauvin Comm.pers : légende hachurée).



**Cc** Peuplement des cailloutis sous forts courants épifaune des fonds durs à *Musculus discors* ou *Modiolus modiolus*

**Ca** Peuplement des cailloutis sous forts courants faciès d'appauvrissement

**Cg** Peuplement des cailloutis plus ou moins graveleux

**Ge** Peuplement des graviers ensablés

**Sfm** Peuplement des sables fins à moyens propres à *Ophelia borealis*

**Shv** Peuplement des sédiments hétérogènes sous influence pélagique

**Sfv** Peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* (faciès à *Pectinaria koreni*)

**Ve** Peuplement des vases d'estuaire à *Macoma balthica*

Données acquises dans le cadre du "RCP Benthos Manche" (GDR Manche) (Campagnes du N/O "Pluteus I" réalisées entre 1971 et 1974 sous la direction du Pr L. Cabioch)

< 3 *Lanice conchilega* par échantillon (Drague)

> 3 *Lanice conchilega* par échantillon (Drague)

L'un des processus prépondérants, dans la structuration et l'équilibre de ces communautés, réside dans le renouvellement du stock d'adultes ou recrutement. Communément, en écologie benthique, ce terme désigne plus particulièrement le passage de la vie pélagique (larves) à la vie benthique (juvéniles) correspondant à la phase de fixation de l'animal (Thiébaud, 1994). Cette phase critique (Caley *et al.*, 1996 ; Hunt & Scheibling, 1997), est entièrement dépendante de l'ensemble des mécanismes assurant le développement et la survie des larves avant fixation, mais également la survie des jeunes recrues après fixation (Hunt & Scheibling, 1997). Selon la théorie du "supply-side ecology" développé par Lewin (1986) le devenir de la population adulte est dépendant de ces apports larvaires. Admettant comme principe de base un découplage entre les productions locales et le recrutement, cette théorie accorde un rôle prépondérant à la phase larvaire sur la variabilité et la structure des populations adultes. Cette théorie ne s'applique cependant pas systématiquement. Carroll (1996) développe un modèle descriptif tendant à montrer qu'en dessous d'un certain seuil (Figure 67), les apports de larves sont limitants et contrôlent l'abondance de la population d'adultes. Au-delà, la capacité de charge du milieu étant dépassée, la densité de la population d'adultes résulte de processus postérieurs à la fixation des larves.

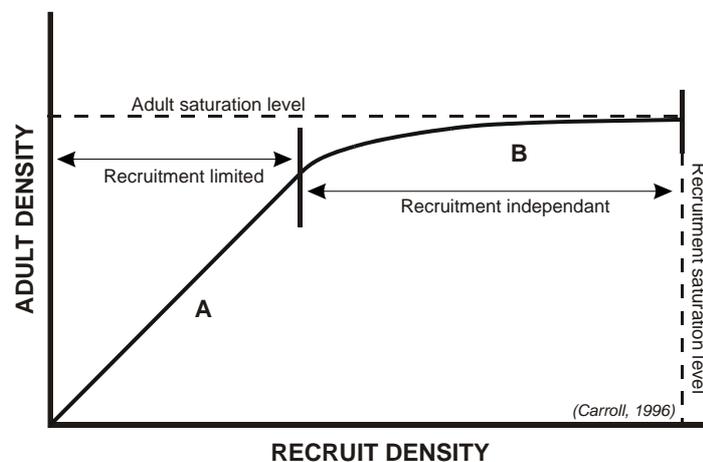


Figure 67 : Modèle descriptif montrant la relation entre le recrutement et la densité des adultes pour une espèce benthique donnée (D'après Carroll, 1996)

Dans le cas de la population intertidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys, son maintien et son développement semblent reposer avant tout sur ses capacités de renouvellement de stock. Les niveaux d'abondances, mis en évidence sur cette zone, suggèrent l'existence de processus particuliers régissant le contrôle et la régulation de cette population.

Dans les deux premières parties de ce travail, la démarche reposait sur une approche globale visant à caractériser, décrire et évaluer le phénomène à l'échelle de la baie des Veys et du flanc est. Dans la suite logique de ce travail et afin de mieux comprendre la stratégie de colonisation développée par cette espèce, c'est à l'échelle plus réduite de la population seule que l'attention sera maintenant portée. A partir des suivis réguliers de la population, effectués depuis juin 1994, les objectifs présentés ici sont : 1) suivre l'évolution temporelle à moyen terme des densités ; 2) analyser et suivre la structure de taille de la population ; 3) déterminer les périodes de recrutement préférentielles ; 4) déterminer la nature de la relation d'allométrie liant la taille individuelle au poids sec ; 5) réaliser, à partir de cette relation d'allométrie, un bilan de production de la population.

Les particularités mises en évidence au niveau de la stratégie de colonisation de cette population ont conduit à étendre les investigations à l'extérieur des limites intertidales. Au cours de l'année 1997, trois séries de campagnes de prospections en mer ont été réalisées dans le but d'évaluer et de quantifier l'existence éventuelle de populations subtidales de *Lanice conchilega* à proximité immédiate de la Baie des Veys.

## II. TECHNIQUES DE TERRAIN (SUIVI)

### A. CARACTÉRISTIQUES DES DEUX STATIONS SUIVIES

La mise en place du suivi de la population intertidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys, a été envisagée dès le début de ce travail en juin 1994. A l'époque, les seules données disponibles (cartographie de la population de 1992 (Meunier *et al.*, 1993) ont déterminé le choix de l'emplacement d'une station dans la zone de prolifération localisée dans la partie centrale des parcs (S1).

Par la suite, fin 1995, la réalisation de la nouvelle cartographie spatiale, associée au levé topographique de la zone conchylicole, a permis de mieux caractériser cette première station. A partir de janvier 1996, le suivi a été étendu à une seconde station (S2).

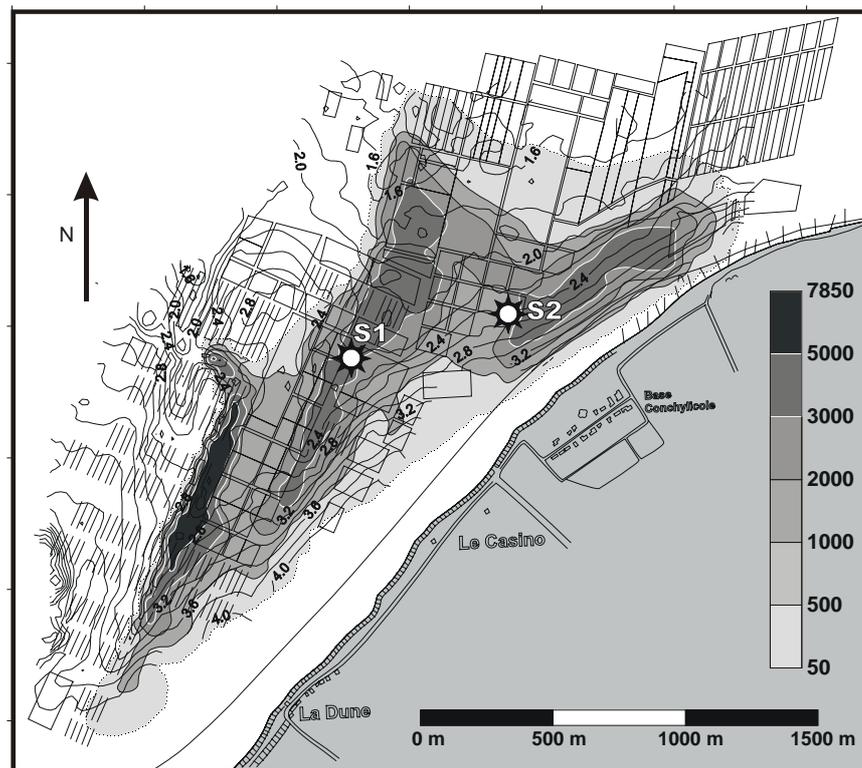


Figure 68 : Localisation des deux stations de suivi (S1 et S2) de la population intertidale de la Baie des Veys. Correspondance avec les niveaux bathymétriques (mètres cote marine) et les abondances de la population (ind.m<sup>2</sup>) mis en évidence en 1995

- Station S1 : Localisée dans la zone de prolifération centrale (> 3 000 ind.m<sup>2</sup>), cette station se situe exactement dans le premier chenal de flot (cote marine 2,20 m) mis en évidence par le levé topographique. Le sédiment est de type sablon (< 0,2 mm) en limite d'envasement<sup>7</sup> ( 5% de pélites). Cette station se caractérise donc à la fois par un hydrodynamisme élevé durant le flot, et une humectation permanente liée à la rétention de poches d'eau dans tout le chenal.
- Station S2 : Située à un niveau bathymétrique proche (2,40 m), cette seconde station diffère de la précédente sur deux critères. D'une part elle est située en dehors de tous chenaux. L'hydrodynamisme de flot y est donc moins contraignant que sur la station 1. Cette particularité se

<sup>7</sup> Cf. Partie I (cartes sédimentaires : p. 13) et Partie II (suivi sédimentaire de la station S1 : p. 86).

traduit par la présence d'un sédiment de type sablon nettement envasé<sup>8</sup>. D'autre part, elle se localise en bordure d'une zone de prolifération, les abondances y sont donc moindres que sur S1 (~2 000 ind.m<sup>-2</sup>). Le suivi de cette seconde station a été mis en place à partir de janvier 1996.

## **B. MÉTHODOLOGIE**

### **1. ECHANTILLONNAGE**

La technique d'échantillonnage est la même que celle détaillée pour la réalisation de la cartographie de répartition spatiale. Les prélèvements sont réalisés au moyen d'un carottier TASM de 1/50<sup>ème</sup> de mètre carré (Souza Reis *et al.*, 1982 ; Ducrotoy *et al.*, 1989) sur une profondeur de 30 cm, tamisés sur maille carrée de 1 mm.

Sur chaque station (S1 et S2), cinq répliquats sont réalisés. Il a été montré<sup>9</sup> que selon la méthode de Healy (1962) (Féral, 1988 ; Thiébaud, 1994) deux répliquats étaient suffisants pour obtenir une bonne estimation de l'abondance ( $P < 5\%$ ). Cependant, afin de disposer d'un nombre d'individus suffisant pour les analyses de structure de taille ainsi que la détermination des relations d'allométrie, l'effort d'échantillonnage est étendu à cinq répliquats. Dans ces conditions, nous avons également démontré que l'estimation de l'abondance était systématiquement "très hautement significative" ( $p < 0,5\%$ ).

### **2. ESTIMATION DES DENSITÉS**

Il existe une excellente correspondance entre le nombre d'animaux récoltés et celui des panaches sableux comptabilisés en surface<sup>10</sup>. Par conséquent, l'estimation des abondances est obtenue par comptage systématique des tubes sableux pourvus d'un panache et/ou présentant une bonne rigidité dans les 15 premiers centimètres de l'échantillon (Féral, 1988).

### **3. BIOMÉTRIE**

L'étude de la structure démographique d'une population nécessite de déterminer un critère mesurable et fiable représentatif de la croissance individuelle. Les capacités d'extension et de contraction, ainsi que l'absence de macrostructures dures chez les Annélides Polychètes Sédentaires rendent très délicate ce type de démarche (Gentil & Dauvin, 1989). Pour *Lanice conchilega* Buhr (1976) puis Féral (1988) préconisent la mesure du diamètre intérieur du tube sableux. Nous avons donc conservé ce protocole. Afin de s'affranchir des variations possibles de ce paramètre le long du tube, la mesure est systématiquement réalisée dans les 10 premiers centimètres immédiatement sous le panache sableux. Cette partie du tube, la plus récemment fabriquée, peut être considérée comme la plus significative de la taille de l'animal (Féral, 1988). Cependant, le tube de *Lanice conchilega* n'étant pas rigide, nous avons écarté la technique consistant à évaluer le diamètre par mesure à la loupe binoculaire munie d'un micromètre oculaire (Buhr, 1976). Nous inspirant de la technique de Féral (1988) nous avons fabriqué un instrument conique, en inox, calibré entre 1,2 et 5,4 mm selon une progression de 0,2 mm (Figure 69). La mesure est réalisée par introduction de l'instrument dans la lumière du tube. Le diamètre retenu est celui obtenu en buté du tube sableux sur les graduations de l'instrument.

---

<sup>8</sup> Cf. Partie I (cartes sédimentaires : p. 13) et Partie II (suivi sédimentaire de la station S2 : p. 86).

<sup>9</sup> Le lecteur pourra se reporter à la partie méthodologique de la réalisation des cartographies de répartition spatiale (Partie II p. 62) pour avoir le détail de la méthode et des résultats.

<sup>10</sup> Cf. Partie II : méthodologie de la réalisation des cartographies de répartition spatiale (p. 62).



Figure 69 : Instrument conique utilisé pour les mesures du diamètre intérieur du tube sableux. Gamme de taille mesurable : 1,2 à 5,4 mm par pas de 0,2 mm).

La totalité des tubes récoltés sur chacune des stations ont fait l'objet d'une mesure systématique du diamètre intérieur. Ainsi, chaque campagne du suivi est caractérisée par 160 à 550 mesures de taille.

#### 4. RELATION TAILLE-POIDS

La loi d'allométrie reliant le poids à la taille est de la forme :

$$W = a \cdot T^b \quad (\text{Huxley, 1924})$$

soit en coordonnées logarithmiques :

$$\log(W) = \log(a) + b \cdot \log(T)$$

où "W" est le poids sec d'un individu en mg, "T" représente le critère de taille associé, *a* et *b* étant des constantes.

Afin de permettre la détermination de cette relation d'allométrie, la précaution a été prise, au cours de la première année du suivi, d'échantillonner délicatement des animaux entiers (profondeur d'échantillon étendue à 50 cm). Lors des mesures du diamètre intérieur du tube sableux, si l'animal ne présentait pas d'altérations, il était conservé en vue d'une détermination de son poids sec. Contrairement à Buhr (1976) et Féral (1988), il a été préféré, pour l'estimation du poids sec de l'animal, la technique de la lyophilisation (36 heures) plutôt que celle d'un passage à l'étuve (3 heures à 100°C). Cette technique présente l'avantage de ne pas altérer la matière organique et évite ainsi le risque de sous estimation du poids sec de chair (Gouletquer & Wolowicz, 1989).

La validité de la relation est établie à partir de 250 individus récoltés tout au long de la première année du suivi.

#### 5. ANALYSE DES HISTOGRAMMES

A partir des résultats des mesures du diamètre intérieur du tube sableux, les histogrammes de fréquence de taille ont été constitués en respectant les intervalles de classes de taille de l'instrument de mesure (0,2 mm dans une gamme allant de 1,2 à 5,4 mm). Une analyse, dont le principe repose sur la normalité des distributions de fréquence de chaque classe d'âge, a permis de déterminer le meilleur ajustement de la distribution à une somme de composantes gaussiennes. Cette séparation des différentes composantes a été réalisée selon la méthode de Bhattacharya à l'aide du logiciel NORMSEP (Tomlinson, 1971) adapté par Gros & Cochard (1978).

Certaines précautions doivent cependant être respectées. Selon les recommandations établies par Gros & Cochard (1978), l'ajustement est d'autant meilleur que l'effectif initial est important. Dans les gammes d'effectifs rencontrés lors du suivi (350 ind. en moyenne), la détermination de plus de 2 cohortes est délicate. Par conséquent, au-delà de 2 classes de taille dans la population, les résultats doivent être considérés comme indicatifs.

Les résultats obtenus offrent, pour chaque classe de taille déterminée, les paramètres caractérisant chaque composante gaussienne (diamètre moyen, écart-type, effectif). La distribution théorique issue du processus informatique est comparée à la distribution observée au moyen d'un test du  $\chi^2$  (Scherrer, 1984).

## 6. ESTIMATION DE LA PRODUCTION

La production nette (P) et la production de transfert ou d'élimination (E) sur chacun des points S1 et S2 ont été estimés en employant des méthodes dérivées de la courbe d'Allen (Allen, 1950 ; Allen, 1971) décrites par Dauvin (1986b) et Frontier & Pichod-Viale (1993). La courbe est établie en portant en fonction du temps le poids moyen (W) d'un individu en abscisse et l'effectif (N) de la population en ordonnée.

Le calcul de la production nette (P) repose sur la sommation par unité de temps des accroissements pondéraux du fait de la croissance individuelle. Pour une classe d'âge  $i$  d'effectif  $N_i(t)$  et  $N_i(t + \Delta t)$  et de biomasse individuelle  $W_i(t)$  et  $W_i(t + \Delta t)$ , entre deux instants d'observation  $t$  et  $(t + \Delta t)$ , l'intégrale de la fonction  $N = f(W)$  [surface comprise entre la courbe d'Allen, l'axe des abscisses et deux droites verticales d'abscisses correspondant aux instants  $(t)$  et  $(t + \Delta t)$ ] est approchée par l'équation :

$$P = \sum_i P_i = \sum_i \frac{[N_i(t) + N_i(t + \Delta t)][W_i(t + \Delta t) - W_i(t)]}{2}$$

soit

$$P = \sum_i P_i = \sum_i \bar{N}_i \cdot \Delta W_i$$

où  $\bar{N}_i$  est le nombre moyen d'individus de la cohorte, génération ou classe d'âge  $i$  et  $\Delta W_i$  la variation (positive ou négative) de la biomasse individuelle entre deux relevés.

La production de transfert ou d'élimination (E) correspond à la variation d'effectifs par unité de temps, par élimination d'individus (mortalité naturelle, émigration ou transfert vers d'autres niveaux de la chaîne trophique) ou encore par addition d'individus immigrants. Elle correspond à l'aire comprise entre la courbe d'Allen, l'axe des ordonnées et les deux droites horizontales correspondant aux instants  $t$  et  $(t + \Delta t)$ , son équation est approchée par:

$$E = \sum_i E_i = \sum_i \frac{[N_i(t) - N_i(t + \Delta t)][W_i(t) + W_i(t + \Delta t)]}{2}$$

soit

$$E = \sum_i E_i = \sum_i \bar{W}_i \cdot \Delta N_i$$

où  $\bar{W}_i$  est le poids moyen d'un individu de la classe d'âge  $i$  et  $\Delta N_i$  la variation (positive ou négative) de l'effectif entre deux relevés. On obtient ensuite les valeurs de productions de transfert pour une population entière en additionnant les valeurs de ses classes d'âge constitutives.

## 7. VARIABILITÉ PLURIANNUELLE DES ABONDANCES

A partir des deux séries chronologiques constituées par les abondances respectives de S1 et S2 au cours du suivi, la méthode des Sommes Cumulées est appliquée (Ibanez *et al.*, 1993). L'intérêt de cette technique réside dans sa très grande simplicité et sa robustesse. Son objectif est triple : (1) détecter les changements survenant dans le niveau moyen de la série ; (2) déterminer la date d'apparition de ces changements ; (3) estimer la valeur moyenne d'intervalles homogènes. La description méthodologique qui suit est adaptée de Ibanez *et al.* (1993)

La série chronologique est constituée par les valeurs d'abondances de *Lanice conchilega*  $[x(t)]$ , " $t$ " représentant le temps en jours variant de 1 à N. Une valeur de référence " $k$ ", correspondant à l'abondance moyenne sur l'ensemble du suivi, a été choisie. La technique consiste ensuite à centrer les valeurs  $[x(t)]$  sur " $k$ " puis à les cumuler

progressivement ( $k=3\ 291\ \text{ind.m}^{-2}$  sur S1 et  $k=2\ 881\ \text{ind.m}^{-2}$  sur S2). D'où :

$$S_p = \sum_i^p x_i - pk$$

Les sommes cumulées sont très sensibles aux changements susceptibles d'intervenir dans la valeur moyenne d'une série, même s'ils ne sont pas directement identifiables sur la série originale. Si l'on considère le diagramme des sommes cumulées ( $S_p$ ) en fonction de "t", toute modification de la moyenne se traduit par une rupture de pente. Une propriété intéressante, du graphique des sommes cumulées, est que toute moyenne locale se déduit de la pente de la courbe entre deux ruptures identifiées. Soit deux points de coordonnées (i,  $S_i$ ) et (j,  $S_j$ ), limites inférieure et supérieure d'une séquence homogène de la courbe des sommes cumulées. Par définition la pente sera égale à :

$$p = \frac{S_j - S_i}{n} \quad \text{avec} \quad n=j-i$$

Ibanez *et al.* (1993) démontrent alors que la moyenne locale, entre deux points distants de  $n$ , est égale à la pente du graphique des sommes cumulées plus la valeur de référence choisie. D'où :

$$\text{si} \quad p = \frac{S_j - S_i}{n} \quad \text{alors} \quad \bar{x}_{ij} = p + k$$

Si des valeurs successives de la série sont égales au seuil "k", la courbe des sommes cumulées sera horizontale, si elles sont inférieures, la pente sera négative, et inversement si elles sont supérieures à "k". S'il existe une forte valeur erratique (un grand pic ou un grand creux), cela se traduira également par une forte anomalie sur la courbe des sommes cumulées. En revanche les alternances de faible amplitude seront atténuées.

## C. CAMPAGNES EN MER

### 1. LIMITES GÉOGRAPHIQUES

Afin d'évaluer l'extension de la population au-delà de la zone intertidale, un réseau de 63 stations a été défini à l'ouverture de la baie des Veys en zone subtidale, sur une superficie de 80 Km<sup>2</sup> (Figure 70). Les points de prélèvements sont répartis le long de 13 radiales (01 à 13) orientées nord-est selon une maille régulière d'environ 1 mille, par des fonds de 0 à -15 m. Trois radiales supplémentaires ont été ajoutées, à l'extérieur de cette zone : 1) Vers l'est (E), longeant les côtes du Calvados ; 2) vers le nord-est (N), en direction du large ; 3) vers le nord-ouest (W), le long de la côte est de la presqu'île du Cotentin jusqu'à St-Vaast-La-Hougue.

### 2. ECHANTILLONNAGE

Les campagnes ont été réalisées en mars et octobre 1997. Les échantillons ont été prélevés à la benne Hamon sur une surface de 0,25 m<sup>2</sup> et une profondeur de 15 cm (Dauvin, 1979). A chaque station, deux réplicats ont été effectués pour l'analyse de la macrofaune benthique. Après tamisage sur maille circulaire de 2 mm et fixation au formol neutralisé à 10 %, le tri et le comptage sont effectués au laboratoire. La profondeur de prélèvement ne permettant pas une capture exhaustive de *Lanice conchilega*, c'est le nombre de panaches présents qui a été choisi comme critère estimatif de la densité de la population. Après analyse, les cartographies sont réalisées à l'aide du logiciel Surfer<sup>®</sup>.

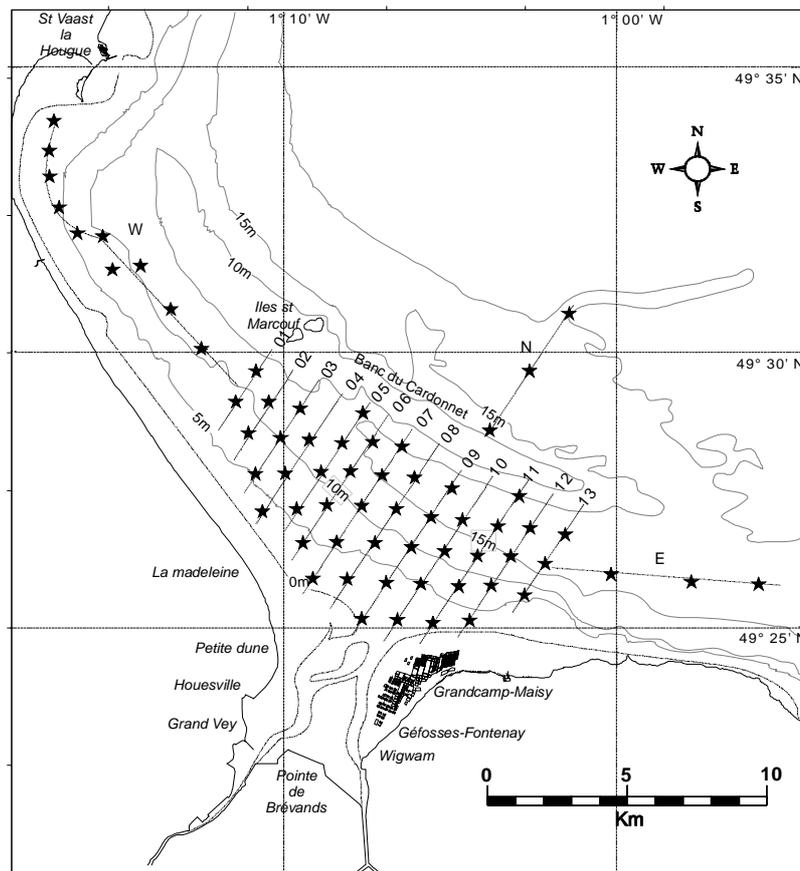


Figure 70 : Localisation des stations benthiques subtidales échantillonnées en mars et octobre 1997. "01 à 13" : numéro des radiales (entre les latitudes 49° 24' N et 49° 30' N et les longitudes 1° 01' W et 1° 11' W); "W, N, E" : radiales supplémentaires ouest, nord, est.

### III. ÉVOLUTION DES DENSITÉS SUR LES DEUX STATIONS DE SUIVI

#### A. SUIVI D'ABONDANCE

Les densités moyennes, au cours du suivi, fluctuent respectivement autour de 3 300 ind.m<sup>-2</sup> et 2 900 ind.m<sup>-2</sup> sur les stations S1 et S2 (Figure 71). Les densités minimales (~2 100 ind.m<sup>-2</sup>) sont observées en décembre 1994, avril 1995 et février-mars 1999 sur S1 et en mars 1997 (1 600 ind.m<sup>-2</sup>) sur S2. Sur l'ensemble de la série, les plus fortes abondances sont atteintes au même moment (juin 1996) sur les deux stations (4 750 ind.m<sup>-2</sup> sur S1 et 5 300 ind.m<sup>-2</sup> sur S2).

##### a) Station S1

Tout en se maintenant, en permanence, à des niveaux élevés de colonisation, *Lanice conchilega* subit d'importantes variations pluriannuelles, durant la première partie du suivi (juin 1994 à juin 1996). Ces fluctuations de densités ( $m = 3\,240 \text{ ind.m}^{-2}$ ,  $\sigma = 663$ ) s'observent sur des intervalles de plusieurs mois. Ainsi, entre les mois d'avril et août 1995 l'effectif double sur une période de 4 mois. Par la suite, à partir du mois de juin 1996, les variations d'effectifs se réduisent dans leurs écarts ( $m = 3\,373 \text{ ind.m}^{-2}$ ,  $\sigma = 391$ ) et malgré des différences significatives d'un mois sur l'autre, les densités restent stables durant toute l'année 1997. Au cours des deux dernières années (1998, 1999) il est possible d'observer une légère diminution des abondances, en particulier au cours des premiers mois

de l'année. Le début de l'année 1999 se caractérise par les plus bas niveaux d'abondances observés sur cette station ( $< 2\,000 \text{ ind.m}^{-2}$ )

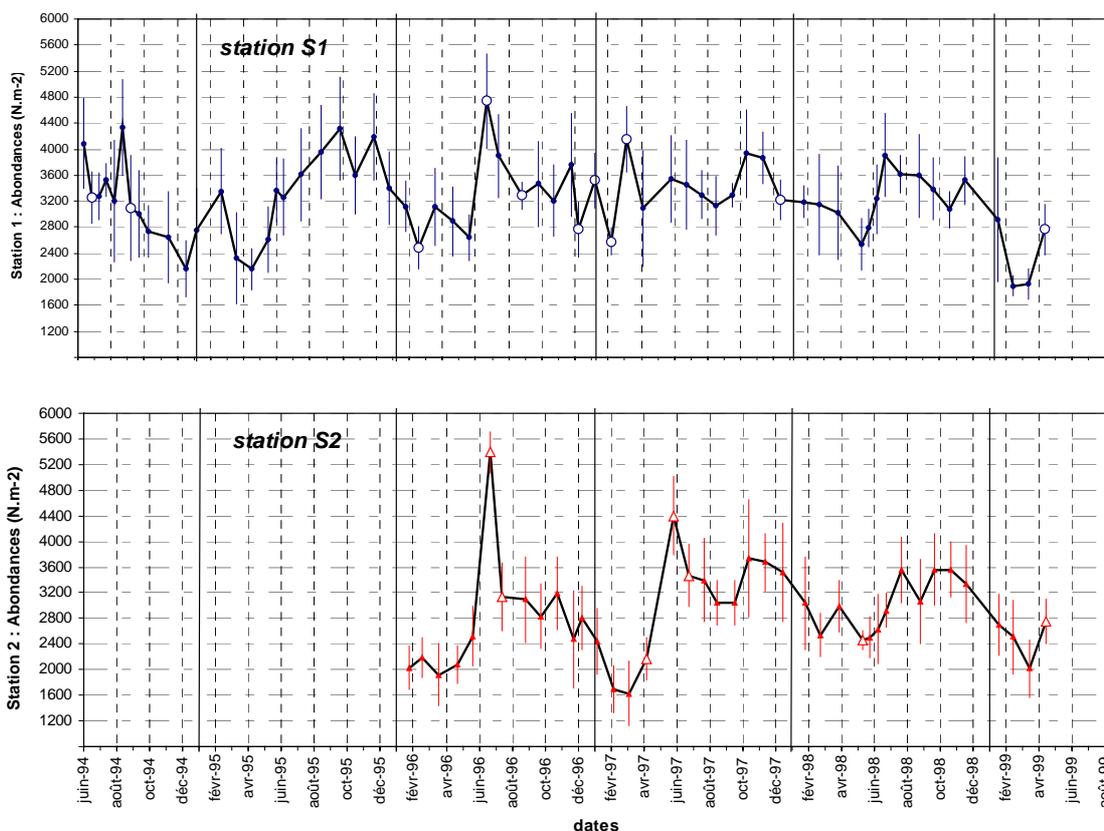


Figure 71 : Évolution des abondances observées sur les stations de suivi de la population de *Lanice conchilega* en Baie des Veys (S1 juin 1994 – avril 1999 ; S2 : janv. 1996 – avril 1999) (Abondances :  $\text{N.m}^{-2} \pm \text{Ecart-type}$ ). Symboles agrandis et blanc : densité significativement différente de la précédente au seuil  $\alpha=0.05$  (test U-Mann-Whitney) (Scherrer, 1984).

### b) Station S2

C'est en S2 que les plus fortes variations d'abondances sont observables. Ainsi, entre les mois de juin 1996 et mars 1997 (9 mois) l'abondance décroît depuis  $5\,350 \text{ ind.m}^{-2}$  jusque  $1\,600 \text{ ind.m}^{-2}$ . Tant en 1996 qu'en 1997, le mois de juin est l'occasion d'observer une augmentation rapide des abondances sur la station. Ce phénomène ne se répète cependant pas avec la même importance en 1998. La moyenne générale sur toute la série s'élève à  $2\,881 \text{ ind.m}^{-2}$  ( $\sigma = 753$ )

L'année 1995 se démarque des autres par l'existence, en pleine période hivernale (déc. 1994 – février 1995) d'une brutale augmentation des abondances sur la station S1. Cependant, dès le mois suivant (mars), ce gain dans la population est compensé par une décroissance tout aussi brutale des densités. Par la suite (d'avril à octobre) la population de *Lanice conchilega* entame une phase d'expansion continue sur 5 mois faisant doubler les effectifs ( $2\,160$  à  $4\,200 \text{ ind.m}^{-2}$ ). Une telle croissance sur une échelle de temps aussi longue ne s'est plus observée au cours de la suite du suivi.

## B. TENDANCES SAISONNIÈRES : SOMMES CUMULÉES

Les profils des sommes cumulées des densités sur S1 et S2 mettent en évidence des périodes successives clairement identifiées (Figure 72). Sur la station S2, ces périodes se décomposent systématiquement selon une tendance saisonnière : décroissance durant la période automne-hiver, croissance durant la période printemps-été. Sur la station S1 il en est de même pour les années 1994-1995, 1995-1996, 1997-1998 et 1998-1999. Seule la période 1996-1997 ne se caractérise pas par cette dualité décroissance/croissance. Au contraire, il est montré une tendance légèrement croissante tout au long de cette période. Hormis ce dernier cas, les profils adoptés par les deux stations sont parfaitement synchrones.

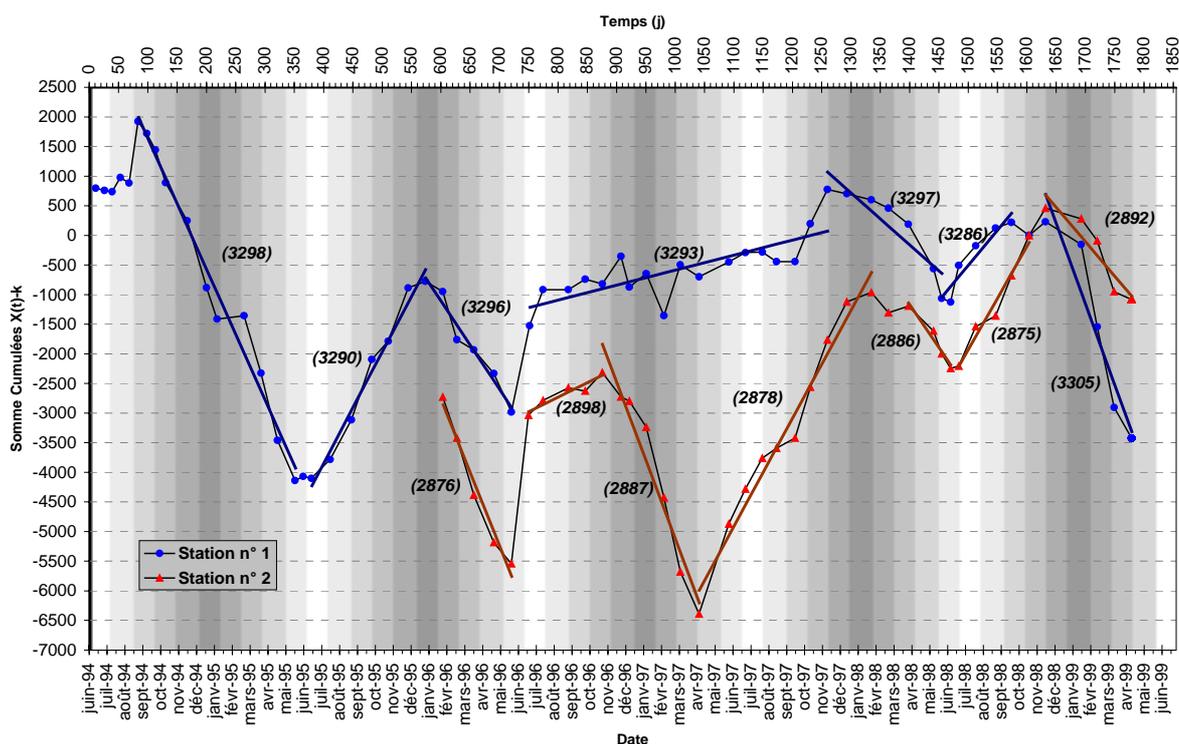


Figure 72 : Profils des sommes cumulées des écarts à la moyenne des densités de *Lanice conchilega* sur les stations S1 ( $k=3\,291$ ) et S2 ( $k=2\,881$ ). Les nombres entre parenthèses représentent les moyennes locales estimées pour les différentes périodes identifiées.

Malgré ces tendances saisonnières et les fluctuations d'abondances observées, l'estimation des densités moyennes locales de chaque période, identifiée à partir de la pente de la droite de tendance, montre que les variations interannuelles de densités sont négligeables (écarts  $< 0,5\%$  d'une période sur l'autre que ce soit sur S1 ou S2).

Par conséquent, malgré une tendance saisonnière particulièrement bien marquée par les sommes des écarts à la moyenne, la population intertidale de *Lanice conchilega* se caractérise par une remarquable stabilité des abondances au cours des 5 années de ce suivi. Cette constance traduit, tant sur S1 que sur S2, une situation d'équilibre stable, et durable, et ce malgré des variations d'abondances observées pouvant être importantes (doublement de la population en 5 mois)

## IV. EVOLUTION DÉMOGRAPHIQUE

### A. STRUCTURES DE TAILLE

Le suivi de la structure démographique de la population de *Lanice conchilega* fait ressortir deux particularités (Figure 73 et Figure 74) :

La population est constituée majoritairement d'individus dont la taille est comprise entre 3,4 et 4,2 mm, tant sur S1 que sur S2. Ce groupe, homogène par la taille tout au long du suivi, représente la fraction de la population composée des individus de plus grande taille, donc adultes. Ils seront opposés, par la suite, aux individus de plus petites tailles, les juvéniles. Si ce groupe d'adultes ne semble pas présenter, en fonction des saisons, de fluctuations de taille, son effectif est par contre susceptible de subir d'importantes variations. Ce phénomène est particulièrement bien illustrée sur la station S1 durant la période allant de décembre 1994 à septembre 1995 (Figure 73). Au cours de ces quelques mois, la population est constituée d'un seul groupe de taille (adultes) dont les abondances fluctuent entre 2 160 ind.m<sup>-2</sup> et 4 360 ind.m<sup>-2</sup>.

La seconde particularité concerne le recrutement de juvéniles. Au cours des deux premières années du suivi (1994 –1995), sur S1, aucun recrutement significatif de juvéniles n'est mis en évidence. L'effectif des individus de taille inférieure à 2 mm représente au maximum 8 % de la population. Il ne permet pas l'identification d'une nouvelle cohorte. Il faut attendre le mois de juin 1996, soit 24 mois après la mise en place du suivi, pour observer la fixation de juvéniles sur le site. Ce recrutement, considéré comme significatif (40 % de l'effectif total sur S2) donne naissance à une nouvelle cohorte parfaitement individualisée tant sur S1 (Figure 73) que sur S2 (Figure 74). La croissance de cette nouvelle génération est progressive, et il faut attendre 17 mois sur S1 pour voir ce groupe intégrer totalement celui des adultes. Sur S2, il est encore possible 24 mois après le recrutement (juin 1998) de différencier la génération 1996 dans la population. Au cours des années suivantes (1997 à 1999), un recrutement significatif peut être mis en évidence de manière très régulière durant les campagnes du mois de juin. Toutefois, que ce soit sur S1 ou S2, ces nouveaux recrutements n'atteignent pas l'ampleur de celui de juin 1996.

Ces résultats confirment donc l'absence de recrutement sur S1 entre 1994 et 1995. De plus, étant donnée la faible vitesse de croissance, et l'aspect unimodal de la population en juin 1994, au départ de ce travail, on est en mesure d'affirmer que cette population n'a pas subi de recrutement de juvéniles durant l'année précédant ce travail (1993). Cette particularité soulève de nombreuses questions. En effet, des travaux antérieurs (Buhr, 1976 ; Féral, 1988) montrent que la longévité de cette espèce peut être estimée à trois ans. Dans ces conditions, comment la population intertidale de la Baie des Veys a-t-elle pu se maintenir à de tels niveaux d'abondances en l'absence de recrutement de juvéniles destinés à compensés les mortalités d'adultes ? Quels sont ses processus de régulation et d'enrichissement ? Comment expliquer les fluctuations d'abondances observées à l'échelle annuelle ?

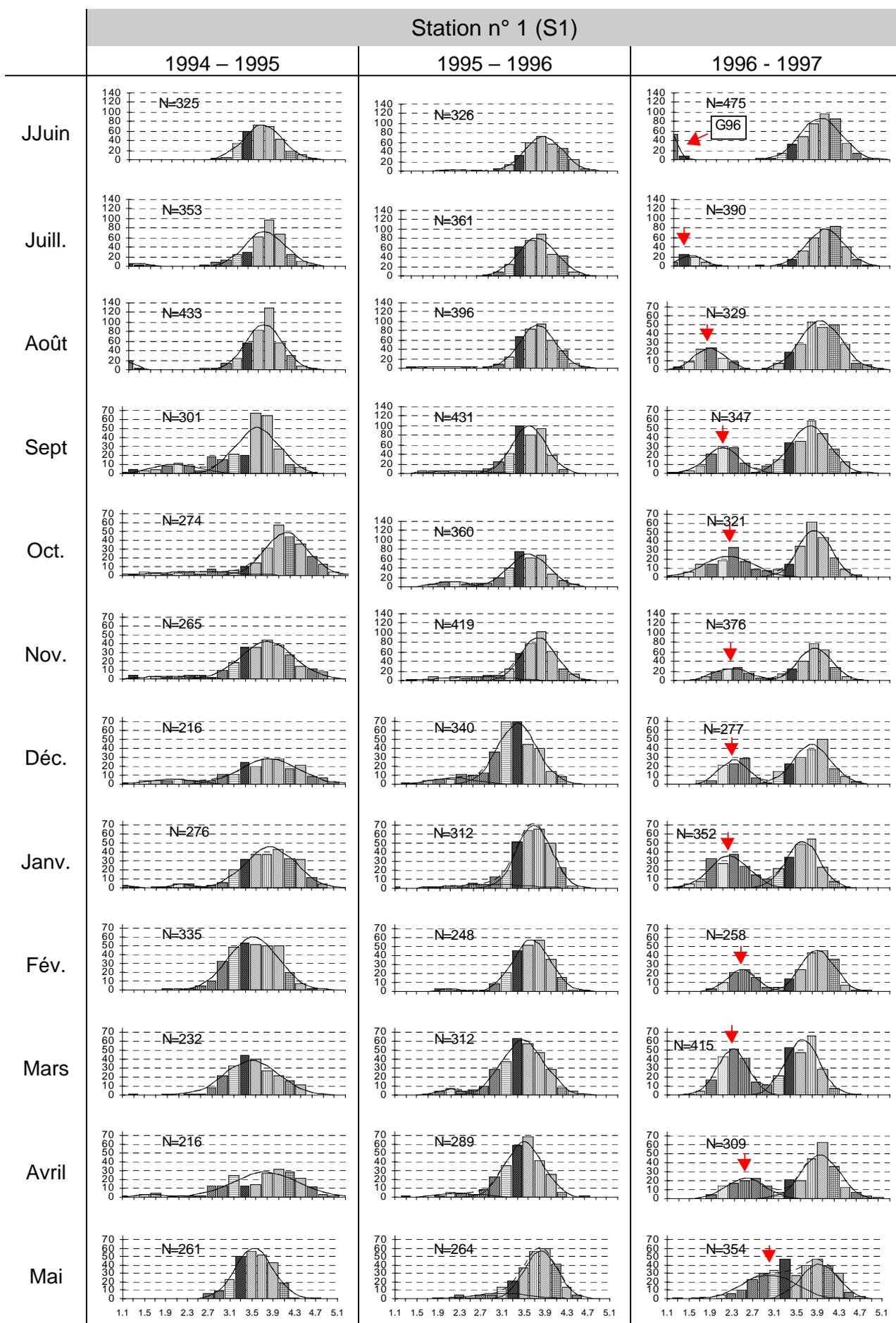


Figure 73 : (voir légende page suivante)

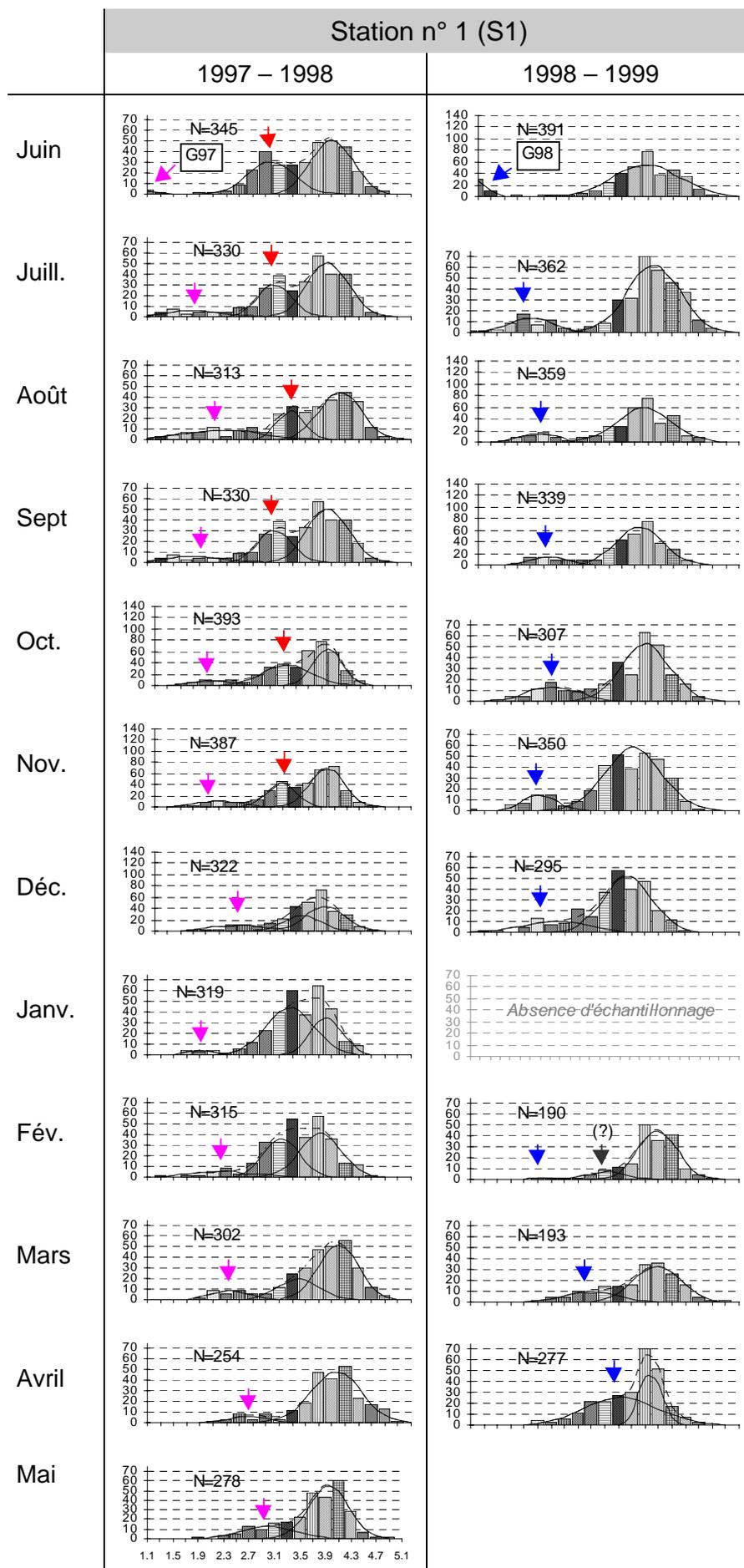


Figure 73 :

Structure de taille de la population de *Lanice conchilega* échantillonnée sur la station S1.

(Abscisse : diamètre intérieur du tube sableux (mm) ; ordonnée : Effectif récolté sur un mètre carré ; N : nombre d'individus mesurés).

La composante normale de chaque cohorte est estimée par le logiciel NORMSEP. Les flèches de couleur représentent le suivi de chaque génération. G96, G97, G98 : Génération 1996, 1997, 1998)

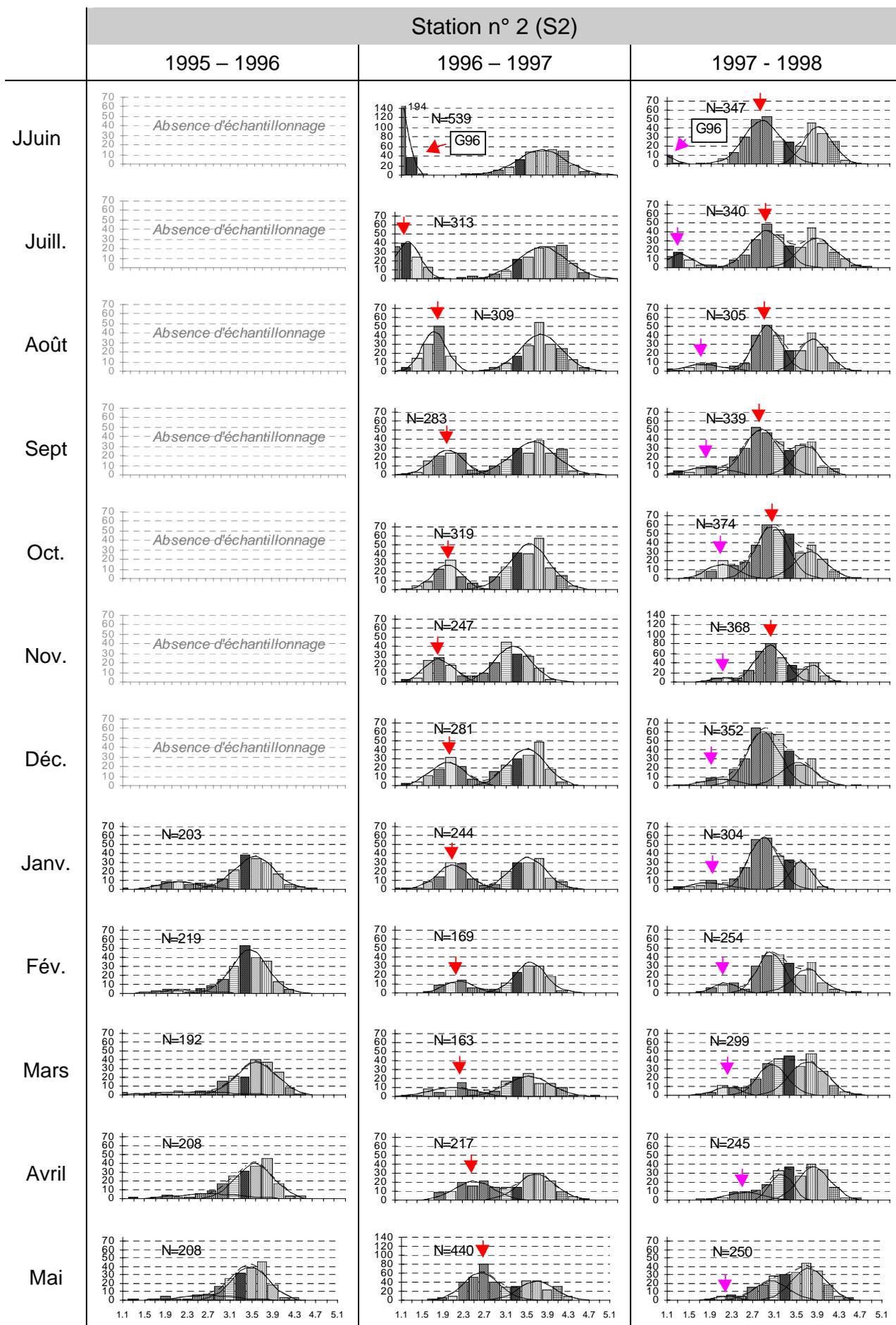


Figure 74 : (Voir légende page suivante)

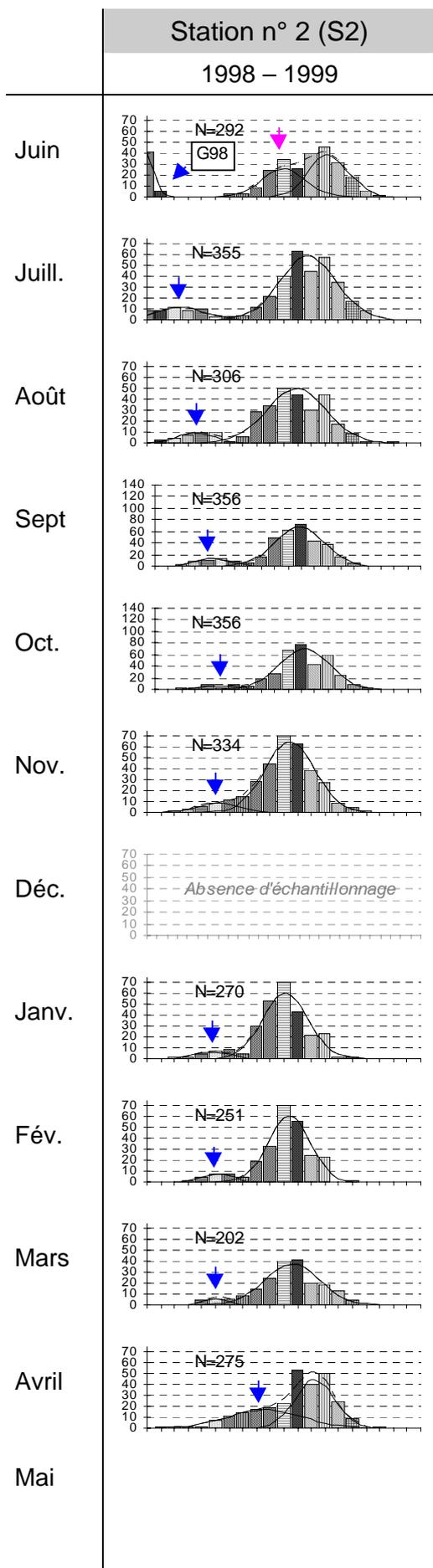


Figure 74 :

Structure de taille de la population de *Lanice conchilega* échantillonnée sur la station S2.

(Abscisse : diamètre intérieur du tube sableux (mm) ; ordonnée : Effectif récolté sur un mètre carré ; N : nombre d'individus mesurés).

La composante normale de chaque cohorte est estimée par le logiciel NORMSEP. Les flèches de couleur représentent le suivi de chaque génération. G96, G97, G98 : Génération 1996, 1997, 1998)

## B. CROISSANCE

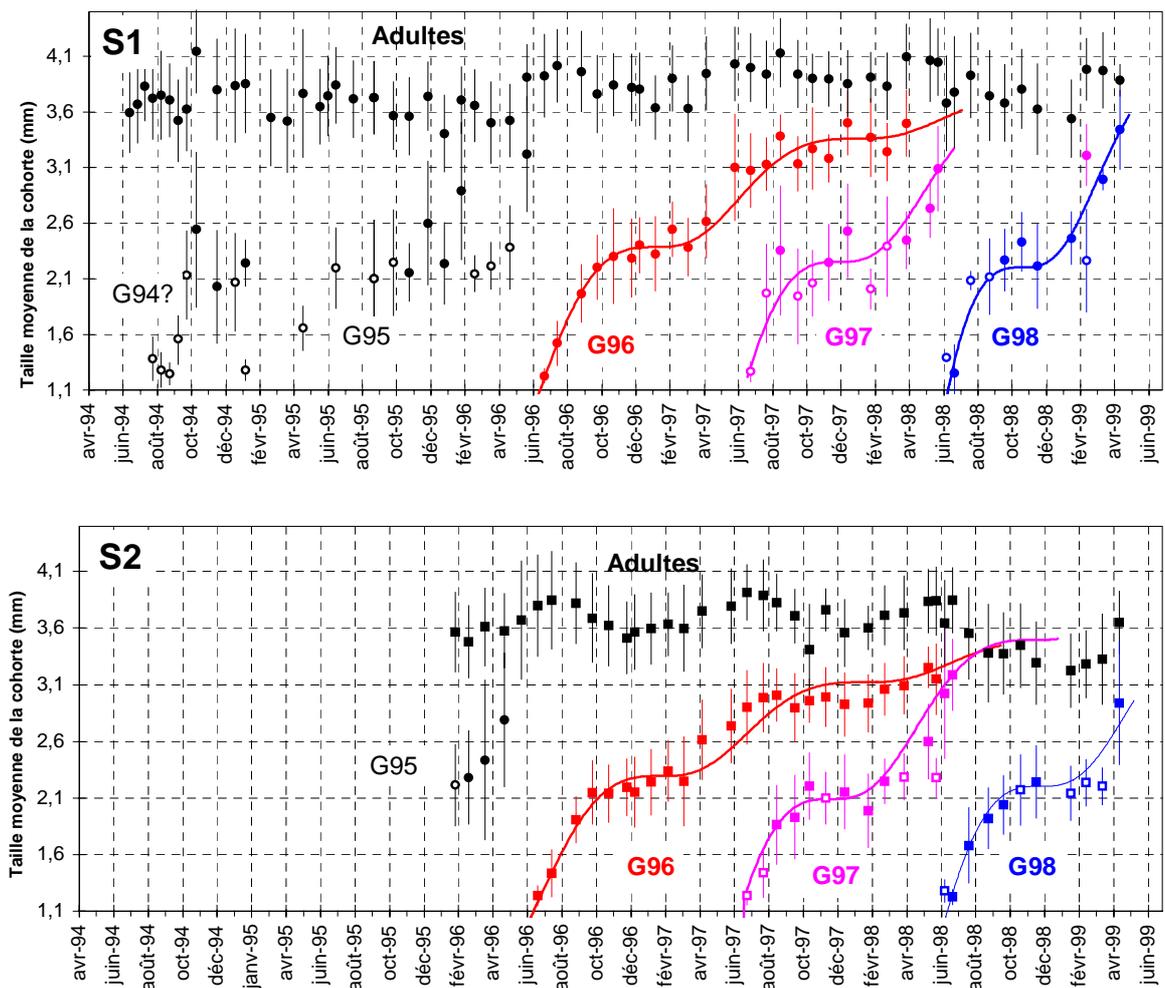


Figure 75 : Suivi de croissance des groupes de taille de *Lanice conchilega* sur S1 et S2. (moyenne  $\pm$  écart-type : résultats issus du logiciel NORMSEP. Symboles Blanc : Effectif < 10% de la population totale). Pour les générations 1996, 1997 et 1998, les données ont été ajustées à un modèle de croissance de type Von Bertalanffy avec effet saisonnier (Cloern & Nichols, 1978).

L'étude et l'analyse de la croissance individuelle nécessitent de pouvoir suivre dans le temps une cohorte complète. Cette condition est rendue difficile en Baie des Veys du fait des fluctuations permanentes d'abondances susceptibles d'un mois sur l'autre, de faire presque totalement disparaître un groupe d'âge. Ainsi, sur la station S1, en décembre 1997, la cohorte issue du recrutement du mois de juin 1996 représente un peu plus de 16 % de la population totale. Le mois suivant (janvier 1998) son effectif chute à moins de 4 % pour se rétablir au-dessus de 10 % dès le mois de février (Tableau 16 et Figure 75).

Ces variations, liées tant à des phénomènes de mortalités de juvéniles qu'à des variations du nombre d'adultes s'accompagnent également de décalages de la taille moyenne de la cohorte. Ces particularités, observées sur S1 comme sur S2 interdisent toute évaluation fine de la croissance individuelle sur la plupart des cohortes mises en évidence. Toutefois, le recrutement observé au mois de juin 1996 est suffisamment important pour envisager une telle approche, même si elle est limitée dans le temps aux quelques mois durant lesquels cette cohorte est identifiable.

	Station S1				Station S2			
	Adultes	Génération 1996	Génération 1997	Génération 1998	Adultes	Génération 1996	Génération 1997	Génération 1998
<b>22-juin-96</b>	3,92 (±0,38) [87,2%]	<b>1,23 (±0,07)</b> [12,8%]			3,8 (±0,45) [56%]	<b>1,24 (±0,08)</b> [44%]		
<b>15-juil-96</b>	4,01 (±0,33) [84,6%]	<b>1,52 (±0,2)</b> [15,4%]			3,84 (±0,43) [62,9%]	<b>1,43 (±0,21)</b> [37,1%]		
<b>27-août-96</b>	3,96 (±0,36) [75,7%]	<b>1,97 (±0,26)</b> [24,3%]			3,82 (±0,36) [61,5%]	<b>1,91 (±0,2)</b> [38,5%]		
<b>25-sept-96</b>	3,76 (±0,35) [68,8%]	<b>2,2 (±0,29)</b> [31,2%]			3,69 (±0,39) [65,2%]	<b>2,15 (±0,28)</b> [34,8%]		
<b>24-oct-96</b>	3,84 (±0,28) [59,8%]	<b>2,3 (±0,43)</b> [40,2%]			3,62 (±0,35) [71,9%]	<b>2,14 (±0,25)</b> [28,1%]		
<b>25-nov-96</b>	3,82 (±0,3) [69,9%]	<b>2,29 (±0,35)</b> [30,1%]			3,51 (±0,32) [65,3%]	<b>2,19 (±0,25)</b> [34,7%]		
<b>9-déc-96</b>	3,8 (±0,33) [67,4%]	<b>2,4 (±0,25)</b> [32,6%]			3,56 (±0,33) [63,8%]	<b>2,15 (±0,31)</b> [36,2%]		
<b>7-janv-97</b>	3,64 (±0,29) [55,7%]	<b>2,32 (±0,34)</b> [44,3%]			3,6 (±0,31) [59,2%]	<b>2,24 (±0,29)</b> [40,8%]		
<b>6-févr-97</b>	3,9 (±0,3) [68,8%]	<b>2,54 (±0,25)</b> [31,2%]			3,64 (±0,28) [72%]	<b>2,34 (±0,27)</b> [28%]		
<b>6-mars-97</b>	3,63 (±0,3) [57,3%]	<b>2,38 (±0,26)</b> [42,7%]			3,6 (±0,38) [69,3%]	<b>2,25 (±0,39)</b> [30,7%]		
<b>7-avr-97</b>	3,94 (±0,33) [68%]	<b>2,62 (±0,33)</b> [32%]			3,75 (±0,32) [56,5%]	<b>2,61 (±0,35)</b> [43,5%]		
<b>28-mai-97</b>	4,03 (±0,34) [50,6%]	<b>3,1 (±0,48)</b> [49,4%]			3,79 (±0,33) [41,2%]	<b>2,74 (±0,33)</b> [58,8%]		
<b>25-juin-97</b>	4 (±0,31) [59,1%]	<b>3,07 (±0,34)</b> [39,2%]	1,27 (±0,09) [1,7%]		3,92 (±0,24) [38,5%]	<b>2,9 (±0,32)</b> [58,3%]	1,24 (±0,08) [3,2%]	
<b>24-juil-97</b>	3,94 (±0,31) [61,3%]	<b>3,13 (±0,24)</b> [28,9%]	1,97 (±0,45) [9,8%]		3,89 (±0,32) [39,4%]	<b>2,99 (±0,3)</b> [47,6%]	1,44 (±0,22) [13%]	
<b>17-août-97</b>	4,13 (±0,31) [56,9%]	<b>3,38 (±0,19)</b> [22%]	2,35 (±0,59) [21,1%]		3,83 (±0,25) [38,5%]	<b>3,01 (±0,23)</b> [51,3%]	1,86 (±0,35) [10,2%]	
<b>18-sept-97</b>	3,94 (±0,3) [60,8%]	<b>3,13 (±0,25)</b> [29,8%]	1,94 (±0,43) [9,5%]		3,71 (±0,24) [29,9%]	<b>2,9 (±0,3)</b> [58,7%]	1,93 (±0,37) [11,5%]	
<b>14-oct-97</b>	3,9 (±0,22) [46,8%]	<b>3,27 (±0,37)</b> [44,1%]	2,06 (±0,3) [9,1%]		3,41 (±0,4) [64,8%]	<b>2,96 (±0,19)</b> [19,3%]	2,21 (±0,29) [16%]	
<b>12-nov-97</b>	3,89 (±0,25) [58,2%]	<b>3,18 (±0,22)</b> [30,8%]	2,25 (±0,34) [11,1%]		3,76 (±0,19) [23,1%]	<b>2,99 (±0,26)</b> [70,1%]	2,1 (±0,23) [6,9%]	
<b>15-déc-97</b>	3,85 (±0,3) [52,3%]	<b>3,5 (±0,29)</b> [31,6%]	2,53 (±0,42) [16,1%]		3,56 (±0,29) [27,5%]	<b>2,93 (±0,28)</b> [59,8%]	2,15 (±0,33) [12,8%]	
<b>26-janv-98</b>	3,91 (±0,23) [33,1%]	<b>3,37 (±0,35)</b> [63,4%]	2,01 (±0,18) [3,5%]		3,6 (±0,19) [25,7%]	<b>2,94 (±0,25)</b> [63,9%]	1,99 (±0,32) [10,4%]	
<b>24-févr-98</b>	3,83 (±0,3) [52,1%]	<b>3,24 (±0,26)</b> [38,2%]	2,39 (±0,45) [9,7%]		3,71 (±0,26) [35,1%]	<b>3,06 (±0,23)</b> [53,6%]	2,25 (±0,2) [11,3%]	
<b>30-mars-98</b>	4,1 (±0,3) [65,1%]	<b>3,5 (±0,3)</b> [24,9%]	2,45 (±0,26) [10%]		3,73 (±0,32) [53,2%]	<b>3,09 (±0,25)</b> [37,8%]	2,29 (±0,2) [9,1%]	
<b>12-mai-98</b>	4,06 (±0,38) [91,08%]		2,73 (±0,27) [8,92%]		3,84 (±0,28) [54,7%]	<b>3,25 (±0,18)</b> [29,6%]	2,6 (±0,33) [15,7%]	
<b>26-mai-98</b>	4,05 (±0,3) [76,3%]		3,09 (±0,38) [23,7%]		3,84 (±0,3) [59,1%]	<b>3,15 (±0,31)</b> [36,4%]	2,28 (±0,17) [4,5%]	
<b>10-juin-98</b>	3,68 (±0,43) [91,1%]			1,39 (±0,26) [8,9%]	3,64 (±0,38) [76,4%]		3,02 (±0,57) [17,5%]	1,28 (±0,1) [6,1%]

Tableau 16 : Résultats du suivi de croissance de la population de *Lanice conchilega* sur les stations S1 et S2 entre les mois de juin 1996 et avril 1999. Taille moyenne de la classe d'âge identifiée par le logiciel NORMSEP en mm (± écart-type). Pourcentage de la population totale entre crochets. Les groupes identifiés représentant moins de 10% de l'effectif total de la population sont inscrits en gris.

La période de croissance effective de *Lanice conchilega* se répartit entre les mois de mars et d'octobre. La vitesse maximum de croissance est comparable sur les deux stations (de l'ordre de 0,011 à 0,012 mm.j<sup>-1</sup>) (Tableau 17). Au cours de la première année, la vitesse de croissance est maximum juste après la fixation des juvéniles. Elle est légèrement plus importante sur S1 (0,013 mm.j<sup>-1</sup> durant le premier mois) que sur S2 (0,0095 mm.j<sup>-1</sup> durant les deux premiers mois). La reprise de croissance lors de la seconde année est plus rapide sur S2. Durant les 12 premiers mois, les individus de la station S1 se caractérisent par une croissance moyenne plus rapide (0,0053 mm.j<sup>-1</sup> contre 0,0039 mm.j<sup>-1</sup> sur S2). Durant la seconde année, la vitesse moyenne de croissance est comparable sur les deux stations

(0,0015 mm.j<sup>-1</sup>). Ces différences, durant la première année, expliquent les raisons pour lesquelles, sur la station S2, la cohorte, issue du recrutement de 1996, reste identifiable durant les 24 mois qui suivent le recrutement, alors que sur S1, 15 mois après leur fixation, les nouvelles recrues se confondent avec le groupe d'adultes.

	Station S1		Station S2	
	1ère année	2ème année	1ère année	2ème année
Juin	-	-1.07	-	5.71
Juillet	12.61	2.07	7.60	3.10
Août	10.47	10.42	11.16	0.83
Septembre	7.93	-7.81	8.28	-3.44
Octobre	3.45	5.38	-0.34	2.31
Novembre	-0.31	-3.10	1.56	1.03
Décembre	7.86	9.70	-2.86	-1.82
Janvier	-2.76	-3.10	3.10	0.24
Février	7.33	-4.48	3.33	4.14
Mars	-5.71	7.65	-3.21	0.88
Avril	7.50	-	11.25	-
Mai	9.41	-	2.55	3.72

Tableau 17 : Croissance journalière (10<sup>-3</sup> mm.jour<sup>-1</sup>) de la génération 1996 de *Lanice conchilega* durant les 24 premiers mois après fixation sur les stations S1 et S2

## V. EVALUATION DES BIOMASSES ET PRODUCTION SECONDAIRE

Les difficultés d'échantillonnage de l'annélide, liées à sa capacité à se réfugier en profondeur, ont empêché de réaliser une estimation de la biomasse à partir de la pesée directe des animaux capturés. Par conséquent, et pour pallier ce défaut, une étude allométrique visant à définir la relation liant le poids et la taille a été réalisé au début de ce travail. Par la suite, la biomasse globale a été estimée par la somme des valeurs pondérales individuelles estimées à partir de la relation d'allométrie mise en évidence.

### A. RELATION D'ALLOMÉTRIE

La relation d'allométrie moyenne Taille (D : diamètre intérieur du tube sableux en mm)-Poids (P : poids sec lyophilisé en g) est de la forme :

$$(D_{\text{mm}}) = 6,2716 (P_{\text{g}})^{0,2619} \quad (R^2= 0,976 \quad N= 250)$$

Si l'on compare cette relation avec celles issues de travaux antérieurs (Buhr, 1976 ; Féral, 1988) une légère différence est identifiable (Figure 76). Elle traduit, à taille équivalente, un poids sec plus important dans les échantillons de la Baie des Veys que dans ceux de ces deux auteurs. Cette disparité peut s'expliquer par le choix de la technique de dessiccation. En effet, la lyophilisation est beaucoup moins destructrice pour les tissus organiques qu'une exposition pendant 3 ou 4 heures à une température de 105°C (Gouletquer & Wolowicz, 1989) comme l'ont pratiqué ces deux auteurs .

C'est également à partir de la relation inverse Poids-Taille qu'ont été estimées, pour chaque campagne, les biomasses représentées par chacun des groupes d'âge identifiés. Cette relation est de la forme :

$$(P_{\text{mg}}) = 1,0453 (D_{\text{mm}})^{3,6868} \quad (R^2= 0,966 \quad N= 250)$$

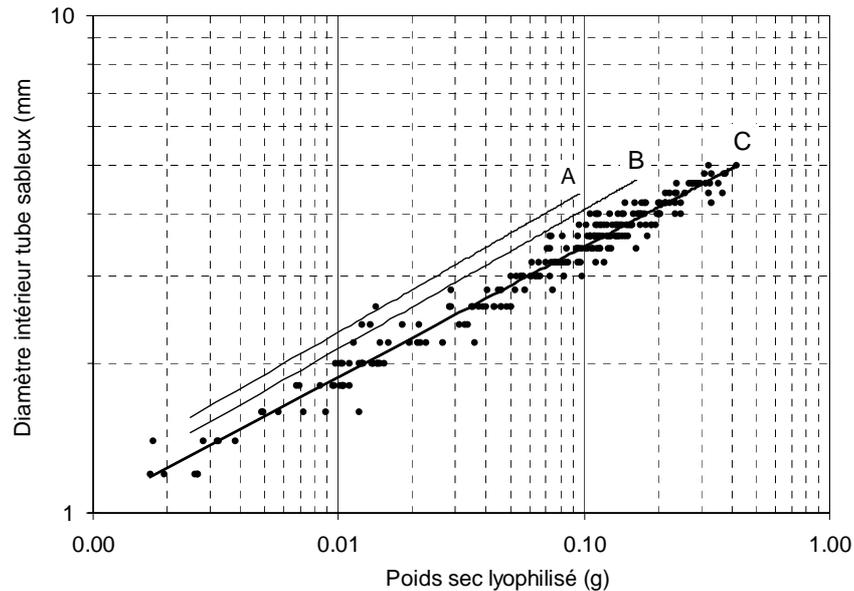


Figure 76 : Relation d'allométrie taille (diamètre intérieur du tube sableux en mm)-Poids sec lyophilisé (g) de *Lanice conchilega* estimée à partir d'un échantillon de 250 individus. Comparaison avec les données existantes. A : Relation déterminée par Buhr (1976) :  $\text{Log}(D_{\text{mm}}) = 0,28 \text{ Log}(P_{\text{g}}) + 0,93$  ( $R^2 = 0,97$ ) B : Relation déterminée par Féral (1988) :  $\text{Log}(D_{\text{mm}}) = 0,28 \text{ Log}(P_{\text{g}}) + 0,89$  ( $R^2 = 0,97$ ) C : Relation déterminée dans le présent travail :  $\text{Log}(D_{\text{mm}}) = 0,26 \text{ Log}(P_{\text{g}}) + 0,80$  ( $R^2 = 0,97$ ).

## B. EVOLUTION SAISONNIÈRE DES BIOMASSES

A partir de la structure de taille de la population et de la relation d'allométrie précédemment déterminée, une estimation de l'évolution de la biomasse totale de la population sur les deux stations au cours du suivi a pu être réalisée (Figure 77).

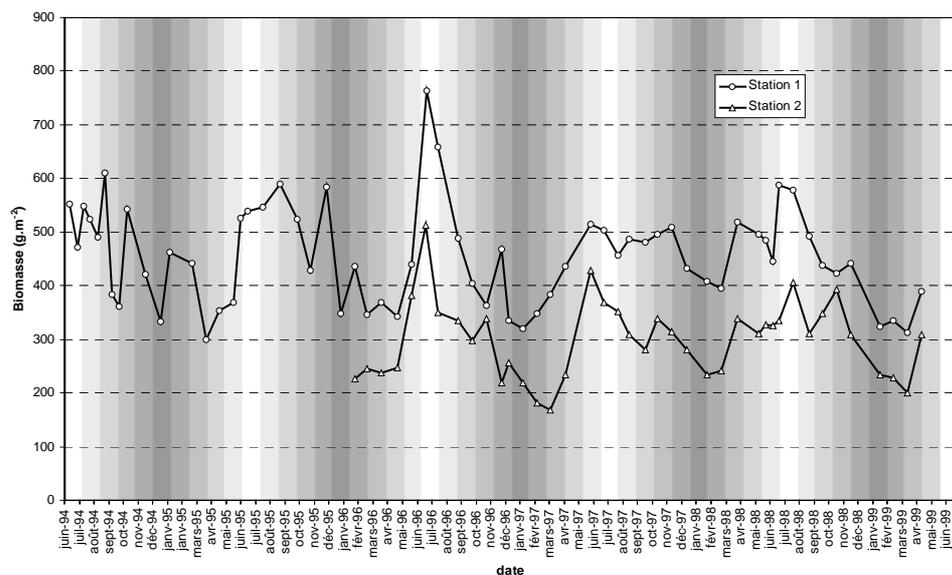


Figure 77 : Evolution saisonnière des biomasses totales de la population de *Lanice conchilega* sur les deux stations S1 et S2 ( $\text{g.m}^{-2}$ ) au cours du suivi

Le caractère de prolifération, localement développé, est accentué par l'ampleur des niveaux de biomasse atteinte. En effet, sur la station S1, les biomasses fluctuent au cours de l'année entre 300 et 600 g.m<sup>-2</sup> (moy = 454 g.m<sup>-2</sup>,  $\sigma = 93$ ). Le maximum est atteint lors du recrutement du mois de juin 1996 (770 g.m<sup>-2</sup>). Sur la station S2, les biomasses sont moindres (moy = 299 g.m<sup>-2</sup>,  $\sigma = 72$ ). C'est également lors du recrutement de juin 1996 que les plus forts niveaux sont atteints (513 g.m<sup>-2</sup>). Pour comparaison, les biomasses ostréicoles représentent moins de 300 g de chair sèche par mètre carré pour les niveaux de densité d'élevage actuellement appliqués en baie des Veys (5 500 poches/ha) (d'après Kopp *et al.*, 1997).

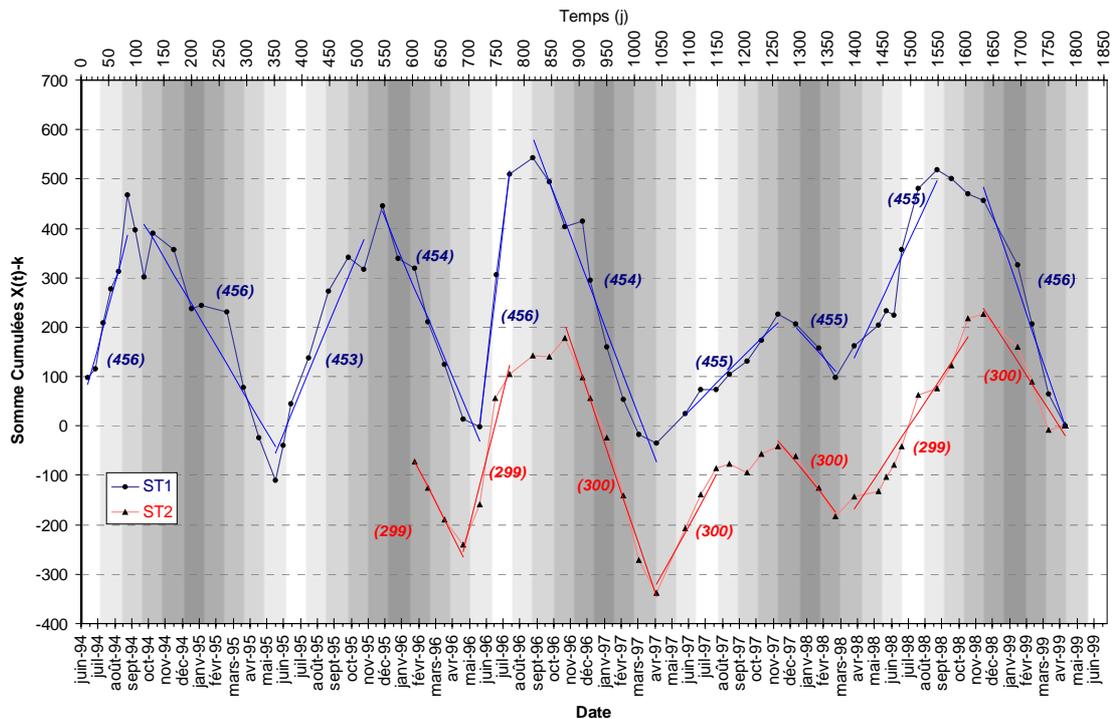


Figure 78 : Profils des Sommes cumulées des écarts de Biomasse sur les deux stations S1 ( $k=454$ ) et S2 ( $k= 266$ ) au cours du Suivi.

La constitution des profils des sommes cumulées des écarts de biomasse (Figure 78) met en évidence un lien étroit entre les biomasses de *Lanice conchilega* et les périodes saisonnières sur les deux stations. Contrairement à l'évolution des densités, les profils adoptés par les biomasses sont tout à fait comparables sur les deux stations, même durant l'année 1997-1998 où des différences apparaissaient entre S1 et S2 sur les profils de densités (Figure 72). Les pentes ( $p$ ) des droites de tendance locale varient entre  $p = -1$  et  $p = +1$ , ce qui se traduit par une remarquable constance des biomasses moyennes estimées à partir de ces droites (Moyenne locale =  $p + k$ ) (S1 : 454 g.m<sup>-2</sup>, S2 : 299 g.m<sup>-2</sup>). En d'autres termes, si des variations de biomasse s'observent à l'échelle annuelle dans cette population intertidale de *Lanice conchilega*, à une échelle pluriannuelle, ces dernières sont parfaitement constantes sur les deux stations étudiées.

### C. ESTIMATION DES STOCKS

A partir la structure démographique de la population et de la relation d'allométrie, la biomasse ramenée au mètre carré peut être estimée à n'importe quelle période de l'année du suivi. Les cartographies réalisées en 1995 et 1998 nous ont en outre permis d'évaluer les surfaces occupées en fonction des abondances observées. Par extrapolation, il est alors possible d'estimer la biomasse totale de la population au moment de la réalisation des cartographies.

Les erreurs potentielles liées à l'estimation sont nombreuses. Pour les limiter au maximum, la précaution a été prise, en 1995 comme en 1998, d'évaluer la structure démographique de la population en différents points des parcs conchylicoles, afin de déterminer une répartition moyenne, pour l'ensemble de la population, des différentes classes de tailles présentes. C'est à partir de ces histogrammes "moyens" que l'estimation de la biomasse a été réalisée, puis extrapolée à l'ensemble de la population pour chaque classe de densité (par pallier d'abondance de 50 ind.m<sup>-2</sup>). Le poids sec représente en moyenne 20,4 % du poids frais, ce qui nous a permis d'évaluer également la biomasse en poids frais de l'ensemble de la population.

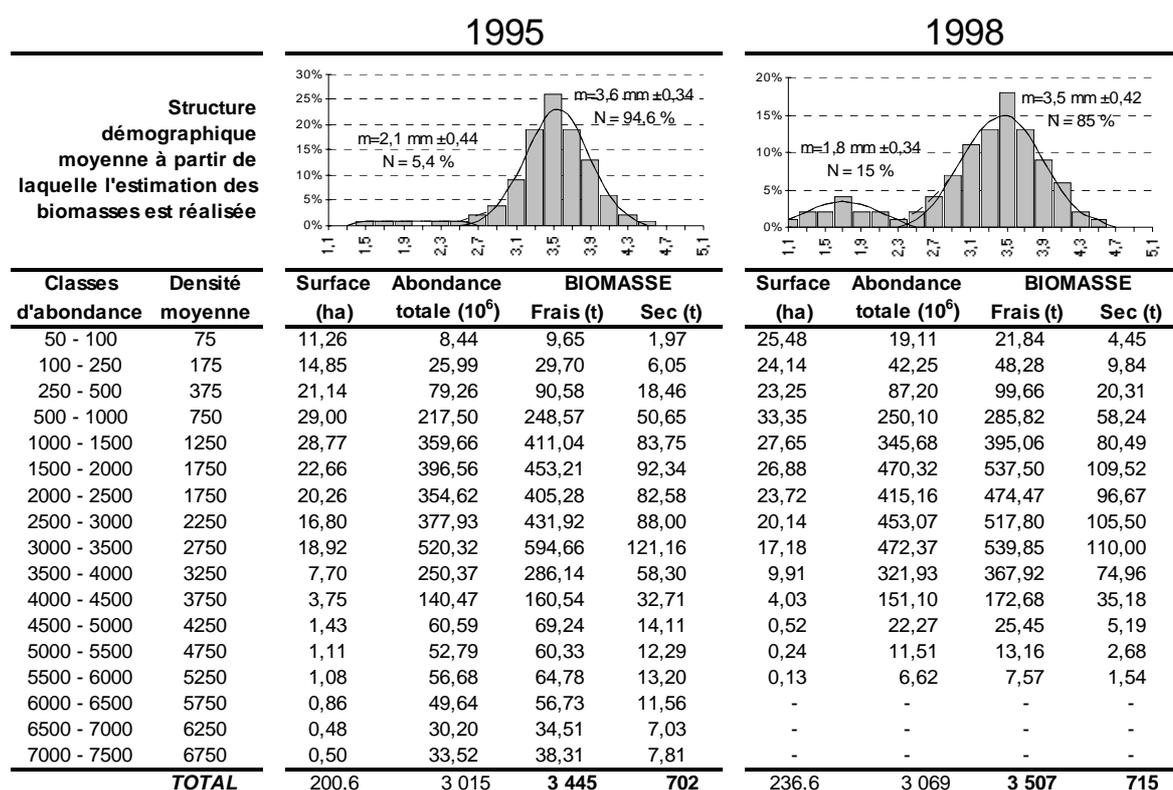


Tableau 18 : Estimation des biomasses globales de la population intertidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys à partir des cartographies de population de 1995 et 1998.

L'estimation des biomasses globales met en évidence l'ampleur du phénomène de colonisation et la grande stabilité de cette population. En effet, les biomasses atteignent, en 1995, 700 tonnes en poids sec (3 500 tonnes en poids frais). En 1998, pour une progression<sup>11</sup> de 18 % de la surface occupée par plus de 50 ind.m<sup>-2</sup>, le stock total atteint 715 tonnes en poids sec (3 500 tonnes en poids frais), soit une progression inférieure à 2 %. Comparativement, le stock ostréicole en élevage sur le site est estimé à environ 10 000 tonnes en poids brut, ce qui représente en poids frais de chair environ 7 %, soit 700 tonnes (Kopp, comm. pers.). Cela revient à dire que sur le site conchylicole de la Baie des Veys, les biomasses de *Lanice conchilega* représentent près de 5 fois la biomasse de *Crassostrea gigas* exploitée.

<sup>11</sup> Cf. Partie II : cartographies de répartition spatiale de la population (p . 64 & 66).

## D. PRODUCTION SECONDAIRE

### 1. RÉSULTATS

Le détail des calculs des productions nettes et de transferts n'est pas fourni, seuls les résultats des estimations de production des différentes générations d'individus sont donnés dans le Tableau 19. La présence permanente au sein de cette population du groupe de taille adulte (3,4 à 4,2 mm) n'est pas sans poser de problèmes. Comment distinguer au sein de ce groupe les différentes générations qui le constituent. Pour pallier ce handicap, il a été considéré dans la population, que tant qu'une génération "G" se distinguait par une cohorte bien identifiable, l'ensemble des individus constituant parallèlement le groupe "adultes" était rattaché à la génération précédente (G-1). Dès le moment où la cohorte de la génération "G" se confondait avec le groupe "adultes", l'ensemble des individus de ce groupe devenait alors partie intégrante de la génération "G". Cette précaution a permis d'éviter de devoir considérer le groupe de taille "adulte" comme une cohorte à part entière, présente en permanence tout au long du suivi, sans recrutement ni mortalité.

Station S1					Station S2					
	Biomasse Moyenne Annuelle (g)	Classe d'âge ou Cohorte	P (g.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup> )	E (g.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup> )		Biomasse Moyenne Annuelle (g)	Classe d'âge ou Cohorte	P (g.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup> )	E (g.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup> )	
Juin 1994	505,1	G93	99,59	-204,68	-	-	G93	-	-	
-	-	G94	117,11	119,29	-	-	G94	-	-	
Mai 1995	-	G95	0,43	0,37	-	-	G95	-	-	
		Total	217,14	-85,02			Total	-	-	
		P/B :	0,430	E/B :	-0,168		P/B :	-	E/B :	-
Juin 1995	411,5	G94	116,23	-51,18	266,9	G94	2,56	189,55		
-	-	G95	19,35	10,02	-	-	G95	80,37	121,65	
Mai 1996	-	Total	135,58	-41,16	-	-	Total	82,94	311,20	
		P/B :	0,329	E/B :	-0,100		P/B :	0,311	E/B :	1,166
Juin 1996	398,3	G95	240,23	206,37	254,0	G95	29,10	-91,00		
-	-	G96	74,99	43,07	-	-	G96	47,10	50,25	
Mai 1997	-	Total	315,23	249,44	-	-	Total	76,20	-40,75	
		P/B :	0,791	E/B :	0,626		P/B :	0,300	E/B :	-0,160
Juin 1997	464,4	G95	20,66	28,68	267,1	G95	8,10	-45,18		
-	-	G96	153,83	37,41	-	-	G96	45,19	-102,96	
Mai 1998	-	G97	45,19	16,30	-	-	G97	6,37	1,82	
		Total	219,67	82,39	-	-	Total	59,66	-146,33	
		P/B :	0,473	E/B :	0,177		P/B :	0,223	E/B :	-0,548
Juin 1998	371,7	G97	221,05	49,85	451,0	G96	46,70	70,21		
-	-	G98	57,90	50,52	-	-	G97	231,33	134,21	
Mai 1999	-	Total	278,95	100,37	-	-	G98	20,20	19,75	
		P/B :	0,751	E/B :	0,270		Total	298,23	224,17	
							P/B :	0,661	E/B :	0,497

Tableau 19 : Estimation des productions annuelles (de juin à mai) entre 1994 et 1999 pour les différentes générations de *Lanice conchilega* sur les stations S1 et S2. (P= production nette ; E= Elimination, production de transfert)

Les moyennes des biomasses annuelles sont plus élevées sur S1 (370 à 500 g.m<sup>-2</sup>) que sur S2 (250 à 450 g.m<sup>-2</sup>). Par contre, entre 1994 et 1998, les valeurs de production nette (P) sont beaucoup plus fortes sur S1 (135 à 220 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>) que sur S2 (< 80 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). L'année 1999 se démarque des autres sur les deux stations. En effet, c'est durant cette dernière période que les valeurs de production sont les plus fortes (respectivement 280 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> et 300 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> pour S1 et S2). Les résultats obtenus sur l'estimation de l'élimination (ou production de transfert) sont beaucoup plus variables. Sur S1, les valeurs de l'élimination sont négatives durant les deux premières années (-85 et -40 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> respectivement durant les années 1994-1995 et 1995-1996), traduisant une augmentation globale de la biomasse durant cette période. A partir de la période 1996-1997, la tendance s'inverse brutalement avec une production de transfert atteignant 250 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> (élimination de biomasse). La dernière année du suivi se caractérise également par une valeur élevée d'élimination. Sur S2, la tendance est inverse jusqu'en 1998. La première année (1995-1996) se caractérise par la valeur la plus forte (310 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>) qui va diminuant jusqu'en 1998.

Comme sur S1, la dernière année se caractérise de nouveau par une valeur d'élimination élevée.

Les rapports de productivité (P/B) varient très peu et sont faibles, systématiquement compris entre 0 et 1, tant sur la station S1 que sur la station S2. Sur cette dernière, l'année 1998-1999 se démarque également par une valeur plus importante (0,6 contre 0,2 à 0,3 les années précédentes).

## 2. DISCUSSION

Au cours de ces 5 années de suivi de la population intertidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys, une forte variabilité temporelle de production a pu être mise en évidence (de 60 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> à plus de 300 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). Les différences entre les deux stations S1 et S2, démontrent également, au sein d'une même population, l'existence d'une importante variation spatiale de la production secondaire, comme Rees (1983) a pu l'observer sur *Nephtys hombergii*. Ainsi, durant la période 1997-1998 la production secondaire estimée sur S2 représente moins de 30 % de celle de la station S1, alors que l'année suivante, elle la dépasse de plus de 7 %.

Espèce	Localisation (Profondeur)	Longévité (année)	Production		P/B An <sup>-1</sup>	Source
			Station	g chair sèche.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>		
<i>Arenicola marina</i> (L.)	Estuaire de Grevelingen (intertidal) Mer du Nord	3	Station A	3,79 *	1.14	Wolff & De Wolff (1977)
			Station B	6,26 *	0.72	
			Station C	3,32 *	0.99	
<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren	Côte du Northumberland (80 m) Mer du Nord	3		0,050 *	1.28	Buchanan & Warwick (1974)
<i>Glycera alba</i> Rathke	Baie de Carmathen (10 m) Mer d'Irlande	4		0,281 *	0.97	Warwick et al. (1978)
<i>Glycera rouxii</i> Audouin et M. Edwards	Côte du Northumberland (80 m) Mer du Nord	5		0,191 *	0.37	Buchanan & Warwick (1974)
<i>Harmothoe sarsi</i>	Nord de la Mer Baltique (64 m)	3		0.230	1.99	Cederwall (1977)
<i>Lanice conchilega</i> Pallas	Baie des Veys (estran) Manche	3	Station S1	135,6 - 315,23 ****	0,33 - 0,80 ****	Présent travail Présent travail
			Station S2	76,20 - 298,23 ****	0,23 - 0,66 ****	
<i>Lumbrineris fragilis</i> (O.F. Muller)	Côte du Northumberland (80 m) Mer du Nord	3		0,078 *	1.34	Buchanan & Warwick (1974)
	Fjord d'Oslo (32 m) Mer du Nord	10		0,882 *	0.55	Valderhaug (1985)
<i>Magelona mirabilis</i> (Johnston)	Baie de Carmathen (10 m) Mer d'Irlande	3		0,685 *	1.1	Buchanan & Warwick (1974)
<i>Neanthes virens</i> Sars	Estuaire Tamise (intertidal) Mer du Nord	3		-	1.62	Kay & Brafield (1973)
<i>Nephtys incisa</i> Malmgren	Long Island (4-30 m) Atlantique	3		9.345	2.12	Sanders (1956)
<i>Nephtys hombergii</i> Audouin et M. Edwards	Estuaire de Lynher (intertidale) Manche	3		7,335 *	1.9	Warwick & Price (1975)
	Côte nord-est du Roy. Uni (10-18m) Mer du Nord	3		0,719 - 2,482 * **	1.51	Rees (1983)
	Rance Maritime (4-12 m) Manche	5		6,052 **	1.2	Retière (1979)
	Baie de Swansea (10 m) Mer d'Irlande	3		0,368 *	0.8	Warwick & George (1980)
	Estuaire de Lynher (intertidal) Manche	4		2,84 - 6,00 * ****	0,81 - 1,42 **** (Moy = 1,03)	Price & Warwick (1980)
<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	Baie de Seine (10 m) Manche	4	Station A	13,584 - 18,813 ****	0,75 - 1,03 **** (Moy = 0,89)	Ménard et al. (1989)
		3	Station B	4,191 - 4,425	1,01 - 1,55 ****	Ménard et al. (1989)
<i>Spiophanes kroyeri</i> Grube	Côte du Northumberland (80 m) Mer du Nord	3		0.196	1.4	Buchanan & Warwick (1974)

Tableau 20 : Production secondaire estimée pour quelques polychètes dont la longévité est supérieure à 3 ans. (\* : estimation réalisée à partir du poids sec sans cendres ; \*\* : Poids humide formolé ; \*\*\* Stations différentes ; \*\*\*\* : années différentes)

A des fins de comparaison, le Tableau 20 résume les valeurs de production secondaire et de ratio P/B obtenus sur différentes espèces de polychètes dont la durée de vie est supérieure ou égale à 3 ans. Les valeurs de production sont diverses, et varient en

fonction des régions considérées, mais également en fonction des stations d'une même région (Rees, 1983) et d'autre part des années sur une même station (Price et Warwick, 1980). En baie des Veys, les valeurs de productions estimées pour la population de *Lanice conchilega* sont particulièrement plus élevées que celles obtenues par les différents auteurs. Toutefois, ces différences semblent logiques au regard de la biomasse représentée par la population de *Lanice conchilega* (comprises entre 250 et 500 g.m<sup>-2</sup> en poids sec lyophilisé) comparée à celles des populations étudiées par ces auteurs (inférieures à 20 g.m<sup>-2</sup> au maximum). Les ordres de variation pluriannuelles relevées par Price & Warwick (1980) sur *Nephtys hombergii* (facteur 2) ou Ménard *et al.* (1989) sur *Owenia fusiformis* (facteur 1,4) sont légèrement plus faibles que celles estimées dans ce travail (facteur 3,8 sur S2).

Les rapports de productivités P/B, sont légèrement supérieurs sur la station S1 (P/B = 0,55) que sur S2 (P/B = 0,36). Cette différence peut être attribuée aux meilleures performances de croissance (biomasse, vitesse de croissance) observées sur S1. (Tableau 20). Au regard des données existantes dans la bibliographie (Tableau 20) les valeurs de productivités P/B de la population intertidale de la Baie des Veys, sont très faibles. Ménard *et al.* (1989) mettent en évidence une relation inverse entre le rapport P/B et la longévité des espèces. Plus la durée de vie est courte, plus le rapport de productivité est important (respectivement P/B = 1,43 ; 1 ; 0,79 et 0,55 pour des longévités de 3, 4, 5 et 10 ans). Sur la base de cette relation, les individus de la population de la Baie des Veys auraient une longévité théorique comprise entre 9 et 16 ans. Il apparaît clairement que si cette relation semble bien établie pour des populations "classiques", elle n'est absolument pas applicable à *Lanice conchilega* en Baie des Veys.

Cette anomalie, mise en évidence sur les rapports de productivité de la population intertidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys, est à mettre en relation avec les valeurs négatives estimées sur la Production de transfert (E) (Tableau 19). Ces valeurs ne sont cependant pas à écarter. Les fluctuations d'abondances observées au cours du suivi sur S1 et S2 (Figure 71), associées : 1) aux difficultés rencontrées dans la détermination et le suivi de la structure de taille de la population (Figure 73 et Figure 74), 2) aux valeurs de production de transfert (E) négatives observées, et 4) aux rapports de productivité (P/B) particulièrement faibles pour cette espèce, mettent en évidence le caractère local tout à fait particulier des processus internes de régulation de cette population. Au regard des résultats, le fonctionnement et la régulation interne de cette population ne semblent donc pas répondre aux mêmes contraintes qu'une population dite "classique" (processus de mortalité/recrutement de juvéniles)

## VI. PROCESSUS DE RENOUVELLEMENT DE LA POPULATION

Outre les forts niveaux d'abondances observés, et la biomasse considérable représentée, la caractéristique majeure de cette population intertidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys réside dans sa stratégie particulière de renouvellement. En effet, le suivi de la structure démographique, au cours de ces cinq dernières années, démontre clairement que le maintien et le développement de cette population ne peuvent être liés exclusivement aux mécanismes classiques de renouvellement par recrutement de juvéniles. Durant les deux premières années (1994 –1995) aucune cohorte de juvéniles n'est venue enrichir la population et supplanter la mortalité naturelle des individus les plus âgés. Pourtant les suivis d'abondances réalisés sur les deux stations S1 et S2 démontrent que, dans le même temps, les variations interannuelles des densités sont négligeables. Toutefois, d'importantes variations saisonnières sont observées. Afin de mieux comprendre les processus intervenant dans ces fluctuations annuelles, on a subdivisé la population en deux fractions. Les suivis de structures de taille démontrent que le groupe présent en continu au cours de l'année est centré sur une taille variant de 3,4 à 4.2 mm (Figure 73), correspondant à la fraction adulte de la population. Les individus de ce groupe ne présentent qu'exceptionnellement une taille inférieure à 2,8 mm. Les variations d'abondances à la fois des adultes (taille supérieure à 2,8 mm) et des individus qualifiés de juvéniles (taille inférieure à 2,8 mm) ont été comparées.

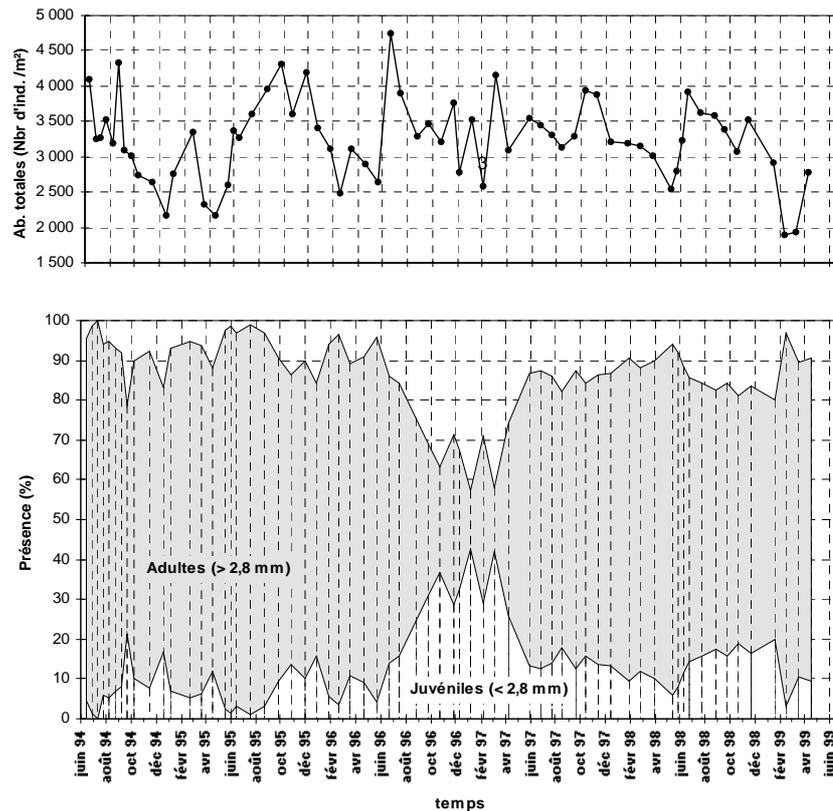


Figure 79 : Proportions comparées d'adultes et de juvéniles dans la population (graphique du bas) au regard de l'abondance totale ( $\text{ind.m}^{-2}$ ) de la station S1 (graphique du haut)

Ainsi, entre les mois d'avril et de septembre 1995, la population de la station S1 double en abondance (Figure 79), passant de  $2\,160 \text{ ind.m}^{-2}$  à  $4\,310 \text{ ind.m}^{-2}$ . Dans le même temps, la proportion de juvéniles reste inférieure à 9 %. Féral (1988) exprime la croissance de *Lanice conchilega* en fonction du temps par une fonction puissance de la forme :  $(D) = 0,2776.(t)^{0,3954}$  où (D) représente le diamètre en mm et (t) le temps en jours. Sur la base de cette relation simple et de la structure de taille de la population au mois d'avril, la structure de taille théorique, six mois plus tard, a pu être estimée en tenant compte pour chaque classe de taille de la croissance intervenue durant cet intervalle. Cette projection est réalisée sans tenir compte de la mortalité éventuelle survenue durant cette période, elle est donc beaucoup plus favorable qu'elle ne le serait dans la réalité (Figure 80).

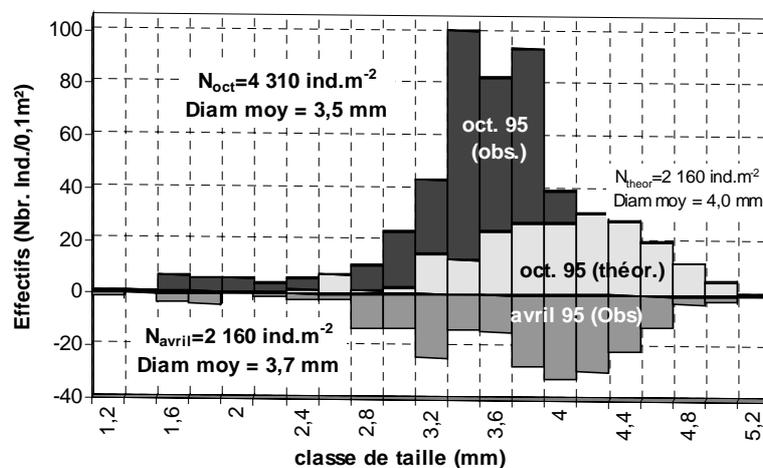


Figure 80 : Bilan comparé entre les structures de tailles de la population échantillonnée en avril 1994 et en septembre 1994 sur la station S1. La situation théorique est estimée en tenant compte de la croissance (d'après Féral, 1988).

La comparaison entre les situations "théorique" et "observée" fait ressortir deux aspects. D'une part, l'estimation est surévaluée dans les plus grandes tailles. Ceci est normal puisque délibérément nous n'avons pas tenu compte du facteur de mortalité responsable de la disparition des individus les plus âgés. D'autre part, la situation observée en octobre 1995 fait ressortir un enrichissement très important de la population en individus dont la taille est comprise entre 3 et 4 mm. D'après nos résultats concernant la vitesse de croissance de *Lanice conchilega* (Figure 75 et Tableau 17) ces nouveaux individus sont âgés d'au moins 12 mois. Il s'agit là d'individus absents en avril 1995 et arrivés sur la station S1 au cours des six mois suivants. Par conséquent le doublement de la population observé, entre les mois d'avril et septembre 1995, ne peut être attribué qu'à une fixation, sur la station S1, d'individus adultes dont l'origine est exogène.

Au cours de la même période en 1996, la population subit encore d'importantes fluctuations (Figure 79). Cependant, les processus mis en jeu sont très différents. En effet, le suivi de la structure de taille (Figure 73) de la population a clairement démontré que le mois de juin 1996 est l'occasion d'un recrutement significatif de juvéniles à l'origine de l'apparition d'une cohorte nettement identifiée. Ce recrutement est à l'origine d'une augmentation brutale des abondances sur S1 qui atteignent  $4\,600 \text{ ind.m}^{-2}$ . Au cours des mois qui suivent, les abondances se stabilisent à des niveaux légèrement inférieurs à  $3\,500 \text{ ind.m}^{-2}$ . Cependant, si l'on observe les proportions respectives des adultes et des juvéniles dans la population, on peut remarquer que ces derniers prennent progressivement une part de plus en plus importante (jusqu'à 40 %). Au-delà d'avril 1997, cette proportion diminue progressivement au fur et à mesure que les juvéniles atteignent et dépassent la taille de 2,8 mm, les faisant passer dans la catégorie de taille des adultes.

## VII. DISCUSSION

La particularité fondamentale des processus de régulation de cette population intertidale de *Lanice conchilega* vient d'être illustrée ici. Il semblerait donc que les fluctuations d'abondances observées *in situ* puissent être mises en relation avec deux types de recrutement possibles :

- 1) Recrutement de juvéniles, selon des processus classiques de fixation larvaire, aboutissant à l'apparition dans la population d'une nouvelle cohorte. Les suivis mis en place depuis 5 ans semblent confirmer l'aspect parfaitement périodique de ces phénomènes intervenant, pour cette population intertidale, au mois de juin. Toutefois, le succès de ce recrutement semble relativement aléatoire et peut ne pas se produire durant plusieurs années successives
- 2) Recrutement d'individus post juvéniles, voire adultes, susceptibles de venir enrichir la population locale. Cet apport exogène est à l'origine des anomalies répétées dans la structure de taille et les fluctuations numériques des "adultes" de la population locale. Il n'intervient pas selon un rythme saisonnier clairement déterminé. Cependant ce type de recrutement semble prépondérant dans le maintien de cette population, au regard de l'absence de recrutement significatif de juvéniles mis en évidence au cours des trois années successives de 1993 à 1996.

La mise en évidence de cette particularité soulève cependant de nombreuses questions. Le mode de vie tubicole de *Lanice conchilega*, le rend particulièrement sédentaire. Tout au long de sa vie, sa mobilité est limitée à l'intérieur de son tube sableux, comme l'attestent ses comportements relatifs à la prise de nourriture (extension des tentacules à l'extérieur du panache sableux), à l'expulsion des fèces (retournement) ou, plus simplement, à un comportement de sauvegarde (refuge rapide au fond du tube sableux) (Féral, 1988). *Lanice conchilega* n'est pas signalé, dans la bibliographie, comme susceptible de sortir de son tube et de se déplacer activement à la surface du sédiment. En cas de modification très importante de l'environnement (obturation du tube, enfouissement accidentel), Ziegelmeier (1952) observe que l'animal n'a cependant pas d'autre alternative que de quitter son tube. Toutefois ce comportement exceptionnel se déroule toujours sous la

surface du sédiment. L'approche expérimentale développée par cet auteur montre qu'en cas de recouvrement, *Lanice conchilega* cherche à creuser une galerie verticale au-dessus de lui à l'aide de son prostomium, afin de regagner le plus rapidement possible l'interface eau-sédiment où il entreprend immédiatement la construction d'un nouveau panache sableux.

## A. RECOLONISATION DU SÉDIMENT

J'ai pu, Comme Féral (1988), observer le comportement de l'annélide dans une situation inverse, lorsque l'animal, extrait du sédiment, est placé à la surface de ce dernier. Pour cela, 4 lots de 25 à 30 individus ont été formés. Le premier groupe était constitué d'animaux extraits du sédiment mais possédant l'intégralité de leur tube sableux. Le tube sableux des animaux du second groupe était raccourci à la longueur de l'annélide. Pour constituer le troisième lot, le tube sableux a été réduit à une simple portion de quelques centimètres placée au milieu du corps de l'annélide. Le quatrième lot était constitué d'individus nus, le tube sableux ayant été retiré en totalité. L'ensemble de ces lots ont été disposés sur un sédiment propre, et à intervalle de temps régulier, le nombre d'animaux encore présents à la surface de ce dernier a été comptabilisé (Figure 81).

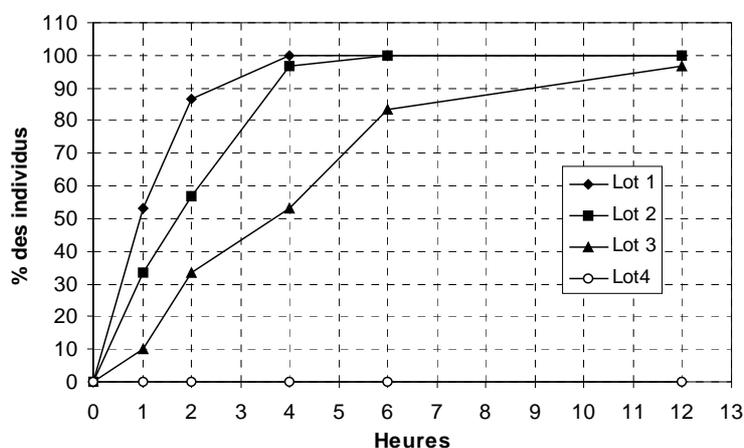


Figure 81 : Suivi du temps de recolonisation du sédiment par *Lanice conchilega* dans différentes conditions de préservation du tube sableux. Lot 1 : tube entièrement intact ; Lot 2 : tube réduit à la longueur de l'animal ; Lot 3 : tube réduit à quelques centimètres ; Lot 4 : annélide nu, dépourvu de tube.

Les résultats montrent clairement que *Lanice conchilega* extrait du sédiment, puis redéposé à sa surface, est capable de le recoloniser en moins de 4 heures pour plus de 95 % des individus ayant conservé tout ou partie de leur tube sableux. Même si ce dernier est réduit à une simple bague de quelques centimètres, l'animal est capable de replonger dans le sédiment (80 % de recolonisation après 6 heures pour le lot 3). Cependant, le comportement du lot 4 montre que l'animal extrait de son tube est incapable de recoloniser le sédiment. Douze heures après le début de l'expérimentation, les 30 individus étaient toujours présents en surface. Il était à noter chez eux une grande activité tentaculaire de captage de particules sans toutefois remarquer de reconstitution du tube sableux. Quinze jours plus tard, malgré une mortalité importante, cinq *Lanice conchilega* du lot 4 faisaient toujours preuve d'activité sans être parvenus à recoloniser le sédiment.

Ces résultats sont déterminants pour la problématique locale de la Baie des Veys. En effet, les gains d'origine exogène observés dans la population de la station S1 durant l'année 1995 ne peuvent être attribués qu'à des individus apportés avec leur tube, et non à des annélides ayant quitté volontairement leur habitat d'origine pour venir se fixer sur les parcs conchylicoles. Cette particularité comportementale suggère l'existence d'un processus d'apport exogène d'individus déjà adultes, déplacés de manière passive vers la population intertidale, et susceptibles de venir renforcer la population locale. Cette hypothèse s'appuie sur différents arguments que nous allons maintenant développer.

## B. INFLUENCE DU MILIEU SUR LA COLONISATION

Dans la troisième partie de ce travail, nous avons démontré combien le profil topographique local semblait influencer les processus de colonisation développés localement par cette espèce<sup>12</sup>. Rappelons pour mémoire que le secteur conchylicole du flanc est de la Baie des Veys se caractérise par un dénivelé important (3,62 m) entre les points d'altitude extrême. La pente générale du secteur (0,13%) du sud-ouest vers le nord-est, contrôle tous les mouvements des masses d'eau durant le flot. On a montré combien ces processus étaient dépendants de l'existence de deux chenaux naturels de vidange et de remplissage des parcs (Figure 55), composant de véritables zones de convergence des masses d'eau. Au nord-ouest des parcs (à gauche sur la figure) l'engraissement sédimentaire de haut de plage forme également une cuvette, constituant un 3<sup>ème</sup> point de convergence de flot.

L'étude hydrologique<sup>13</sup> a confirmé le rôle prépondérant de ces encaissements topographiques dans la dynamique de flot. L'ensablement de la partie sud-ouest des parcs constitue un rempart vis à vis de l'arrivée des masses d'eau de l'estuaire provenant du fond de la baie. L'immersion de la zone conchylicole se fait avant tout par des masses d'eau d'origine marine, arrivant par le nord et empruntant les chenaux pour pénétrer dans les parcs. Les valeurs considérables de matières particulaires en suspension relevées, pouvant atteindre 2 g.l<sup>-1</sup>, traduisent l'influence de l'agitation hydrodynamique (courant, houle) résultant du flot. Il est d'ailleurs possible de se rendre compte *de visu* de la puissance de ce processus, par la difficulté rencontrée par un homme pour traverser à pied un de ces chenaux lorsqu'il n'y a que quelques centimètres d'eau en début de flot. Les conditions de vent atténuent (directions sud et/ou ouest) ou exacerbent (directions nord et/ou est) ces caractéristiques hydrodynamiques.

La parfaite concordance entre les zones de prolifération de *Lanice conchilega* et ses structures de convergence des masses d'eau durant le flot, a permis de mettre en avant l'influence des caractéristiques hydrodynamiques locales comme prépondérantes dans le contrôle des processus de colonisation locale. Deux hypothèses ont alors été développées pour expliquer le phénomène d'accumulation et de concentration des individus dans ces zones de prolifération. La première, basée sur une approche "fataliste", partait de l'hypothèse d'un recrutement homogène sur l'ensemble de la population, puis d'un taux de survie différent selon les lieux de fixation choisis. Les zones des chenaux restant les plus favorables du fait de leur degré d'humectation permanent. La seconde hypothèse, plus "déterministe", donnait un rôle prépondérant à l'hydrodynamisme local. La colonisation s'établissait alors en deux temps. D'une part, les futures recrues, parvenaient sur les parcs par les chenaux aux dépens de conditions hydrodynamiques fortes. Dans un second temps, une fois les chenaux remplis, cet hydrodynamisme se réduisait brutalement, entraînant la chute sur le fond de la plupart des particules transportées. De manière parfaitement passive, les nouvelles recrues se trouvaient donc naturellement concentrées et accumulées au niveau des trois zones de convergence des masses d'eau.

Dans le cas d'un recrutement normal par dépôt larvaire puis métamorphose sur le lieu de fixation final de l'animal, ces deux hypothèses sont plausibles. Cependant, dans le cas de la population intertidale de *Lanice conchilega*, il est suggéré un apport exogène d'individus post-juvéniles ou adultes. Il a été démontré que ce schéma de dispersion, post fixation, ne pouvait être envisagé chez *Lanice conchilega* qu'à la condition que l'animal conserve tout ou partie de son tube sableux (Figure 81). Dans ces conditions un éventuel déchaussement puis transport de *Lanice conchilega* ne peut se dérouler que de manière passive pour l'animal sous la forme de transport-charriage. Cette contrainte étant posée, seule la seconde hypothèse, "déterministe", peut subsister. En effet, même si l'on peut imaginer, mais cela n'a

---

<sup>12</sup> Cf. Partie II : cartographie de répartition spatiale de la population de *Lanice conchilega* en Baie des Veys (p. 70).

<sup>13</sup> Voir Partie I : étude hydrologique du secteur conchylicole (p. 46).

pas encore été vérifié, que du fait de la section parfaitement cylindrique du tube, les conditions de transport-charriage d'un individu sont facilitées par rapport à celles d'une particule minérale inerte de même masse (sédiment grossier), il n'en reste pas moins que les conditions hydrodynamiques nécessaires à un tel transport se doivent d'être très importantes.

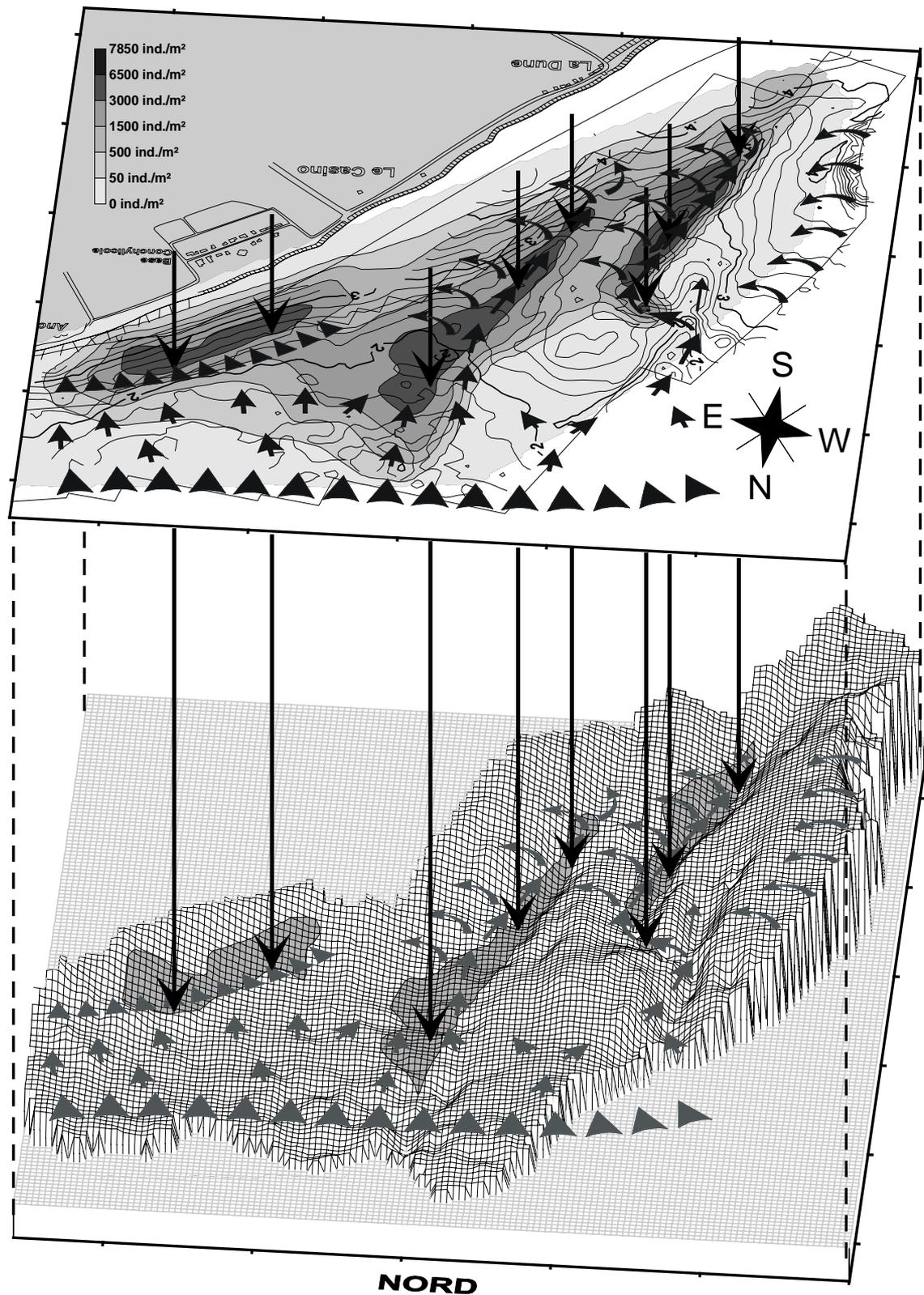


Figure 82 : Mise en évidence de la corrélation entre le schéma de répartition spatiale des zones de prolifération de *Lanice conchilega* et le modèle numérique de terrain issu de l'étude topographique.

Les conditions d'agitation, du milieu, les plus extrêmes en Baie des Veys, correspondent à des vents forts de secteurs nord-est. A ces occasions, il n'est pas rare d'observer une érosion importante des buttes sableuses formées par *Lanice conchilega* dans les secteurs les plus colonisés. Ces érosions peuvent s'accompagner d'une accumulation en laisse de haute mer, de très nombreux tubes sableux de *Lanice conchilega*. Ces particularités ont été observées à deux reprises au cours du suivi. Durant le mois de février 1995, une violente tempête de secteur nord-est a endommagé une partie des parcs conchylicoles. A cette occasion de très nombreux tubes de *Lanice* ont été retrouvés en épaves constituant plus de la moitié de la laisse de haute mer. Un échantillonnage de ces tubes a pu montrer que la plupart contenait encore l'animal, et que ce dernier présentait tous les signes d'un parfait état physiologique (couleur vive, mouvements variés, branchies irriguées). La plupart de ces individus se retrouvaient donc dans les meilleures conditions de recolonisation du sédiment (Lot 1, (Figure 81) de l'expérimentation en aquarium visant à observer la vitesse de recolonisation du sédiment par des individus déposés en surface). De telles conditions climatiques ont été rencontrées à nouveau durant la fin du mois d'avril 1999. Un échantillon ramené au laboratoire a permis de constater que certains des tubes occupés par l'animal pouvaient atteindre 20 cm de long. Les conditions hydrodynamiques permettant un tel déchaussement et transport d'individus doivent certainement avoir un caractère exceptionnel, il n'en reste pas moins que le phénomène existe et qu'il intervient certainement pour beaucoup dans l'explication du maintien et du développement de cette population intertidale en Baie des Veys.

### C. ORIGINE DES APPORTS EXOGÈNES

L'hypothèse exposée précédemment, nécessite cependant une condition fondamentale : l'existence, à proximité de la Baie, d'une population "réservoir" susceptible d'alimenter régulièrement la population des parcs conchylicoles. Comme Sylvand (1995) a pu le mettre en évidence, il n'existe pas d'autre population sur l'estran de la Baie. Par conséquent, c'est vers le large que l'attention devait être portée, raison pour laquelle une série de campagnes en mer ont été organisées au cours des mois de mars, juillet et octobre 1997. Le Tableau 21 présente l'ensemble des effectifs récoltés pour chacune des radiales définies à l'ouverture de la baie lors des campagnes du mois de mars et d'octobre 1997.

Radiales	Nombre d'échantillons	mars 1997		octobre 1999	
		Effectif Total	Effectif Adultes	Effectif Adultes	Effectif Juvéniles
Rad. 01	4	1	15	4	11
Rad. 02	4	0	27	13	14
Rad. 03	6	0	40	17	23
Rad. 04	6	0	106	60	46
Rad. 05	6	2	241	139	102
Rad. 06	8	0	146	73	73
Rad. 07	10	1	494	250	244
Rad. 08	8	1	261	152	109
Rad. 09	10	3	376	202	174
Rad. 10	8	0	280	192	88
Rad. 11	10	4	506	289	217
Rad. 12	8	1	48	27	21
Rad. 13	8	0	20	4	16
Rad. N	6	0	-	-	-
Rad. W	20	0	345	120	225
Rad. E	6	-	-	-	-
<b>Total</b>		<b>13</b>	<b>2905</b>	<b>1542</b>	<b>1363</b>

Tableau 21 : Effectifs totaux de *Lanice conchilega*, par radiales, obtenus lors des campagnes de mars et octobre 1997. L'ensemble des stations (0,5 m<sup>2</sup>) de chaque radiale ont été cumulés. ("-": absence de prélèvement).

La campagne du mois de mars se caractérise par une absence presque totale de *Lanice conchilega* sur l'ensemble de la zone prospectée (Tableau 21) : seuls 13 individus ont été comptabilisés au total. La campagne de juillet, consacrée à un échantillonnage allégé des stations les plus proches de la côte a permis de confirmer ce résultat : absence de

population subtidale. Il n'en est pas de même pour la campagne d'octobre. En effet, non seulement *Lanice conchilega* est présent sur l'ensemble de la zone, mais les abondances ont été multipliées par un facteur 300 sur certaines stations. Cette progression traduit une véritable colonisation de la zone subtidale située au large de la baie des Veys durant l'été 1997. L'accroissement le plus significatif est observé entre les radiales n° 3 et 11, situées juste à l'ouverture de la baie (Figure 83 [A]), ainsi que sur la radiale W, le long de la côte est du Cotentin. Au regard des effectifs totaux, la population, au mois de mars, représente moins de 5 % de celle observée six mois plus tard, en octobre.

Cette population subtidale est constituée pour moitié (48,6 %) d'individus qualifiés de juvéniles (dont la taille est inférieure à 2 mm), probablement issus du recrutement estival 1997, et pour l'autre moitié (51,4 %) d'individus dont la taille (supérieure à 2 mm et pouvant atteindre 5,3 mm) ne laisse aucun doute de leur âge supérieur à un an. Ces deux fractions de la population ne se partagent pas l'espace de manière équilibrée. Les juvéniles se répartissent de manière relativement homogène sur l'ensemble de la zone prospectée (Figure 83 [B]) : plus de 40 % des stations présentent plus de 50 juvéniles.m<sup>-2</sup>. Les adultes, par contre, semblent être plus restreints géographiquement à l'ouverture de la baie : moins de 35 % des stations montrent des densités d'adultes supérieures à 50 ind.m<sup>-2</sup> (Figure 83 [A]).

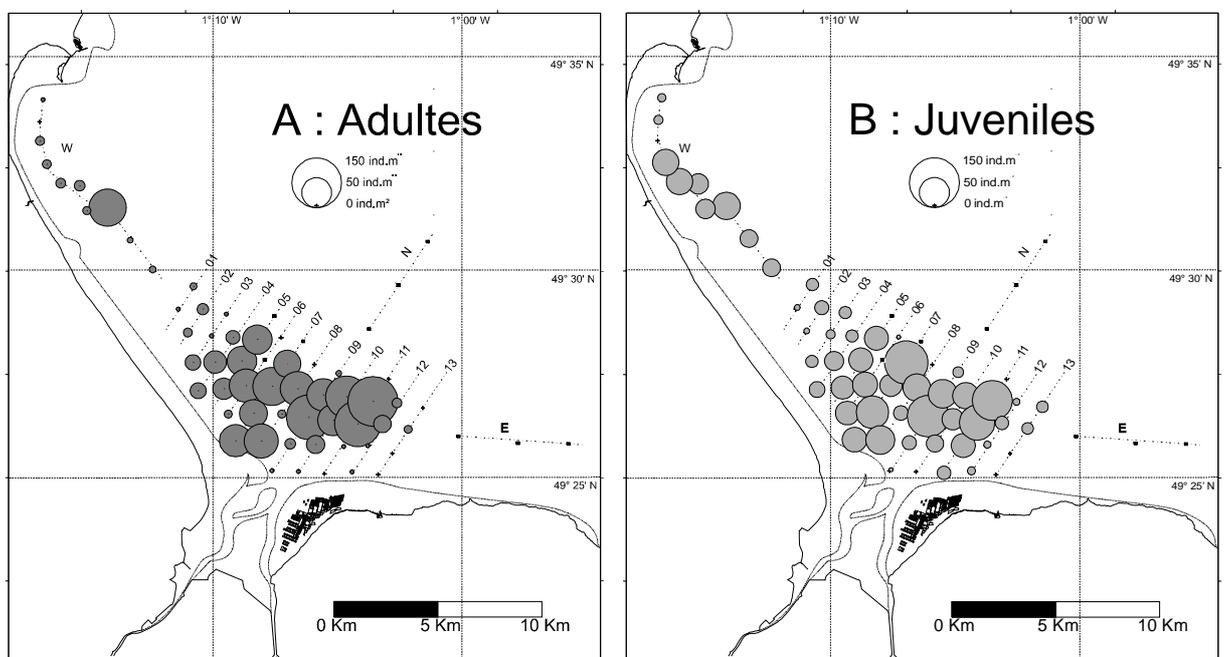


Figure 83 : Cartographie des densités de *Lanice conchilega* en octobre 1997 au large de la baie des Veys. [A] : Adultes (taille > 2 mm) ; [B] : Juvéniles (Taille < 2 mm)

Ces campagnes en mer ont donc permis de mettre en évidence l'existence de populations subtidales au large de la baie des Veys. Près de 70 % des 80 km<sup>2</sup> explorés présentent des densités supérieures à 50 ind.m<sup>-2</sup>. Plus de la moitié de la population est constituée d'individus de taille adulte, comparables à ceux observés en zone intertidale. La présence de cette vaste population constitue de fait un réservoir potentiel important vis à vis de la population intertidale du flanc est de la baie des Veys.

La présence d'adultes dans cette population apparue en quelques mois soulève de nouveau la question de leur apparition dans ce peuplement. La question sera évoquée dans la discussion finale de ce travail.

## D. INFLUENCE DE LA COLONISATION SUR LE MILIEU

Le dernier aspect corroborant cette hypothèse de transport-charriage vient de l'étude et du suivi sédimentaire mis en place dès 1995<sup>14</sup>. Il a pu être montré dans ce travail, comme dans celui d'autres auteurs auparavant (Hommeril, 1962 ; Buhr, 1979 ; Féral, 1988) le comportement actif de *Lanice conchilega* dans la sélection des particules sédimentaires destinées à la fabrication de son tube sableux. Contrairement aux conclusions de Carey (1983), il est ici établi que cette sélection interviendrait également sur la fabrication de la partie profonde du tube, l'animal préférant utiliser la fraction grossière du sédiment à sa disposition.

Le suivi sédimentaire réalisé sur les stations S1 et S2 montre que le développement de la population de *Lanice conchilega* contribue à enrichir en particules grossières un sédiment qui en est à l'origine quasiment dépourvu (Figure 3). Comme il a été signalé dans une partie précédente, l'apparition progressive d'une asymétrie grossière dans les courbes granulométriques soulève des questions relatives à l'origine de ces particules.

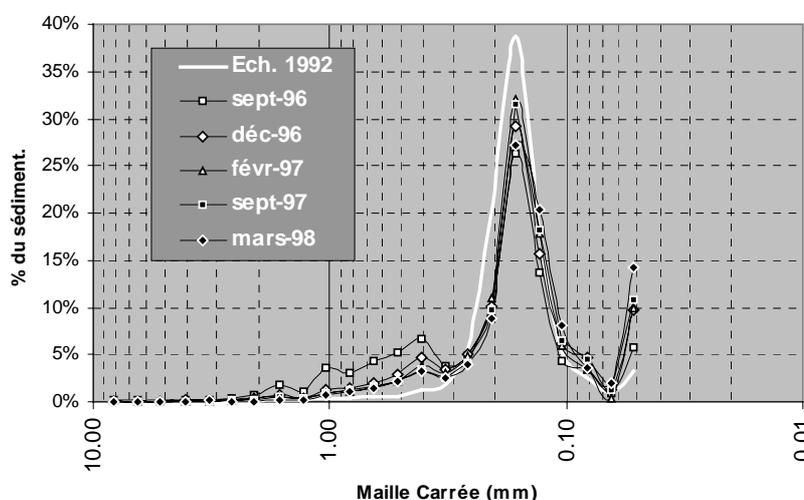


Figure 4 : Mise en évidence de l'asymétrie grossière dans les sédiments de la station S1.

La situation est d'autant plus paradoxale, que dans son ensemble, la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy se caractérise plutôt par une tendance à l'envasement, à l'image de la cartographie sédimentaire réalisée<sup>15</sup> sur la zone. L'hydrodynamisme global du flanc est n'est pas favorable à l'apport de sédiment grossier. Cette particularité apparaît nettement dans les caractéristiques bio-sédimentaires mises en évidence par Sylvand (1995) et confirmées par l'approche biocénétique<sup>16</sup> (disparition d'espèces marines au profit d'espèces estuariennes). Les tendances à moyen terme, mises en évidence par le suivi sédimentaire, démontrent que la teneur en pélites est croissante, et les percentiles 5% (caractérisant la fraction grossière) tendent à diminuer sur les trois dernières années. Malgré cela, la présence de la fraction grossière, se traduisant par l'asymétrie granulométrique, témoigne de l'existence d'un apport de sédiment grossier sur les parcs selon des modalités particulières qui s'éloignent des phénomènes connus de transport de particules par des hydrodynamismes élevés.

Dans quelle mesure, sur un secteur naturellement soumis à l'envasement, l'apport et le charriage de tubes de *Lanice conchilega* (avec ou sans l'animal) en provenance de populations subtidales ne pourrait-il pas être en partie responsable de cet enrichissement très localisé du sédiment en particules grossières. Etant donné la facilité attendue pour un

<sup>14</sup> Cf. partie II : étude sédimentaire (p. 86).

<sup>15</sup> Cf. Partie II : cartographie sédimentaire de la zone conchylicole (p. 13).

<sup>16</sup> Cf. partie II : influence biocénétique (p. 74).

tube cylindrique d'être entraîné par un courant, cette hypothèse ne semble pas en contradiction avec les observations réalisées au cours de cette étude.

## VIII. CONCLUSION

Les résultats nous ont permis de mettre en évidence le caractère tout à fait particulier du fonctionnement de la population intertidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys. Initialement remarquée pour les forts niveaux d'abondance qu'elle présentait, cette population s'est rapidement démarquée par la particularité de ses processus de régulations mis en évidence. Les fluctuations brutales d'abondance, l'absence de recrutement de juvéniles durant plusieurs années successives, les capacités de recolonisation rapide de l'animal en cas de déchaussement, le lien étroit existant entre la répartition spatiale de la population et les caractéristiques hydrodynamiques et sédimentaires environnementales, l'existence de populations subtidales constituant de vastes réserves, autant d'indices corroborant l'hypothèse d'un entretien permanent de la population intertidale par des apports exogènes d'individus, post-juvéniles et/ou adultes. La mise en évidence de ce mécanisme de régulation original témoigne une nouvelle fois de l'importance du couplage physique / biologique dans l'approche que l'on doit avoir du fonctionnement et de la dynamique de populations benthiques. Ce type d'approche, s'il fait l'objet d'un intérêt grandissant dans la communauté scientifique, reste cependant récent dans son développement.

Nombreux sont les travaux insistant sur l'influence des processus physiques (vent, marée), dans la dissémination larvaire et la régulation des populations benthiques (Butman, 1987, pour une bibliographie conséquente). Mais plus rares sont ceux traitant de transferts de population après fixation (Günther, 1992). Armonies (1988), Armonies & Hellwig-Armonies (1992) et Heiber (1988) ont mis en évidence des dispersions de polychètes durant leur phase benthique. Beukema & De Vlas (1989) et Armonies & Hellwig-Armonies (1992) observent, pour leur part, des dispersions importantes de post-larves de *Macoma balthica* par remises en suspension au cours de violentes tempêtes. Des processus identiques sont observés par Meixner (1979) et Montaudouin & Bachelet (1996) chez *Cerastoderma edule*. Des études expérimentales ont également démontré le rôle du transport de juvéniles et/ou d'adultes dans les processus de recolonisation (Santos & Simon, 1980 ; Grant, 1981 ; Butman, 1989 ; Frid, 1989 ; Butman & Grassle, 1992 ; Roegner *et al.*, 1995). Levin & DiBacco (1995) mettent en évidence, sur un site "défauné" caractérisé par une courantologie élevée (vitesse comprise entre 10 et 20 cm.s<sup>-1</sup>), une recolonisation de l'endofaune à la fois par des juvéniles et des adultes. L'importance des facteurs hydrodynamiques, et en particulier de la houle, dans la remise en suspension d'organismes benthiques est confirmée par Olivier *et al.* (1996b) chez des bivalves (*Abra alba*, *Mysella bidentata*, *Tellina fabula*) des gastéropodes (*Nassarius reticulatus*, *Natica alderi*) et des polychètes (*Owenia fusiformis*, *Pectinaria koreni*) en baie de Seine. En tout état de cause, les conditions hydrodynamiques nécessaires à de tels processus, concernant *Lanice conchilega*, doivent être particulièrement importantes pour permettre le déchaussement du tube et de l'animal. Par la suite, la forme cylindrique du tube facilite certainement son transport par de simples courants de marée.

Günther (1992) étudie la relation entre le type de dispersion (larvaire, post-larvaire ou adulte) et l'échelle de la perturbation qui va l'induire. Cet auteur conclut que l'âge et la taille des animaux dispersés varient avec l'échelle de perturbation. A grande échelle (10<sup>6</sup> m<sup>2</sup>), seules les larves planctoniques sont dispersées. A méso-échelle (10<sup>3</sup> m<sup>2</sup>), les post-larves et la méiofaune permanente peuvent être concernées. Les dispersions d'adultes ne seraient

envisageables qu'à petite échelle (1 m<sup>2</sup>). Ce point de vue est à relativiser aux vues des présents résultats. Les processus de dissémination larvaire contrôlent, en effet, la régulation des populations de *Lanice conchilega* à grande échelle (baie de Seine occidentale). Le recrutement subtidal de juvéniles, observé au large de la baie, en témoigne. Toutefois, il convient de signaler que cette population subtidale mise en évidence lors de nos campagnes en mer du mois d'octobre 1997 était constituée pour moitié (48 %) d'adultes âgés de plus de 12 mois. Ces individus étaient absents durant les mois précédents, ce qui suggère de nouveau un processus de transport-charriage leur ayant permis de recoloniser les secteurs vierges situés au large de la Baie. Contrairement aux conclusions de Günther (1992), il semblerait donc que les processus de transport d'adultes ne se limitent pas à une petite échelle. L'évolution spatio-temporelle de la population intertidale et l'apparition d'adultes dans la population subtidale au large de la baie entre les mois de mars et octobre 1997, suggèrent, au contraire, que ce phénomène se développe sur une échelle de plusieurs kilomètres. Ces mécanismes sont directement liés aux conditions hydrodynamiques environnementales et parfaitement indépendant des cycles saisonniers naturels de reproduction de l'espèce. Le développement d'une telle stratégie de colonisation permet à la population intertidale d'échapper aux contraintes liées aux processus de recrutement larvaires classique [échec de la fixation larvaire, absence de métamorphose, mortalités post-larvaires (Gosselin & Quian, 1997)]. La colonisation du milieu est assurée par des individus qui ont franchi les phases les plus critiques de leur cycle biologique. Les individus importés possédant une résistance acquise qui induit une grande stabilité et un caractère durable au développement de leur population.

**PARTIE IV**

**ECOPHYSIOLOGIE DE LANICE  
CONCHILEGA**

## I. INTRODUCTION<sup>17</sup>

De nombreuses espèces benthiques marines développent un comportement alimentaire exclusivement déposévive ou suspensivore. Cependant certaines sont capables, alternativement de puiser leur nourriture à la surface du sédiment ou directement dans la colonne d'eau en fonction des conditions environnementales (Miller *et al.*, 1992). On a longtemps pensé que l'induction du comportement suspensivore était liée à la seule présence de particules en suspension dans la colonne d'eau (Taghon *et al.*, 1980 ; Dauer *et al.*, 1981). Depuis, de nombreux travaux ont mis en évidence les liens étroits existant entre le comportement suspensivore de ces organismes, et les caractéristiques hydrodynamiques en couche limite de fond (Dauer *et al.*, 1981 ; Fréchette *et al.*, 1989 ; Eckman & Duggins, 1993 ; Davoult *et al.*, 1995). Selon Bock & Miller (1997), il semblerait que la concentration en matière organique particulaire dans la colonne d'eau, soit le principal facteur induisant le changement de mode d'alimentation de déposévive à suspensivore. Les particules en suspension présentent, en outre, une valeur nutritive 15 à 40 fois supérieure à celle du sédiment en place (Bock & Miller, 1995), ce qui pourrait justifier le choix du mode suspensivore au détriment du mode déposévive lorsque les conditions hydrodynamiques et les remises en suspensions le permettent.

Longtemps considéré comme déposévive, l'annélide tubicole *Lanice conchilega* est capable d'adapter son type d'alimentation selon les circonstances, en passant d'un mode déposévive à suspensivore (Buhr, 1976 ; Fauchald & Jumars, 1979). Buhr & Winter (1977) suggèrent un processus densité-dépendant dans l'induction du mode suspensivore. A faibles densités (quelques dizaines d'individus par mètre carré), *Lanice conchilega* serait préférentiellement déposévive alors qu'à fortes densités (plusieurs milliers d'individus par mètre carré), la compétition intraspécifique, à la surface du sédiment, forcerait l'animal à adopter un mode suspensivore.

Depuis le milieu des années 1980, le développement envahissant de la population de *Lanice conchilega* se limite à la zone conchylicole de la Baie des Veys. Comme il a déjà été signalé, le niveau de densités atteint, pouvant dépasser 7 000 ind.m<sup>-2</sup>, se traduit surtout, en terme d'impact, par des difficultés d'exploitation accrues. Pour l'instant, il n'a pas été démontré de conséquences significatives sur le plan de la qualité de production. Toutefois, face à l'ampleur du phénomène, et devant l'importance des biomasses en présence, l'hypothèse d'une éventuelle compétition trophique avec l'huître japonaise, *Crassostrea gigas*, en élevage ne peut pas être écartée. Le comportement trophique de l'huître creuse *Crassostrea gigas* a fait l'objet de plusieurs études (Barille *et al.*, 1993 ; Raillard *et al.*, 1993 ; Barille *et al.*, 1994), cependant seuls les travaux de Buhr (1976) et Buhr & Winter (1977) analysent et quantifient le comportement alimentaire de *Lanice conchilega*. L'objectif de cette partie consiste à estimer qualitativement et quantitativement le régime alimentaire de l'annélide. Pour cela des expériences contrôlées (*in vitro*) sont menées parallèlement sur des *Crassostrea gigas* et *Lanice conchilega*, afin de: 1) déterminer et comparer le spectre de rétention de particules des deux espèces ; 2) évaluer l'efficacité de filtration des deux espèces et 3) réaliser un bilan comparatif du potentiel de croissance entre les deux espèces à partir de mesures de respiration, d'une quantification individuelle de la nourriture retenue, de la production de biodépôts et de l'estimation du taux d'assimilation. Par extrapolation aux biomasses en présence dans le milieu naturel, une évaluation de la compétition entre les deux populations en présence a été réalisée.

---

<sup>17</sup> Cette partie fait l'objet d'une publication sous presse :

**Robert M. & P. Gouletquer**, (1999). Comparative ecophysiology of two suspension feeders: Polychaeta Annelid *Lanice conchilega* (Pallas 1766) and Pacific cupped oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795). *Aquaculture* (sous presse).

## II. MÉTHODOLOGIE

### A. PRÉLÈVEMENTS ET CONDITIONNEMENT DES INDIVIDUS

Les individus prélevés dans la partie centrale de la population intertidale de *Lanice conchilega*, en zone mésolittorale (Figure 1), sont extraits à l'aide d'un carottier TASM (Souza Reis *et al.*, 1982 ; Ducrotoy *et al.*, 1989 ; Sylvand, 1995) de 0,02 m<sup>2</sup> sur une profondeur de 30 cm. Les échantillons, délicatement rincés à l'eau de mer sur un tamis de 1mm de maille carrée, sont traités dès le retour au laboratoire. Les tubes sableux sont triés individuellement puis déposés à la surface d'un sédiment nettoyé et calibré (250 à 500 µm). Après 48 heures, chaque individu a colonisé le sédiment en développant un nouveau tube et panache sableux d'environ 20 centimètres. Ils sont alors de nouveau tamisés, puis introduits dans de fins tubes plastiques (L=15cm, Ø=7mm), prêts à être introduit individuellement dans le dispositif expérimental. Chaque *Lanice* est ainsi placé en aquarium en circuit ouvert, à une température variant de 13 à 17°C. Dès les premières heures suivant le transfert, le ver présente une activité importante se traduisant par l'apparition des tentacules à l'extérieur du panache sableux. Les animaux sont maintenus dans ces conditions durant une période d'au moins une semaine avant l'expérimentation.

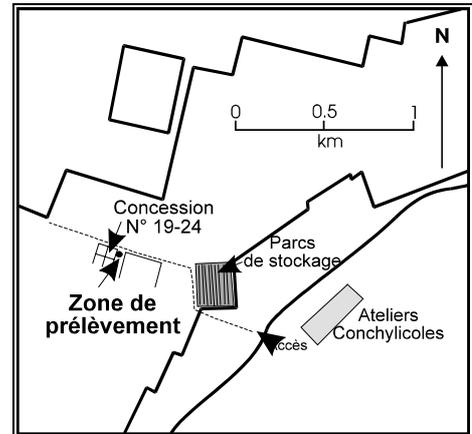


Figure 84 : Localisation des prélèvements d'Animaux en vue de l'étude écophysiologique

Chaque *Lanice* est ainsi placé en aquarium en circuit ouvert, à une température variant de 13 à 17°C. Dès les premières heures suivant le transfert, le ver présente une activité importante se traduisant par l'apparition des tentacules à l'extérieur du panache sableux. Les animaux sont maintenus dans ces conditions durant une période d'au moins une semaine avant l'expérimentation.

### B. PROTOCOLE D'ÉTUDE DE LA RÉTENTION

#### 1. DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

Le protocole développé par Buhr (1976), dérivé de Winter (1973) consiste à évaluer la consommation d'une population de *Lanice conchilega*, dans une enceinte close, en y mesurant la vitesse de décroissance d'une population algale. Ce protocole implique de nombreuses précautions méthodologiques (Anonymes, 1987), et présente des limites (e.g., circuit fermé, obscurité totale, homogénéisation permanente...)

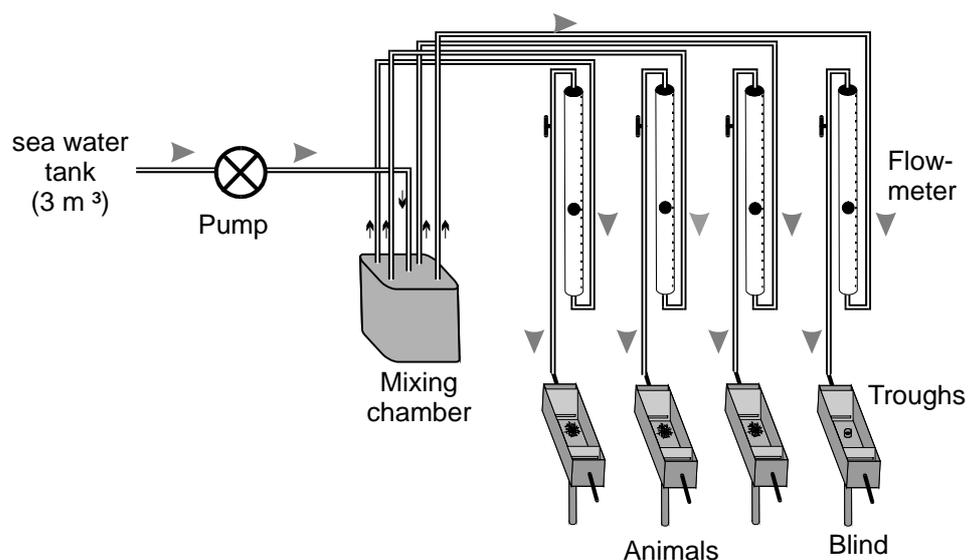


Figure 85 : Schéma descriptif du dispositif expérimental utilisé dans l'étude du spectre de rétention de *Lanice conchilega*.

Le dispositif technique utilisé pour l'étude du spectre de rétention des particules par *Lanice conchilega* est issu des recommandations formulées pour l'étude des bilans

énergétiques (Anonymes, 1987) et des travaux effectués sur l'huître japonaise *Crassostrea gigas* par Barille *et al* (1994). Ce dispositif est inspiré des travaux réalisés sur *Mytilus edulis* (Vahl, 1972), *Argopecten irradians* et *Crassostrea virginica* (Palmer & Williams, 1980). Le système, basé sur une enceinte à flux laminaire en circuit ouvert, est alimenté par une qualité d'eau à charge particulaire contrôlée. Les annélides sont placées individuellement dans des enceintes d'un volume d'environ 100 ml. Une des enceintes, sans individu, sert de témoin de sédimentation. Une réserve d'eau de mer alimente le système. Le flux d'eau de mer traversant chaque chambre est contrôlé à l'aide d'un débitmètre (Figure 85). Parallèlement, deux enceintes de 500 ml sont branchées sur le même système, afin de tester l'activité de filtration d'une huître et de disposer d'un témoin de sédimentation.

Les animaux sont transférés pour acclimatation dans leurs enceintes 12 h avant le début des expérimentations, le dispositif étant alors alimenté par de l'eau de mer filtrée sur 0,5 µm afin d'éviter toute sédimentation de particules dans les chambres avant le début de l'expérimentation. Pour celle-ci, l'approvisionnement du système est basculé sur une réserve dont la qualité d'eau est contrôlée. L'ensemble des enceintes est alors alimenté simultanément.

## 2. ECHANTILLONNAGE

Le débit traversant chacune des enceintes est contrôlé avant chaque prélèvement par mesure du volume sortant pendant 1 min. Un échantillon d'environ 50 ml est prélevé en sortie d'enceinte. Le spectre des particules contenues dans chaque prélèvement est déterminé à l'aide d'un "Multisizer Coultronics®" à 256 canaux. La sonde utilisée, calibrée à 100 µm, permet la détermination de particules allant de 2,21 µm à 62 µm sur 256 classes de tailles (progression linéaire). La mesure se fait à volume constant de 500 µl, sous réserve d'un coefficient de coïncidence de l'appareil inférieur à 8%. Le résultat obtenu est transmis sur un micro-ordinateur de type P.C. (Logiciel "AccuComp® Coulter® Multisizer") puis traité sous EXCEL®

A la fin de l'expérience, les individus sont congelés puis lyophilisés (36h) afin d'estimer leur poids sec de chair.

## 3. RÉGIMES ALIMENTAIRES TESTÉS

Dans un premier temps, le régime alimentaire imposé à *Lanice conchilega* est constitué d'eau de mer dite "naturelle". Il s'agit en fait de l'eau d'alimentation générale de l'écloserie IFREMER de Ronce les Bains, en provenance directe de trois bassins extérieurs de 300 m<sup>3</sup>, dans lesquels diverses populations phytoplanctoniques se développent.

Dans un second temps, un régime alimentaire exclusivement phytoplanctonique a été imposé. Pour cela, deux souches de phytoplancton ont été utilisées :

- ↳ ***Isochrysis galbana*** : cellule mobile, solitaire d'une taille de 3 à 4 µm. *I. galbana* constitue une "algue-fourrage" très utilisée en aquaculture. De plus, elle a déjà fait l'objet de tests sur *Crassostrea virginica* (Palmer & Williams, 1980) et sur *Mytilus edulis* (Vahl, 1972)
- ↳ ***Tetraselmis suecica*** : également mobile, elle a été choisie pour sa taille nettement supérieure à *I. galbana* : 9 à 10 µm. Elle a également fait l'objet de test de rétention sur diverses espèces de bivalves (Møhlenberg & Riisgård, 1978).

Les deux souches ont été diluées, à volume identique, dans de l'eau de mer filtrée sur 0,25 µm. La différence de taille des deux souches étudiées nous a permis d'obtenir un spectre présentant deux pics bien distincts (Figure 86)

Le dernier régime alimentaire testé a été préparé exclusivement à partir de biodépôts d'huîtres, *Crassostrea gigas*, (fèces et pseudofèces) remis en suspension après avoir été filtrés sur 125  $\mu\text{m}$ , afin d'éviter tout risque de colmatage de la sonde du multisizer.

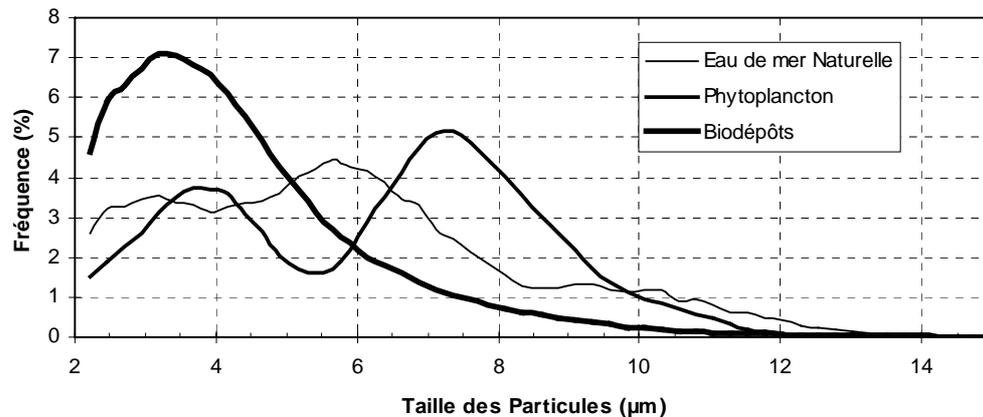


Figure 86 : Spectre de taille de particules des trois régimes alimentaires utilisés.

#### 4. CONTRAINTES EXPÉRIMENTALES

##### a) Débits

Les débits utilisés lors des expériences précédentes sur *Mytilus* et *Crassostrea*, étaient de l'ordre de 600  $\text{ml}\cdot\text{h}^{-1}$  (Vahl, 1972) à 7,2  $\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$  (Palmer & Williams, 1980) et 4,8  $\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$  (Barille *et al.*, 1993), pour des enceintes utilisées d'un volume de 200 à 800 ml. Les débits sont en fait ajustés pour maintenir une concentration de particules dans le flux entrant au moins 30% supérieure à celle du flux sortant (Barille *et al.*, 1993). Le taux standard de filtration d'une huître, de un gramme de chair sèche, est de l'ordre de 2  $\text{l}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{gcs}^{-1}$  (Deslous Paoli *et al.*, 1992 ; Barille *et al.*, 1993). Buhr (1976) détermine un taux maximum de filtration pour *Lanice conchilega* de l'ordre de 60 à 87  $\text{ml}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$ . Le volume des enceintes utilisées dans notre protocole étant d'environ 100 ml, les débits sélectionnés sont faibles, de l'ordre de 600 à 900  $\text{ml}\cdot\text{h}^{-1}$ . Il s'agit du débit minimum qui peut être obtenu en garantissant une bonne stabilité du flux et une sédimentation limitée.

##### b) Sensibilité de l'appareil et significativité de la mesure

Afin de limiter la variabilité des mesures du multisizer, plusieurs comptages successifs du même échantillon sont réalisés. Les trois premiers sont systématiquement écartés pour s'assurer d'une bonne stabilité de la mesure. Les quatre à six comptages suivants sont retenus pour chaque échantillon.

Pour chacune des classes de taille, la moyenne ( $\bar{X}$ ), issue des 4 à 6 comptages successifs, et l'écart-type ( $\sigma$ ) sont calculés. L'erreur standard ( $E_s = \sigma/\sqrt{n-1}$ ) pour chaque classe est exprimée en pourcentage de la moyenne ( $E_s/\bar{X}$ ). L'étude comparative du nombre moyen de particules comptabilisées et de l'erreur standard correspondante, permet de définir qu'en-dessous de 30 particules comptées par canal, l'erreur standard de l'appareil devient trop importante (>10%), et le nombre de particules comptabilisées n'est plus considéré comme significatif. Le spectre est ainsi restreint entre 2,21 et 9 à 14  $\mu\text{m}$ , selon la nature du régime alimentaire.

### c) Détermination des classes de taille

La gamme de taille précédemment définie représente environ 40 à 50 canaux. Vahl (1972) et Palmer & Williams (1980) réduisent leur spectre de particules à 8 classes de taille dans une gamme de 2 à 10  $\mu\text{m}$ . Nous avons déterminé 9 classes de taille suivant une progression exponentielle (Figure 87) de la forme :  $(\varnothing \text{ part.}) = 1,98 \times e^{0,23 \times (\text{n}^\circ \text{classe})}$

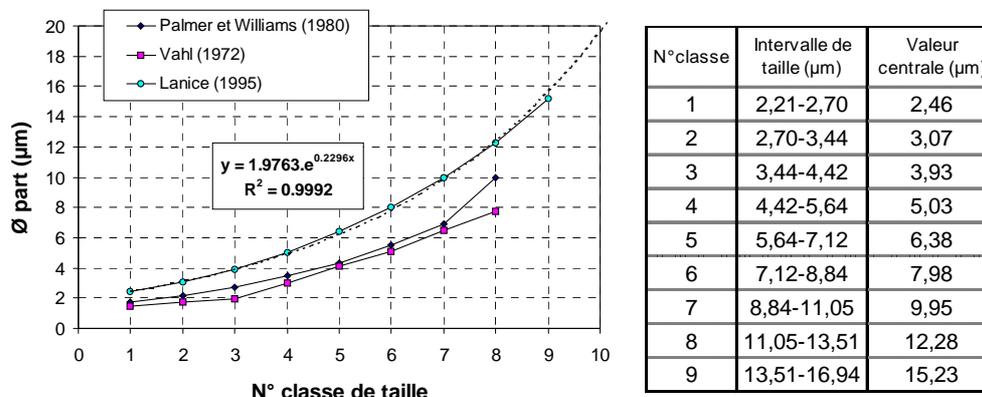


Figure 87 : Détermination des classes de tailles de particules utilisées.

### d) Validation des données

L'ensemble des données obtenues n'a pu faire l'objet d'une interprétation soit du fait de l'inactivité apparente de *Lanice conchilega*, soit du fait de problèmes de sensibilité de l'appareil. Parmi l'ensemble des mesures effectuées, seuls les enregistrements où *Lanice conchilega* présentait une activité suffisante pour que la précision de l'appareil détecte une rétention effective, ont été retenus. Pour cela un test unilatéral de comparaison de moyennes est réalisé sur tous les échantillons pour chaque classe de taille entre les valeurs des mesures résultantes de l'échantillon témoin et celles de l'échantillon testé. Les données issues d'un compteur de particules de type Counter Coulter® sont distribuées selon une loi de Poisson (Kranck & Milligan, 1979 ; Wardlaw, 1985). La distribution des mesures successives sur chaque échantillon ne suit pas systématiquement une loi normale. Cette particularité implique l'utilisation d'un test statistique non paramétrique. Le test de Mann-Whitney (Kruskall-Wallis pour 2 échantillons) est le plus puissant pour ce type d'analyse (Comparaison de 2 moyennes issues de deux échantillons indépendants tirés dans une population non-normale) (Scherrer, 1984). Ce test est réalisé sur les données brutes de comptage de particules par classes de taille, à l'aide du logiciel "Systat®"

## 5. MESURES EXPÉRIMENTALES

### a) Efficacité de rétention

La sédimentation naturelle des particules étant la même dans les deux enceintes comparées, on détermine la fraction consommée par l'animal par différence avec le témoin. Pour chaque enregistrement, l'efficacité de rétention est calculée pour chacune des 8 classes de tailles selon la formule suivante (Anonymes, 1987) :

$$R_i = \frac{[V]_{\text{tem}} - [V]_{\text{mes}}}{[V]_{\text{tem}}} \cdot 100$$

Avec  $R_i$  représentant l'efficacité de rétention pour la classe de taille de particule "i",  $[V]_{\text{tem}}$ , le volume mesuré à la sortie de l'enceinte Témoin,  $[V]_{\text{mes}}$ , le volume mesuré à la sortie de l'enceinte testée.

### b) Spectre de rétention

Richman *et al.* (1977) utilisent un Counter Coulter pour déterminer le taux de broutage d'un copépode. Ils valident les différences observées entre le spectre mesuré et celui d'un témoin par l'intermédiaire d'un test "t". Pour les mêmes raisons que celles développées précédemment, concernant la non-normalité des données issues d'un compteur de particules, l'utilisation d'un test non-paramétrique a été préférée. Pour chaque régime alimentaire, l'ensemble des valeurs calculées de rétention est analysé globalement pour l'ensemble des individus étudiés. La comparaison des mesures réalisées sur *Lanice conchilega* et sur le témoin correspondant est effectuée au moyen d'un test de Wilcoxon, afin de déterminer le spectre de rétention de l'annélide. L'hypothèse posée est la suivante :

$H_0$  : "Il n'y a pas de différence significative des volumes particulaires moyens par classes de taille, entre l'ensemble des échantillons témoins, et l'ensemble des échantillons testés pour un même régime alimentaire".

Une fois cette gamme déterminée, une analyse comparative avec les résultats obtenus sur les huîtres est réalisée afin de déterminer qualitativement la compétition trophique entre les deux espèces.

### c) Taux de filtration

La terminologie de "Taux de filtration" est utilisée ici pour quantifier le volume d'eau épuré à 100% de ses particules par unité de temps et par individu (Buhr, 1976 ; Anonymes, 1987). Il serait sans doute plus judicieux d'employer le terme "taux de capture" pour qualifier la rétention chez *Lanice conchilega*. Pour des raisons pratiques, nous avons conservé la terminologie employée par Buhr (1976). Vahl (1972) calcule ce taux de filtration à partir de la formule suivante :

$$F_{\text{ind}} = D \cdot \frac{[V]_{\text{tem}} - [V]_{\text{mes}}}{[V]_{\text{tem}}}$$

Avec  $F_{\text{ind}}$  représentant le taux filtration en  $\text{l.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ , D, le débit mesuré dans l'enceinte testée ( $\text{l.h}^{-1}$ ).

Pour tenir compte des critères allométriques, le taux de filtration est ramené au poids sec. Barille *et al.* (1993) standardisent ce taux de filtration en fonction de celui d'un individu standard de 1g de poids sec par la formule de Bayne *et al.* (1987) :

$$F_s = (W_s / W_e)^b \cdot F_e$$

Avec  $F_s$  représentant le taux de filtration de l'animal standard,  $W_s$  le Poids de l'animal standard (1g),  $W_e$  le poids mesuré de l'animal, b le coefficient allométrique reliant le poids et le taux de filtration,  $F_e$  le taux de filtration en  $\text{l.h}^{-1}$  non corrigé.

Le facteur d'allométrie utilisé pour l'huître *Crassostrea gigas* est de 0,4 (Barille *et al.*, 1993 ; Raillard *et al.*, 1993). Pour *Lanice conchilega*, la gamme de taille testée ne permet pas une bonne estimation de ce coefficient allométrique. La relation, définie par Buhr, 1976) reliant le taux de filtration et le poids sec a donc été préférée:

$$\text{Log}(\text{Filtration}) = 0,3159 \times \text{Log}(\text{Pds.sec}) + 0,8766.$$

Le coefficient allométrique relatif à la filtration de *Lanice conchilega* utilisé est de 0,3159.

### C. TAUX D'ASSIMILATION

La mesure du taux d'assimilation est réalisée en alimentant le système avec une eau de mer naturelle enrichie en biodépôts d'huître, en phytoplancton et en particules minérales (Silt). Le taux d'assimilation est estimé par la méthode de Conover (1966). Cette méthode requiert la collecte des particules en suspension (PES) dans la solution nutritive ainsi que des fèces de l'animal en quantité suffisante pour en analyser le poids sec et le poids de cendres. Les fèces sont prélevés à la pipette après avoir soumis l'animal, pendant 24h, au régime alimentaire sélectionné. La procédure d'échantillonnage et d'analyse de la nourriture et des fèces est similaire. Chaque prélèvement est passé sur un filtre Whatman GF/C. Après séchage à l'étuve à 50°C pendant 24 h, le filtre est calciné à 450 °C pendant 2 h. Par différence entre le poids sec et le poids de cendres, une estimation des taux de matières minérales et organiques est réalisée. L'efficacité d'assimilation (EA) est donnée par la formule suivante (Bayne & Newell, 1983) :

$$EA = \frac{(F - E)}{(1 - E)} \cdot F$$

Avec F représentant la différence (Poids sec)-(Poids cendres) pour la nourriture et E représentant la différence (Poids sec)-(Poids cendres) pour les fèces.

### D. TAUX DE RESPIRATION

Les taux de respiration sont enregistrés individuellement en milieu confiné (enceinte de 50 ml pour *Lanice conchilega* et 500 ml pour *Crassostrea gigas*) pendant 60 mn au moyen d'une sonde à oxygène "WTW". Un témoin de consommation d'oxygène est également réalisé dans les mêmes conditions et sans animal, pour déduction ultérieure. Afin de maintenir les animaux dans un environnement non stressant, les mesures de respiration sont limitées à une dessaturation en oxygène du milieu de l'ordre de 25%. Les mesures individuelles sont standardisées à un individu de 1 g de poids sec selon Bayne *et al.* (1987). Le coefficient allométrique utilisé pour *Crassostrea gigas* est de :  $b=0,80$  (Bougrier *et al.*, 1995). Celui de *Lanice conchilega* est déterminé à partir de l'analyse de la relation entre la consommation d'oxygène et le poids sec lyophilisé (36h) des individus testés.

### E. BILAN ÉNERGÉTIQUE : POTENTIEL DE CROISSANCE

A partir des résultats obtenus (e.g. assimilation, filtration, respiration) le bilan énergétique est réalisé. Le potentiel de croissance ("*Scope for growth*", SFG) représente l'énergie potentielle disponible pour assurer l'ensemble des productions. Il est calculé par la différence entre l'énergie assimilée (anabolisme) et l'énergie perdue par l'excrétion et le catabolisme de la respiration. L'excrétion, considérée comme négligeable, n'est pas prise en compte dans le calcul du bilan. Exprimé en  $J \cdot h^{-1} \cdot gcs^{-1}$ , le potentiel de croissance se calcule à partir de la formule suivante (Bayne et Newell, 1983) :

$$SFG = E_a \cdot C - R$$

Avec SFG représentant le taux de production (Scope for growth) ( $J \cdot h^{-1} \cdot gcs^{-1}$ ),  $E_a$ , l'efficacité d'assimilation (%), C, l'énergie consommée, et R, l'énergie perdue par la respiration. Les composantes physiologiques sont converties en terme d'énergie :

$$C = F \cdot P^{-b_f} \cdot POM \cdot E_{POM}$$

$$R = OR \cdot P^{-b_o} \cdot E_R$$

Avec F représentant le taux de filtration ( $l \cdot h^{-1} \cdot gcs^{-1}$ ), P, le poids sec individuel (g),  $B_f$  le coefficient allométrique de la filtration, POM le taux de matière organique particulaire ( $mg \cdot l^{-1}$ ),

$E_{\text{POM}}$ , le coefficient énergétique de POM ( $\text{J.mg POM}^{-1}$ ), OR le taux de Respiration ( $\text{ml O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$ ),  $B_o$  le coefficient allométrique de la respiration,  $E_R$ , le coefficient énergétique de la respiration ( $\text{J.ml O}_2^{-1}$ ).

Les coefficients de conversion énergétique utilisés sont :

$$E_R = 20.08 \text{ J.ml O}_2^{-1} \text{ (Bayne \& Newell, 1983)}$$

$$E_{\text{POM}} = 10 \text{ J.mg POM}^{-1} \text{ (Gouletquer \& Wolowicz, 1989 ; Haure, comm. pers.)}$$

## **F. EVALUATION QUANTITATIVE DE LA COMPÉTITION TROPHIQUE**

La compétition trophique entre les deux espèces est envisagée par extrapolation des résultats obtenus à une situation de terrain. La biomasse d'huîtres, exprimée en poids sec de chair par  $\text{m}^2$  est estimée à partir des données issues de l'estimation des stocks de *Crassostrea gigas* en Baie des Veys par l'IFREMER (Kopp *et al.*, 1991). Le suivi de croissance de la population de *Lanice conchilega*, en cours depuis juin 1994, permet d'estimer la biomasse moyenne de l'annélide. A partir des résultats standardisés, une évaluation des taux de respiration et de filtration des deux populations permettra de quantifier la compétition entre les deux espèces *Crassostrea gigas* et *Lanice conchilega*.

### III. RÉSULTATS

#### A. SPECTRE DE RÉTENTION ET EFFICACITÉ DE FILTRATION

Cent douze mesures ont été effectuées sur l'ensemble des trois régimes alimentaires. Du fait de la différence de charge particulaire rencontrée, deux séries ont été réalisées en eau de mer naturelle à des débits différents ( $351 \text{ ml.h}^{-1}$  et  $740 \text{ ml.h}^{-1}$ ). Au terme de l'expérimentation, seules 48 mesures se sont révélées significatives au test de Mann-Whitney, traduisant une activité de filtration de l'animal, elles ont donc été retenues en vue de leur exploitation.

Pour les trois régimes alimentaires utilisés, et lorsque les débits utilisés sont supérieurs à  $500 \text{ ml.h}^{-1}$ , la rétention de *Lanice conchilega* est significative sur les particules d'un diamètre supérieur à  $3,5 \mu\text{m}$  [Tableau 22 (A), (C), (D)]. En eau de mer naturelle faiblement chargée (B), la rétention est significative dès les tailles de particules de  $2 \mu\text{m}$ . Elle progresse régulièrement pour atteindre 25 à 48 % du volume particulaire en fonction de la charge sestonique et du débit pour les tailles de particules de 10 à  $15 \mu\text{m}$ .

Particule Size			Retention Efficiency (%)			
Group (N°)	Group ( $\mu\text{m}$ )	Central value ( $\mu\text{m}$ )	(A) Natural sea water	(B) Natural sea water	(C) Phytoplankton	(D) Oyster Biodeposits
1	2.21 - 2.70	<b>2.46</b>	-0.19 ( $\pm 5.8$ )	<b>10.49</b> ** ( $\pm 6.8$ )	-	-2.32 ( $\pm 4.8$ )
2	2.70 - 3.44	<b>3.07</b>	-1.07 ( $\pm 6.3$ )	<b>12.53</b> ** ( $\pm 7.7$ )	-5.38 ( $\pm 9.1$ )	0.34 ( $\pm 4.2$ )
3	3.44 - 4.42	<b>3.93</b>	-0.48 ( $\pm 8.2$ )	<b>15.93</b> ** ( $\pm 9.7$ )	<b>11.65</b> ** ( $\pm 20.2$ )	<b>3.06</b> ** ( $\pm 4$ )
4	4.42 - 5.64	<b>5.03</b>	<b>6.39</b> ** ( $\pm 6.8$ )	<b>22.54</b> ** ( $\pm 11.4$ )	<b>8.49</b> ** ( $\pm 13.1$ )	<b>7.96</b> ** ( $\pm 5.7$ )
5	5.64 - 7.12	<b>6.38</b>	<b>10.46</b> ** ( $\pm 5.4$ )	<b>30.05</b> ** ( $\pm 9.8$ )	1.99 ( $\pm 18.5$ )	<b>13.18</b> ** ( $\pm 7.1$ )
6	7.12 - 8.84	<b>7.98</b>	<b>10.08</b> ** ( $\pm 3.8$ )	<b>34.93</b> ** ( $\pm 13.7$ )	<b>20.22</b> ** ( $\pm 6.2$ )	<b>15.41</b> ** ( $\pm 7.5$ )
7	8.84 - 11.05	<b>9.95</b>	<b>16.34</b> ** ( $\pm 4.8$ )	<b>45.36</b> ** ( $\pm 14.5$ )	<b>25.98</b> ** ( $\pm 11$ )	<b>22.38</b> ** ( $\pm 9.6$ )
8	11.05 - 13.51	<b>12.28</b>	<b>25.2</b> ** ( $\pm 4.6$ )	<b>43.65</b> ** ( $\pm 16.5$ )	-	<b>30.72</b> ** ( $\pm 13.9$ )
9	13.51 - 16.94	<b>15.23</b>	-	<b>48.91</b> ** ( $\pm 9.7$ )	-	-
Mean flow ( $\text{ml.h}^{-1}$ )			740	351	815	550
Particle Volume ( $\mu\text{m}^3$ ) in 500 $\mu\text{l}$			1 565 000	409 330	3 800 000	2 443 000
Seston ( $\text{mg.l}^{-1}$ )			22.01	8.22	19.94	12.69
POM ( $\text{mg.l}^{-1}$ [%])			3.93 [17.9]	1.57 [19.21]	2.99 [15.01]	1.23 [9.76]
Number of data			14	10	13	11

Tableau 22 : Pourcentage de rétention ( $\pm$  écart type) de *Lanice conchilega* soumis à trois régimes alimentaires différents en fonction de la gamme de taille de particules. "\*\*\*\*" : probabilité issue du test de Wilcoxon inférieur à 5% ; "-" nombre de particules comptabilisées non significatif selon le test de Mann-Whitney (Scherrer, 1984).

*Crassostrea gigas* présente une efficacité de rétention de 18 à 40 % dès les tailles de particules de  $2 \mu\text{m}$  pour les 3 régimes alimentaires utilisés (Tableau 23). Cette rétention augmente jusqu'à des valeurs de 85 % pour les particules de  $12 \mu\text{m}$  en eau de mer naturelle, contre 47 % pour les individus soumis à une alimentation constituée de Biodépôts.

Particule Size			Retention Efficiency (%)		
Group (N°)	Group (µm)	Central value (µm)	(A) Natural sea water	(C) Phytoplankton	(D) Oyster Biodeposits
1	2.21 - 2.70	2.46	42.6 ** (±7.9)	18.32 (±19.1)	18.99 ** (±8.9)
2	2.70 - 3.44	3.07	46.33 ** (±8.8)	16.61 ** (±10.9)	26.69 ** (±12.5)
3	3.44 - 4.42	3.93	54.8 ** (±7.1)	17,42 (±25.9)	37.28 ** (±17)
4	4.42 - 5.64	5.03	60.6 ** (±8.3)	25.66 ** (±25.6)	44.28 ** (±21)
5	5.64 - 7.12	6.38	74.02 ** (±4.5)	44.85 ** (±14.4)	47.78 ** (±23.1)
6	7.12 - 8.84	7.98	81.12 ** (±3.2)	56.9 ** (±9.3)	48.67 ** (±23.5)
7	8.84 - 11.05	9.95	80.51 ** (±3.5)	56.45 ** (±20.7)	49.09 ** (±25.5)
8	11.05 - 13.51	12.28	84.65 ** (±8.3)	65.34 ** (±15.7)	47.35 ** (±25.5)
9	13.51 - 16.94	15.23	-	-	-
Mean flow (ml.h <sup>-1</sup> )			5160	5985	4680
Number of data			3	4	3

Tableau 23 : Pourcentage de rétention (± écart type) de *Crassostrea gigas* soumis à trois régimes alimentaires différents en fonction de la gamme de taille de particules. "\*\*\*\*" : probabilité issue du test de Wilcoxon inférieur à 5% ; "-" nombre de particules comptabilisées non significatif selon le test de Mann-Whitney. Scherrer, 1984)

Quel que soit le régime alimentaire utilisé, la filtration individuelle montre que *Lanice conchilega* devient efficace dans sa rétention pour les gammes de tailles de particules supérieures à 4 µm (20 à 125 ml.h<sup>-1</sup>.ind<sup>-1</sup>). Au-delà, l'efficacité de filtration augmente de manière quasi-linéaire pour l'alimentation en eau de mer naturelle et en biodépôts. En régime trophique phytoplanctonique, une baisse de rétention est observée pour les particules comprises entre 5,64 et 7,12 µm. Dans les plus grosses gammes de taille de particules étudiées (au de là de 12 µm) la vitesse de filtration dépasse 120 ml.h<sup>-1</sup>.ind<sup>-1</sup> quel que soit le type de régime alimentaire.

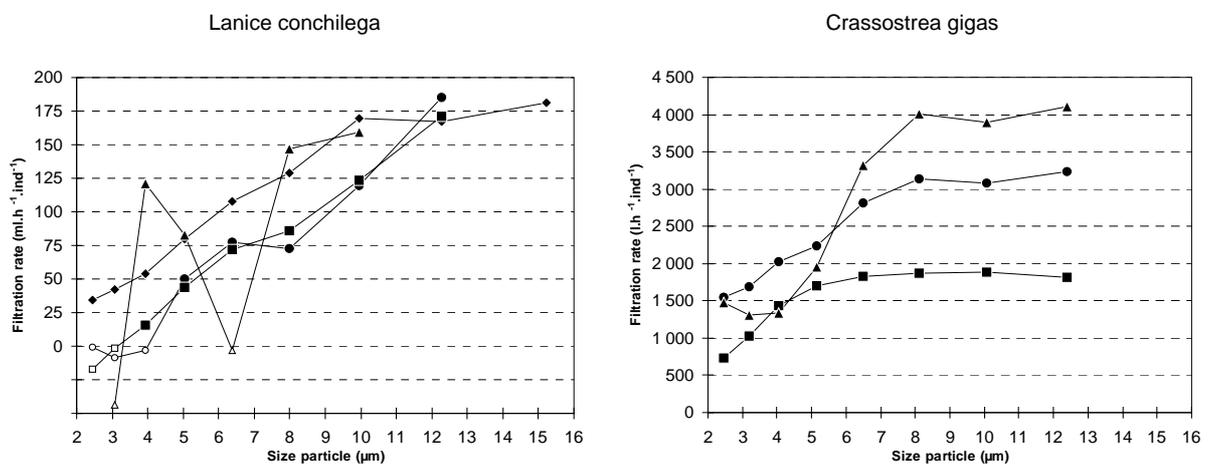


Figure 88 : Efficacité de filtration comparée de *Lanice conchilega* et *Crassostrea gigas* en fonction de la gamme de taille des particules et du type de régime alimentaire. ● : Eau de mer naturelle (A) ; ◆ : Eau de mer naturelle (B) ; \* : Phytoplancton ; ■ : biodépôts ; symbole blanc : Rétention non significative :  $p > 0.05$  (Wilcoxon)

La filtration individuelle de l'huître est significative sur l'ensemble de la gamme de particules. Elle est systématiquement supérieure à celle de *Lanice conchilega*. La vitesse de filtration est comprise entre 1 à 1,5 l.h<sup>-1</sup>.ind<sup>-1</sup> pour des tailles de particules de 2 à 3 µm et se stabilise, en fonction des types de régimes alimentaires, entre 2 et 4 l.h<sup>-1</sup>.ind<sup>-1</sup> au-delà de 7 à 8 µm. Malgré les différences dans les taux de filtration observés, les deux espèces sont capables de retenir des particules dans les mêmes gammes (> 4 µm). A la différence de *Crassostrea gigas*, dont le taux de filtration se stabilise à un seuil maximum, l'efficacité de

*Lanice conchilega* semble continuer d'augmenter au-delà de la gamme de taille de particules étudiée.

<i>Lanice conchilega</i>	Retention Efficiency (%)	Filtration rate (ml.h <sup>-1</sup> .ind <sup>-1</sup> )	Std filtration rate (l.h <sup>-1</sup> .dmw <sup>-1</sup> )
Natural sea water (A)	13.2 (± 3.6)	97.05 (± 22.89)	<b>0,23 (± 0,06)</b>
Natural sea water (B)	28.3 (± 11.2)	103.57 (± 62.22)	<b>0,20 (± 0,15)</b>
Phytoplankton	12.8 (± 4.9)	108.09 (± 58.46)	<b>0,33 (± 0,14)</b>
Biodeposits	13.3 (± 6.7)	73.91 (± 44.06)	<b>0,14 (± 0,08)</b>
<i>mean</i>	<b>16.9 (± 7.6)</b>	<b>95.66 (± 15.19)</b>	<b>0.225 (± 0.08)</b>

Tableau 24 : Résultats globaux de rétention et de taux de filtration standardisés pour *Lanice conchilega* selon les différents régimes alimentaires utilisés (Ecart type entre parenthèses).

Les taux de filtration, de *Lanice conchilega* et *Crassostrea gigas*, ont été calculés pour chaque individu testé à partir de l'ensemble de la rétention sur toute la gamme significative du spectre de particules, puis standardisés au gramme de poids de chair (Tableau 24 et Tableau 25). Les résultats montrent que, sur l'ensemble du spectre de particules, on observe une efficacité de rétention largement supérieure chez *Crassostrea gigas* (de 46 à 80 % selon le régime alimentaire) que chez *Lanice conchilega* (de 12 à 28 %).

<i>Crassostrea gigas</i>	Retention Efficiency (%)	Filtration rate (ml.h <sup>-1</sup> .ind <sup>-1</sup> )	Std filtration rate (l.h <sup>-1</sup> .dmw <sup>-1</sup> )
Natural sea water	80.5 (± 3.6)	4141.96 (± 626.89)	<b>3.19 (± 0.49)</b>
Phytoplankton	49.7 (± 10.2)	3012.68 (± 823.87)	<b>2.33 (± 0.64)</b>
Biodeposits	46.1 (± 1.1)	2156.75 (± 250.69)	<b>1.78 (± 0.21)</b>
<i>mean</i>	<b>58.8 (± 18.9)</b>	<b>3103.8 (± 995.74)</b>	<b>2.43 (± 0.71)</b>

Tableau 25 : Résultats globaux de rétention et de taux de filtration standardisés pour *Crassostrea gigas* selon les différents régimes alimentaires utilisés (Ecart type entre parenthèses).

Cette tendance se répercute sur les taux de filtration individuels. Les valeurs calculées, standardisées à un individu de 1 gcs, sur *L. conchilega* (0.225 ± 0.08 l.h<sup>-1</sup>.gcs<sup>-1</sup> en moyenne) représentent de 7 % (eau de mer naturelle) à 14% (phytoplancton) de celles obtenues sur *C. gigas* (2,43 ± 0,71 l.h<sup>-1</sup>.gcs<sup>-1</sup> en moyenne).

## B. RENDEMENT D'ASSIMILATION

Les mesures de rendements d'assimilation ont été réalisées en alimentant le système par de l'eau de mer naturelle enrichie de phytoplancton et de seston minéral. La charge particulaire organique représente en moyenne 30% de la charge sestonique globale. Les résultats obtenus sur *Lanice conchilega* (Tableau 26) montrent des valeurs d'assimilation moyenne de 44%. Chez *Crassostrea gigas*, les résultats sont comparables (49%)

Experimental Diet			<i>Lanice conchilega</i>				<i>Crassostrea gigas</i>			
	Dry Wt (±SD) (mg.l <sup>-1</sup> )	POM (±SD) (%)	Faeces products			Assimilation Rate [AR]	Faeces products			Assimilation Rate [AR]
			Ind. Number	Dry Weight (mg.l <sup>-1</sup> )	POM (%)		Ind. Number	Dry Weight (mg.l <sup>-1</sup> )	POM (%)	
1	26.7 (±0.94)	27.8 (±5.2)	Lc01	14,79	22,79%	<b>0,23</b>	Cg1	57,31	19,70%	<b>0,36</b>
			Lc02	14,56	21,77%	<b>0,28</b>				
			Lc03	10,95	23,55%	<b>0,20</b>				
			Lc04	12,41	24,09%	<b>0,17</b>				
2	19.5 (±0.7)	29.9 (±1.2)	Lc01	10,06	20,67%	<b>0,39</b>	Cg2	46,74	15,00%	<b>0,59</b>
			Lc02	10,35	19,91%	<b>0,42</b>	Cg3	31,71	21,54%	<b>0,36</b>
			Lc03	8,58	23,31%	<b>0,29</b>				
			Lc04	9,54	24,54%	<b>0,24</b>				
3	17.3 (±1.2)	33.5 (±2.1)	Lc05	9,06	21,41%	<b>0,46</b>	Cg4	35,45	23,10%	<b>0,40</b>
			Lc06	12,29	18,31%	<b>0,56</b>				
			Lc07	12,27	17,76%	<b>0,57</b>				
			Lc08	11,74	17,98%	<b>0,57</b>				
			Lc09	19,26	15,52%	<b>0,64</b>				
4	17.3 (±1.2)	33.5 (±2.1)	Lc10	10,79	21,31%	<b>0,46</b>	Cg5	71,37	13,06%	<b>0,70</b>
			Lc11	14,47	19,91%	<b>0,51</b>				
			Lc12	12,41	20,22%	<b>0,50</b>				
			Lc13	11,98	20,03%	<b>0,50</b>				
			Lc14	11,26	18,74%	<b>0,51</b>				
5	18.7 (±1.8)	31.8 (±0.03)	Lc15	23,32	11,02%	<b>0,73</b>	Cg6	29,83	23,30%	<b>0,40</b>
			Lc16	10,18	20,52%	<b>0,45</b>				
			Lc17	14,25	16,91%	<b>0,56</b>				
			Lc18	13,51	17,47%	<b>0,55</b>				
							Cg7	24,76	22,54%	<b>0,42</b>
							Cg8	53,31	15,72%	<b>0,60</b>
							Cg9	66,18	16,02%	<b>0,59</b>

Tableau 26 : Efficacité d'assimilation de *Lanice conchilega* et *Crassostrea gigas* calculée selon la méthode de Conover, 1966)

Compte tenu de la charge sestonique de l'eau de mer utilisée (21,23 mg.l<sup>-1</sup>) et des taux de filtration standardisés déterminés pour les deux espèces, la quantité de seston retenu par *Lanice conchilega* dans ces conditions représente **4,77 mg.h<sup>-1</sup>.gcs<sup>-1</sup>**. La quantité de seston total retenue par *Crassostrea gigas* dans les mêmes conditions est de **51,58 mg.h<sup>-1</sup>.gcs<sup>-1</sup>**. A biomasse équivalente, l'activité de rétention de *Lanice conchilega* représente donc **9,2 %** de celle développée par *Crassostrea gigas*. La fraction assimilée de la nourriture retenue représente respectivement **25,27 mg.h<sup>-1</sup>.gcs<sup>-1</sup>** pour *Crassostrea gigas* contre **2,10 mg.h<sup>-1</sup>.gcs<sup>-1</sup>** pour *Lanice conchilega*, soit **7,7 %** du stock alimentaire consommé par les deux espèces.

### C. TAUX DE RESPIRATION

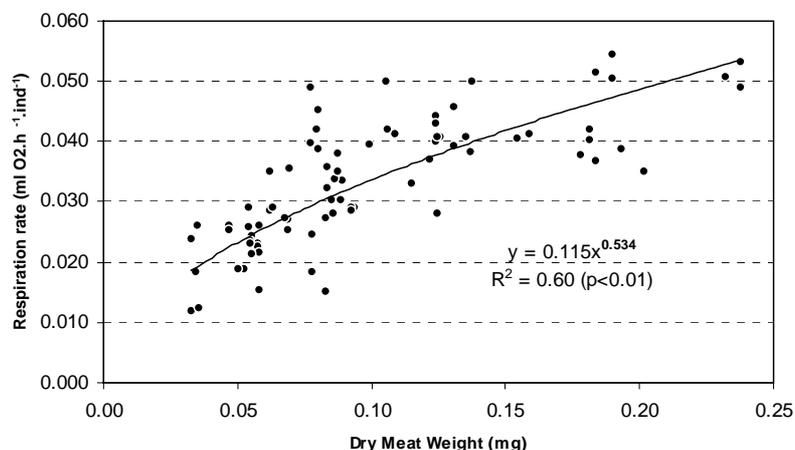


Figure 89 : Détermination de la relation d'allométrie liant la consommation d'oxygène et le poids sec individuel.

Les 90 mesures réalisées ont permis de déterminer, chez *Lanice conchilega*, une relation d'allométrie pour la respiration de la forme :  $R = 0,115 \cdot W^{0,534}$  ( $r^2 = 0,60$ ) avec R représentant la consommation d'oxygène et W le poids individuel. Cette relation permet de déterminer le coefficient allométrique pour *Lanice conchilega* :  $b=0,534$ .

Les taux de respiration standardisés de *Lanice conchilega* varient de 0,06 à 0,193  $\text{mlO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$  pour une valeur moyenne de **0,113  $\text{mlO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** . Les mesures effectuées sur *Crassostrea gigas* montre une consommation standardisée moyenne de **0,68  $\text{mlO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** .

## **D. POTENTIEL DE CROISSANCE**

Pour *Lanice conchilega* l'efficacité d'assimilation calculée est de **44 %** pour un taux de filtration correspondant de **0,225  $\text{l} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** . La quantité de POM (Matière Organique Particulaire) présente dans la ressource nutritive est de **6,35  $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$** . Le coefficient utilisé de conversion énergétique de la POM est de **10  $\text{J} \cdot \text{mg} \cdot \text{POM}^{-1}$** . Exprimée en terme d'énergie, la fraction assimilée représente donc **14,29  $\text{J} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** . Le taux de respiration moyen standardisé est de **0,113  $\text{mlO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** . Le coefficient de conversion énergétique utilisé est de **20,08  $\text{J} \cdot \text{mlO}_2^{-1}$** . L'énergie catabolisée par la respiration représente **2,27  $\text{J} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** .

Le taux de production obtenu, sur la base de ces résultats, pour *Lanice conchilega* est de **4,01  $\text{J} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** .

Pour *Crassostrea gigas* l'efficacité d'assimilation mesurée est de : **49 %** et le taux de filtration standardisé de **2,43  $\text{l} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$**  la fraction de nourriture assimilée représente, en terme énergétique : **154,31  $\text{J} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** . La perte d'énergie liée à la respiration (**0,62  $\text{mlO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** ) est estimée à **12,45  $\text{J} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** . Le taux de production de *Crassostrea gigas* obtenu est de **61,96  $\text{J} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$** .

## IV. DISCUSSION

Quel que soit le type de régime alimentaire utilisé, les résultats montrent l'aptitude de *Lanice conchilega* à retenir des particules en suspension. Cette rétention devient efficace à partir de tailles voisines de 4  $\mu\text{m}$ . Les valeurs de rétention négatives obtenues en dessous de 4  $\mu\text{m}$  ne sont pas représentatives d'une production de particules par l'animal. Des phénomènes similaires ont été observés par Vahl (1972) sur *Mytilus edulis* pour des gammes de taille inférieures à 2  $\mu\text{m}$ . Il explique cette émission apparente de particules par des phénomènes d'agrégations ou de production de mucus. Les processus de rétention chez les polychètes, et plus précisément chez *Lanice conchilega* n'ont été abordés que par Buhr (1976). La rétention a été mise en évidence par cet auteur sur des particules d'environ 7  $\mu\text{m}$  (phytoplancton : *Dunaliella marina*). Les résultats de mon travail montrent que *Lanice conchilega* est en mesure de retenir des particules plus petites.

Au-delà de 4  $\mu\text{m}$ , l'efficacité de rétention semble augmenter de manière linéaire avec la taille des particules. Toutefois, en ce qui concerne le régime trophique phytoplanctonique, on observe chez *Lanice conchilega* une absence de rétention sur les particules de la gamme 5,6 à 7,1  $\mu\text{m}$ . Cette classe de taille de particules correspond à l'intervalle entre les deux souches phytoplanctoniques utilisées (Figure 86). La rétention semble donc avoir lieu préférentiellement sur les particules représentatives des deux souches phytoplanctoniques. La question peut alors être posée d'une éventuelle sélection des particules en suspension retenues. Ce processus, a été démontré chez *Crassostrea gigas* (Razet *et al.*, 1990 ; Deslous Paoli *et al.*, 1992 ; Barille *et al.*, 1993), mais n'a jamais fait l'objet d'une étude chez *Lanice conchilega*.

Les résultats obtenus sur *Crassostrea gigas* confirment ceux disponibles dans la littérature (Palmer & Williams, 1980 ; Barille *et al.*, 1993). L'huître est susceptible de retenir des particules dès 2  $\mu\text{m}$ . L'efficacité de rétention augmente progressivement pour atteindre un seuil maximum entre 6 et 8  $\mu\text{m}$ . Cette particularité n'est pas observée chez *Lanice conchilega* dont l'efficacité de rétention semble augmenter au-delà de la gamme de taille de particules étudiées (2 à 15  $\mu\text{m}$ ).

Les résultats montrent la capacité de *Lanice conchilega* à prélever des particules en suspension dans des gammes de taille comparables à celles retenues par *Crassostrea gigas*. La compétition trophique est donc potentiellement effective.

D'un point de vue quantitatif, pour des *Lanice* comparables en taille à ceux utilisés dans la présente étude, Buhr (1976) détermine des taux de filtration individuels de l'ordre de 87  $\text{ml}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$ . Ces mesures ont été obtenues en présence d'un régime alimentaire constitué exclusivement de phytoplancton : *Dunaliella marina* (7,5 par 5,0  $\mu\text{m}$ ). Pour la même gamme de taille, nos résultats montrent un taux de filtration similaire de l'ordre de **50 à 90  $\text{ml}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$**  selon le régime trophique, confirmant les résultats précédents malgré une méthodologie différente.

Les valeurs de filtration, standardisées à un animal de 1g de poids sec, montrent une grande disparité entre les deux espèces : de **1,78 à 3,19  $\text{l}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{gcs}^{-1}$**  pour *Crassostrea gigas*, contre **0,14 à 0,33  $\text{l}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{gcs}^{-1}$**  pour *Lanice conchilega*. Deslous Paoli *et al.* (1992) déterminent un taux standard de filtration pour *Crassostrea gigas* de l'ordre de 2  $\text{l}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{gcs}^{-1}$ , valeur reprise par Raillard *et al.* (1993) dans le cadre d'une modélisation du comportement alimentaire de *Crassostrea gigas*. Barille *et al.* (1993) déterminent un taux de filtration moyen de 2,2  $\text{l}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{gcs}^{-1}$ . Les valeurs obtenues dans la présente étude sont donc conformes aux travaux déjà réalisés. Concernant *Lanice conchilega*, aucune valeur comparative n'est disponible dans la littérature, cependant la différence marquée avec *Crassostrea gigas* n'est pas surprenante puisque *Crassostrea gigas* présente un mode alimentaire exclusivement filtreur, à la différence de *Lanice conchilega* qui ne peut être considéré comme filtreur strict. L'activité suspensivore de *Lanice*, mise en évidence par Buhr (1976), doit être considérée comme semi-active. Selon nos observations comportementales réalisées en aquarium et

dans les enceintes de mesure, *Lanice conchilega* déploie ses tentacules muqueux autour de son panache sableux pour retenir les particules présentes dans le flux. La production de mucus et les mouvements ciliaires développés tout au long des tentacules sont également révélateurs d'une part active dans la rétention.

Etant données les différences développées par les deux espèces dans leur stratégie de rétention, il paraît donc logique d'observer une différence significative dans les efficacités de filtration respectives. Malgré cela, et dans les conditions expérimentales définies, l'estimation du taux de filtration standardisé à un individu de 1g de poids sec montre que l'activité de *Lanice conchilega* atteint 14 % de celle de *Crassostrea gigas*.

Le taux d'assimilation mesuré sur *Crassostrea gigas* (0,49) est conforme aux valeurs trouvées dans la littérature (Raillard *et al.*, 1993). Les résultats sur *Lanice conchilega* varient de 0,17 à 0,73, ce qui peut sembler légèrement inférieur à ceux de Buhr (1976) (AE = 43,3 à 90,2). Toutefois, cet auteur utilisait dans son protocole une alimentation enrichie en algue phytoplanctonique (*Dunaliella marina*) à fort degré d'assimilation (94,4 % de POM contre 30,4 % dans notre travail). Compte tenu de la rareté des données dans la littérature, il n'a pas été possible de comparer nos résultats avec ceux d'autres auteurs. Grémare & Amouroux (1988), dans un travail sur la modélisation de l'écophysiologie de l'annélide polychète térébellidé *Eupolyornia nebulosa*, ne sont pas parvenus à déterminer expérimentalement la quantité de matière organique ingérée et assimilée.

Les taux de respiration mesurés sur *Lanice conchilega* dans nos conditions expérimentales nous ont permis d'évaluer une relation d'allométrie entre la consommation d'oxygène et le poids sec individuel. Les différents travaux réalisés dans ce domaine sur des polychètes sont rares (Grémare & Amouroux, 1988 ; Grémare *et al.*, 1989 ; Riisgård, 1989 ; Riisgård & Ivarsson, 1990). Seul ces derniers ont réalisé une étude allométrique de la respiration sur *Sabella penicillus*. Nos résultats ne diffèrent pas fondamentalement de ceux de ces auteurs (Figure 90).

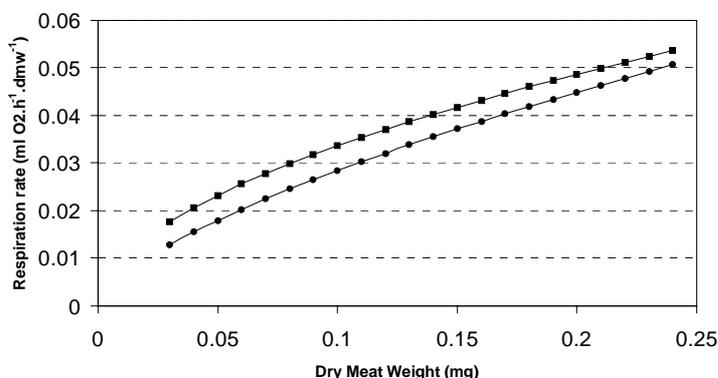


Figure 90 : Modèle allométrique développé sur *Lanice conchilega* (■) [ $R = 0.115 \cdot W^{0.536}$ ] (présent travail) comparé au modèle développé par Riisgård & Ivarsson (1990) sur *Sabella penicillus* (●). [ $R = 0.13 \cdot W^{0.66}$ ]

*Crassostrea gigas* présente un bilan métabolique bien supérieur à celui de *Lanice conchilega* (respectivement **61,96 J.h<sup>-1</sup>.gcs<sup>-1</sup>** contre **4,02 J.h<sup>-1</sup>.gcs<sup>-1</sup>**). Cette différence importante est liée au fait que l'huître *Crassostrea gigas* est particulièrement bien adaptée à la filtration active, alors que chez *Lanice conchilega* ce type d'alimentation conserve un caractère passif et sans doute accessoire. Toutefois, des mesures réalisées sur le terrain (Ropert, 1996 ; Ropert *et al.*, 1996b) montrent qu'en terme de biomasse *in situ*, le développement de la population de *Lanice conchilega* dépasse largement celle des huîtres cultivées. Sur la zone de prélèvement, une estimation des biomasses en présence a permis d'évaluer le poids sec d'huîtres à 278 gcs.m<sup>-2</sup> (N=403 ; Err Std = 5,6 g) (d'après Kopp *et al.*, 1991) contre 717 gcs.m<sup>-2</sup> pour *Lanice conchilega* (densité moyenne de 3 500 ind.m<sup>-2</sup>, N=473, Err. Std. = 15,1 g), soit un rapport de biomasse d'environ 2,6 en faveur de *Lanice conchilega*. Dans ces conditions, l'extrapolation de nos résultats, détermine des taux de filtration

ramenés au mètre carré de **670 l.h<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>** pour *Crassostrea gigas* contre **161 l.h<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>** pour *Lanice conchilega*, soit près de 25% de l'activité de filtration de l'huître. Cette proportion met en évidence la compétition trophique potentielle entre les deux espèces. Du point de vue de la consommation d'oxygène dans le milieu, l'activité de *Lanice conchilega* représente près de 45 % (**81,0 mlO<sub>2</sub>.h<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>**) de celle des huîtres en élevage (**189 mlO<sub>2</sub>.h<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>**)

Si l'activité suspensivore de *Lanice conchilega* a bien été démontrée, elle n'a été quantifiée qu'en condition bien particulière de laboratoire. Il apparaît nécessaire d'étendre ces expériences à partir des résultats obtenus. En particulier, la prise en compte de la variabilité des conditions environnementales (e.g. température, charge sestonique, capacité trophique du milieu) permettrait de compléter considérablement les résultats obtenus dans le présent travail.

Parallèlement, et dans le cadre d'une approche globale de la biologie de *Lanice conchilega*, il serait intéressant de s'attacher à la nature des facteurs responsables du changement de comportement trophique, tout en vérifiant *in situ* cette compétition trophique. Fréchette *et al.* (1992), sur *Mytilus edulis*, développent une relation entre la biomasse et la densité (diagramme B-N) afin d'optimiser les densités d'élevage et la nature des facteurs limitants (espace ou nourriture). Buhr (1976) émet l'hypothèse d'une densité dépendance responsable de la transition du mode dépositivore à suspensivore, et donc d'un facteur purement physique. Cependant on peut également s'interroger sur le rôle de la disponibilité en nourriture du milieu, et en particulier de l'influence de la production des biodépôts en provenance de *Crassostrea gigas* (Dinet *et al.*, 1990). L'enrichissement de la colonne d'eau en particules organiques sur le site ostréicole pourrait être un facteur important dans le choix du comportement alimentaire de *Lanice conchilega*. D'après les travaux de Sornin (1981) la production journalière de biodépôts, issue des biomasses ostréicoles, représente de 14 à 20 tonnes (poids sec) par hectare dans des conditions d'élevages similaires à celles de la Baie des Veys. Pour l'ensemble des parcs cette production représenterait entre 2 000 et 3 000 tonnes quotidiennement soit 3 à 4 fois la biomasse de la population de *Lanice* [715 tonnes poids sec (Ropert *et al.*, 1996a ; Ropert & Dauvin, 1999)]

Par ailleurs, l'étude de la relation liant *Lanice conchilega* et *Crassostrea gigas* et la compréhension des phénomènes de prolifération permettrait d'envisager l'impact de celle-ci sur l'écosystème. Il apparaît que les principaux facteurs à retenir pour expliquer la croissance des mollusques sont la température, la charge sestonique, la matière organique et la biomasse phytoplanctonique (Héral *et al.*, 1986). Outre la compétition trophique directe représentée par *Lanice conchilega*, cette annélide est également susceptible de provoquer une remise en suspension des particules (Carey, 1983), et par-là même de modifier la composition de la colonne d'eau. *Lanice conchilega*, par sa seule présence, pourrait ainsi induire un impact indirect sur la "remobilisation" de cette nourriture potentielle pour *Crassostrea gigas*. De plus, comme il a été montré au cours de ce travail, la compétition ne se situe pas uniquement au niveau trophique. On peut en effet, sur la base des résultats relatifs à la respiration, s'interroger sur l'impact de cette population, dans des conditions environnementales extrêmes de désaturation en oxygène. Localement, de telles situations ne sont pas exceptionnelles en période estivale. Elles coïncident également avec l'observation de mortalités importantes parmi les huîtres en élevage. La question est alors posée de la contribution de la population de *Lanice conchilega* dans l'apparition de ces périodes d'appauvrissement du milieu en oxygène, et indirectement de leur impact sur la survie des espèces aquacoles en Baie des Veys.

## ***CONCLUSION & PERSPECTIVES***

Espèce à large spectre de distribution (Holthe, 1978), *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) a fait l'objet de nombreux travaux. Fauvel (1927) en fait une description morphologique détaillée. Depuis, nombreux sont les auteurs ayant été confrontés de près ou de loin à cette annélide. Vovelle (1963), Amoureux (1966, 1972), Buhr & Winter (1977), Buhr (1979), Féral (1988) se sont intéressés à son écologie. La physiologie et l'étude du comportement alimentaire ont été abordés par Seilacher (1951), Dales (1955), Ziegelmeier (1969), Buhr (1976), Buhr & Winter (1977) et Fauchald & Jumars (1979). La physiologie de la reproduction et le développement larvaire ont été largement détaillés, depuis les caractéristiques de la gamétogenèse (Keßler, 1963 ; Smith, 1989a), jusqu'aux différentes phases de développement larvaire (Keßler, 1963 ; Bhaud, 1979 ; Heimler, 1981 ; Bhaud, 1988 ; Smith, 1989b ; Bhaud & Cazaux, 1990 ; Bhaud & Duchêne, 1995). Les liens étroits existant entre l'animal, son tube sableux, et le sédiment d'accueil ont été abordés à différents niveaux : construction du tube sableux (Seilacher, 1951 ; Dales, 1955 ; Ziegelmeier, 1969 ; Féral, 1988) ; influence du sédiment sur la sélection des particules constitutives (Seilacher, 1951 ; Ziegelmeier, 1952 ; Lafon, 1959 ; Hommeril, 1962 ; Vovelle, 1963 ; Amoureux, 1966 ; Ziegelmeier, 1969 ; Buhr, 1979 ; Féral, 1988), mais également influence du tube sur l'environnement proche (Eckman *et al.*, 1981 ; Carey, 1983 ; Eckman & Nowell, 1984 ; Féral, 1988 ; Jones & Jago, 1993).

Toutefois, si la bibliographie sur le sujet est relativement abondante, beaucoup plus rares sont les travaux dont l'objectif annoncé consistait à suivre dans le temps l'évolution et le développement de cette espèce. Seuls les travaux de Buhr (1976, 1979, 1981), Buhr & Winter (1977) puis Féral (1988) sont allés dans ce sens. Cependant, Buhr étudiait une population subtidale, située par 15 m de fond, les caractéristiques environnementales de son sujet d'étude restant éloignées de celles d'une zone intertidale. Féral (1988), pour sa part, engageait une approche biosédimentaire consistant, à travers l'étude de deux populations de *Lanice conchilega*, à caractériser les processus sédimentaires de deux estrans.

L'originalité du présent travail réside donc dans sa démarche progressive au travers des différentes échelles de l'écosystème. La problématique posée par le développement proliférant de cette population intertidale de *Lanice conchilega* soulève de nombreuses questions relatives à l'équilibre global de la Baie des Veys. Face aux implications et aux enjeux de ce secteur (troisième bassin conchylicole de Normandie), le choix d'entreprendre un travail de recherche ciblé sur le sujet se devait de tenir compte et d'intégrer tous les aspects de cet écosystème. La procédure développée dans le présent travail a donc consisté, dans un premier temps, à caractériser l'environnement général de la Baie des Veys, en insistant sur les particularités physiques, hydrologiques et biologiques du flanc est. Dans un second temps, c'est à l'échelle de la population que l'attention s'est portée. L'objectif consistait à mettre en évidence et mieux comprendre les processus de régulation interne de cette population. Enfin, dans le cadre de l'étude des relations entre les deux populations, *Lanice conchilega*, *Crassostrea gigas*, c'est à l'échelle individuelle qu'un travail a été mené. L'approche écophysiologique (bilan trophique et énergétique) était destinée à évaluer l'impact potentiel du développement de *Lanice conchilega* sur l'activité conchylicole intensive de ce secteur. A l'issue de ce travail, de nombreux résultats ont été acquis, contribuant ainsi à la fois à l'amélioration des connaissances relatives à cette espèce, mais également à celles relatives à l'ensemble de la Baie des Veys et plus particulièrement au secteur conchylicole du flanc est.

## I. PLACE DE LA ZONE CONCHYLICOLE DANS LA DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE DE LA BAIE DES VEYS

Les travaux les plus complets relatifs à la Baie des Veyss ont été réalisés par Sylvand (1995). Cet auteur, pendant plus de vingt ans de suivi biocénologique, a pu observer en continu l'évolution morphologique et biosédimentaire de ce vaste espace estuarien (37 km<sup>2</sup>). Ses résultats confirment que ce dernier évolue de manière permanente sous la forme d'un recul progressif des caractères marins, évacués vers l'extérieur sous la pression croissante d'une influence estuarienne venue du fond de l'estuaire. Ces caractéristiques sont directement liées aux processus de comblement naturel de la Baie des Veyss, accélérés par les multiples interventions de l'homme sur le milieu naturel. Le flanc est n'est pas épargné, et le développement de la population de *Lanice conchilega* semble s'inscrire dans cette dynamique. Pour répondre à cette interrogation, une démarche orientée vers l'étude des caractéristiques physiques (topographie, sédiments) et hydrologiques et biocénologique a été entreprise.

### A. SUR LE PLAN PHYSIQUE

Le levé topographique<sup>18</sup> a permis de mettre en évidence et de quantifier l'ampleur des processus d'engraissement actuellement observés sur la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy. Avec un dénivelé de près de 4 m, entre les points d'altitude extrême, le profil général des parcs conchylicoles se caractérise par une pente importante (0,2 %) parallèle au trait de côte. Cela se traduit par l'existence, dans la partie sud des parcs, de concessions d'élevage ostréicole à des niveaux bathymétriques supérieurs (cote marine 4,20 m) à ceux de parcs de stockages situés au nord-est de parcs (cote marine 3,0 m). Malgré les efforts répétés des professionnels, pour tenter de limiter cet engraissement (hersage, extraction, remises en suspension...) les parcs du secteur sud sont actuellement condamnés à renoncer, à moyen terme, à leur fonction actuelle d'élevage. La zone nord des parcs reste pour le moment épargnée par ce phénomène d'engraissement, même si l'on observe au cours de ces dernières années un recul sensible du platier rocheux de Grandcamp-Maisy au profit d'une couverture sablonneuse.

Le levé topographique a également permis de caractériser les processus hydrodynamiques liés au rythme tidal sur cet estran. Le remplissage et la vidange des parcs sont entièrement contrôlés par l'existence de trois structures, morphologiquement encaissées, constituant des secteurs de convergence des masses d'eau durant le flot et d'écoulement, durant le jusant. L'existence de ces trois secteurs est tout à fait déterminante dans les processus hydrodynamiques locaux. Ils contribuent à canaliser les masses d'eau, pendant le flot, dans des conditions hydrodynamiques importantes (courant de flot pouvant atteindre 3 m.s<sup>-1</sup>), facilitant ainsi le transport de matériaux et de particules sur les parcs. Cependant, le profil topographique général interdit un écoulement continu de ces masses d'eau au-delà de la zone conchylicole et rapidement, ces chenaux se trouvent remplis, ce fait ayant pour conséquence de réduire considérablement les facteurs hydrodynamiques. L'immersion du reste des concessions est alors réalisée par lent débordement des chenaux. Durant cette seconde phase de remplissage, les matériaux apportés par l'onde de marée vont alors avoir tendance à s'accumuler au fond de ces zones encaissées, et cela jusqu'au jusant suivant, quand l'inversion du processus permettra l'exportation vers le large de ces particules apportées lors de la première moitié de la marée.

Ce schéma a pu être confirmé par l'étude hydrologique<sup>19</sup>. En effet, les valeurs de matières particulaires en suspension mesurées (pouvant atteindre localement 2 g.l<sup>-1</sup>) et les turbidités observées (souvent supérieures à 200 NTU dans le secteur sud des parcs)

---

<sup>18</sup> Cf. Partie I : étude topographique (p. 16).

<sup>19</sup> Cf. Partie I : étude hydrologique (p. 46).

traduisent un environnement hydrodynamique particulièrement favorable aux remises en suspension. Les valeurs élevées des teneurs en chlorophylle *a* et en phaeopigment soulignent également une contamination des masses d'eau par du phytoplancton d'origine benthique (microphytobenthos). De plus, les résultats de cette étude ont permis de mettre en relation ces processus de remise en suspension avec la présence de vent fort de secteur nord à nord-est. Enfin, il a été montré le rôle prépondérant que jouait le stock ostréicole dans l'enrichissement local en matière organique particulaire. Nos résultats vont dans le sens de ceux publiés par Sornin (1983).

Le suivi en continu de la salinité a permis de caractériser le processus de flot par l'existence périodique de phénomènes de dessalure en début de marée. Ces observations, semblent se répéter selon une fréquence croissante depuis quelques années (Kopp, comm. pers.). Ces phénomènes de dessalure traduisent une augmentation progressive de l'influence estuarienne sur les parcs conchylicoles. Elles font actuellement l'objet d'une attention soutenue de la part du Laboratoire conchylicole de l'IFREMER de Port-en-Bessin. L'hypothèse de leur responsabilité dans les facteurs de mortalités ostréicoles observées depuis quelques années n'est actuellement pas exclue.

L'ensemble de ces facteurs (topographie, hydrodynamisme, hydrologie) induisent de profondes modifications du substrat. La réalisation d'une nouvelle cartographie sédimentaire, en 1998, montre combien le secteur ostréicole de Grandcamp-Maisy s'est envasé. Par rapport à 1992 (Sylvand, 1995) les teneurs en pélites ont été multipliées par plus de deux, atteignant plus de 20 % dans les secteurs les plus touchés. Les zones envasées (> 5% de pélites), limitées sur deux taches en 1992, se sont considérablement étendues aujourd'hui. Là encore, la responsabilité des structures d'élevage ostréicole (frein hydrodynamique) et des biomasses en élevage (production de biodépôts) n'est pas à écarter (Sornin, 1981).

## **B. SUR LE PLAN BIOCÉNOTIQUE**

Lorsque le développement de l'aquaculture en Baie des Veys a pris son essor (années 1960 – 1970), le choix du site de Grandcamp-Maisy se justifiait à la fois par son caractère marin, mais également par la proximité de la zone estuarienne, source de nutriments abondants. Ce secteur est rapidement devenu l'un des plus productifs au niveau national, favorisé par des performances de croissance au-dessus de la moyenne (Goyard, 1996 ; Kopp *et al.*, 1991). Cette situation s'est maintenue pendant de nombreuses années. Cependant, les derniers résultats des suivis ostréicoles, menés par l'IFREMER dans le cadre de son réseau REMORA, montrent que cette prospérité apparaît menacée. Si la Baie des Veys reste l'un des bassins où la production affiche le meilleur indice de qualité AFNOR, les rendements ne sont plus aussi satisfaisants qu'auparavant (Fleury *et al.*, 1999). Il faut certainement voir dans les modifications environnementales, observées depuis quelques années, une cause explicative des récents problèmes de production aquacole en Baie des Veys.

L'étude ponctuelle des biocénoses locales sur les parcs va dans le sens de cette hypothèse. Elle a été motivée par l'existence de données antérieures (Sylvand, 1995). Le macrozoobenthos constitue d'autre part un remarquable bio-indicateur des variations environnementales (Dauvin, 1993). Il paraissait donc intéressant d'observer si l'impact des processus évolutifs caractérisés par notre approche physique du milieu pouvait être établi au niveau du peuplement. A la vue des résultats présentés dans ce travail, il s'avère que la réponse est positive. En effet, si le peuplement est toujours très fortement dominé par *Lanice conchilega*, une progression, depuis le sud de la baie, de l'influence estuarienne mise en évidence en 1992 (Sylvand, 1995) a été confirmée. Cette tendance se traduit principalement par la disparition de plusieurs espèces à caractère marin (*Urothoe grimaldii*, *Lumbrineris tetraura*) au profit de l'apparition de *Hediste diversicolor* (signature estuarienne de la baie, Sylvand, 1995). D'autres espèces, comme *Cerastoderma edule* et *Glycera* sp., sont apparues : déjà signalée comme caractéristique des peuplements à *Lanice conchilega*

(Beukema *et al.*, 1983 ; Kühne & Rachor, 1996), leur présence en 1998 tend à montrer le caractère stable et durable du développement de la population de ce dernier.

### C. DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE DU FLANC EST

L'ensemble de ces résultats facilite l'interprétation de la dynamique évolutive du flanc est et de ses conséquences sur la zone conchylicole (Figure 91). Dans les années 1970, au début du développement de la conchyliculture en Baie des Veys, les parcs se situaient dans un secteur typiquement marin (Sylvand, 1995). Le comblement progressif de la baie, lié tant à des processus naturels qu'à l'impact des facteurs anthropiques (aménagements, digues, poldérisation, chenalisation, comblement des vasières...) s'est traduit, au fur et à mesure des années, par une remontée progressive de ses fonds (Sylvand, 1995). La première conséquence en a été l'élévation topographique de la partie sud des parcs, mise en évidence lors de notre levé. Dans le même temps, les apports d'eau douce, liés aux quatre bassins versants, n'ont pas quantitativement évolué. Cette eau douce dispose cependant d'un volume moindre du fait de l'ensablement généralisé de la baie. Sa zone d'influence s'en retrouve donc élargie vers le nord, induisant la seconde conséquence caractérisée lors de notre étude hydrologique. Les passages répétés de masses d'eau saumâtre sur la zone conchylicole sont à mettre en relation avec la poussée vers l'aval des masses d'eau douce issues des apports. Cette progression de l'influence estuarienne est en totale adéquation avec la modification du peuplement observée lors de notre étude biocénotique. C'est ici la troisième conséquence envisageable de l'évolution morphosédimentaire constatée. Les biocénoses estuariennes, initialement réduites en fond de baie, progressent maintenant vers le nord. Cette particularité, caractérisée déjà par les travaux de Sylvand (1995), est confirmée aujourd'hui.

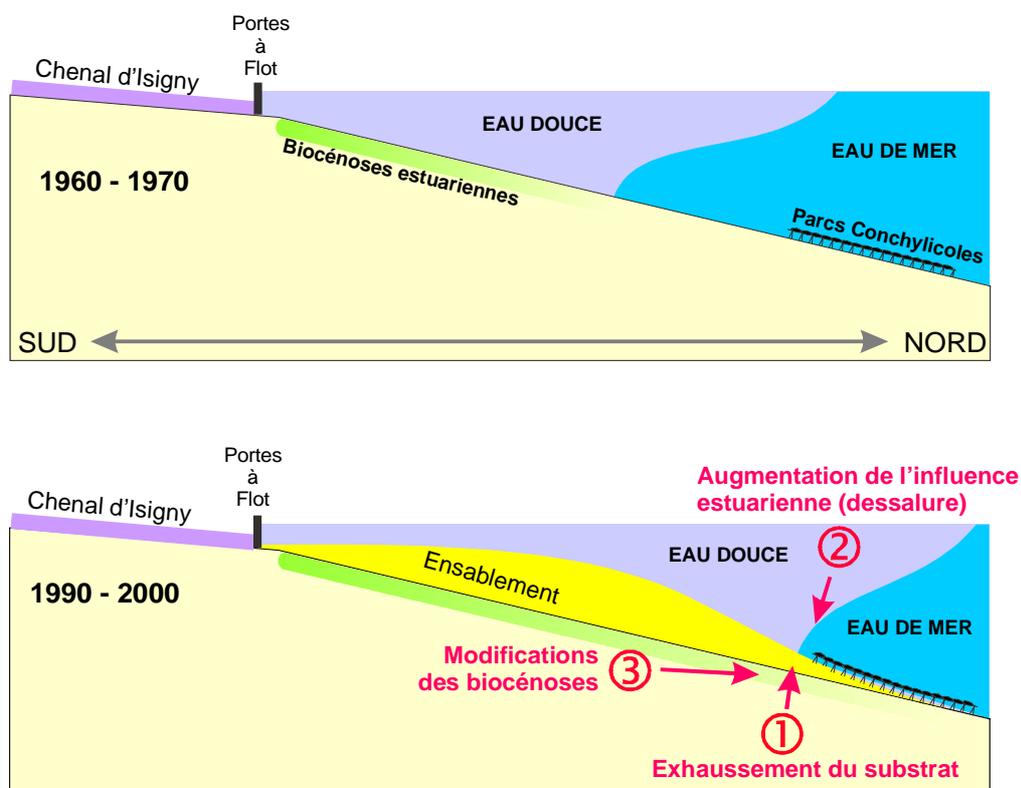


Figure 91 : Schéma illustrant les conséquences de la dynamique évolutive du flanc est de la Baie des Veys sur la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy

Le développement et le caractère proliférant de *Lanice conchilega*, sur la zone conchylicole (Sylvand, 1995), s'inscrivent dans ce schéma évolutif général. Depuis 1992, date des premiers travaux relatifs à cette population (Meunier *et al.*, 1993), cette espèce n'a cessé de progresser, inscrivant sa domination du peuplement de manière continue. Les conséquences de son extension sont aujourd'hui très préoccupantes pour l'avenir de l'activité conchylicole en Baie des Veys. Cependant, si l'évolution croissante de cette population semble étroitement liée aux modifications environnementales issues de la dynamique évolutive de la Baie, cette espèce n'en conserve pas moins un caractère typiquement marin (Sylvand, 1995). De tels niveaux de développement apparaissent donc particulièrement paradoxaux dans un contexte d'évolution estuarienne de ce secteur.

## **II. PARTICULARITÉS DE LA POPULATION DE *LANICE CONCHILEGA***

### **A. PARADOXE FONCTIONNEL DE CETTE POPULATION**

La compréhension des processus responsables du maintien et du développement de cette population intertidale de *Lanice conchilega* a nécessité différentes approches du problème. Les limites de la population intertidale ont été clairement déterminées par les cartographies successives de 1995 et 1998. Ces dernières ont permis de caractériser une stratégie de colonisation en étroite corrélation avec les caractéristiques topographiques de la zone conchylicole. Une concentration des individus est constatée dans les secteurs présentant un hydrodynamisme important (chenaux de remplissage et zone de convergence des masses d'eau pendant le flot). Le suivi et l'analyse temporelle de la structure de taille dévoilent le paradoxe d'une population en expansion alors qu'aucun recrutement de juvéniles n'est observé entre 1993 et 1996. De plus, ils mettent également en évidence des apparitions brutales d'individus dans la population d'un mois sur l'autre. Les estimations de production secondaire ont montré de fortes anomalies (production nette faible associée à une production de transfert susceptible d'être négative).

Dans une population constituée d'individus non sédentaires, de tels résultats suggéreraient immédiatement l'existence de phénomènes migratoires importants. Cette hypothèse est beaucoup plus délicate à développer, lorsque l'individu est reconnu comme sédentaire, ancré profondément dans le sédiment et incapable de quitter ce dernier volontairement. C'est pourtant la proposition qui a été privilégiée dans ce travail, en s'appuyant sur l'influence déterminante de l'hydrodynamisme local.

### **B. PARTICULARITÉ DU RECRUTEMENT**

Le suivi de la population entre 1994 et 1999 a permis de démontrer que son fonctionnement reposait sur une double dynamique de recrutement

#### **1. RECRUTEMENT LARVAIRE**

La dynamique larvaire de *Lanice conchilega* repose sur la sédentarisation de larves pélagiques au contact de populations adultes (Keßler, 1963). Après sa métamorphose, la post-larve se fixe sur le tube sableux d'un adulte et utilise ce dernier comme tuteur (Féral, 1988). Ce schéma de sédentarisation n'est sans doute pas systématique, mais Féral (1988) l'observe invariablement. Les raisons de ce tropisme des larves vers des adultes ne sont pas clairement définies. On a longtemps pensé à un inducteur chimique, comme cela a pu être démontré chez la térébellidé *Phragmatopoma californica* (Pawlik, 1986). Toutefois, de récents travaux (Heuers, non publ.) semblent montrer qu'il n'en est rien. Cet auteur observe en effet un taux de recrutement identique sur un secteur colonisé par des adultes de *Lanice conchilega* et un autre dépourvu de l'animal, mais dans lequel des tubes artificiels sont implantés.

En Baie des Veys, ce schéma de fixation des juvéniles contre les tubes d'adultes est observé, en particulier durant l'été 1996. Cette particularité confirme donc que cette population possède une composante classique dans sa dynamique de recrutement (fixation larvaire et métamorphose sur place). La vitesse de croissance des juvéniles est lente, permettant ainsi de différencier une génération jusque 24 mois après son recrutement. Cependant cette dynamique de recrutement ne présente pas de caractère répétitif d'une année sur l'autre. Cette population doit donc, certaines années, compenser ces absences de recrutement de juvéniles par un apport exogène de post-juvéniles ou d'adultes.

## 2. RECRUTEMENT PAR APPORTS EXOGÈNES POST-FIXATION

Comme il a déjà été précisé, nombreux sont les auteurs ayant déjà signalé des processus de transport-advection d'organismes sédentarisés<sup>20</sup> (Meixner, 1979 ; Beukema & De Vlas, 1989 ; Armonies, 1992 ; Montaudouin & Bachelet, 1996 ; Olivier *et al.*, 1996b). Günther (1992) recense, dans la littérature, les nombreux cas de dispersion d'invertébrés benthiques, observés de manière directe (capture dans la colonne d'eau) ou indirecte (modifications de distribution et recolonisation). Armonies & Hartke (1995) signalent, au sein d'une population intertidale du gastéropode *Hydrobia ulvae* en mer des Wadden, une dispersion des juvéniles par flottation. Le recrutement de juvéniles se fait en deux temps. Tout d'abord, les post-larves sont accumulées dans ce que cet auteur qualifie de "site satellite", où le *turn-over* est rapide. La présence des juvéniles sur ces sites varie de deux jours en début d'été à quelques heures au mois d'août. A la fin de l'été, ces sites satellites sont dépeuplés, la totalité de leurs occupants ayant quitté les lieux pour rejoindre les populations d'adultes. Ces transferts se font par flottation et sont directement liés à l'hydrodynamisme local. Cet auteur précise d'ailleurs qu'ils peuvent parfaitement être prédits par l'intermédiaire de modèles courantologiques. De plus, ces processus ne concernent pas seulement la population locale d'*Hydrobia ulvae*, mais également la plupart des espèces qui compose le peuplement (Armonies & Hartke, 1995). L'influence des facteurs physiques (hydrodynamisme, vent, houle...) est fondamentale dans ces phénomènes de transport (Olivier *et al.*, 1996b) qui peuvent avoir une origine active : comportement de fuite face à la présence d'un prédateur ou réponse à une détérioration environnementale (Armonies, 1994) comme passive : remises en suspension liées à des conditions hydrodynamiques violentes (Armonies & Hellwig-Armonies, 1992 ; Beukema & De Vlas, 1989). Ces processus interviennent de façon majeure dans l'équilibre et la dynamique de ces espèces, leur permettant, par exemple, de recoloniser une région défaunée à la suite de perturbations environnementales (Levin & DiBacco, 1995). Savidge & Taghon (1988), étudient la recolonisation de zones défaunées artificiellement. Ils disposent de deux sites morphologiquement différents. Le premier est simplement défauné, le second est en plus modifié par creusement dans le but de créer de petites cuvettes. Ces auteurs mettent en évidence une recolonisation par migration d'adultes plus importante au niveau des cuvettes. Ils en concluent au caractère exclusivement passif de ces migrations par transport-accumulation dans ces dépressions artificielles.

A plus grande échelle, le fonctionnement de la population intertidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys répond à des contraintes tout à fait similaires. Le recrutement larvaire s'organise au large de la Baie. A la suite d'une érosion des fonds, les individus subtidiaux sont arrachés, puis charriés par les courants de marées. Ils parviennent alors sur l'estran de la zone conchylicole, où ils vont avoir tendance à s'accumuler et se concentrer dans les secteurs encaissés (zones de convergence des masses d'eau). La majorité des travaux réalisés dans ce domaine montrent que ces processus concernent le plus souvent des individus très jeunes (post-larves, juvéniles). Plus rares sont ceux signalant des transports d'adultes (Grant, 1981 ; Santos & Simon, 1980). Armonies (1994) dresse cependant une liste des espèces transportées observées à Königshafen (Mer des Wadden) et signale la présence, parmi elles, d'un individu *Lanice conchilega* de taille adulte.

---

<sup>20</sup> Cf. Partie III : conclusion (p. 129).

### 3. COMPOSANTE ACTIVE OU PASSIVE DE CE TRANSPORT ?

Dans le cas de l'annélide polychète *Pectinaria koreni*, Lambert (1991) puis Olivier *et al.* (1996a) ont montré de manière expérimentale que des post-larves et des juvéniles de cette annélide étaient capables de quitter leur substrat initial, de regagner la colonne d'eau et de se faire transporter par les courants vers d'autres sites, lieux d'une seconde phase de fixation. Thiébaud *et al.* (1996) confirment ce comportement par des captures *in situ*, en Baie de Seine, de post-larves au sein même de la colonne d'eau. Dans le cas de la pectinaire, l'existence de cette seconde phase dispersion/ post- fixation répond à un comportement actif de l'animal. Ces remises en suspension sont en effet étroitement corrélées avec la période de flot, moment durant lequel la vitesse et la direction des courants sont favorables à un retour des individus dispersés vers la population de géniteurs.

Dans le cas de *Lanice conchilega*, les raisons sont différentes. En effet, les contraintes environnementales de la zone subtidale demeurent beaucoup plus favorables au développement de cette espèce que celles rencontrées sur l'estran du flanc est de la Baie des Veys (influence estuarienne, activité anthropique, variabilité des paramètres environnementaux...). Le développement de cette population intertidale n'est donc pas attendu et les faibles niveaux de recrutement larvaire le confirment bien. Il faut donc voir dans l'ampleur de ce phénomène la conséquence de processus purement passifs de transport-charriage. Par la suite, le maintien des individus apportés est assuré par l'abri que constituent les structures tabulaires ostréicoles, mais surtout par la ressource trophique considérable représentée par les productions locales de biodépôts d'origine conchylicole.

### 4. ECHELLE D'INFLUENCE DE CES PROCESSUS

L'influence des conditions hydrodynamiques est déterminante dans la mise en œuvre et le résultat des phénomènes de remise en suspension d'organismes benthiques (Armonies, 1988 ; 1994 ; 1996 ; Butman, 1987 ; 1989 ; Grassle & Butman, 1989). Ellien *et al.* (sous presse) démontrent, à l'aide d'un modèle courantologique, le rôle fondamental de ces conditions environnementales (courant et vent) dans le maintien et la régulation de populations isolées de *Pectinaria koreni* à l'échelle de la Manche orientale. Ces processus de dispersion larvaire sous contrôle de conditions hydrodynamiques favorables se déroulent à grande échelle ( $10^2$  km). Günther (1992) suggère une relation inverse entre la taille de l'organisme concerné par le transport et l'échelle spatiale du processus. Les dispersions larvaires s'établissent à grande échelle ( $10^6$  m<sup>2</sup>) alors que les transferts d'adultes ne concerneraient que de petites échelles d'espace (1 m<sup>2</sup>). Dans le cas de la population intertidale de *Lanice conchilega*, les apports soudains d'adultes observés sur l'estran montrent déjà que c'est à méso-échelle ( $10^3$  à  $10^4$  m<sup>2</sup>) qu'il faut envisager ce phénomène. Toutefois, les résultats des campagnes de prospection au large de la Baie, ont également démontré l'existence de tels processus (apparition d'une population d'adultes durant l'été 1997) à une échelle beaucoup plus importante couvrant plus de 80 km<sup>2</sup>.

Ces résultats n'auraient jamais pu voir le jour si l'approche de la dynamique de cette espèce n'avait pas tenu compte, à la fois de la composante temporelle des processus de renouvellement et, surtout, de leur composante spatiale. Cela n'était pas forcément le cas dans le passé. Nombreuses sont les études relatives à la dynamique de populations benthiques qui reposent simplement sur le suivi temporel d'une station. La méthode développée ici démontre donc l'intérêt fondamental d'une intégration spatio-temporelle dans l'approche et l'étude de l'équilibre et des processus de régulation de populations benthiques.

## C. IMPACT LOCAL DES PROLIFÉRATIONS

Les observations de terrain, antérieures à ce travail, avaient permis de caractériser et de développer un certain nombre d'hypothèses relatives à l'impact local du développement de la population de *Lanice Conchilega* en Baie des Veys.

Ces hypothèses initiales étaient au nombre de quatre : 1) ameublissement du sédiment, 2) accélération des processus d'ensablement, 3) contribution à l'enrichissement du milieu en matière organique, 4) risque de compétition potentielle avec les huîtres en élevage.

Au cours de ces quatre années de travail, l'ensemble des conclusions a été vérifié, et pour certaines approfondies. De nouvelles directions, liées à la mise en évidence des processus de transport-charriage, ont également été envisagées.

En terme d'impact sur le plan sédimentaire, la composante active déployée par l'annélide dans la sélection des particules destinées à la construction du tube sableux a été démontrée. Contrairement aux suggestions de Carey (1983), les résultats montrent que cette sélection active intervient également sur la fabrication de la partie ensablée du tube. Le suivi sédimentaire, mis en place depuis 1995 en Baie des Veys, a également permis de caractériser l'impact de ces proliférations selon deux composants antagonistes. D'une part, le développement de cette population se traduit par un engorgement important des zones colonisées, ayant pour origine le rôle de piège à particules du panache sableux déployé à la partie apicale du tube (Buhr & Winter, 1977 ; Féral, 1988). D'autre part, cet engorgement s'accompagne également d'une augmentation sensible de la fraction grossière dans le sédiment. La nature paradoxale de cette dernière observation est accentuée par le caractère hydrodynamiquement abrité du flanc est par rapport au reste de la baie (Sylvand, 1995). Cette anomalie dans les fractions grossières, mise en évidence dans la structure sédimentaire de la zone colonisée, correspond à la classe de taille de particules préférentiellement utilisées par cet annélide pour constituer son tube. Des analyses granulométriques ont également été réalisées sur les tubes sableux récoltés au large de la Baie lors de la campagne en mer d'octobre 1997. Les résultats, non encore exploités dans leur totalité, n'ont pu être présentés ici. Cependant, on retrouve dans les tubes sableux subtidiaux une structure granulométrique comparable à celle des tubes prélevés en milieu intertidal. Dans l'hypothèse du transport-charriage d'individus provenant du large et se retrouvant en épaves sur l'estran, la dégradation rapide des tubes vides ou abandonnés par *Lanice conchilega* pourrait être à l'origine de cet enrichissement local de la fraction grossière du sédiment.

## **D. ECOPHYSIOLOGIE DE L'ESPÈCE**

L'approche écophysiologique développée dans ce travail peut paraître accessoire au regard de la place réservée, tant à la compréhension des processus de régulation internes de cette population qu'à l'impact environnemental induit par son développement. Ces résultats conservent cependant une importance fondamentale par rapport à l'approche envisagée initialement. Le risque de compétition trophique potentielle, mis en avant à l'origine de ce travail, a été confirmé expérimentalement. Les deux espèces, *Lanice conchilega* et *Crassostrea gigas*, puisent leur nourriture dans le même stock en condition de laboratoire. Ces similitudes ont été mises en lumière, tant sur le plan qualitatif (les gammes de tailles de particules retenues sont les mêmes) que quantitatif, si l'on tient compte des rapports de biomasses existants entre les deux populations sur le terrain. Le risque de compétition est clairement démontré. Toutefois, ce n'est pas sur le plan alimentaire que la situation est préoccupante. En effet, le suivi hydrologique, mis en place en 1996, constate le niveau élevé de la capacité trophique du milieu, suggérant une ressource suffisante pour les deux populations. L'étude de la dynamique de flot indique de plus l'absence d'épuisement en éléments nutritifs (phytoplancton, matière organique) de la masse d'eau au fur et à mesure de sa progression sur les parcs. Tel n'est pas le cas, par exemple, dans le bassin conchylicole de Marennes-Oléron (Gouletquer, 1989), où les biomasses conchylicoles interviennent sur la disponibilité en nourriture aux niveaux qualitatif et quantitatif. En revanche, les résultats relatifs à la respiration montrent que pour des individus standards de un gramme de poids sec, la consommation d'oxygène attribuée à *Lanice conchilega* représente 14 % de la consommation cumulée des deux espèces. Rappelons qu'à partir de la réalisation de la cartographie de répartition spatiale, il a pu être démontré que la biomasse totale de la population de *Lanice conchilega* représentait 5 fois la biomasse ostréicole en

élevage. Dans ces conditions la population d'annélides serait susceptible de contribuer à près de 50 % à la consommation totale d'oxygène du milieu.

Depuis quelques années, les périodes estivales se caractérisent par des épisodes réguliers de mortalités ostréicoles ayant atteint près de 40 % du cheptel en 1997. De tels phénomènes présentent des conséquences pouvant avoir un caractère catastrophique pour les entreprises professionnelles. L'hypothèse explicative, développée par l'IFREMER, est en relation avec un éventuel épuisement du milieu en oxygène : des recherches sur ce sujet sont actuellement développées par l'Institut. Dans ce contexte, l'impact de la population de *Lanice conchilega* sur les parcs, ne doit pas être écarté et sa présence doit être prise en compte parmi les facteurs potentiels de mortalités ostréicoles.

### III. PERSPECTIVES

#### A. DYNAMIQUE DE POPULATION DE LANICE CONCHILEGA

Le présent travail a permis de préciser la particularité de la dynamique de renouvellement de la population intertidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys. En dehors de l'aspect local de cette population, du caractère proliférant et de son impact environnemental, c'est sa stratégie de colonisation basée sur les processus de recrutement qui présente le plus grand intérêt. Dans ce domaine deux approches peuvent être développées.

##### 1. TRANSPORT-CHARRIAGE

Le renouvellement de cette population est assuré en majeure partie par des processus de transport d'individus adultes. Leur mise en évidence, repose sur un long travail de suivi ayant permis de décrire de nombreuses anomalies structurelles, tant au niveau des fluctuations temporelles d'abondance et de taille qu'à celui de la répartition spatiale de la population et de ses relations avec l'environnement (topographie, sédiment). Cependant, si au terme de quatre années de travail, ce processus a pu être identifié, il n'a malheureusement pas pu être quantifié avec précision. De nombreux points demandent à être approfondis. Dans cette perspective, plusieurs voies de travail se dégagent.

###### a) Quantification du phénomène

Les conditions hydrodynamiques particulièrement agitées nécessaires à l'induction des processus de transport-chariage de *Lanice conchilega* du large vers l'estran rendent difficile le développement de moyens méthodologiques adaptés à leur quantification. Des essais ont été réalisés mais ils se sont systématiquement soldés par la perte du matériel mis en place (filets, pièges). Armonies (1994) présente une revue détaillée de moyens méthodologiques utilisables pour permettre les captures et la quantification, lors de ces phénomènes de transports (collecteurs, pièges, filets). Ces techniques, facilement adaptables au milieu intertidal, sont cependant plus ardues à mettre en œuvre dans le domaine subtidal. A ce niveau, l'utilisation d'un traîneau suprabenthique (Olivier *et al.*, 1996b) présente un intérêt certain. La difficulté essentielle d'une telle approche réside dans la réalisation et la manipulation de ces moyens. En effet, les connaissances actuelles des conditions climatiques nécessaires à l'induction de ces processus de transports (violente tempête de secteur nord) rendent délicates leur utilisation en mer.

###### b) Caractérisations des conditions d'induction du transport

Les travaux de Lambert (1991) puis Olivier (1997) ont pu démontrer tout l'intérêt de l'expérimentation en canal hydrodynamique dans la mise en évidence et la compréhension des processus de dépôts-remises en suspension d'organismes benthiques. Olivier (1997) a ainsi pu évaluer le rôle de ces facteurs dans les phénomènes de dispersion secondaire de post-larves ou de juvéniles de *Pectinari koreni*. D'autres auteurs ont également développé des démarches semblables sur d'autres espèces (Grassle & Butman, 1989 ; Butman & Grassle, 1992 ; Grassle *et al.*, 1992a ; Roegner *et al.*, 1995). Cependant, ces travaux

s'intéressent généralement à des stades de développement jeunes de l'animal. De plus il existe chez certaines de ces espèces une composante active dans la remise en suspension (Armonies, 1992 ; Grassle *et al.*, 1992b ; Olivier *et al.*, 1996a ; Thiébaud *et al.*, 1996) ce qui semble difficilement envisageable chez *Lanice conchilega*. J'ai pu montrer que les processus de déchaussement intéressent toutes les classes d'âge de la population, conséquence probable d'une érosion brutale du substrat. C'est donc dans une direction différente de celle des auteurs précédents qu'il serait nécessaire de s'orienter pour pouvoir déterminer les conditions hydrodynamiques nécessaires à une telle érosion du substrat.

S'il convient de considérer, comme il est suggéré dans ce travail, le phénomène de transport de *Lanice conchilega* comme étant un processus passif, il est nécessaire de déterminer la nature des facteurs inducteurs : vitesse du courant en couche limite de fond, action des vagues, de la houle, perturbations sédimentaires, interactions biologiques... Les travaux de Petit (1988 ; 1989 ; 1990 ; 1994) relatifs aux processus hydrodynamiques de mise en mouvement et de transport de particules benthiques en couche limite de fond peuvent s'avérer intéressants dans une telle perspective. Par la suite, cette démarche pourrait être complétée par des mesures *in situ* des facteurs environnementaux, en vue de valider les résultats expérimentaux

Une telle approche expérimentale chez *Lanice conchilega* est de plus facilitée. Cette espèce présente en effet de nombreuses qualités permettant son élevage aisé en milieu contrôlé : facilité d'échantillonnage sur estran, très bonne résistance, grandes capacités adaptatives.

## 2. DYNAMIQUE LARVAIRE

La population subtidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys répond également à une dynamique plus classique de recrutement larvaire. En Baie de Seine, de très nombreux travaux ont déjà été réalisés dans ce domaine depuis 1986 (Lagadeuc & Brylinski, 1987 ; Lambert, 1991 ; Dauvin, 1992 ; Lagadeuc, 1992 ; Thiébaud & Dauvin, 1992a ; Thiébaud & Dauvin, 1992b ; Thiébaud, 1994 ; Lambert *et al.*, 1996 ; Thiébaud *et al.*, 1996). Deux espèces modèles d'annélides polychètes tubicoles ont été utilisées : *Pectinaria koreni* et *Owenia fusiformis*, et leur dynamique de recrutement est particulièrement bien connue. L'intérêt apporté par *Lanice conchilega* est de plusieurs ordres. Il s'agit d'une espèce relativement proche, dont le cycle de développement est tout à fait comparable à celui des deux espèces modèles déjà étudiées (cycle benthopélagique). Toutefois, elle diffère essentiellement par la durée de la phase larvaire pélagique (deux mois). Cette capacité lui offre un potentiel de dispersion beaucoup plus étendu que les deux espèces précédentes. L'utilisation des outils déjà développés pour *Pectinaria koreni*, en particulier l'approche modélisée des processus de dispersion larvaire, pourrait être adaptée et utilisée en vue de déterminer l'étendue du domaine d'influence de cette espèce en Manche ainsi que la localisation des populations sources pour la Baie des Veys. Les travaux actuellement poursuivis par Ellien *et al.* (sous presse) sur *Pectinaria koreni* élaborent le concept de métapopulation pour cette espèce. Les différentes populations isolées de pectinaires ne formeraient qu'une seule unité fonctionnelle et seraient reliées entre elles par leurs stades larvaires planctoniques.

Durant les deux dernières décennies, l'extension et la progression des populations intertidales de *Lanice conchilega* à l'échelle de la Manche suggèrent le développement actuel d'une phase de dispersion à grande échelle, comme cela est observé pour d'autres espèces (Beukema & Dekker, 1995). Dans ce contexte, une meilleure connaissance des processus de dissémination larvaire contribuerait certainement à mieux envisager un avenir pour le moment incertain.

## 3. SUIVI À LONG TERME

Le benthos constitue un remarquable indicateur des variations environnementales (Dauvin, 1993). Les travaux de cet auteur, relatifs au repeuplement de la Baie de Morlaix suite à la catastrophe de l'*Amoco Cadiz* en 1978, en sont une bonne illustration (Dauvin & Ibanez, 1988 ; Dauvin, 1991). Dans le cadre de l'étude de l'impact de cette pollution par les

hydrocarbures, cet auteur a pu montrer le rôle important joué par *Lanice conchilega* dans la réponse de l'écosystème à cette perturbation au niveau du peuplement des vases sableuses de la Rivière de Morlaix où un faciès à *Lanice* s'installe après la pollution des fonds et disparaît plus tard après sept ans de présence (Dauvin, 1991). Sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire, l'impact de la pollution fut marqué par la disparition complète des populations d'amphipodes du genre *Ampelisca* dominantes qui s'est traduit par une réduction de la richesse en espèce de plus de 20 %, de la biomasse de plus de 40 % et de l'abondance de 90 %. En Baie des Veys, les transformations n'atteignent heureusement pas de telles proportions, toutefois, Sylvand (1995) démontre la rapidité des modifications intervenues dans cet espace naturel depuis les années 1970. Les conséquences sur le plan biocénotique sont clairement mises en évidence, et le développement de la population intertidale de *Lanice conchilega* est à replacer dans ce contexte, ce que ce travail s'est efforcé de faire. Quelque soit le type de démarche envisagé (biocénotique, morphosédimentaire, hydrobiologique...) une telle approche à travers un indicateur biologique impose différentes contraintes (Dauvin, 1993). Tout d'abord, il est indispensable de posséder une connaissance précise de l'état initial et du contexte dans lequel les variations environnementales interviennent. En second lieu, les temps de réponse biologique de l'écosystème peuvent être longs (plus de 10 ans dans le cas de la Baie de Morlaix). Par conséquent toute étude doit être poursuivie suffisamment longtemps après une perturbation afin de pouvoir bien en intégrer l'impact et appréhender avec précision les schémas de réponses des biocénoses. Ce contexte particulier est actuellement acquis en Baie des Veys. Que ce soit à travers les travaux antérieurs (Sylvand, 1995) ou bien les acquisitions du présent travail, l'environnement écologique et l'évolution morphodynamique de la Baie des Veys sont bien connus. Les quatre années de suivi mensuel de la population de *Lanice conchilega* permettent actuellement de disposer d'une série de données conséquentes permettant d'envisager un suivi à plus long terme.

Toutefois, la fréquence mensuelle d'échantillonnage adoptée jusqu'à présent demande à être adaptée à une telle perspective. Dans le cadre du suivi temporel de la Baie de Morlaix, la fréquence d'intervention sur le terrain est au moins saisonnière (Dauvin, 1991). Dans le cas de la population intertidale de *Lanice conchilega*, une stratégie d'échantillonnage similaire pourrait être adoptée. Toutefois, il a été montré que les processus de transport-charriage mis en évidence par ce travail sont susceptibles de venir perturber le rythme annuel de cette population. Actuellement, sur la base des quatre années précédentes, une réflexion est menée en vue de déterminer le meilleur pas temporel d'échantillonnage dans la perspective de suivi de cette population dans les années futures. Cette démarche repose sur l'utilisation de techniques récentes et encore peu développées en écologie, basées sur les concepts relatifs aux fractals et aux multifractales. En écologie, une description détaillée des champs d'application de la théorie fractale a été réalisée par Frontier (1987) et Sugihara & May (1990). Plus récemment, c'est en écologie marine que ces concepts ont été développés dans le cadre d'études de la structuration spatio-temporelle et du couplage physique-biologie au sein de l'écosystème pélagique, tant en terme de physique qu'en terme de biologie (Seuront, 1999). Un des intérêts essentiels de l'application de ces concepts, associée au suivi spatio-temporel de la population intertidale de *Lanice conchilega* en Baie des Veys, est de permettre la détermination de l'échelle de variabilité temporelle des processus de régulation de la population. Les premiers essais réalisés, sur les quatre années précédentes, semblent montrer que les processus de régulation interne de cette population s'adaptent à un rythme semestriel (Ropert & Seuront, soumis). De tels résultats, s'ils devaient se confirmer, devraient permettre d'envisager la poursuite du suivi à long terme selon un pas d'échantillonnage variant de trois à six mois, ce qui ne présente pas une charge de travail nécessitant un investissement important.

## **B. ECOPHYSIOLOGIE ET COMPÉTITION**

La démarche entreprise dans ce travail, sur le plan écophysiologique, est à replacer dans le contexte de l'écosystème conchylicole de la Baie des Veys. La modélisation de ces systèmes est actuellement largement développée et représente l'un des thèmes fédérateurs

de l'IFREMER. L'introduction de *Lanice conchilega*, en tant que filtreur, dans les relations internes à l'écosystème permettrait d'envisager une démarche orientée vers la modélisation (Dame, 1992). Un modèle global de production a déjà été réalisé sur le bassin conchylicole de Marennes-Oléron (Héral & Lockwood, 1991). Ce modèle ne tient pas compte de la variabilité intra et interannuelle de la capacité trophique du milieu. Par la suite, des modèles analytiques ont également été réalisés. Wildish & Kristmanson (1979) construisent un modèle où la biomasse et la croissance des animaux benthiques sont des fonctions non linéaires de la concentration de nourriture, de la vitesse du courant et de la rugosité de l'interface eau-sédiment. L'approche énergétique développée par Bayne (1976) permet de simuler le taux d'accroissement de chair de la moule *Mytilus edulis*. Un modèle énergétique de même nature est appliqué par Bacher *et al.* (1991) pour simuler la croissance de *Crassostrea gigas*. Raillard *et al.* (1993), à partir d'une formulation mathématique des principaux processus physiologiques, modélise l'activité de nutrition et de croissance de *C. gigas*. Les connaissances acquises aujourd'hui sur *Lanice conchilega* permettent d'envisager de développer une démarche orientée sur la modélisation.

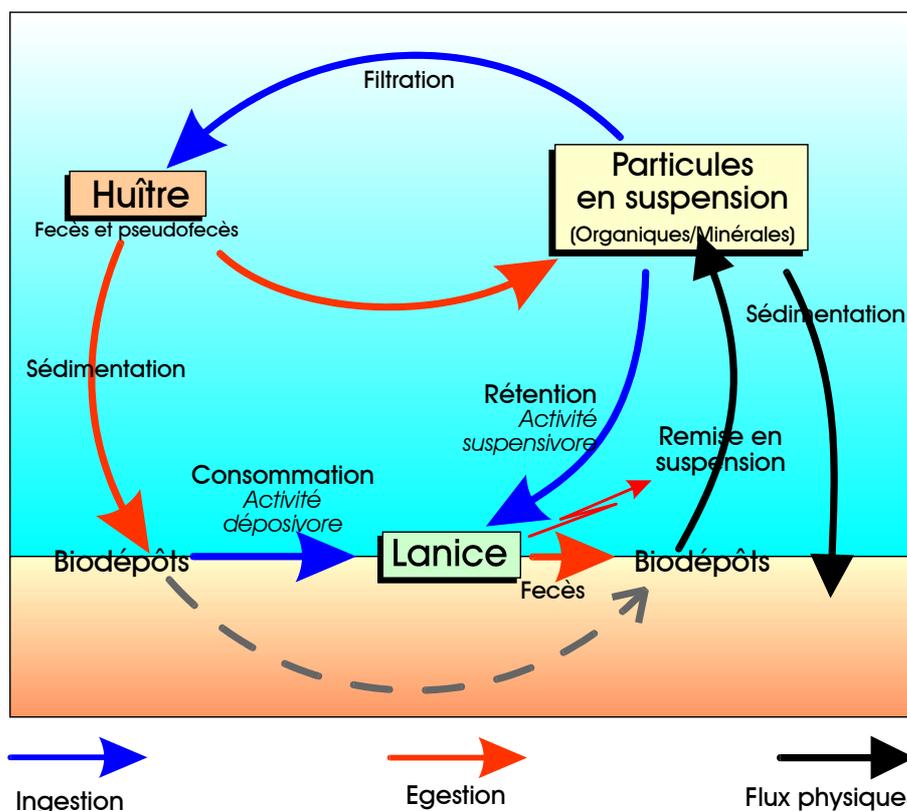


Figure 92 : Approche conceptuelle de l'impact de la population de *Lanice conchilega* sur les stocks ostréicoles sur le plan alimentaire

Le système "Huître/ Lanice" s'articule autour d'un pivot constitué par le compartiment "Particules en suspension". Ce dernier représente la ressource alimentaire de base à la fois de *Crassostrea gigas* (filtration) et de *Lanice conchilega* (suspensivore). Une approche conceptuelle des relations liant les deux espèces peut être envisagée (Figure 92). Une partie des biodépôts d'origine ostréicole (fèces et pseudo-fèces) vont rejoindre, par sédimentation, le sédiment alors que l'autre partie reste en suspension dans la masse d'eau. Toute la problématique actuelle concerne le devenir de ces biodépôts. Les travaux actuels menés par l'IFREMER dans le Bassin de Marennes-Oléron, abordent, à travers des modèles physiques, la possible remise en suspension de ces biodépôts et leur éventuelle remise à disposition pour l'alimentation des huîtres. Si cette hypothèse se trouvait confirmée, le développement de *Lanice conchilega*, à l'interface eau-sédiment, ne serait pas sans conséquence sur ces processus. Par son activité déposévore, il fixerait ces biodépôts et donc interdirait leur remise en suspension. Cependant, selon l'hypothèse de Carey (1983), l'existence des phénomènes

de micro-turbulences associés à la présence des panaches sableux de *Lanice conchilega* est au contraire susceptible de favoriser leur retour dans la colonne d'eau.

Par la suite, dans le cadre d'une modélisation du bassin de la Baie des Veys, l'intégration de *Lanice conchilega* impliquerait la mise en place d'un modèle analytique multi boîtes "Huître-Lanice". Les flux de matières doivent être déterminés et étudiés de manière exhaustive (Amouroux *et al.*, 1990a ; 1990b ; Boucher Rodoni & Boucher, 1990 ; Feuillet Girard *et al.*, 1988 ; Héral & Lockwood, 1991). L'estimation du potentiel de nourriture doit également tenir compte des effets de la circulation physique des masses d'eau, sous l'effet notamment du cycle de marée (Héral & Lockwood, 1991). La nourriture est injectée aux limites du système et va être transportée dans les différentes boîtes selon un modèle numérique d'advection-dispersion. Une composante physique verticale de "sédimentation-remise en suspension" doit également être intégrée dans le cadre de la relation Lanice/Huître. Dans ce contexte, l'étude hydrologique réalisée dans le présent travail constitue une base de données directement utilisable. De plus, le modèle courantologique "Baie des Veys" actuellement en cours de développement par la société SOGREAH permettrait de parfaitement contrôler les conditions aux limites d'un tel modèle.

Cette démarche fait partie intégrante de la problématique de recherche d'IFREMER sur un plan régional et national, dans le cadre de l'optimisation de la gestion des écosystèmes conchylicoles. Elle s'intègre dans le contexte national de recherches au niveau des écosystèmes côtiers, à l'image de l'approche analytique développée dans le programme Marennes-Oléron. A ce titre, la modélisation de l'écophysiologie d'un compétiteur trophique de *Crassostrea gigas* présente un intérêt certain.

## ***BIBLIOGRAPHIE***

## BIBLIOGRAPHIE

- Allen K.R.**, (1950). The computation of production in fish populations. *N. Z. Sci.Rev.* **8** : 89.
- Allen K.R.**, (1971). Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Board Can.* **28** : 1573-1581.
- Aller R.C. & J.Y. Yingst**, (1985). Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma balthica* (Bivalvia), and *Tellina texana* (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *J. Mar. Res.* **43** : 615-645.
- Aminot A. & M. Chaussepied**, (1983). Manuel d'analyses chimiques en milieu marin. 313 p.
- Amoureux L.**, (1966). Etude bionomique et écologique de quelques annélides polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **107** : 1-218.
- Amoureux L.**, (1982). Annélides Polychètes recueillies sur la pente continentale de la Bretagne à l'Irlande, campagne 1973 de la "Thalassa" (suite et fin), avec la description de quatre espèces nouvelles pour la science. 2. Inventaire taxonomique annoté de toutes les Polychètes sédentaires. *Cah. Biol. mar.* **23** : 179-214.
- Amouroux J.M.**, (1972). Données sur la structure et l'instabilité des peuplements infralittoraux de la côte du roussillon. Thèse 3<sup>ème</sup> cycle, Océanographie, Univ. de Paris, 102 p.
- Amouroux J.M., J. Amouroux, J. Bastide & G. Cahet**, (1990a). Interrelations in a microcosm with a suspension-feeder and a deposit-feeder. 1: Experimental study. *Oceanol. Acta.* **13** : 61-68.
- Amouroux J.M., J. Amouroux, J. Bastide, G. Cahet & A. Grémare**, (1990b). Interrelations in a microcosm with a suspension-feeder and a deposit-feeder. 2: Modelling. *Oceanol. Acta.* **13** : 69-78.
- Anonymes**, (1987). Bilan énergétique chez les mollusques bivalves. Groupe de travail La Tremblade. *Vie Marine H.S.* **7** : 1-68.
- Armonies W.**, (1988). Active emergence of meiofauna from intertidal sediment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **43** : 151-159.
- Armonies W.**, (1992). Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **83** : 197-206.
- Armonies W.**, (1994). Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Königshafen: a review. *Helgol. Meeresunters.* **48** : 299-320.
- Armonies W.**, (1996). Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography. *J. Sea Res.* **35** : 323-334.
- Armonies W. & D. Hartke**, (1995). Floating of mud snails *Hydrobia ulvae* in tidal waters of the Wadden Sea, and its implications in distribution patterns. *Helgol. Meeresunters.* **49** : 529-538.
- Armonies W. & M. Hellwig-Armonies**, (1992). Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. *Neth. J. Sea Res.* **29** : 371-378.
- Atrill M. & R.M. Thomas**, (1996). Long-term distribution patterns of mobile estuarine invertebrates (Ctenophora, Cnidaria, Crustacea: Decapoda) in relation to hydrological parameters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **143** : 25-36.
- Bacher C., M. Héral, J.M. Deslous-Paoli & D. Razet**, (1991). Modèle énergétique du bassin de Marennes Oléron : modèle uni-boîte. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48** : 391-404.
- Barille L., S. Bougrier, P. Geairon & J.M. Robert**, (1994). Alimentation expérimentale de l'huître *Crassostrea gigas* à l'aide de navicules bleues *Haslea ostrearia* (Simonsen) de différentes tailles. *Oceanol. Acta.* **17** : 201-210.
- Barille L., J. Prou, M. Héral & S. Bourgrier**, (1993). No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **171** : 91-106.
- Bayne B.L.** (1976). Marine mussels : their ecology and physiology. Ed. IBP n°13 Cambridge University Press, 261-291.

- Bayne B.L., A.J.S. Hawkins & E. Navarro**, (1987). Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia: Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **111** : 1-22.
- Bayne B.L. & R.C. Newell**, (1983). Physiological energetics of marine molluscs. In: Saleuddin A.S.M. & Wilbur K.M. (Eds.), *The Mollusca*. Academic Press, London, UK, 407-515.
- Bellan G. & M. Bourcier**, (1990). Les enseignements d'une étude sur dix ans (1976-1986) des peuplements de substrats meubles au large d'un émissaire d'eaux usées : Marseille-Cortiou. *Cah. Biol. mar.* **31** : 225-249.
- Beukema J.J.**, (1989). Long-term changes in macrozoobenthic abundance on the tidal flats of the western part of the Dutch Wadden Sea. *Helgol. Meeresunters.* **43** : 405-415.
- Beukema J.J.**, (1991). Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication. *Mar. Biol.* **111** : 293-301.
- Beukema J.J., G.C. Cadée & H. Hummel**, (1983). Differential variability in time and space of numbers in suspension and deposit feeding benthic species in a tidal flat area. in : Proceedings 17th European Marine Biology Symposium., Brest (France), 27 sept. - 1 oct. 1982. *Oceanol. Acta.*, (**special**), 21-26.
- Beukema J.J. & J. De Vlas**, (1989). Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **52** : 193-200.
- Beukema J.J. & R. Dekker**, (1995). Dynamics and growth of a recent invader into European coastal waters: the American razor clam, *Ensis directus*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **75** : 351-362.
- Bhaud M.** (1979). Estimation du transfert énergétique entre domaine pélagique et domaine benthique par l'intermédiaire du méroplancton larvaire. *C. R. Acad. Sc. Paris.* **288** série D: 1619-1622.
- Bhaud M.**, (1988). The two planktonic larval periods of *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) Polychaeta, a peculiar example of the irreversibility of evolution. *Ophelia.* **29** : 141-152.
- Bhaud M. & J.C. Duchêne**, (1995). Change from planktonic to benthic development: is life cycle evolution an adaptative answer to the constraints of dispersal? *Oceanol. Acta.* **19** : 335-345.
- Bhaud M.R. & C.P. Cazaux**, (1990). Buoyancy characteristics of *Lanice conchilega* (Pallas) larvae (Terebellidae). Implications for settlement. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **141** : 31-45.
- Billet C.**, (1993). Schéma général d'assainissement de la Baie des Veys : I- Diagnostic-environnement des élevages et coûts de mise en conformité. Mém. Fin d'Etudes, Univ. de Paris Sud, (DESS "Pollutions Chimiques et Environnement"), 67 p.
- Bilyard G.R.**, (1987). The value of benthic infauna in marine pollution monitoring studies. *Mar. Pollut. Bull.* **18** : 581-585.
- Bock M.J. & D.C. Miller**, (1995). Storm effects on particulate food resources on an intertidal sandflat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **187** : 81-101.
- Bock M.J. & D.C. Miller**, (1997). Particle-bound organic matter as a cue for suspension feeding in tentaculate polychaetes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **215** : 65-80.
- Boucher Rodoni R. & G. Boucher**, (1990). *In situ* study of the effect of oyster biomass on benthic metabolic exchange rates. *Hydrobiologia.* **206** : 115-123.
- Bougrier S., P. Geairon, J.M. Deslous Paoli, C. Bacher & G. Jonquieres**, (1995). Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture.* **134** : 143-154.
- Brey T. & J.D. Gage**, (1997). Interactions of growth and mortality in benthic invertebrate populations: empirical evidence for a mortality-growth continuum. *Arch. Fish. Mar. Res.* **45** : 47-59.
- Bridges T.S.**, (1996). Effects of organic additions to sediment, and maternal age and size, on patterns of offspring investment and performance in two opportunistic deposit-feeding polychaetes. *Mar. Biol.* **125** : 345-357.
- Brochard A.**, (1981). Etude de salubrité de la Baie des Veys. Rapport général annuel. DDAM Le Havre, *Rapport de contrat Agence de Bassin* 51 p.
- Buchanan J.B. & R.M. Warwick**, (1974). An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **54** : 197-222.
- Buhr K.J.**, (1976). Suspension feeding and assimilation efficiency in *Lanice conchilega* (Polychaeta). *Mar. Biol.* **38** : 373-383.
- Buhr K.J.**, (1979). Eine Massensiedlung von *Lanice conchilega* (Polychaeta: Terebellidae) im Weser-Ästuar. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* **17** : 101-149.
- Buhr K.J.**, (1981). Auswirkungen des kalten Winters 1978/79 auf das Makrobenthos des *Lanice*-Siedlung im Weser-Ästuar. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* **19** : 115-131.

- Buhr K.J. & J.E. Winter**, (1977). Distribution and maintainance of a *Lanice conchilega* association in the Weser Estuary (GFR), with special reference to the suspension-feeding behaviour of *Lanice conchilega*. In: Keegan B.F., Ceidigh P.O. & Boaden P.J.S. (Eds), Biology of benthics organisms. Pergamon Press, Oxford, 101-113.
- Butman C.A.**, (1987). Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging rôle of hydrodynamical processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **25** : 113-165.
- Butman C.A.**, (1989). Sediment-trap experiments on the importance of hydrodynamical processes in distributing settling invertebrate larvae in near-bottom waters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **134** : 37-88.
- Butman C.A. & J.P. Grassle**, (1992). Active habitat selection by *Capitella* sp. I larvae. I. Two-choice experiments in still water and flume flows. *J. Mar. Res.* **50** : 669-715.
- Cabioch L. & R. Glaçon**, (1977). Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, du Cap d'Antifer à la Baie de Somme. *C. R. Acad. Sc. Paris.* **285** : 209-212.
- Caley M.J., M.H. Carr, M.A. Hixon, T.P. Hughes, G.P. Jones & B.A. Menge**, (1996). Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annu. Rev. Ecol. Sys.* **27** : 477-500.
- Carey D.A.**, (1983). Particle resuspension in the benthic boundary layer induced by flow around polychaete tubes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40** : 301-308.
- Carroll M.L.**, (1996). Barnacle population dynamics and recruitment regulation in south central Alaska. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **199** : 285-302.
- Cederwall H.**, (1977). Annual macrofauna production of a soft-bottom in the northern Baltic proper. In: Keegan B.F. et al. (Eds), Biology of benthic organisms Pergamon Press, London, 155-164.
- Cloern J.E. & F.H. Nichols**, (1978). A Von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient. *J. Fish. Res. Board Can.* **35** : 1479-1482.
- Conover R.J.**, (1966). Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **11** : 338-345.
- Cressie N.A.C.**, (1991). Statistics for spatial data. Wiley Jones and Sons Inc. (Eds), New York 900 p.
- Cusson M. & E. Bourget**, (1997). Influence of topographic heterogeneity and spatial scales on the structure of the neighbouring intertidal endobenthic macrofaunal community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **150** : 181-193.
- Dales R.P.**, (1955). Feeding and digestion in Terebellid Polychaetes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **34** : 55-79.
- Dame R.**, (1992). The role of bivalve filter feeder material fluxes in estuarine ecosystems. In: R.F. Dame (Ed.), Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystems processes. NATO ASI Series, Ecological Sciences, 245-271.
- Dauer D.M., C.A. Maybury & R.M. Ewing**, (1981). Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **54** : 21-38.
- Dauvin J.C.**, (1979). Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire et sur la perturbation par les hydrocarbures de l'*Amoco Cadiz*. These Doct 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. de Paris VI, (Océanologie Biologique), 251 p.
- Dauvin J.C.**, (1986a). Biologie, dynamique et production d'une population d'*Abra alba* (Wood) (Mollusque-bivalve) de la baie de Morlaix (Manche occidentale). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **97** : 151-180.
- Dauvin J.C.**, (1986b). Dynamique de la population d'*Abra prismatica* (mollusque bivalve) de la baie de Morlaix (Manche occidentale). *Ann. Inst. Océanogr.* **62** : 1-12.
- Dauvin J.C.**, (1991). Effets à long terme (1978-1988) de la pollution de l'*Amoco Cadiz* sur la production de deux peuplements subtidaux de sédiments fins de la baie de Morlaix (Manche occidentale). In: Elliott M. & Ducrotoy J.P. (Eds), Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons Olsen & Olsen, 349-358.
- Dauvin J.C.**, (1992). Cinétique du recrutement et croissance des juvéniles d'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje en baie de Seine (Manche orientale). *Oceanol. Acta.* **15** : 187-196.
- Dauvin J.C.**, (1993). Le benthos : témoin des variations de l'environnement. *Océanis (Paris)*. **19** : 25-53.
- Dauvin J.C. & F. Ibanez**, (1988). Long-term changes (1977 to 1987) in a muddy fine sand *Abra alba-Melinna palmata* community from the western English Channel: multivariate time-series analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **49** : 65-81.
- Davoult D., F. Gounin, C. Maillard & A. Richard**, (1995). Suspension-feeding activity of a dense *Opiothrix fragilis* (Abildgaard) population at the water-sediment interface: time coupling of food availability and the feeding behaviour of the species. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **41** : 567-577.
- Day J.K.**, (1967). A monograph on the polychaeta of Southern Africa. Part II: Sedentaria. London.

- Deslous Paoli J.M., A.M. Lannou, P. Geairon, S. Bougrier, O. Raillard & M. Héral**, (1992). Effects of the feeding behaviour of *Crassostrea gigas* (bivalve molluscs) on biosedimentation of natural particulate matter. *Hydrobiologia*. **231** : 85-91.
- Desprez M., J.P. Ducrotoy & B. Sylvand**, (1986). Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. *Hydrobiologia*. **142** : 249-270.
- Dinet A., J.M. Sornin, A. Sablière, D. Delmas & M. Feuillet Girard**, (1990). Influence de la biodéposition de bivalves filtreurs sur les peuplements méio-benthiques d'un marais maritime. *Cah. Biol. mar.* **31** : 307-322.
- Ducrotoy J.P., M. Desprez, B. Sylvand & B. Elkaim**, (1989). General methods of study of macrotidal estuaries: the bio-sedimentary approach. In: Mc Manus J. & Elliott M. (Eds), *Developments in estuaries and coastal study techniques*. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark, 41-52.
- Dupont J.P. & R. Lafite**, (1986). Importance et rôle du matériel organique vivant et inerte dans les suspensions de la Baie de Seine. *La Baie de Seine (GRECO MANCHE). Actes de colloques IFREMER-CNRS*. **4** : 155-162.
- Dupont J.P. & B. Sylvand**, (1991). The use of Passega's C.M. pattern in estuarine tidal flats (Baie de Somme, seine estuary, Baie des Veys, The Channel, France). In: Elliott M. & Ducrotoy J.P., *Estuaries and coasts: Spatial and temporal intercomparisons* Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark, 1-4.
- Eagle R.A.**, (1975). Natural fluctuations in a soft bottom benthic community. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **55** : 865-878.
- Eckman J. & A. Nowell**, (1984). Boundary skin friction, particle deposition and sediment entrainment about a protruding animal tube. *Sedimentology*. **31** : 851-862.
- Eckman J.E. & D.O. Duggins**, (1993). Effects of flow speed on growth of benthic suspension feeders. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*. **185** : 28-41.
- Eckman J.E., A.R.M. Nowell & P.A. Jumars**, (1981). Sediment destabilization by animal tubes. *J. Mar. Res.* **39** : 361-374.
- Ellien C., E. Thiebaut, A.S. Barnay, J.C. Dauvin, F. Gentil & J.C. Salomon**, (soumis). The influence of variability in larval dispersal on the dynamics of a marine metapopulation. Example of *Pectinaria koreni* (Polychaeta) in the eastern English Channel. *Oceanologica Acta*.
- Fauchald K. & P.A. Jumars**, (1979). The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **17** : 193-284.
- Fauvel P.**, (1927). Faune de France : Polychètes sédentaires. Paris 494 p.
- Fenchel T.**, (1996a). Worm burrows and toxic microniches in marine sediments: 1. Spatial and temporal scales. *Mar. Biol.* **127** : 289-295.
- Fenchel T.**, (1996b). Worm burrows and toxic microniches in marine sediments: 2. Distribution patterns of ciliated protozoa. *Mar. Biol.* **127** : 297-301.
- Féral P.**, (1988). Processus biosédimentaires en milieu sableux intertidal d'après l'étude de deux populations bas-normandes de *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) (Annélide Polychète). Thèse de Doct. 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. de Caen, (Géologie, Biosédimentologie), 214 p.
- Feuillet Girard M., M. Héral, J.M. Sornin, J.M. Deslous Paoli, J.M. Robert, F. Mornet & D. Razet**, (1988). Eléments azotés de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oleron: Influence des cultures d'huitres. *Aquat. Living Resour.* **1** : 261-265.
- Fleury P.G., F. Ruelle, S. Claude, H. Palvadeau, S. Robert, F. d'Amico, C. Vercelli & J.M. Chabirand**, (1999). Réseau de suivi de la croissance de l'Huître creuse sur les côtes Française (REMORA). Résultats des stations nationales pour l'année 1998. IFREMER DRV/RA, *Rapport Interne DRV/RA/RST/99-03*, 41 p.
- Folk R.L.**, (1966). A review of grain-size parameters. *Sedimentology*. **6** : 73-93.
- Forster S. & G. Graf**, (1995). Impact of irrigation on oxygen flux into the sediment: intermittent pumping by *Callianassa subterranea* and "piston-pumping" by *Lanice conchilega*. *Mar. Biol.* **123** : 335-346.
- Fréchette M., A.E. Aitken & L. Page**, (1992). Interdependence of food and space limitation of a benthic suspension feeder: consequences for self-thinning relationships. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **83** : 55-62.
- Fréchette M., C.A. Butman & W.R. Geyer**, (1989). The importance of boundary-layer flows in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder, *Mytilus edulis* L. *Limnol. Oceanogr.* **34** : 19-36.
- Frid C.L.J.**, (1989). The role of recolonization processes in benthic communities, with special reference to the interpretation of predator-induced effects. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **126** : 163-171.
- Frontier S.**, (1983). Stratégie d'échantillonnage en écologie. (Ed) Masson, Paris 494 p.
- Frontier S.**, (1987). Application of fractal theory to ecology. In: Legendre P. & Legendre L. (eds), *Developements in numerical ecology* Springer-Verlag, Berlin, 335-378.

- Frontier S. & D. Pichod-Viale**, (1993). Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Paris 447 p.
- Gentil F. & L. Cabioch**, (1997). Carte des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine et Manche centrale Sud. Observatoire Océanologique, Roscoff.
- Gentil F. & J.C. Dauvin**, (1989). Etude allométrique de la Polychète *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. *J. Rech. Océanogr.* **1-2** : 58-60.
- Glémarec M. & C. Hily**, (1981). Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la Baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. *Acta Oecol., Oecol. Appl.* **2** : 139-150.
- Godefroy D., C. Etourneau & G. Schnepf**, (1997). Quantification des Apports par les eaux douces en Baie des Veys : Azote, Phosphore, Matières En Suspension, Colimétrie. IFREMER / AESN, *Rapport Fin d'Etude*. 97 p.
- Godefroy D. & C. Etourneau**, (1994). Bilan de douze années de suivi sanitaire de la conchyliculture en Baie des Veys. IFREMER, *Rapport Interne* 94-06, 72 p.
- Gosselin L.A. & P.Y. Qian**, (1997). Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **146** : 265-282.
- Gouletquer P.** (1989). Etude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*. Thèse de Doc., Univ. de Bretagne Occidentale, (Océanographie Biologique), 347 p.
- Gouletquer P. & M. Wolowicz**, (1989). The shell of *Cardium edule*, *Cardium glaucum* and *Ruditapes philippinarum*: organic content, composition and energy value, as determined by different methods. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **69** : 563-572.
- Goyard E.**, (1996). Bilan national de la croissance de l'huître creuse de 1993 à 1995. IFREMER, *Bull. REMORA*, 33 p.
- Grant J.**, (1981). Sediment transport and disturbance on an intertidal sandflat: infaunal distribution and recolonization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **6** : 249-255.
- Grant J. & G. Daborn**, (1994). The effects of bioturbation on sediment transport on an intertidal mudflat. *Neth. J. Sea Res.* **32** : 63-72.
- Grant W.D., L.F. Boyer & L.P. Sanford**, (1982). The effects of bioturbation on the initiation of motion of intertidal sands. *J. Mar. Res.* **40** : 659-677.
- Grassle J.P. & C.A. Butman**, (1989). Active habitat selection by larvae of the polychaetes, *Capitella* spp. I and II, in a laboratory flume. In: Ryland J.S. & Tyler P.A. (Eds), Reproduction, genetics and distributions of marine organisms Olsen & Olsen, 107-114.
- Grassle J.P., C.A. Butman & S.W. Mills**, (1992a). Active habitat selection by *Capitella* sp. I larvae. II. Multiple-choice experiments in still water and flume flows. *J. Mar. Res.* **50** : 717-743.
- Grassle J.P., P.V.R. Snelgrove & C.A. Butman**, (1992b). Larval habitat choice in still water and flume flows by the opportunistic bivalve *Mulinia lateralis*. *Neth. J. Sea Res.* **30** : 33-44.
- Gray J.S.**, (1992). Eutrophication in the sea. In: Colombo G., Ferrari I., Ceccherelli V.U. & Rossi R. (Eds), Marine eutrophication and population dynamics. Olsen & Olsen, Fredensborg, 3-15.
- Grémare A. & J.M. Amouroux**, (1988). Etude expérimentale des taux d'ingestion et de métabolisme de *Eupolyornia nebulosa* : Influence de l'état de maturation sexuelle. *Oceanol. Acta.* **11** : 299-305.
- Grémare A., J.M. Amouroux & J. Amouroux**, (1989). Modelling of consumption and assimilation in the deposit-feeding polychaete *Eupolyornia nebulosa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **54** : 239-248.
- GRESARC**, (1998). Mise en place de repères et suivi topographique de la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy. GRESARC / IFREMER, *Rapport d'étude* 3 p.
- Gros P. & J.C. Cochard**, (1978). Biologie de *Nyctiphanes couchii* (Crustacea, Euphausiacea) dans le secteur nord du Golfe de Gascogne. *Ann. Inst. Océanogr. Paris.* **54** : 25-46.
- Günther C.P.**, (1992). Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbances of different scales ? *Neth. J. Sea Res.* **30** : 45-56.
- Hagmeier**, (1951). Die Nahrung der Meerestiere. *Handl. Seefish. Nordeur.* **1** : 86-242.
- Healy M.**, (1962). Some basic statistical techniques in soil zoology. In: Murphy (Ed), Progress in soil zoology London Butterworth, London, 3-9.
- Heiber W.**, (1988). Die Faunengemeinschaft einer großen Strorinne des Wurster Wattengebietes (Deutsch Bucht). Thesis Univ. Bonn., Univ. Bonn, 398 p.
- Heimler V.W.**, (1981). Untersuchungen zur Larvalentwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas) 1766 (Polychaeta, Terebellomorpha). Teil II : Bau und Ultrastruktur des Trochophore-Larve. *Zool. Jb. Anat.* **106** : 236-277.

- Héral M., J.M. Deslous Paoli & J. Prou**, (1986). Dynamique des productions et des biomasses des huitres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oleron depuis un siècle. International Council for the Exploration of the Sea, ICES-CM-1986/F:41, 21 p.
- Héral M. & S.J. Lockwood**, (1991). Approches de la capacité trophique des écosystèmes conchylicoles: Synthèse bibliographique. *ICES Mar. Sci. Symp.* **192** : 48-62.
- Heuers J., S. Jaklin, R. Zühlke, S. Dittman, C.P. Günther, H. Hildenbrandt & V. Grimm**, (1998). A model on the distribution and abundance of the tube-building polychaeta *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) in the intertidal of the Wadden Sea. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie.* **28** : 207-216.
- Holthe T.**, (1978). The zoogeography of the Terebellomorpha (Polychaeta) of the northern European waters. *Sarsia.* **63** : 191-198.
- Hommeril P.**, (1962). Etude locale (Gouville-Sur-Mer, Manche) de la rétention des sédiments par deux polychètes sédentaires : *Sabellaria alveolata* et *Lanice conchilega*. *Cah. Oceanogr.* **4** : 245-257.
- Hunt H.L. & R.E. Scheibling**, (1997). Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **155** : 269-301.
- Huxley J.S.**, (1924). Constant differential growth ratios and their significance. *Nature.* **114** : 895-896.
- Ibanez F., J.M. Fromentin & J. Castel**, (1993). Application de la méthode des sommes cumulées à l'analyse des séries chronologiques en océanographie. *C. R. Acad. Sci. Ser. 3, Sci. Vie.* **316** : 745-748.
- Jones S.E. & C.F. Jago**, (1993). *In situ* assessment of modification of sediment properties by burrowing invertebrates. *Mar. Biol.* **115** : 133-142.
- Jumars P.A., A.R.M. Nowell & R.F.L. Self**, (1981). A simple model of flow-sediment-organism interaction. *Mar. Geol.* **42** : 155-172.
- Kay D.G.**, (1973). The energy relations of the polychaete *Neanthes* (= *Nereis*) *virens* (Sars). *J. Anim. Ecol.* **42** : 673-692.
- Kerambrun P. & K.H. Szekielda**, (1969). Dosage simultané du carbone de l'hydrogène et de l'azote dans le matériel en suspension dans l'eau de mer. *Note Technique, Téthys.* **1** : 581-584.
- Keßler M.**, (1963). Die Entwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas) mit besonderer Berücksichtigung der Lebensweise. *Helgol. Meeresunters.* **8** : 425-476.
- Kopp J., J.P. Joly, E. Le Gagneur & F. Ruelle**, (1997). Biomasses ostréicoles et mytilicoles de Normandie en 1995. IFREMER, *Rapport Interne DRV/RA/RST/97-07*, 65 p.
- Kopp J., J.P. Joly, J. Moriceau, E. Legagneur & F. Jacqueline**, (1991). La conchyliculture en Baie des Veys : historique, situation actuelle et perspectives. *Rapport Interne IFREMER DRV-RA* 89 p.
- Kranck K. & T. Milligan**, (1979). The use of Coulter Counter in studies of particle size-distribution in aquatic environments. Bedford Institute of Oceanography, *Report Series BI-R-79-7*, 48 p.
- Kühne S. & E. Rachor**, (1996). The macrofauna of a stony sand area in the German Bight (North Sea). *Helgol. Meeresunters.* **50** : 433-452.
- Lafon N.**, (1959). Recherches sur les tubes de deux polychètes sédentaires. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **96** : 90-102.
- Lagadeuc Y.**, (1992). Transport larvaire en Manche. Exemple de *Pectinaria koreni* (Malmgren), annélide polychète, en baie de Seine. *Oceanol. Acta.* **15** : 383-395.
- Lagadeuc Y. & J.M. Brylinski**, (1987). Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (Annélide, Polychète) sur le littoral boulonnais. *Cah. Biol. mar.* **28** : 537-550.
- Lambert R.**, (1991). Recrutement d'espèces benthiques à larves pélagiques en régime mégatidal. Cas de *Pectinaria koreni* (Malmgren), Annélide Polychète. Thèse Doctorat, Univ. de Rennes I, (Sciences biologiques), 176 p.
- Lambert R., C. Retière & Y. Lagadeuc**, (1996). Metamorphosis of *Pectinaria koreni* (Annelida: Polychaeta) and recruitment of an isolated population in the English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **76** : 23-36.
- Larsonneur C.**, (1971). Manche centrale et Baie de Seine : géologie du substratum et des dépôts meubles. Thèse Doct. Etat, ès Science Naturelle, Univ. de Caen, (Géologie), 394 p.
- Le Gall J.**, (1970). La Baie des Veys : caractères principaux de la sédimentation et faciès de dépôt. Thèse Doct. 3ème cycle., Univ. de Caen, (Géologie), 151 p.
- Le Gall J. & C. Larsonneur**, (1972). Séquences et environnement sédimentaire dans la Baie des Veys (Manche). *Rev. Géogr. Phys. et Géol.* **14** : 189-204.
- Lee D.T. & B.J. Schachter**, (1980). Two algorithms for constructing a Delaunay triangulation. *Int. Jour. Comp. Inform. Sci.* **9** : 219-242.
- Lemoine G.**, 1994. Etude sédimentaire appliquée à l'aquaculture pour cinq estrans de Bretagne sud. *Rapport Interne IFREMER RIDRV 94-18* 108 pp.

- Levin L.A. & C. DiBacco**, (1995). Influence of sediment transport on short-term recolonization by seamount infauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **123** : 163-175.
- Lewin R.**, (1986). Supply-side ecology. *Science*. **234** : 25-27.
- Luckenbach M.W.**, (1986). Sediment stability around animal tubes: the roles of hydrodynamic processes and biotic activity. *Limnol. Oceanogr.* **31** : 779-787.
- Marcano G.**, (1990). Etude de la compétence et du recrutement chez les larves de *Lanice conchilega* (Polychète terebellidae). *Océanis*. **16** : 191-206.
- Marcano G. & M. Bhaud**, (1995). New observations on the terebellid (Polychaeta) aulophore larvae on the French coasts. *Ophelia*. **43** : 229-244.
- Marinelli R.L.**, (1994). Effects of burrow ventilation on activities of a terebellid polychaete and silicate removal from sediment pore waters. *Limnol. Oceanogr.* **39** : 303-317.
- Meadows P.S., J. Tait & S.A. Hussain**, (1990). Effects of estuarine infauna on sediment stability and particle sedimentation. *Hydrobiologia*. **190** : 263-266.
- Meadows P.S. & T. Tait**, (1989). Modification of sediment permeability and shear strength by two burrowing invertebrates. *Mar. Biol.* **101** : 75-82.
- Meixner R.**, (1979). Die Fischerei auf Herzmuscheln (*Cardium edule*) im niedersächsischen Wattenmeer. *Arch. Fisch.Wiss.* **29** : 141-153.
- Ménard F., F. Gentil & J.C. Dauvin**, (1989). Population dynamics and secondary production of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Polychaeta) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **133** : 151-167.
- Meunier A., B. Sylvand, M. Ropert, C. Amiard & J.C. Amiard**, (1993). Objectifs de qualité en milieu estuarien : la Baie des Veys (Littoral occidental de la Baie de Seine). GEMEL / AESN, *Rapport Scientifique* 73 p.
- Miller D.C., M.J. Bock & E.J. Turner**, (1992). Deposit and suspension feeding in oscillatory flows and sediment fluxes. *J. Mar. Res.* **50** : 489-520.
- Montaudouin X.d. & G. Bachelet**, (1996). Experiment evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule*. *Oceanol. Acta*, **19** (3/4), 449-463.
- Møhlenberg F. & H.U. Riisgård**, (1978). Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia*. **17** : 239-246.
- Nozais C., J.C. Duchêne & M. Bhaud**, (1997). Control of position in the water column by the larvae of *Poecilochaetus serpens* (Polychaeta): the importance of mucus secretion. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **210** : 91-106.
- Olivier F.**, (1997). Régulation des populations de recrues en régime mégatidal : effet du couplage physique-biologique en couche limite de fond. Thèse de Doctorat, Univ. de Rennes I, (Sciences biologiques), 135 p.
- Olivier F., N. Desroy & C. Retière**, (1996a). Habitat selection and adult-recruit interactions in *Pectinaria koreni* (Malmgren) (Annelida Polychaeta) post-larval populations: results of flume experiments. *J. Sea Res.* **36** : 217-226.
- Olivier F., C. Vallet, J.C. Dauvin & C. Retière**, (1996b). Drifting in post-larvae and juveniles in *Abra alba* (Wood) community of the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **199** : 89-109.
- Palmer R.E. & J.G. Williams**, (1980). Effect of the particle concentration on filtration efficiency of the Bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia*. **19** : 163-174.
- Passega R.**, (1957). Texture as characteristic of clastic deposition. *Bull. Ass. Petrol Geol.* **41** : 1952-1984.
- Passega R. & R. Byramjee**, (1969). Grain-size image of clastic deposits. *Sedimentology*. **13** : 233-252.
- Pawlink J.R.**, (1986). Chemical induction of larval settlement and metamorphosis in the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Sabellaridae: Polychaeta). *Mar. Biol.* **91** : 59-68.
- Pearson T.H., A.B. Josefson & R. R.**, (1985). Petersen's benthic station revisited. I. Is the Kattegatt becoming eutrophic ? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **92** : 157-206.
- Petit F.**, (1988). Phénomènes influençant la mise en mouvement et le transport des particules en rivières naturelles. *Z. Geomorph. N. F.* **32** : 299-310.
- Petit F.**, (1989). The evaluation of grain shear stress from experiments in a pebble-bedded flume. *Earth Surfaces and Landforms*. **14** : 499-508.
- Petit F.**, (1990). Evaluation of grain shear stresses required to initiate movement of particles in natural rivers. *Earth Surfaces and Landforms*. **15** : 135-148.

- Petit F.**, (1994). Dimensionless critical shear stress evaluation from flume experiments using different gravet beds. *Earth Surfaces and Landforms*. **19** : 567-576.
- Price P. & R.M. Warwick**, (1980). Temporal variations in annual production and biomass in estuarine populations of two polychaetes, *Nephtys hombergi* and *Ampharete acutifrons*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **61** : 481-487.
- Rachor E.**, (1990). Changes in sublittoral zoobenthos in the German Bight with regard to eutrophication. *Neth. J. Sea Res.* **25** : 209-214.
- Raillard O., J.M. Deslous Paoli, M. Héral & D. Razet**, (1993). Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. *Oceanol. Acta*. **16** : 73-82.
- Razet D., N. Faury, P. Geairon, P. Soletchnik & P. Gouletquer**, (1996). Méthodes d'analyses de la matière organique : méthodes biochimiques, méthodes d'analyse des pigments chlorophylliens et analyse thermique élémentaire. IFREMER, *Rapport Interne DRV/RA 96-11*, 40 p.
- Razet D., M. Héral, J. Prou, J. Legrand & J.M. Sornin**, (1990). Variations des productions de biodépôts (fèces et pseudofèces) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal : Baie de Marennes-Oléron. *Haliotis*. **20** : 143-161.
- Rees H.L.**, (1983). Pollution investigations off the north-east coast of England: community structure, growth and production of benthic macrofauna. *Mar. Environ. Res.* **9** : 61-110.
- Renouf F.**, (1994). Hiérarchisation des apports polluants en Baie des Veys. Mém. Fin d'Etudes DESS "Environnement", Univ. de Caen, (Géologie), 73 p.
- Renouf F.**, (1995). Etude bactériologique des effluents des industries agro-alimentaires sur le littoral Normand. Agence de l'Eau Seine Normandie, *Rapport Final DLN-FC/CP n°10.125*, 82 p.
- Retière C.**, (1979). Contribution à l'étude des peuplements benthiques du golfe Normano-breton. Thèse Doct. Etat, Univ. de Rennes, (Sci. Nat.), 370 p.
- Rhoads D.C. & D.K. Young**, (1970). The influence of deposit feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.* **28** : 150-178.
- Richman S., D.R. Heinle & R. Huff**, (1977). Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* **42** : 69-84.
- Riisgård H.U.**, (1989). Properties and energy cost of the muscular piston pump in the suspension feeding polychaete *Chaetopterus variopedatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **56** : 157-168.
- Riisgård H.U. & N.M. Ivarsson**, (1990). The crown-filament pump of the suspension-feeding polychaete *Sabella penicillus*: filtration, effects of temperature, and energy cost. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **62** : 249-257.
- Roegner C., C. André, M. Lindegarth, J.E. Eckman & J. Grant**, (1995). Transport of recently settled soft-shell clams (*Mya arenaria* L.) in laboratory flume flow. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **187** : 13-26.
- Roport M.**, (1994). Facteurs de dégradation de la qualité des eaux de la Baie des Veys : bilan de fonctionnement des stations d'épurations des bassins versant de l'Aure, la Vire, la Douve et la Taute. GEMEL / AESN, *Rapport Scientifique 77* p.
- Roport M.**, (1996). Particularités du recrutement et du renouvellement d'une population de *Lanice conchilega* (Polychaeta, Terebellidae) associée à la conchyliculture en baie des Veys (Baie de Seine occidentale). *J. Rech. Oceanogr.* **21** : 118-125.
- Roport M.**, (1998). Suivi de masse d'eau : recherche d'un indicateur de qualité du milieu sur le secteur conchylicole de Grandcamp-Maisy. GEMEL - AESN, *Rapport Scientifique DLN-FC/CP n° 7.115*, 80 p.
- Roport M. & J.C. Dauvin**, (Soumis). Recruitment and proliferation of a *Lanice conchilega* (Pallas) population (Annelida: Polychaeta, Terebellidae) in the Baie des Veys (Western part of the Baie of Seine). *Oceanol. Acta*.
- Roport M. & P. Gouletquer**, (1999). Comparative ecophysiology of two suspension feeders: Polychaeta Annelid *Lanice conchilega* (Pallas 1766) and Pacific cupped oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795). *Aquaculture (sous presse)*.
- Roport M., P. Gouletquer, J.P. Joly, P. Geairon, E. Legagneur, S. Le Bouhris & F. Ruelle**, (1996a). Développement et prolifération d'une population d'annélides tubicoles *Lanice conchilega* associée à la conchyliculture en Baie des Veys (Baie de Seine Occidentale). IFREMER, *Rapport Interne DRV-RA / 96-03*, 66 p.
- Roport M., P.T. Gouletquer & J.P. Joly**, (1996b). Trophic competition between the Pacific oyster *Crassostrea gigas* and the polychaete *Lanice conchilega* in the Bay of Veys (France). *J. Shellfish Res.* **15** : 491.
- Rosenberg R.**, (1985). Eutrophication - the futur marine coastal nuisance ? *Mar. Pollut. Bull.* **16** : 227-231.
- Rybarczyk H.**, (1993). Processus d'eutrophisation et ses conséquences sur les peuplements d'un écosystème estuarien, un exemple en Manche orientale : la baie de Somme (France). Thèse Doct., Univ. de Paris VI, (Oceanographie), 171 p.

- Sanders H.L.**, (1956). Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. X. The biology of marine bottom communities. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* **15** : 345-414.
- Santos S.L. & J.L. Simon**, (1980). Marine soft-bottom community establishment following annual defaunation : larval or adult recruitment ? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **2** : 235-241.
- Savidge W.B. & G.L. Taghon**, (1988). Passive and active components of colonization following two types of disturbance on intertidal sandflat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **115** : 137-155.
- Scherrer B.**, (1984). Biostatistiques. Québec 850 p.
- Seilacher A.**, (1951). Der Röhrenbau von *Lanice conchilega* (Polychaeta). *Senckenb. Marit.* **32** : 267-280.
- Seuront L.**, (1999). Fractals et multifractals : nouveaux outils de caractérisation de l'hétérogénéité spatio-temporelle en écologie marine. *Océanis* (Sous presse).
- Smith R.**, (1989a). Notes on gamete production in *Lanice conchilega* (Annelida, Polychaeta, Terebellidae). *Invert. Repro. Dev.* **15** : 7-12.
- Smith R.I.**, (1989b). Observations on spawning behavior of *Eupolymnia nebulosa*, and comparisons with *Lanice conchilega* (Annelida, Polychaeta, Terebellidae). *Bull. Mar. Sci.* **45** : 406-414.
- Soletchnik P., N. Faury, D. Razet & P. Gouletquer**, (1998). Hydrobiology of Marennes-Oléron bay. seasonal indices and analysis of trends from 1978 to 1995. *Hydrobiologia.* **386** : 131-146.
- Sornin J.M.**, (1981). Processus sédimentaires et biodéposition liés a différents modes de conchyliculture. Baie de Cancale, Anse de l'Aiguillon et Bassin de Marennes-Oléron. Thèse de Doct. 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. de Nantes, (Sédimentologie marine), 188 p.
- Sornin J.M.**, (1983). Influence de la biodéposition sur les propriétés rhéologiques des vases. *J. Rech. Océanogr.* **8** : 115-123.
- Sornin J.M.**, (1984). Role et conséquence de la biodéposition à l'interface eau/sédiment. *J. Rech. Océanogr.* **9** : 38-40.
- Souza Reis C.d., V. Monteiro Marques, J. Calvarion, J.C. Marques, R. Melo & R. Santo**, (1982). Contribuição para o estudio dos povoamentos (substrato móvel) da costa ocidental portuguesa. *Oceanol. Acta.* **6** : 91-105.
- Sugihara G. & G.R. May**, (1990). Applications of fractals in ecology. *Trends Ecol. Evol.* **5** : 79-86.
- Sylvand B.**, (1986). La Baie des Veys (Manche centrale : Baie de Seine) : évolution récente et incidence des aménagements. In: Actes du colloque "BORDOMER 85" Bordeaux, 112-127.
- Sylvand B.**, (1995). La Baie des Veys, 1972 - 1992 : structure et évolution à long terme d'un écosystème benthique intertidal de substrat meuble sous influence estuarienne. Thèse de Doct. d'Etat, ès Sciences Naturelles, Univ. de Caen, (Biologie), 409 p.
- Sylvand B.**, (1996). Transformations intertidales à long terme en baie des Veys (littoral de la baie de la Seine occidentale, Manche orientale) : passé évolutif et tendances générales. *J. Rech. Océanogr.* **21** : 89-94.
- Sylvand B. & J.R. Savini**, (1991). Evolution à long terme des sédiments intertidaux et des biocénoses macrozoobenthiques en Baie des Veys (Baie de Seine occidentale) depuis 1969. In: Elliott M. & Ducrotoy J.P. (Eds), Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparaisons Olsen & Olsen, Fredensborg, 145-152.
- Tabrah F.L., M. Kashiwagi & T.R. Norton**, (1970). Antitumoral activity in mice of tentacles of two tropical sea annelids. *Science.* **170** : 181-183.
- Taghon G.-L., A.-R. Nowell & P.-A. Jumars**, (1980). Induction of suspension feeding in spionid polychaetes by high particulates fluxes. *Science.* **210** : 562-564.
- Thiébaud E.**, (1994). Dynamique du recrutement et dispersion larvaire de deux annélides polychètes *Owenia fusiformis* et *Pectinaria koreni* en régime mégatidal (Baie de Seine Orientale, Manche). Thèse de Doc., Univ. de Paris VI, (Océanologie Biologique), 152 p.
- Thiébaud E. & J.C. Dauvin**, (1992a). Développement morphologique et croissance des juvéniles de l'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje (polychaeta, Oweniidae). *Can. J. Zool.* **70** : 1701-1711.
- Thiébaud E. & J.C. Dauvin**, (1992b). Modélisation de la dynamique de la population d'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Annelide Polychete) en baie de Seine orientale. *J. Rech. Océanogr.* **16** : 84-90.
- Thiébaud E., J.C. Dauvin & Z. Wang**, (1996). Tidal transport of *Pectinaria koreni* postlarval (Annelida; Polychaeta) in the Bay of Seine (Eastern English Chanel). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **138** : 63-70.
- Tito de Marais A.**, (1983). Biodéposition d'organismes benthiques filtreurs : une voie de transfert de la matière organique. *Océanis.* **9** : 275-285.
- Tomlinson P.K.**, (1971). NORMSEP: normal distribution separation. In: Abramson N.J. (Ed), Computer programs for fish stocks assessment. F.A.O. Fish Tech. Pap., 101.

- Vahl O.**, (1972). Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. *Ophelia*. **10** : 17-25.
- Valderhaug V.A.**, (1985). Population structure and production of *Lumbrineris fragilis* (Polychaeta: Lumbrineridae) in the Oslofjord (Norway) with a note on metal content of jaws. *Mar. Biol.* **86** : 203-211.
- Vovelle J.**, (1963). Données granulométriques sur le tube de quelques annélides polychètes de la plage de Saint-Efflam. *Cah. Biol. mar.* **4** : 315-319.
- Wardlaw A.C.**, (1985). Practical statistics for experimental Biology. Wiley J. (Ed), 290 p.
- Warwick R.M. & C.L. George**, (1980). Annual macrofauna production in an *Abra* community. In: Collins M.B. et al.(Eds), Problems of an industrialized embayment. A case study of Swansea Bay. Pergamon Press, Oxford, 517-538.
- Warwick R.M., C.L. George & J.R. Davies**, (1978). Annual macrofauna production in a *Venus* community. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* **7** : 215-241.
- Warwick R.M. & R. Price**, (1975). Macrofauna production in an estuarine mud-flat. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **55** : 1-18.
- Watson A.T.**, (1890). The tube building habits of *Terebella littoralis*. *J. Roy. Microsc. Soc.* : 685-689.
- Watson A.T.**, (1916). A case of apparent intelligence exhibited by a marine tube building worm, *Terebella conchilega*. *Ebenda*, (non référencé).
- Wildish D.J. & D.D. Kristmanson**, (1979). Tidal energy and sublittoral macrobenthic animals in estuaries. *J. Fish. Res. Board Can.* **36** : 197-206.
- Winter J.E.**, (1973). The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependance on algal concentration, measured by a continuous automatic recording apparatus. *Mar. Biol.* **22** : 317-328.
- Wolff W.J. & L. De Wolf**, (1977). Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, The Netherlands. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **5** : 1-24.
- Ziegelmeier E.**, (1952). Beobachtungen über den Röhrenbau von *Lanice conchilega* (Pallas) im Experiment und am natürlichen Standort. *Helgol. Meeresunters.* **4** : 107-129.
- Ziegelmeier E.**, (1969). Neue Untersuchungen über die Wohnrohren-Bauweise von *Lanice conchilega* (Polychaeta, Sedentaria). *Helgol. Meeresunters.* **19** : 216-229.
- Zühlke R., D. Blome, K.H. Van Bernrm & S. Dittman**, (1998). Effects of the tube-building Polychaete *Lanice conchilega* (Pallas) on benthic macrofauna nematodes in an intertidal sandflat. *Senckenbergiana maritima*. **29** : 131-138.

## ***LISTE DES ILLUSTRATIONS***

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 :	Localisation et environnement géographique de la Baie des Veys en Baie de Seine Occidentale.....	4
Figure 2 :	Les courants de marée au large de la Baie des Veys (d'après Le Gall & Larsonneur, 1972).....	5
Figure 3 :	Caractéristiques biocénotiques générales de la Baie des Veys (d'après Sylvand, 1995).....	6
Figure 4 :	Cadastre conchylicole de Grandcamp-Maisy au départ de l'étude (juin 1994) d'après feuille N° 10 (Affaires Maritimes de Caen) et observations de terrain.....	8
Figure 5 :	Evolution morpho-sédimentaire de la Baie des Veys d'après Sylvand (1995).....	10
Figure 6 :	Répartition des dépôts en Baie des Veys en 1992 (d'après Sylvand, 1995). ....	11
Figure 7 :	Développement de l'envasement des parcs conchylicoles de Grandcamp-Maisy en 1992 (d'après Sylvand (1995) modifié par Sylvand (1999), non Publiée).....	13
Figure 8 :	Cartographie des teneurs en vase du sédiment sur la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy en 1998.....	14
Figure 9 :	Evolution de l'envasement (> 5% de pélites) entre 1992 et 1998.....	15
Figure 10 :	Modèle numérique de terrain du secteur conchylicole de la Baie des Veys (D'après GRESARC, 1996).....	17
Figure 11 :	Simulation de l'immersion des parcs conchylicoles pendant le flot d'après le modèle numérique de terrain. Progression par pas de 0,25 m, les flèches symbolisent la progression du front de marée (d'après GRESARC, 1996).....	18
Figure 12 :	Bouteille de prélèvement hydrologique.....	20
Figure 13 :	Perche de prélèvements hydrologique. ....	20
Figure 14 :	Topographie générale du secteur conchylicole de la Baie des Veys (système Lambert 1, cote marine) (↑ : évolution du front de marée durant le flot, ● : Positions des stations de prélèvements).....	21
Figure 15 :	Positionnement des perches destinées au suivi hydrologique du Secteur conchylicole de Grandcamp-Maisy. Les flèches grises symbolisent le déplacement des masses d'eau pendant le flot.....	22
Figure 16 :	Profil relatif le long d'une radiale fictive des 6 perches les unes par rapport aux autres (Cote marine) et instant du prélèvement par rapport à la Basse mer. ....	23
Figure 17 :	Caractérisation de l'envasement des parcs conchylicoles en 1992 (d'après Sylvand, 1995) et positionnement relatif des points de prélèvements.....	23
Figure 18 :	Variation de la température de l'eau de mer en fonction du cycle de marée sur 48 heures (fréquence de mesure : 20 minutes).....	25
Figure 19 :	Evolution de la température moyenne de l'eau de mer sur le site ostréicole de Grandcamp-Maisy (moyenne sur 2 heures à pleine mer, mesurée à 30 cm du fond) (La courbe de tendance saisonnière, estimée à partir d'une fonction sinusoïdale, est purement indicative.).....	26
Figure 20 :	évolution de la salinité sur des cycles de marée successifs en morte eau sur le point H1. ....	27
Figure 21 :	Évolution de la salinité sur des cycles de marée successifs en vive-eau sur le point H1. ....	27
Figure 22 :	Evolution de la salinité sur des cycles de marées successifs en vive-eau à l'extrémité nord-est des parcs conchylicoles.....	27
Figure 23 :	Évolution saisonnière de la salinité en début de flot sur les 6 points de l'étude.....	28
Figure 24 :	Evolution de la salinité (PSU) pendant le flot le 11/03/1997. [les flèches symbolisent le parcours des masses d'eau au cours du temps].....	29

Figure 25 : Evolution saisonnière du taux de matières en suspension ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) et de la turbidité (NTU) apportés avec le flot. ....	29
Figure 26 : Evolution saisonnière de la matière organique particulaire ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) en début de flot au cours de l'étude. ....	30
Figure 27 : Évolution de la charge en matière organique particulaire ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) pendant le flot [les flèches symbolisent le parcours des masses d'eau pendant le début du flot] Symbole en haut à gauche : vent selon direction et force le jour des prélèvements ; en bas à droite : pluviométrie (mm) cumulée sur les dix jours précédents. ....	31
Figure 28 : Evolution saisonnière de la teneur en chlorophylle a et phæophytine ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) en début de flot au cours de l'étude. ....	32
Figure 29 : Evolution saisonnière du rapport C/N en début de flot pour l'ensemble des stations. ....	33
Figure 30 : Évolution saisonnière de la salinité à mi-marée sur les six points de l'étude. ....	34
Figure 31 : Exemples de gradient de salinité observé à mi-flot sur les parcs conchylicoles les 12 décembre 1996, 27 janvier 1997 et 10 mars 1997. (bleu = $S > 32$ PSU ; jaune = $S < 25$ PSU) ....	34
Figure 32 : Evolution saisonnière du taux de matières en suspension ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) et de la Turbidité (NTU) à mi-flot au cours de l'étude. ....	35
Figure 33 : Exemple de gradients de turbidité observés sur les parcs conchylicoles le 06 mai et 17 juillet 1996, ainsi que les 27 janvier et 10 février 1997 ....	36
Figure 34 : Evolution saisonnière de la teneur en MOP ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) à mi- flot au cours de l'étude. ....	37
Figure 35 : Répartition de la matière organique ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) à mi-flot en fonction du vent sur le site ostréicole de Grandcamp-Maisy. ....	37
Figure 36 : Evolution saisonnière de la teneur en chlorophylle a et phæophytine ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) à mi-flot au cours de l'étude. ....	38
Figure 37 : Evolution saisonnière du rapport C/N sur l'ensemble du secteur d'étude à mi-flot. ....	39
Figure 38 : ACP début de flot : résultat pour l'ensemble des prélèvements de la période d'étude (seuls sont notés les prélèvements dont la contribution est supérieure à 0.01 (Somme cumulée = 80 % du total de la contribution). La taille du symbole est fonction de la corrélation, et l'orientation de l'axe déterminé). La codification des points suit la règle suivante : le premier chiffre correspond au numéro de la campagne, la lettre "B" au niveau de prélèvement sur la perche (Bas), enfin, le dernier numéro identifie le point de prélèvement (H1, H2,...). A la base du graphique les diagrammes de dispersion de chaque station le long de l'axe 1 sont représentés (échelle de gris). La détermination des groupes (couleurs) est faite à partir des valeurs de turbidité. ....	41
Figure 39 : ACP mi-flot : résultat pour l'ensemble des prélèvements de la période d'étude (seuls sont notés les prélèvements dont la contribution est supérieure à 0.01 (Somme cumulée = 80 % du total de la contribution) La taille du symbole est fonction de la corrélation avec l'axe déterminé). La codification des points suit la règle suivante : le premier chiffre correspond au numéro de la campagne, la lettre "H" au niveau de prélèvement sur la perche (Haut), enfin, le dernier numéro identifie le point de prélèvement (H1, H2,...). La détermination des groupes (couleurs) correspond à une échelle temporelle bimestrielle (voir légende de gauche). La discrétisation des points (symboles de couleur) est déterminée par les teneurs en Silicates (échelle de droite), maximum de contribution à l'ensemble de la représentation. ....	42
Figure 40 : Mise en évidence des tendances saisonnières générales à l'échelle du milieu pour les phæopigments et la salinité, d'une part sur les points H1, H2, H4, d'autre part sur les points H3, H5 et H6. ....	43
Figure 41 : Mise en évidence des tendances saisonnières générales à l'échelle du milieu pour les MES, la turbidité, la matière organique, les silicates, la chlorophylle et les nitrites (moyenne saisonnière encadrée de l'écart-type) ....	43
Figure 42 : Relation entre les teneurs en MES et la quantité de matière organique (MO) particulaire. ....	44
Figure 43 : Rapport entre la matière organique (MO) et la quantité de MES dans la colonne d'eau ....	44
Figure 44 : Représentation schématique de l'influence des structures conchylicoles (tenant compte des remises en suspension et de l'enrichissement en matière organique) sur l'hydrologie de la zone d'étude. ....	47
Figure 45 : Cartographie initiale de la population de <i>Lanice conchilega</i> en Baie des Veys (d'après Meunier et al., 1993) ....	49
Figure 46 : Organigramme synthétique de l'impact de la prolifération de <i>Lanice conchilega</i> en Baie des Veys. ....	51

Figure 47 : Morphologie descriptive de <i>Lanice conchilega</i> (D'après Seilacher, 1951).....	58
Figure 48 : Cycle biologique benthopélagique de <i>Lanice conchilega</i> . (âge en jours et longueur totale de l'animal) (d'après Marcano, 1990) .....	60
Figure 49 : Répartition de <i>Lanice conchilega</i> sur la zone des parcs ostréicoles de Grandcamp-Maisy (d'après Meunier et al., 1993). .....	61
Figure 50 : Plan d'échantillonnage stratifié, à deux facteurs hiérarchisés, développé pour les cartographies de la population de <i>Lanice conchilega</i> en baie des Veys. "Stratum 1" : numéro des strates ; "11" : Numéro des sous-strates ; ● : point d'échantillonnage.....	62
Figure 51 : Cartographie de l'annélide tubicole <i>Lanice conchilega</i> sur le site ostréicole de Grandcamp-Maisy (septembre 1995). .....	65
Figure 52 : Cartographie de l'annélide tubicole <i>Lanice conchilega</i> sur le site ostréicole de Grandcamp-Maisy (juin 1998). .....	66
Figure 53 : Evolution brute et relative des surfaces occupées en fonction des classes d'abondance des populations de <i>Lanice conchilega</i> en 1995 et 1998. ....	67
Figure 54 : Localisation des pertes et des gains en densités de <i>Lanice conchilega</i> entre 1995 et 1998. ....	69
Figure 55 : Mise en évidence de la corrélation entre le schéma de répartition spatiale des zones de prolifération de <i>Lanice conchilega</i> et le modèle numérique de terrain issu de l'étude topographique.....	71
Figure 56 : Analyse Factorielle des Correspondances regroupant l'ensemble des stations biocénétiques de la Baie des Veys en 1992 (d'après Sylvand,1995), auxquelles sont adjoints les résultats 1996 en variable supplémentaire. Pour des raisons de clarté, seules les espèces dont la somme des contributions aux axes factoriels est supérieure à 80% sont signalées. La taille des symboles est en rapport avec la qualité de la représentation dans le plan factoriel (Fonction de la corrélation et de la contribution à la formation des axes factoriels).La localisation des stations en Baie des Veys détermine leur appartenance aux trois groupes définis. ....	76
Figure 57 : Analyse en Composantes Principales (ACP) regroupant l'ensemble des stations biocénétiques du flanc est de la baie des Veys en 1992 (Sylvand, 1995) à laquelle sont adjoints les résultats 1996 en variables supplémentaires. La taille des symboles est en rapport avec la qualité de la représentation dans le plan factoriel (Fonction de la corrélation et de la contribution à la formation des axes factoriels). Comme précédemment, les groupes sont identifiés par l'appartenance des stations aux trois zones définies du flanc est (Wigwam, Géfosse, Parcs ostréicoles). ....	77
Figure 58 : Protocole d'échantillonnage mis en place pour l'étude de l'impact sédimentaire sur la stations S2. : relations tube/sédiment ; : Evaluation de l'impact des proliférations. ....	79
Figure 59 : Localisation des stations de suivi sédimentaire en fonction de la cartographie de répartition spatiale de la population de <i>Lanice conchilega</i> en 1995. ....	80
Figure 60 : Résultats comparés des courbes granulométriques obtenues sur les tubes sableux de <i>Lanice conchilega</i> ainsi que sur les échantillons de sédiment pour les 2 stations S1 et S2 en mars 1997.....	82
Figure 61 : comparaison des courbes granulométriques obtenues sur les tubes sableux de <i>Lanice conchilega</i> ainsi que sur les échantillons de sédiment en fonction de la stratification verticale pour les 2 stations S1 et S2 en novembre 1997. ....	83
Figure 62 : comparaison des courbes granulométriques du sédiment en fonction de la présence ou de l'absence de <i>Lanice conchilega</i> .....	85
Figure 63 : Courbes granulométriques moyennes des sédiments des deux stations de suivi S1 et S2. La courbe enveloppe représente l'écart-type.....	87
Figure 64 : Evolution temporelle de la médiane sur les deux stations de suivi S1 et S2 entre janvier 1996 et décembre 1998.....	88
Figure 65 : Evolution temporelle du pourcentage de pélites sur les deux stations de suivi S1 et S2 entre janvier 1996 et décembre 1998. ....	88
Figure 66 : Evolution du Percentile 5 % dans le sédiment des 2 Stations S1 et S2 au cours du suivi.....	89
Figure 67 : Détermination du Diagramme CM de PASSEGA (d'après Dupont & Sylvand, 1991) d'après les données du percentile 5 et de médianes sur les deux stations. ....	90
Figure 68 : Mise en évidence de l'asymétrie grossière dans les sédiments de la station S1.....	90
Figure 69 : Carte des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine (D'après Gentil & Cabioch, 1997 : légende en couleur) et localisation des population de <i>Lanice conchilega</i> dans les	

années 70 (D'après les résultats des campagnes du N/O "Pluteus II" sous la direction du Pr L. Cabioch dans le cadre du GDR MANCHE (RCP Benthos Manche), Dauvin Comm.pers : légende hachurée).....	96
Figure 70 : Modèle descriptif montrant la relation entre le recrutement et la densité des adultes pour une espèce benthique donnée (D'après Carroll, 1996) .....	98
Figure 71 : Localisation des deux stations de suivi (S1 et S2) de la population intertidale de la Baie des Veys. Correspondance avec les niveaux bathymétriques (mètres cote marine) et les abondances de la population (ind.m <sup>-2</sup> ) mis en évidence en 1995.....	99
Figure 72 : Instrument conique utilisé pour les mesures du diamètre intérieur du tube sableux. Gamme de taille mesurable : 1,2 à 5,4 mm par pas de 0,2 mm).....	101
Figure 73 : Localisation des stations benthiques subtidales échantillonnées en mars et octobre 1997. "01 à 13" : numéro des radiales (entre les latitudes 49° 24' N et 49° 30' N et les longitudes 1° 01' W et 1° 11' W); "W, N, E" : radiales supplémentaires ouest, nord, est. 104	
Figure 74 : Évolution des abondances observées sur les stations de suivi de la population de <i>Lanice conchilega</i> en Baie des Veys (S1 juin 1994 – avril 1999 ; S2 : janv. 1996 – avril 1999) (Abondances : N.m <sup>-2</sup> ± Ecart-type). Symboles agrandis et blanc : densité significativement différente de la précédente au seuil =0.05 (test U-Mann-Whitney) (Scherrer, 1984). .....	105
Figure 75 : Profils des sommes cumulées des écarts à la moyenne des densités de <i>Lanice conchilega</i> sur les stations S1 (k= 3 291) et S2 (k= 2 881). Les nombres entre parenthèses représentent les moyennes locales estimées pour les différentes périodes identifiées. ....	106
Figure 76 : Structure de taille de la population de <i>Lanice conchilega</i> échantillonnée sur la station S1. ....	109
Figure 77 : Structure de taille de la population de <i>Lanice conchilega</i> échantillonnée sur la station S2. ....	111
Figure 78 : Suivi de croissance des groupes de taille de <i>Lanice conchilega</i> sur S1 et S2. (moyenne ± écart-type : résultats issus du logiciel NORMSEP. Symboles Blanc : Effectif < 10% de la population totale). Pour les générations 1996, 1997 et 1998, les données ont été ajustées à un modèle de croissance de type Von Bertalanffy avec effet saisonnier (Cloern & Nichols, 1978). .....	112
Figure 79 : Relation d'allométrie taille (diamètre intérieur du tube sableux en mm)-Poids sec lyophilisé (g) de <i>Lanice conchilega</i> estimée à partir d'un échantillon de 250 individus. Comparaison avec les données existantes. A : Relation déterminée par Buhr (1976) : $\text{Log(Dmm)} = 0,28 \text{ Log(Pg)} + 0,93$ ( $R^2 = 0,97$ ) B : Relation déterminée par Féral (1988) : $\text{Log(Dmm)} = 0,28 \text{ Log(Pg)} + 0,89$ ( $R^2 = 0,97$ ) C : Relation déterminée dans le présent travail : $\text{Log(Dmm)} = 0,26 \text{ Log(Pg)} + 0,80$ ( $R^2 = 0,97$ ). .....	115
Figure 80 : Evolution saisonnière des biomasses totales de la population de <i>Lanice conchilega</i> sur les deux stations S1 et S2 (g.m <sup>-2</sup> ) au cours du suivi .....	115
Figure 81 : Profils des Sommes cumulées des écarts de Biomasse sur les deux stations S1 (k=454) et S2 (k= 266) au cours du Suivi.....	116
Figure 82 : Proportions comparées d'adultes et de juvéniles dans la population (graphique du bas) au regard de l'abondance totale (ind.m <sup>-2</sup> ) de la station S1 (graphique du haut) .....	121
Figure 83 : Bilan comparé entre les structures de tailles de la population échantillonnée en avril 1994 et en septembre 1994 sur la station S1. La situation théorique est estimée en tenant compte de la croissance (d'après Féral, 1988).....	121
Figure 84 : Suivi du temps de recolonisation du sédiment par <i>Lanice conchilega</i> dans différentes conditions de préservation du tube sableux. Lot 1 : tube entièrement intact ; Lot 2 : tube réduit à la longueur de l'animal ; Lot 3 : tube réduit à quelques centimètres ; Lot 4 : annélide nu, dépourvu de tube.....	123
Figure 85 : Mise en évidence de la corrélation entre le schéma de répartition spatiale des zones de prolifération de <i>Lanice conchilega</i> et le modèle numérique de terrain issu de l'étude topographique.....	125
Figure 86 : Cartographie des densités de <i>Lanice conchilega</i> en octobre 1997 au large de la baie des Veys. [A] : Adultes (taille > 2 mm) ; [B] : Juvéniles (Taille < à 2 mm) .....	127
Figure 87 : Mise en évidence de l'asymétrie grossière dans les sédiments de la station S1.....	128
Figure 88 : Localisation des prélèvements d'Animaux en vue de l'étude écophysologique .....	133
Figure 89 : Schéma descriptif du dispositif expérimental utilisé dans l'étude du spectre de rétention de <i>Lanice conchilega</i> .....	133
Figure 90 : Spectre de taille de particules des trois régimes alimentaires utilisés. ....	135
Figure 91 : Détermination des classes de tailles de particules utilisées. ....	136

Figure 92 : Efficacité de filtration comparée de <i>Lanice conchilega</i> et <i>Crassostrea gigas</i> en fonction de la gamme de taille des particules et du type de régime alimentaire. ● : Eau de mer naturelle (A) ; ◆ : Eau de mer naturelle (B) ; ♦ : Phytoplancton ; ■ : biodépôts ; symbole blanc : Rétention non significative : $p > 0.05$ (Wilcoxon) .....	141
Figure 93 : Détermination de la relation d'allométrie liant la consommation d'oxygène et le poids sec individuel.....	143
Figure 94 : Modèle allométrique développé sur <i>Lanice conchilega</i> (■) [ ] (présent travail) comparé au modèle développé par Riisgård & Ivarsson (1990) sur <i>Sabella penicillus</i> (●).[ ] .....	146
Figure 95 : Schéma illustrant les conséquences de la dynamique évolutive du flanc est de la Baie des Veys sur la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy .....	152
Figure 96 : Approche conceptuelle de l'impact de la population de <i>Lanice conchilega</i> sur les stocks ostréicoles sur le plan alimentaire .....	160

## LISTE DES PHOTOS

Photo 1 :	Gros plan de la surface du sédiment sur un secteur colonisé par <i>Lanice conchilega</i> (Densités ~3 000 ind.m <sup>-2</sup> ) .....	50
Photo 2 :	Refus de tamis issu d'un échantillonnage sur 0,02 m <sup>2</sup> .....	50
Photo 3 :	Ameublissement du sédiment, conséquence de la prolifération de <i>Lanice conchilega</i> en Baie des Veys (Abondances ~4 000 ind.m <sup>-2</sup> ).....	50
Photo 4 :	Formation de buttes sableuses liées au développement de la population de <i>Lanice conchilega</i> en Baie des Veys.....	50
Photo 5 :	Installation préférentielle de <i>Lanice conchilega</i> sous les tables ostréicoles en Baie des Veys.....	50
Photo 6 :	Relevage des tables ostréicoles a l'aide d'un traîneau tiré sous les tables ensablées. ....	50
Photo 7 :	Herse utilisée par les professionnels pour limiter la prolifération de <i>Lanice conchilega</i> en Baie des Veys.....	50

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 :	Production commercialisée des trois bassins ostréicoles de Basse-Normandie (Source IFREMER Port-en-Bessin) .....	9
Tableau 2 :	Classification des différents types de sédiments en fonction de leur teneur en pélites et de leur mode principal (D'après Sylvand, 1995). .....	12
Tableau 3 :	Calendrier des campagnes hydrologiques (1996-1997) .....	25
Tableau 4 :	Teneurs en azote particulaire en début de flot (g.m-3). Les plus fortes valeurs (> 1 g.m-3) sont signalées en gras. ....	45
Tableau 5 :	Teneurs en azote particulaire à mi-flot (g.m-3). Les plus fortes valeurs (> 1 g.m-3) sont signalées en gras. ....	46
Tableau 6 :	rappports des teneurs observées sur les points H1 et H2 (début de flot) et H5 et H6 (peu avant la moitié du flot) relatives aux particules en suspension.....	47
Tableau 7 :	Bilan comparatif des caractéristiques hydrologiques entre les bassins de Marennes-Oléron (Soletchnik et al., 1998 ; Faury, comm. pers.) et la Baie des Veys (à mi marée). (1) : écarts annuels observées entre 1978 et 1995 (Soletchnik et al., 1998) ; (2) : écarts annuels des moyennes mensuelles entre 1978 et 1995 (Faury, comm.pers.) ; (3) : écarts annuels observés en Baie des Veys (moyenne annuelle entre parenthèse) (présent travail). ....	48
Tableau 8 :	Validation de l'estimation des densités de <i>Lanice conchilega</i> par la technique de Healy (1962) .....	63
Tableau 9 :	Rapports entre les surfaces colonisées et les densités calculées à partir de la cartographie de population de 1995 .....	65
Tableau 10 :	Rapports entre les surfaces colonisées et les densités calculées à partir de la cartographie de population de 1998 .....	66
Tableau 11 :	Evolution de la composition faunistique d'une station localisée dans la partie centrale des parcs conchylicoles entre mai 1992 et avril 1996 (densités.m <sup>-2</sup> ). Données de 1992 issues de Sylvand (1995).(* : abondances cumulées sur les 5 autres stations échantillonnées sur les parcs conchylicoles en 1992, hors station OS5, d'après Sylvand, 1995) .....	75
Tableau 12 :	Constantes granulométriques associées aux tubes sableux de <i>Lanice conchilega</i> et aux sédiments de S1 et de S2 .....	81
Tableau 13 :	Paramètres granulométriques des tubes sableux de <i>Lanice conchilega</i> et du sédiment environnant en fonction de la stratification verticale du substrat. ....	83
Tableau 14 :	Paramètres granulométriques des sédiments en fonction de la colonisation ou non du milieu par <i>Lanice conchilega</i> .....	84
Tableau 15 :	Caractéristiques sédimentaires des deux stations de suivi S1 et S2. Les valeurs extrêmes sont signalées en "gras", les minima "soulignés".....	86
Tableau 16 :	Résultats du suivi de croissance de la population de <i>Lanice conchilega</i> sur les stations S1 et S2 entre les mois de juin 1996 et avril 1999. Taille moyenne de la classe d'âge identifiée par le logiciel NORMSEP en mm (± écart-type). Pourcentage de la population totale entre crochets. Les groupes identifiés représentant moins de 10% de l'effectif total de la population sont inscrits en gris.....	113
Tableau 17 :	Croissance journalière (10-3 mm.jour <sup>-1</sup> ) de la génération 1996 de <i>Lanice conchilega</i> durant les 24 premiers mois après fixation sur les stations S1 et S2 .....	114
Tableau 18 :	Estimation des biomasses globales de la population intertidale de <i>Lanice conchilega</i> en Baie des Veys à partir des cartographies de population de 1995 et 1998. ....	117
Tableau 19 :	Estimation des productions annuelles (de juin à mai) entre 1994 et 1999 pour les différentes générations de <i>Lanice conchilega</i> sur les stations S1 et S2. (P= production nette ; E= Elimination, production de transfert) .....	118
Tableau 20 :	Production secondaire estimée pour quelques polychètes dont la longévité est supérieure à 3 ans. (* : estimation réalisée à partir du poids sec sans cendres ; ** : Poids humide formolé ; *** Stations différentes ; **** : années différentes) .....	119

Tableau 21 :	Effectifs totaux de <i>Lanice conchilega</i> , par radiales, obtenus lors des campagnes de mars et octobre 1997. L'ensemble des stations (0,5 m <sup>2</sup> ) de chaque radiale ont été cumulés. ("-" : absence de prélèvement).....	126
Tableau 22 :	Pourcentage de rétention ( $\pm$ écart type) de <i>Lanice conchilega</i> soumis à trois régimes alimentaires différents en fonction de la gamme de taille de particules. "****" : probabilité issue du test de Wilcoxon inférieur à 5% ; "-" nombre de particules comptabilisées non significatif selon le test de Mann-Whitney (Scherrer, 1984). ....	140
Tableau 23 :	Pourcentage de rétention ( $\pm$ écart type) de <i>Crassostrea gigas</i> soumis à trois régimes alimentaires différents en fonction de la gamme de taille de particules. "****" : probabilité issue du test de Wilcoxon inférieur à 5% ; "-" nombre de particules comptabilisées non significatif selon le test de Mann-Whitney. Scherrer, 1984) .....	141
Tableau 24 :	Résultats globaux de rétention et de taux de filtration standardisés pour <i>Lanice conchilega</i> selon les différents régimes alimentaires utilisés (Ecart type entre parenthèses). ....	142
Tableau 25 :	Résultats globaux de rétention et de taux de filtration standardisés pour <i>Crassostrea gigas</i> selon les différents régimes alimentaires utilisés (Ecart type entre parenthèses). ....	142
Tableau 26 :	Efficacité d'assimilation de <i>Lanice conchilega</i> et <i>Crassostrea gigas</i> calculée selon la méthode de Conover, 1966) .....	143

***ANNEXES***

ANNEXE I : Résultats détaillés des prélèvements effectués en début de flot sur les 6 points de la zone conchylicole lors du suivi hydrologique 1996-1997.

ANNEXE II : Résultats détaillés des prélèvements effectués à mi-marée (cote marine 4 m) sur les 6 points de la zone conchylicole lors du suivi hydrologique 1996-1997.

### ANNEXE III : détail des résultats de suivi de population (abondance – taille) sur la station S1 entre juin 1994 et Avril 1999.

	Ø interne du tube sableux (mm)																	TOTAL						
	1,2	1,4	1,6	1,8	2,0	2,2	2,4	2,6	2,8	3,0	3,2	3,4	3,6	3,8	4,0	4,2	4,4	4,6	4,8	5,0	5,2	Juveniles (<2.8 mm)	Adultes (>2.8 mm)	Abondance par m <sup>2</sup>
13/06/94							1	2	15	22	41	64	101	97	38	17	8	3				18	391	4090
28/06/94								1	4	6	34	59	74	71	43	20	10	3	1			5	320	3250
11/07/94										4	15	27	57	88	76	42	12	5	1				327	3270
25/07/94	5	3	2	1				3	7	14	23	30	62	98	66	25	10	3	1			21	332	3530
09/08/94	8		2					3	4	19	19	27	52	71	56	42	13	3	1			17	303	3200
24/08/94	25						1	3	2	13	23	56	84	128	57	30	8	2	1			31	402	4330
08/09/94	1	1	1	2			1	7	12	27	16	69	79	54	26	9	4					25	284	3090
23/09/94	2	5	3	4	8	12	8	3	19	16	21	20	68	65	28	10	7	2				64	237	3010
10/10/94		2	5	3	2	3	4	2	7	4	6	10	15	32	58	45	36	22	13	4	1	28	246	2740
16/11/94		5		3	1	1	5	4	1	10	19	36	36	44	39	27	15	11	8			20	245	2650
19/12/94	2		5	5	4	6	5	4	5	11	11	24	20	29	29	17	22	9	7	1		36	180	2160
06/01/95	3	2		1	1	4	4	1	3	6	20	32	38	37	43	33	22	11	5			19	257	2760
21/02/95				1	2	1	4	10	33	49	53	52	51	50	20	7	2					18	317	3350
22/03/95		1			2		2	2	8	22	33	45	41	27	22	16	11					15	217	2320
19/04/95	1		3	4		1	2	2	13	13	24	13	14	27	32	29	21	12	3	2		26	190	2160
19/05/95									6	9	23	50	57	52	43	19	1		1			6	255	2610
02/06/95								2	3	7	29	45	52	80	61	43	12	2				5	331	3360
16/06/95			1	1	3	1	1	3		5	13	33	58	74	56	48	23	6				10	316	3260
18/07/95							1	1	2	8	24	61	76	88	46	42	8	3	1			4	357	3610
23/08/95		2	2	1	1		3	1	2	8	24	66	83	93	58	37	11	4				12	384	3960
27/09/95			6	5	5	3	5	6	10	23	43	100	82	93	39	9	1	1				40	391	4310
25/10/95			1	5	11	12	5	7	8	18	40	76	62	67	28	13	6	1				49	311	3600
28/11/95		2		7	1	8	6	9	10	12	24	56	79	103	61	25	14	2				43	376	4190
27/12/95		1	2	4	6	6	11	10	13	36	70	71	45	41	15	9						53	287	3400
26/01/96	1			1	2	2	2	5	5	13	20	52	61	71	51	23	3					18	294	3120
19/02/96				3	2	1	1	2	8	21	46	52	57	36	16	2	1					9	239	2480
19/03/96				1	5	7	5	6	10	29	38	64	57	48	29	9	4					34	278	3120
22/04/96		1			2	6	5	3	9	23	36	59	69	42	26	6		2				26	263	2890
22/05/96					1		5	1	4	5	14	21	36	57	59	42	14	5				11	253	2640
22/06/96	53	8					1	1	3	4	14	31	49	76	97	86	34	13	4	1		66	409	4750
15/07/96	7	24	18	8	3				2	1	4	14	32	58	79	83	40	13	3	1		62	328	3900
27/08/96		3	8	22	24	13	9	1		1	7	20	29	53	47	50	28	7	6	1		80	249	3290
25/09/96	1	1	3	9	22	30	28	11	2	9	16	34	36	59	44	27	13	1				108	239	3467
24/10/96	2	2	6	15	14	19	33	18	9	7	9	14	35	62	44	21	8	3				118	203	3210
25/11/96	1	1	4	7	19	25	28	17	6	6	13	25	41	79	64	28	9	2	1			108	268	3760
09/12/96				4	5	22	23	29	7	1	14	23	30	39	51	18	8	3				90	187	2770
07/01/97		1	4	7	33	28	37	25	15	10	22	34	49	55	23	7	2					150	202	3520
06/02/97				3	10	22	24	16	5	4	14	25	43	46	36	7	1	2				75	183	2580
06/03/97			1	5	17	43	52	42	14	12	21	54	48	67	29	7	2	1				174	241	4150
07/04/97				5	15	17	20	23	14	7	21	20	44	63	36	13	7	3	1			80	229	3090
28/05/97		2		2		4	6	10	23	30	34	47	28	40	47	40	30	8	3			47	307	3540
25/06/97	4	2			1	2	3	8	23	40	27	28	31	49	51	44	22	7	3			43	302	3450
24/07/97	1	4	7	3	5	4	4	8	10	27	39	24	33	57	40	40	19	4	1			46	284	3300
17/08/97	2	3	4	7	7	11	3	8	11	7	24	32	26	32	38	45	36	12	3	2		56	257	3130
18/09/97	1		6	6	9	6	2	4	7	10	27	37	42	46	55	51	19	1				41	288	3290
14/10/97		1	4	5	10	8	10	5	19	33	37	31	61	78	58	26	7					62	331	3930
12/11/97			3	4	7	10	9	7	13	30	47	36	42	67	72	29	8	3				53	334	3870
15/12/97			1	4	4	4	11	12	7	14	22	44	52	72	35	29	9	2				43	279	3220
26/01/98				4	3	4	1	6	12	23	40	60	37	65	43	13	8					30	289	3190
24/02/98		2		2	2	6	9	3	13	33	33	55	38	57	36	13	11	2				37	278	3150
30/03/98				2	9	6	8	6	6	12	24	30	47	50	56	30	11	5				31	271	3020
12/05/98					1	3	8	3	8	3	12	19	47	42	53	23	18	13	1			15	239	2540
26/05/98	1				1		3	4	13	10	16	18	22	48	43	61	29	7	2	1		22	257	2790
10/06/98	13	5	2	3	1	1	5	2	5	13	29	42	42	60	54	38	5	1	2			37	286	3230
24/06/98	29	10		2		3	3	4	5	10	23	40	50	77	38	45	35	13	2	1	1	56	335	3910
23/07/98	1	2	3	9	18	7	11	4	2	6	9	30	32	70	57	46	38	12	5			57	305	3620
26/08/98			4	9	12	17	9	4	8	12	27	26	58	75	31	47	10	9	1			63	296	3590
22/09/98				2	14	13	9	8	7	9	30	43	55	76	38	27	8	9				53	286	3390
22/10/98			2	4	5	12	17	10	8	11	16	36	24	64	52	25	16	5				58	249	3070
19/11/98	2			6	7	15	14	5	9	19	42	52	39	54	48	31	8	1				58	294	3520
19/01/99		1	2		5	13	7	8	22	15	37	58	41	48	20	12	2					58	233	2910
15/02/99					2	1	1	2	4	9	12	14		51	36	42	10	4	2			6	184	1900
16/03/99					1	4	5	10	8	15	14	16		35	36	26	16	4	1	2		20	173	1930
15/04/99					5	3	6	12	22	21	28	30		71	52	17	7	3				26	251	2770

ANNEXE IV : détail des résultats de suivi de population (abondance – taille) sur la station S2 entre janvier 1996 et Avril 1999.

	Ø interne du tube sableux (mm)																	TOTAL						
	1,2	1,4	1,6	1,8	2,0	2,2	2,4	2,6	2,8	3,0	3,2	3,4	3,6	3,8	4,0	4,2	4,4	4,6	4,8	5,0	5,2	Juveniles (<2.8 mm)	Adultes (>2.8 mm)	Abondance par m²
26/01/96	1		1	4	8	9	6	7	4	11	21	39	35	30	17	6	3	1				40	163	2030
19/02/96			1	3	4	3	1	6	8	16	31	53	40	36	13	4						26	193	2190
19/03/96	3		1	3	2	4	1	4	5	16	21	20	40	37	26	8	1					23	169	1920
22/04/96		1		1	5	2	2	6	8	17	26	32	38	46	18	3	3					25	183	2080
22/05/96			2			1	6	5	6	13	18	25	34	62	27	33	15	5				20	232	2520
20/06/96	195	39	3	1			2	2	5	10	17	31	48	52	53	50	21	7	3			247	292	5390
15/07/96	36	41	24	13	2		1	3	1	6	9	21	24	34	36	38	17	7				121	192	3130
27/08/96		4	15	31	51	18			1	5	9	18	29	55	30	26	13	4				120	189	3090
25/09/96		1	3	16	22	25	24	6	5	10	18	31	25	39	24	29	4	1				102	181	2830
24/10/96		1	4	8	23	33	14	7	2	15	26	42	41	57	25	16	5					92	227	3190
25/11/96			3	4	24	27	19	7	7	10	22	44	32	29	16	3						91	156	2470
09/12/96		3	5	12	19	32	21	7	5	16	23	31	34	49	19	4	1					104	177	2810
07/01/97	1	1	1	8	15	30	29	11	4	6	20	30	31	35	13	8	1					100	144	2440
06/02/97				1	9	11	15	6	5	4	11	23	31	31	19	3						47	122	1690
06/03/97		2	2	8	4	7	16	7	5	6	18	21	26	15	14	10	1		1			51	112	1630
07/04/97					8	10	20	16	21	14	14	15	31	30	22	10	5	1				75	142	2170
28/05/97			1	2	5	10	41	51	79	40	30	31	42	44	22	32	10					189	251	4400
25/06/97	9	2		1		6	13	30	50	53	26	24	20	46	35	26	5	1				111	236	3470
24/07/97	13	17	9	3	3	1	9	15	32	49	38	24	23	45	27	18	10	3	1			102	238	3400
17/08/97	3	1	5	8	8	2	6	9	40	52	40	23	23	43	28	10	3	1				82	223	3050
18/09/97	2	4	3	9	10	8	20	31	53	48	37	27	33	38	9	7						140	199	3390
14/10/97			2	9	8	20	14	19	37	60	55	50	44	33	12	8	2	1				109	265	3740
12/11/97			1	4	7	10	9	25	64	81	50	34	26	40	14	3						120	248	3680
15/12/97		2	1	2	8	8	19	31	65	59	57	39	23	31	5	1		1				136	216	3520
26/01/98		3	3	5	10	6	11	25	56	58	38	33	30	23	3							119	185	3040
24/02/98				1	6	9	12	5	31	42	43	33	20	35	12	4		1				64	190	2540
30/03/98				1	3	11	9	9	19	36	42	44	33	47	27	11	5	2				52	247	2990
12/05/98				1	2	3	6	10	11	18	33	38	28	41	35	14	3	3				33	213	2460
26/05/98					2	4	6	5	18	15	29	31	34	44	35	19	5	3				35	215	2500
10/06/98	10	6	1	1	1	1	4	5	10	22	25	35	44	44	30	16	7	1				39	224	2630
24/06/98	42	6			1	1	1	3	7	16	39	31	40	46	32	19	6	2				61	231	2920
23/07/98	8	8	12	8	10	3	3	4	12	21	41	63	44	58	34	17	9					68	287	3550
26/08/98		3	4	7	10	10	2	6	29	34	51	45	30	45	18	9	2		1			71	235	3060
22/09/98		1	3	9	12	13	7	6	16	48	63	73	44	38	16	6		1				67	289	3560
22/10/98			2	3	7	4	9	6	19	27	66	77	43	59	24	7	2	1				50	306	3560
19/11/98			2	3	6	9	12	14	29	44	71	64	39	28	8	4	1					75	259	3340
19/01/99			1	2	5	7	8	4	30	53	70	43	21	23	2	1						57	213	2700
15/02/99				1	4	7	7	5	19	33	70	56	25	23		1						43	208	2510
16/03/99					4	6	6	8	15	24	41	42	20	19	13	4						39	163	2020
15/04/99		1	1	2	1	7	12	15	17	19	23	54	40	50	24	8		1				56	219	2750