

|9|6|M|O|N|2|0|6|1|

Numéro d'Identification

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE MONTPELLIER II

--- SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

Présentée à l'Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

SPECIALITE : ECOLOGIE

Formation Doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie

Ecole Doctorale : Biologie des Systèmes Intégrés - Agronomie - Environnement

ORGANISATION, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS MACROBENTHIQUES D'UNE TABLE CONCHYLICOLE DE L'ETANG DE THAU (Hérault, France)

Par Nathalie LAMY

Soutenue le 3 mai 1996, devant le Jury composé de :

M. Bernard SALVAT, Directeur, EPHE, Université de Perpignan	Président
M. Henri MASSE, Directeur de Recherches, CNRS, Université d'Aix-Marseille II	Rapporteur
M. Jean-Pierre PERTHUISOT, Professeur, Université de Nantes	Rapporteur
M. Gérard LASSERRE, Professeur, Université de Montpellier II	Examineur
M. Jean-Jacques JAEGER, Professeur, Université de Montpellier II	Examineur
M. Jean-Marc DESLOUS-PAOLI, Responsable de laboratoire, IFREMER, Sète	Examineur
M. Olivier GUELORGET, Chargé de Recherches, CNRS, Université Montpellier II,	Directeur de thèse

*A mes parents .
Pour leur amour et leur soutien depuis toujours.
Pour la passion de la Mer qu'ils m'ont transmise.*



*La montagne bleue en bordure de mer
ne bouge pas
mais l'esprit de l'oiseau sur les vagues
s'échappe
et suit le courant du fleuve.*

Maître Daishi
(Paroles Zen, Albin Michel, 1994).

Le travail présenté ici a été réalisé au laboratoire d'Hydrobiologie Marine de l'Université de Montpellier II, avec l'aide d'un financement de l'IFREMER (Institut Français pour la REcherche et l'Exploitation de la MER).

J'adresse mes plus chaleureux remerciements aux membres du jury qui ont bien voulu accepter de venir juger ce travail, malgré leurs multiples occupations:

Monsieur Bernard SALVAT, Directeur du Laboratoire de Biologie Marine et Malacologie de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, qui me fait l'honneur de présider ce jury. Ses minutieuses corrections m'ont été bien utiles.

Monsieur le Professeur Gérard LASSERRE, qui m'a ouvert les portes de son laboratoire et qui m'a accordé sa confiance.

Monsieur Olivier GUELORGET, qui a dirigé cette thèse. Je l'en remercie, ainsi que du temps qu'il m'a consacré, entre ses fréquentes missions. Son optimisme inaltérable m'a aidée à franchir les périodes de doute.

Monsieur le Professeur Jean-Pierre PERTHUISOT qui m'a impressionnée par sa gentillesse et sa grande compétence en biogéologie. Ses précieux conseils, ses critiques constructives et son rapport encourageant m'ont permis d'achever mon manuscrit.

Monsieur Henri MASSE, Directeur de la Station Marine d'Endoume, qui n'a eu qu'une minute pour décider d'être le rapporteur de ce travail... Ses judicieux avis ont été suivis.

Monsieur le Professeur Jean-Jacques JAEGGER, qui a été sollicité pour sa compréhension des processus évolutifs du Domaine Paralique.

Monsieur Jean-Marc DESLOUS-PAOLI, qui est le coordinateur du programme OXYTHAU. Ses connaissances de l'aquaculture et des problèmes de l'étang de Thau justifiaient largement sa présence dans le jury.

Je tiens à remercier Bertrand BIBENT et Yvan VERGNE pour leur collaboration hors pair sur le terrain et pour leur bonne humeur jamais démentie.

Je dois beaucoup au Professeur Michel LAURET, pour toute l'aide qu'il m'a apportée dans l'identification des algues. Merci, Michel, pour ta disponibilité et ton amitié!

José CALVARIO et Bertrand GOUT ont guidé mes "premiers pas" dans l'étude de la systématique de la macrofaune benthique. Ils ont été bien gentils et patients devant mes questions.

Bien que je n'ai pas encore eu la joie de le rencontrer personnellement, je tiens à assurer de ma profonde gratitude Monsieur Jean VACELET, pour m'avoir aidé à déterminer les éponges, des animaux qui ne sont pas aussi simples qu'ils ont l'air!

Catherine ALIAUME-.ZERBI, Marc TROUSSELIER et Jean-Dominique LEBRETON m'ont donné les bases mathématiques nécessaires à ma compréhension de la statistique multidimensionnelle. Qu'ils reçoivent ici ma profonde reconnaissance.

Je n'oublie pas mes professeurs de l'Université de Paris VI, qui ont influencé ma voie scientifique, durant cinq intéressantes années, et en particulier Monsieur René DELEPINE, qui est à l'origine de mon intérêt pour l'aquaculture.

Un grand merci à mes compagnons côtoyés au laboratoire, pour leur soutien moral, leur amitié et pour les parties de rire : Anouk FAVRY, Agus SUPANGAT et Christian REYNAUD, ainsi qu'Anne LEFEBVRE et Jamal Eddine DAFIR. Merci également à Jean-Luc BOUCHEREAU et Jacques SELTZ, pour leurs conseils lors de ma préparation orale, et aux stagiaires Chrystel, Magaly et Sabrina.

L'affection de mes amis de Montpellier et d'ailleurs m'a été nécessaire pour aller jusqu'au bout d'un chemin qui a été difficile. Comme Marika DELALONDE, je connais le "monde du silence" et le prix à payer pour réussir des études universitaires. Le soutien et l'amitié de Madame Chantal POUTIER, du Service des Handicapés de l'université de Paris VI et de Florence ROBERT, de l'ARIEDA, à Montpellier, m'ont été acquis.

Enfin, je remercie tendrement ma famille, Marta et Gérard, Jean, Micheline et Jock.

SOMMAIRE

INTRODUCTION : PROBLEMATIQUE	13
PREMIERE PARTIE : PRESENTATION GENERALE	17
DEUXIEME PARTIE : LES PEUPLEMENTS MACROBENTHIQUES DE SUBSTRAT DUR D'UNE TABLE CONCHYLICOLE	50
TROISIEME PARTIE : LES PEUPLEMENTS MACROBENTHIQUES DE SUBSTRAT MEUBLE AU NIVEAU D'UNE TABLE CONCHYLICOLE	252
QUATRIEME PARTIE : SYNTHESE ET CONCLUSION GENERALES	277
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	283
ANNEXES	

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION : PROBLEMATIQUE

PREMIERE PARTIE : PRESENTATION GENERALE

I- PRESENTATION DU SITE : L'ETANG DE THAU	17
1. Présentation générale de l'étang de Thau	17
2. Caractéristiques de l'étang de Thau (et de ses secteurs conchylicoles)	20
2.1. Données météorologiques	20
2.2. Caractéristiques hydrologiques et hydrodynamiques	21
2.3. Caractéristiques sédimentologiques	24
2.4. Les organismes vivants	24
2.4.1. Phytoplancton	24
2.4.2. Phytobenthos	25
2.4.3. Zoobenthos	25
II- METHODOLOGIE	26
1. Définition du domaine d'étude : les compartiments benthiques	26
2. Choix des techniques d'échantillonnage des peuplements benthiques	26
2.1. Substrat dur	26
2.2. Substrat meuble	27
3. Paramètres descripteurs de l'environnement	28
4. Choix de la zone et des stations d'étude dans l'étang de Thau	29
4.1. Choix de la zone d'étude	29
4.2. Choix et description d'une table conchylicole	30
4.3. Choix des stations	30
4.3.1. Macrobenthos de substrat dur	32
4.3.2. Macrofaune de substrat meuble	34
5. Rythmes de prélèvements	34
6. Traitement des échantillons	36
5.1. Macrofaune et macroflore de substrat dur	36
5.2. Macrofaune de substrat meuble	37
7. Paramètres mesurés	38
7.1. La richesse spécifique	38
7.2. La densité	39
7.3. La biomasse	39
7.4. Les mesures biométriques	39
8. Traitement des données	40

8.1. Analyse synthétique des peuplements macrobenthiques	40
8.1.1. Comparaisons de moyennes entre les stations	40
8.1.2. L'indice de diversité de Shannon	41
8.1.3. L'équitabilité	42
8.1.4. Le modèle log-linéaire de Motomura	42
8.2. Analyse multivariable du macrobiofouling	44
8.2.1. Analyse spatiale	44
8.2.2. Analyse temporelle	45
8.2.3. Analyse bio-associative	46
8.3 Analyse spatiale du peuplement macrobenthique de substrat meuble	47

DEUXIEME PARTIE : LES PEUPELEMENTS MACROBENTHIQUES DE SUBSTRAT DUR D'UNE TABLE CONCHYLICOLE

I. Les grands groupes taxonomiques en présence	50
II. Inventaire, connaissances actuelles et écologie des espèces remarquables	51
1. Macroflore	51
2. Ascidies	64
3. Bryozoaires	72
4. Spongiaires	76
5. Hydraires	79
6. Mollusques	79
7. Crustacés	95
8. Polychètes	133
9. Echinodermes	153
III. Structure du peuplement macrophytobenthique de substrat dur	157
1. Analyse univariable des peuplements	157
1.1. Richesse spécifique	157
1.2. Biomasse totale	159
1.3. Diversité	160
1.4. Corrélation entre la biomasse totale de la flore et celle de la faune	162
2. Analyse multivariable	163
2.1. Analyse spatiale	163
2.2. Analyse temporelle	168
2.2. Analyse bio-associative	175

IV. Structure du peuplement macrozoobenthique de substrat dur	183
1. Analyse synthétique	183
1.1. Richesse spécifique	183
1.2. Densité	186
1.3. Biomasse	188
1.4. Synthèse et interprétation des phénomènes observés	192
1.4.1. L'indice de diversité de Shannon	192
1.4.2. Le modèle de distribution d'abondance de Motomura	202
2. Analyse multivariable	207
2.1. Structure spatiale	207
2.1.1. Résultats	207
2.1.2. Discussion	213
2.2. Structure temporelle	219
2.2.1. Résultats	219
2.2.2. Discussion	222
2.3. Associations biologiques	231
2.3.1. Résultats	231
2.3.2. Discussion	239
3. Espèces caractéristiques de la biocénose "Table Conchylicole"	242
VI. Synthèse et conclusion sur les peuplements macrobenthiques de substrat dur	245

TROISIEME PARTIE : LES PEUPEMENTS MACROZOOBENTHIQUES DE
SUBSTRAT MEUBLE DANS L'ENVIRONNEMENT D'UNE TABLE
CONCHYLICOLE

I. Présentation du peuplement macrobenthique de substrat meuble	252
II. Analyse univariable des peuplements	253
1. Richesse spécifique	253
2. Densité	254
3. Biomasse	255
4. Indice de diversité de Shannon	256
III. Structure spatiale : analyse multivariable (reconnaissance des unités de peuplements)	258

1. Cas des stations se trouvant en limite externe de la zone conchylicole A	
1.1. Analyse des densités	258
1.1.1. Classification Ascendante Hiérarchique	258
1.1.2. Analyse factorielle des correspondances	261
1.2. Analyse des biomasses	262
1.2.1. Classification Ascendante Hiérarchique	262
1.2.2. Analyse factorielle des correspondances	265
2. Cas des stations se trouvant en position centrale de la zone conchylicole B	
2.1. Analyse des densités	266
2.1.1. Classification Ascendante Hiérarchique	266
2.1.2. Analyse factorielle des correspondances	268
2.2. Analyse des biomasses	271
2.2.1. Classification Ascendante Hiérarchique	271
2.2.2. Analyse factorielle des correspondances	274
IV. Discussion et conclusion sur la macrofaune benthique de substrat meuble	275

QUATRIEME PARTIE : SYNTHESE ET CONCLUSION GENERALES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANNEXES

INTRODUCTION : PROBLEMATIQUE

INTRODUCTION : PROBLEMATIQUE

Les milieux lagunaires occupent 13 % de la frange côtière mondiale (Nixon, 1982) et 40 % du rivage non rocheux de la Méditerranée (Anonyme, 1994). Ils sont souvent le siège d'exploitations économiques intensives ou semi-extensives. En outre, situés à l'interface continent-mer, ils sont très variables d'un point de vue physico-chimique. En Méditerranée, l'étang de Thau soutient une importante activité conchylicole (30 000 tonnes de coquillages produits par an; Anonyme, *op. cit.*). Les élevages (en "tables") concernent principalement l'huître creuse *Crassostrea gigas* Thunberg et la moule *Mytilus galloprovincialis* Lamarck.

L'écologie générale de l'étang de Thau a été appréhendée de 1986 à 1991 dans le cadre du programme ECOTHAU, coordonné par l'Université de Montpellier II. Les résultats obtenus par Jouffre et Amanieu (1991), et les données acquises par l'IFREMER (Institut Français pour la Recherche et l'Exploitation de la MER), ont servi de base pour une étude de l'impact des installations conchylicoles, abordée par un nouveau programme nommé OXYTHAU. Ce dernier a été mis en place par l'IFREMER, en 1991, pour une durée de 5 ans. Il s'intègre dans le cadre du Programme National d'Océanologie Côtière (PNOC). Les objectifs d'OXYTHAU (étude des bilans de transformation de la matière et de l'utilisation de l'oxygène dans la lagune de Thau) sont les suivants :

- mesure des stocks des principaux compartiments (colonne d'eau, filtreurs, sédiment) en terme de carbone, d'azote et de phosphore;
- mesure des flux aux interfaces eau-sédiment et eau-culture, et étude de leurs variations spatiales et temporelles;
- modélisation des flux verticaux d'azote, de carbone et d'oxygène mais aussi celle des flux associés au compartiment mollusques.

En effet, l'estimation des flux et leur variabilité spatio-temporelle devrait permettre de mieux comprendre le fonctionnement des secteurs conchylicoles de l'étang de Thau et le rôle que joue l'ostréiculture dans le déficit estival chronique en oxygène (Tournier *et al.*, 1990), ainsi que dans le déclenchement de dystrophies de type "malaïgue" et de préciser, ensuite, les éléments nécessaires à une meilleure gestion de l'étang de Thau.

Dans ce programme de recherche, il convenait d'étudier, entre autres, les peuplements animaux et végétaux associés aux mollusques d'élevage et à leurs supports, en particulier le macrobenthos, qui est un excellent intégrateur des conditions environnementales, à plus ou moins long terme, et qui peut décrire, très pertinement, l'organisation biologique d'un milieu donné. En outre, les communautés benthiques jouent un rôle dans le contrôle de l'oxygène dissous (Andersen et Kristensen, 1988).

Dans l'étang de Thau où les substrats naturels sont meubles, l'essor de la conchyliculture a permis le développement et l'expansion de peuplements macrobenthiques de substrat dur : le *biofouling*. Ce terme anglo-saxon est couramment employé dans la littérature pour désigner la couverture biologique qui se développe sur tous les types de substrats durs, vivant et minéral. En français, on le dénomme "salissure biologique". Le mot "fouling", bien qu'étranger à la langue française, largement utilisé par tous les scientifiques, présente les avantages d'être court et précis. Ainsi, le "macrobiofouling" (ou "macrofouling") désigne les peuplements macrobenthiques sessiles de substrat dur (de la même manière, on peut aussi définir le microfouling et le méiofouling). Le biofouling comprend les épibiontes, c'est-à-dire les épizoontes et les épiphytes (qui se fixent respectivement sur des animaux et des algues). Le biofouling peut être également divisé en deux composantes : un assemblage primaire, qui s'attache directement sur le substrat, et un fouling secondaire, vivant sur le premier (Field, 1982).

Le macrofouling des huîtres est bien connu des conchyliculteurs dans sa globalité, puisque sa masse peut alourdir considérablement les cordes d'élevage et gêner leur travail. Certaines espèces animales encroûtantes, en particulier les balanes et les serpules, nuisent à la présentation des huîtres. D'autres épibiontes peuvent, par leur poids, empêcher l'ouverture des valves des huîtres. La biomasse du fouling d'une huître peut atteindre 1,5 à 3,5 fois son poids propre (Igic, 1981). Par ailleurs, il était impossible de négliger écologiquement le macrofouling. Ainsi, le zoofouling est susceptible d'entrer directement en compétition trophique avec les mollusques d'élevage, car il a la même éthologie alimentaire, étant composé de suspensivores (filtreurs), en majorité. Comme les huîtres (Kusuki, 1981; Barranguet et Alliot, 1995), le fouling a une influence sur la biomasse phytoplanctonique.

Enfin, le biofouling contribue fortement à la biodéposition. Cette dernière est estimée sous les tables deux à quatre fois supérieure à celle hors des tables (Grenz, 1989; Deslous-Paoli *et al.*, 1991). Le biofouling influe sur l'intensité et le sens des flux biogéochimiques de matière. En effet, Mazouni (1995) montre que l'activité métabolique des épibiontes des huîtres d'élevage de l'étang de Thau peut être à l'origine de variations de l'ordre de 100 % des flux de matière à l'interface "eau-élevage". Cet auteur montre également que les coquillages d'élevage et leurs principaux épibiontes peuvent épurer efficacement la colonne d'eau de ses particules et intervenir dans le recyclage interne de la matière dans les secteurs conchylicoles.

Une dernière justification de l'intérêt d'étudier le biofouling est que l'on ignore dans quelle mesure il peut intervenir dans l'équilibre écologique de l'étang. Des espèces étrangères ont été importées avec les huîtres. Par exemple, les plus connues sont le crustacé cirripède *Balanus amphitrite amphitrite* et les algues *Sargassum muticum*, *Undaria pinnatifida*, *Codium fragile* (Verlaque, 1994). D'après Boudouresque et Ribera (1994), les invasions biologiques (introductions d'espèces exotiques), en milieu marin,

peuvent engendrer en particulier des problèmes de compétition entre les espèces introduites et les espèces indigènes, d'élimination spécifique, de glissement ou de partage de la niche écologique des espèces indigènes, de modifications génétiques (hybridations), de maladies ou de nuisances. Par exemple, deux gastéropodes de la famille des *Muricidae* (*Ocenebra erinacea* et *Urosalpinx cinera*), introduits dans l'étang de Thau (dont l'un, *U. cinera*, très récemment), peuvent être responsables de la destruction d'une partie très importante des cheptels d'huîtres et de moules (Hamon, *comm. pers.*).

Mon étude, dans le cadre du programme OXYTHAU, concerne donc les peuplements macrobenthiques. Elle englobe à la fois les peuplements de substrat meuble situés sous et au voisinage d'une table d'élevage conchylicole (unité de production), et le macrofouling associé à la structure de la table elle-même et aux mollusques d'élevage. Cette étude a été motivée par deux inconnues : d'une part, celle qui concernait le macrofouling dont la composition est très mal connue, et dont aucune étude de la biomasse, ni de la dynamique, n'a été jusqu'à présent entreprise dans l'étang de Thau; et d'autre part, celle qui existait sur l'organisation biologique au sein d'une table conchylicole, tant sur les substrats durs que meubles. En effet, les questions qui se posaient sont les suivantes :

- existe-t-il une organisation biologique au sein d'une table d'élevage?
- le système "table conchylicole" est-il un écosystème particulier et original dans l'écosystème lagunaire? A-t-il un fonctionnement propre?
- quels sont le rôle, la place et l'importance du macrofouling?

L'hypothèse d'une organisation biologique au sein d'une table conchylicole (structure fixe) a été pressentie d'après la disposition en "rideaux" parallèles des cordes de suspension (qui supportent les huîtres et le fouling). Ces cordes ont un rôle de frein hydrodynamique. D'après les résultats publiés dans le rapport OXYTHAU (Anonyme, 1995), le coefficient de freinage est d'environ 67 ± 3 %. Or, les flux d'eau jouent un rôle primordial pour la vie benthique. Ils véhiculent les particules alimentaires, l'oxygène mais aussi les larves planctoniques et les spores, grâce auxquelles de nombreux organismes benthiques colonisent de nouveaux substrats.

Des auteurs ont mis en évidence l'importance de la vitesse du courant dans l'alimentation de pélecypodes filtreurs. La croissance et la nutrition peuvent diminuer avec l'augmentation de cette vitesse et la saturation des branchies (Wildish et Kristmanson, 1985; Wildish *et al.*, 1987). Au niveau du fond, elles peuvent augmenter avec la vitesse si des transports verticaux diffusifs et turbulents favorisent l'apport du phytoplancton (Fréchette *et al.*, 1989). Chez d'autres animaux benthiques, Migné et Davoult (1995) expliquent que la nutrition de certaines espèces d'échinodermes et d'anthozoaires filtreurs est une fonction non linéaire du flux (lorsque le flux est faible, la nutrition est résiduelle, liée à la présence de phytoplancton; quand le flux est fort, il existe un maximum en fonction de la capacité d'ingestion des individus).

Le concept de "confinement" (Guelorget et Perthuisot, 1983, 1992) a été alors appréhendé au niveau de la table. Habituellement, ce terme de confinement définit, dans les milieux lagunaires méditerranéens, le temps de renouvellement en éléments d'origine marine (eaux, oligo-éléments...) en chaque point du milieu considéré. C'est un concept global, qui présente l'avantage de prendre en compte les paramètres hydrodynamiques et physicochimiques. Il nous a semblé que le ralentissement des courants horizontaux, au travers des tables (Grenz, 1989), pouvait se traduire en terme de confinement, c'est-à-dire en temps de renouvellement des particules alimentaires, de larves planctoniques, en tous points d'une table et que le confinement aurait, de cette manière, un rôle directeur pour les ressources trophiques et spatiales des espèces macrobenthiques.

Pour étudier la dynamique d'une table d'élevage, son hétérogénéité spatio-temporelle a été analysée, ici à travers l'étude des peuplements macrobenthiques de substrats durs. Les espèces ont été identifiées et quantifiées. Les processus d'installation et de développement de peuplements sur substrat durs vierges ont été examinés en plusieurs points d'une structure d'élevage et suivis sur une période de 19 mois. Les résultats ont été confrontés, autant que possible, aux connaissances actuelles.

L'étude du macrobenthos de substrat meuble, vient ici en complément des recherches qui ont été précédemment effectuées sur les peuplements macrobenthiques de substrat meuble dans l'étang de Thau (Géhan et Jeanneret, 1984, 1985; Jouffre et Amanieu, 1991; Guelorget *et al.*, 1994; Lamy et Guelorget, 1995). Il s'agissait d'analyser l'incidence de la table d'élevage sur la macrofaune benthique des substrats meubles, par comparaison des observations faites sous et en dehors de la table, et de préciser l'existence ou non d'une structure spatiale. En effet, Géhan et Jeanneret ont comparé des tables entre elles et ont observé une distribution des peuplements benthiques en mosaïque qui ne permet pas de dégager une zonation évidente des communautés dans les zones d'élevage. Nous nous sommes demandé si une zonation apparaissait à l'échelle très locale (celle d'une table elle-même). En outre, au contraire des études précédentes, nous n'avons pas éliminé des analyses les espèces associées aux substrats durs ou aux algues, car elles sont trop nombreuses, et bien représentées, pour qu'on puisse les considérer comme des espèces accidentelles. Elles sont, *a priori*, susceptibles de jouer un rôle important dans la structuration des communautés benthiques anthropisées.

Les variations temporelles ne sont pas abordées pour les substrats meubles.

L'exploitation de l'ensemble des données a fait intervenir diverses méthodes et la synthèse des résultats a permis de dégager les principales caractéristiques et l'originalité du macrobenthos de l'écosystème "table conchylicole" de l'étang de Thau.

PREMIERE PARTIE : PRESENTATION GENERALE

I. PRESENTATION DU SITE : L'ETANG DE THAU

1. Présentation générale de l'étang de Thau

Il est le plus vaste des étangs saumâtres littoraux du Languedoc Roussillon, avec une superficie d'environ 7 500 hectares (75 km²).

Cet ancien fossé d'effondrement, d'origine quaternaire, s'allonge selon un axe Nord Est/Sud Ouest de 43° 20' de latitude Nord et de 3° 31' 50" à 3° 42' 30" de longitude Est. Il est isolé de la mer par un cordon littoral qui prend appui sur les éléments saillants du relief (Sète, Agde). L'étang mesure 19,5 km dans sa longueur maximale et 4,5 km dans sa plus grande largeur. Sa profondeur moyenne est de l'ordre de 5 mètres mais elle peut atteindre 10 mètres dans sa partie centrale. Ses dimensions le placent en deuxième position derrière l'étang de Berre, en ce qui concerne les lagunes de la côte française (Corse comprise). Son volume représente 375.10⁶ m³ d'eau (Deslous-Paoli, *com. pers.*).

Trois zones se distinguent au sein de l'étang (Fig. 1) :

- l'étang des Eaux Blanches (600 ha) est situé au Nord Est. Selon la classification établie par Guelorget et Perthuisot (1992), c'est une bahira (une ancienne vallée envahie par la mer). Sa profondeur maximale est de l'ordre de 6 m (si l'on excepte le canal de navigation creusé à 9 m). Il est séparé du Grand Etang par un étranglement au niveau de la pointe du Barrou.

- la Crique de l'Angle (200 ha) se trouve au Nord. Sa profondeur est de l'ordre de 3 m, sauf à la source (d'eau douce, chaude) de la Bise (24 m).

- le Grand Etang (6 800 ha) : entre Bouzigues et Marseillan, il englobe les parcs conchylicoles. Sa profondeur maximale est comprise entre 10 et 11 m. Il représente la lagune au sens strict (selon la définition donnée par Guelorget et Perthuisot, 1992).

Dans son ensemble, l'étang de Thau est une bahira-lagune.

Les apports d'eau douce dans l'étang de Thau proviennent :

- * d'un régime de pluie de type torrentiel (apports très irréguliers);
- * de petits ruisseaux (3 à 12 km) qui drainent un bassin versant au Nord (281 km²), dominé par la viticulture; ces ruisseaux sont intermittents, sauf la Vène qui se jette dans la Crique de l'Angle;
- * de la source de la Bise.

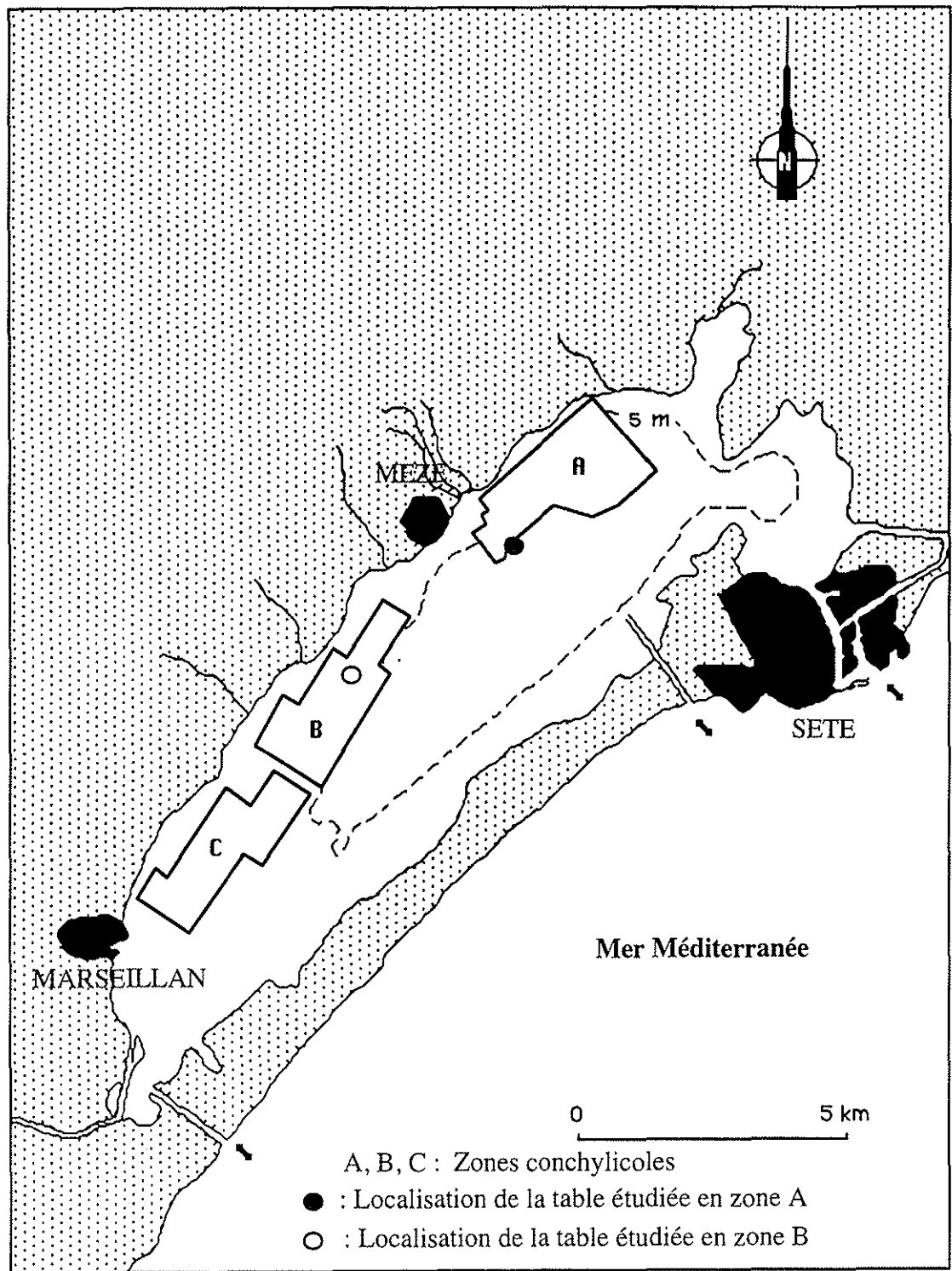


Figure 1 : Présentation de l'étang de Thau et localisation des tables conchylicoles étudiées

Les communications avec la mer se font par l'intermédiaire de passes ou "graus" :

- les canaux de Sète, qui, à l'est de Sète, assurent l'essentiel des échanges;
- le canal de Quilles, ouvert en 1984, à l'Ouest de Sète;
- le grau de Pisses Chaumes, à l'extrémité Sud Ouest de l'étang, souvent ensablé à son débouché dans la lagune.

L'étang de Thau reçoit des apports polluants :

- effluents domestiques : la population riveraine atteint en été 140 000 habitants;
- apports portuaires;
- effluents industriels (concentrés autour du port de Sète) : industries des Eaux Blanches, Cimenterie Lafarge, Engrais Azotés Cofaz, Raffineries, etc...;
- effluents agricoles (lessivage des sols cultivés du bassin versant);
- apports aquacoles.

L'étang de Thau est le siège d'activités traditionnelles de pêche et d'aquaculture qui entrent en compétition avec les activités industrielles et la navigation.

Il est un des premiers centres français en matière de conchyliculture (12 % de la production nationale d'huîtres et des moules) et se place comme le leader incontesté de la façade méditerranéenne, avec plus de 90 % de la production totale méditerranéenne.

Les huîtres et les moules sont fixées sur des cordes suspendues à des structures fixes ou tables (Hamon, 1983).

La production annuelle moyenne est évaluée en 1987, à 5800 tonnes pour les moules et à 24726 tonnes pour les huîtres (Hamon et Tournier, 1990).

Les parcs conchylicoles couvrent un cinquième de la superficie totale de l'étang, soit environ 1 500 ha. Ils sont regroupés en 3 zones, appelées d'Est en Ouest, zones A, B et C (Fig. 1). La zone A est la plus profonde et la plus riche en phytoplancton (Jarry, 1990). Au contraire, la zone C est la plus pauvre (Deslous-Paoli *et al.*, 1983).

L'ensemble des parcs comprend 2 580 tables conchylicoles de 600 m². Une zone conchylicole est constituée de 12 % de structures d'élevage et d'eau libre dans des cquoirs.

Compte tenu de l'importance numérique des tables conchylicoles et de la superficie qu'elles couvrent, il paraît très difficile de négliger le rôle et l'impact de ces structures sur le milieu lagunaire.

2. Caractéristiques de l'étang de Thau

2.1. Données météorologiques (d'après les résultats issus des programmes ECOTHAU, 1986-1991 et OXYTHAU, 1991-1995)

2.1.1. Pluviométrie

Elle est irrégulière tant au point de vue mensuel que saisonnier ou annuel. Ainsi en 1992, elle est en déficit de 30 % par rapport à la moyenne de 1961 à 1990. En 1993, un excès de 50 % est enregistré, particulièrement au printemps et surtout en automne (le quart du total annuel en 5 jours).

2.1.2. Température

La température de l'air à 3 mètres au dessus de l'eau varie de -1 à 35 °C; elle est bien corrélée ($r^2 = 0,91$) avec la température de l'eau (décalage de 24 heures).

2.1.3. Le régime des vents

Il décrit 4 directions de vents dominants : Nord-Nord-Ouest (fréquence 23 %), Ouest-Nord-Ouest (fréquence 18 %), Nord-Est (15 %) et Sud-Est (9 %) (Tournoud, 1991).

Les vents du NW sont largement majoritaires toute l'année, bien que les vents d'E et de NE deviennent importants à l'automne et en hiver. Moins de 25 % des vents soufflent dans le plus grand axe de l'étang. En moyenne, 70 % des vents ont une vitesse comprise entre 2 et 8 m s⁻¹. Les pointes les plus fortes atteignent 15 m s⁻¹.

Les vents déterminent l'essentiel des échanges avec la mer : les vents du NW entraînent une sortie des eaux de l'étang vers la mer, et ceux du SE, une entrée des eaux dans l'étang. Ce sont les vents des directions E, SE et S qui influent le plus sur les secteurs conchylicoles (26 % du temps).

2.1.4. Le rayonnement moyen global

Il est de l'ordre de 1400 joules cm⁻² jour⁻¹, à variations cycliques, culminant autour du solstice d'été et minimum de novembre à janvier. L'énergie lumineuse (spectre de 400 à 700 nanomètres) moyenne reçue par la surface de l'eau est de 648 mmoles de photons s⁻¹ m⁻² (73940 lux), soit environ 47 % du rayonnement total reçu à la surface de l'eau. Un minimum journalier a été mesuré à 10 mmoles de photons s⁻¹ m⁻² et les maxima atteignent assez souvent 2000 mmoles de photons s⁻¹ m⁻², soit une puissance rayonnée de 1000 W m⁻².

2.2. Caractéristiques hydrologiques et hydrodynamiques de l'étang de Thau et de ses secteurs conchylicoles (d'après les résultats obtenus par les participants du programme OXYTHAU, 1991-1995, et quelques auteurs cités dans le texte)

2.2.1. Température des eaux

En fonction des saisons, la température varie entre 3 et 29°C (moyenne 14,5°C). Des stratifications transitoires, jusqu'à 3 jours, peuvent atteindre 2,5°C en été en périodes de vents calmes ($< 2 \text{ m s}^{-1}$) dans 4,5 m d'eau. Dans des secteurs plus profonds ($> 5 \text{ m}$), des stratifications thermiques plus importantes ($> 5^\circ\text{C}$) et surtout durables, peuvent s'établir. Ces stratifications estivales limitent la pénétration de l'oxygène dissous près de l'interface eau-sédiment.

2.2.2. Salinité

Elle varie de 28 à 40 PSU selon la pluviométrie et l'ensoleillement. Au cours des années 1991-1992, les valeurs de la salinité étaient élevées à cause des faibles précipitations enregistrées durant cette période. Par contre, les suivis réalisés en 1993 ont été influencés par les fortes précipitations de l'automne et de l'hiver. La salinité est susceptible, avec le facteur trophique, de jouer un rôle dans le développement du fouling : Gal'-Perin (1983) indique qu'en mer d'Azov, la décroissance de la salinité entraîne une inhibition du fouling; mais il se peut que ce soit plutôt la croissance du confinement qui intervient dans la limitation du fouling.

2.2.3. Oxygène

Le pourcentage de saturation moyen en oxygène dissous varie de 88 à 100 % (Tournier *et al.*, 1990). L'oxygénation est bonne de janvier à mai et diminue ensuite, avec l'augmentation de la matière organique en voie de dégradation; des risques de désoxygénation existent entre juin et octobre (Tournier *et al.*, *op. cit.*).

Le taux de respiration sous les tables est de l'ordre de 44 mg O₂/m²/h; par rapport aux stations de référence, hors des tables, ce taux est plus élevé sur un sédiment nu (31 mg O₂/m²/h) mais plus faible en présence de macroalgues (80 mg O₂/m²/h) (Barranguet, 1994).

2.2.4. Sels nutritifs

La distribution des sels nutritifs dans l'étang est liée aux apports d'eau douce, à la présence des tables d'élevage et à la biomasse du phytoplancton (Picot *et al.*, 1990).

Azote

* Azote ammoniacal : dans l'étang, sa concentration est forte en automne-hiver (3,22-10,3 µmoles/l), en raison des précipitations, et faible au printemps (0,91-1,02 µmoles/l),

à cause de l'importante consommation par le phytoplancton (Pena, 1989; Casellas *et al.*, 1990). Sous les tables conchylicoles, la concentration en ions NH_4^+ est élevée en été en raison de l'excrétion intense par les huîtres et leurs épibiontes et du relargage par les sédiments. En juin, les huîtres peuvent excréter jusqu'à 5,40 $\mu\text{moles/h/g}$. poids sec de NH_4^+ (Outin, 1990). Les flux sédiment-eau de NH_4^+ sont trois à quatre fois supérieurs sous les tables qu'à l'extérieur (Grenz, 1989). Le relargage de NH_4^+ par le sédiment sous les tables est évalué à 200 $\mu\text{moles/m}^2/\text{h}$ contre 70 $\mu\text{moles/m}^2/\text{h}$ aux stations de référence, hors des tables (Barranguet *et al.*, 1994).

* Nitrates : la concentration en ions NO_3^- , dans l'étang, est élevée en automne et en hiver (10,45-15,22 $\mu\text{moles/l}$), faible au printemps et en été (0,16-1,97 $\mu\text{moles/l}$). En hiver, la répartition se fait selon un gradient croissant du sud-ouest au nord-est, en fonction des apports continentaux, alors qu'en été la concentration chute, en raison de la forte activité biologique, de la consommation par les mollusques d'élevage et du non-renouvellement de la source azotée (Casellas *et al.*, 1990, *in* Gerbal, 1994).

Au niveau des structures d'élevage, il existe donc une production d'azote dissous, laquelle est disponible pour le phytoplancton, dont la biomasse s'élève dans l'eau libre des couloirs. Ce phytoplancton est consommé à son tour par les mollusques et leurs épibiontes. En automne, en hiver et au printemps, la production primaire des couloirs assure les besoins nutritifs des élevages mais pas en été (importation de phytoplancton et d'azote dissous du reste de l'étang par les courants).

Phosphates

Les ions PO_4^{3-} sont en excès dans l'étang car leur concentration n'est jamais inférieure à 0,1 $\mu\text{moles/l}$, alors que le maximum en Méditerranée est de 0,05 $\mu\text{moles/l}$ (Picot *et al.*, 1990). La teneur moyenne en juin et octobre est respectivement de 1,82 et 2,09 $\mu\text{moles/l}$. Tandis qu'en février et mai, cette concentration est de 0,86 et 0,42 $\mu\text{moles/l}$: les phosphates se caractérisent par des minima en hiver et au printemps, des maxima en été et au printemps (Pena, 1989). Les teneurs en phosphates dans les sédiments situés sous les tables conchylicoles sont plus fortes en été qu'en hiver : il s'agit de phosphates complexés avec le fer et la matière organique (Chapelle *et al.*, 1994).

2.2.5. Matière organique

* Matière organique dissoute (MOD) : elle comprend des particules détritiques, de taille inférieure à 0,02 mm, et le bactérioplancton (entre 0,2 et 0,6 mm). Elle constitue le plus gros stock de carbone et d'azote (> 70 %) dans la colonne d'eau. Les résultats obtenus par OXYTHAU montre que le stock mensuel moyen d'azote organique dissous, de phosphate organique dissous et de carbone organique dissous est toujours plus important dans l'étang qu'en mer (respectivement 1,6; 1,8 et 1,3 supérieur). Les maxima sont atteints en été.

* Matière organique particulaire (MOP) : dans l'étang, elle inclut le plancton et la partie détritique.

2.2.6. Pénétration de la lumière

Le coefficient moyen d'atténuation est de $0,35 \text{ m}^{-1}$ en dehors des secteurs conchylicoles. Il est de $0,4$ à $0,9 \text{ m}^{-1}$ dans les zones d'élevage. Un coefficient de $0,45 \text{ m}^{-1}$ assure une transmission de 10 % de la lumière incidente à 5 m de profondeur, soit un éclaircissement moyen de 65 mmoles de photons $\text{s}^{-1} \text{ m}^{-2}$.

2.2.7. Niveaux des eaux

Le niveau de l'étang est déterminé par celui de la mer et lui est, en général, supérieur. Les vents du NE provoquent un abaissement des niveaux de la mer et de l'étang, qui se stabilise entre - 30 et - 40 cm.

Les vents d'est et les basses pressions amènent au contraire une élévation des niveaux qui peuvent être supérieurs à 80 cm.

Ces différences de niveau sont importantes pour les organismes vivants, en particulier ceux qui sont fixés dans les premiers cm (sous la surface de l'eau) des structures d'élevage (cordes, huîtres).

2.2.8. Courants

La courantologie joue un rôle très important dans le confinement du milieu environnant. Les courants sont des vecteurs pour les éléments nutritifs et les larves des organismes benthiques. Les facteurs hydrodynamiques peuvent empêcher les larves d'atteindre et d'adhérer au substrat (Dennv, 1991). Les courants dépendent essentiellement des vents. Le travail de Bocquillon et Tournoud (1991) sur la modélisation des champs de flux ($h\nu$) pour les quatre directions de vents dominants a montré l'existence de deux cellules courantologiques convectives, qui sont centrées, l'une sur la zone A des tables conchylicoles (dans la partie orientale de l'étang) et, l'autre, dans la zone centrale du Grand Etang. En fonction du vent, ces cellules tournent dans un sens ou dans l'autre. Entre ces deux cellules, s'étend obliquement par rapport à l'axe du bassin, entre Mèze et le canal des Quilles, une zone fortement perturbée qui présente souvent des courants forts de direction variable (Guelorget *et al*, 1994). Au contraire, dans la partie occidentale (en face de Marseillan), direction et vitesse se conservent sur des grandes distances (Millet, 1989).

Les courants sont en général plus faibles sous les tables (ST) qu'en dehors (HT) :

$$V_{ST} = 0,329 V_{HT} + 0,71, r^2 = 0,25;$$

soit un coefficient de freinage d'environ $67 \pm 3 \%$. Les structures conchylicoles influent également sur la direction des courants.

2.3 Caractéristiques sédimentaires

Les sédiments de l'étang sont essentiellement de type vaseux ou sablo-vaseux. Le long du lido du Grand Etang, ce sont des sables.

Les zones les plus profondes, le centre des cellules convectives, les parcs conchylicoles constituent des pièges pour les particules les plus fines et influent sur la sédimentologie. Le plus fort taux de matière organique sédimentaire est enregistré dans la zone A, qui est la plus profonde, qui se trouve au centre d'une cellule courantologique convective et qui supporte la moitié de la biomasse des mollusques d'élevage (Guelorget *et al.*, 1994). La sédimentation y est estimée entre 16 et 24 g org/m²/j (Grenz, 1989). Sur l'ensemble des zones conchylicoles, la biodéposition totale serait de 40000 à 50000 t poids sec/an concentrées sous les tables, ce qui correspond à un dépôt de 400 kg poids sec/m²/an (Hamon et Tournier, 1986).

Les résultats d'OXYTHAU montrent que les sédiments sous les tables sont toujours plus riches en azote total dans les premiers 10 cm (maximum en été de 7 mg N/g poids sec), mais qu'ils retrouvent des teneurs équivalentes aux autres sédiments (couloir et hors de la zone d'élevage) à partir de 15 cm. La reminéralisation des biodépôts est donc efficace, sans réelle formation d'une composante réfractaire. Cette reminéralisation culmine en été avec un enrichissement maximum des eaux interstitielles en NH₄⁺. Les sédiments sous les tables sont également enrichis en phosphore total par la biodéposition (maximum en été de 1 mg N/g poids sec), quelle que soit la saison.

2.4. Les organismes vivants

2.4.1. Le phytoplancton

C'est un maillon trophique essentiel pour la vie des organismes filtreurs.

Les peuplements phytoplanctoniques de la production primaire nouvelle (issue des sels nutritifs n'ayant effectué aucun cycle biologique dans l'écosystème, donc apportés directement par les eaux douces et marines) sont essentiellement des diatomées centriques, qui dominent dans l'étang des Eaux Blanches. Les peuplements de la production primaire régénérée (issue des sels nutritifs recyclés dans l'écosystème) sont prédominants dans les zones peu profondes et plus continentales, à faible énergie (Jarry *et al.*, 1990). Ces peuplements concernent le nanophytoplancton (ex : *Chaetoceros sp.*) et le picophytoplancton (ex : *Ostreococcus tauri*; Courties *et al.*, 1994) (Barranguet, 1994), leur biomasse est dominante en été.

La productivité du phytoplancton est toujours plus élevée dans les couloirs des zones conchylicoles, qu'au niveau des tables et hors de la zone d'élevage (en juillet, entre 10 et 25 mg⁻¹ Chl h⁻¹ dans un couloir).

2.4.2. Phytobenthos

Une étude complète du macrophytobenthos de substrat meuble de l'étang de Thau a été réalisée par Gerbal (1994). Cet auteur indique une richesse spécifique élevée (74 espèces de macrophytes) et décrit une absence de phytobenthos dans la zone centrale profonde, des peuplements permanents à *Halopytis incurvus* et à *Zostera marina* à l'ouest (80% de la biomasse), et des peuplements hétérogènes et instables à l'est.

Au niveau des parcs conchylicoles, les sédiments sont colonisés par les diatomées benthiques (biomasse maximale de 200 mg Chl m⁻² sous les élevages). Sous les tables, les sédiments sont généralement dépourvus de macrophytes. Dans les petits couloirs inter-tables, on trouve des herbiers à *Zostera marina* et dans les chenaux moyens, *Gracilaria* (rhodophycée) et *Ectocarpus* (fucophycée) (Barranguet, 1994). Des peuplements à *Sargassum muticum* (fucophycée importée accidentellement) se sont développés sur les cordes d'élevage (Lauret *et al.*, 1985).

2.4.3. Zoobenthos

En dehors des zones conchylicoles, les peuplements macrozoobenthiques de substrat meuble sont souvent dominés numériquement par les polychètes et pondéralement par les pélicypodes; globalement, les peuplements s'organisent en deux ensembles distincts séparés par l'axe médian Mèze-Canal des Quilles : d'une manière générale, on observe au nord une densité plus faible et une biomasse plus importante, qu'au sud (Guelorget *et al.*, 1994). Dans les zones conchylicoles, les pélicypodes perdent leur suprématie pondérale et on observe la prolifération de quelques espèces de polychètes, indicatrices d'engraissement organique (Géhan et Jeanneret, 1984;1985; Lamy et Guelorget, 1995).

II. METHODOLOGIE

1. Définition du domaine d'étude : les compartiments benthiques

Les peuplements benthiques qui sont pris en compte dans ce travail englobent, d'une part, le macrobenthos sessile de substrat dur (couverture biologique ou biofouling par les anglosaxons), ainsi que la faune et la flore associées, et d'autre part, le macrobenthos endogé de substrat meuble.

2. Choix des techniques d'échantillonnage des peuplements benthiques

2.1. Le benthos de substrat dur

Aucune étude quantitative de la biomasse et de la dynamique des épibiontes n'a été jusqu'à présent entreprise dans les zones conchylicoles de l'étang de Thau.

Il apparaît intéressant d'évaluer leurs biomasse et densité, car ces épibiontes entrent directement en compétition trophique avec les mollusques d'élevage. D'autre part, le biofouling peut considérablement alourdir les structures d'élevage et gêner le travail des conchyliculteurs.

Une étude expérimentale s'avère nécessaire car nous avons choisi d'exprimer la biomasse par rapport à une surface de référence. Pour des raisons pratiques, nous avons utilisé des collecteurs représentés par des plaques en fibrociment, matière inerte, suspendus verticalement dans l'eau, tout comme les cordes d'élevage (Fig. 2). D'autre part, Flassch et Girin (1971), Castric-Fey (1974) et Guelorget *et al.* (1977) ont obtenus de bons résultats avec l'emploi de tels collecteurs en plaque pour la capture et le suivi des épibiontes. Notre méthodologie s'inspire directement des auteurs précédemment cités. L'emploi de nos plaques a été justifié sur la base de plusieurs hypothèses.

Hypothèses :

H₁ : les espèces qui s'installent sur une plaque sont identiques à celles rencontrées sur les mollusques d'élevage et leurs supports;

H₂ : à chacune des stations, l'ensemble des plaques est suffisamment groupé pour qu'il n'y ait pas de différence significative d'une plaque à l'autre;

H₃ : L'absence de différence qualitative significative entre les 2 faces d'une même plaque.

Conditions de l'expérience :

Les plaques expérimentales sont constituées par des carreaux de 15 cm de côté : d'après Guelorget *et al.*, (1977), "cette dimension assure une surface suffisante pour acquérir des résultats statistiquement valables et permettre une manipulation aisée et une étude possible et raisonnable", l'objectif étant d'obtenir une richesse spécifique maximale et conforme à l'environnement naturel.

Cependant, j'ai confirmé le choix de cette surface minimum en réalisant une étude consistant à immerger des plaques de 10-20-25 et 30 cm de côté à proximité des plaques de 15 cm de côté (Lamy, 1992).

Chaque carreau présente une face lisse et une face rugueuse. La première correspond à la surface des moules et des rails, la seconde à celle des huîtres et des cordes. Nous estimons qu'ainsi les plaques sont représentatives.

Chaque carreau est percé à chaque coin, à 1 cm des 2 bords. Le choix du diamètre du trou s'est porté sur 4 mm : il devait être suffisamment petit pour que la perte de surface soit minimale et suffisamment grand pour que la corde (en polyamide pur) qui le traverse, soit solide.

Les carreaux sont liés par 3 sur une colonne; le nombre de 3 est justifié pour limiter l'impact de la distance entre la première et la troisième plaque, dans l'épaisseur d'une même couche d'eau.

A chaque station, nous groupons 5 colonnes, ce qui fait 15 plaques en tout par station : au cours de chacun des mois étudiés, nous prélevons une plaque (ce qui fait 4 plaques par mois à traiter).

Afin de limiter autant que possible la perte en individus vagiles, les plaques sont retirées de l'eau (en tirant sur les cordes) délicatement, sans mouvements brusques qui pourraient provoquer la fuite des animaux les plus vagiles. Chacun des collecteurs est aussitôt placé dans une boîte en plastique, fermée hermétiquement. Nous considérons que la faune est globalement piégée dans le fouling (des poissons benthiques du genre *Blennius* ont même été pêchés de cette manière).

2.2. La macrofaune de substrat meuble

Le substrat étant une vase coquillière, peu compactée, nous avons choisi d'échantillonner le benthos à l'aide d'une benne Eckman, manipulée en plongée. La benne est envoyée sur le fond à partir du bateau et un plongeur l'enfonce dans le sédiment; il déclenche ensuite la fermeture des mâchoires, tout en veillant à ce qu'aucun obstacle (coquille, ou tout débris dur...) interdise la fermeture totale des mâchoires. L'inconvénient de l'utilisation de cette benne est qu'elle provoque une onde de choc qui peut provoquer la fuite en profondeur de certains individus. Une manipulation rapide peut minimiser cet

inconvenient. Cette technique a déjà été réalisée avec succès dans l'étang de Thau, par Géhant (1982) et Géhant et Jeanneret (1984).

A chaque station, deux prélèvements à la benne sont effectués et couvrent ainsi une surface de 0,1 m².

Cette surface de 0,1 m² correspond, selon Guelorget et Michel (1976) à l'aire minimale avec laquelle on recense la quasi-totalité des espèces en milieu lagunaire.

3. Les paramètres descripteurs de l'environnement

Ils sont étudiés par les autres participants du programme OXYTHAU. Toute collaboration suppose, en effet, un échange d'informations et de données. Pour la compréhension de l'organisation des peuplements macrobenthiques, une attention particulière (dans la mesure de leur disponibilité) est portée parmi les indicateurs hydrologiques : sur la courantologie (qui joue un rôle dans le confinement du milieu environnant); les mesures physicochimiques (permettant la connaissance de ce milieu), en particulier la température, la salinité, le pH, le taux de saturation en oxygène dissous, la turbidité (qui a un impact surtout sur la pénétration lumineuse et joue donc sur la couverture algale), les matières en suspension. Enfin, le phytoplancton, maillon trophique essentiel pour la croissance et la survie des animaux filtreurs.

Cependant, en ce qui concerne les paramètres sédimentologiques, j'avais choisi de traiter (en collaboration avec J.-P. Perthuisot, au laboratoire de Biogéologie de l'Université de Nantes) la composition granulométrique (caractéristique essentielle de la distribution des espèces benthiques), les carbonates et le taux de matière organique (mesure du degré d'engraissement organique). Les descriptions analytiques et les résultats ont été exposés dans mon mémoire de DEA (Lamy, 1992) et ne seront rappelés ici que brièvement.

Les stations d'étude pour cette analyse sédimentologique sont celles de la macrofaune benthique de substrat meuble. Les sédiments sont prélevés de la même manière, c'est à dire avec la benne Eckman.

a) Granulométrie

On lave une partie du sédiment à travers un tamis de vide de maille 40 µm. Cette limite sépare la fraction grossière de la fraction fine.

On récupère les fractions dans des récipients en verre et on laisse sécher à l'étuve à 60°C, pendant plusieurs jours.

L'analyse granulométrique consiste à évaluer la fraction fine et la fraction grossière et à calculer leurs pourcentages respectifs.

b) Carbonates du sédiment

La mesure des carbonates se fait en utilisant un calcimètre.

c) Matière organique du sédiment

Le pourcentage de matière organique est calculé après passage au four à 450°C pendant quatre heures.

La perte de matière organique est calculée par différence entre le poids de l'échantillon avant et après passage au four (après le passage au four, il ne reste plus que la partie minérale du sédiment).

4. Choix de la zone et des stations d'étude dans l'étang de Thau

4.1. Choix de la zone d'étude dans l'étang de Thau sur la base du programme OXYTHAU (février 1992)

La répartition géographique des installations conchylicoles (voir encadré) montre que plus de 50% des tables sont installées sur des fonds compris entre 3 et 5 mètres.

D'après les cartes bathymétriques des zones conchylicoles A, B et C de l'étang de Thau (Tournier *et al.*, 1979) il apparaît que la proportion de tables, en nombre et en pourcentages, plantées sur des fonds moyens de 2,5 - 3,5 - 4,5 - 5,5 - 6,5 - 7,5 - 8,5 et 9,5 mètres est répartie comme suit :

- pour l'ensemble de l'étang : la majorité des tables (1494 soit 53%) est plantée sur des fonds de 3 à 5 mètres (moyenne 4 mètres). Une table moyenne à Thau se situe sur des fonds de 5,20 mètres. Les fonds compris exploités sont entre 2,5 et 10 mètres

- en ce qui concerne chaque zone : la zone A offre la plus grande diversité de profondeur (2,5 à 10 mètres) et est la plus profonde. Ses tables sont les plus fréquentes sur des fonds allant de 6 à 8 mètres (521 soit 41%). Une table moyenne serait donc aux alentours de 7 mètres (moyenne générale sur l'ensemble : 6,6 mètres). La zone B plus régulière, va de 2,5 à 5,5 mètres. La plus grande part des tables (386 soit 46%) y sont plantées vers 4,5 mètres (moyenne générale : 4,2 mètres).

En zone C, les tables sont sur des fonds allant de 2,5 à 5 mètres.

Les plus nombreuses (335 soit 49%) sont vers 3,5 mètres, mais d'après la moyenne générale qui est de 3,9 mètres, elles sont à peine moins profondes qu'en zone B.

En conclusion, le suivi temporel sera réalisé en zone B sur des tables installées sur des fonds avoisinant 4 mètres.

Le secteur d'étude de la macrofaune benthique de substrats meuble et dur est donc choisi à l'intérieur de la zone B. Cependant, en ce qui concerne le substrat meuble, une comparaison est établie avec une table située à la limite externe de la zone A. Le choix de cette table était antérieur au programme OXYTHAU.

4.2. Choix et description d'une table conchylicole dans l'étang de Thau

Les critères de choix sont définis :

- La table doit être ciblée par le programme OXYTHAU, afin de tenir compte des données des autres chercheurs.
- La table doit être active.
- La table doit être chargée avec des huîtres de taille marchande.

Les tables ostréicoles choisies appartiennent à un conchyliculteur de Mèze. Chaque table mesure 50 mètres de long sur 10 mètres de large. Les structures sont métalliques. 33 rails sont plantés verticalement et soutiennent une centaine de barres transversales sur lesquelles sont fixées les cordes (Fig. 2). La distance entre 2 cordes d'élevage est de l'ordre de 0,70 mètre. Les huîtres sont collées sur une corde par groupes de 3 par une pastille de ciment, à raison d'un triplé tous les 5-6 cm.

4.3. Choix des stations

Les stations sont disposées de manière à mettre en évidence la structure et l'organisation de l'écosystème "table".

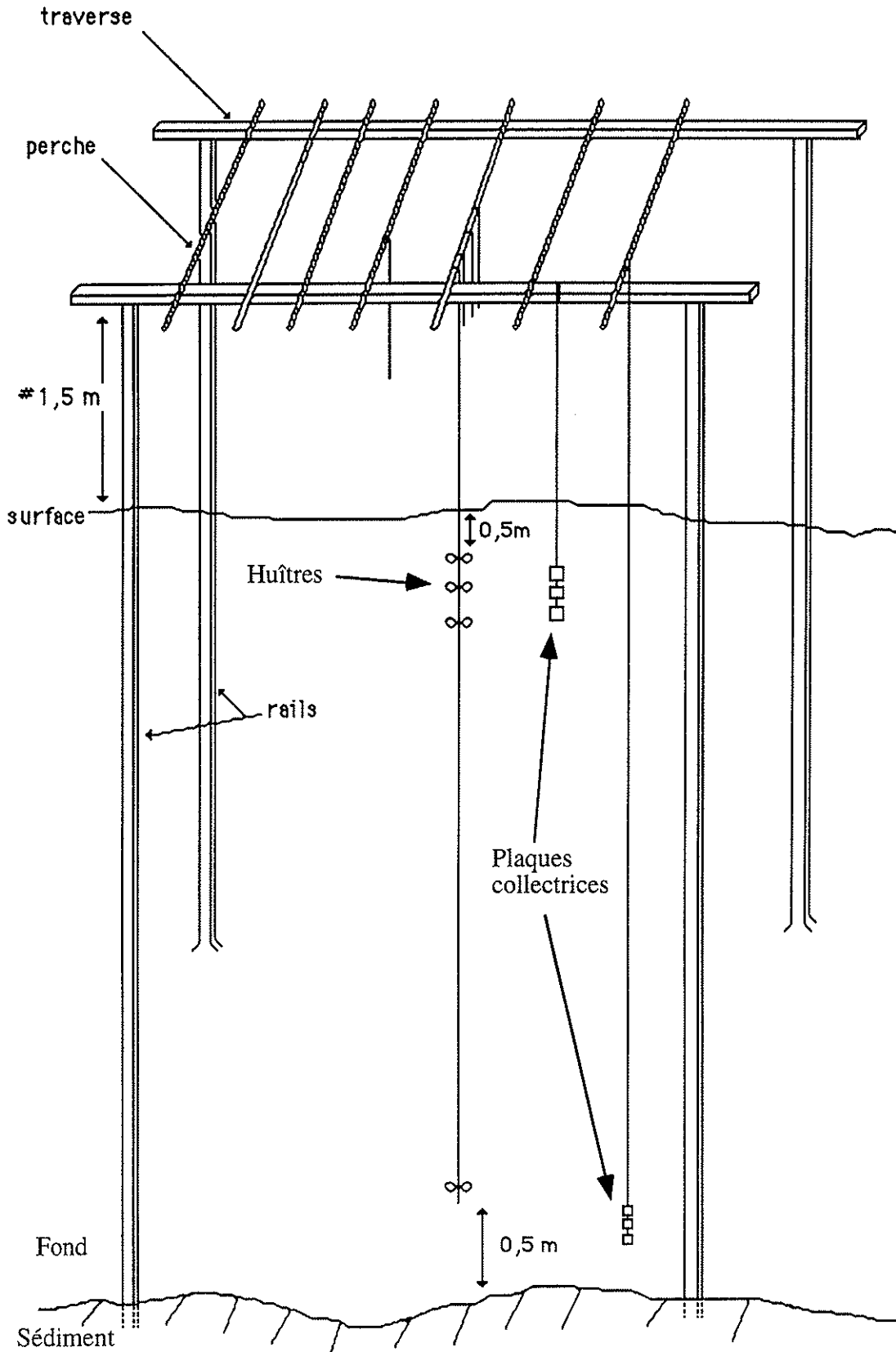


Figure 2 : Schéma d'une partie de la table conchylicole montrant la suspension des plaques collectrices (en position intermédiaire)

4.3.1. Benthos de substrat dur (macrobiofouling)

L'expérimentation concerne un suivi des peuplements macrobenthiques (faune et flore) sur 19 mois.

Au sein de la table ostréicole, les stations sont disposées selon deux transects (Fig. 3). Le premier transect est horizontal et il est dirigé dans le sens des vents dominants. Il établit les éventuelles différences qualitatives et quantitatives des peuplements benthiques de substrat dur, entre le centre et la périphérie de la table. Suivant ce transect, les plaques collectrices sont immergées en 3 points disposés de façon radiaire depuis le centre vers la limite externe de la structure, à environ 50 cm sous la surface (pour limiter l'impact de la houle). Ces trois stations sont notées A, au centre, Bs, en position intermédiaire et C, en bordure de la table.

Le second transect est vertical entre la surface et le fond de la structure. Il permet d'étudier l'influence de la profondeur. Un point supplémentaire (station Bf) a donc été établi, en position intermédiaire, dans la zone libre approximativement à mi hauteur entre le fond et les coquillages.

Les séries de collecteurs sont toutes immergées à la même date, mais pour des durées différentes, au cours de 19 mois. Ainsi l'évolution du peuplement est suivie au cours du temps et on détermine l'ordre de succession des espèces.

A chaque station :

mois 1	mois 2	mois 3	mois 19
plaque 1	-----> 1		
	2	-----> 2	
	<i>etc...</i>		
	15	-----> 15	

Autres méthodes :

Pour analyser le recrutement des nouveaux individus, deux méthodes pouvaient être utilisées.

La première consistait à immerger pour un mois des collecteurs et à les remplacer, de la manière suivante :

mois 1	mois 2	mois 3	mois 4	<i>etc</i>
1	-----> 1			
	2	-----> 2		
		3	-----> 3	

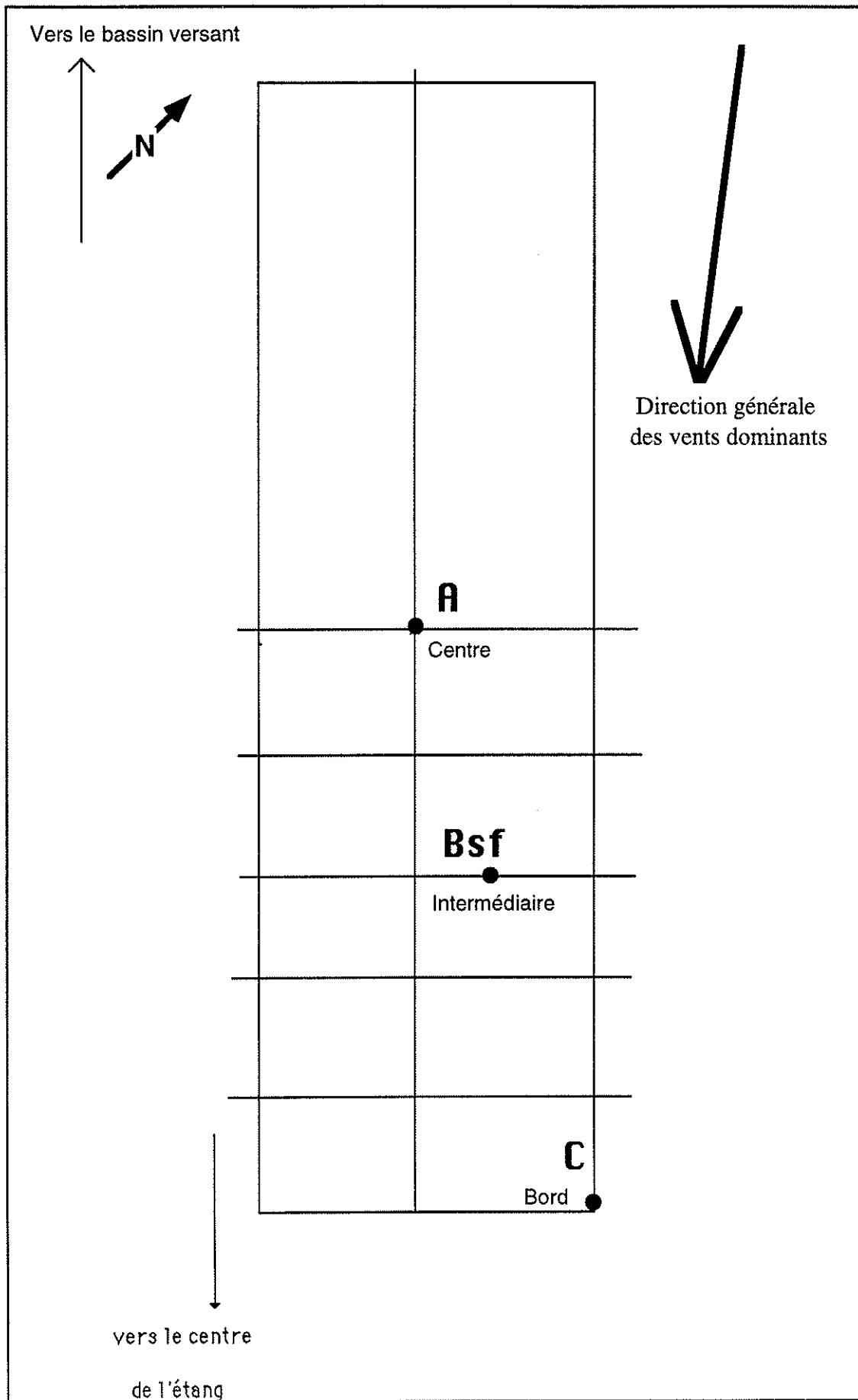


Figure 3 : Schéma montrant la disposition des stations d'étude des peuplements macrobenthiques de substrat dur

La seconde méthode était de mesurer la taille des individus présents sur les plaques expérimentales, au cours des 19 mois de l'étude; pour des raisons pratiques et aussi pour rester autant que possible dans les conditions d'immersion des huîtres d'élevage (les cordes sont relevées au bout d'un an et demi), j'ai choisi cette seconde méthode.

4.3.2. Benthos de substrat meuble

Les prélèvements quantitatifs dans l'étang de Thau sont effectués selon 2 radiales dont l'origine est le centre de la table (Fig. 4). Cette stratégie d'échantillonnage utilisant des radiales permet d'évaluer l'intensité de l'impact et l'étendue de la surface affectée par l'élevage.

La première radiale part de l'axe de la structure conchylicole en direction du centre du bassin hors de la zone d'influence de la table (5 points). Elle s'aligne dans le sens et la direction principale des vents dominants (Tramontane et Mistral), afin d'évaluer un impact maximum.

La seconde radiale se dirige vers la table voisine, recoupant ainsi le chenal intertable (une station, au milieu du chenal).

- station 1-> centre de la table
- station 2 -> limite de la table
- radiale 1
 - station 3 -> à 3 mètres de la table
 - station 4 -> à 10 mètres de la table
 - station 5 -> à 30 mètres de la table
- radiale 2
 - station 1 -> centre de la table
 - station 6 -> au milieu du grand couloir (intertable).

6. Rythmes des prélèvements

05/02/91 : Benthos de substrat meuble (table zone A)

26/03/92 : Repérage table (zone B)

01/04/92 : Immersion des plaques

15/05/92 : Prélèvements des 1ères plaques A, B, Bf, C

25/05/92 : Benthos substrat meuble (table zone B)

15/06/92 : Plaques

20/07/92 : Plaques

16/09/92 : Plaques

Remarque : Octobre : la totalité des cordes à huîtres ont été prélevées, puis remplacées par l'ostréiculteur au niveau de la table expérimentale

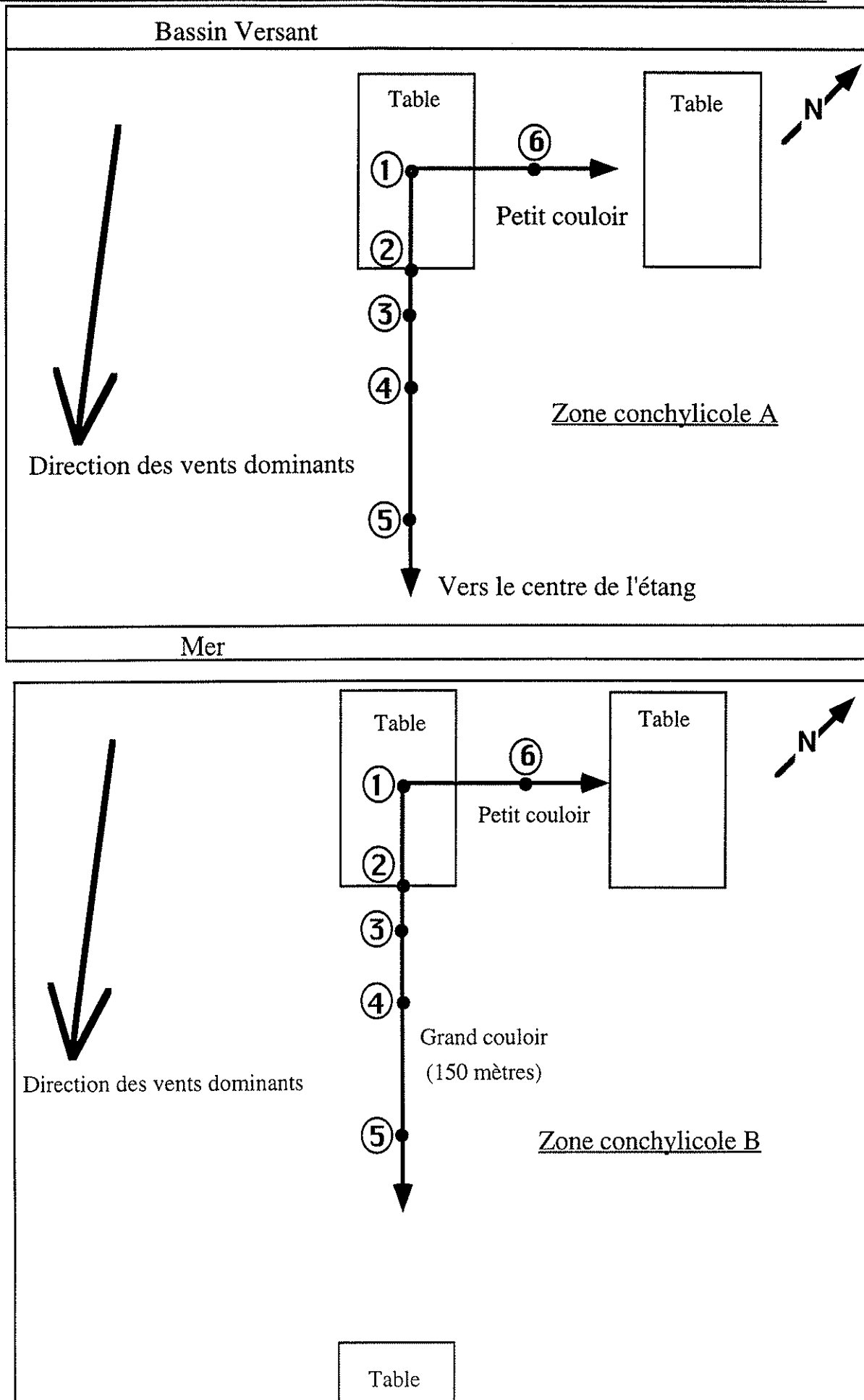


Figure 4 : Schémas montrant la disposition des stations d'étude.

23/11/92 : Plaques

18/12/92 : Plaques

19/01/93 : Plaques

18/02/93 : Plaques

22/03/93 : Plaques

21/04/93 : Plaques

17/05/93 : Plaques

16/06/93 : Plaques

28/07/93 : Plaques

09/09/93 : Plaques

10/10/93 : Plaques

6. Traitement des échantillons

6.1. Macrofaune et macroflore de substrat dur

La méthode d'étude est la suivante (d'après Guelorget et al, 1977) :

Un mois après l'immersion des plaques, les stades successifs de la colonisation ont été suivis par prélèvements des carreaux, l'un après l'autre. Ces prélèvements s'échelonnent de mai 1992 à novembre 1993 (cf 5 - rythmes de prélèvement).

L'aspect du recouvrement végétal est noté, la flore prélevée est analysée qualitativement (en collaboration avec M. Lauret, au laboratoire de Biologie Végétale de l'Université de Montpellier II).

Les dimensions des thalles des espèces morphologiquement importantes sont relevées. La biomasse algale est évaluée pour chaque espèce quand cela est possible. Ainsi, pour les espèces d'un même genre souvent difficiles à séparer à l'oeil nu, *Enteromorpha*, *Dictyota*, *Polysiphonia*, par exemple, seule la biomasse générique a été retenue. Ces biomasses sont exprimées en poids sec, en grammes par mètre carré.

Chaque carreau est conservé au formol neutre à 10 %, additionné d'un colorant, le rose Bengale. En effet, les juvéniles, notamment les crustacés, sont mieux visibles et les colonies vivantes de bryozoaires sont facilement distinguées de celles qui ne le sont pas; bien que parfois l'enchevêtrement des rameaux dressés de l'espèce *Scrupocellaria reptans* était tel qu'il fut difficile (pour l'évaluation de la biomasse) de séparer les colonies mortes des vivantes.

Chaque plaque fait ensuite l'objet d'un relevé qualitatif et quantitatif faunistique. Lorsque le recouvrement animal devient trop important, par exemple pour les spirorbes sessiles, l'évaluation quantitative de la faune est limitée au quart de la surface (pour les crustacés vagiles, cette évaluation peut être limitée au quart ou au sixième de la surface d'une boîte de Pétri).

Pour la macrofaune de substrat dur, les individus sont rarement en mauvais état, ils peuvent être cassés (surtout les grandes polychètes), mais les morceaux restent aisément identifiables. Dans le cas des polychètes et des crustacés fragmentés, seules les parties céphaliques (têtes) sont comptées pour l'évaluation de la densité.

Les densités sont ramenées au mètre carré.

Pour les biomasses, on procède de même que pour la macrofaune de substrat meuble (voir ci-après).

6.2 Macrofaune de substrat meuble.

De retour au port, chaque prélèvement est tamisé sur un tamis de 1 mm carré de vide de maille (cette taille représente la limite inférieure de la macrofaune).

Les refus de tamis sont recupérés dans des sacs en plastique, avec le numéro de chaque station.

Au laboratoire, les échantillons sont fixés au formol et colorés au rose Bengale afin de faciliter le tri des animaux vivants parmi les débris coquilliers et végétaux. Nous rappelons ici, la description de la méthodologie donnée par Guelorget et Michel (1976).

Chacune des phases isolées est donc fixée au formol neutre (solution du commerce diluée à 10% dans l'eau).

La solution de formol est préalablement colorée par l'adjonction de rose Bengale à raison de 0,1 g/l de fixateur (environ une cuillère à café pour 10 litres).

Chaque phase est conservée dans un seau de 10 litres, fermé hermétiquement.

L'addition de rose Bengale provoque une coloration élective du protoplasme des organismes de la macrofaune. Cette coloration présente l'avantage de donner pour les divers groupes zoologiques en présence, des tons différents : rose-orangé pour les amphipodes, rose pâle pour les mollusques, grenat pour les polychètes.

Ce traitement permet un repérage immédiat des animaux même les plus petits et autorise, comme l'ont montré Mason et Yevich (1967), un tri deux fois plus rapide. Toutefois l'action du colorant sur les individus n'est efficace qu'au bout de 24 heures.

Le tri à la pince se fait dans l'eau, sous la loupe binoculaire et les animaux sont isolés, espèce par espèce, dans des piluliers contenant du formol à 10%. Ce tri manuel est long et fastidieux mais est, de loin, la méthode la plus sûre.

Pour la détermination des espèces, toutes les références ayant trait à la systématique sont citées dans la deuxième partie (chapitre II).

Les biomasses sont mesurées après séchage à l'étuve des individus pendant 48 heures à 105° C.

Suivant Guelorget O. et Michel P. (1976), la biomasse est exprimée en poids de matière organique sèche décalcifiée par unité de surface.

La décalcification a pour but de débarasser les individus de leur exosquelette ou endosquelette.

Le protocole est identique pour le macrobenthos de substrats meuble et dur. Les pélécy-podes sont débarassés de leurs valves et les Gastéropodes extraits de leur coquille par fracture. Les animaux à test calcaire (petits pélécy-podes et gastéropodes difficilement manipulables) ou à téguments imprégnés de calcaire (décapodes) sont attaqués par une solution décinormale d'acide chlorhydrique, jusqu'à décalcification complète, les bains étant renouvelés si nécessaire.

Les animaux limnivores sont vidés de leur contenu stomacal : par exemple, les grosses nereidés sont disséquées et leurs tubes digestifs ouverts dans le sens de la longueur, puis rincés dans un cristallisoir rempli d'eau distillée afin d'éliminer toute particule inorganique. On procède de même pour les parties molles enduites de vase des gros bivalves, et d'une façon générale pour toutes les autres espèces.

Les animaux, débarassés de tout squelette calcaire et de toute trace inorganique, et les végétaux sont placés à l'étude à 110° C pendant 24 à 48 h. Après ce délai, l'eau résiduelle est éliminée et le poids peut être considéré comme constant.

Toutefois les grosses espèces de mollusques doivent séjourner encore quelques temps à l'étuve pour obtenir une dessiccation complète. Il faut cependant souligner qu'une trop longue dessiccation entraîne une perte d'une certaine fraction de la matière organique, notamment les lipides. Mais nous ne cherchons à déterminer que des valeurs moyennes et comparables d'une station à l'autre. Les conditions de manipulations ont été rigoureusement respectées.

Les pesées sont ensuite réalisées au milligramme près, à l'aide d'une balance Sartorius.

Les individus en mauvais état, cassés et non identifiables sont rassemblés sous le terme de "*varia*". Il est tenu compte de la biomasse des "*varia*" dans celle totale correspondant à chaque prélèvement. Nous y avons également ajouté les biomasses spécifiques trop faibles (inférieures à 1 mg) qui ont été regroupées dans une même mesure.

Toute cette méthodologie permet l'obtention pour chaque espèce et à chaque station prélevée, du nombre et du poids sec décalcifié par unité de surface échantillonnée.

Ces données numériques et pondérales sont ensuite ramenées au m² (unité standard).

7. Paramètres mesurés

7.1. La richesse spécifique (Rs)

La liste et le nombre total des espèces présentes sont établis, pour chaque échantillon. La richesse spécifique étant fortement influencée par la taille de l'échantillon, nous rappelons

ici que la surface minimale, sur laquelle la quasi-totalité des espèces sont présentes, est de 225 cm² (soit 0,045 m² en comprenant les deux faces de la plaque) pour le substrat dur et de 0,1 m² pour le substrat meuble.

7.2. La densité

Elle est exprimée en nombre d'individus par m². Elle est aussi une abondance : nombre d'individus d'une espèce donnée présents dans un prélèvement.

Cette densité par unité de surface est apparue plus judicieuse à utiliser qu'une densité par unité de volume (de même pour la biomasse); d'une part, parce que les peuplements s'établissent généralement à un niveau bien précis dans la colonne d'eau ou dans le sédiment; et d'autre part, parce que nous estimons que l'échelle de la table conchylicole, c'est-à-dire sa surface et sa profondeur, sont suffisamment importantes pour travailler au mètre carré. Les mesures quantitatives obtenues (numériques et pondérales) doivent être considérées comme des valeurs moyennes : elles doivent seulement donner une idée sur les gammes de variations de la densité et de la biomasse au niveau d'une table conchylicole.

Sur un collecteur, la densité totale correspond à la somme des densités de chaque espèce. Un seul individu recensé sur une plaque correspond à 22 individus par m².

On calcule également la dominance numérique qui est le rapport de l'abondance numérique d'une espèce ou d'un groupe donnés à la somme des individus de toutes les espèces présentes dans le peuplement; elle est exprimée en pourcentage.

7.3. La biomasse

Chaque espèce, présente en quantité suffisante, est pesée et la biomasse est alors exprimée en grammes par m² de matière organique sèche. C'est une mesure devenue standard depuis les années 1960-70 (Reys, 1965; Massé, 1967; Guille, 1971; Guelorget et Michel, 1976...). Ce mode d'expression permet la comparaison avec les résultats obtenus par d'autres benthologues.

Il s'agit, pour les animaux, d'un poids sec décalcifié, suivant Guelorget et Michel (*op. cit.*). La biomasse totale correspond à la somme des biomasses de chaque espèce.

On calcule également la dominance pondérale qui est le rapport de l'abondance pondérale d'une espèce ou d'un groupe donnés à la somme des biomasses de toutes les espèces présentes dans le peuplement; elle est exprimée en pourcentage.

7.4. Les mesures biométriques

Elles ne concernent que les peuplements benthiques de substrat dur (le macrobiofouling). Chaque espèce a fait l'objet d'une étude biométrique mensuelle, portant sur un maximum de 50 individus, afin de mettre en évidence les périodes de recrutement.

Les mensurations sont effectuées au 1/10 mm, principalement dans la plus grande dimension, en longueur, toujours sur des individus intacts.

Pour les mollusques, les mesures sont effectuées à l'aide d'un pied à coulisse; la longueur des pélicypodes est le diamètre antéro-postérieur maximal.

Pour les autres groupes faunistiques, les mensurations sont effectuées sur papier millimétré, sous la loupe binoculaire pour les plus petites espèces.

Pour les polychètes, la longueur est mesurée entre le prostomium et le pygidium (non inclus).

Pour les crustacés, il s'agit de l'axe du corps compris entre la base des antennes et celle du telson.

La longueur des ascidies solitaires est mesurée sur la tunique, dans son extension maximale, entre la base et le siphon buccal.

Pour les colonies ayant une croissance verticale, il s'agit de la hauteur à partir du substrat; les colonies à croissance horizontale ne sont pas concernées, sauf le bryozoaire encroûtant, *Cryptosula pallasiana*, dont le pourcentage de recouvrement d'une plaque a été estimé.

8. Traitement des données

8.1. Analyse synthétique des peuplements macrobenthiques

8.1.1. Comparaisons de moyennes entre les stations

Dans le cas du macrobiofouling, il s'agit d'une situation dans laquelle il existe une seule variable quantitative X (nombre d'espèces ou densité ou biomasse) apparaissant sous des conditions différentes : chaque station est observée chaque mois; on cherche à comparer plusieurs échantillons de valeurs de X entre les stations, donc les moyennes.

Pour la comparaison des moyennes, il existe plusieurs techniques; parmi celles-ci, l'analyse de variance (ANOVA à un facteur avec mesures répétées) est utilisée : ce choix est justifié puisque les conditions telles que la normalité, l'homoscédasticité (égalité des variances) sont respectées.

Les différences significatives interstations sont recherchées pour chaque espèce, chaque groupe, pour l'ensemble des groupes; lorsqu'une différence significative apparaît, elle est indiquée dans le texte.

8.1.2. L'indice de diversité de Shannon (H)

Le choix de l'indice de Shannon est justifié par son usage général en écologie, par sa facilité de calcul et d'interprétation; il peut être appliqué aussi bien aux densités qu'aux biomasses (Amanieu *et al.*, 1977).

Dérivé de la théorie de l'information de Shannon et Weaver (1963, *in* Daget, 1976), c'est un indice de diversité qui a l'avantage d'être indépendant de la taille de l'échantillon; il se formule de la manière suivante :

$$H = -\sum_{i=1}^{i=S} p_i \cdot \log_2 p_i$$

où S est le nombre d'espèces (de $i = 1$ à S) contenues dans un échantillon, et p_i la fréquence relative des espèces.

Son unité est le "bit". Il varie de zéro lorsqu'une seule espèce domine, à une valeur maximale, lorsque toutes les espèces sont également représentées. Selon Legendre (1973 *in* Bellan-Santini, 1982), l'indice de Shannon indique que le nombre d'espèces dans une communauté est fonction de la stabilité du milieu : plus l'indice est grand, plus le milieu est stable et réciproquement.

La diversité peut être rapportée aux effectifs ou densités, mais certains auteurs ont démontré qu'elle donnait des renseignements plus fins lorsqu'elle est rapportée aux biomasses (Amanieu *et al.*, 1980).

L'indice a été calculé pour les effectifs, selon la formule

$$H_n = -\sum_{i=1}^{i=S} n_i/N \cdot \log_2 n_i/N$$

et pour les biomasses, selon

$$H_b = -\sum_{i=1}^{i=S} b_i/B \cdot \log_2 b_i/B$$

expressions dans lesquelles n_i est le nombre d'individus appartenant à la $i^{\text{ème}}$ espèce, b_i leur biomasse, N l'effectif total et B la biomasse totale.

H_n et H_b ont été calculés aussi bien pour le macrobiofouling que pour le macrobenthos de substrat meuble. Cependant, pour le fouling, seul H_b a une importance réelle car les colonies animales ne sont pas quantifiables numériquement et ne sont donc pas prises en compte par H_n (Oshurkov, 1992; Oshurkov et Ivanjushina, 1994).

L'indice de Shannon peut aussi s'écrire sous la forme du produit de l'équitabilité par $\log_2 S$ (Frontier, *op. cit.*)

8.1.3. L'équitabilité (E) (en anglais, elle est appelée *evenness*)

Elle traduit la répartition plus ou moins équitable des espèces. L'intérêt d'employer l'équitabilité est que celle-ci est une diversité relative, c'est-à-dire un indice de diversité classique ramené à un indice de référence fonction de la taille de l'échantillon (Ferraris, 1978); cela permet d'une part, les comparaisons entre les échantillons et également avec d'autres études sur les peuplements benthiques; et d'autre part, l'équitabilité de l'échantillon est bien représentative de celle de la communauté.

L'équitabilité (Daget, 1976) est donc le rapport entre la diversité mesurée dans un peuplement et la diversité maximale :

$$E = H/H_{\max}$$

avec $H_{\max} = \log_2 S$, caractérisant le plus haut niveau de structure théorique compte-tenu de la richesse spécifique (c'est la valeur maximale de la diversité, quand toutes les espèces présentes sont également fréquentes).

L'équitabilité varie de zéro à 1. Elle est égale à l'unité lorsque toutes les espèces ont le même effectif, et tend vers zéro lorsqu'une ou plusieurs espèces sont dominantes. E est donc une valeur du degré de déséquilibre d'un peuplement.

L'équitabilité a été calculée pour les effectifs ,

$$E_n = H_n / \log_2 S$$

et pour les biomasses

$$E_b = H_b / \log_2 S.$$

8.1.4. Modèle log-linéaire de Motomura ou modèle des séries géométriques (Whittaker, 1970), qui est aussi appelé par les anglo-saxons "niche preemption model".

Comme Daget (1976) l'explique, "une connaissance plus précise de la structure d'un peuplement nécessite celle de la distribution des abondances des espèces et l'emploi, pour représenter celle-ci, d'un modèle mathématique approprié". Ainsi, celui de Motomura est d'un usage courant en écologie. C'est un modèle qui a déjà été appliqué avec succès à des peuplements benthiques (Motomura, 1932; 1935; Amanieu *et al.*, 1977; Bachelet, 1979; Amanieu et Lasserre, 1982, Ferraris, *op. cit.*.....).

Par ailleurs, il nous a paru judicieux de retenir le modèle de Motomura (1932), pour l'étude des peuplements macrobenthiques de substrat dur, car d'après Legendre et

Legendre (1984), ce modèle tient compte de la compétition interspécifique. Cette dernière intervient précisément dans la structuration des communautés du biofouling des huîtres d'élevage. Nous supposons, en effet, que l'écosystème "table" évolue en circuit semi-fermé, par redistribution interne des espèces recrutées, de telle manière que les différentes populations tendent à trouver le meilleur équilibre démographique entre elles. L'écosystème n'est pas susceptible de devenir, à terme, forcément stable, puisque le recrutement des espèces peut être variable dans le temps et que dans la compétition interspécifique, interviennent les contraintes environnementales et le degré d'adaptation des espèces. L'organisation des peuplements du biofouling peut être remise en cause à chaque saison.

Daget (1976) décrit le principe et la méthode de calcul : soient S espèces rangées par ordre d'abondance q_i décroissante (on considère l'abondance en terme de densité ou de biomasse). On porte graphiquement le logarithme décimal des abondances de chaque espèce ($\log q_i$) en fonction de leur rang i . Les logarithmes sont alignés sur une droite de pente a et d'équation

$$\log q_i = ai + b.$$

Le modèle peut s'écrire

$$\log q_i = a(i-1) + \log q_1$$

On pose $a = \log m$, la relation précédente devient :

$$q_i = q_1 \cdot m^{(i-1)}.$$

Ainsi, les abondances forment une progression géométrique de raison m , qui est appelée "constante de Motomura". Cette constante caractérise un peuplement à un instant donné. Elle s'expliquerait (Ferraris, *op. cit.*) par suite de l'exclusion mutuelle des espèces concurrentes.

Un critère de validité de l'ajustement des données au modèle log-linéaire est fourni par le coefficient de corrélation linéaire (r) des droites de régression liant les logarithmes des effectifs, ou des biomasses, au rang i des espèces (Bachelet, *op. cit.*). Inagaki (1967) a proposé un classement basé sur la valeur absolue de r : l'ajustement est considéré parfait pour $r = 1$, il est rigoureux pour $r \geq 0,99$, assez rigoureux pour $0,98 \leq r < 0,99$, approximatif pour $0,95 \leq r < 0,98$ et mauvais lorsque $r < 0,95$. Plus la valeur absolue de r est proche de 1, mieux les points sont alignés. On a donc une valeur empirique du degré d'ajustement, sans valeur statistique, mais qui a le mérite d'être aisément maniable (Bachelet, *op. cit.*).

Les constantes de Motomura ont été déterminées en utilisant les effectifs (M_n) et les biomasses (M_b)

8.2. Analyse multivariante du macrobiofouling

Le protocole d'étude est répété sur 4 stations et 15 fois au cours du temps; on obtient des séries de données sur lesquelles les approches analytiques doivent être clairement définies.

L'approche analytique choisie s'inspire directement des travaux de Legendre et Legendre (1984), Ferraris (1983), Aliaume (1990)...

Dans le contexte écologique étudié ici (analyse de la structure du biofouling dans trois dimensions : spatiale, temporelle et bio-associative), trois types d'analyse (parmi les six présentées par Legendre et Legendre, 1983a, inspirés de Cattell, 1966) nous intéressent :

- L'analyse en "mode Q" : comparaison de P stations (objets) décrits par les N espèces caractérisant le peuplement observé au cours de la période d'échantillonnage : analyse de la typologie des milieux.
- L'analyse en "mode P" : comparaison de N espèces (descripteurs) observées au cours du temps (T prélèvements) à une station donnée : analyse de la succession temporelle des peuplements.
- L'analyse en "mode R" : comparaison des N espèces (descripteurs) observées aux P stations : analyse des bio-associations.

Pour traiter efficacement les données, en particulier en mode P et R, le nombre d'espèces étudiées est réduit. Les espèces qui n'ont pas de signification écologique réelle et les plus vagiles sont éliminées de l'étude. On retient les espèces sessiles et semi-sessiles : en raison de leur sédentarité, elles peuvent être considérées comme des bio-indicateurs.

8.2.1. Analyse spatiale

La structure spatiale est mise en évidence de la manière suivante : les données sont cumulées sur les 19 mois d'étude et les 15 prélèvements (afin d'écartier la variabilité temporelle). Les résultats sont exprimés par l'abondance numérique et pondérale des espèces (variables quantitatives).

Les tableaux de données brutes "espèces X stations" ainsi obtenus (matrices d'abondance) font l'objet d'une analyse multivariante.

Dans un premier temps, on recherche les ressemblances entre les P stations caractérisées par les N espèces. Dans le cadre de cette étude, le choix des mesures de ressemblance est porté sur les coefficients de similarité (fréquemment utilisés en mode Q, pour mesurer l'association entre objets). Ces coefficients dépendent du type de variable étudiée (ici, quantitatif) et de l'importance accordée aux zéros et aux fortes valeurs brutes par rapport

aux faibles. En effet, l'absence d'une espèce à deux stations d'échantillonnage peut résulter d'un hasard ou de contraintes écologiques très différentes et il vaut mieux ne considérer que la présence ou l'abondance des espèces (Legendre et Legendre, *op. cit.*). Les coefficients choisis doivent donc exclure les doubles zéros : c'est le cas des coefficients de Steinhaus et du X^2 , qui s'appliquent sur des données quantitatives.

En mode Q (similarités entre les stations), on prend le coefficient de Steinhaus (Motyca, 1947) :

$$S_{17} = W/((A + B)/2) = 2W/(A + B)$$

où W : somme des minima d'abondance pour chaque espèce

A : somme des abondances de l'observation 1

B : somme des abondances de l'observation 2.

Ce coefficient mesure le rapport entre la somme des valeurs minimales rencontrées dans les deux observations, sur la moyenne des deux observations (Alliaume, *op. cit.*).

En mode R (ressemblances entre les espèces), on prend le coefficient de similarité du X^2 (Roux et Reyssac, 1975) :

$$s_{X^2} = 1 - \sqrt{\sum 1/y_i * ((y_{i1}/y_{.1}) - (y_{i2}/y_{.2}))^2}$$

où y_{ij} = biomasse (ou densité) de l'espèce i au prélèvement j

$y_{ij}/y_{.j}$ = probabilité conditionnelle de l'espèce i au prélèvement j.

Dans un deuxième temps, chaque matrice de similarité fait l'objet de deux analyses, qui se complètent l'une et l'autre (Legendre et Legendre, Alliaume, Ferraris, *op. cit.*) :

- une classification des stations à l'aide d'un groupement flexible ($\beta = -0,25$), (Lance et William, 1967), qui tend à préserver les groupes d'objets les plus homogènes,

- une analyse en coordonnées principales (Gower, 1966), qui visualise, en espace réduit, la structure des données. Celles-ci sont représentées sous la forme d'un nuage des points projetés sur des plans formés par des axes principaux. Seuls les axes possédant les valeurs propres les plus fortes sont conservés dans cette étude. Ces axes peuvent être considérés comme des facteurs écologiques puisqu'ils sont responsables du regroupement des espèces. Il est donc nécessaire de déterminer leur signification.

8.2.2. Analyse temporelle

Les résultats de l'étude spatiale ont montré que les 4 stations sont nettement distinctes. Aussi, ces 4 stations font l'objet d'un traitement séparé.

Dans un premier temps, on recherche les ressemblances entre les T prélèvements, à une station donnée. Les données sont, soit binaires (présence-absence des espèces), soit quantitatives (biomasse et densité).

Sur la matrice de présence-absence, on calcule une matrice de similarité, en utilisant le coefficient de Jaccard (1900, 1908) :

$$S7 = a/(a + b + c)$$

où a : nombre d'espèces communes aux deux observations

b : nombre d'espèces présentes exclusivement dans l'observation 1

c : nombre d'espèces présentes exclusivement dans l'observation 2.

C'est un coefficient asymétrique, qui ne tient pas compte de la double absence d'une espèce à deux stations d'échantillonnage, comme indicatrice de ressemblance. Au contraire, la présence d'une espèce à une seule des stations est traitée comme une différence entre les stations.

Sur les matrices d'abondance numérique et pondérale, on prend le coefficient de Steinhaus.

Dans une deuxième étape, on applique sur chaque matrice d'association un groupement des mois et une analyse en coordonnées principales. Dans cette étude, il nous a paru plus intéressant de regrouper les mois en noyaux homogènes, plutôt que de rechercher des frontières au sein des données. Ainsi, un mois peut être inclu dans un groupe s'il a au moins 50% de liens de similarité avec ce groupe de mois. Ce choix justifie alors l'emploi du type de groupement à liens intermédiaires (connexité 0,5). Lorsqu'une discontinuité apparaît dans l'analyse, c'est-à-dire lorsqu'on passe d'un groupe à l'autre, on peut supposer un rééquilibre (ou un déséquilibre) du peuplement, dû, par exemple, à une compétition trophique et/ou spatiale, qui entraîne une variation des effectifs (départ ou arrivée d'espèces).

8.2.3. Analyse bio-associative

L'association biologique peut être définie comme un "groupe récurrent d'espèces co-occurentes" (Legendre et Legendre, 1978), c'est-à-dire présentes simultanément aux T prélèvements. Les données peuvent donc être binaires (présence-absence), on calcule alors la matrice de similarité à partir du coefficient de communauté de Jaccard.

Le groupement des espèces est de type flexible ($\beta = -0.25$) et leur ordination est réalisée par l'analyse en coordonnées principales.

Les espèces présentes simultanément peuvent être groupées en fonction de leur régime alimentaire, mais nous accordons aussi, *a priori*, un rôle important aux stratégies démographiques. En effet, certains auteurs ont souligné l'importance de ces stratégies dans les communautés du fouling (Smedes et Hurd, 1981; Seed et Boaden, 1977) et chez les invertébrés marins (Giangrande *et al.*, 1994) car elles peuvent expliquer les fluctuations des populations dans l'espace et le temps; pour Turon et Perera (1988), l'occupation d'un nouveau substrat suit en général une succession des formes opportunistes, aptes à la colonisation (stratégies "*r*") vers les formes "*K*" à capacité compétitive élevée (Jackson, 1977; Sebens, 1982). Considérant l'installation des larves sur une algue, Seed et Boaden (*op. cit.*) distinguent deux choix extrêmes : l'un opportuniste, avec la colonisation de n'importe quelle surface disponible; l'autre, spécifique à la plante-hôte; les auteurs assimilent ces deux stratégies aux selections "*r* et *K*" de la théorie écologique de Mac Arthur et Wilson (1967). Les stratégies "*r*" sont caractérisés par une croissance rapide, une maturité précoce, une vie adulte brève, une fécondité élevée, une densité variable. Au contraire, les espèces "*K*" ont une maturité tardive, une vie adulte longue, une fécondité mesurée et une densité stable (Barbault, 1981, d'après la théorie classique de Mac Arthur et Wilson). Nous avons dressé une liste (tableau) relevant les tendances *r* et *K* pour chacune des espèces étudiées, telles qu'elles apparaissent au niveau de la table, dans un environnement physique aléatoire, sur la base des données numériques, pondérales et des modalités de recrutements, obtenues sur une période d'étude de 18 mois.

Le calcul des indices d'association, les groupements et l'analyse en coordonnées principales sont réalisés par le progiciel "R" de Legendre et Vaudor (ce logiciel est accessible auprès des auteurs, Département des Sciences Biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale A. Montréal (Quebec) H3C 3J7).

8.3. Analyse spatiale du peuplement macrobenthique de substrat meuble

Les données proviennent d'échantillonnages dans deux radiales aux dates de février 1991 (qui marque la période hivernale et caractérise une table en bordure périphérique de la zone A) et de mai 1992 (qui situe la période printannière et une table en position centrale en zone B). Le problème posé est de savoir si la macrofaune apparaît structurée dans l'espace compris entre le centre de la table et 30 mètres de distance à partir du bord de la table.

Notre choix pour analyser la structure spatiale du peuplement s'est porté sur la méthode de la classification ascendante hiérarchique et sur l'analyse factorielle des correspondances (AFC), fréquemment utilisées dans les études de peuplements

benthiques de substrat meuble et abondamment décrites (Benzecri, 1973; Daget, 1976; Legendre et Legendre, 1979...).

Ces méthodes peuvent être appliquées à des tableaux d'abondances d'espèces (numériques et pondérales) et elles utilisent la distance du X^2 (Benzecri, 1973) qui est un coefficient d'association bien adapté aux données quantitatives et qui ne tient pas compte des doubles absences.

		Matrice de données brutes		
		(stations)		
		1	i	m
(espèces)	1
	j .	K_{ij}	.	K_j
	j' .	$k_{ij'}$.	$K_{j'}$
	n
		K_i		K

Distance du Chi-2 entre deux espèces j et j' =

$$\sum_{i=1}^m \left(\left(\frac{K_{ij}}{K_j} - \frac{K_{ij'}}{K_{j'}} \right)^2 / \left(\frac{K_i}{K} \right) \right)$$

Avec m = nombre de stations

n = nombre d'espèces

K_{ij} = densité (ou biomasse) de l'espèce j à la station i

K_j = densité totale (ou biomasse totale) d'individus de l'espèce j dans l'ensemble des stations

K_i = densité totale (ou biomasse totale) à la station i

K = densité totale (ou biomasse totale) d'individus recueillis.

La classification hiérarchique ascendante permet d'individualiser les groupes d'espèces à affinité écologique voisine ou les groupes de stations biologiquement identiques.

On réalise une agglomération hiérarchique, qui considère les distances du X^2 , de manière à regrouper les objets les plus semblables et à éloigner les plus différents; on obtient ainsi des regroupements ou des agglomérations qui mettent en évidence des noyaux d'espèces ou de stations. Le critère de regroupement utilisé est celui de la distance moyenne pondérée (Legendre et Legendre, *op. cit.*). Enfin, les regroupements sont visualisés par des dendrogrammes.

L'AFC présente l'avantage de prendre en compte l'ensemble des espèces, y compris les plus rares (l'AFC accepte un grand nombre de zéros). Elle donne une image simultanée des groupements de variables et d'observations, c'est-à-dire qu'elle fait correspondre les groupes d'espèces et de stations. Le but de son utilisation est de faire apparaître des gradients ou des évolutions (Lepretre, 1988 *in* Gerbal, 1994).

S'il existe un gradient spatial faunistique, il sera révélé, sur les graphiques de l'AFC, sous la forme d'un nuage de points en "V", qui traduit un effet "Guttman" (Benzecri et Benzecri, 1984).

Les calculs ont été effectués à partir de données brutes transformées ($\log K_{ij} + 1$). En effet, avant transformation, les regroupements des espèces sont essentiellement justifiés par la co-occurrence d'espèces abondantes ou très abondantes. Après transformation, ces espèces ont perdu leur poids et la méthode prend davantage en considération l'ensemble des espèces accompagnatrices, représentatives du peuplement (Le Bris, 1988).

Les calculs des indices d'association, les regroupements et l'AFC sont réalisés par le logiciel L.E.A.S.

DEUXIEME PARTIE :
LES PEUPEMENTS MACROBENTHIQUES DE SUBSTRAT DUR
D'UNE TABLE CONCHYLICOLE

**DEUXIEME PARTIE : LES PEUPELEMENTS MACROBENTHIQUES DE
SUBSTRAT DUR D'UNE TABLE CONCHYLICOLE**

I Les grands groupes taxonomiques en présence

146 taxons ont été recensés sur tous les collecteurs immergés entre mai 1992 et novembre 1993; ils sont répartis comme le montre le tableau 1.

Tableau 1 : Répartition des espèces parmi les classes représentées sur les collecteurs

Nombre total d'espèces	146
Mollusques	19
Pélicypodes	9
Gastéropodes	9
Nudibranches	1
Polychètes	32
Errantes	17
Sédentaires	15
Plathelminthes	2
Crustacés	36
Amphipodes	22
Isopodes	8
Autres	6
Bryozoaires	5
Ascidies	6
Echinodermes	3
Spongiaires	3
Hydraires	2
Pycnogonides	1
Actiniaires	1
Algues	35
Ulvophycées	6
Fucophycées	9
Rhodophycées	18

D'après les résultats obtenus par d'autres auteurs au niveau d'installations aquacoles, ce nombre de 146 espèces classe le biofouling des élevages conchylicoles de l'étang de Thau comme étant particulièrement riche; globalement, on retrouve des groupes faunistiques et floristiques similaires; les balanes, les spongiaires, les ascidies et les bivalves sont fréquemment cités (Renganathan et al., 1982; ..). Ainsi, en mer du Japon (sur des cultures suspendues de coquilles Saint-Jacques), Soldatova *et al.* (1985) citent un nombre de 100 invertébrés (principalement des arthropodes, des mollusques et des polychètes). En Chine, la richesse spécifique peut atteindre 109 espèces (Zheng *et al.*, 1989) ou 124 espèces (Zheng et Huang, 1990).

En Malaisie, sur des cages flottantes à poissons, Cheah et Chuah (1979) citent un minimum de 34 espèces, principalement des tuniciers, des huîtres, des moules et des algues; ils trouvent également des amphipodes, des neréides, des serpules et des gastéropodes.

En Inde, le fouling d'huîtres en culture dans un estuaire comprend entre 75 et 445 espèces, parmi lesquelles on trouve des amphipodes (dont les genres suivants sont également représentés dans l'étang de Thau : *Cyathura*, *Corophium*, *Melita*, *Maera*, *Elasmopus*; des tanaïdacs, polychètes, anémones de mer, bivalves.....(Balasubrahmanyam et Srinivasan, 1987).

Un rapport sur le fouling d'huîtres en culture à Malte (Agius *et al.*, 1977) indique une prédominance des ascidies, des bryozoaires (8 espèces) et des polychètes. Des balanes sont également présentes.

II Inventaire, connaissances actuelles et écologie des espèces recensées sur les collecteurs

En raison de l'absence d'informations précises sur le macrofouling de l'étang de Thau, un recensement des espèces s'avère nécessaire, afin de découvrir, autant que possible et avec l'aide de la bibliographie, les espèces "clés" du fouling.

La liste des espèces n'est pas exhaustive car, pour plusieurs genres, la détermination n'a pas été faite jusqu'au rang de l'espèce. Cela concerne en particulier les algues, parmi lesquelles les diatomées (*Navicula sp.*, *Licmophora sp.*) et les genres *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Giffordia*.

1. Algues (déterminations spécifiques d'après Lauret M., *comm. pers.*)

Dans la littérature, plusieurs genres, parmi ceux rencontrés ici, sont souvent décrits comme faisant partie d'un fouling. Ainsi, en mer du Nord, Terry et Picken (1985) nomment *Enteromorpha*, *Ulva*, *Ectocarpus*, *Polysiphonia*.

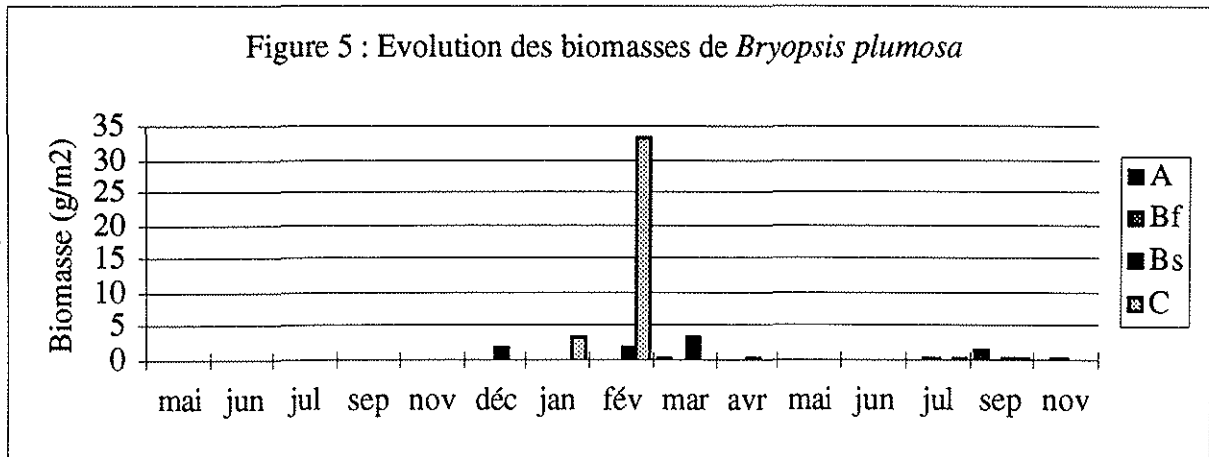
En Malaisie, Cheah et Chua (1979) citent les trois genres *Gracilaria*, *Polysiphonia*, *Bryopsis* qui font partie du fouling s'établissant sur des cages à poissons.

Bryopsis plumosa

Perera *et al.* (*op. cit.*) la citent en mai, sur les valves des huîtres cultivées du delta d'Ebro. Elle vit sur les rochers de l'étage littoral moyen, dans les stations en mode battu (Gayral, 1966).

Observations. Cette espèce s'installe en décembre 1992 (à la station Bs) et colonise progressivement tous les niveaux de la table conchylicole. Elle est généralement plus abondante à la périphérie de la table. On note (Fig. 5) un maximum de biomasse en

février 1993 (33,5 g/m² en bordure) qui l'amène alors à dominer brièvement le peuplement algal, (en terme d'abondance pondérale). Ce n'est pas une algue épiphyte (elle est fixée directement sur la plaque, à l'aide de rhizoïdes) et je n'ai pas observé d'épibiose sur les rameaux.

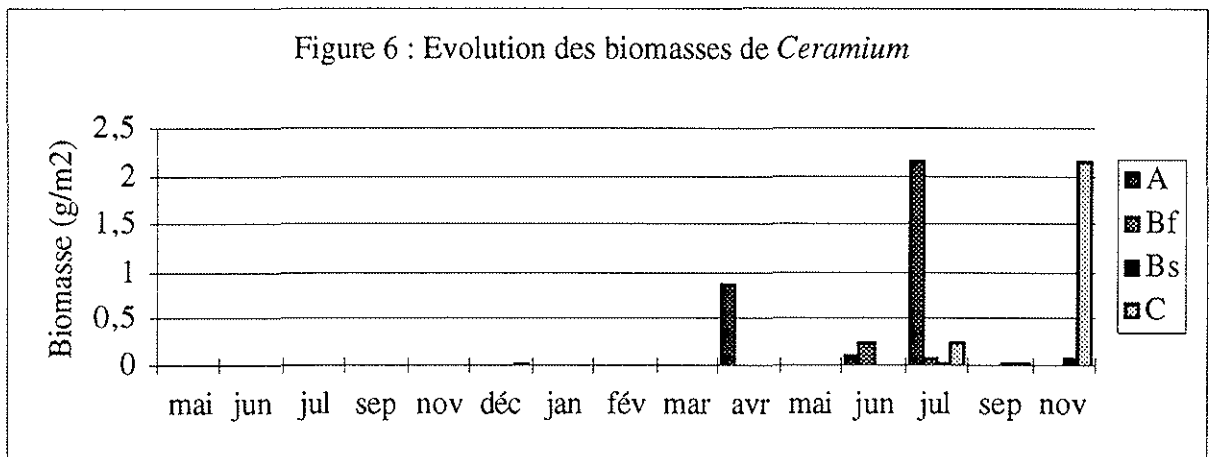


Ceramium gracillimum et *Ceramium rubrum*

Observations. *C. gracillimum* est apparu dès le premier mois d'immersion et sa présence est notée de manière épisodique jusqu'au dernier mois. Il est fixé sur la plaque ou en épiphyte sur *Sargassum muticum*, ou sur les *Polysiphonia*, ces derniers pouvant être eux même attachés sur *Codium fragile*.

C. rubrum est présent au cours des derniers mois d'immersion, à partir de septembre; il est également épiphyte sur *Sargassum muticum*.

Les biomasses de *Ceramium* sont maximales (2,1 g/m²) au centre, en juillet 1993 et en bordure, en novembre (Fig.6).

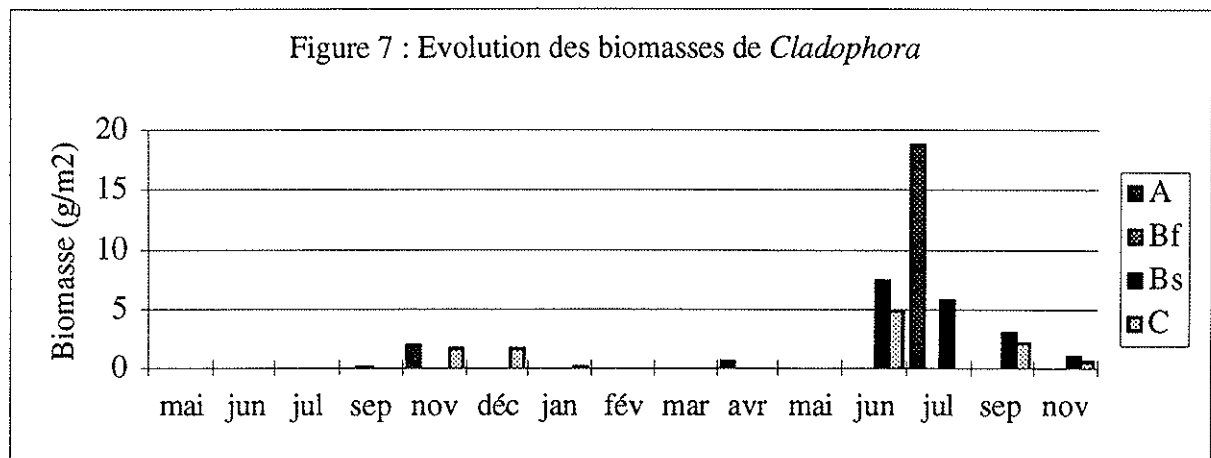


En Atlantique, *Enteromorpha sp.* et *Cladophora sp.* se fixent sur les valves des huîtres et constituent ce que les conchyliculteurs appellent "limon" ou "limou", elles jouent un rôle utile au début de la croissance des huîtres en formant un

écran protecteur des rayonnements solaires et favorisent la croissance des huîtres; à maturité, ces algues peuvent se détacher de leur support (Maurin, 1976). Comme *Gracilaria verrucosa*, on les rencontre dans les milieux confinés (Guelorget, *comm. pers.*).

Observations. Le genre *Cladophora* regroupe plusieurs espèces présentes dans le fouling de la table. Il s'installe à partir de juillet 1992 mais il est absent en février, mars et mai. Les filaments sont particulièrement abondants en juin 1993, avec une biomasse de 5 à 7,5 g/m² à la périphérie de la table, en surface (Fig. 7). Ils ont souvent été trouvés très étroitement mêlés à d'autres algues : *Lomentaria firma*, *Dictyota linearis*, *Dasya hutchinsiae*, *Polysiphonia...*, et également avec des colonies de *Scrupocellaria reptans*. Des germinations de *Dasya hutchinsiae* étaient fixées sur des filaments de *Cladophora*, en septembre.

Le genre *Enteromorpha* n'apparaît qu'une fois, en septembre 1992, en profondeur. Sa biomasse est négligeable.

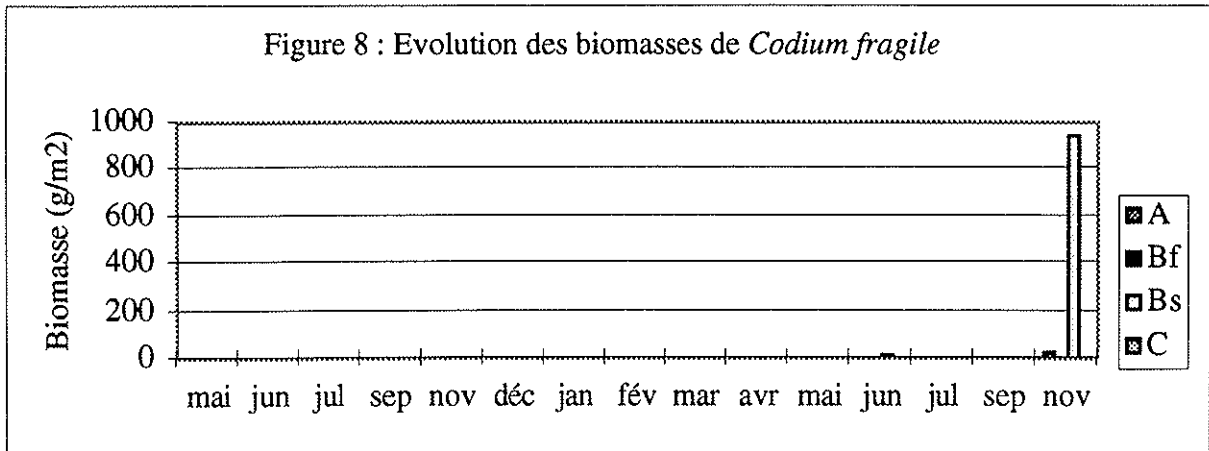


Codium fragile

C'est une espèce introduite accidentellement dans l'étang de Thau, originaire de l'Atlantique, et observée pour la première fois en Méditerranée vers 1946 (Feldmann, 1975 *in* Verlaque, 1994).

Observations. Elle est présente au cours des derniers mois d'immersion (Fig. 8), en juin septembre et novembre 1993 (aux stations intermédiaires et au centre de la table). En terme pondéral, elle domine les peuplements en novembre (937 g/m² à la station Bs). Cette algue verte se fixe solidement, à l'aide d'une base étendue et totalement adhérente à la surface de la plaque, ou parfois, comme en septembre, sur le test d'une balane. Cette base peut représenter un poids de 19 g/m², comme en novembre 1993. La hauteur du thalle passe d'une dizaine de centimètres en juin et en septembre à 24 cm en novembre. Les épiphytes de *Codium* sont des germinations de *Dasya hutchinsiae* (mesurant parfois jusqu'à 3 cm.), plus nombreuses sur les parties supérieures. Une autre espèce épiphyte

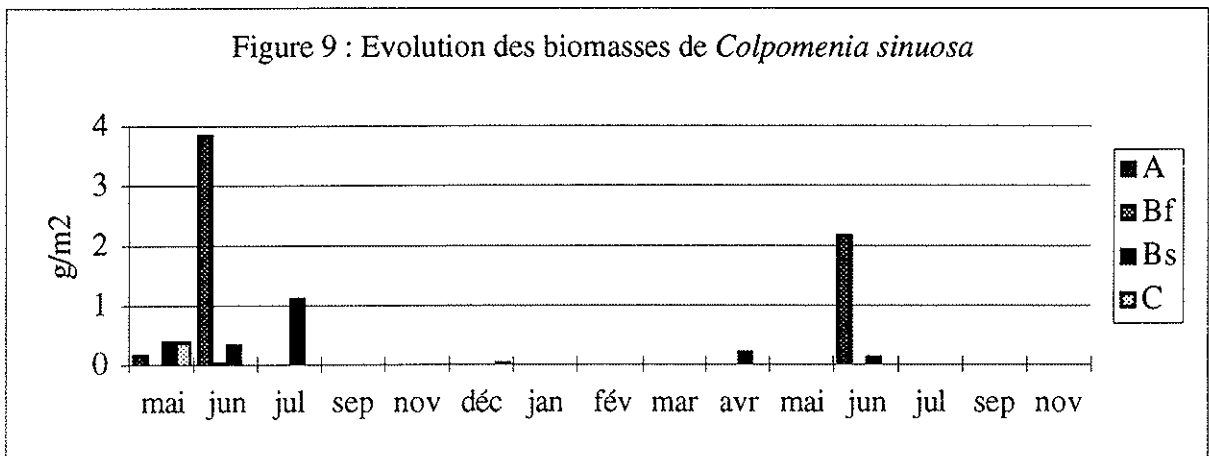
est *Polysiphonia flocculosa* et fixée sur cette dernière, on trouve également *Ceramium gracillimum*. Il existe donc des épibioses à plusieurs degrés à partir des thalles de *Codium* (observables seulement en novembre, sur des individus âgés).



Colpomenia sinuosa

C'est une espèce strictement méditerranéenne.

Observations. Cette algue brune, globulaire, est fréquemment rencontrée sous forme de germinations, fixées soit sur la plaque (comme dans les premiers mois d'immersion), soit en épiphyte sur *Sargassum muticum*. Les biomasse maximales sont notées en juin (Fig. 9), pour les deux années successives (respectivement 3,8 et 2,2 g/m²).

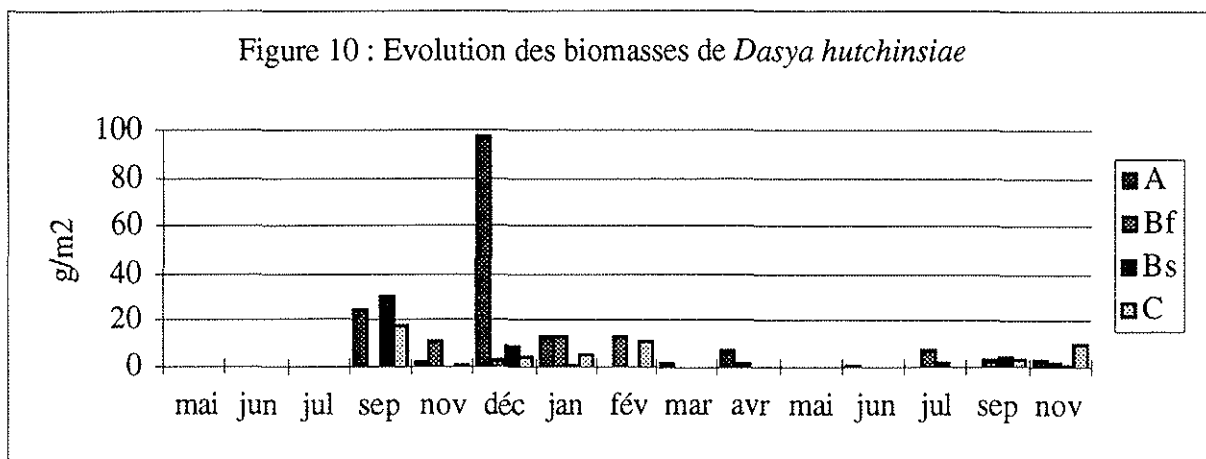


Dasya hutchinsiae

Observations : c'est une espèce intéressante dans la mesure où elle est pratiquement la seule algue présente sur les plaques immergées au voisinage du fond. Mais il n'est pas sûr que cette espèce trouve, à ce dernier niveau, un biotope favorable car les frondes apparaissaient souvent en mauvais état. En novembre 1993, les parties plus âgées de *D. hutchinsiae* étaient couvertes de fines particules de vase. Cette algue colonise aussi les niveaux superficiels. Elle est apparue en juillet 1992 (en bordure). Son maximum de

biomasse est noté en décembre 1992 (Fig. 10), au centre de la table, en surface (97,3 g/m²). Elle domine, en terme pondéral, l'ensemble des peuplements algaux superficiels de juillet à septembre 1992. Elle se fixe soit directement sur la plaque, soit fréquemment sur d'autres algues : *Lomentaria hakodatensis*, *Dictyota linearis*, *Cladophora sp.*, *Laurencia pinnatifida*, *Codium fragile*... En avril 1993, des touffes de *Ceramium gracillimum* et des thalles fertiles de *Nitophyllum punctatum* ont été trouvés fixés sur *Dasya*. En septembre 1993, des tubes de corophiidés (crustacés amphipodes) étaient également fixés sur *Dasya*. La présence de thalles fertiles de *D. hutchinsiae* a été notée en septembre 1992.

Il semblerait que que *D. hutchinsiae* ne soit pas une espèce très compétitive, ce qui expliquerait sa présence sur les plaques du fond, où la concurrence d'autres algues est inexistante.



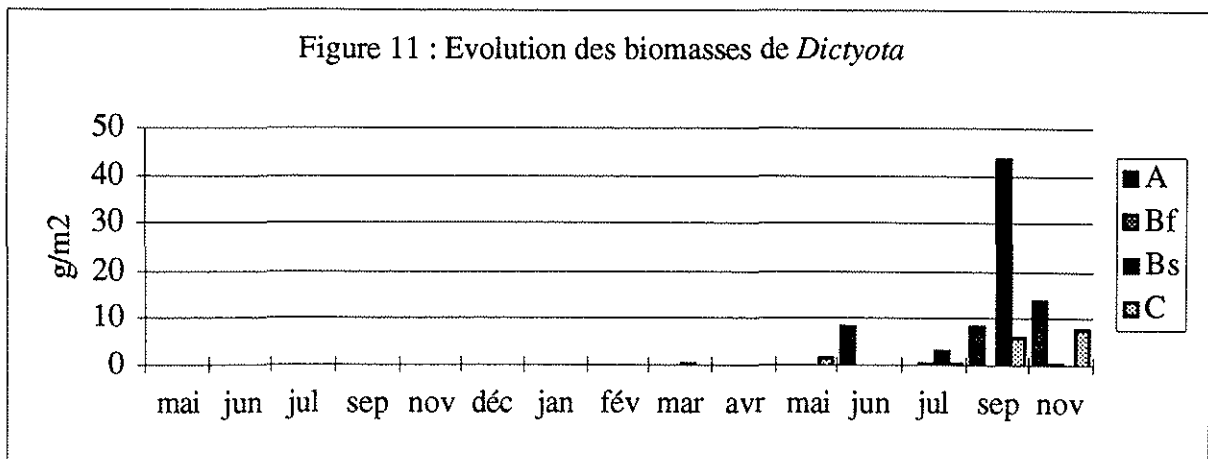
Dictyota dichotoma et *Dictyota linearis*

Observations. Ces deux espèces se succèdent dans le temps.

La présence de *D. dichotoma* est notée de janvier à avril 1993 (sauf une absence en février, accidentelle?). Cette algue est rare sur les collecteurs immergés au fond. Elle est plus fréquente sur les plaques superficielles centrales. Elle est fixée sur la plaque, mais elle peut être épiphyte (Gayral, *op. cit.*). Son maximum de biomasse est atteint en mars (0,64 g/m²). Elle est bien moins abondante que *D. linearis*.

D. linearis est régulièrement rencontré de mai à novembre 1993. On le trouve à trois reprises sur les plaques du fond, mais à des biomasses toujours faibles (inférieures à 0,3 g/m²). Elle est nettement plus abondante dans les eaux superficielles. Une biomasse maximale de 44 g/m² est notée en septembre, en position intermédiaire (Fig. 11). De très nombreux tubes de corophiidés se fixent sur les frondes en juin. *D. linearis* est épiphyte sur *Laurencia pinnatifida* (je l'ai souvent trouvée liée avec *Lomentaria*, mais je ne suis pas arrivée à voir si l'une était épiphyte sur l'autre...). Les frondes forment un treillis inextricable avec les colonies de bryozoaires (*Scrupocellaria reptans*). D'autres espèces

algales se fixent sur *D. linearis*, ce sont : *Chaetomorpha linum* et *Dasya hutchinsiae* (cette dernière, sous forme de germinations).



Giffordia sp. et *Cutleria multifida*

Observations. De même que *Scytosiphon lomentaria*, *Giffordia* sp. n'est présente qu'au cours du premier mois d'immersion, dans les eaux superficielles périphériques. Les filaments sont fertiles et ont une taille comprise entre 5 et 13 cm. La biomasse varie entre 1,1 et 1,7 g/m².

C. multifida s'installe uniquement au cours des deux premiers mois d'immersion; et également, comme *Scytosiphon lomentaria* et *Giffordia*, sur des plaques immergées en surface, à la périphérie de la structure (stations Bs et C). *C. multifida* plus abondante en juin : en bordure, sa hauteur varie entre 9 et 17 cm et sa biomasse atteint 10,4 g/m²; en position intermédiaire, les thalles (lamelleux) se sont développés moins rapidement, ils ont une taille comprise entre 4 et 6 cm et une biomasse de 0,7 g/m². Un épiphyte est l'ascidie coloniale *Botryllus schlosseri*.

Pour les mêmes raisons que celles citées ci-dessus, au sujet de *Scytosiphon lomentaria*, peut-on considérer *Giffordia* et *C. multifida* comme des espèces pionnières ou des espèces peu compétitives?

Gracilaria verrucosa

Cette algue est rencontrée dans les cuvettes calmes, peu profondes du littoral (Gayral, *op. cit.*). C'est une espèce indicatrice des milieux confinés (Guelorget, *comm. pers.*).

Observations : Elle s'installe en mai et en juillet 1993, en surface, sur des collecteurs immergés au centre et en position intermédiaire. Elle est particulièrement abondante au centre, en juillet, avec une biomasse de 22,5 g/m²; les thalles filiformes ont une taille variant entre 9 et 18 cm; ils sont fixés directement sur la plaque.

Grateloupia doryphora

Elle est l'une des 9 espèces d'algues, dont l'introduction dans l'étang de Thau a été reliée avec celle du naissain de l'huître *Crassostrea gigas* (auteurs cités par Boudouresque et Ribera, 1994). C'est une algue produisant un abondant mucilage.

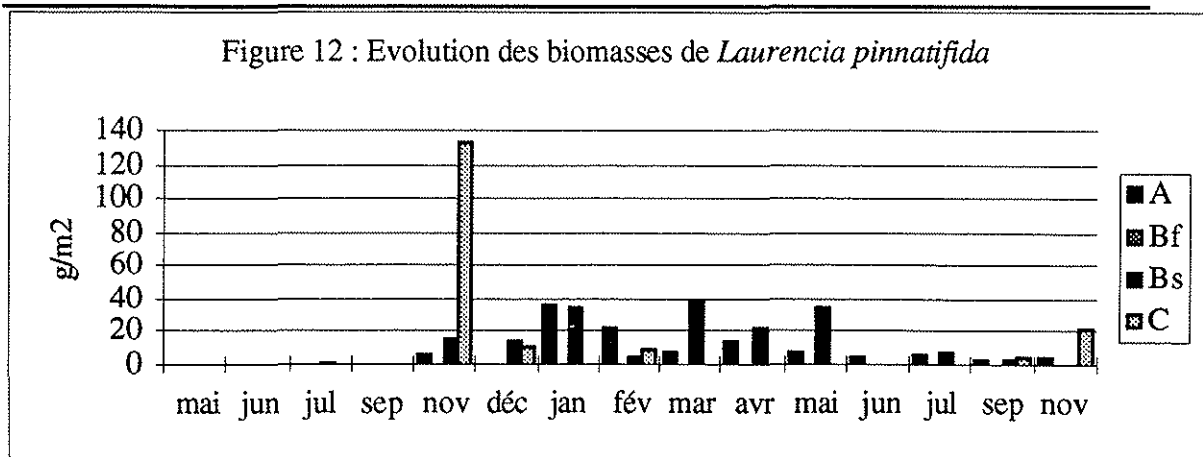
Observations.

Sa présence a été uniquement notée en juin 1993, en surface (stations Centre et Intermédiaire). Les thalles étaient fertiles (d'après Lauret, *comm. pers.*).

Laurencia pinnatifida

Observations. Cette algue s'installe de préférence sur les collecteurs superficiels : on ne la trouve qu'à deux reprises sur des plaques immergées au voisinage du fond, en juillet et en novembre 1993 mais, de toute manière, la biomasse y est tout-à-fait négligeable. Cette algue est à tendance sciaphile (Gayral, *op. cit.*). La sciaphilie n'apparaît pas ici. Mais on peut supposer que l'ensemble formé par les cordes à huîtres et leur fouling offre des conditions lumineuses suffisamment atténuées pour que cette espèce puisse se développer. Des germinations, d'une hauteur de 10 à 16 mm, apparaissent au deuxième mois d'immersion (en juin 1992). La présence de l'algue au sein de la table est constante jusqu'au dernier mois d'immersion. Le maximum de biomasse de *L. pinnatifida* est atteint en novembre 1992 (Fig. 12), en bordure de la table (134,3 g/m²). La hauteur croît jusqu'à un maximum noté entre janvier et mai 1993 (10 cm). En juin, les thalles deviennent sénescents. De très petites germinations réapparaissent à partir de juillet. Les épiphytes de *L. pinnatifida* sont (en 1993) : en janvier et en avril, *Lomentaria firma*; en mai et juillet, *Lomentaria hakodatensis*; en novembre : *L. hakodatensis*; *Dasya hutchinsiae*, *Dictyota* et des colonies de cnidaires (*Plumularia*). En juin et juillet 1993, des tubes de corophiidés se développent sur les frondes sénescents et les recouvrent totalement.

Une autre espèce du même genre, rare, est présente au cours des derniers mois d'immersion (à partir de mai). D'après M. Lauret (*comm. pers.*), il est probable qu'il s'agisse de *Laurencia obtusa* : cette espèce est caractérisée par la présence de vésicules dans les cellules (en particulier, celles du cortex), mais ces vésicules (nommées "corps en cerise") disparaissent dans le formol, ce qui rend impossible, ici, la détermination spécifique; il aurait fallu observer l'algue vivante. *L. obtusa* est rencontrée dans l'étang de Thau, ce qui nous permet de supposer l'existence de cette espèce dans le fouling.



Lomentaria hakodatensis

Tableau 2 : Analyse des variances pondérales de *Lomentaria hakodatensis*

BIOMASSES : TESTS DE VARIANCES INTERSTATIONS (ANOVA)

* significatif à 95%

** significatif à 99%

<i>Lomentaria</i>						
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :	
inter-individus	14	549,54	39,25	1,03	0,4429	
Intra-individus	45	1715,27	38,12			
facteur répété	3	375,59	125,2	3,92	0,0148	
résidus	42	1339,69	31,9			
Total	59	2264,82				
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,03	Une seule série	0,01			
:						
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :		
Centre	15	6,34	11,41	2,95		
Fond	15	0,01	0,02	0,01		
Intermédiaire	15	1,09E+00	1,59	4,10E-01		
Bord	15	0,81	1,48	0,38		
Comparaison :						
	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :		
Centre vs. Fond	6,33	5,56 **	3,14 *	3,07		
Centre vs. Intermédiaire	5,25	4,16 *	2,16	2,55		
Centre vs. Bord	5,53	4,16 *	2,4	2,68		
Fond vs. Intermédiaire	-1,08	NS	0,09	0,52		
Fond vs. Bord	-0,8	NS	0,05	0,39		
Intermédiaire... vs. Bord	0,28	NS	1,00E-02	0,14		

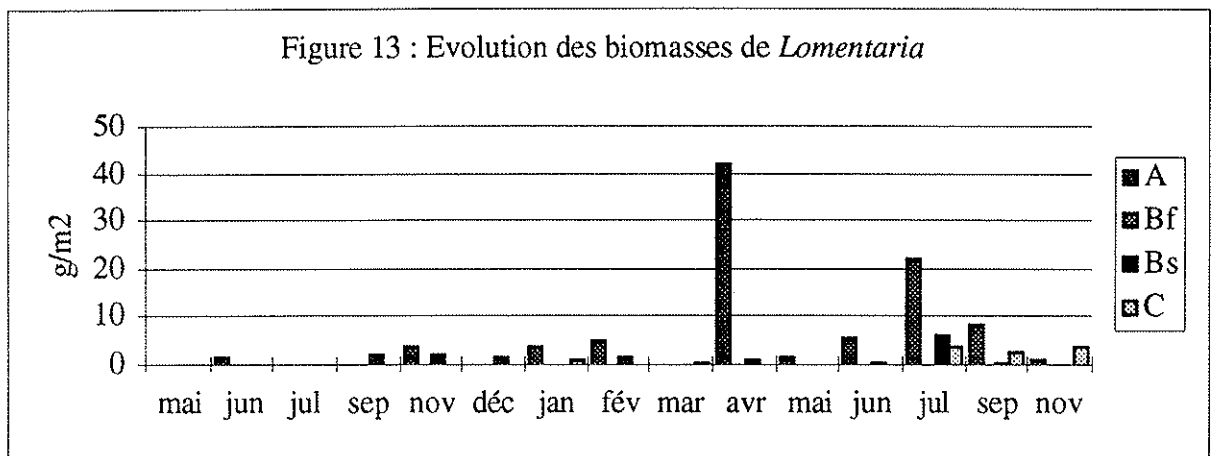
C'est une espèce japonaise introduite accidentellement dans l'étang de Thau, avec le naissain de l'huître *Crassostrea gigas* (Ben Maiz, 1986).

Observations. Dans le fouling de la table, trois espèces appartenant au même genre *Lomentaria* sont présentes. Il s'agit de *L. clavellosa*, *L. firma* et *L. hakodatensis*. Il existe en fait pour *L. clavellosa* (Gaillon) une autre variété appelée *conferta* (Feldmann), qui apparaît en janvier et en novembre 1993. Les thalles du genre sont fixés soit directement sur la plaque, soit sur d'autres algues.

Les espèces les plus fréquentes sont, pour la première année (entre juillet et avril), *L. clavellosa* (Gaillon) et pour la seconde (entre avril et novembre), *L. hakodatensis*. Quant à *L. firma*, elle est plus rare et sa présence est épisodique, elle est souvent trouvée fixée sur *Laurencia pinnatifida*.

Les mesures pondérales obtenues concerne le genre *Lomentaria* dans sa totalité. Il est rarement représenté en profondeur. L'analyse de variance (test de Fischer) montre une différence significative à 99% entre la station superficielle centrale et celle du fond : la moyenne des biomasses est plus forte au centre (Tab. 2).

Le maximum pondéral (42,2 g/m²) est noté au centre de la table, en avril 1993 (Fig. 13), en présence des toutes les espèces (sauf la variété *conferta*).



L. clavellosa est fertile en juillet 1992. En février 93, des thalles étaient fixés sur des feuilles de *Sargassum*.

L. hakodatensis est épiphyte sur *Laurencia* au printemps et à partir de juin 1993, on trouve aussi des germinations et des thalles de *L. hakodatensis* sur *Sargassum muticum*. Des terriers d'amphipodes se fixent à la base des thalles de *L. hakodatensis*. En juillet 93, *L. hakodatensis* est fertile, et elle porte un épiphyte : *Dictyota linearis*. On trouve aussi *L. hakodatensis* fixée sur des colonies du bryozoaire *Scrupocellaria reptans*. En septembre, un autre épiphyte est *Dasya hutchinsiae*.

Nitophyllum punctatum* et *Chylocladia verticillata

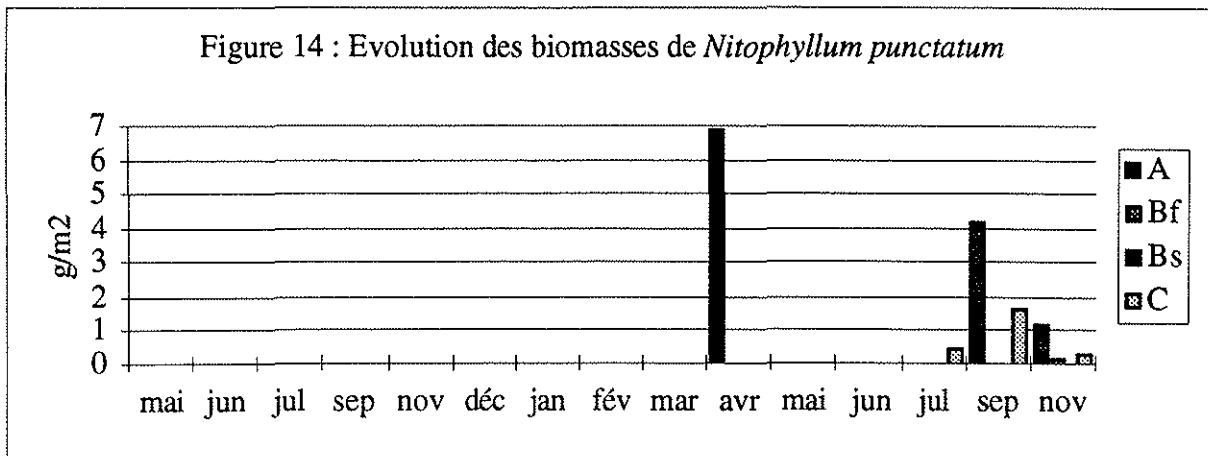
Ce sont des algues photophiles d'environnements calmes (Falace et Bressan, 1990).

Observations.

N. punctatum est apparue tardivement, en janvier 1993. Sa présence est épisodique jusqu'au dernier mois d'immersion. Cette rhodophycée est particulièrement abondante en avril 1993 (Fig. 14), au centre de la table d'élevage (jusqu'à 7g/m²).

C. verticillata est rencontrée entre février et juin 1993 (jamais au fond et en bordure de la structure conchylicole). Elle abonde en février et en avril.

La fertilité de ces deux espèces n'a pas été observée.



Polysiphonia

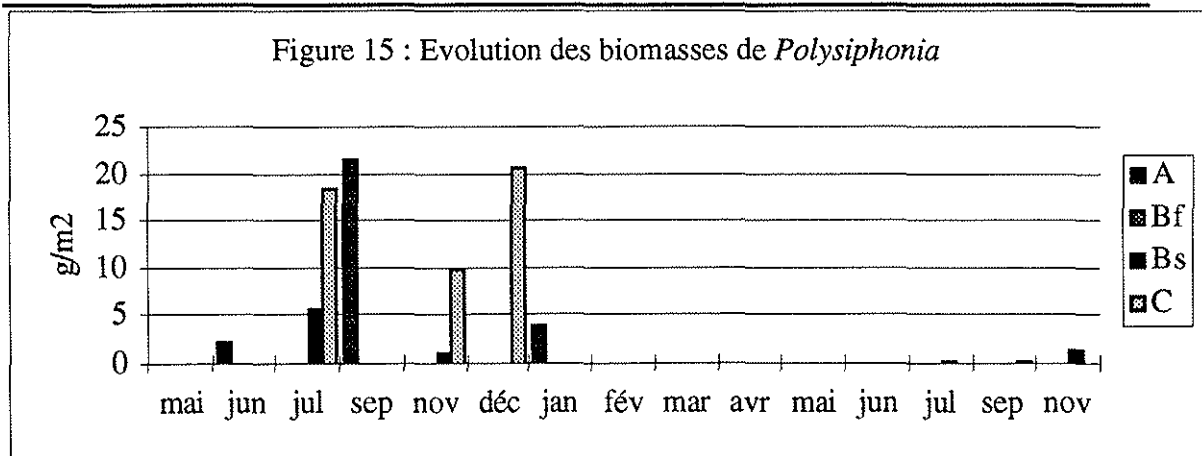
Observations. Ce genre regroupe cinq espèces : *P. denutata*, *P. flocculosa*, *P. mottei*, *P. sertularioides* et une espèce indéterminée. Ces espèces sont totalement absentes sur les plaques immergées en profondeur. Les biomasses sont difficiles à préciser car les filaments, très fins, sont épiphytes le plus souvent et étroitement emmêlés avec d'autres algues. Des biomasses élevées (21 g/m²) sont cependant atteintes en 1992, en septembre, au centre, et en décembre, en bordure (Fig. 15).

P. denutata s'installe sur une période de trois mois, s'étalant de septembre à décembre 1992. Elle est fixée sur la plaque. La hauteur moyenne est de 6 cm.

La présence de *P. flocculosa* n'est notée qu'en juillet 1992, en épibionte sur les colonies de bryozoaires (*Scrupocellaria reptans*).

P. mottei a été déterminé pour la première fois dans l'étang de Thau (Lauret, 1967). Il se développe dans le fouling de la table en juin et en juillet 1992. Il réapparaît épisodiquement en novembre/décembre 1992 et en septembre 1993. Il est épiphyte sur *Scrupocellaria reptans*, *Codium fragile* et *Sargassum muticum*. Il est fertile en novembre 1992.

Le plus fin des *Polysiphonia* est *P. sertularioides*. Son apparition dans le fouling est la plus tardive : en juin et juillet 1993. Il est épiphyte sur *Sargassum muticum*, sur des germinations de *Colpomenia sinuosa*. Il est fertile en juillet.



Sargassum muticum

C'est dans l'étang de Thau que cette espèce de mer ouverte est récoltée pour la première fois en Méditerranée, en 1980 (Lauret, *in* Gerbal, 1994). Elle a été introduite avec l'importation du naissain japonais de l'huître *Crassostrea gigas* (Boudouresque *et al.*, 1985) et elle peut atteindre 14 kg en poids humide par corde ostréicole, selon Lauret *et al.* (1985). Les individus étaient fixés sur nos collecteurs à l'aide d'un crampon discoïde. Des thalles cespiteux, suivant la description de Gerbal (1984), ont également été observés sur des individus âgés. Medelgi (1988) rapporte que l'algue se fixe entre la surface et 1,6 m de profondeur, à partir de septembre, et qu'elle se développe pour atteindre au début de l'été parfois jusqu'à 4,60 m de long. Les sargasses peuvent s'étaler sur toute la surface de la table, constituant une canopée très dense, faisant écran à la lumière. De cette manière, elles sont susceptibles de limiter le développement des autres algues installées en contrebas (Piquion et Deslous-Paoli, 1985) ou d'empêcher le recrutement de certaines espèces, à l'époque où celles-ci sont fertiles (Boudouresque et Ribera, 1994). Verlaque (1994) explique que *Sargassum muticum* peut être ainsi considérée comme une "keystone species" (Rueness, 1989), une espèce "clé de voûte" du peuplement.

Gerbal (*op. cit.*) cite un prédateur de *Sargassum muticum* : c'est l'oursin *Paracentrotus lividus*, capable de brouter de manière intensive les germinations de l'algue. Dans l'étang de Thau, l'abondance de l'algue aurait diminué en raison du broutage par les oursins (Lauret, *in* Belsher, 1991). La très faible représentation de cet oursin sur les collecteurs pourrait être un des facteurs explicatifs du bon développement de l'algue sur les cordes. Cette hypothèse est établie d'après l'étude de Mook (1981 a) qui explique que c'est l'exclusion, et non la présence, des prédateurs qui favorise la prédominance d'espèces normalement "broutées".

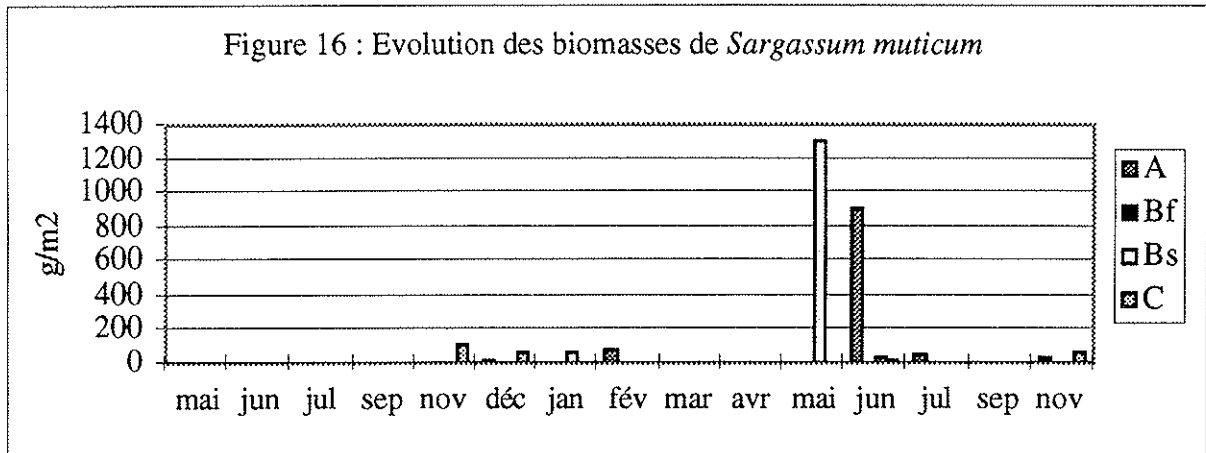
Paracentrotus lividus doit être un prédateur occasionnel (et non habituel) car il n'est pas souvent rencontré dans la même zone que l'algue (Perthuisot, *comm. pers.*).

Observations. La présence de *Sargassum muticum* dans le fouling de la table est régulière entre novembre 1992 et novembre 1993. L'algue n'apparaît qu'une fois sur les plaques

proches du fond, en juin 1993. La biomasse est maximale, dans les eaux superficielles, en mai 1993, en position intermédiaire, avec 1312 g/m² et en juin, au centre, avec 911 g/m² (Fig. 16). La hauteur des individus est très variable sur chaque plaque. De novembre 1992 à avril 1993, elle est comprise entre 2 et 36 cm. En mai, à la station Bs, certains individus atteignent une taille de 1m 20. En juin, la taille décroît et est comprise entre 45 et 72 cm. Jusqu'en septembre, des individus ont encore une hauteur dépassant 40 cm, puis en novembre, la taille diminue de moitié.

S. muticum est fertile de mai à juillet 1993.

Les épiphytes de *S. muticum* sont : en novembre et décembre 1992, *Polysiphonia mottei*; en février 1993, *Lomentaria clavellosa*; en mai, sous forme de germinations, *Colpomenia sinuosa* et *Dasya hutchinsiae*; en juin, *Colpomenia sinuosa*, *Lomentaria hakodatensis*, *Ceramium gracillimum*, *Ulva rigida*, on rencontre également des colonies de l'ascidie *Botryllus schlosseri* et du cnidaire *Plumularia*; et enfin en juillet, *Ceramium* et le cnidaire *Plumularia*. Par ailleurs, Ben Maiz (1986, in Verlaque, 1994) cite *Ectocarpus siliculosus* dans la partie supérieure de la canopée.



Scytosiphon lomentaria

C'est une espèce citée par Perera *et al.* (*op. cit.*), avec *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp., comme indicatrices d'environnements pollués.

Observations. Cette algue brune ne s'installe qu'au premier mois d'immersion et ne réapparaît plus au cours des mois suivants. Les filaments de *S. lomentaria* se développent très rapidement et recouvrent les plaques de la zone périphérique superficielle de la table, mais le feutrage n'est pas épais, la biomasse représente moins de 0,7 g/m² et les filaments ont une hauteur comprise entre 10 et 19 mm. Cette espèce pourrait être considérée comme une pionnière, dans la mesure où elle ne s'installe que sur un substrat vierge de tout peuplement macrobenthique. Mais il se peut également qu'il ne s'agisse que d'un phénomène de concurrence et qu'elle soit éliminée par d'autres espèces. Je ne dispose pas assez d'information sur l'écologie de cette algue....

Ulva rigida

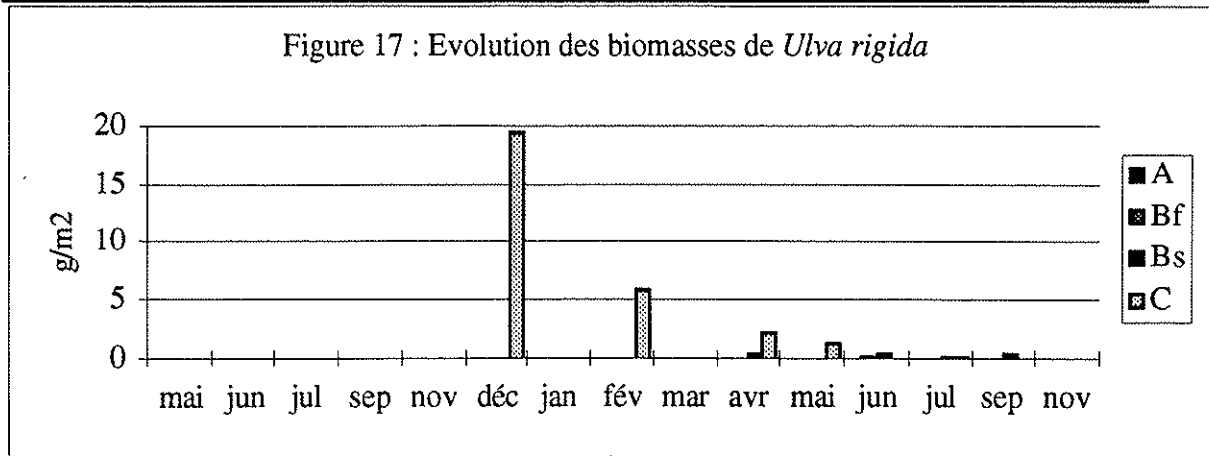
Bellan-Santini et Desrosiers (*op. cit.*) décrivent sur des substrats durs du golfe de Fos un faciès à *U. rigida* en eau polluée. Perera *et al* (*op. cit.*) la citent en mai, sur les valves des huîtres cultivées du delta d'Ebro. Dans l'étang de Thau, Medelgi (*op. cit.*) remarque que cette ulve est moins abondante que les sargasses mais plus présente à la surface, sur les cordes et piliers.

Observations : cette algue verte marque une préférence nette pour les eaux superficielles de la périphérie de la structure aquacole (stations C et Bs). La moyenne des biomasses est significativement plus élevée, à 95%, en bordure par rapport au centre (Tab. 3). Elle n'apparaît qu'une fois au centre et au fond, en juin 1993. Elle s'installe en bordure de la table en décembre 1992 et y atteint un maximum pondéral d'une valeur de 19,6 g/m² (Fig. 17). Elle apparaît en position intermédiaire plus tardivement, en avril 1993; la biomasse n'y dépasse pas 0,5 g/m² jusqu'à novembre (Fig. 17). La hauteur des thalles est comprise entre 3 et 11 cm. L'ulve se fixe sur la plaque, à l'aide de petits rhizoïdes. Elle a été rencontrée une fois en épiphyte sur *Sargassum muticum*, en juin 1993. Des tubes de corophiides ont été trouvés fixés sur une fronde en mai.

Tableau 3 : Analyse des variances pondérales d'*Ulva rigida*
BIOMASSES : TESTS DE VARIANCES INTERSTATIONS (ANOVA)

* significatif à 95%

<i>Ulva rigida</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	91,55	6,54	0,91	0,5503
Intra-individus	45	321,73	7,15		
facteur répété	3	41,37	13,79	2,07	0,1192
résidus	42	280,36	6,68		
Total	59	413,28			
Fiabilité pour- toutes les séries :	-0,09	Une seule série:	-0,02		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0	0	0	
Fond	15	0,02	0,08	0,02	
Intermédiaire	15	0,11	0,18	0,05	
Bord	15	1,96	5,15	1,33	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-0,02	NS	1,54E-04	0,02	
Centre vs. Intermédiaire	-0,11	NS	4,84E-03	0,12	
Centre vs. Bord	-1,96	1,9 *	1,44	2,08	
Fond vs. Intermédiaire	-0,09	NS	3,27E-03	0,1	
Fond vs. Bord	-1,94	NS	1,41	2,06	
Intermédiaire... vs. Bord	-1,85	NS	1,28	1,96	



Phanérogames

Il est intéressant de noter la présence en mai 1993, sur une plaque du fond, d'une germination de l'espèce *Zostera noltii*. Elle mesure 9 cm. Cette présence s'explique par l'envasement de la plaque qui offrait ainsi à la graine la possibilité de germer. C'est une espèce pionnière (Lauret, comm. pers.), dont l'extension dans les parcs conchylicoles pourrait être favorisé par des apports d'ammonium ou de phosphates (Gerbal et Verlaque, 1995).

2. Ascidiés (déterminations spécifiques d'après Perrier 1967 a; Millar, 1969)

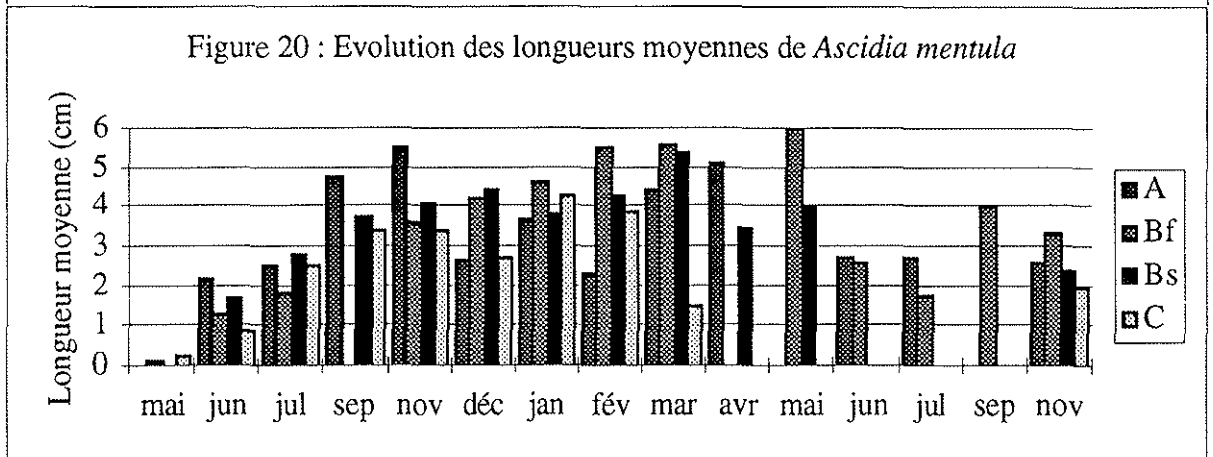
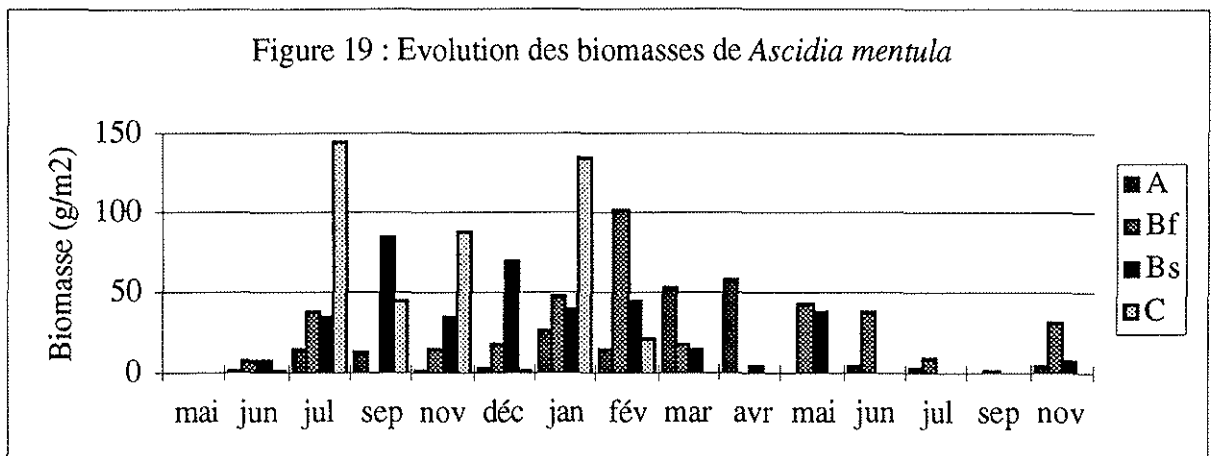
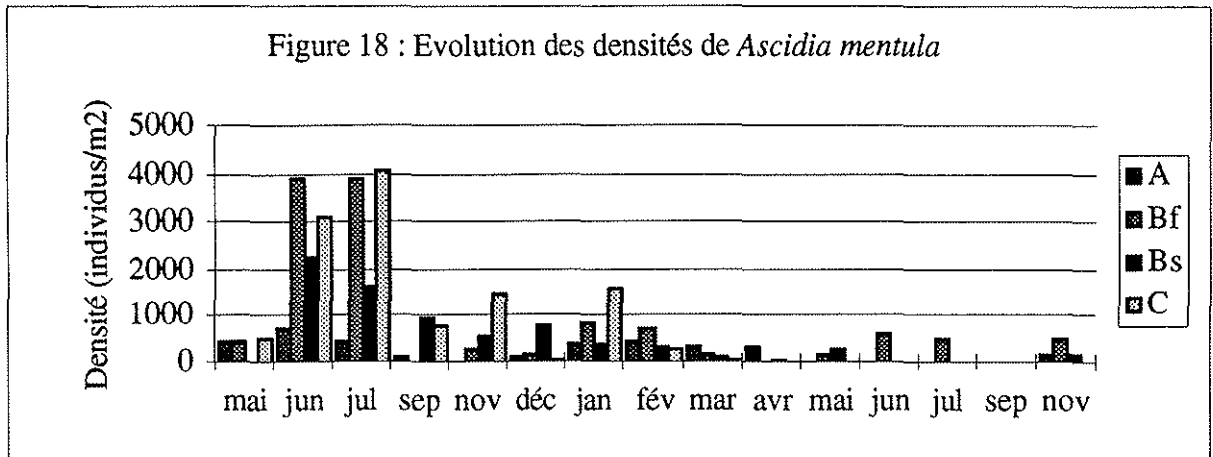
Ascidia mentula

Elle fait partie du fouling en mer Piccolo de Taranto (Matarrese *et al.*, 1980 a et b; Gherardi *et al.*, 1981; Tursi et Scalera Liaci, 1983; Tursi *et al.*, 1984)

Observations (Fig. 18 à 20). La fixation s'est produite dès le premier mois d'immersion, en mai 1992. Le maximum de densité (Fig. 18) est atteint en juin et juillet 1992 (environ 4000 individus/m²). A l'automne, la densité décroît considérablement (100 à 1000 individus/m²), du fait de la compétition intra- et interspécifique. Les individus restant continuent de croître. La croissance est plus régulière dans les eaux du fond, où la longueur moyenne présente son maximum (6 cm) en mai 93 (Fig. 20). Un second recrutement (très faible) de jeunes *Ascidia* apparaît en juin 93 dans les eaux de fond et plus tardivement en surface, en novembre (la densité ne dépasse pas 200 individus/m²). L'analyse des variances interstations montre que la moyenne des densités (recensées sur les 15 mois étudiés) est significativement plus faible (à 95%) au centre de la table par rapport à la bordure et à la station du fond. Les valeurs de la biomasse des *Ascidia*, sur l'ensemble de la structure, sont sensiblement plus élevées (entre 15 et 145 g/m²) sur une période s'étalant de juillet 92 à février 93 (Fig. 19). Elles sont plus importantes dans les eaux de surface jusqu'en avril 93 (sauf en février 93), dans celles du fond entre mai et novembre 93. En définitive, les *Ascidia* semblent marquer un développement préférentiel

dans les eaux de surface dans les premiers temps et, par la suite, davantage en profondeur.

Les *Ascidia* hébergent dans les replis de leur tunique des individus appartenant à l'espèce *Musculus marmoratus*.



Botrylloides leachi

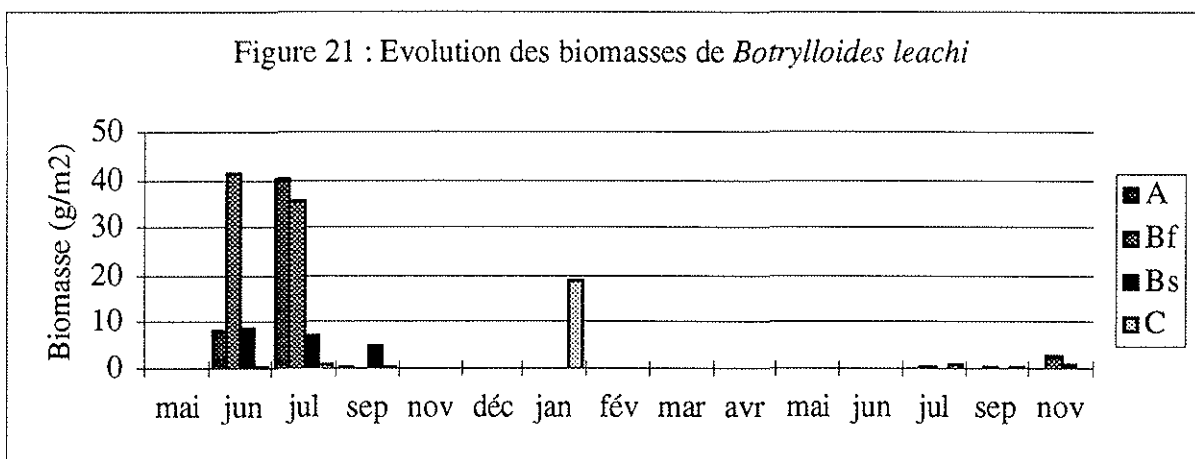
Cette forme coloniale est adaptée aux eaux superficielles, à un certain degré de pollution organique (Perera *et al.*, 1990). On la trouve dans le fouling, en Mer du Nord (Harms et Anger, 1983). Elle est capable d'un grand développement sur les cultures conchylicoles, comme à Urbino, en Corse (Monniot, 1986) ou dans l'étang de Salses-Leucates : Clanzig (1987) explique qu'elle peut recouvrir à 100% les mollusques. Cette ascidie est également rencontrée dans le fouling des ports, comme à Palerme (Riggio, 1979).

Myers (1990) a examiné l'importance que pouvaient avoir pour *B. leachi* d'autres facteurs limitants que l'espace. Il a montré que lorsque cette ascidie se trouve seule dans un fouling, sa biomasse est significativement plus élevée que dans un fouling naturel non traité ou dans lequel une zone de 2 mm a été nettoyée autour des colonies de *B. leachi*, pour éliminer la compétition spatiale. Les colonies isolées de *B. leachi* montrent aussi une croissance plus forte que dans un fouling dans lequel tous les organismes, sauf un autre tunicien colonial, *Botryllus schlosseri*, ont été éliminés.

Clanzig (*op. cit.*) indique que le cycle de *B. leachi* se déroule en général sur 12 mois et que son développement est maximal entre 17 et 25 °C (quand la température descend sous 10°C, les colonies hibernent).

Observations. La colonisation a été rapide mais éphémère. L'étendue des colonies et leur biomasse sont maximales (respectivement 40% de surface couverte et 40 g/m²) en juin 1992, à 3 mètres de profondeur, et en juillet 1992, au centre dans les eaux de surface (Fig. 21). La diminution de l'abondance de *B. leachi* coïncide avec l'importance des colonies de *Botryllus schlosseri*. Ceci pourrait souligner un antagonisme existant entre ces deux ascidies coloniales, de forme identique. Mais il se peut aussi que *Botryllus schlosseri* soit simplement plus résistante que *B. leachi* aux conditions hivernales (températures basses).

Des rares colonies de *B. leachi*, de petite taille, réapparaissent à partir de juillet 93.

***Botryllus schlosseri***

Elle est abondante dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau et du port de Sète (Cristofini, 1963). Morales et Arias (1979) la citent aussi dans le fouling "portuaire" de Barcelone (Espagne), au printemps. De même Riggio et Di Pisa (1982) dans celui de Palerme (Italie), en été. Elle se rencontre également sur les substrats durs en Mer du Nord où Harms et Anger (*op. cit.*) la considèrent comme une des "espèces-clé" dans la compétition spatiale. Elle peut devenir dominante comme en Nouvelle-Zélande, en Nouvelle-Angleterre et sur les côtes britanniques (Withers et Thorp, 1977).

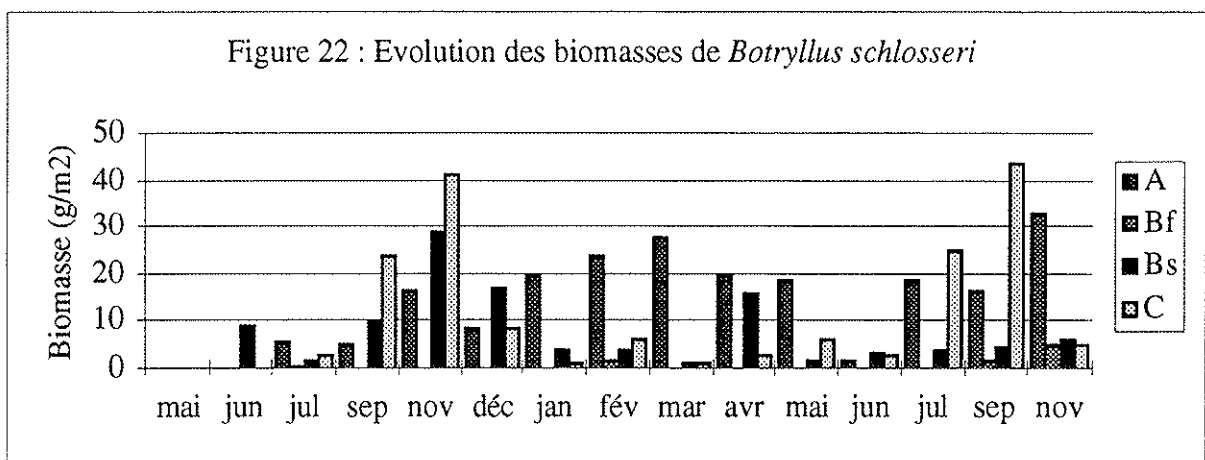
D'après Clanzig (*op. cit.*), cette ascidie coloniale résiste au froid et serait sensible à l'envasement, préférant se développer au dessus du substrat et délaissant les zones très turbides.

Observations. La couleur des colonies est très variable. Sur une même plaque, on peut observer des colonies adjacentes de coloration différente (voir photo). La tunique peut apparaître orangée ou noire, avec des ascidiozoïdes en étoile blanche, rouge, jaune ou orange.

Les colonies sont régulièrement présentes dans les eaux de surface (en particulier, au centre de la table), plus irrégulièrement sur les plaques immergées au voisinage du fond. Ce qui confirmerait l'observation de Clanzig (ci-dessus), à propos de la sensibilité extrême des colonies à l'envasement (celui-ci est plus important sur les collecteurs immergés au voisinage du fond).

Par ailleurs, l'analyse des variances interstations (tests de Fisher et de Scheffé) montre que la moyenne des biomasses est significativement (à 99%) plus faible au fond par rapport aux eaux superficielles (centre et bord).

B. schlosseri est capable de recouvrir tous les supports inertes (parties dénudées de la plaque, tests de balanes, valves des huîtres...) ou vivants (tuniques des *Ascidia*, frondes des algues...). L'abondance des colonies de *B. schlosseri* semble plus importante d'une année sur l'autre, entre septembre et novembre. La biomasse devient alors maximale et peut atteindre 44 g/m^2 (Fig. 22).



Les genres *Botryllus* et *Botrylloides* se retrouvent en Malaisie sur des cages flottantes (Cheah et Chua, 1979)

Ciona intestinalis

Sa distribution est mondiale, elle abondait dans les ports (Riggio, *op. cit.*; Withers et Thorp, *op. cit.*) mais il semble qu'actuellement, elle régresse, voire disparaît (Tursi, 1980). Perera *et al.* (*op. cit.*) la considèrent comme bien adaptée aux eaux superficielles, à un certain degré de pollution organique. Elle est abondante dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau et du port de Sète (Cristofini, *op. cit.*). Elle est liée à la conchyliculture en Corse (Monniot, *op. cit.*; de Casabianca *et al.*, 1972-73) et en Espagne (Turon et Pereira, 1988; Tenore et Gonzalez, 1975; Tenore *et al.*, 1985), en Corée (Kang *et al.*, 1978). Cette ascidie est aussi une des espèces caractérisant le fouling en Italie (Tursi, 1980; Matarrese *et al.*, 1980; Gherardi *et al.*, *op. cit.*; Tursi et Scalera Liaci, *op. cit.*; Tursi *et al.*, *op. cit.*; Riggio et Di Pisa, 1982) et en Mer du Nord, notamment en été (Harms et Anger, *op. cit.*). Un prédateur de *Ciona intestinalis* est connu : c'est l'étoile de mer *Asterias rubens* (Gulliksen et Skjaeveland, 1973), non rencontrée en Méditerranée, mais peut-être que d'autres espèces d'échinodermes peuvent jouer ce rôle?

Observations. Elle s'installe en juin 92, couvre rapidement toute la surface des plaques (plus ou moins uniformément) et atteint un développement considérable en septembre 92 (Fig. 23 et 24). La densité est alors comprise entre 2698 et 9008 individus /m² et la biomasse varie entre 24 et 384 g/m². Le maximum étant atteint sur les plaques inférieures, immergées à trois mètres. Ces valeurs relativement élevées ne se retrouvent pas par la suite. Au niveau de la station intermédiaire, la moyenne des densités (recensées sur les 15 mois étudiés) est significativement plus forte (à 95%) en profondeur qu'en surface.

C. intestinalis marque donc une préférence pour la profondeur (la sciaphilie de cette espèce a déjà été soulignée par Monniot, 1979 et Tursi, 1980). Les plaques inférieures étant même totalement recouvertes en septembre 1992 par ces tuniciers. Or, en 1988, Medelgi rapportait déjà que leur prolifération pouvait être telle qu'ils recouvraient complètement les coquilles des huîtres d'élevage de Thau. Cet auteur cite *C. intestinalis* comme étant le principal compétiteur des huîtres. Par ailleurs, Matarrese *et al.* (1980) rapportent que dans la mer Piccolo de Tranto (Italie), la biomasse des ascidies atteint son maximum entre 2 et 4 mètres de profondeur. En Espagne, Turon et Perera (*op. cit.*) rapportent que *C. intestinalis*, dans le delta de l'Ebre a une croissance rapide à la fin de l'été et devient dominante en novembre, dans le fouling de valves d'huîtres en culture.

Dans Thau, *C. intestinalis* est absente du fouling de la table étudiée entre février et mai 1993, suite à une mortalité hivernale des adultes (à cause des températures très froides, voisines de 4°C ou d'une pénétration maximale de la lumière?). Clanzig (*op. cit.*) a observé, dans l'étang de Salses-Leucate, que les conditions hivernales rigoureuses

faisaient disparaître tous les individus de cette espèce. Un nouveau recrutement de jeunes individus apparaît en juin 1993 (Fig. 23 et 25), mais il est très peu abondant par rapport à celui de l'année précédente. Les histogrammes de longueur (Fig. 25) montrent, d'une part que la croissance est meilleure sur les plaques inférieures et, d'autre part, qu'elle augmente régulièrement jusqu'à atteindre un maximum à partir de septembre (une moyenne de 5,6 cm de long et de 1,67 cm de large). Le moindre développement de *C. intestinalis* la seconde année s'expliquerait par la présence des bryozoaires, des spongiaires et des algues qui limitent considérablement l'espace disponible. En 1994, un recouvrement total de petites plaques par les *Ciona* a été observé à 3 mètres de profondeur, en septembre (*comm. pers.*). Ces petites plaques avaient été immergées en juillet 1994. Les *Ciona* marquent une préférence pour des substrats vierges ou peu colonisés.

Des épibiontes se fixent sur les tuniques des *Ciona*; par exemple, en novembre 1992, sur un individu d'une taille de 80 mm de long et de 25 mm de large, j'ai rélévé une balane (*Balanus amphitrite*), une actinie et 8 serpules (appartenant au genre *Hydroïdes*).

Figure 23 : Evolution des densités de *Ciona intestinalis*

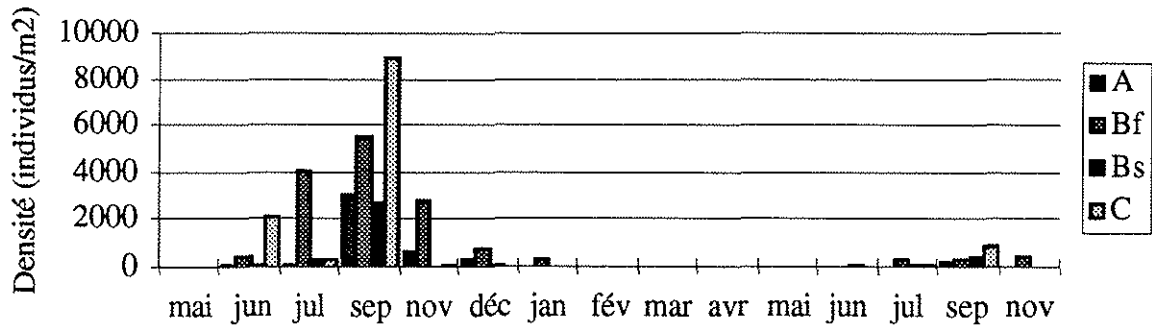


Figure 24 : Evolution des biomasses de *Ciona intestinalis*

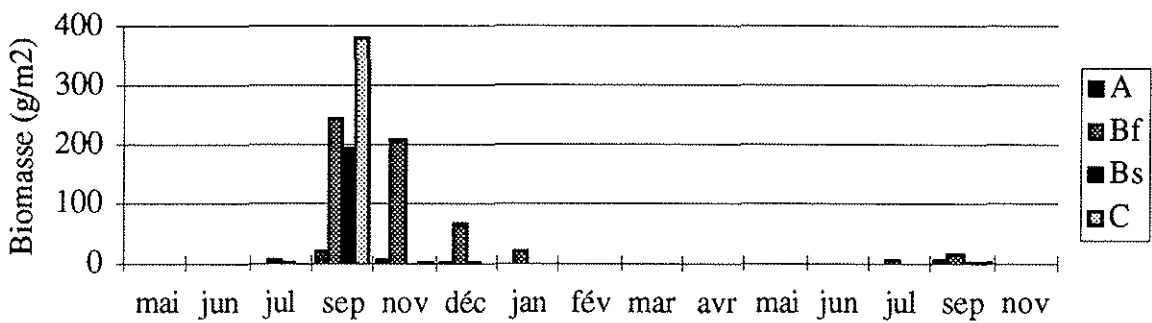
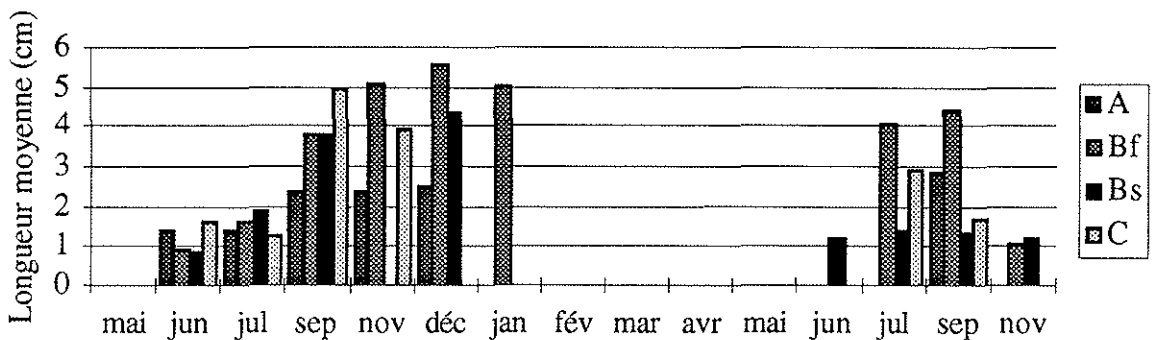


Figure 25 : Evolution des longueurs moyennes de *Ciona intestinalis*

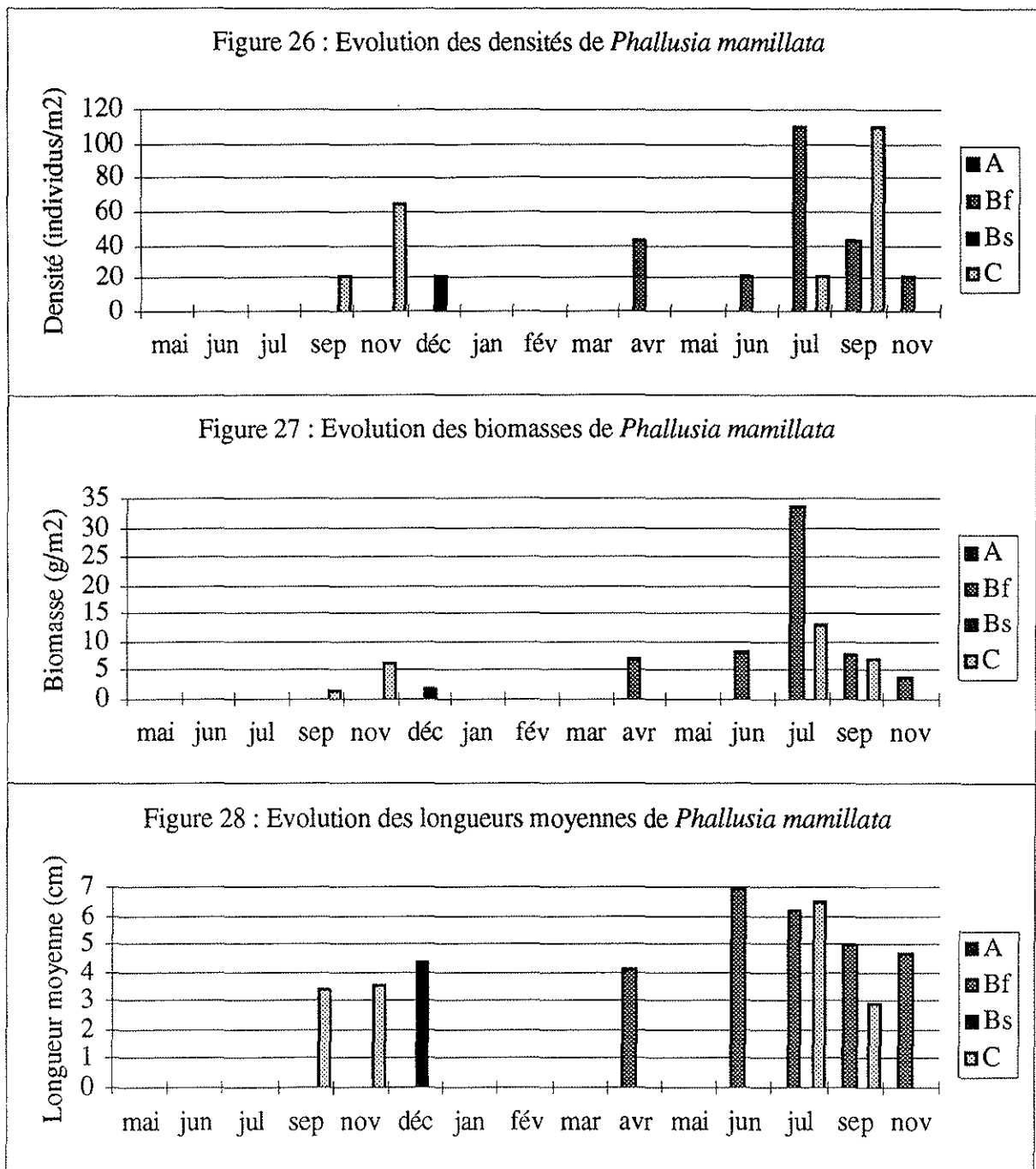


Phallusia mamillata

C'est une espèce méditerranéenne, pénétrant en Atlantique le long des côtes européennes (Tursi, 1980 in Clanzig, *op. cit.*). Elle fait partie de l'épifaune de cordes à moules de la ria de Arosa en Espagne (Tenore *et al.*, *op. cit.*) et de l'étang de Diana, en Corse (de Casabianca *et al.*, *op. cit.*).

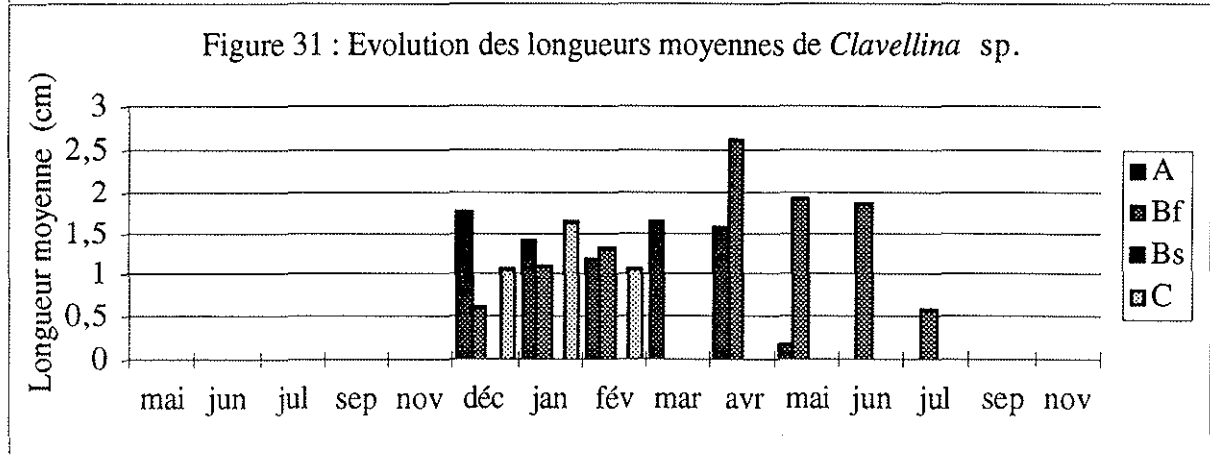
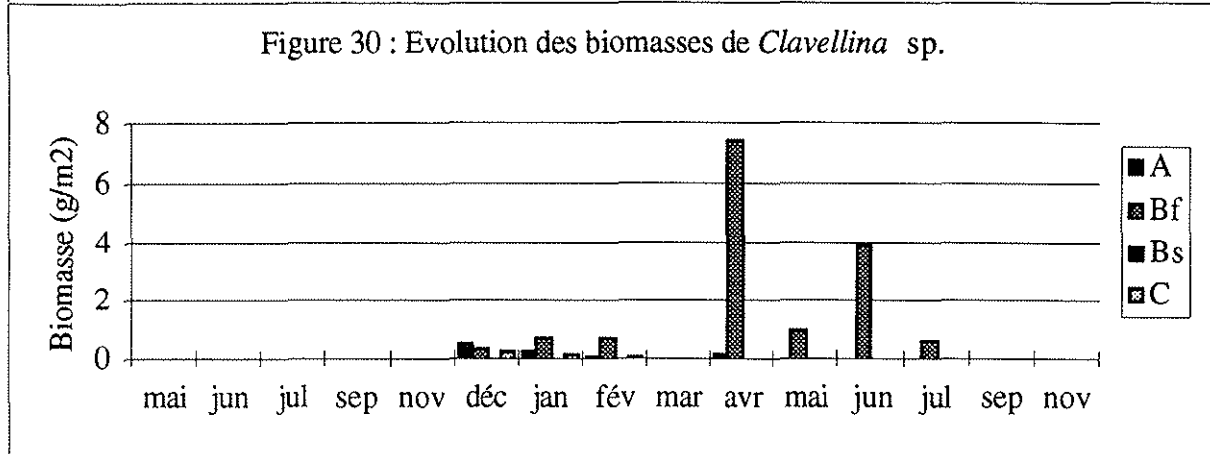
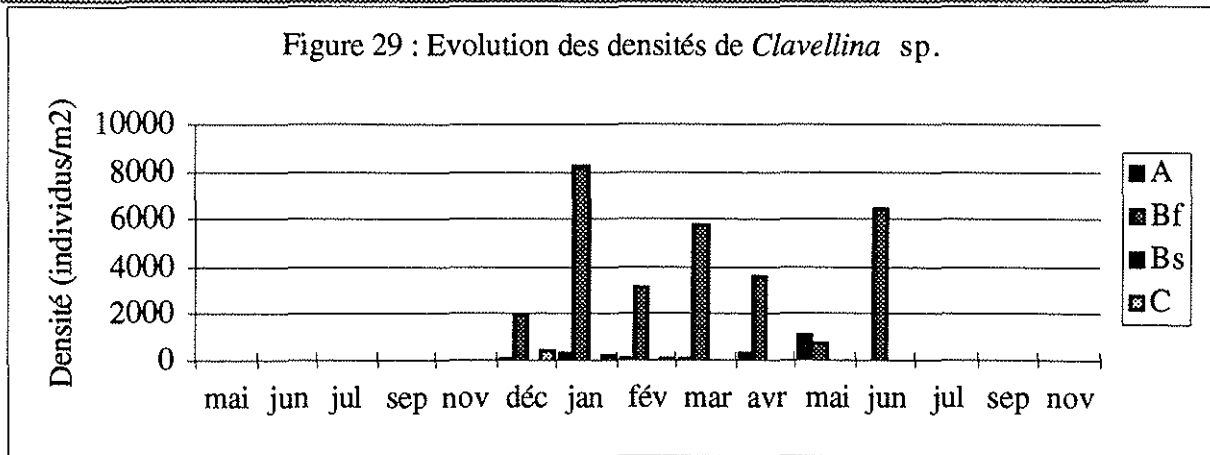
Observations. Cette espèce est la troisième du groupe des ascidies solitaires apparaissant sur les collecteurs. Elle semble se développer de préférence à trois mètres de profondeur (Fig. 26 à 28). La moyenne des densités est significativement plus élevée, à 95%, au

fond qu'au centre superficiel. Par ailleurs, Clanzig a précisément observé dans l'étang de Salses-Leucate, que les individus se situaient à plus de 2,5 m de profondeur.



Clavellina sp. :

Observations. La période d'installation se situe au mois de décembre 92 et s'étale sur 6 mois, jusqu'à juin 93 (Fig. 29 à 31). Elle coïncide avec la période où la densité des autres espèces d'ascidies diminue. Cette espèce marque une nette préférence pour les eaux de fond. L'analyse des variances interstations (tests de Fisher et de Scheffé) montre que la moyenne des densités est significativement (à 99%) plus élevée au fond par rapport à toutes les stations de surface.

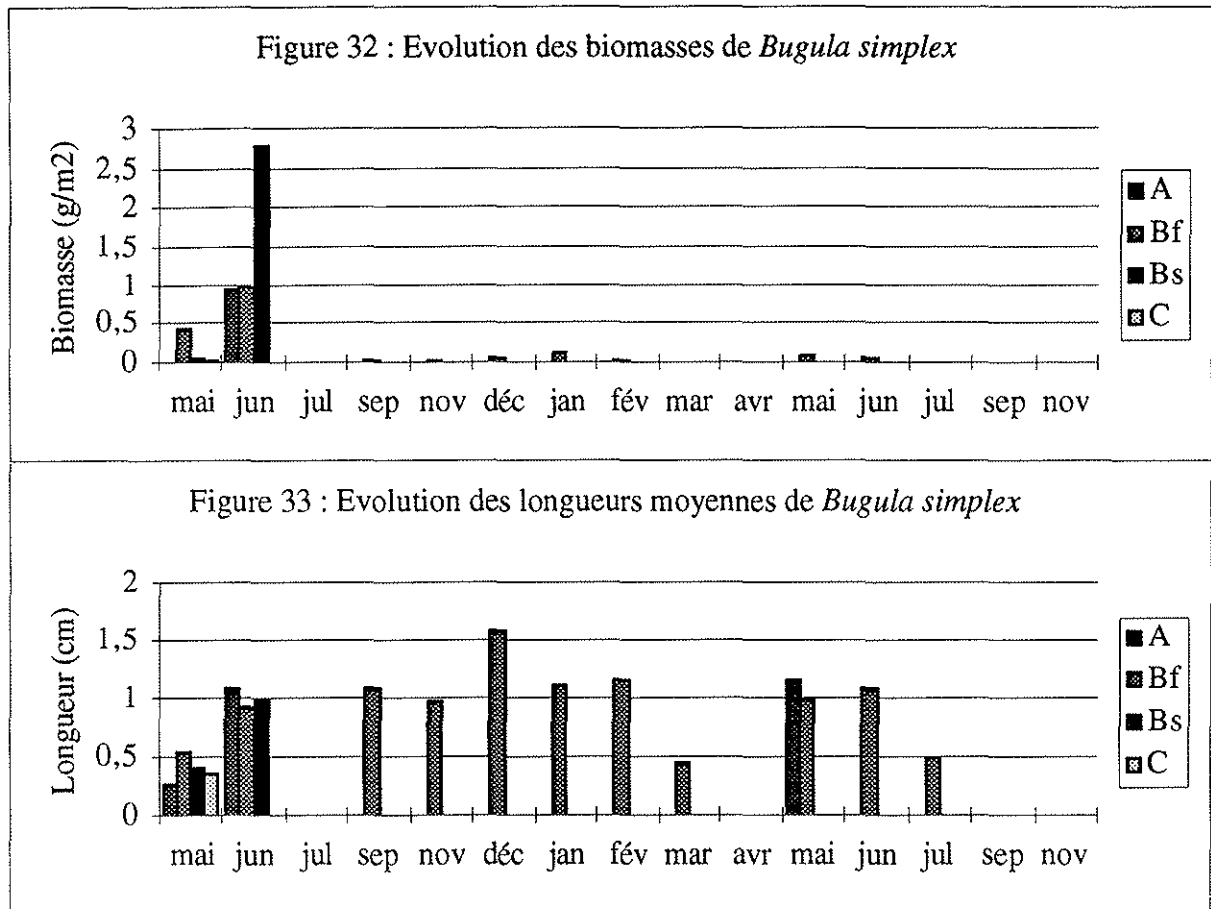


3. Bryozoaires (déterminations spécifiques d'après Perrier, 1967; Ryland, 1965)

Nous prenons en considération ici l'ensemble des colonies recueillies sur la totalité des collecteurs, qui sont pour la plupart vivantes (celles qui sont mortes ne sont pas colorées par le rose Bengale et ont un aspect terne). Mais pour *Scrupocellaria reptans*, il est difficile d'oter la totalité des colonies mortes.

Bugula simplex

Observations. Cette espèce a été très rarement rencontrée dans les eaux superficielles. Elle marque une préférence nette pour les collecteurs situés au voisinage du fond (Fig. 32). Elle s'installe sur les plaques dès les premiers mois d'immersion. Sa plus forte biomasse est notée en juin 1992 (2,8 g/m²). Par la suite, les valeurs de la biomasse sont très faibles (toujours inférieures à 0,2 g/m²). La longueur moyenne des colonies varie entre 2 et 16 mm (Fig. 33).

***Bugula neritina* et *Cryptosula pallasiana***

Ces deux espèces sont rencontrées en Malaisie, sur des cages flottantes (Cheah et Chua, *op. cit.*); en Italie (Gherardi et al., *op. cit.*; Riggio, *op. cit.*; Tursi et al., *op. cit.*). Dans le sud de l'Italie, Montanaro et Tursi (1983) ont étudié en détail la colonisation, sur 10 ans, de ces bryozoaires.

C. pallasiana est citée par Igić (1990) comme étant une espèce de fouling typique des eaux portuaires polluées. C'est un bryzoaire colonial encroûtant; à ce titre, il est susceptible de représenter un excellent substrat pour d'autres colonisateurs (Menon, 1990).

Bugula neritina est aussi citée sur des substrats artificiels à Ashdod, en Méditerranée Orientale (Goren, 1980). Les modalités de la fixation des larves de *B. neritina* ont été précisées par Kitamura et Hirayama (1987 a, b). Ces larves s'installent en présence d'un film primaire, constitué de particules détritiques, de bactéries et de diatomées sessiles. Ces mêmes auteurs ont analysé aussi la croissance des colonies (Kitamura et Hirayama, 1984 a, b; 1985 a, b). C'est une espèce résistante à des températures élevées, comme 30°C (Kitamura et Hirayama, 1984 c). Cependant, l'installation des larves peut être réduite dans des eaux très polluées (Moran et Grant, 1993).

Observations.

B. neritina se fixe en juin 92; elle est rencontrée partout mais, au contraire de *Bugula simplex*, elle est plus abondante dans les eaux superficielles qu'au voisinage du fond (Fig. 34). Elle ne montre pas de préférence marquée pour le centre ou la périphérie de la structure conchylicole. D'après les travaux de Kitamura et Hirayama (*op. cit.*), sa présence apparaît liée à celle des diatomées, notamment celles appartenant au genre *Navicula*. En juin 1992, ces diatomées étaient abondantes en particulier sur les collecteurs en bordure de la table et on note que la biomasse de *B. neritina* croît considérablement entre juin et septembre 1992, passant de 0,09 à 43 g/m² (Fig. 34).

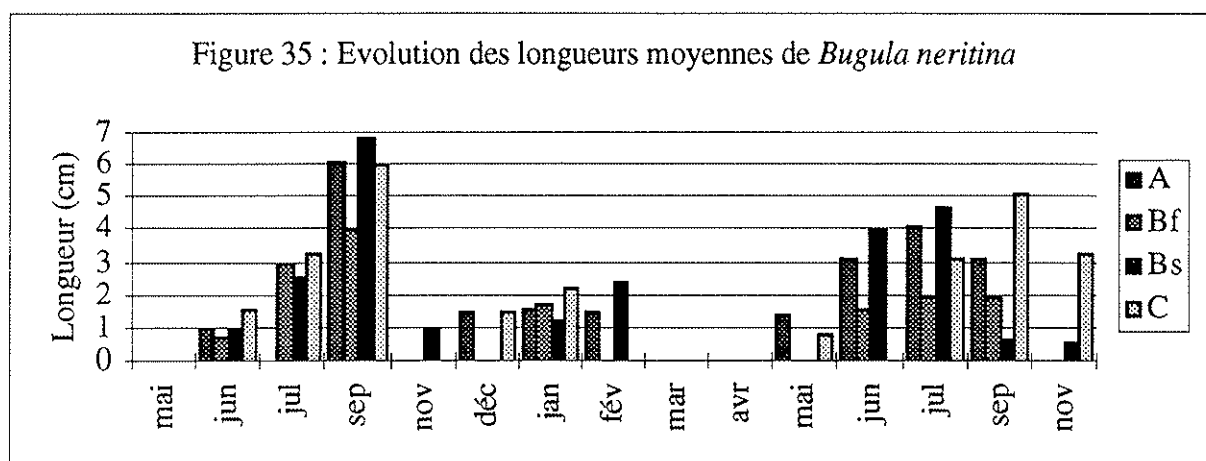
La biomasse maximale de *B. neritina* est notée en septembre 1992, avec 36 et 43 g/m² respectivement au centre et à la périphérie (Fig. 34).

La longueur moyenne des colonies varie entre 10 et 70 mm (Fig. 35).

Des épibioses secondaires apparaissent sur les colonies de *B. neritina* (dès juillet 1992).

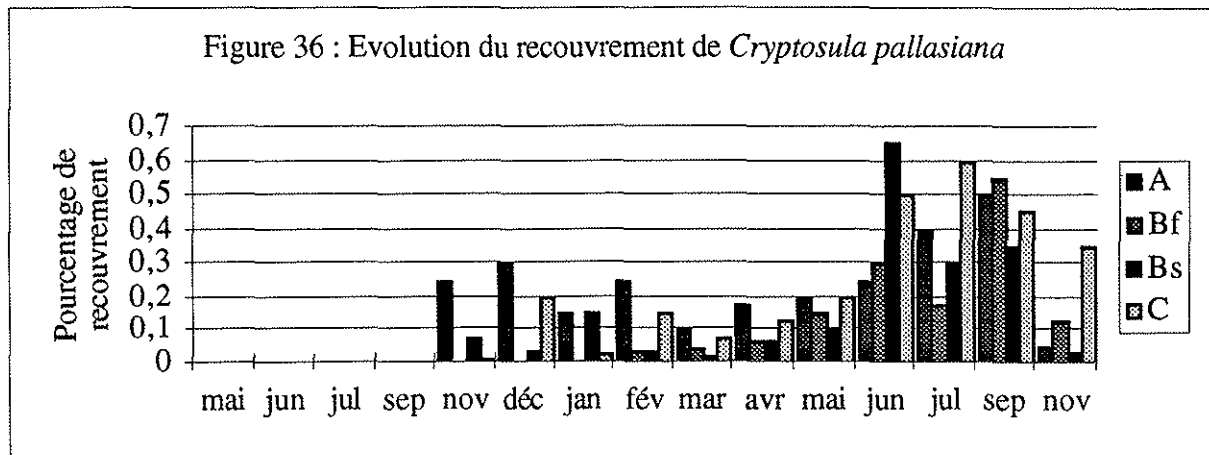
Les épibiontes de *B. neritina* sont : *Polysiphonia*, *Botryllus schlosseri*, *Sycon raphanus*.

On trouve également des terriers d'amphipodes : ils sont souvent fixés (en longueur) dans les embranchements et dans les parties distales des colonies dressées de *B. neritina*.



Les colonies encroûtantes de *Cryptosula pallasiana* s'installent en novembre 1992. Elles sont particulièrement abondantes sur une période tardive s'étalant de juin à septembre

1993 (Fig. 36). *C. pallasiana* ne montre pas de préférence marquée pour une zone particulière au sein de la table ostréicole.



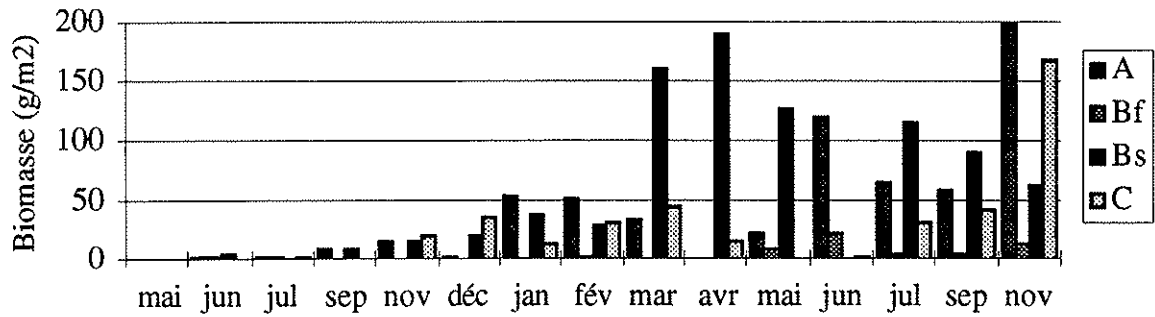
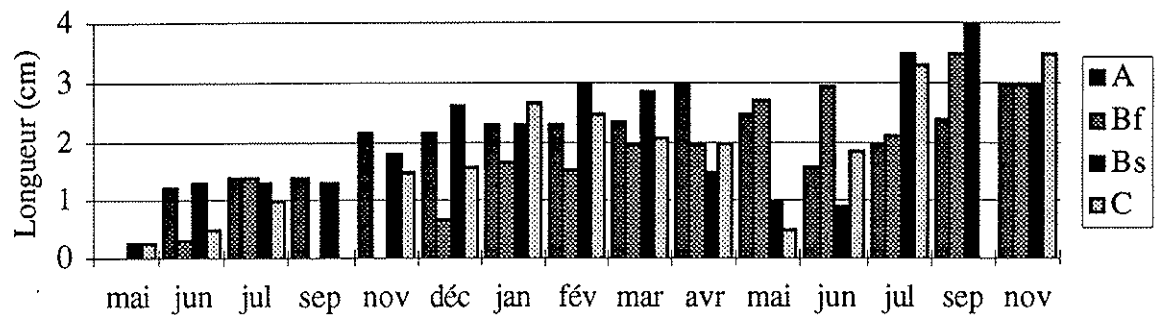
Scrupocellaria reptans

Observations. Les colonies arborescentes de *S. reptans* s'installent sur les plaques dès le mois de mai 92 et sont constamment présentes jusqu'au dernier mois d'immersion. C'est le bryozoaire le plus abondant du fouling et l'une des "espèces-clé", responsables de la "physionomie" du macrobiofouling. Sa biomasse est presque toujours plus importante dans les eaux superficielles que dans celles proches du fond. L'analyse des variances interstations (test de Fisher) confirme que la moyenne des biomasses est significativement (à 99%) plus faible au fond qu'en surface, au niveau de la station intermédiaire. Le maximum pondéral (200 g/m^2) est noté au centre, en novembre 1993 (Fig. 37).

La longueur moyenne des colonies est assez régulièrement croissante jusqu'au dernier mois d'immersion (Fig. 38).

Cette espèce n'a pas du tout la même évolution qu'en Atlantique, sans doute en raison des températures hivernales plus douces dans l'étang de Thau. En effet, dans le sud de la Bretagne, Castric-Fey (1974) montre que c'est une espèce saisonnière annuelle d'été, que seules les jeunes colonies tardives, qui ont bénéficié d'une courte période chaude dès leur installation, parviennent à passer l'hiver (elles se mettent au repos).

Des épibiontes de *S. reptans* ont été observées : germinations de *Colpomenia*, thalles de *Polysiphonia* (juillet 1992), de *Ceramium rubrum* (juillet 1993). On note également la présence d'animaux : *Sycon raphanus* (septembre 1992), *Plumularia* (avril 1993), *Bugula neritina* (septembre 1993)... Les caprellidés sont abondants, ils s'accrochent aux ramifications du bryozoaire.

Figure 37 : Evolution des biomasses de *Scrupocellaria reptans*Figure 38 : Evolution des longueurs moyennes de *Scrupocellaria reptans*

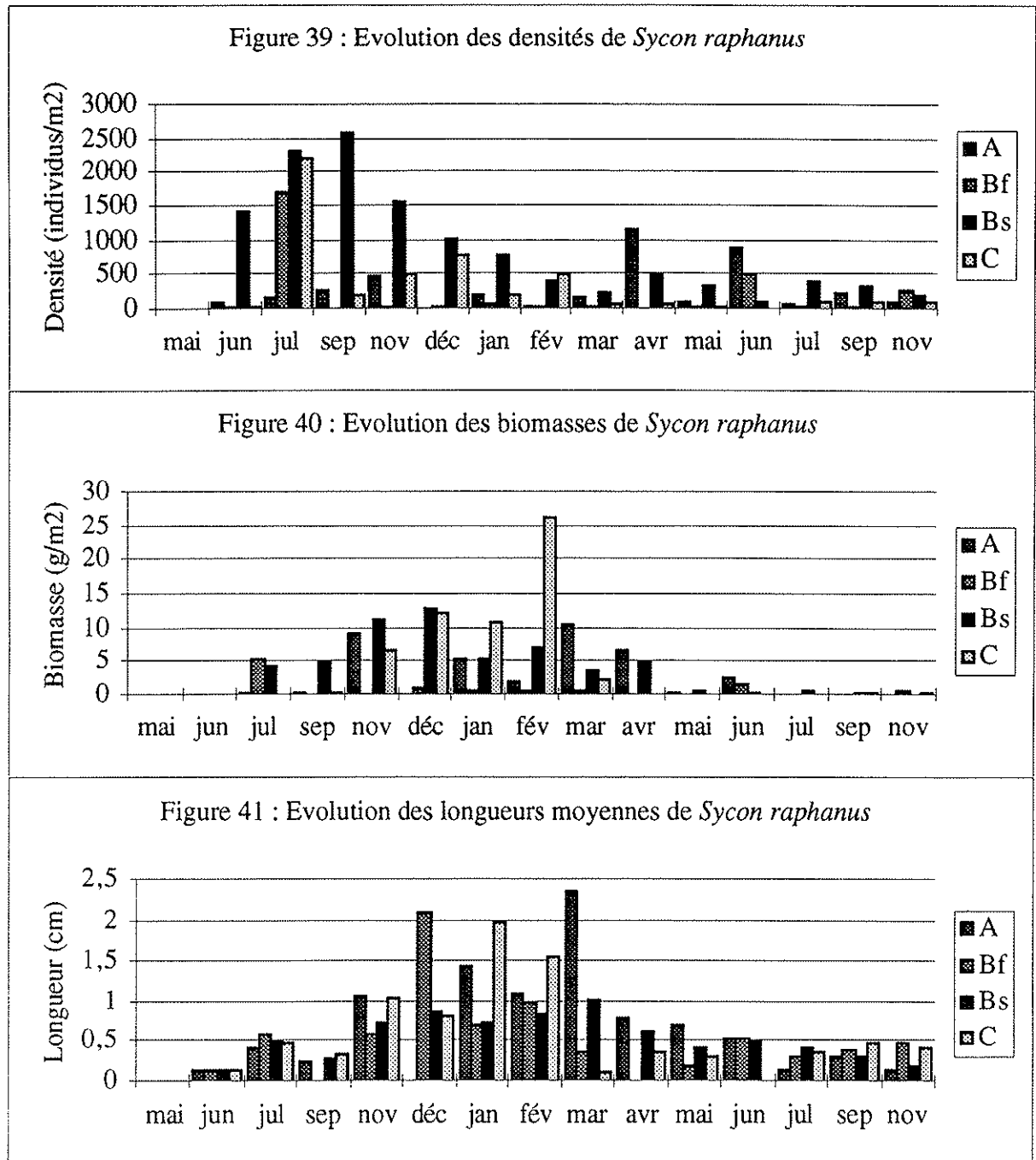
4. Spongiaires (déterminations spécifiques d'après Perrier, 1964 b et Vacelet, *comm. pers.*)

Sycon raphanus

Selon Vacelet (1980, 1981), c'est une espèce à large répartition sur le littoral, à quelques mètres de profondeur; on la trouve souvent sur les substrats en cours de colonisation; ce n'est qu'après un an ou deux que les Sycons sont remplacés par les Démosponges sur les nouveaux substrats.

Observations. La fixation de cette éponge calcaire a lieu en juin 1992 sur toutes les plaques (après deux mois d'immersion). Elle est plus abondante dans les eaux superficielles, en particulier en position intermédiaire au sein de la structure. L'analyse des variances interstations confirme que la moyenne des densités est significativement (à 99%) plus élevée en position intermédiaire superficielle, par rapport à toutes les autres stations. Les plus fortes densités (Fig. 39) sont localisées en juillet et septembre 1992 (respectivement 2310 et 2574 individus/m² à la station Bs). Le maximum d'abondance pondérale (Fig. 40) est noté en février 1993 (26 g/m² en bordure de la table). La moyenne des biomasses est significativement plus faible (à 95%, d'après le test de Fisher) au fond qu'en surface à la station intermédiaire et par rapport au bord de la table. Les histogrammes de la croissance (Fig. 41) montrent que la longueur moyenne des

individus augmente régulièrement jusqu'à mars 1993 (24 mm au centre de la structure). Ensuite le nombre des adultes décroît. En avril 1993, un second recrutement de petites sycons apparaît (2-3 mm de longueur) mais les valeurs de la densité restent faibles en 1993 (moins de 500 individus/m² à partir de l'été).

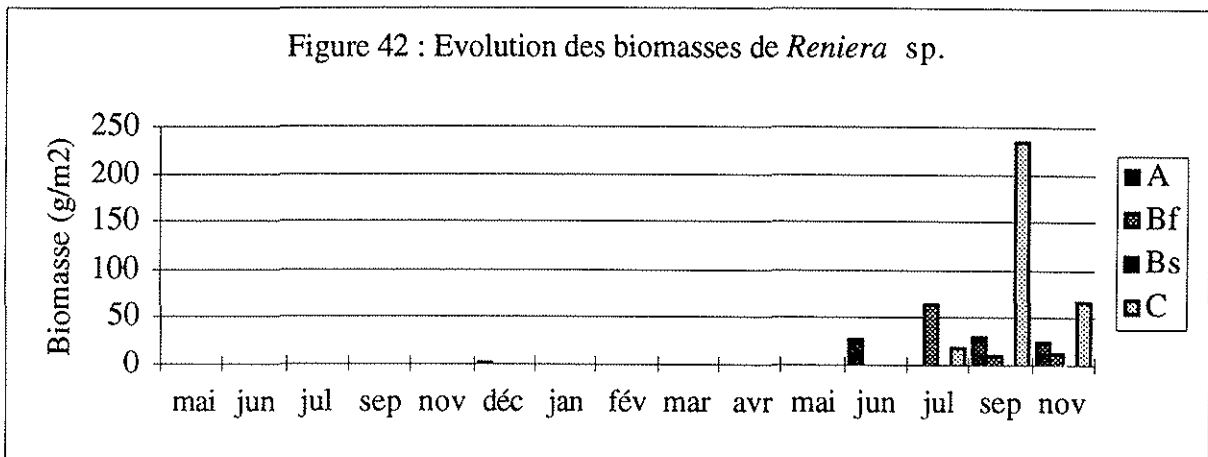


***Reniera* sp.**

D'après Vacelet (comm. pers.), l'espèce qui se rapproche le plus par les spicules est *R. pellucida* Griessinger, 1971; mais elle n'a pas la même localisation et est de couleur grise (les spécimens du fouling de Thau ont une couleur claire, beige).

Observations. Cette Démospone apparaît en décembre 1992 (sur une plaque immergée au centre de la table pendant 8 mois). Mais ce n'est qu'à partir de juin 93 que sa biomasse est notable (Fig. 42). Celle-ci atteint une valeur maximale en septembre 93 (237 g/m² au bord de la table). Comme les abondances de *Sycon raphanus* et de *Reniera sp.* sont bien décalées l'un de l'autre dans le temps et que la première ne retrouve pas son abondance initiale, il semble que *Reniera* succède à *Sycon raphanus*. Cette observation confirme le remplacement des Sycons par les Démosponges, noté par Vacelet (ci-dessus).

Un développement tardif d'éponges (encroûtantes) sur des panneaux immergés plus de 2 ans (dans un port britannique) est noté par Withers et Thorp (1977). Il semble bien que les spongiaires soient parmi les derniers groupes animaux à apparaître dans la succession des espèces colonisant des substrats durs.



Ulosa stuposa

Cette espèce a été rencontrée plusieurs fois par Vacelet (comm. pers.) dans le port de Fos ou à Carteau (Bouches du Rhône), à quelques mètres de profondeur.

Observations. En ce qui concerne le groupe des spongiaires, c'est la troisième espèce qui apparaît. Elle s'installe en juin 1993 au centre de la table et est discrètement présente sur toutes les plaques en novembre. Les valeurs de la biomasse (Fig. 43) sont relativement faibles (inférieures à 6 g/m²).

5. Hydraires (déterminations spécifiques d'après Perrier, 1964 a)

Obelia geniculata

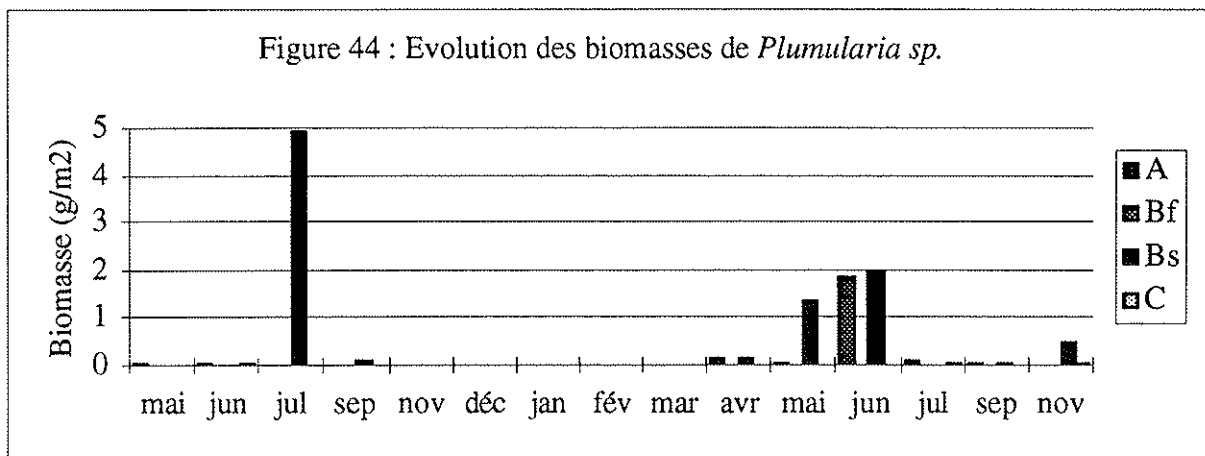
Ce cnidaire a été rencontrée dans la faune des bouées de l'estuaire moyen du Saint-Laurent (Fradette et Bourget, 1980).

Observations. Des rares colonies sont seulement présentes au début de la colonisation, en juin et juillet 1992.

Plumularia sp.

Observations. Les colonies s'installent sur les plaques (en particulier sur leurs bords) dès le mois de mai 1992. Elles se restreignent aux eaux superficielles. Le maximum de biomasse (Fig. 44) est noté en juillet 1992 (4,9 g/m², à la station Bs). En mai et en juin 1993, des colonies se fixent sur les parties plus âgées des thalles de *Codium fragile* et de *Sargassum muticum*. Ainsi, la biomasse de *Plumularia* s'élève à nouveau (2 g/m²) (Fig. 44).

Sur les tiges principales, se fixent des germinations de *Colpomenia sinuosa* (juillet 1992); d'autres épibiontes sont notés : *Polysiphonia*...



6. Mollusques (déterminations spécifiques d'après Mars, 1965; Perrier, 1967; Parenzan, 1970; 1974; 1976; d'Angelo et Gagiullo, 1978)

Akera bullata; *Bittium reticulatum*

Ce sont des gastéropodes brouteurs, liés à la végétation.

B. reticulatum est une espèce à large répartition dans les biotopes de substrat dur, mais préférentielle des peuplements de mode calme (selon Ledoyer, 1968; Saldanha, 1974; in Nasser-Eddine, 1986).

A. bullata peut se rencontrer sur des fonds de vase fine et dans les herbiers des zostères (Thompson et Brown, 1976 in Clanzig, *op. cit.*), mais c'est une espèce dont l'écologie

Figure 45 : Evolution des densités de *Akera bullata*

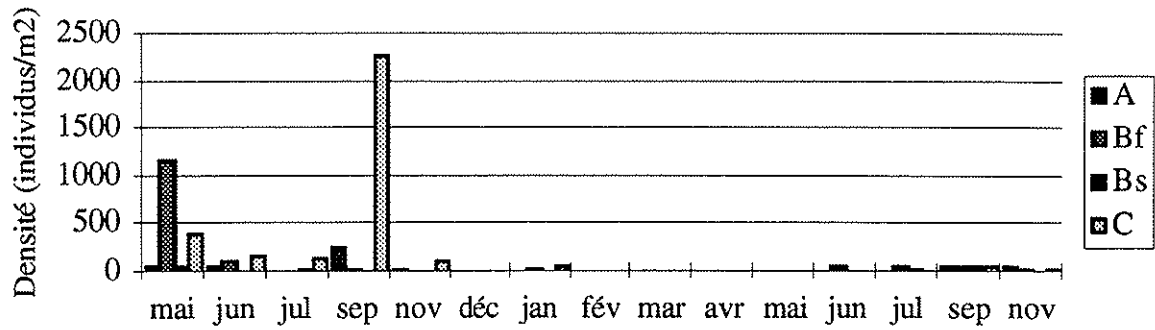


Figure 46 : Evolution des biomasses de *Akera bullata*

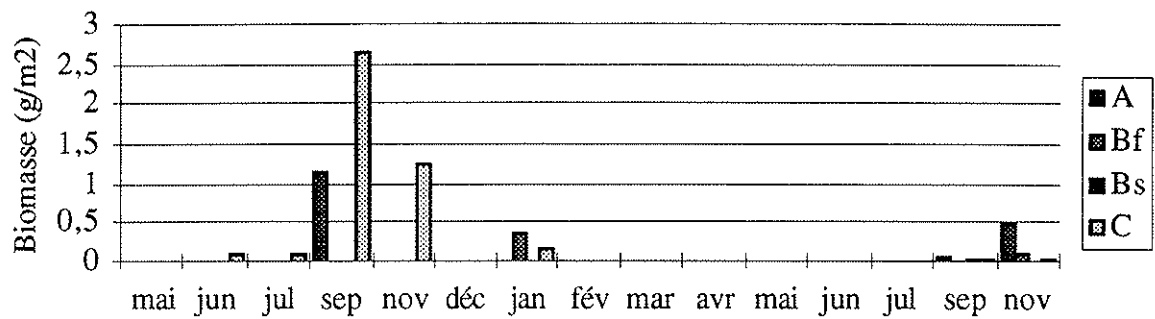


Figure 47 : Evolution des longueurs moyennes de *Akera bullata*

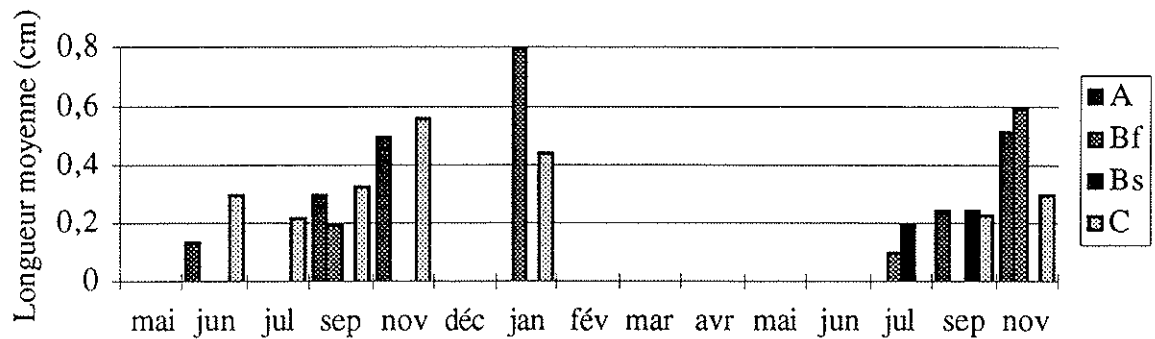
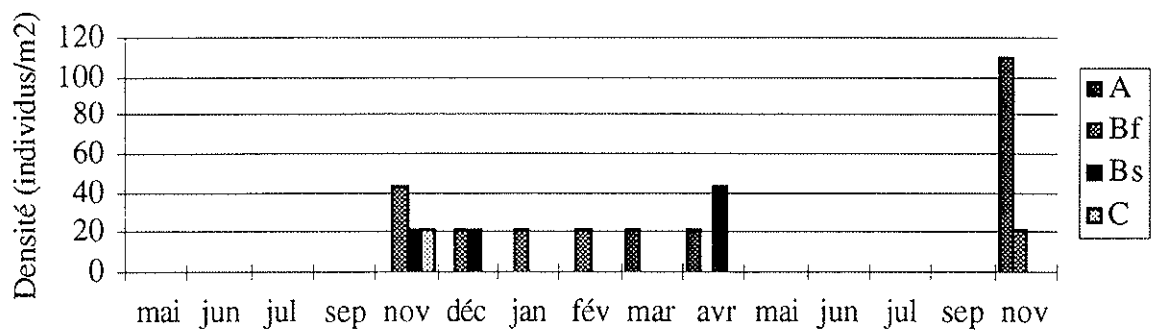


Figure 48 : Evolution des densités de *Bittium reticulatum*

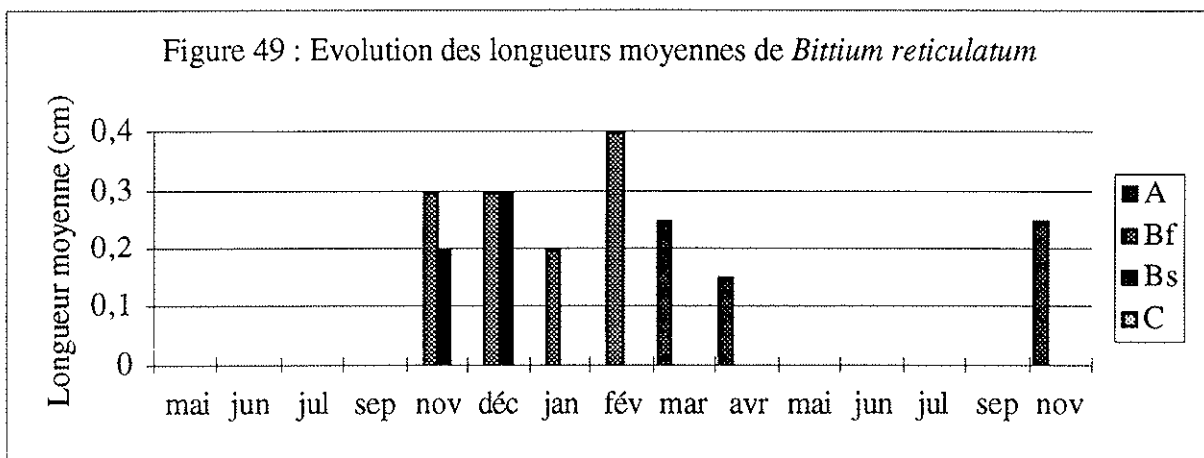


est mal connue. Selon Guelorget et Perthuisot (1983), *A. bullata* est présent jusque dans la zone III de confinement.

Observations :

L'espèce *A. bullata* est surtout abondante au cours de la première année. Elle est d'emblée présente sur les collecteurs dès le premier mois d'immersion et semble profiter de la présence d'un "film" algal (diatomées, bourgeons de *Colpomenia sinuosa* ou d'autres algues?). De tous les brouteurs rencontrés dans l'environnement de la table, c'est celui qui apparaît comme étant le plus opportuniste et qui présente les densités les plus fortes, jusqu'à 2300 individus/m² (Fig. 45). Sa taille (Fig. 47) augmente régulièrement jusqu'à janvier 1993 (où la longueur moyenne peut atteindre 8 mm). Ce mollusque est absent entre février et mai 1993 (sa disparition peut être reliée aux températures minimales hivernales). La biomasse (Fig. 46) est maximale en septembre 1992 (jusqu'à 2,7 g/m²).

La présence (à tous les niveaux) de *B. reticulatum* est tardive et est notée entre novembre 1992 et avril 1993. Ensuite, de nouveau en novembre 1993 (recrutement hivernal). Les densités (Fig. 48) ne sont pas élevées (22 à 110 individus/m²). La longueur moyenne maximale, enregistrée au niveau du fond, est de l'ordre de 4 mm (Fig. 49).



Chlamys glabra

Clanzig (*op. cit.*) rapporte que cette espèce prospère en mode abrité et qu'elle apparaît associée à des algues brunes (non indiquées par cet auteur).

Observations. Ce pélécyopode apparaît en juin 1992. Les densités et les biomasses varient respectivement entre 20 et 70 individus/m² et 2 et 12 g/m² (Fig. 50 et 51). La croissance est régulière et la longueur moyenne maximale (36 mm) est atteinte en avril 1993 (Fig. 52). L'analyse des variançes interstations (test de Fisher) indique une différence significative à 99% entre le centre et la bordure de la table; à 95%, entre le fond et le bord. C'est à dire que la moyenne des densités et des biomasses est significativement plus faible au bord. Ce qui confirmerait le caractère plus abrité de la zone centrale et profonde.

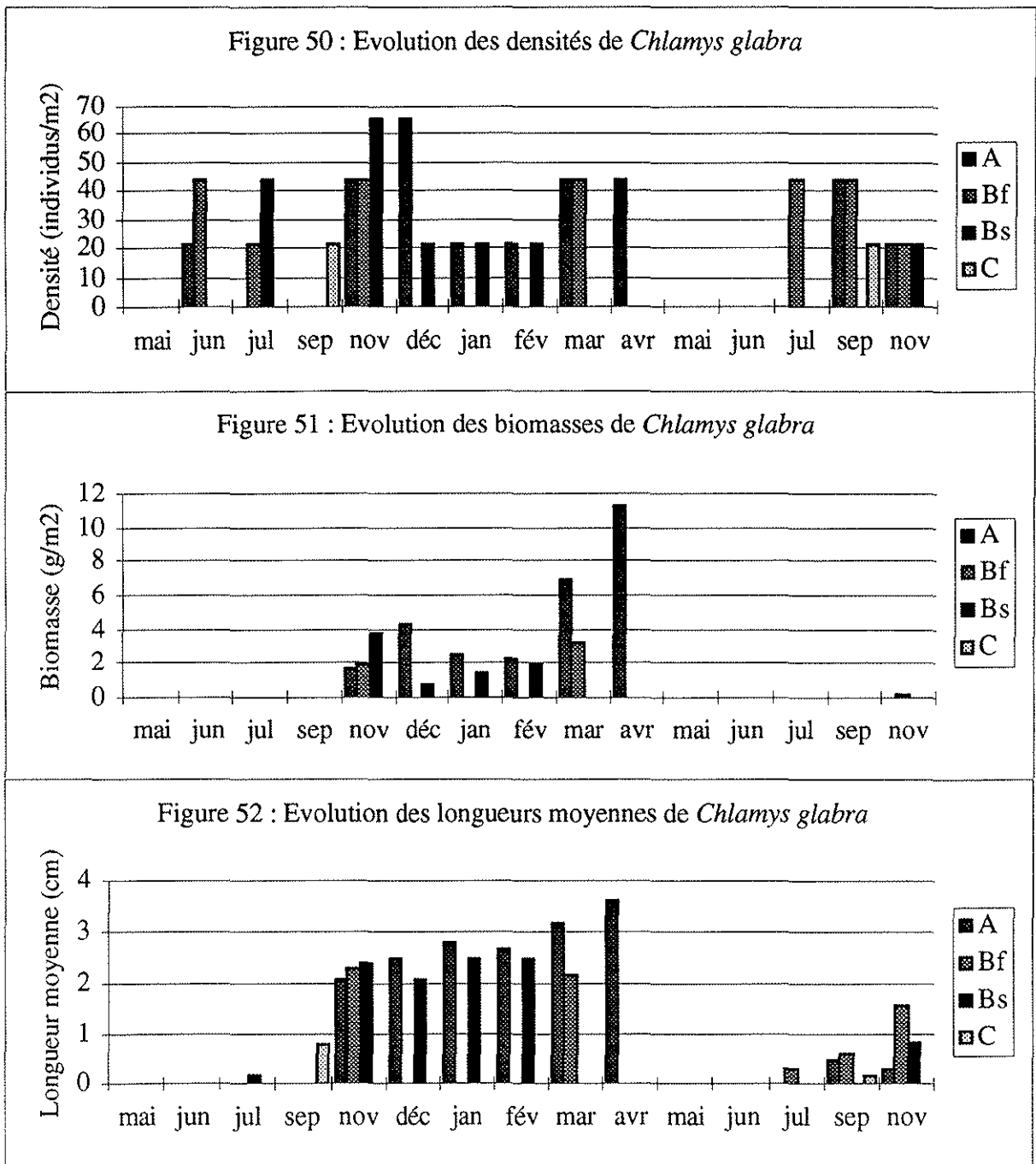


Figure 53 : Evolution des densités de *Crassostrea gigas*

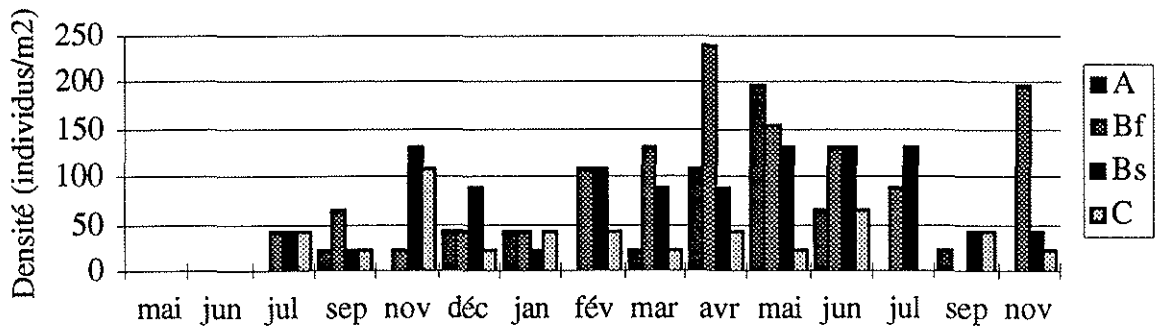


Figure 54 : Evolution des biomasses de *Crassostrea gigas*

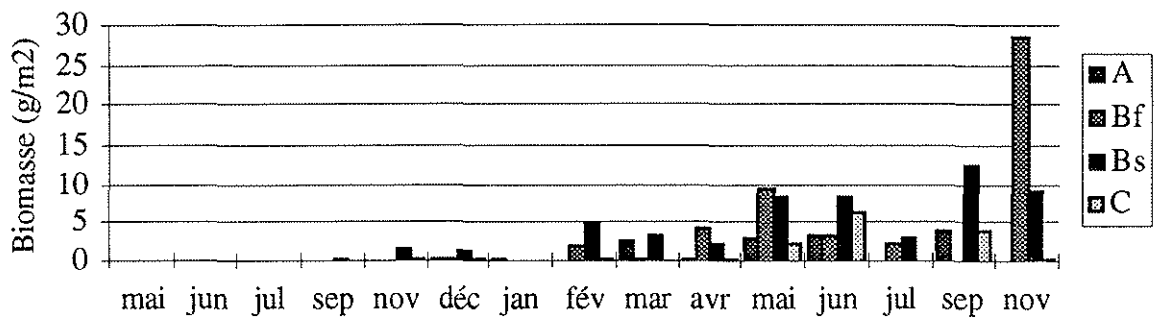
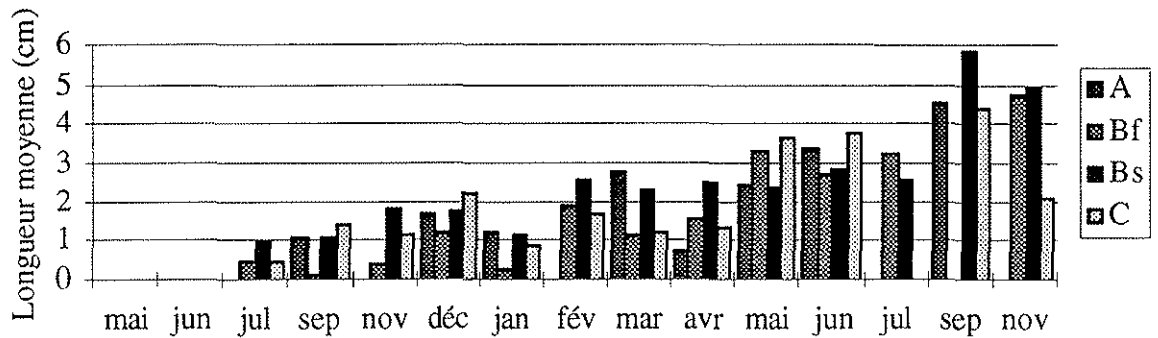


Figure 55 : Evolution des longueurs moyennes de *Crassostrea gigas*



Crassostrea gigas

C'est le pélecypode le plus cultivé dans l'étang de Thau. Il est nommé vulgairement huître creuse. Cette huître, originaire du Japon et de Corée, a été introduite en France à partir de 1966. Actuellement, dans l'étang de Thau, elle est importée d'Atlantique. Au moment de la reproduction, des larves trochophores, puis véligères sont émises dans le milieu; ces dernières se fixent sur le substrat vers la fin du printemps et donnent des jeunes individus dont certains se sont développés notamment sur nos plaques.

Les compétiteurs spatiaux et trophiques de *C. gigas* sont généralement les moules (*Mytilus galloprovincialis*, *Mytilus edulis*), les balanes et les ascidies (Arakawa, 1990; Dalby et Young, 1993).

Observations. Les premières jeunes huîtres sont apparues sur les collecteurs en juillet 92; la densité augmente en moyenne jusqu'aux mois d'avril-mai 93 (maximum de 150-242 individus/m²), puis le nombre des individus décroît (Fig. 53). L'analyse des variances (test de Fisher) montre que la moyenne des densités est significativement plus élevée, à 99%, au fond par rapport au centre et au bord de la table.

La croissance (Fig. 55) augmente régulièrement jusqu'au mois de septembre 1993 (5,85 cm de long et 5,4 cm de large en moyenne, à la station Bs). Les huîtres ont, dans l'ensemble, une meilleure croissance à la périphérie de la structure et dans les eaux de surface. L'évolution pondérale montre une augmentation jusqu'à un maximum de 12,7 g/m² en septembre 1993 dans les eaux superficielles (station Bs) et de 28,7 g/m² en novembre 1993 dans les eaux du fond (Fig. 54). Pour les biomasses, aucune différence significative n'apparaît entre les stations.

Modiolus adriaticus

C'est une espèce infralittorale (jusqu'à 75 m de profondeur), qui pénètre dans les étangs, et qui vit sur des fonds détritiques sableux ou vaseux (Poutiers, 1978 *in* Clanzig, *op. cit.*)

Observations. *M. adriaticus* s'installe sur les plaques en septembre 1992.

D'un point de vue numérique (Fig. 56), ce mytilidé est abondant en hiver, dans les eaux superficielles (jusqu'à 902 individus/m²) et en particulier, dans les zones centrales de la table conchylicole. L'analyse des variances interstations (tests de Fisher et de Sheffé) indique que la moyenne des densités est significativement (à 99%) plus forte au centre par rapport aux stations du fond et de la bordure. En profondeur, sa densité est toujours faible, inférieure à 154 individus/m² (Fig. 56). Un second recrutement de juvéniles est noté en septembre 1993.

D'un point de vue pondéral, les résultats obtenus sont intéressants (Fig. 57). Les valeurs de la biomasse sont toujours plus fortes au centre de la structure (et ensuite en position intermédiaire). Le maximum est obtenu en juillet 93 (1,7 g/m², au centre) juste avant les

Modiolus barbatus

Ce mytilidé est présent sur les substrats artificiels en Italie (Tursi *et al.*, *op. cit.*) et à Ashdod, en Méditerranée Orientale (Goren, *op. cit.*)

Observations. *M. barbatus* apparaît sur les plaques du fond en septembre 1992.

Au sein de la structure, les valeurs prises par la densité sont faibles (Fig. 59). Sauf en position centrale, elles sont constamment inférieures à 110 individus/m². Le maximum de densité est observé en novembre 1993, au centre de la table (594 individus/m²).

L'évolution de la biomasse montre un accroissement à partir d'avril 1993, qui n'est sensible qu'en position centrale au sein de la table : entre avril et novembre 1993, les valeurs passent de 0,3 à 2,3 g/m² (Fig. 60). L'analyse des variances interstations (test de Fisher) confirme que la moyenne des densités et des biomasses est significativement plus élevée au centre, à 99%, par rapport aux stations du bord et du fond.

La croissance est ralentie en hiver (entre 0,23 et 0,58 cm pour la longueur moyenne). Elle s'accélère au mois de mai 1993 et les adultes atteignent une taille moyenne qui varie entre 1,05 et 1,17 cm de long (Fig. 61).

En septembre 1993, un second recrutement de juvéniles a lieu, mais les adultes cohabitent encore avec ces jeunes individus, ce qui explique les valeurs encore élevées de la taille et de la biomasse. (le "trou" observé en juillet 93, dans les eaux superficielles, s'explique peut-être par une absence temporaire des individus due à une exclusion compétitive?).

Des épibioses sont parfois observées sur les valves de ce mytilidé. Elles sont le fait de petites actinies (par exemple, jusqu'à 7 individus sur une grande modiole, en juillet 1993).

Figure 59 : Evolution des densités de *Modiolus barbatus*

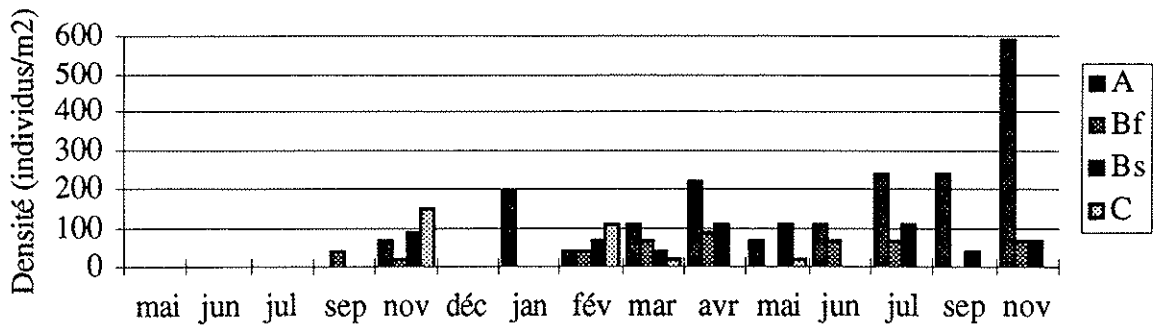


Figure 60 : Evolution des biomasses de *Modiolus barbatus*

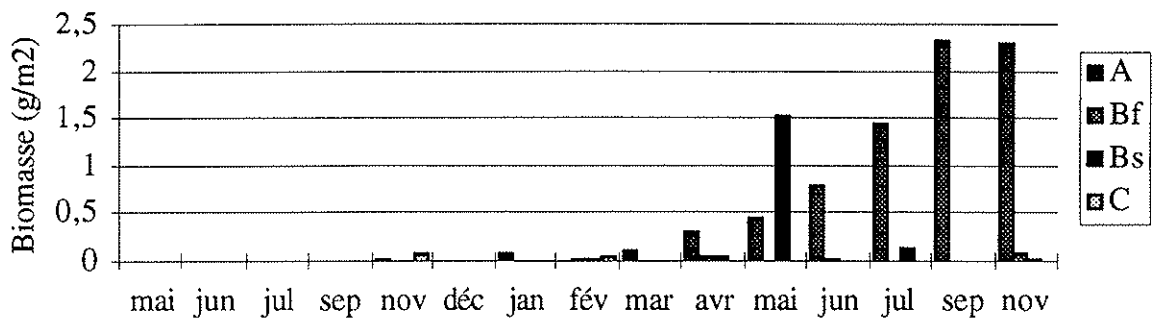
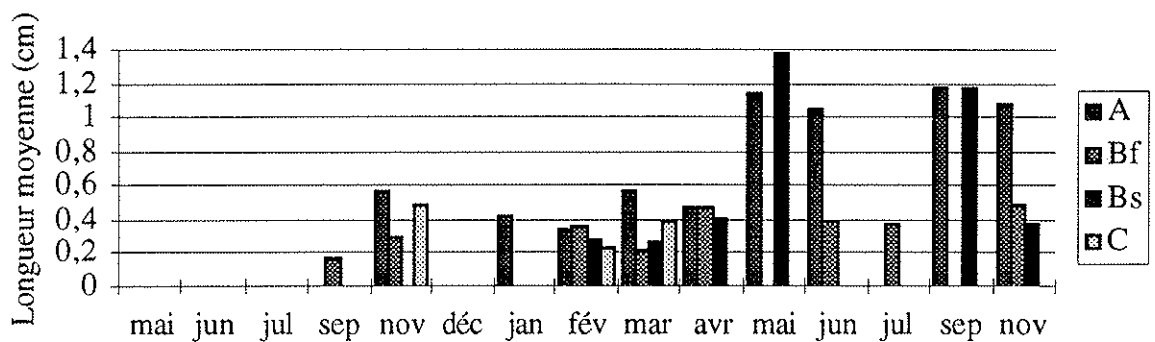


Figure 61 : Evolution des longueurs moyennes de *Modiolus barbatus*



Musculus marmoratus

Sur nos collecteurs, ce petit mytilidé a été souvent recolté dans des replis de la tunique des adultes d'*Ascidia mentula*. Géhant et Jeanneret (1984) n'ont jamais trouvé cette espèce sous les parcs conchylicoles de l'étang de Thau mais une étude révèle qu'elle peut être abondante sous une structure ostréicole (Lamy et Guelorget, 1995). Elle a été trouvée abondamment dans le fouling colonisant les moules de l'étang de Thau et du port de Sète (Cristofini, *op. cit.*).

Observations. Les variations numériques (Fig. 62) de *M. marmoratus* montrent dès juillet 92 un enrichissement progressif en nombre d'individus, jusqu'au mois de novembre 1992 (1716-2068 individus/m²). La taille moyenne augmente et varie entre 0,13 à 0,80 cm (Fig. 64). La croissance est plus rapide à la périphérie de la table. A partir de novembre, la densité s'affaisse progressivement jusqu'en mai 1993 (Fig. 62), tandis que la taille moyenne des individus augmente encore (Fig. 64) et s'étale de 0,80 à 1,24 cm (en juillet). Un second recrutement de juvéniles s'observe en septembre 1993 (0,15 cm de long). Ceux-ci cohabitent encore avec des adultes, dont le nombre décroît en automne. Les variations pondérales (Fig. 63) suivent celles de la densité (le maximum est noté 21,6 g/m² en mai 93, à la station Bs). L'analyse des variances interstations montre que la moyenne des biomasses est significativement plus élevée (à 95%) en position intermédiaire qu'en bordure de la structure conchylicole.

Figure 62 : Evolution des densités de *Musculus marmoratus*

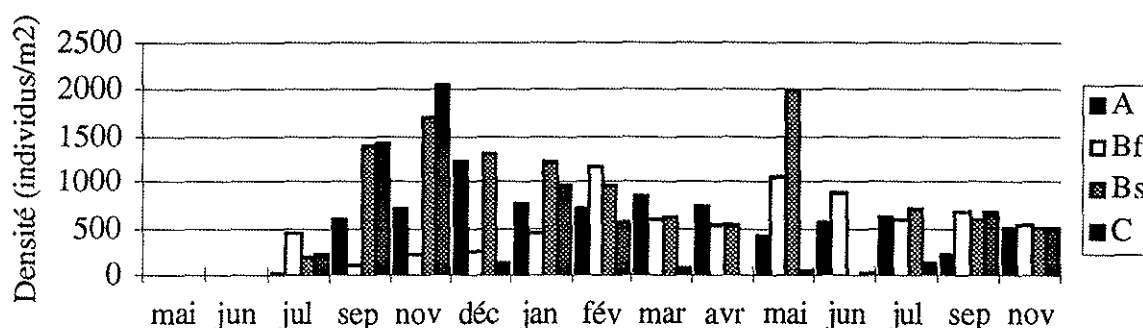
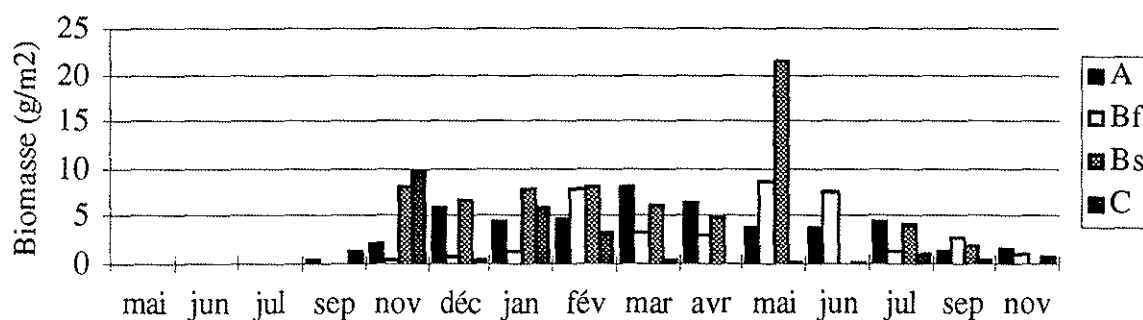
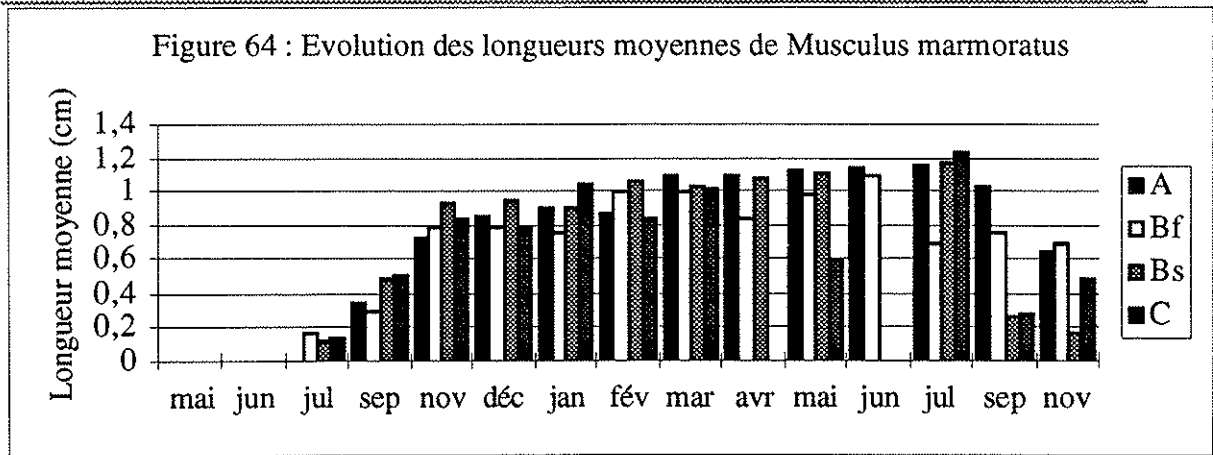


Figure 63 : Evolution des biomasses de *Musculus marmoratus*





Mytilus galloprovincialis

Cette moule peut être rencontrée, aussi bien en mer (jusqu'à 130 m de profondeur comme au large de Nice selon Arnaud, 1978) que dans les lagunes. C'est une espèce qui pénètre jusqu'en zone III dans l'échelle de confinement, d'après Guelorget et Perthuisot (1983). En ce qui concerne son existence générale dans le fouling, j'ai noté qu'en Italie, elle est présente sur les valves d'*Ostrea edulis* du delta d'Ebre (Perera *et al.*, *op. cit.*) ou sur des substrats durs artificiels (Tursi *et al.*, *op. cit.*).

Ce mytilidé est fréquemment rencontré en élevage, notamment dans l'étang de Thau, où sa production annuelle atteint 5800 tonnes/an (Hamon et Tournier, 1990).

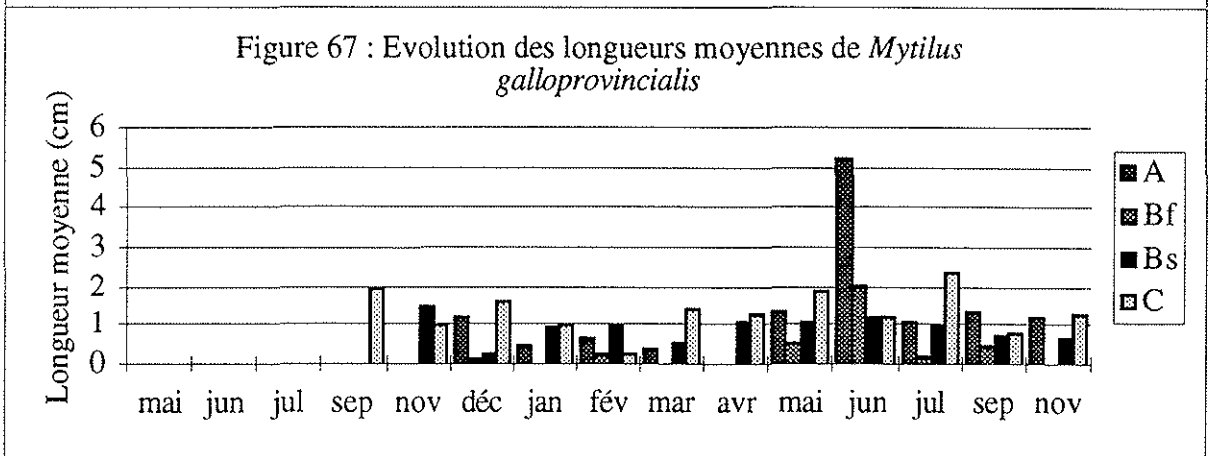
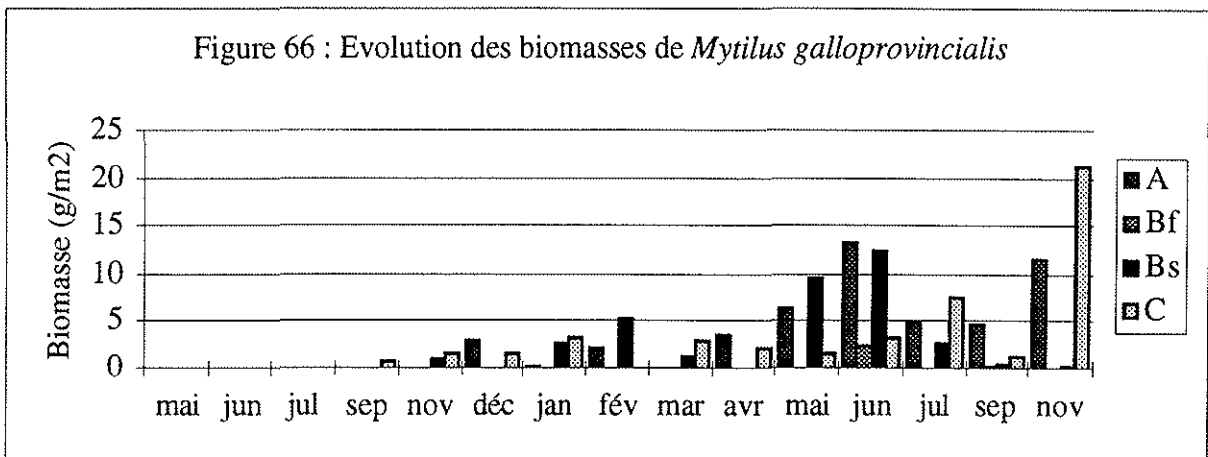
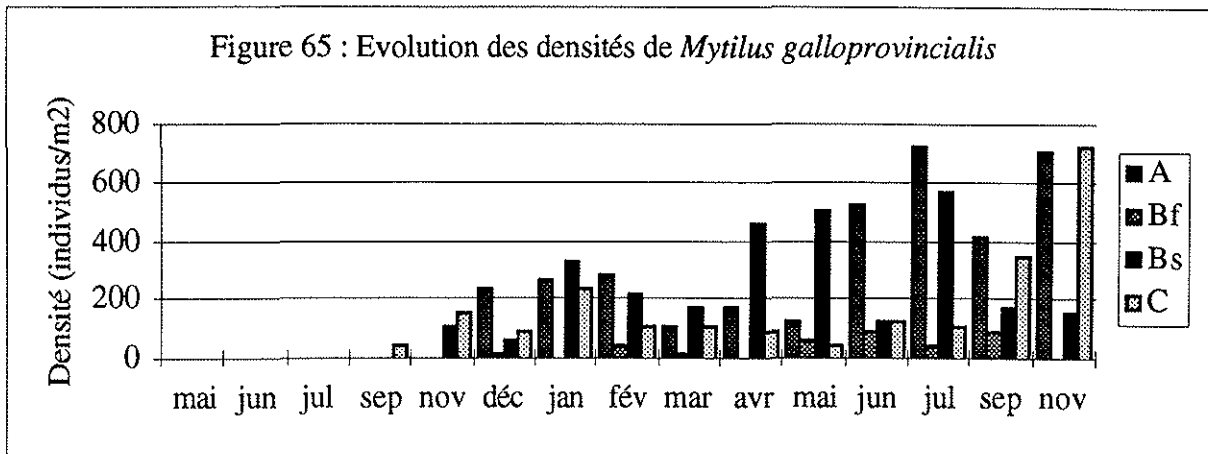
Observations. *M. galloprovincialis* apparaît en septembre 1992 en bordure de la table (Fig. 65). Dans un premier temps, les larves se sont fixées sur les plaques immergées au bord, à l'aide de leur byssus. Entre novembre et décembre, la fixation progresse en direction du centre. L'abondance numérique et pondérale des individus est toujours plus élevée dans les eaux de surface qu'au voisinage du fond (Fig. 65 et 66). L'analyse des variances interstations (tests de Fisher et de Sheffé) indique que la moyenne des densités est significativement plus faible au fond qu'aux stations superficielles centrale et intermédiaire (à 99%) et à celle de la bordure (à 95%). Une seule différence significative (à 95%) apparaît pour les biomasses, entre le centre et la station intermédiaire profonde (plus faible à ce dernier niveau).

Les variations numériques (Fig. 65) sont assez irrégulières d'un mois à l'autre mais la tendance générale tend à un accroissement du nombre d'individus au printemps 1993 (jusqu'à 500 individus/m²). En septembre 1993 (Fig. 65), la densité décroît, des nouveaux juvéniles apparaissent sur les plaques, ils sont plus nombreux qu'en 1992 et en novembre, la densité retrouve rapidement des valeurs élevées (726 individus/m² en bordure).

L'évolution pondérale (Fig. 66) tend vers une augmentation de la biomasse au printemps 93 (jusqu'à 6,4 g/m², au centre, en juin). En été, la biomasse chute (suite à l'émission des produits génitaux et à la mortalité des adultes) mais en novembre 93, elle s'élève

(jusqu'à 21,4 g/m², en bordure de la table) à la suite du recrutement plus important de jeunes moules.

La longueur moyenne des individus dépasse rarement 2 cm, à cause de la dominance de jeunes individus dans les populations (Fig. 67).



Parvicardium exiguum

C'est une espèce signalée dans l'étang de Salses-Leucate, comme commune dans les herbiers (Mars, 1966; Clanzig, *op. cit.*). Clanzig rapporte que c'est le seul *cardiidae* en Méditerranée, qui ne soit jamais fouisseur, mais épiphyte, et qui possède une glande à

byssus qui soit fonctionnelle. La présence de cette glande explique comment cette espèce peut se retrouver sur les plaques. Je ne l'ai pas observé en épiphyte, mais peut être que le byssus est très fragile ou que les individus se sont détachés, lors du transfert des collecteurs. Ce filtreur peut être considéré comme un indicateur d'accumulation de matière organique (Arnaud et Leung Tack, 1971).

Observations. L'examen des variations numériques (Fig. 68) montre une phase de recrutement printanier, qui débute en juin 1992, en bordure de la table conchylicole, et se poursuit jusqu'en janvier 1993 (maximum en janvier de 792 individus/m² à la station Bs).

La densité chute en février, à la suite d'une mortalité des plus jeunes individus, due aux conditions rigoureuses en hiver car les histogrammes de taille (Fig. 70) montrent que celle-ci augmente en février, en particulier au centre, où les individus ont une taille moyenne de 1,2 cm. Les variations pondérales (Fig. 69) suivent celles de la densité (maximum en janvier de 2,3 g/m² à la station Bs).

L'analyse des variances interstations (test de Fisher) montre que la moyenne des densités et des biomasses est significativement plus importante dans la zone centrale de la table.

Au cours du printemps et de l'été 1993, quelques rares et gros individus persistent. En septembre et novembre 1993, on observe un recrutement de juvéniles dont la taille moyenne varie entre 0,11 et 0,15 cm (Fig. 70).

Figure 68 : Evolution des densités de *Parvicardium exiguum*

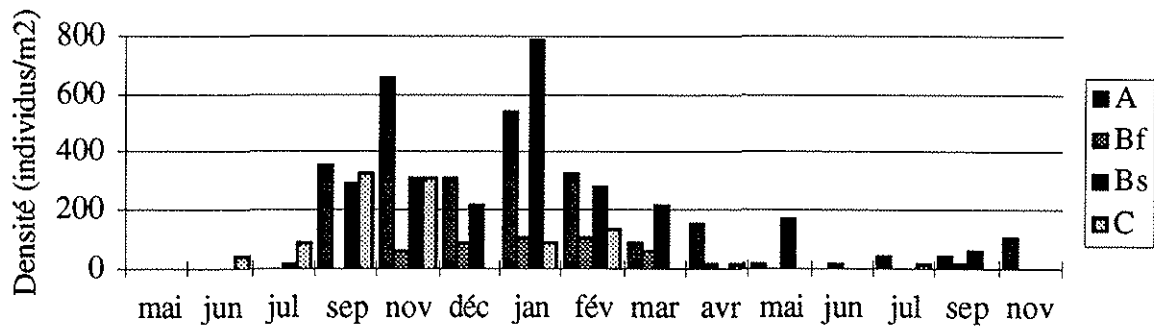


Figure 69 : Evolution des biomasses de *Parvicardium exiguum*

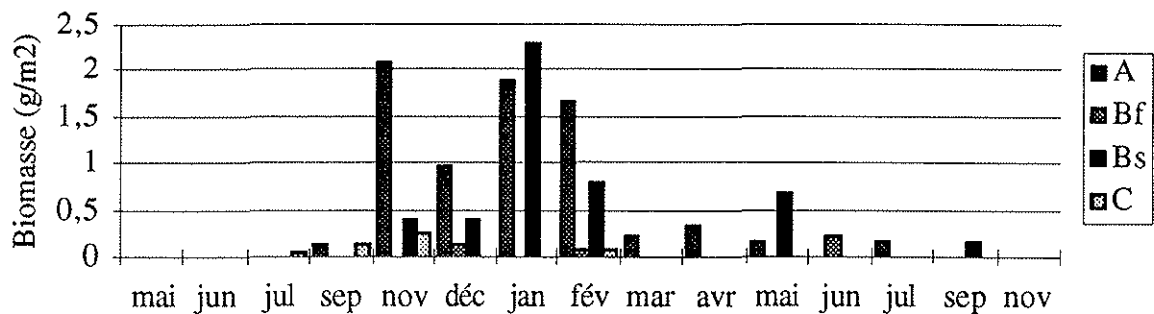
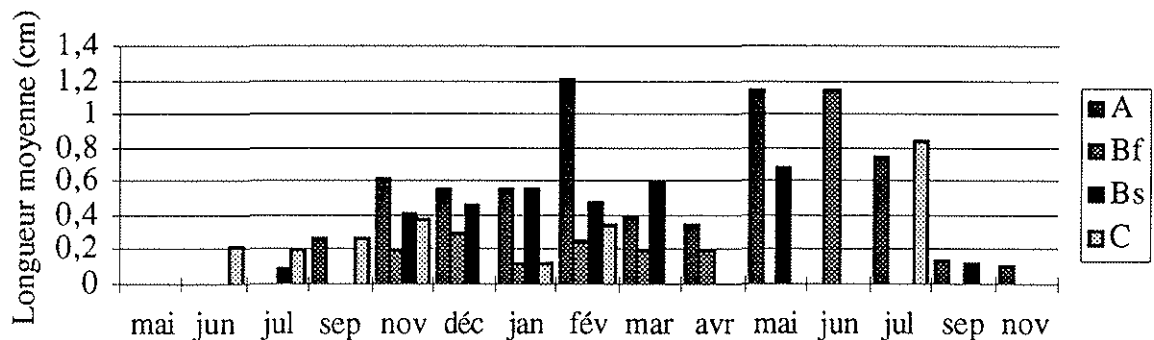


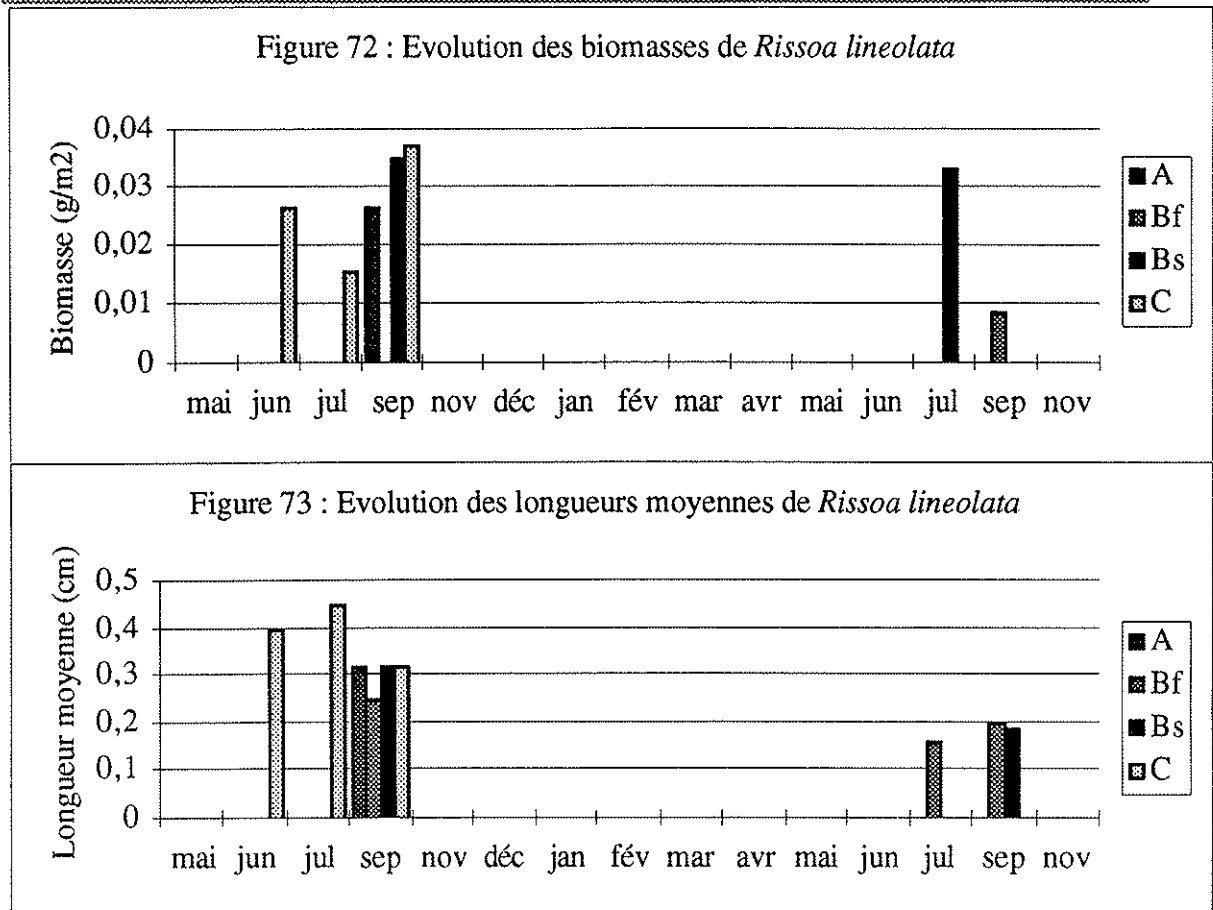
Figure 70 : Evolution des longueurs moyennes de *Parvicardium exiguum*



Rissoa lineolata

C'est un gastéropode brouteur, lié à la végétation. D'après Clanzig (1987), *R. lineolata* est commun en Méditerranée, dans les herbiers des étangs.

Observations. *R. lineolata* est présent sur tous les collecteurs en juin 1992. Il est absent en hiver et ne réapparaît qu'en juillet 1993. Ses densités sont inférieures à 400 individus/m² (Fig. 71). Les biomasses présentent des valeurs très faibles (Fig. 72). La longueur moyenne des individus ne dépasse pas 2 mm (Fig. 73).



Venerupis aureus (*Ruditapes aureus*)

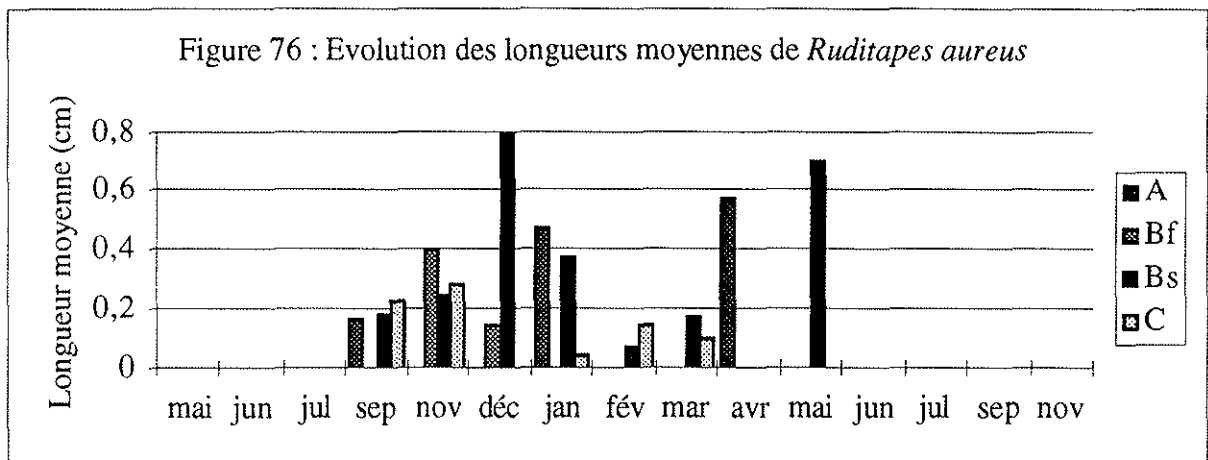
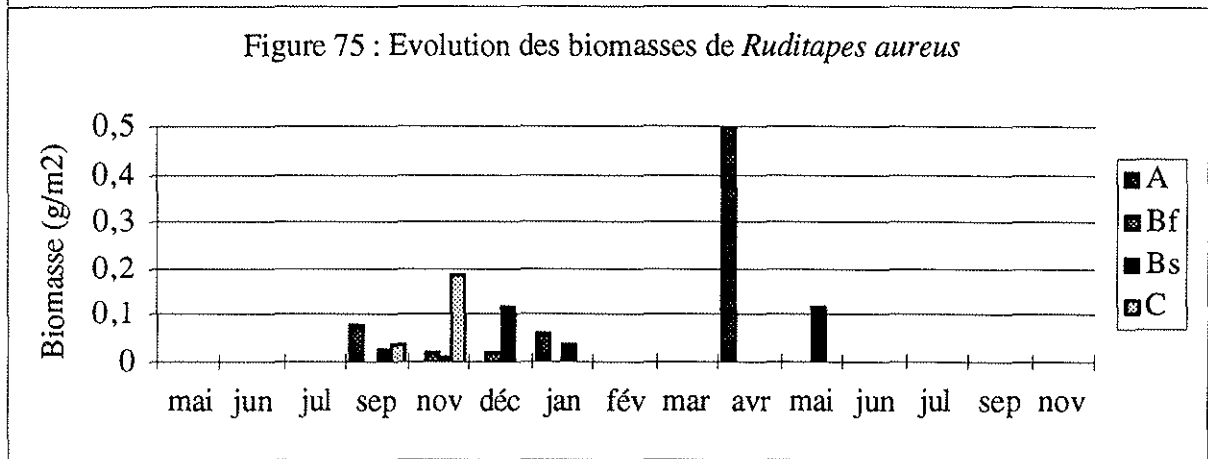
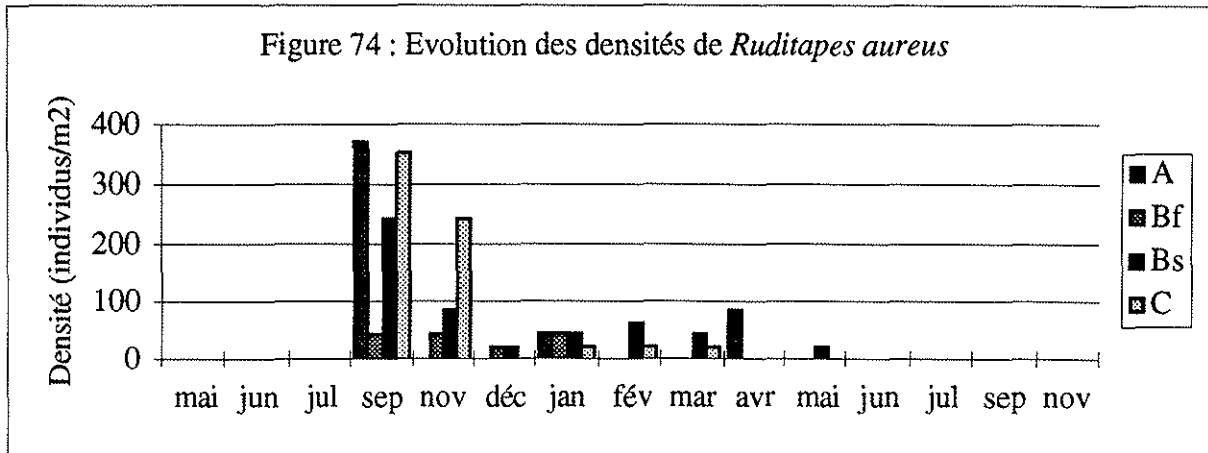
Cette espèce, communément appelée "clovisse", est abondante dans l'étang de Thau, où elle est récoltée pour la consommation et la vente.

Elle vit normalement enfouie sous quelques centimètres de sédiment, sables et sables vaseux (Mayère, 1979). Sa présence sur les plaques ne concerne que des individus, de taille inférieure à 10 mm; Clanzig (*op. cit.*) explique que, dans l'étang de Salses-Leucate, sa taille diminue avec le confinement; on peut donc supposer que la petite taille des clovisse présentes au niveau de la table, est induite par le confinement de la structure (les courants étant ralentis par le "rideau" des cordes).

Observations. Les clovisse apparaissent sur toutes les plaques en septembre 1992 (Fig. 74). On note alors un recrutement maximal de jeunes individus (entre 244 et 374 individus/m²) dans les stations de surface. Ce recrutement automnal ne se renouvelle pas en 1993. Il n'y a pas de recrutement printanier de juvéniles d'une année à l'autre (les clovisse ont plusieurs pontes, généralement au printemps et à l'automne). La densité (Fig. 74) décroît à partir de novembre 1993 (les jeunes individus sont très sensibles aux conditions hydrologiques rigoureuses de l'hiver). Ensuite le nombre des individus se maintient à des valeurs faibles (inférieures à 90 individus/m²). La taille moyenne des individus (Fig. 76) augmente jusqu'à décembre 1992 (0,8 cm à la station Bs), puis décroît en janvier : à la mortalité des jeunes individus, s'ajoute une migration des

individus plus âgés. Il semble qu'en février, il y ait un petit recrutement des quelques individus, car la taille augmente de nouveau en avril et mai (0,7 cm). Ensuite les individus émigrent, vraisemblablement en direction du sédiment, ou meurent.

Les biomasses sont faibles (Fig. 75).



7. Crustacés (déterminations spécifiques d'après Chevreux et Fages, 1925; Bouvier, 1940; Perrier, 1968; Southward et Crisp, 1963; Bellan-Santini *et al.*, 1982)

Amphitoe vaillanti

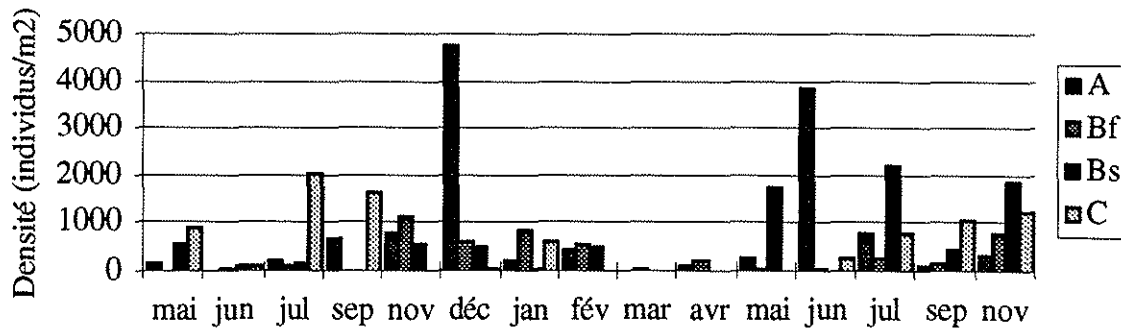
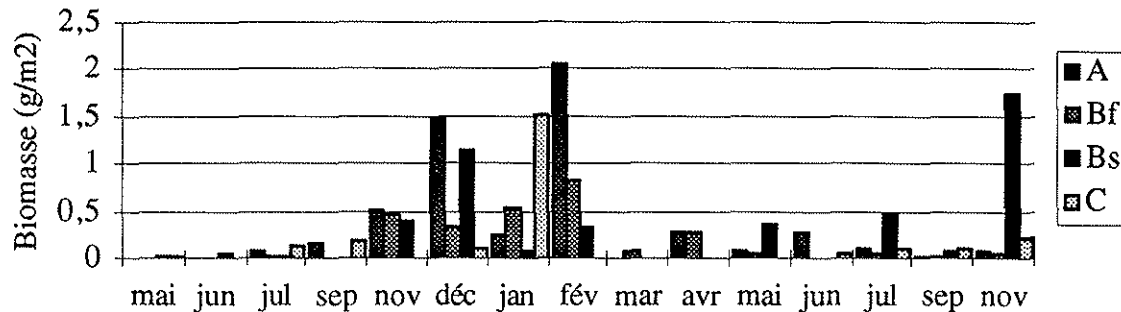
C'est une espèce rencontrée dans les algues, les spongiaires et les grappes d'ascidies simples qui garnissent les parois des quais et les jetées, ainsi que dans la faune des bouées (Perrier, 1968).

Observations. Un recrutement de juvéniles a lieu dès le mois de mai 1992, dans les eaux de surface et dès juin, au voisinage du fond. Ce recrutement se renouvelle en mai/juin 1993, mais de manière plus massive. Au cours du temps, cet amphipode ne montre pas une préférence pour un certain niveau de profondeur et sa présence est considérée comme constante au sein de la table. Son cycle de vie présente un maximum numérique qui varie au cours du temps, selon l'abondance algale.

Dans les eaux de surface, au centre de la table, la densité maximale (4752 individus/m²) a lieu en décembre 1992 (Fig. 77). Elle peut être reliée à l'abondance des thalles de *Dasya hutchinsiae* (97,3 g/m²). Au même endroit, un second pic (3872 individus/m²) apparaît en juin 1993, lié à la charge de *Sargassum muticum* (911,2 g/m²). En bordure de la table, le maximum de densité (2068 individus/m²) se produit en juillet 1992 et on note en même temps l'abondance de thalles de *Polysiphonia* (18,5 g/m²) et de *Dasya hutchinsiae* (18,5 g/m²).

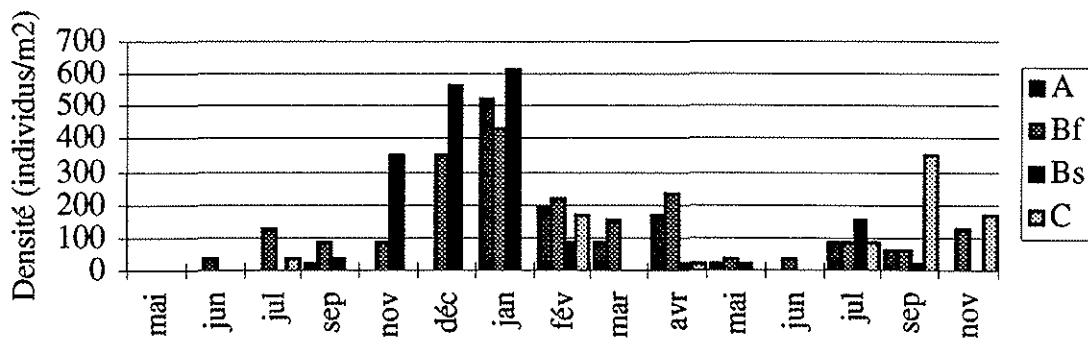
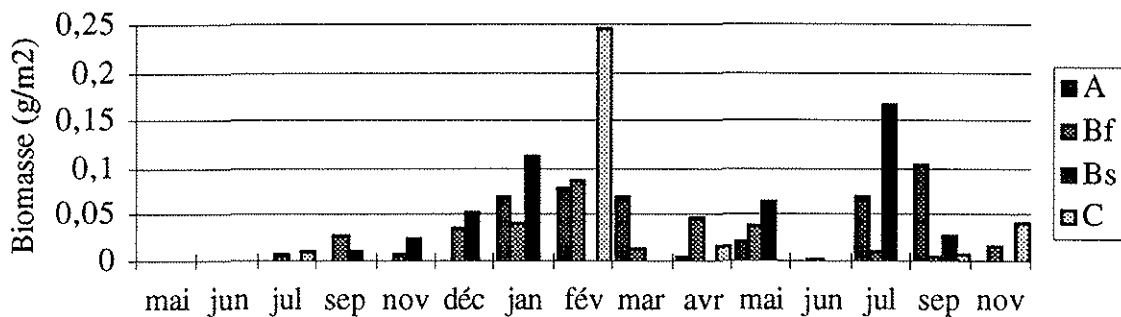
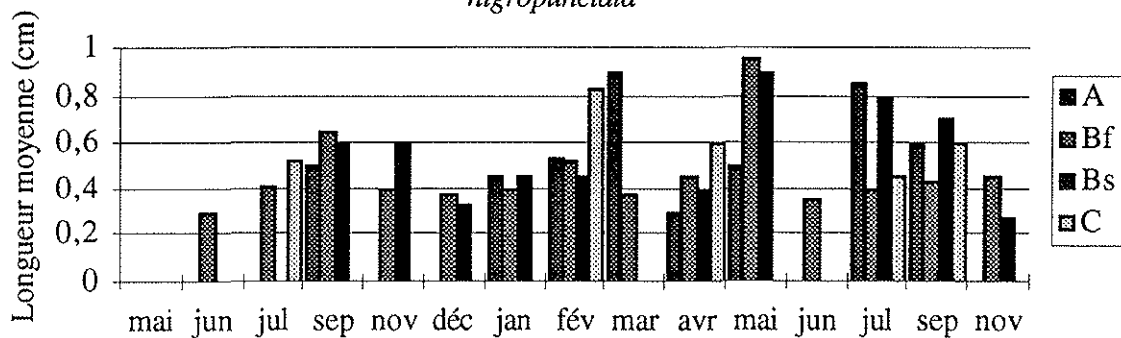
Au voisinage du fond, les variations de la densité de *A. vaillanti* suivent l'abondance plus ou moins grande de *Dasya hutchinsiae*.

L'évolution de la biomasse (Fig. 78) tend vers un maximum hivernal, qui a lieu selon les stations, de décembre à février (entre 0,8 et 2 g/m²).

Figure 77 : Evolution des densités de *Ampithoe vaillanti*Figure 78 : Evolution des biomasses de *Amphithoe vaillanti*

Anthura nigropunctata

Observations. les premiers juvéniles apparaissent en juin 1992, sur des plaques immergées au voisinage du fond (44 individus/m²). Un nouveau recrutement débute de manière identique en juin 1993 (Fig. 81). Au cours du temps, cet isopode est représenté de manière quasi constante au niveau du fond, plus aléatoirement dans les eaux superficielles. Son cycle de vie présente un maximum numérique en hiver qui a lieu en janvier 1993, sa densité atteint alors des valeurs comprises entre 440 et 616 individus/m² (Fig. 79). La biomasse (Fig. 80) présente également un maximum en hiver, qui a lieu, suivant les stations, entre le mois de janvier et le mois de février (entre 0,07 et 0,25 g/m²). Cependant, un second maximum est noté entre juillet et septembre 1993 (jusqu'à 0,17 g/m²) : parmi les adultes présents, certains sont des femelles portant soit des embryons, soit des juvéniles d'une taille de 2 mm. En septembre 1992, la présence de quelques femelles portant des embryons était aussi notée.

Figure 79 : Evolution des densités d'*Anthura nigropunctata*Figure 80 : Evolution des biomasses d'*Anthura nigropunctata*Figure 81 : Evolution des longueurs moyennes d'*Anthura nigropunctata*

Groupe des *Aoridae*

Nous traitons ici du groupe des *Aoridae*, qui comprend deux espèces : *Aora typica* et *Microdeutopus anomalus*; la première est plus fréquente et abondante que la seconde. Il aurait fallu plus de temps pour distinguer et compter les juvéniles de ces deux espèces, qui sont semblables morphologiquement. Seuls les adultes de *M. anomalus*, de grande taille, ont été distingués avec certitude (en juillet 1992 et de décembre à février 1993, en novembre 1993). Je n'ai jamais rencontré *Microdeutopus gryllotalpa*, pourtant commun en milieu lagunaire.

Aora typica. C'est une espèce sciaphile rencontrée dans les milieux à affinités coralligènes (Bellan-Santini, 1971); dans les algues, les spongiaires et les grappes d'ascidies simples qui garnissent les parois des quais et les jetées, ainsi que dans la faune des bouées (Perrier, 1968).

Microdeutopus anomalus. Cet amphipode est cité à Arcachon, dans les peuplements des piliers de la jetée d'Ayrac (de Coutures, 1967). Perera *et al* (*op. cit.*) le citent sur les valves des huîtres et des moules cultivées du delta d'Ebro.

Observations.

Les aoridés apparaissent sur toutes les plaques dès le premier mois d'immersion, en mai 1992. Leur présence est constante au cours du temps et en tous points de la table. Les plus fortes densités sont recensées en juin et juillet 1992 (selon les stations, entre 21296 et 46112 individus/m²) et elles concernent des jeunes individus (Fig. 82). Ensuite, jusqu'à novembre 1993, la densité dépasse rarement 1500 individus/m² (sauf au voisinage du fond, en mai 1993 où elle atteint 25432 individus/m²). Les maxima de biomasse (Fig. 83) sont enregistrés dans les eaux superficielles en mars 1993 (entre 0,62 et 1,01 g/m²); dans les eaux de fond, en janvier 1993 (1,73 g/m²). La valeur pondérale élevée notée en janvier 1993, au fond, est due à *M. anomalus*, dont les individus ont une grande taille (jusqu'à 9 mm pour les mâles et 10 mm pour les femelles). Parmi les femelles de janvier 1993, certaines sont ovigères. On note également la présence au fond, de femelles ovigères de *M. anomalus*, en novembre 1993.

Figure 82 : Evolution des densités des Aoridae

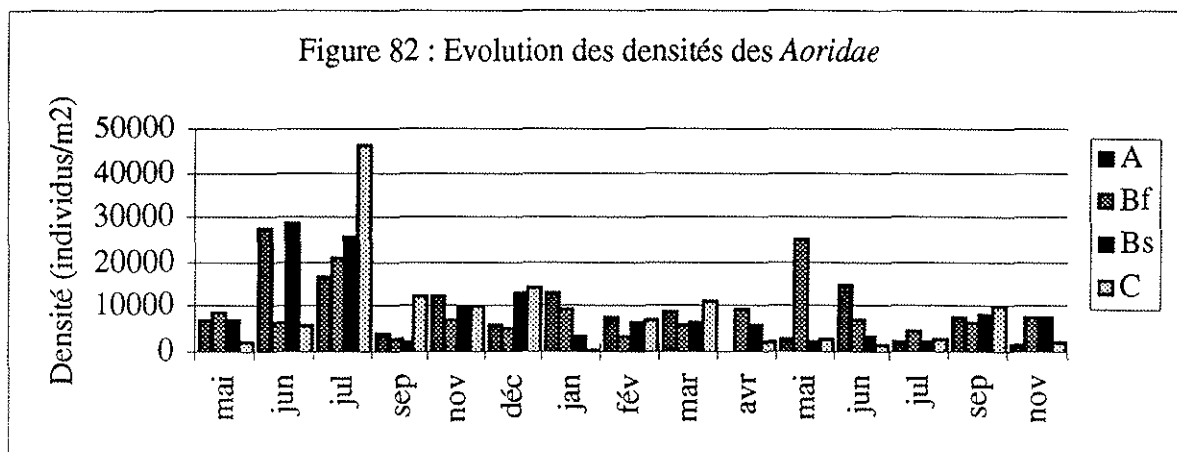
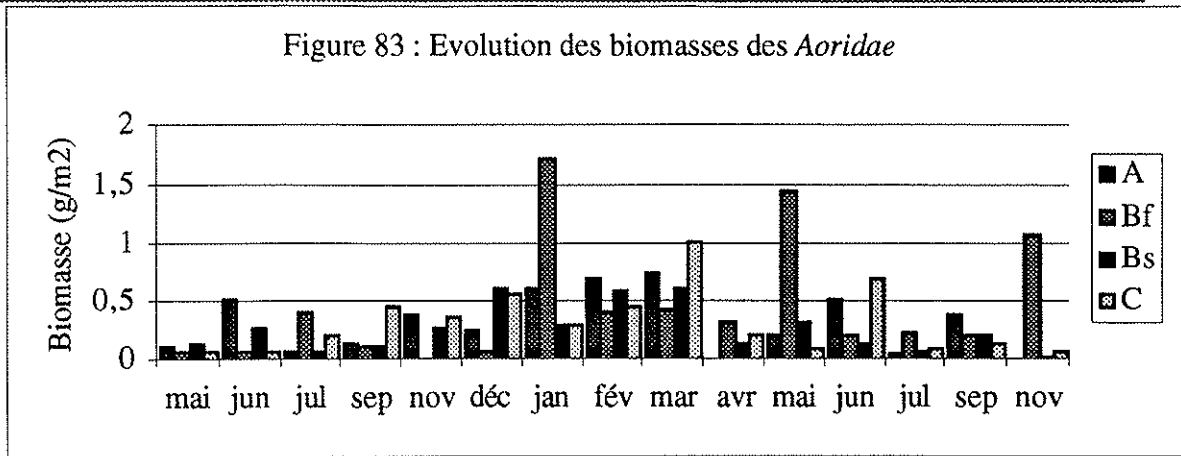


Figure 83 : Evolution des biomasses des *Aoridae*

Balanus amphitrite et *Balanus eburneus*

En dehors de la Méditerranée, ces deux espèces font partie du fouling étudié en Floride (Mook, 1980; Bros, 1987 b); *B. amphitrite* est également une des espèces dominantes dans le fouling d'estuaires du SE de l'Inde (Santhakumari et Nair, 1984) et dans les eaux côtières du Koweït (Jacob, 1987). Le genre peut parfois devenir dominant dans le fouling d'installations aquacoles, comme *Balanus improvisus*, en mer du Japon (Kashin et Kuznetsova, 1985).

En Italie, Vaccarella *et al.* (1977) signalent que *B. amphitrite* montre une préférence pour les eaux superficielles et qu'avec *B. eburneus*, elle colonise facilement les substrats dans les eaux polluées.

Guelorget et Perthuisot (1983) classent *B. amphitrite* en zone IV de confinement.

Les modalités de la fixation des larves de *B. amphitrite* ont été étudiées en laboratoire par Mullineaux et Butman (1991). Ces auteurs démontrent que les mouvements des larves résultent d'abord d'un transport passif par les courants, jusqu'au point de contact avec le substrat, et qu'ensuite, dans les stades d'exploration et d'attachement, les larves ont un comportement actif en fonction de la direction du flux et du cisaillement.

Gherardi *et al.* (1981) ont trouvé que les larves ont un comportement sciaphile mais que des facteurs tels que la distribution spatiale, le grégarisme, le voisinage (serpules) et le degré d'épibiose doivent être pris en compte dans l'installation des balanes.

Observations. *B. amphitrite* s'installe en juin 1992 sur toutes les plaques, en particulier sur les inférieures : 59 individus/plaque, contre 1 à 8 en surface. Cela correspond aux périodes d'installation, principalement printannière et estivale, de cette espèce en Méditerranée : en Italie, entre mai et septembre, dans la lagune de Venise (Relini *et al.*, 1972) et entre avril et octobre dans la mer Piccolo de Taranto (Cecere et Matarese, 1983); en Espagne, entre avril et mai, dans le port de Barcelone (Arias et Morales, 1979).

B. amphitrite est régulièrement présente au cours du temps et en tous points de la table. Deux pics de densité sont notés (Fig. 84). Le premier a lieu en décembre 1992, au centre

de la structure (5808 individus/m²) et le second, en mai 1993, en position intermédiaire (28512 individus/m²).

Le diamètre moyen des balanes (fixées sur les plaques) augmente rapidement entre juin et septembre 1992 (Fig. 86); ensuite, il reste plus ou moins stable jusqu'à l'été 1993. Les tailles moyennes maximales des individus sont atteintes au printemps 1993 et mesurent jusqu'à 10,7 mm. A partir de septembre 1993, on observe un second recrutement de petites balanes, d'une taille de 1 à 3 mm, qui se poursuit jusqu'en novembre; à cette dernière date, on observe de nombreux juvéniles fixés sur des adultes.

En ce qui concerne la moyenne numérique et biométrique, aucune différence significative (ANOVA) n'apparaît entre les deux faces d'une même plaque, ni entre les stations.

La biomasse (Fig. 85) est maximale en mai et juin 1993, dans les eaux de fond (respectivement 22 et 20,4 g/m²). Dans les eaux superficielles, elle est plus importante au centre qu'à la périphérie de la table (sauf en juillet et novembre 1993). Les tests de variance interstations (ANOVA) montrent que la moyenne des biomasses est significativement plus faible à la périphérie de la table, dans les eaux de surface.

Les premières épibioses sont observées à partir de juillet 1992, régulièrement sur des balanes elles mêmes et sur les tuniques des ascidies solitaires (*Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*); occasionnellement sur des valves de mytilidés, telles celles de *Musculus marmoratus* (en septembre 1992) et de *Mytilus galloprovincialis* (adultes).

Quelques femelles ovigères sont observées en septembre, novembre 1992, et en janvier 1993; elles sont particulièrement abondantes en mai 1993, puis leur nombre décroît jusqu'en juillet.

Les premières mortalités (tests vides ou traces) sont notées en avril 1993, en bordure de la table. Au dernier mois d'immersion, on recense, par exemple, au centre, en position intermédiaire et en bordure, respectivement 106, 107 et 24 tests vides pour 27, 4 et 91 balanes vivantes. La compétition interspécifique est souvent citée comme un facteur important de mortalité chez les balanes (*in* Bourget et Lacroix, 1973; McDougall, 1943; Fuller, 1946; Connell, 1961; Cory, 1967; Meadow, 1969). La masse des autres épibiontes (ascidies, spongiaires..) couvre les balanes et les empêche de filtrer.

Figure 84 : Evolution des densités de *Balanus amphitrite*

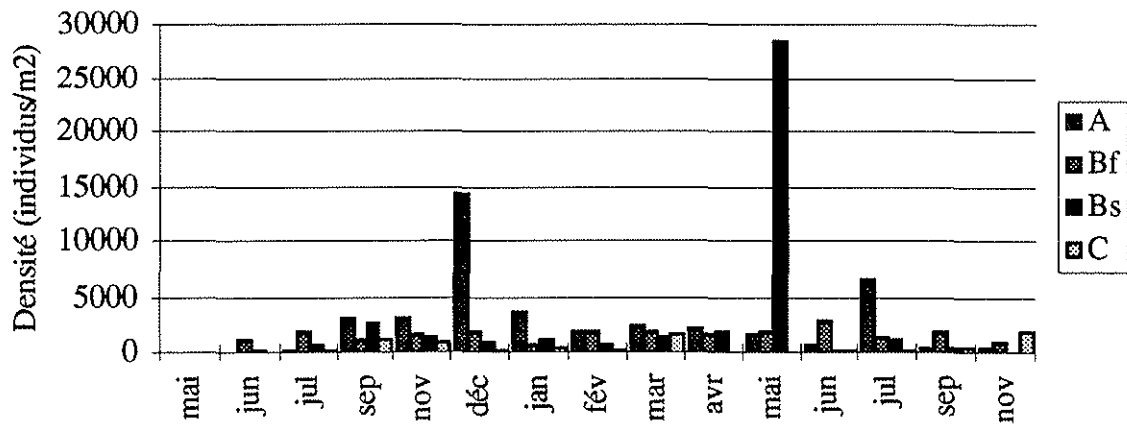


Figure 85 : Evolution des biomasses de *Balanus amphitrite*

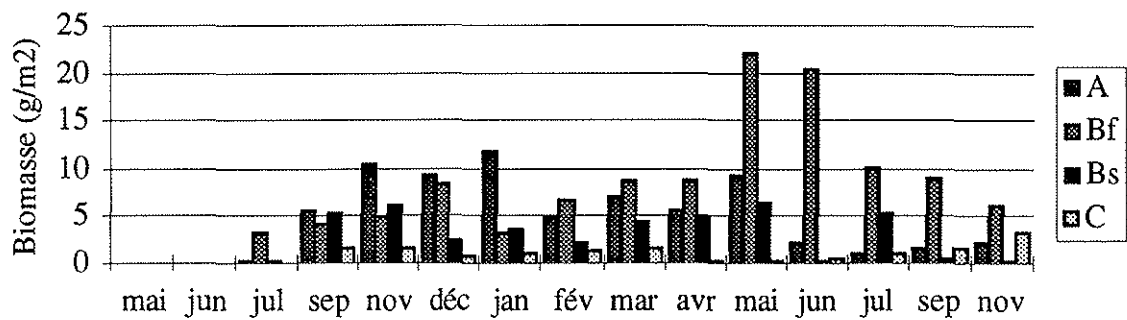
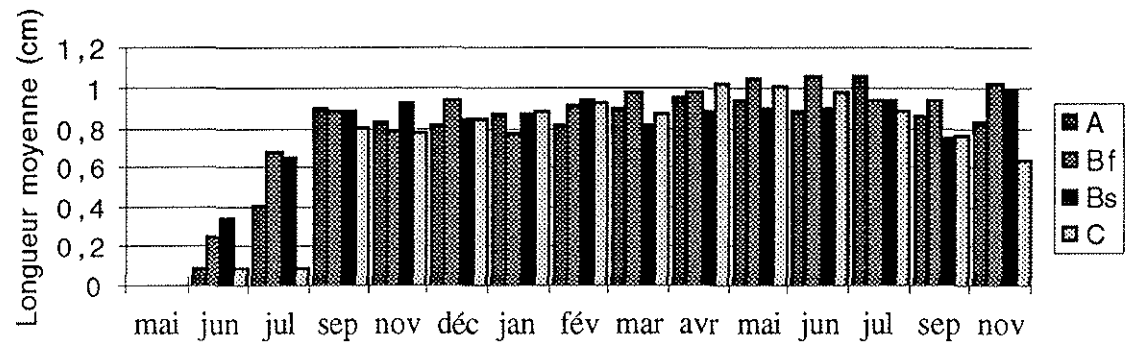


Figure 86 : Evolution des longueurs moyennes de *Balanus amphitrite*



Balanus eburneus est rare. Elle est représentée par quelques individus en 1992, en novembre et en 1993, en janvier et d'avril à juin. Le diamètre varie entre 7 et 16,5 mm.

Caprella aequilibra

En France, on trouve cette espèce, à Arcachon, dans les peuplements des piliers de la jetée d'Ayrac (de Coutures, 1967). Elle est très abondante dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau (Cristofini, *op. cit.*). Elle est aussi une des espèces

caractérisant l'épifaune de cordes à moules de la ria de Arosa en Espagne (Tenore *et al.*, *op. cit.*) et de l'étang de Diana, en Corse (de Casabianca *et al.*, *op. cit.*).

Observations. Sa présence sur les plaques est notée dès le mois de mai 1992. Elle est absente sur une période s'étalant sur quatre mois, de février à mai 1993. Au cours du temps, elle n'apparaît qu'épisodiquement et de manière très peu abondante sur les plaques immergées au fond. Elle marque une préférence nette pour les eaux superficielles, en raison de l'abondance des algues. Deux maxima de densité sont recensés (Fig. 87). Le premier, en septembre 1992, au centre de la table (31152 individus/m²) est relié à l'abondance de deux rhodophycées, *Dasya* et *Polysiphonia* (représentant respectivement une biomasse de 24 et 22 g/m²). Le second maxima a lieu en juin 1993, en position intermédiaire, et il indique 63448 individus/m²; cette densité très élevée peut s'expliquer par l'abondance de l'algue verte, *Codium fragile* (dont la biomasse atteint 10 g/m²); ce maximum numérique correspond également au maximum pondéral (6,3 g/m²) de ce caprellidé (Fig. 88). La longueur moyenne des individus est généralement de 40 mm (Fig. 89).

Figure 87 : Evolution des densités de *Caprella aequilibra*

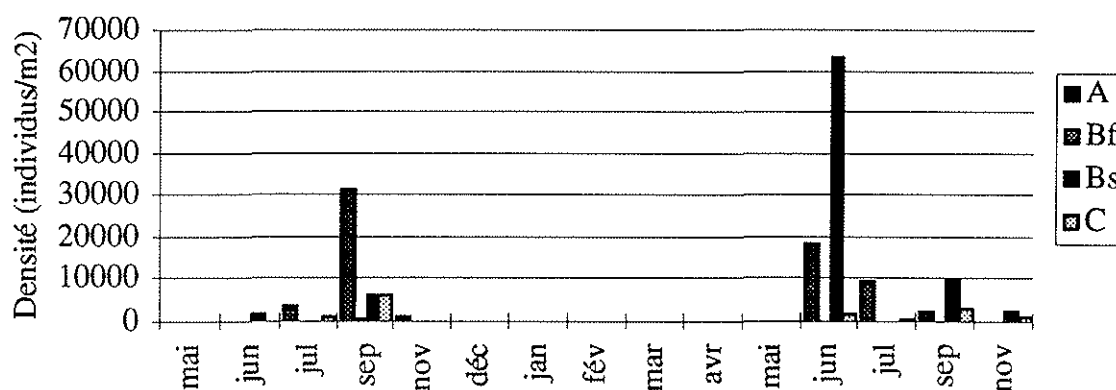
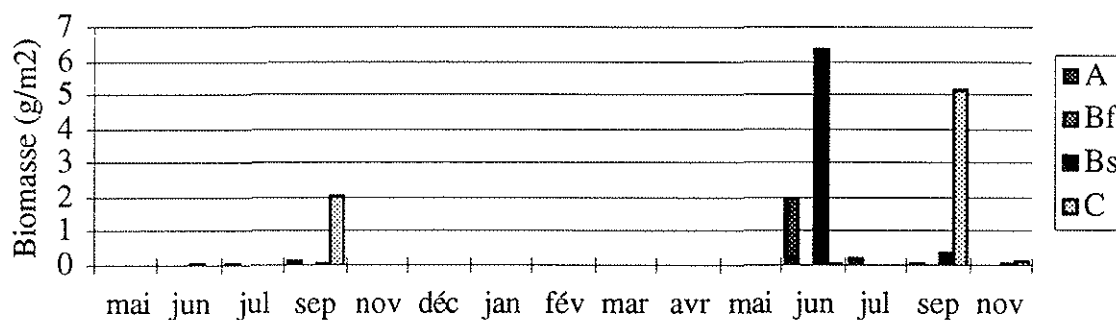
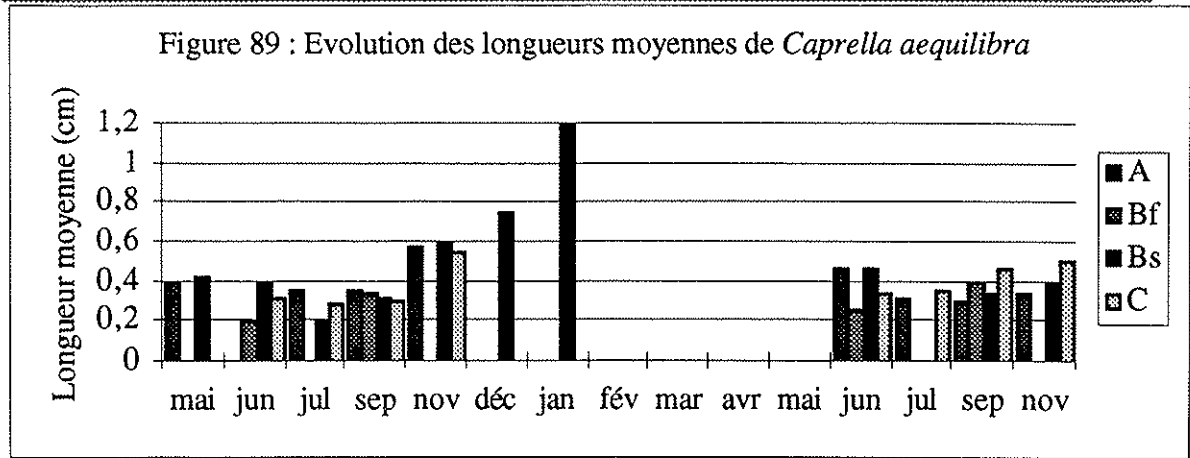


Figure 88 : Evolution des biomasses de *Caprella aequilibra*





Colomastix pusilla

Selon Bellan-Santini (1971), c'est une espèce appartenant aux "sciaphiles démasqués" et habituellement rencontrée dans les milieux à affinités coralligènes. On la trouve aussi notamment dans les milieux riches en spongiaires (Ledoyer, 1968). Cristofini (*op. cit.*) ne l'a pas rencontrée dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau mais dans celui du port de Sète (rarement).

Observations. Cette espèce apparaît tardivement, en juin 1993, sur les plaques collectrices des stations A et Bf (Fig. 90). Son installation pourrait être liée au développement du démosponge *Reniera sp.* Le maximum pondéral du crustacé (0,3 g/m²) enregistré en septembre 1993, en bordure de la table (Fig. 91), correspond au maximum de biomasse de *Reniera sp.* (237 g/m²).

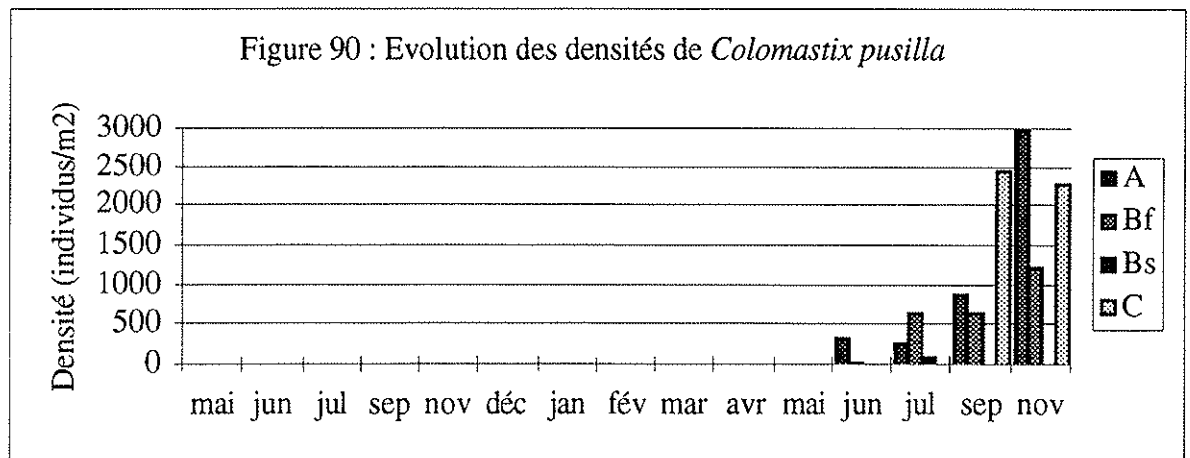
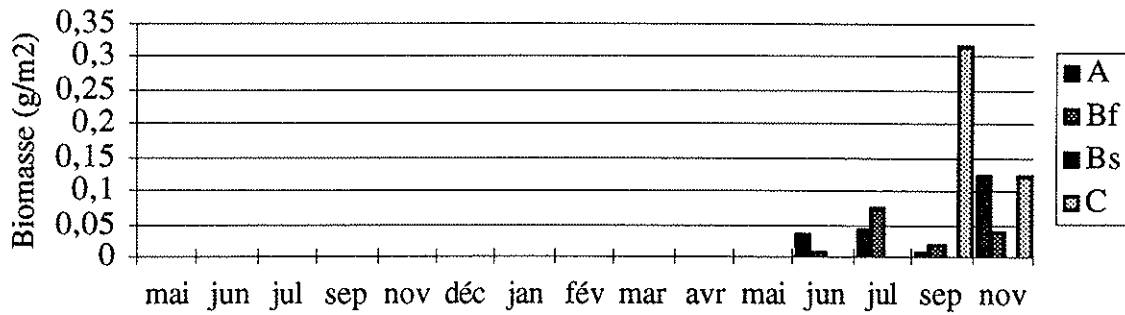
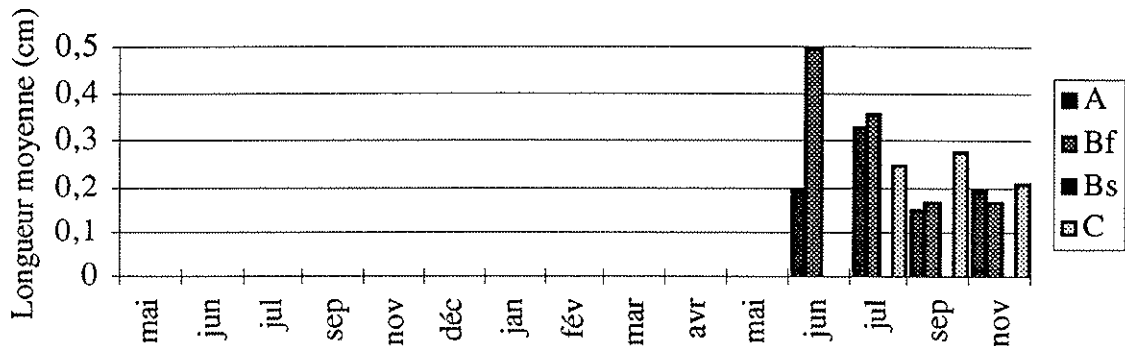


Figure 91 : Evolution des biomasses de *Colomastix pusilla*Figure 92 : Evolution des longueurs moyennes de *Colomastix pusilla*

Corophium acherusicum

Bellan-Santini (*op. cit.*) cite cette espèce comme appartenant aux milieux lagunaires euryhalins et eurythermes. C'est une espèce résistante à d'importantes variations du milieu, liée à une certaine instabilité, à la dessalure. Sa distribution géographique est mondiale. C'est un tubicole, fréquent dans les ports et sur les engins flottants. Il n'a jamais été rencontré par Bellan-Santini dans la biocénose des Algues Photophiles. Son abondance croît avec la profondeur (Bellan-Santini et Desrosiers, 1976). *C. acherusicum* est cité dans le fouling au Japon (Kamenskaya, 1977); en France, à Arcachon (de Coutures, *op. cit.*); il est peu abondant dans celui des moules de l'étang de Thau (Cristofini, *op. cit.*).

Observations. Les premiers individus apparaissent sur les plaques dès le mois de mai 1992 (132 individus/m² aux stations C et Bf). La présence de ce corophiidé est constante au sein de la structure conchylicole en 1992 et 1993 (Fig. 93).

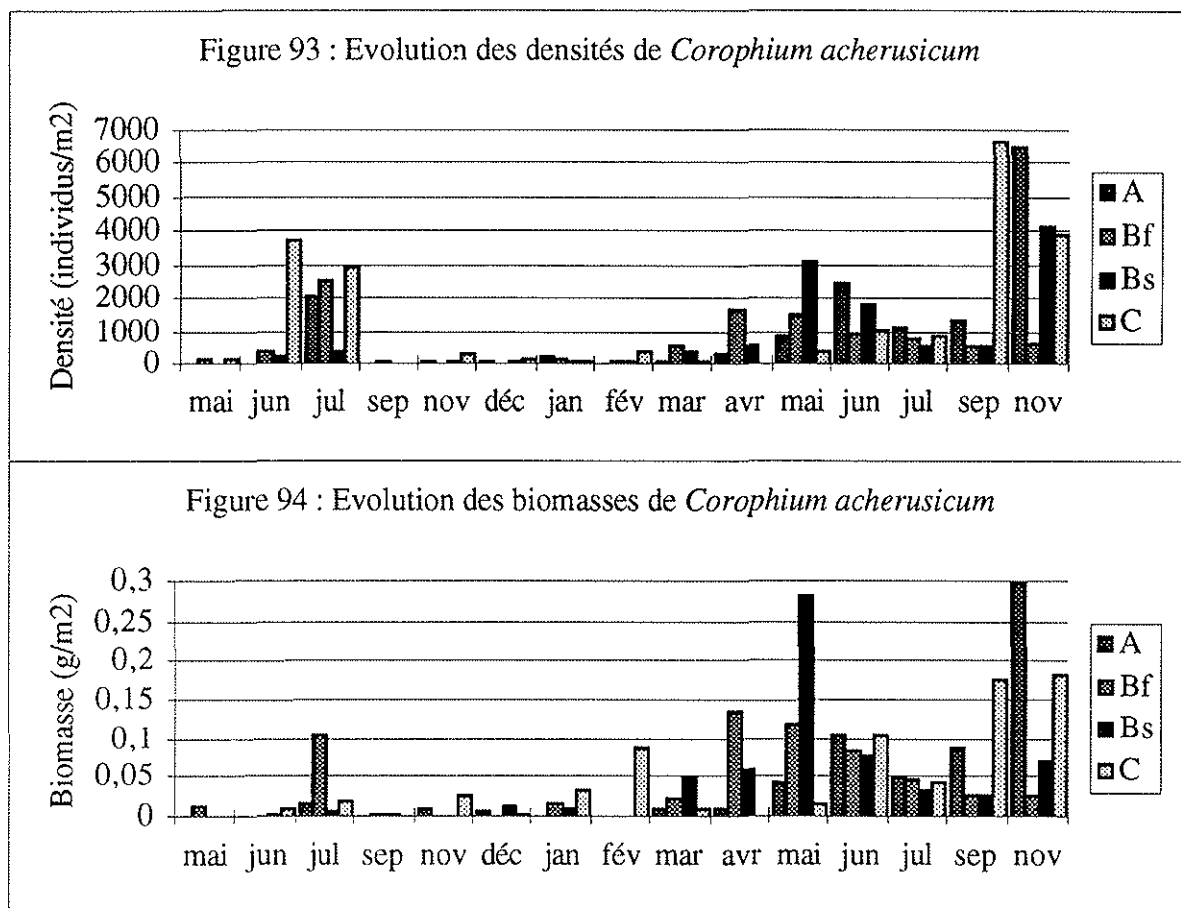
En juin et juillet 1992, les populations atteignent des fortes densités comprises entre 2068 et 3784 individus/m² (Fig. 93). Au cours de l'automne et de l'hiver, les valeurs de la densité sont faibles, entre 22 et 528 individus/m². La biomasse dépasse rarement 0,1 g/m² (Fig. 94). La longueur moyenne des individus est maximale (Fig. 95).

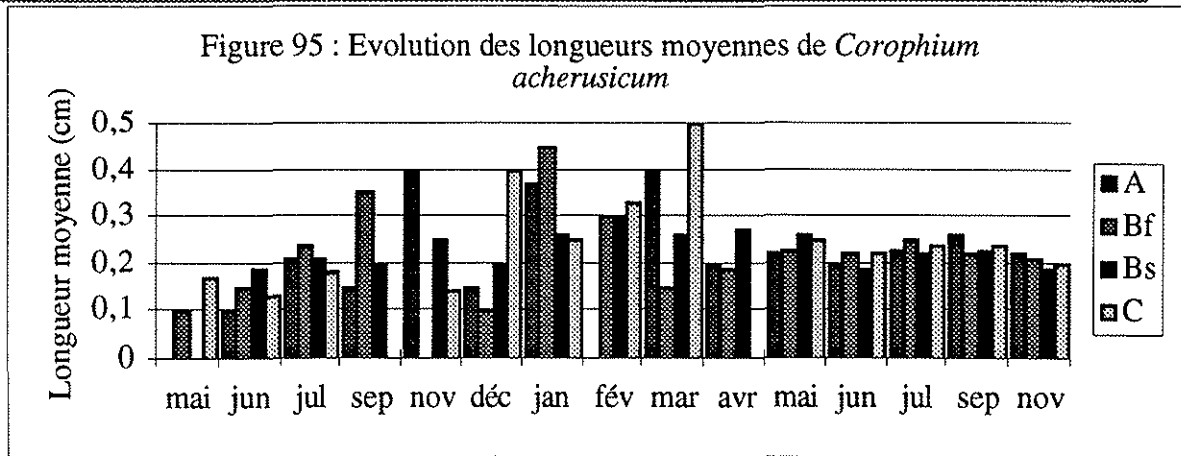
A partir du printemps 1993, le développement de la végétation algale entraîne en partie l'abondance des *Corophium* : des algues servent de support à la construction des tubes

de corophiidés (ceux de *Corophium* mais aussi ceux d'*Erichthonius*, plus fins et plus nombreux). En mai, les densités de *Corophium* peuvent dépasser 3000 individus/m² (correspondant à une biomasse de 0,28 g/m²) et en novembre, 6000 individus/m² (0,3 g/m²).

Les tubes de corophiidés sont localisés, par exemple, en mai 1993 sur les frondes de *Ulva rigida*, *Laurencia pinnatifida* et à la base des thalles de *Lomentaria* ; en juin, sur les frondes de *Dictyota linearis*, *Lomentaria akodatensis* et de *Laurencia pinnatifida*; en septembre, sur les thalles de *Dasya hutchinsiae* et de *Cladophora*.

Dans la mesure où Bellan-Santini (ci-dessus) n'a jamais rencontré *C. acherusicum* dans la biocénose des Algues Photophiles, il semble que le facteur essentiel à l'abondance de ces amphipodes soit lié à la présence de particules fines nécessaires à la construction de leur tube et à leur alimentation. Cela souligne leur faculté d'adaptation et rejoint les observations de Casabianca (1974) et de Guelorget et Michel (1976) à propos d'une autre espèce de *Corophium* (*C. insidiosum*).





Cyathura carinata

Cet isopode tubicole est une espèce accompagnatrice de la biocénose Lagunaire Eurytherme et Euryhaline (Pérès et Picard, 1964), du sud de la mer Baltique à la mer Méditerranée. En Suède, il a un cycle de vie bi-annuel, la ponte a lieu en juin-juillet (Olafsson et Persson, 1986).

Observations. La colonisation des plaques débute en mai 1992, avec l'immigration d'adultes reproducteurs. L'évolution de l'abondance numérique et pondérale (Fig. 96 et 97) montre deux pics, l'un centré à l'automne 1992 et l'autre, au printemps 1993. La ponte a lieu en mai/juin, elle donne naissance à une génération qui prolifère jusqu'en septembre 1992 (jusqu'à 18480 individus/m²). Au cours de l'hiver, les individus émigrent et la densité décroît. Au printemps 1993, des adultes réapparaissent, notamment des reproducteurs en mai/juin 1993; mais la densité décroît dès juillet, peut-être à la suite d'un phénomène d'exclusion compétitive, par exemple d'un autre tubicole, tel *Corophium acherusicum*, dont la densité s'accroît à partir de juillet 1993?

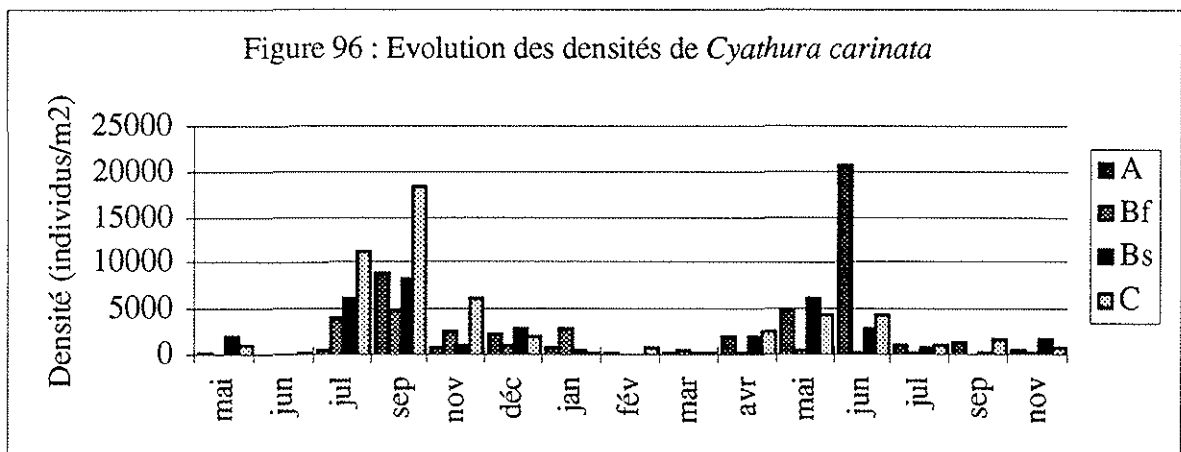
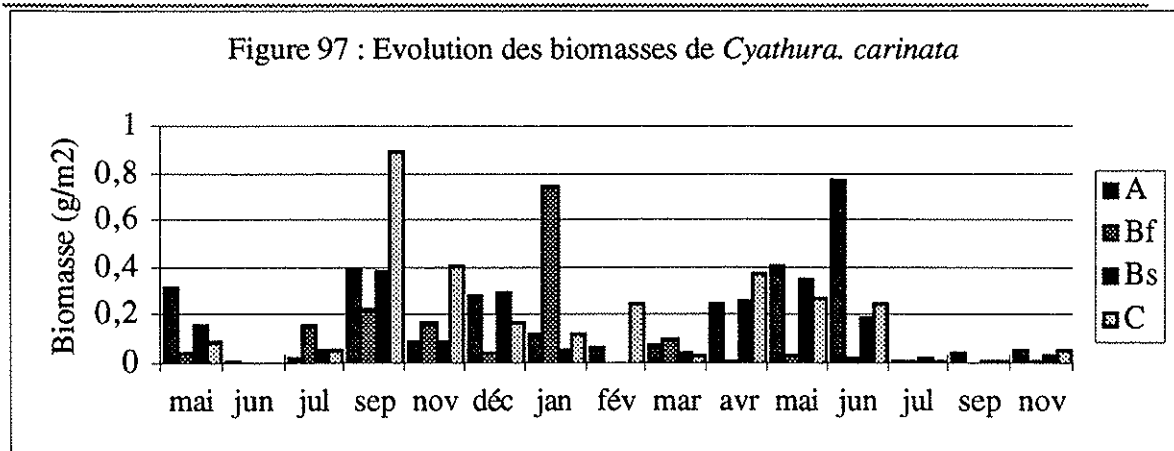


Figure 97 : Evolution des biomasses de *Cyathura. carinata*

Cymodoce truncata :

Dans l'étang de Thau, Cristofini (*op. cit.*) cite cette espèce comme peu abondante dans le fouling associé aux moules. Elle est également rencontrée par Géhant et Jeanneret (1984) dans les parcs conchylicoles de Marseillan et de Mèze.

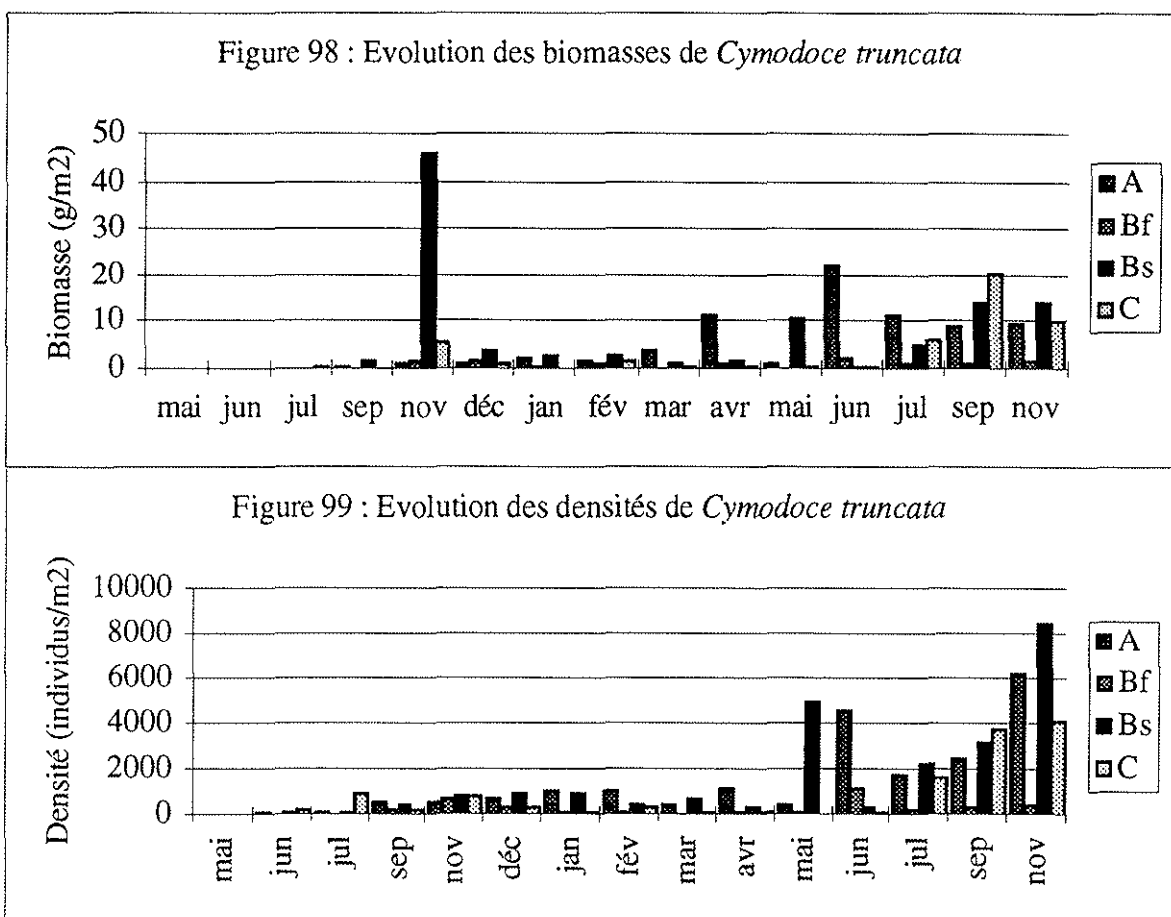
A la surface des plaques collectrices, j'ai souvent recolté des individus enroulés dans les tests vides de *Balanus amphitrite*, avec le pygidium du côté de l'ouverture; selon Dumay (1970), ces tests constituent un milieu stable, les protégeant contre les courants et les prédateurs et permettant l'incubation des femelles; l'intérieur des tests est dégagé de particules sédimentaires; le régime alimentaire du genre est omnivore, herbivore ou détritivore selon les conditions du milieu; les stades juvéniles sont susceptibles d'effectuer des migrations nyctémérales. Je pense qu'il doit s'agir de *Cymodoce (truncata) pilosa* (Milne-Edwards) car elle est présente dans les horizons superficiels (biocénose des Algues Photophiles), alors que *Cymodoce truncata* (Montagu) appartient à la biocénose des herbiers profonds des posidonies (Dumay, *op. cit.*), les stades juvéniles de ces deux espèces ne sont pas différenciables; par ailleurs, ce même auteur décrit *Cymodoce spinosa* (Risso) comme appartenant à la biocénose Lagunaire Eurytherme et Euryhaline (milieux lagunaires et portuaires), décrite par Pérès et Picard (1964); les individus de cette espèce s'abritent également dans les tests vides de balanes et parmi les peuplements d'ascidies; faute de documentation à propos de l'identification de ces espèces, j'ai simplement déterminé *C. truncata* au pléotelson bosselé et orné de poils chez les mâles (il existe un dimorphisme sexuel, les femelles présentant un pléotelson nu et lisse). Autres remarques : les individus ont une teinte brune claire variant vers l'orange, comme en décembre 1992. Observations. Cet isopode s'installe au cours du deuxième mois d'immersion et colonise toutes les plaques, par l'intermédiaire de jeunes individus.

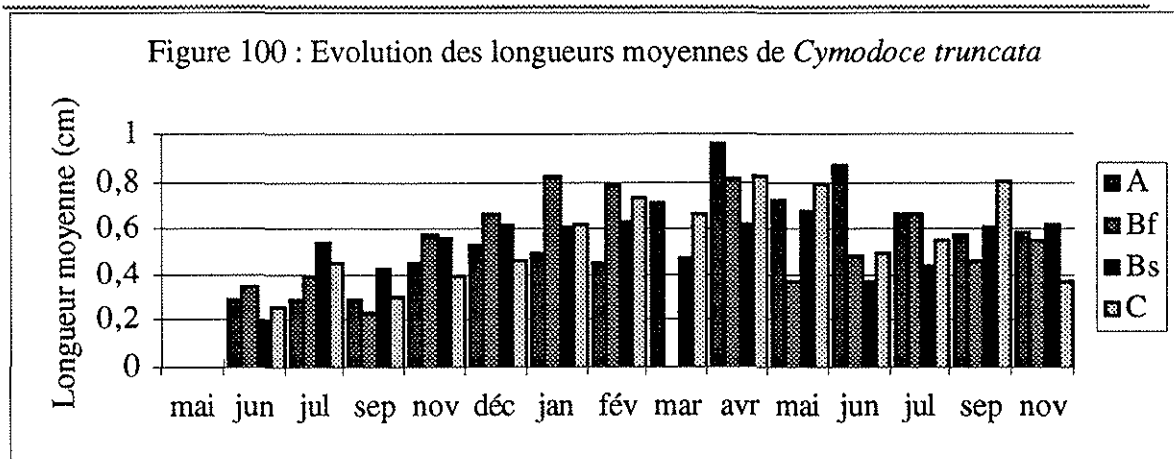
La présence de *C. truncata* est constante au sein de la table, jusqu'au dernier mois d'immersion. Elle est très fortement liée à celle de *Balanus amphitrite*, car les résultats de l'analyse multivariable la montrent toujours associée au cirripède.

La taille moyenne (Fig. 100) des individus augmente jusqu'au printemps 1993 (jusqu'à 9,7 mm). En juin et juillet 1993, cette taille diminue à la suite d'un recrutement massif de jeunes individus (plus important que le premier, en 1992). Pour la plupart, ces juvéniles sont issus de femelles ayant incubé dans les tests vides de balanes, fixés sur les plaques. En effet, des femelles ovigères (d'une taille comprise entre 10 et 12 mm) ont été observées en avril 1993. Au mois de juin suivant, les femelles portaient des juvéniles, d'une taille de 2 mm. Le recrutement se poursuit jusqu'en novembre (la présence de quelques femelles ovigères est encore notée dans les populations en juillet et en septembre).

Cela explique pourquoi les plus fortes densités de *C. truncata* sont relevées au cours des derniers mois d'immersion (Fig. 99). Le maximum est atteint en novembre 1993 (8448 individus/m² à la station intermédiaire). L'analyse des variances interstations (test de Fisher) montre que la moyenne des densités est significativement, à 99%, plus élevée en surface qu'au fond, à la station intermédiaire; à 95%, en position centrale par rapport au fond.

Les biomasses (Fig. 98) sont globalement plus importantes au cours des derniers mois d'immersion (entre 10 et 22 g/m²).





Dexamine spinosa

Perera *et al* (*op. cit.*) la citent sur les valves des huîtres cultivées du delta d'Ebro; elle appartient à la biocénose des Algues Photophiles (Bellan-Santini et Ledoyer, 1973).

Observations. Cet amphipode s'installe sur toutes les plaques dès le premier mois d'immersion (Fig. 101). Sa présence peut être considérée comme constante au cours du temps, en tous points de la table. Il montre une préférence nette pour les eaux superficielles, à cause de la plus grande charge en algues. Les pics d'abondance (Fig. 101) coïncident avec ceux d'une ou plusieurs espèces algales. Par exemple, en bordure de la table, le rapprochement est établi de la manière suivante :

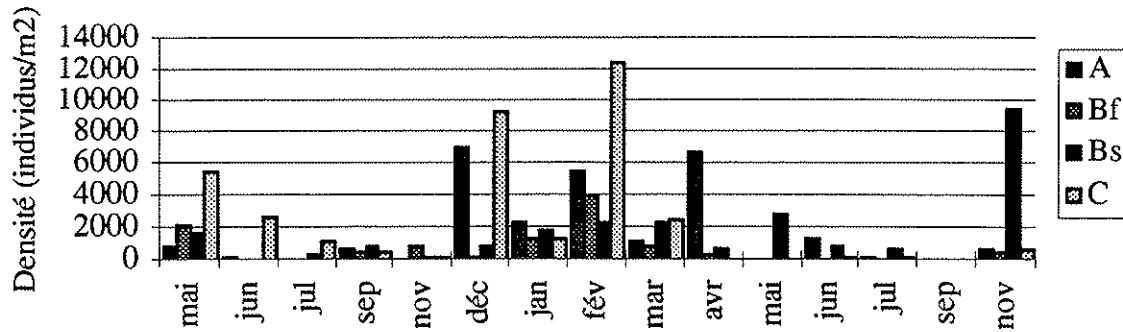
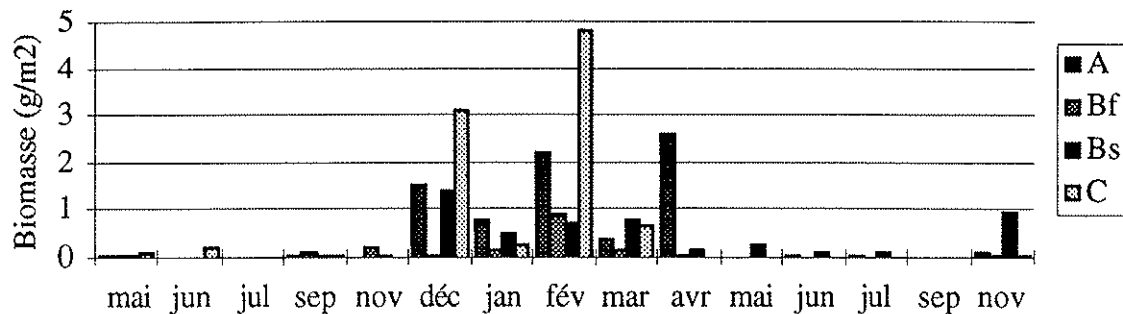
* en mai 1992 (5456 individus/m² de *D. spinosa*) : avec un feutrage (2,6 g/m²) de *Cutleria*, *Giffordia* et *Ectocarpus*.

* en décembre 1992 (9416 individus/m²), avec *Polysiphonia* (21g/m²), *Ulva rigida* (20 g/m²)

* en février 1993 (12496 individus/m²), avec *Bryopsis plumosa* (33,5 g/m²)

L'évolution pondérale (Fig. 102), qui suit celle de la densité, fait apparaître un maximum hivernal (jusqu'à 4,8 g/m²).

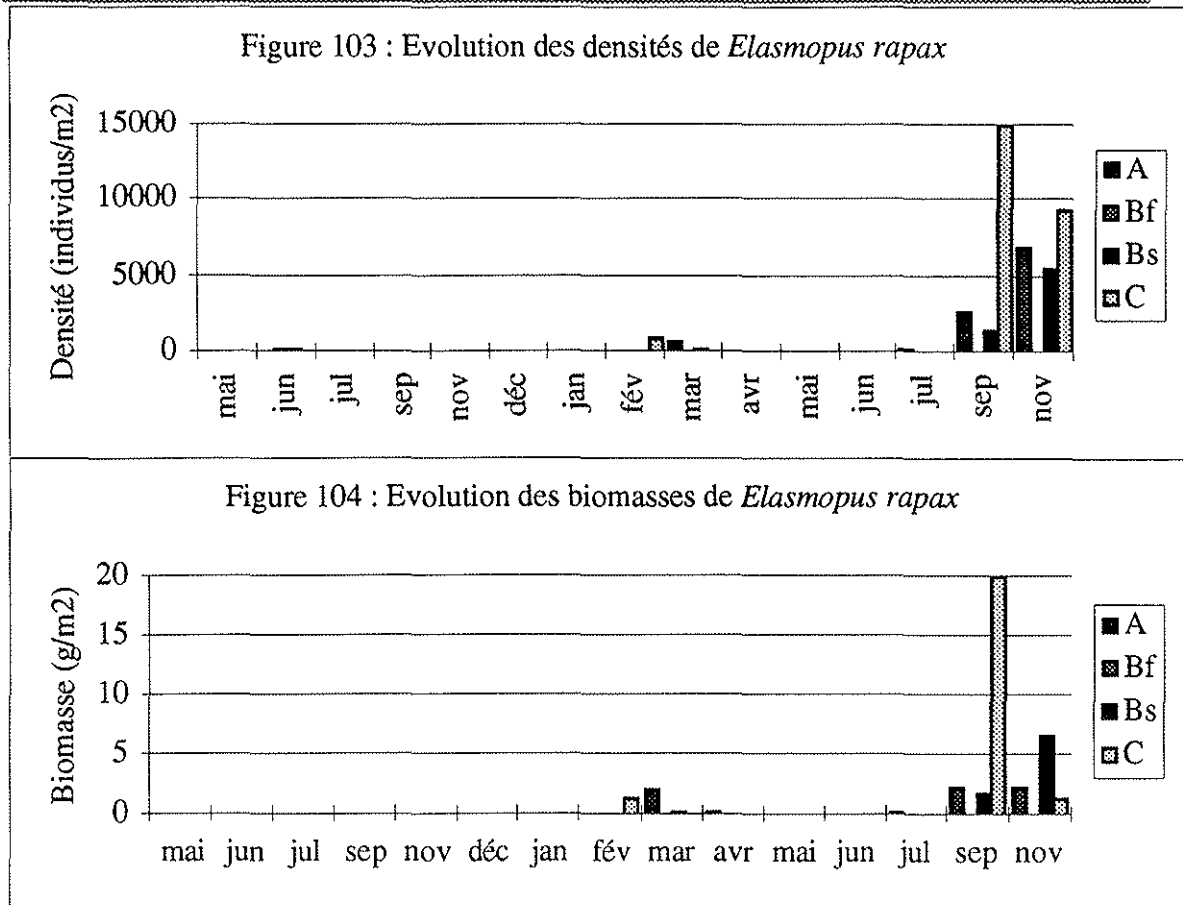
La présence de femelles ovigères est notée en avril et mai 1993. Le recrutement de *D. spinosa* est moins efficace en 1993 qu'en 1992 (les juvéniles sont nettement moins abondants la seconde année).

Figure 101 : Evolution des densités de *Dexamine spinosa*Figure 102 : Evolution des biomasses de *Dexamine spinosa*

Elasmopus rapax

Bellan-Santini (*op. cit.*) pense avec Ledoyer (*op. cit.*) que la présence de cette espèce a un lien avec celle des *Mytilus*, peut-être est-ce un lien trophique ou un lien d'habitat; son écologie est difficile à cerner. Perera *et al* (*op. cit.*) la citent sur les valves des huîtres et des moules cultivées du delta d'Ebro.

Observations. La présence d'*E. rapax* est notée dès juin 1992, mais elle est éphémère et n'apparaît que de manière épisodique jusqu'à septembre et novembre 1993, où elle devient relativement abondante (Fig. 103). Le maximum numérique et pondéral (respectivement 14982 individus/m² et 20 g/m²) est atteint en septembre, en bordure de la table (Fig. 103 et 104). Lorsqu'on compare les densités de cet amphipode avec celles de *Mytilus galloprovincialis*, on s'aperçoit qu'il apparaît presque toujours aux stations de la table où les moules sont plus abondantes. Il est quasiment absent sur les plaques immergées au fond, là où les *Mytilus* ont toujours été faiblement représentées. Des femelles ovigères sont présentes dans les peuplements, de juin à novembre 1993. En septembre 1993, les juvéniles cohabitent avec les adultes.



Erichthonius brasiliensis

Ce tubicole fait partie de la biocénose des Algues Photophiles, des faciès à forte sédimentation (Bellan-Santini *op. cit.*). Il est présent dans le fouling étudié par Bros (1987 a) en baie de Tampa, en Floride; cet auteur montre que son abondance augmente avec celle des balanes.

Dans l'étang de Thau, au niveau des tables ostréicoles, il existe, en fait, deux espèces appartenant au genre *Erichthonius*. Ce sont *E. brasiliensis* et *E. difformis*. Il est difficile de distinguer les juvéniles et les femelles de ces deux espèces. Les mâles de *E. difformis* n'ont été reconnus avec certitude qu'en juin et juillet 1992, en petit nombre; ceux-ci étaient plus abondants au niveau des plaques immergées dans les eaux de fond. Il semble que la présence de *E. difformis* soit notée ici pour la première fois dans l'étang de Thau, car je n'ai pas trouvé de citation antérieure. Quant à *E. brasiliensis*, Géhant et Jeanneret (1984) la citent au niveau du grau de Pisos Samo et des cages de grossissement d'une ferme aquacole.

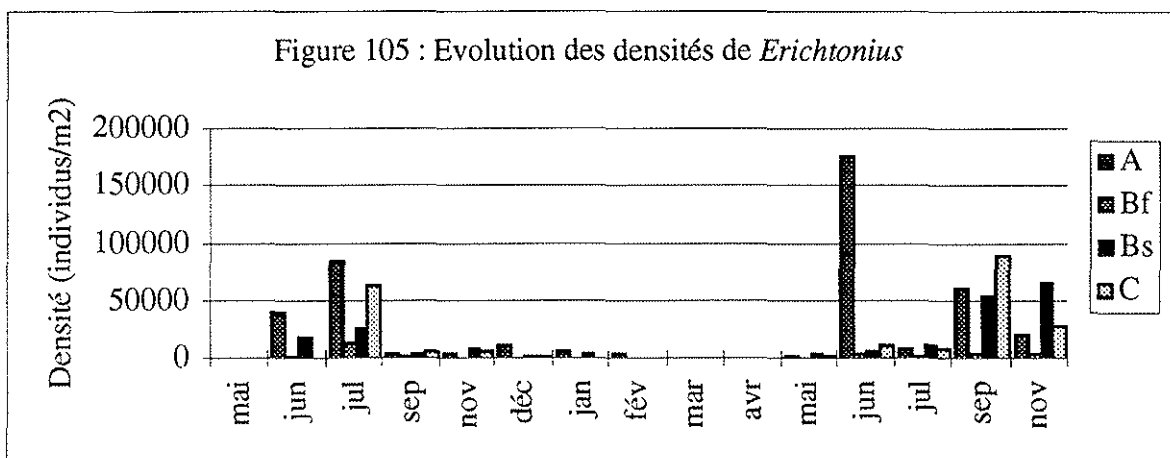
Observations. Nous ne traitons ici que d'*E. brasiliensis*, en raison de son abondance.

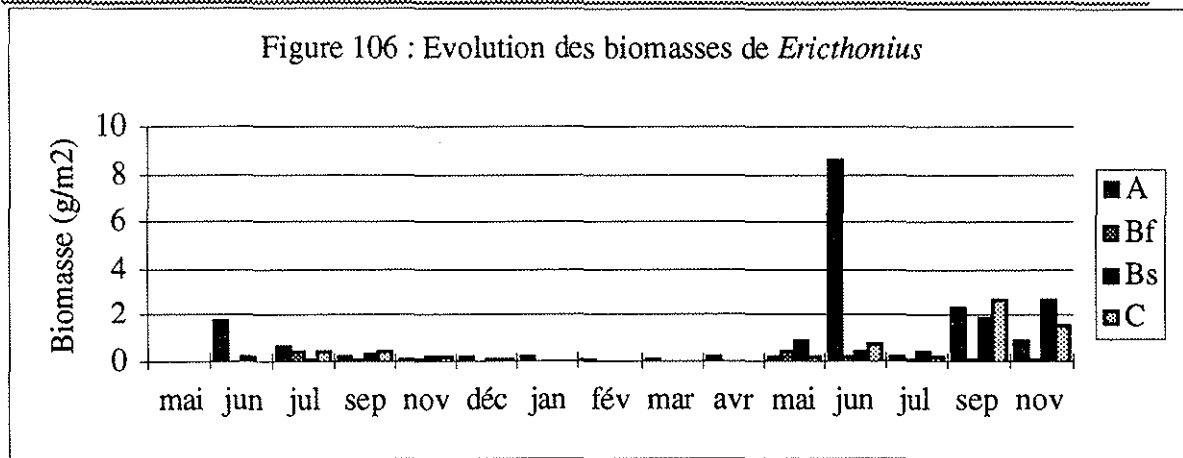
Ce corophiidé, semi-sessile et détritivore, apparaît sur les plaques en juin 1992. Au sein de la table, il est présent de manière constante au cours du temps. Il est toujours plus abondant sur les plaques immergées dans les eaux de surface que dans celle du fond (Fig. 105 et 106). L'analyse des variances interstations (test de Fisher) fait apparaître une

différence significative ((à 99%) entre les stations du centre et du fond : la moyenne des densités est plus forte au centre de la table.

E. brasiliensis construit son tube en utilisant la matière organique, comme *Corophium acherusicum*. Sa répartition va donc dépendre de la quantité de matière organique, mais également du support végétal dont il a besoin pour son tube. Le nombre des tubes construits augmente avec le temps; il est supérieur à celui des autres espèces tubicoles. En raison de leur éthologie voisine, une compétition entre *E. brasiliensis* et *C. acherusicum* a été pressentie : Clanzig avait supposé que *E. brasiliensis* était peu compétitif face à *C. acherusicum*, cette dernière espèce étant très commune dans l'étang de Salses-Leucate, au contraire de la première. Au niveau de la table, c'est l'inverse qui se produit : *E. brasiliensis* est plus abondant que *C. acherusicum*. Il faut encore chercher les causes de la répartition de ces deux espèces.

Au niveau de la table étudiée, le cycle de *E. brasiliensis* fait apparaître un maximum (Fig. 105) en juillet 1992 (entre 14740 et 84436 individus/m², selon les stations) et en septembre 1993 (entre 3872 et 88352 individus/m²). En fait, les plus fortes valeurs de la densité et de la biomasse sont enregistrées en juin 1993, au centre (respectivement 176000 individus/m² et 8,7 g/m²). Elles s'expliquent en partie par l'augmentation considérable de la biomasse des phéophycées (913 g/m²) et des rhodophycées (32 g/m²). On observe une masse de tubes construits sur les parties plus âgées des algues. C'est dans ces tubes que s'effectue la fécondation. La présence de femelles ovigères (d'une taille de 4 à 5 mm) est notée en 1992 en juillet et en septembre, puis en 1993, de mai à juillet, et de nouveau en septembre.



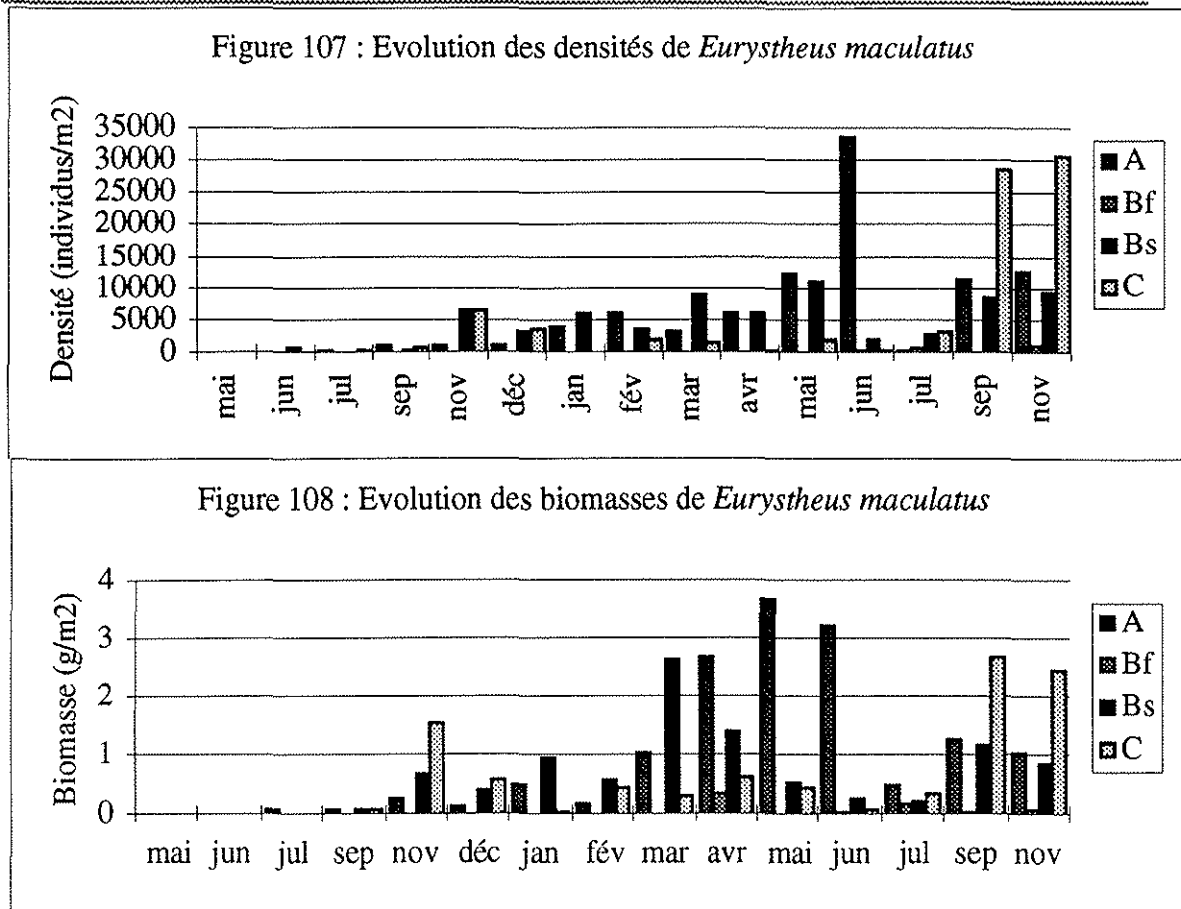


Eurystheus maculatus

C'est une espèce sciaphile rencontrée dans les milieux à affinités coralligènes (Bellan-Santini, 1971) et citée par exemple à Arcachon, dans les peuplements des piliers de la jetée d'Ayrac (de Coutures, *op. cit.*). Elle était très abondante dans le milieu formé par les moules et leur byssus, dans l'étang de Thau et abondante dans celui du port de Sète (Cristofini, *op. cit.*).

Observations. Cette espèce apparaît sur les plaques dès le mois de mai 1992 (au fond). Sa présence peut être considérée comme constante au cours du temps, en particulier dans les eaux superficielles, où elle abonde aux trois stations. Elle est faiblement représentée, sinon absente, dans les eaux de fond. L'analyse de variance, basée sur les biomasses, confirme une différence significative à 99% (test de Fisher) entre les stations du centre et du fond : la moyenne des biomasses est plus élevée au centre.

L'abondance de cet amphipode semble être conditionnée par la présence des algues, en particulier celles qui ont des frondes larges, pouvant fournir un abri contre les rayons lumineux (ainsi *Laurencia pinnatifida*, *Sargassum muticum*, *Ulva rigida*, *Nithophyllum punctatum*...). Lorsque les algues protectrices font défaut, la masse du spongiaire *Reniera sp.* peut aussi offrir un abri à *E. maculatus*, comme en septembre 1993, en bordure de la table. Les plus fortes densités (Fig. 107) sont recensées en juin 1993, au centre de la structure (33792 individus/m²) et en novembre 1993 en bordure (30800 individus/m²). Le maximum pondéral (Fig. 108) est noté en mai/juin 1993 pour le centre (jusqu'à 3,7 g/m²); en septembre/novembre 1993 pour la bordure (jusqu'à 2,7 g/m²). On remarque aussi que ces maxima apparaissent au cours de périodes où les *Mytilus* abondent, ce qui rejoint l'observation de Cristofini (ci-dessus). Des femelles ovigères sont présentes dans les populations entre avril et juin 1993, et de nouveau en novembre 1993. Les juvéniles cohabitent avec les adultes en juin 1993.



Gammarus gr. locusta var. *insensibilis* (Brun, 1971)

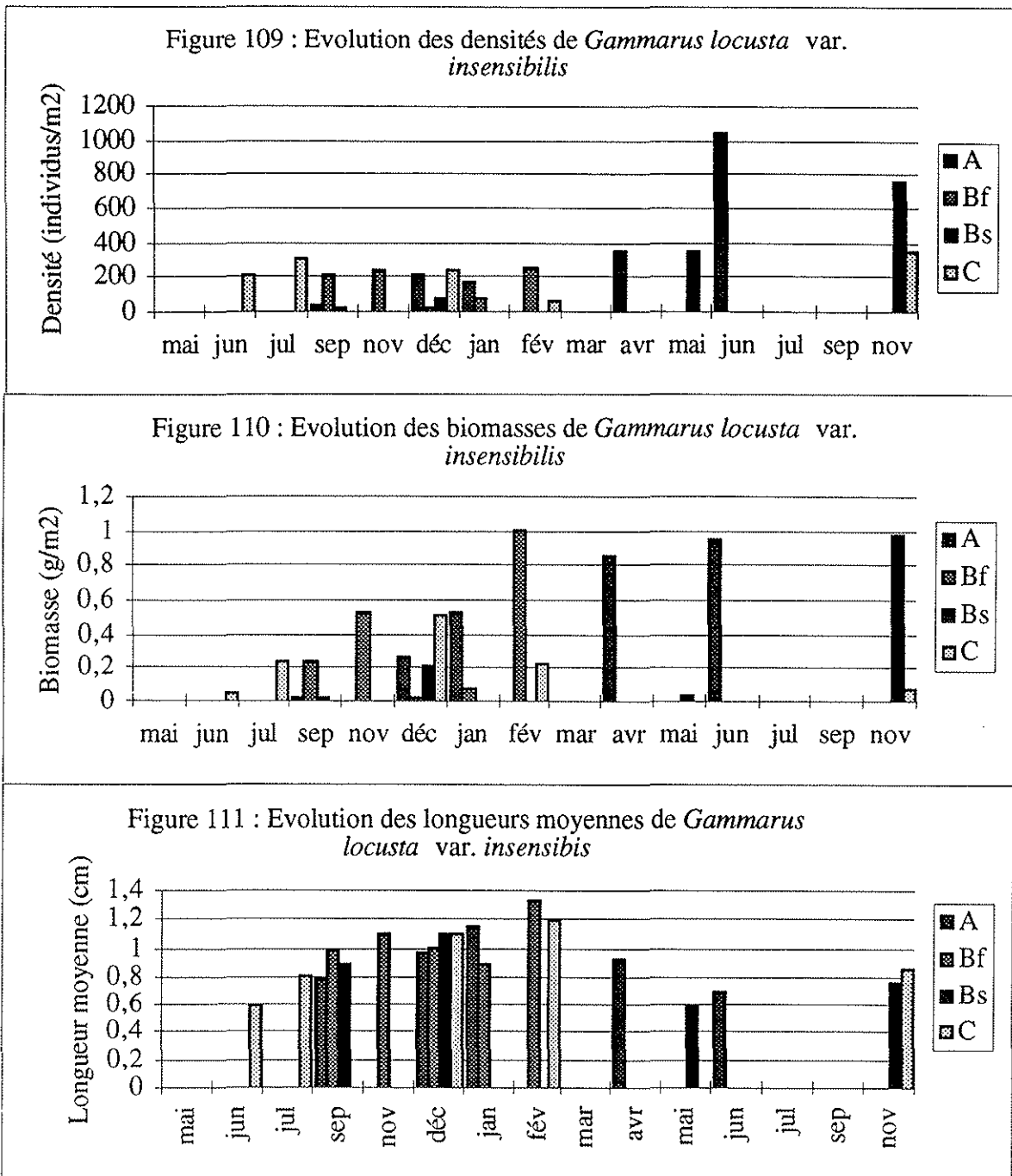
Cette espèce est signalée dans diverses lagunes méditerranéennes (Clanizig, *op. cit.*).

Il existe, en fait, deux variétés pour l'espèce *G. locusta* : *G. insensibilis* et *G. aequicauda* (Brun, *op. cit.*). La première se distingue de la seconde par la présence de chromatophores sur les plaques coxales, mais ces chromatophores se dépigmentent dans l'alcool. Toutefois, on peut voir leur trace chez certains individus, ce qui m'a permis de déterminer avec certitude *G. insensibilis*. Cependant, la présence de *G. aequicauda* n'est pas totalement écartée.

G. insensibilis et *G. aequicauda* sont deux des espèces caractéristiques de la zone IV de confinement (Guelorget et Perthuisot, 1983).

Observations. Cet amphipode apparaît en juin 1992 en bordure de la table. Sa présence est aléatoire au cours du temps et en tous points de la table (Fig. 109 et 110). Les plus fortes densités (Fig. 109) sont recensées dans les eaux de surface, au centre, en juin 1993 (1056 individus/m²) et en novembre 1993, à la station intermédiaire (770 individus/m²). Elles correspondent avec l'abondance des algues : *Sargassum muticum*, *Ceramium* en juin; *Codium fragile* en novembre. Cette observation rejoint celle de Guelorget et Michel (*op. cit.*) qui écrivent, à propos de l'écologie de *G. insensibilis* dans l'étang du Prévost : "sa vie plutôt necto-benthique exige la présence d'une niche écologique de pleine eau

exactement réalisée par l'existence quasi permanente de la masse algale flottante". La longueur moyenne maximale des individus est notée en hiver (Fig. 111).



Gnathia maxillaris* et *G. vorax

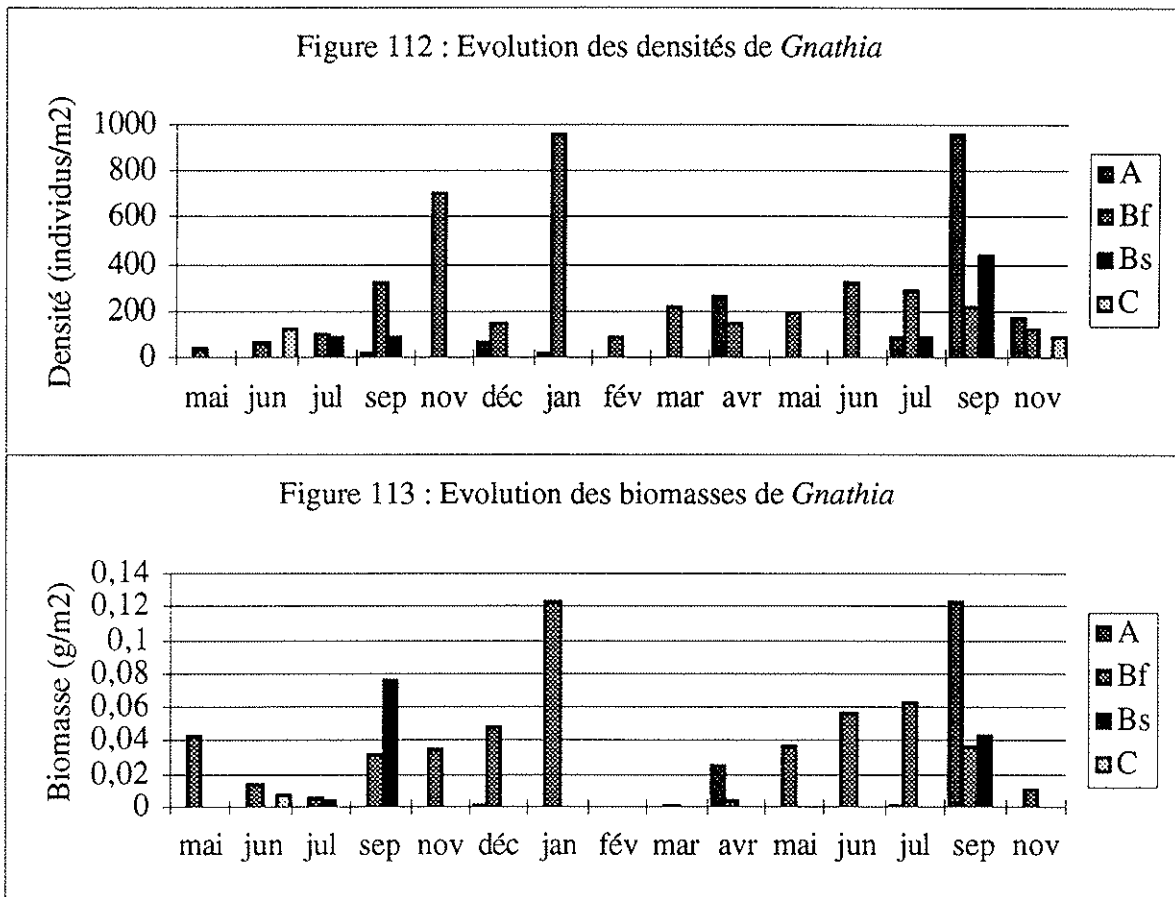
Dumay (*op. cit.*) signale *G. maxillaris* comme étant un micro-isopode très rare dans les algues. *G. vorax* a été signalée pour la première fois en milieu lagunaire méditerranéen par Clanzig, dans l'étang de Salses-Leucate, en 1987.

Observations. La première apparition des larves (il est impossible de nommer l'espèce à ce stade) est notée dès le mois de mai 1992, sur les plaques immergées au fond. Au cours

du temps, leur présence est très régulière dans les eaux de fond où elles montrent un maximum numérique et pondéral (Fig. 112 et 113) en janvier 1993 (respectivement 968 individus/m² et 0,12 g/m²).

L'analyse de variance confirme une différence significative à 99%, d'une part entre la surface et le fond, au niveau de la station intermédiaire (test de Fischer) et d'autre part entre le fond et la station superficielle située en bordure de la table (tests de Fisher et de Scheffé). C'est à dire que la moyenne des densités et des biomasses est plus élevée au fond.

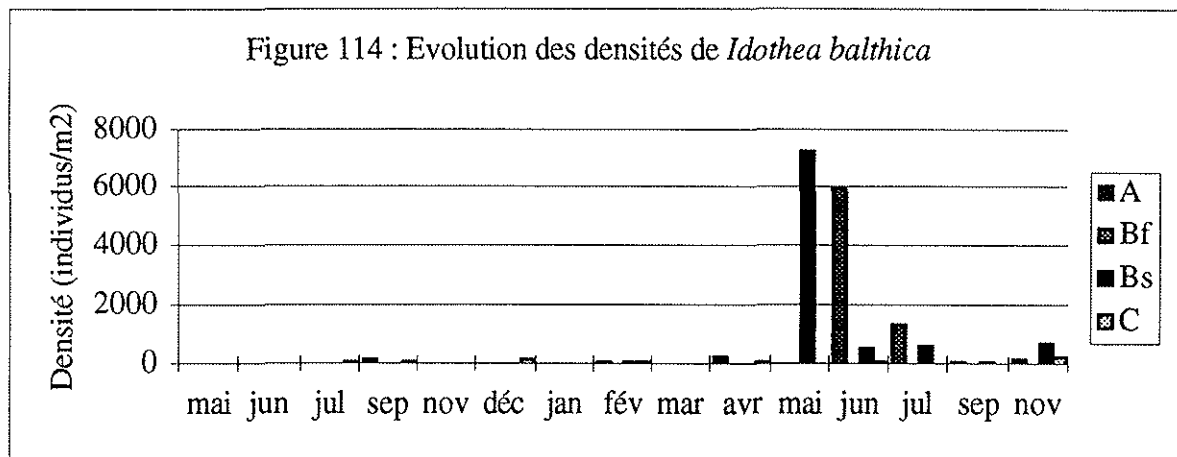
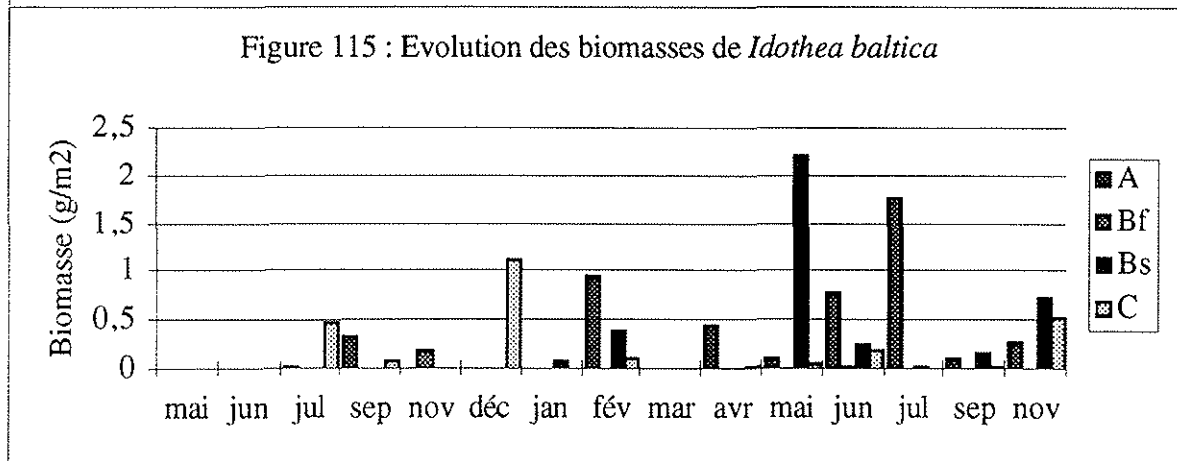
La taille des individus varie de 1 à 4 mm. Dans les peuplements du fond, la présence d'adultes est notée pour la première fois en décembre 1992 (leur taille est de 5 mm). D'autres adultes réapparaissent en 1993, toujours en très petit nombre, en janvier et de mai à novembre. Les adultes appartenant à l'espèce *G. vorax* ont été trouvés dans les eaux de fond, en juin et en novembre, mais ceux de *G. maxillaris* ont été rencontrés (notamment en septembre) dans les eaux de surface, aux stations plutôt centrales. Les exigences écologiques de ces deux espèces doivent être séparées, pour limiter leur compétition, *G. maxillaris* se rencontrant plutôt en surface et *G. vorax*, au fond.



Idothea baltica

Elle est aisément reconnaissable à son telson présentant trois pointes. Cristofini (*op. cit.*) la citait comme peu abondante dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau. Kouwenberg *et al.* (1987) ont réalisé une étude sur la dynamique des populations de cette espèce. Selon Guelorget et Perthuisot (1983), c'est une espèce présente en zone V de confinement.

Observations. Cet isopode n'apparaît pratiquement pas dans les eaux du fond. Il marque une préférence nette pour les plaques immergées en surface, en particulier dans les zones plus centrales. Les plus fortes densités (Fig. 114) sont recensées en mai 1993, à la station intermédiaire (7304 individus/m²) et en juin, au centre (5984 individus/m²). Elles concernent principalement des jeunes individus. La biomasse (Fig. 115) est maximale en mai 1993, à la station intermédiaire (2,3 g/m²). En avril, des femelles portant des embryons ont été observées.

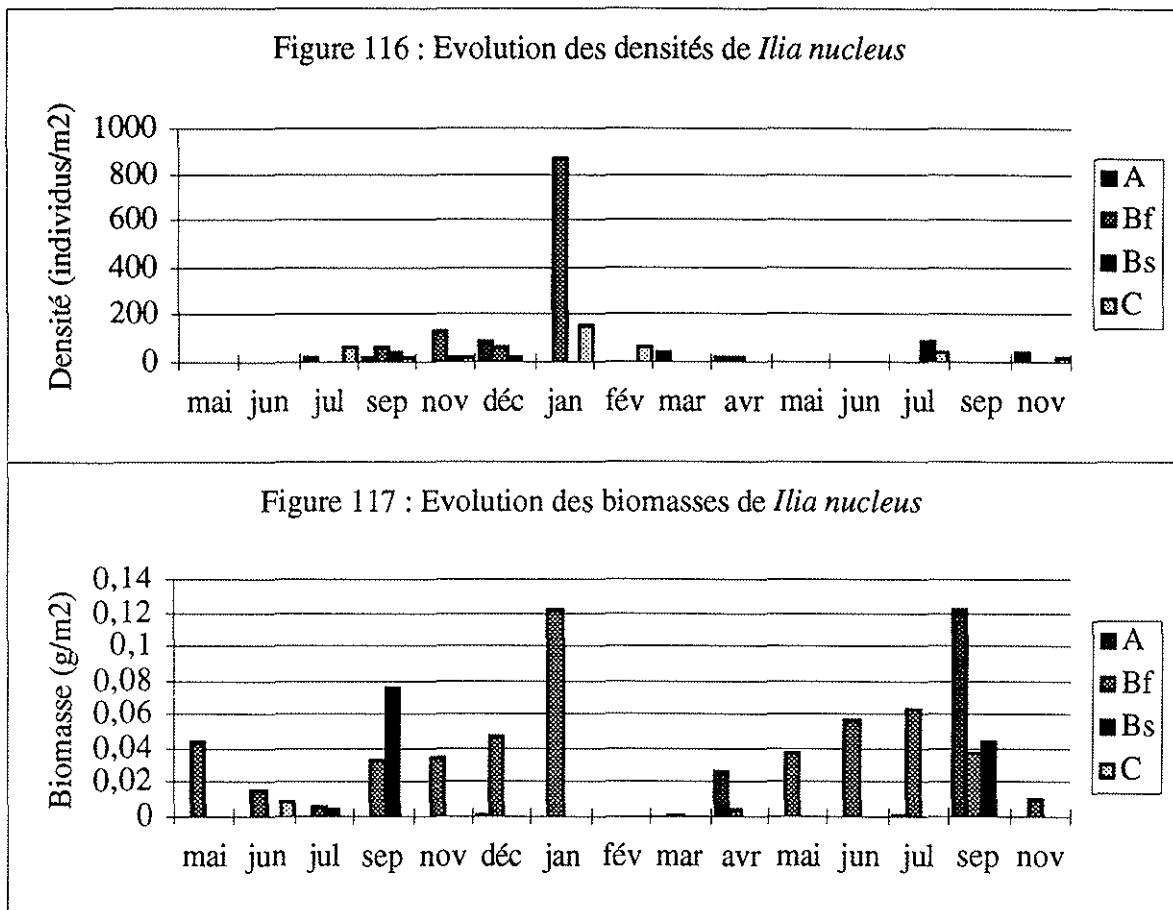
Figure 114 : Evolution des densités de *Idothea baltica*Figure 115 : Evolution des biomasses de *Idothea baltica****Ilia nucleus***

Cette espèce est communément appelée le "crabe-noix". De Casabianca *et al.* (1972-73) l'ont observé dans la zone de falaises et sables de l'étang de Diana, en Corse.

Observations. C'est le seul décapode, avec *Palaemon*, rencontré sur les collecteurs. Il apparaît en juillet 92. Il ne se rencontre pas en permanence et en tous points de la table. La

zone proche du fond recueille dans l'ensemble le maximum numérique et pondéral (Fig. 116 et 117), en particulier en janvier (880 individus/m² et 6,9 g/m²).

Une femelle ovigère, d'une taille de 8 mm, a été trouvée sur une plaque en mars 1993 (en bordure).



Janira maculosa

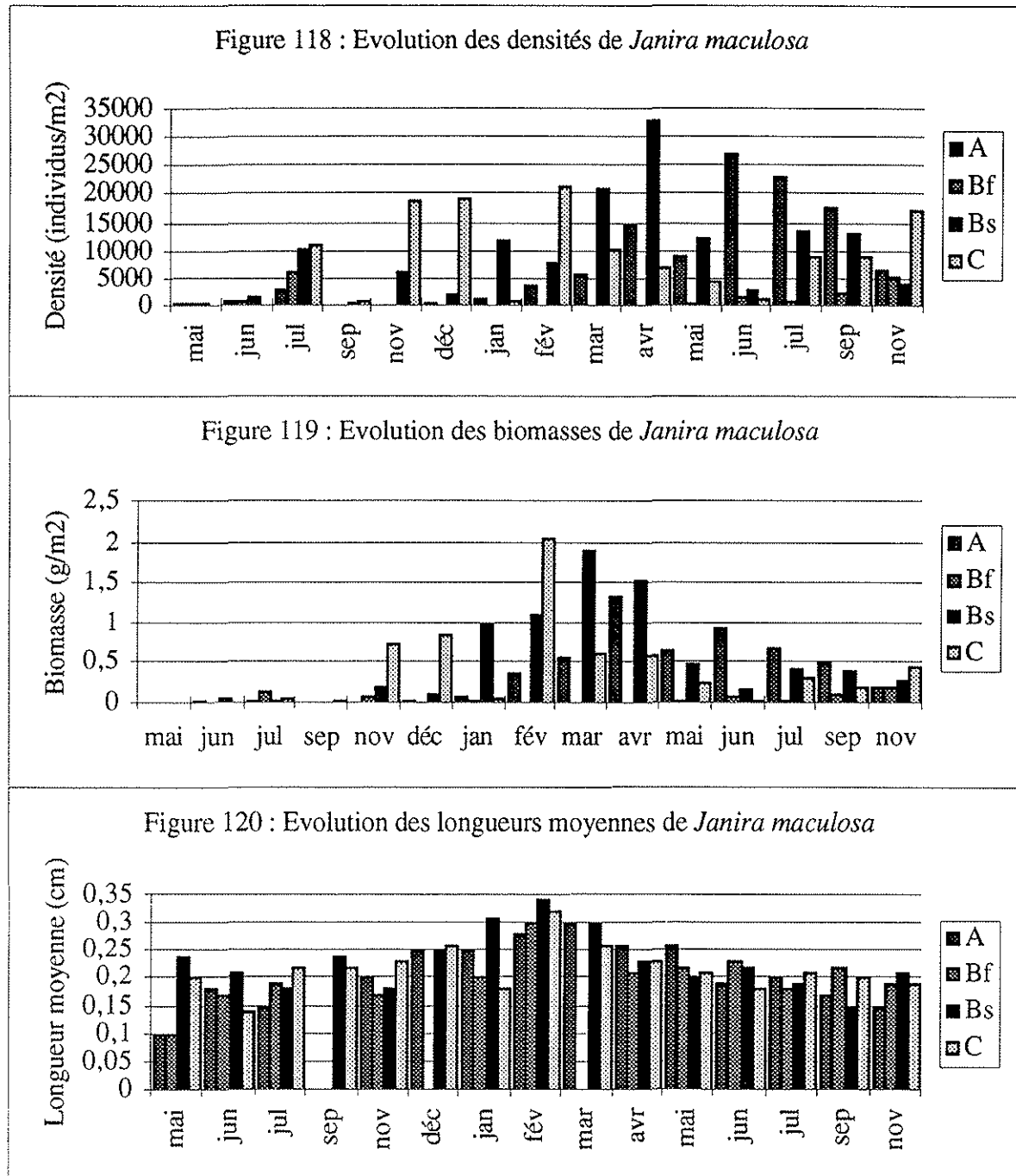
Observations. La présence de cet isopode est notée dans le fouling dès le premier mois d'immersion. Les populations sont plus denses dans les eaux de surface, en particulier vers la périphérie de la table, pendant un an, de mai 1992 à mai 1993. L'analyse des variances interstations (test de Fischer) montre clairement que la moyenne des densités est significativement plus élevée aux stations périphériques de surface. Ensuite, entre juin et septembre 1993, la dominance s'inverse au profit du centre; toutefois, sans qu'une différence significative apparaisse.

D'un point de vue pondéral, entre la surface et le fond (au niveau de la station intermédiaire), l'analyse de variances interstations révèle une différence significative à 99% : la moyenne des biomasses est plus forte en surface.

Le cycle fait apparaître un maximum pondéral (Fig. 119) qui a lieu, suivant les stations, entre février et avril (entre 1,34 et 2,05 g/m²). Sauf au centre de la table, le maximum de densité (Fig. 118) est lui aussi observé pour la même période et il varie entre 21560 et

33088 individus/m². Au centre, la densité maximale s'observe plus tardivement, en juin 1993, et donne alors une valeur de 27104 individus/m² (Fig. 118). Les histogrammes de la longueur moyenne montre un maximum de 3 mm en février/mars (Fig. 120). La présence de femelles ovigères est notée en juin 1992 et en mai et en juin 1993.

Les variations de densité de *J. maculosa* coïncident avec celles de l'abondance du bryzoaire *Scrupocellaria reptans*. Je pense qu'il y a un lien d'habitat de *J. maculosa* avec ce bryzoaire.



Les espèces de ce genre cosmopolite sont connues pour être abondantes et ubiquistes dans les communautés du fouling (Nair et Anger, 1980). Ces amphipodes construisent des tubes mais ce ne sont pas de bons compétiteurs spatiaux (Franz, 1989).

Franz (*op. cit.*) a étudié une de ces communautés en baie de New-York (USA). Il a trouvé une corrélation entre l'explosion estivale des populations de *J. marmorata* et l'expansion en particulier du bryzoaire *Bugula turrita*. Or, d'après mes résultats, l'explosion printanière dans le fouling de l'étang de Thau de *Jassa* semble être également corrélée avec le développement des bryozoaires dressés.

Franz et Mohammed (1989) ont examiné le recrutement de juvéniles (1 mm de taille) de *J. marmorata* ; celui-ci est significativement corrélé avec le nombre d'adultes dans la population carcinologique du fouling et ces auteurs suggèrent que le recrutement des juvéniles est "densité-dépendant" (c'est-à-dire dépendant du nombre d'adultes présents).

Jassa dentex : appartient à la biocénose des Algues Photophiles (Bellan-Santini, *op. cit.*)

Jassa falcata : cette espèce de substrat dur, appartenant aussi à la biocénose des Algues Photophiles, a une large répartition écologique (Bellan-Santini, *op. cit.*). Ainsi, elle peut devenir abondante dans le fouling dans le golfe du Saint-Laurent (Fradette et Bourget, 1980), en Mer du Nord (Harms et Anger, *op. cit.*) et au Japon ((Kamenskaya, *op. cit.*).

Ces deux espèces du genre *Jassa* ont été trouvées très abondamment dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau et peu fréquemment dans celui du port de Sète (Cristofini, *op. cit.*).

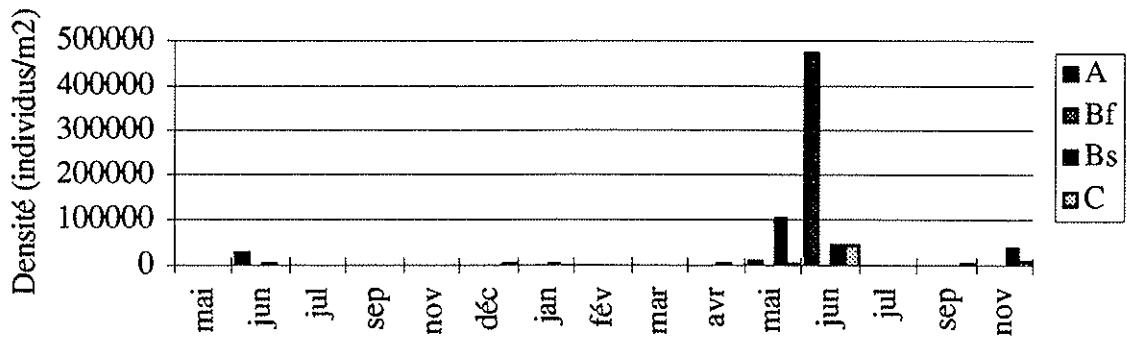
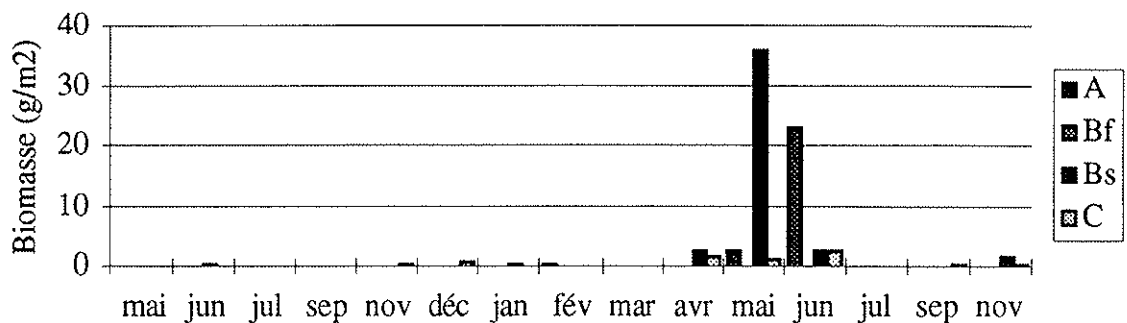
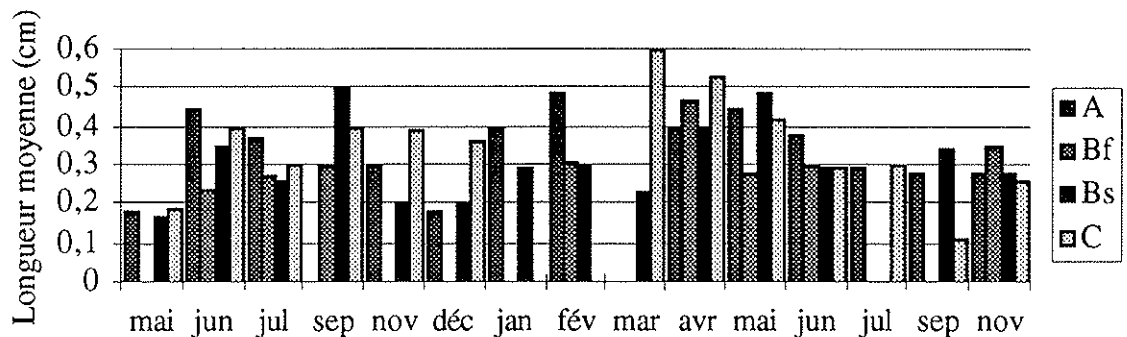
Observations. Ce genre est celui pour lequel les plus fortes densités (jusqu'à 500.000 individus/m²) ont été relevées au sein de la table ostréicole (Fig. 121).

Il est difficile de distinguer les juvéniles et les femelles des deux espèces présentes. D'après l'observation des mâles, l'espèce la plus fréquente est *J. dentex*; *J. falcata* n'ayant été déterminée avec certitude qu'à partir d'avril 1993. Devant cette incertitude et en raison du très grand nombre d'individus présents, nous traitons ici des données concernant le genre *Jassa* dans sa globalité.

Jassa s'installe sur les plaques dès le premier mois d'immersion. Au cours du temps, il montre une préférence nette pour les eaux superficielles, toujours aux stations où les colonies de bryozoaires abondent.

Le cycle de *Jassa* fait apparaître un maximum au mois de juin, en particulier en 1993, où la densité et la biomasse atteignent au centre de la table des valeurs très fortes, respectivement de 476.960 individus /m² et de 23 g/m² (Fig. 121 et 122). La longueur moyenne des individus varie entre 2 et 6 mm (Fig. 123).

La présence de femelles ovigères est notée en 1992, en juin et en 1993, aux mois de février, d'avril à juin, en septembre et en novembre.

Figure 121 : Evolution des densités de *Jassa*Figure 122 : Evolution des biomasses de *Jassa*Figure 123 : Evolution des longueurs moyennes de *Jassa*

Lilljeborgia dellavallei

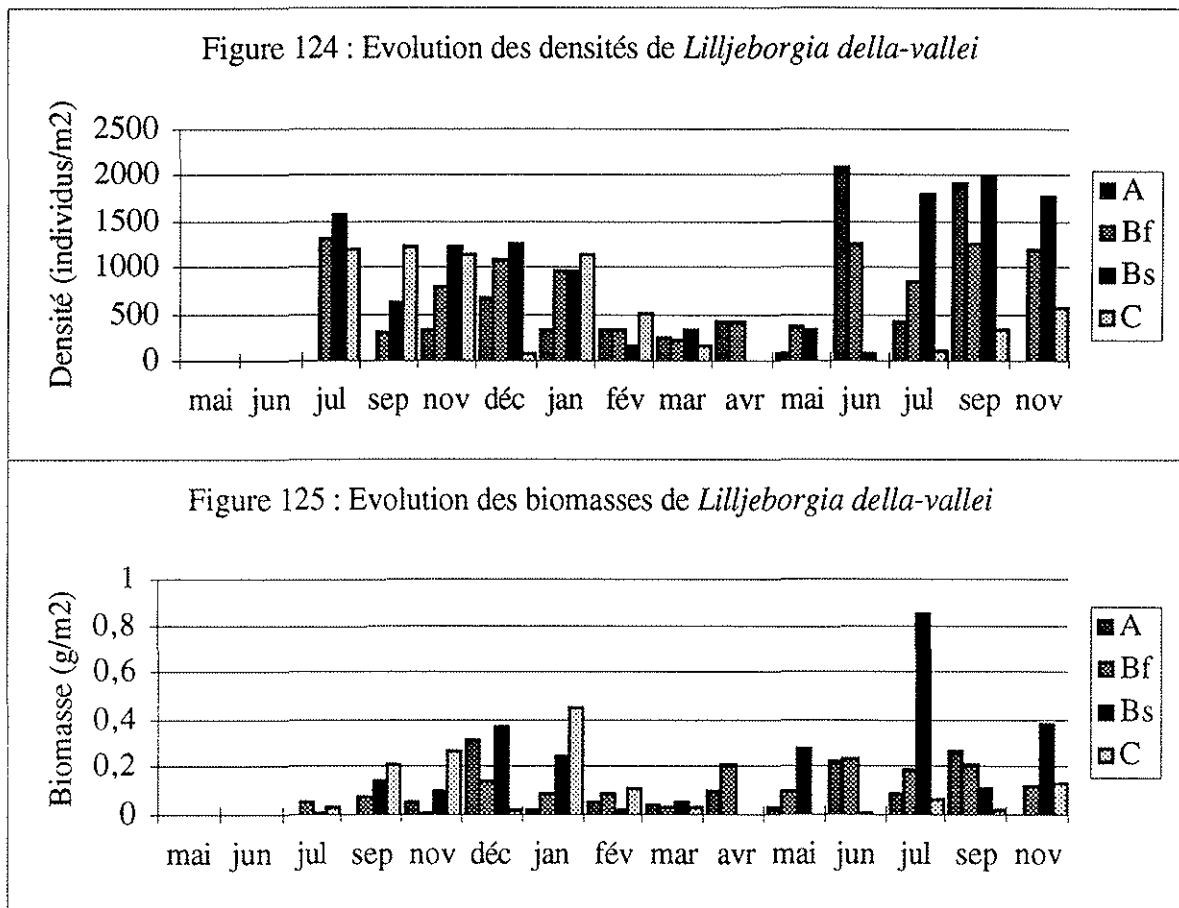
Cet amphipode préfère vivre sur les sédiments fins sableux ou vaseux (Scipione *et al.*, 1981).

Observations. Il s'installe en masse sur les plaques à partir du mois de juillet 1993. La préférence rapportée ci-dessus se manifeste par une abondance sur les plaques immergées au fond, relativement plus forte que chez les autres amphipodes. Cela s'explique par la formation d'une fine couche sédimentaire sur ces plaques, dont les particules proviennent de la sédimentation (biodéposition), et/ou de la remise en suspension des sédiments par les courants de fond.

L'évolution de la densité (Fig. 124) montre une constance relative du nombre des individus entre les mois de juillet 1992 et de janvier 1993. Au cours de cette période, les individus sont faiblement représentés au centre de la structure. En février, la densité décroît et les valeurs restent faibles jusqu'au mois de mai (inférieures à 500 individus/m²). A partir de juin, la densité s'élève et atteint des valeurs maximales (notamment au centre, où on enregistre 2112 individus/m²). Les variations de la densité pourraient être corrélées avec celles de la biodéposition ou de la concentration en matière organique.

L'évolution de la biomasse (Fig. 125) montre un accroissement progressif entre juillet et janvier 1993, une diminution en février et mars et une nouvelle augmentation au printemps. Le maximum de biomasse (0,85 g/m²) est atteint en juillet, à la station intermédiaire (surface).

La présence de femelles ovigères est notée en décembre 1992, en mars, mai, juin, juillet et novembre 1993.



Lysianassa ceratina

Très abondante dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau, cette espèce est en revanche peu fréquente dans le port de Sète (Cristofini, *op. cit.*)

Observations. Cet amphipode s'installe sur toutes les plaques au mois de juin 1992; la colonisation est réalisée par des jeunes individus (d'une taille de 1 à 4 mm).

L. ceratina est souvent plus abondante sur les plaques immergées au voisinage du fond.

L'évolution de la densité (Fig. 126) montre un accroissement progressif jusqu'à l'automne 1992 (selon les stations, les maxima varient entre 6468 et 16434 individus/m²).

En hiver, la densité décroît, à la suite d'une émigration ou d'une mortalité des individus. Au printemps et en été, les valeurs restent relativement faibles (inférieures à 2000 individus/m²), sauf au centre de la table, où on note en mars et avril des densités de 8360 à 16456 individus/m². A partir de novembre 1993, la densité s'élève grâce à un nouveau recrutement de juvéniles.

Les plus fortes biomasses (Fig. 127) sont recensées dans les eaux de fond en février 1993 (6,5 g/m²) et dans les eaux superficielles centrales, en avril 1993 (4,5 g/m²). Le premier maximum correspond à la présence d'un plus grand nombre d'adultes, d'une taille de 10 mm (la moyenne est de 60 mm; Fig. 128) et le second, à celle de jeunes individus, d'une taille de 4 mm (moyenne de 3 mm; Fig. 128).

La présence de femelles ovigères est notée en février, en avril, en juillet et en novembre 1993. Aux trois premiers mois cités, elles sont rares et ont une taille de 8 à 10 mm. Elles sont plus abondantes en novembre et leur taille varie entre 9 et 11 mm.

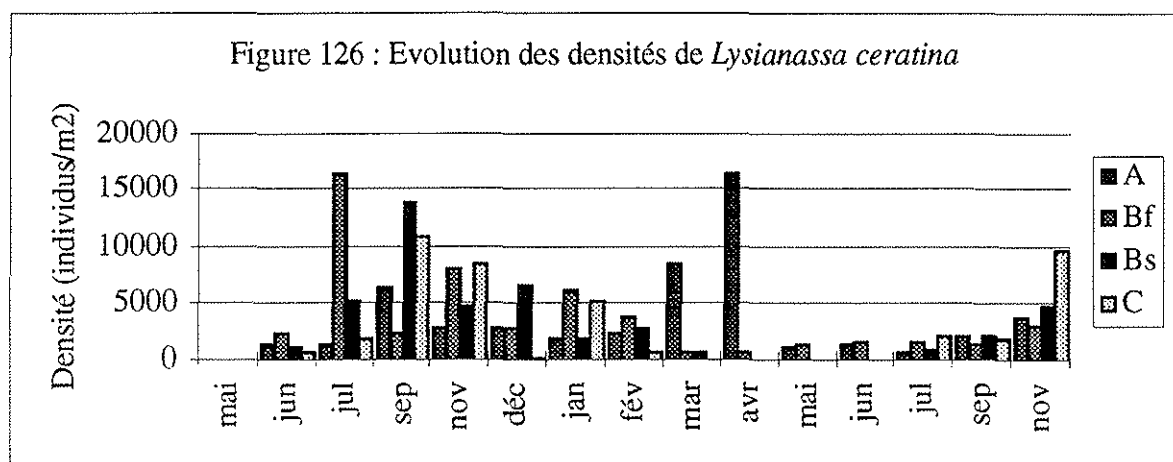
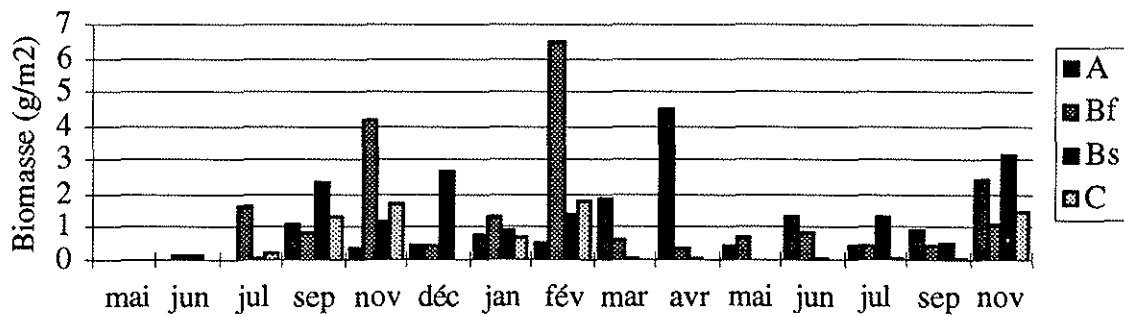
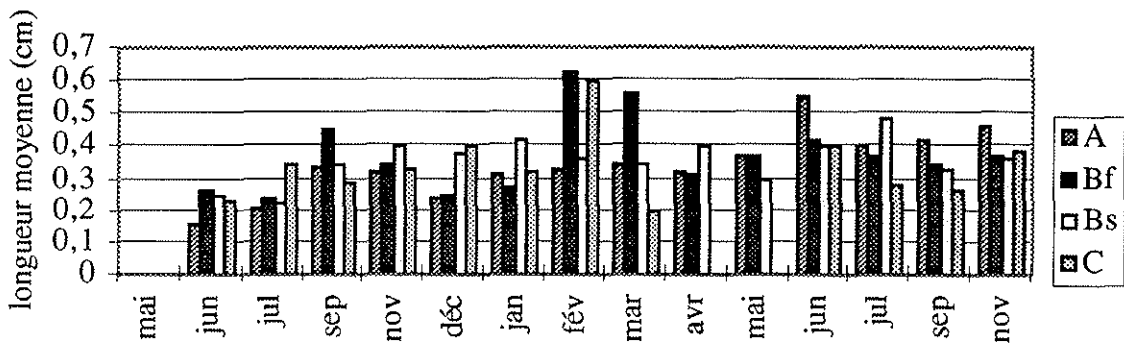


Figure 127 : Evolution des biomasses de *Lysianassa ceratina*Figure 128 : Evolution des longueurs moyennes de *Lysianassa ceratina*

Maera grossimana

Perera *et al.* (*op. cit.*) la citent, en novembre, sur les valves des huîtres cultivées du delta d'Ebro. C'est une espèce de substrat dur, considérée plutôt comme marine, rarement rencontrée dans les eaux saumâtres et quelquefois trouvée parmi les algues (Bellan-Santini *et al.*, 1982) ou en association avec l'éponge *Suberites massa* (Giordani-Soika *in* Scipione *et al.*, 1981).

Observations. Elle apparaît très tardivement, au centre de la structure, au cours du dernier mois d'immersion (en novembre 1993). Sa présence souligne le caractère plutôt "marin", peu confiné, de l'étang de Thau. Sa densité et sa biomasse sont très faibles, respectivement de l'ordre de 88 individus/m², et de 0,18 g/m². Ces individus ont une taille de 11 mm.

Melita palmata

On cite cette espèce à Arcachon, dans les peuplements des piliers de la jetée d'Ayrac (de Coutures, *op. cit.*). Perera *et al.* (*op. cit.*) la citent, en mai et en novembre, sur les valves des huîtres cultivées du delta d'Ebro. *M. palmata* fréquente les cordons à moules de l'étang de Diana (de Casabianca *et al.*, *op. cit.*). Dans l'étang de Thau, il est présent (en nombre négligeable) dans les peuplements de substrat meuble situés à proximité

d'installations aquacoles tels des écloseries et des cages de grossissement de poissons (Géhant et Jeanneret, 1984).

Observations. Cet amphipode apparaît dans les peuplements du fouling sur une période hivernale s'étalant sur trois mois, de décembre 1992 à février 1993 : selon les stations, la densité varie entre 176 et 2640 individus/m²; la biomasse, entre 0,3 et 2,9 g/m². Il ne montre pas de préférence pour une zone particulière au sein de la table conchylicole. Ce sont généralement des adultes, de grande taille (jusqu'à 19 mm), qui colonisent les plaques. On note la présence de rares femelles ovigères en décembre.

***Munna* sp.**

Observations. Ce petit isopode, d'une taille de 1 mm, est constamment présent sur les plaques, entre le premier et le dernier mois d'immersion. Il est particulièrement abondant au voisinage du fond (Fig. 129 et 130). Je pense que c'est un détritivore, capable de migrer vers la surface où il abonde lorsque les conditions du milieu lui sont favorables. Son développement maximal est réalisé durant les mois de juin à septembre (jusqu'à 3344 individus/m²). Sa biomasse est négligeable (Fig. 130). La présence de femelles ovigères est notée en mars et en mai 1993, au niveau du fond.

Figure 129 : Evolution des densités de *Munna* sp.

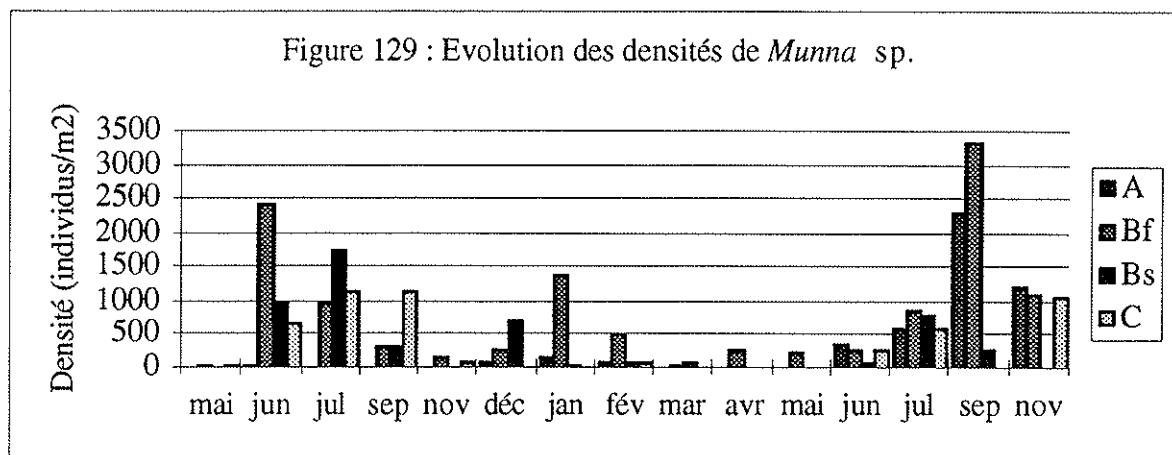
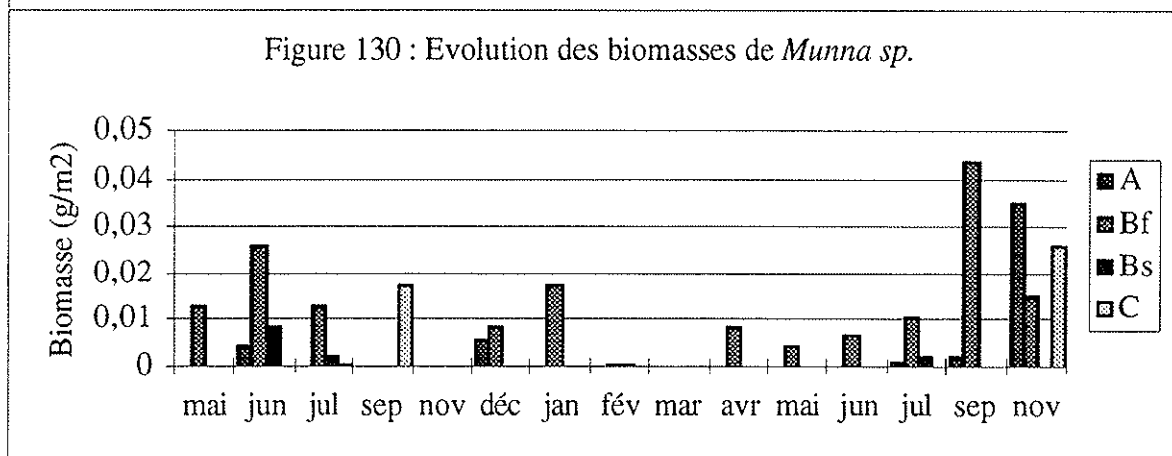


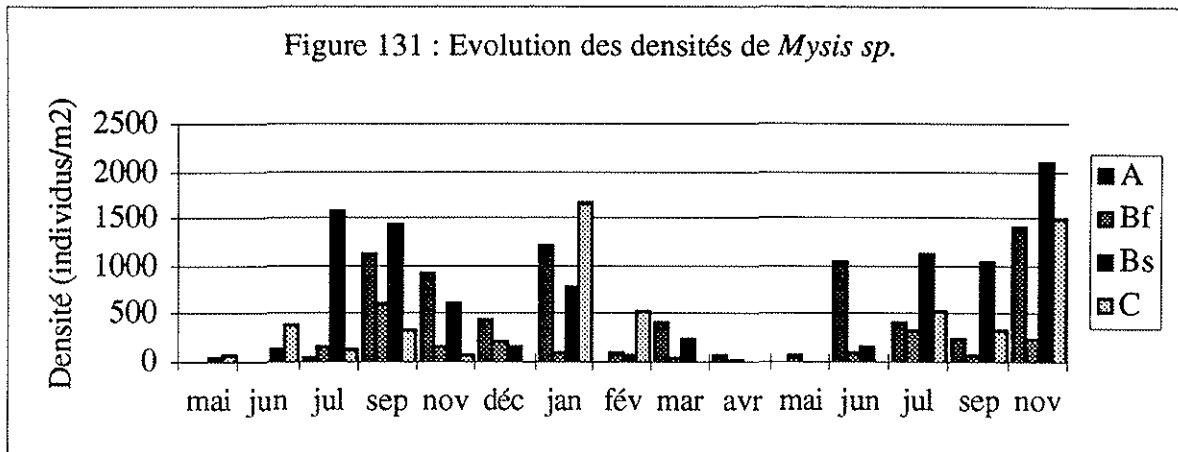
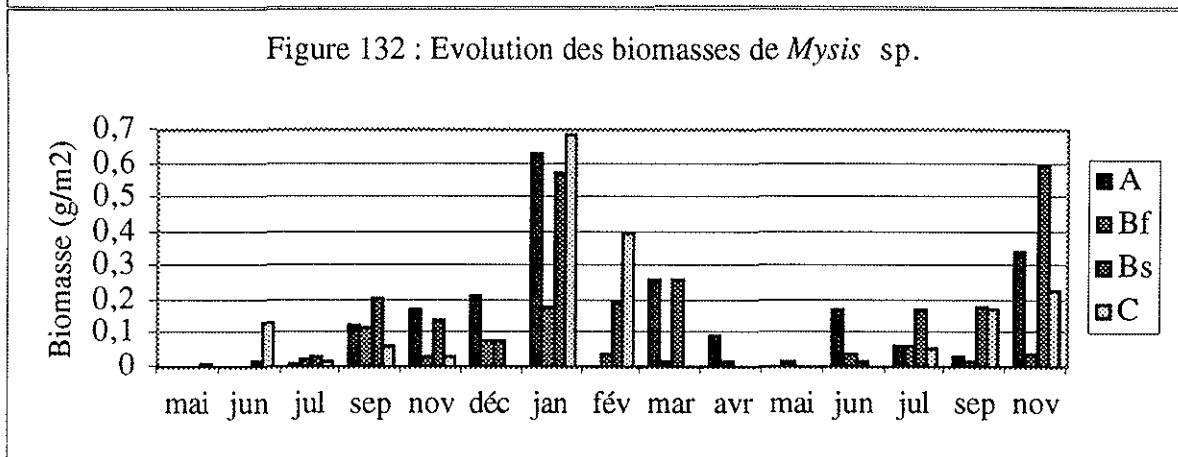
Figure 130 : Evolution des biomasses de *Munna* sp.



***Mysis* sp.**

Ce genre est lié généralement à la végétation (Casabianca *et al.*, 1972-73).

Observations. Sa présence est régulière, depuis le premier mois d'immersion. L'analyse de variances interstations (test de Fischer) révèle une différence significative à 99% entre la surface et le fond, au niveau de la station intermédiaire. La moyenne des densités et des biomasses est plus élevée en surface (Fig. 131 et 132).

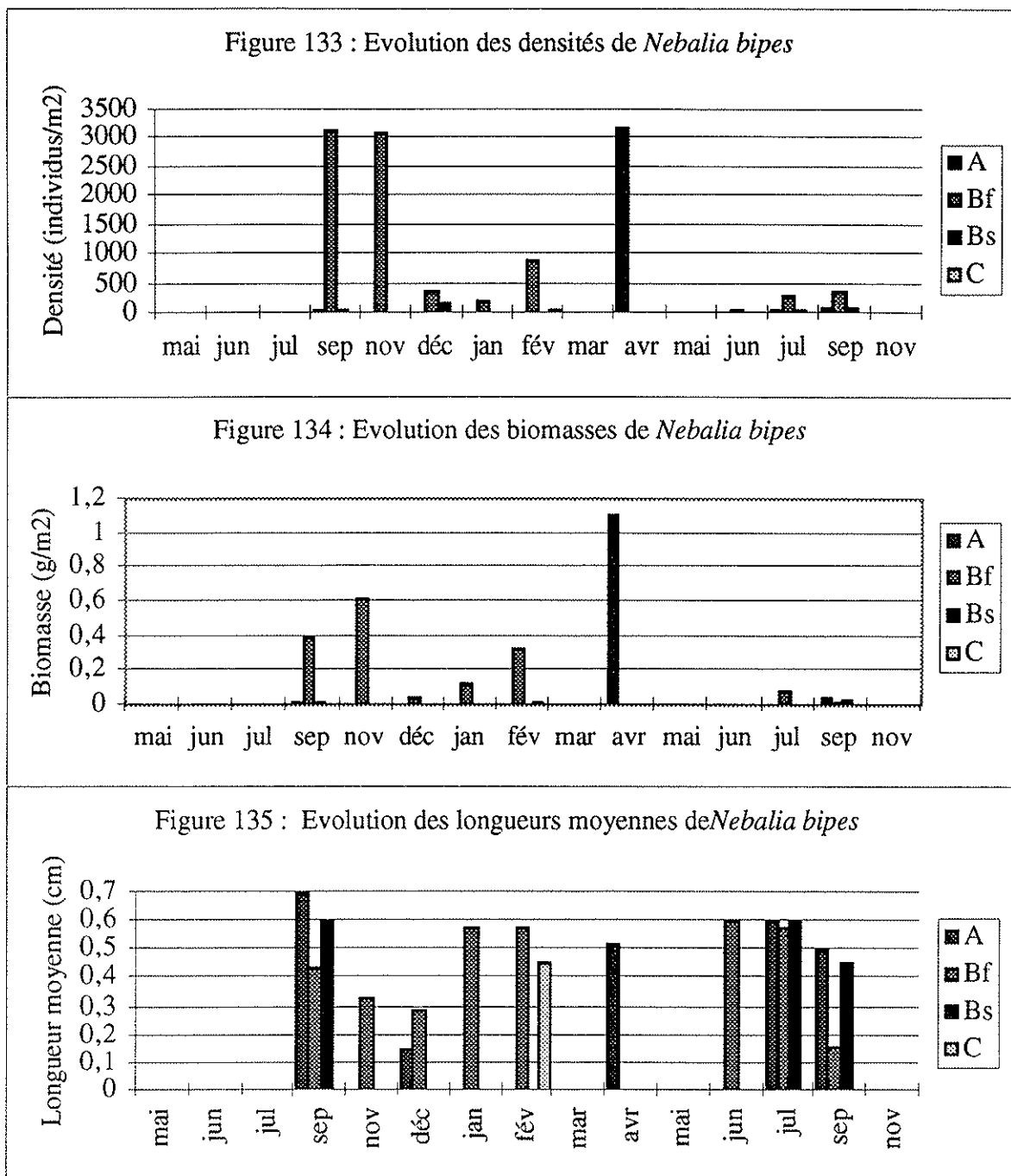
Figure 131 : Evolution des densités de *Mysis* sp.Figure 132 : Evolution des biomasses de *Mysis* sp.***Nebalia bipes***

Ce crustacé, qui appartient au groupe des leptostracés, est considéré par Stora (1982) comme une espèce indicatrice de pollution dans la biocénose des Sables Vaseux de Mode Calme (Pérès et Picard, 1964). Bellan (1980) cite également *N. bipes* comme un indicateur d'accumulation de matière organique, en association avec les polychètes *Capitella capitata* et *Malacocerus fuliginosus*.

Observations. Il apparaît en septembre 1992 et montre, au cours du temps, une préférence pour les plaques immergées au voisinage du fond.

Deux maxima de densité (Fig. 133) sont notés en septembre et en novembre 1992 (respectivement 3146 et 3102 individus/m²). Ils concernent principalement des adultes qui ont migré et colonisé les plaques. Parmi les adultes de septembre, on note la présence de femelles ovigères, mais d'autres portent aussi des embryons déjà formés. Jusqu'en

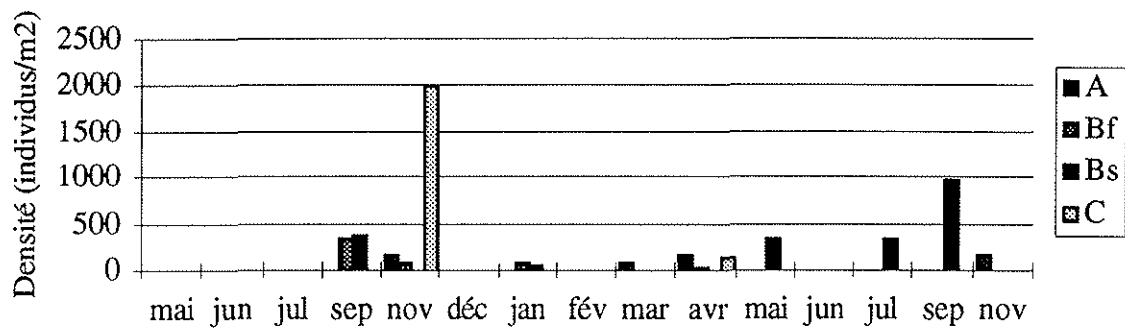
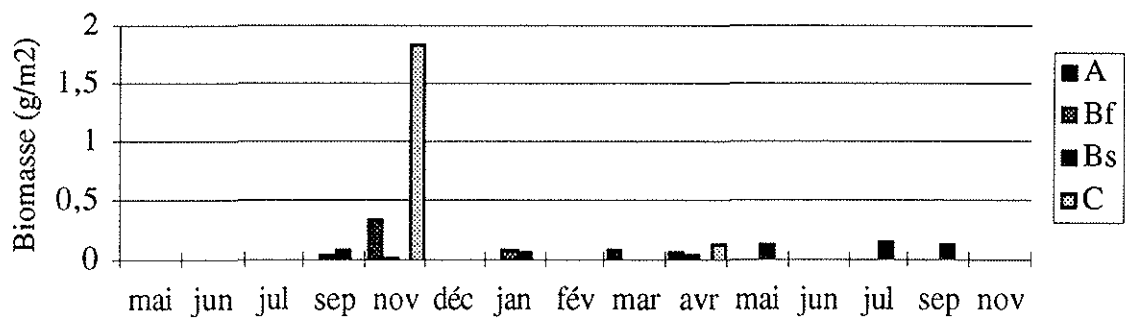
février, on rencontre des rares femelles incubatrices, d'une taille de 8 mm. Un troisième maximum de 3168 individus/m², recensé en avril 1993, au centre de la structure aquacole correspond aussi à un maximum pondéral de 1,15 g/m² (Fig. 133 et 134); ces individus, non reproducteurs, ont une taille de 4 à 6 mm (Fig. 135).



Pherusa (Gammarella) fucicola

Cette espèce est abondante dans la faune des moules de l'étang de Thau et rare dans celui du port de Sète (Cristofini, *op. cit.*). Perera *et al* (*op. cit.*) la citent également sur les valves des huîtres et des moules cultivées du delta d'Ebro.

Observations. Sa présence dans les peuplements du fouling est notée pour la première fois en septembre 1992 (en position intermédiaire, surface et fond). Elle est épisodique au cours du temps, en tous points de la table (cette espèce ne montre pas une préférence particulière pour une station et une saison déterminées). Son maximum de densité et de biomasse (Fig. 136 et 137) est recensé en novembre 1992 (respectivement 2024 individus/m² et 1,8 g/m²). Les populations sont composées d'individus de taille variable (entre 2 et 12 mm). De rares femelles ovigères, d'une taille de 7 à 11 mm, sont présentes dans les populations, en septembre et novembre 1992.

Figure 136 : Evolution des densités de *Pherusa fucicola*Figure 137 : Evolution des biomasses de *Pherusa fucicola*

Phthisica marina

C'est une espèce à large répartition écologique, sauf accidentellement dans la biocénose des Algues Photophiles (Bellan-Santini, 1971 *op. cit.*); elle est citée par Pérès et Picard (1964) comme appartenant à la biocénose des Sables grossiers et fins Gravieres sous influence de courants de Fond. Cristofini (*op. cit.*) la signale comme absente dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau et peu abondante dans celui du port de Sète. Elle est pourtant une des espèces caractérisant l'épifaune de cordes à moules de la ria de Arosa en Espagne (Tenore *et al.*, 1975). Elle est rencontrée dans les algues, les spongiaires et les grappes d'ascidies simples qui garnissent les parois des quais et les jetées (Perrier, 1968).

P. marina est un prédateur actif, qui se nourrit de proies vivantes : petits crustacés et autres caprellidés (Costa, 1961 in Clanzig, *op. cit.*).

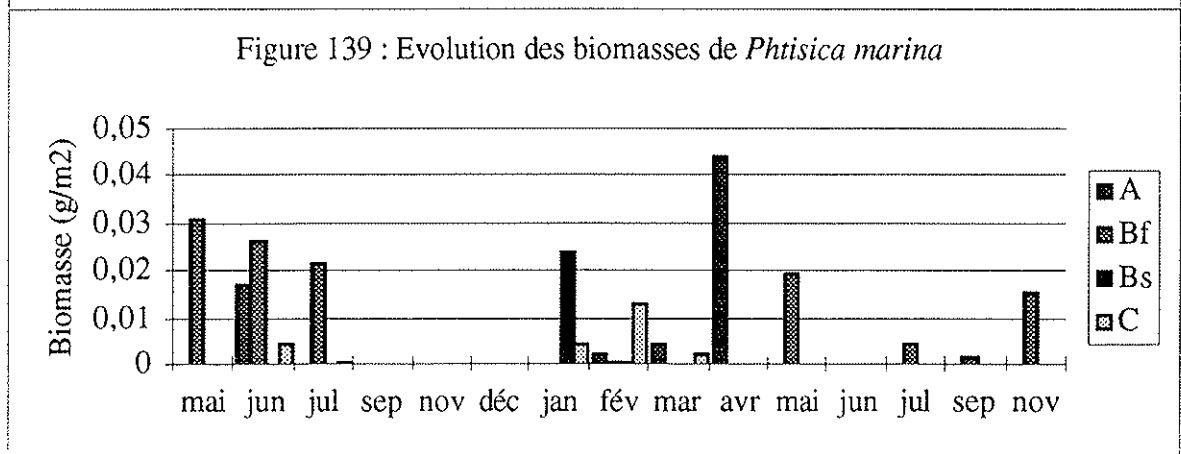
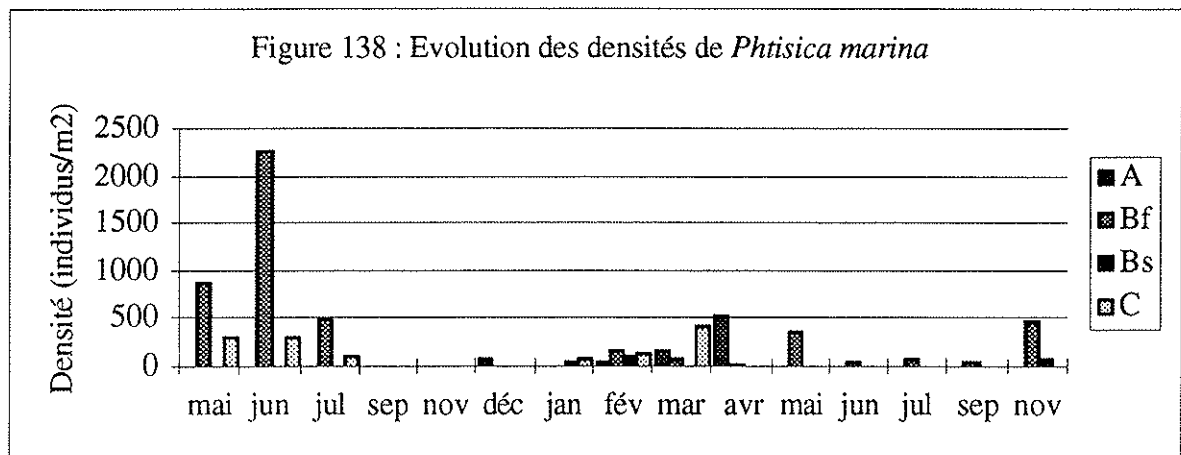
Observations. Des jeunes individus (d'une taille de 2 à 3 mm) apparaissent dans le fouling dès le premier mois d'immersion des plaques expérimentales, au niveau du fond et, dans une moindre mesure, en bordure de la structure (en surface).

Au cours du temps, à la différence des autres caprellidés également présents dans le fouling (*Pseudoprotella phasma* et *Caprella aequilibra*), *P. marina* montre une nette préférence pour les eaux de fond (sauf en mars et avril, où il est plus abondant en surface, au centre), en raison de la présence des courants de fond. L'analyse des variances interstations confirme que la moyenne des densités est significativement (à 99%) plus élevée en profondeur qu'en surface, à la station intermédiaire.

La densité de *P. marina* présente dans l'ensemble des valeurs plus faibles (inférieures à 2300 individus/m²) que celles des autres caprellidés (Fig. 138).

Le maximum de densité de *P. marina* est recensé en juin 1992, dans les eaux de fond (2266 individus/m²). Le maximum pondéral est noté en avril 1993, dans les eaux superficielles centrales (Fig. 139).

Les populations sont composées d'individus de taille variant entre 2 et 8 mm. Je n'ai jamais observé d'adultes reproducteurs.



Pseudoprotella phasma

Cette espèce est rencontrée dans les algues, les spongiaires et les grappes d'ascidies simples qui garnissent les parois des quais et les jetées, ainsi que dans la faune des bouées (Perrier, 1968).

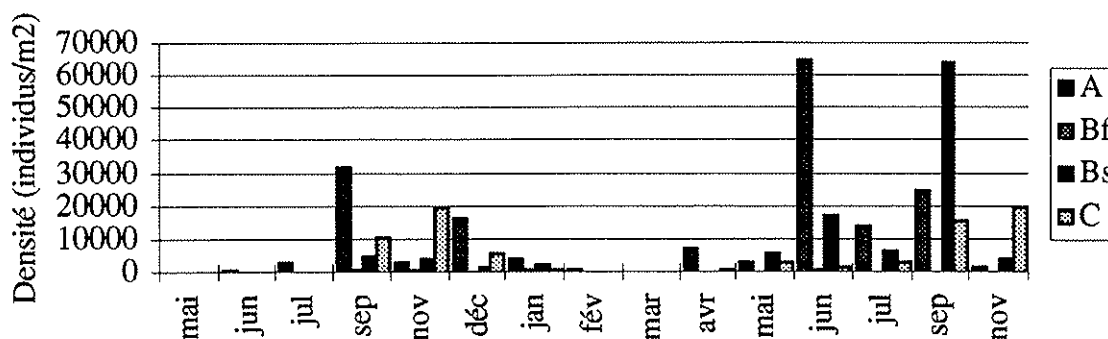
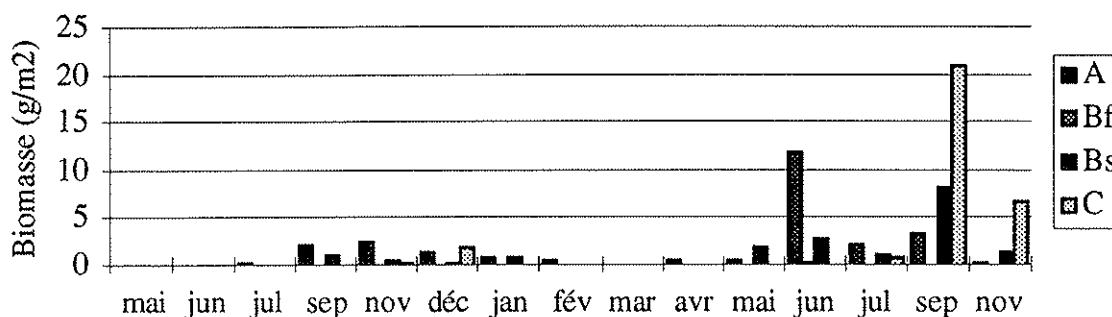
Observations. Le cycle de *P. phasma* (Fig. 140) présente un minimum pendant les mois hivernaux les plus froids (inférieur à 1000 individus/m²). La colonisation des plaques est réalisée principalement par des jeunes individus, d'une taille de 2 à 3 mm.

Au voisinage du fond, ce crustacé apparaît en juin 1992. Il est absent sur une période qui s'étale de février à avril 1993. Les valeurs de sa densité au fond sont toujours relativement faibles (inférieures à 1000 individus/m²). Il marque une préférence nette pour les plaques immergées dans les eaux superficielles.

Dans les eaux de surface, ce caprellidé apparaît d'abord sur les plaques centrales en juin 1992. Ce n'est qu'en septembre 1992 que sa présence est notée à la périphérie. Une fois installée en chaque point de la surface, elle se retrouve constamment jusqu'au dernier mois d'immersion. Mensuellement, *P. phasma* est généralement plus abondant au centre de la table. L'analyse des variances interstations (test de Fisher) montre une différence significative (à 99%) entre les stations du centre et du fond : la moyenne des densités sur les 15 mois étudiés est plus élevée au centre.

Les maxima de densité coïncident avec ceux d'une algue. Ainsi, en juin 1993, au centre de la table, on recense 647768 individus/m² qui abondent dans les thalles de *Sargassum muticum*; leur biomasse représente 12 g/m² (Fig. 140 et 141). En septembre 1993, on note, en position intermédiaire, un autre maximum de densité, du même ordre de grandeur que le premier (64240 individus/m²) : il correspond au maximum de biomasse de *Dictyota linearis* (44 g/m²). Par ailleurs, les variations de densité du caprellidé paraissent suivre celles de cette algue entre mai et novembre 1993. Des individus se trouvaient aussi au sein des colonies arborescentes du bryzoaire *Scrupocellaria reptans*. Le maximum de biomasse est recensé en septembre 1993, en bordure (21,1 g/m²). Il s'explique par l'abondance d'adultes de grande taille (jusqu'à 20 mm).

La présence de femelles ovigères est notée de manière quasi constante dans les populations, entre les mois de juin 1992 et novembre 1993. Elles sont particulièrement abondantes en septembre 1992 (6 à 8 mm de taille) et en février 1993 (9 à 10 mm). En 1993, un nouveau recrutement de juvéniles apparaît à partir d'avril.

Figure 140 : Evolution des densités de *Pseudoprotella phasma*Figure 141 : Evolution des biomasses de *Pseudoprotella phasma*

Stenothoe monoculoides

Cristofini (*op. cit.*) la signale comme très rare dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau.

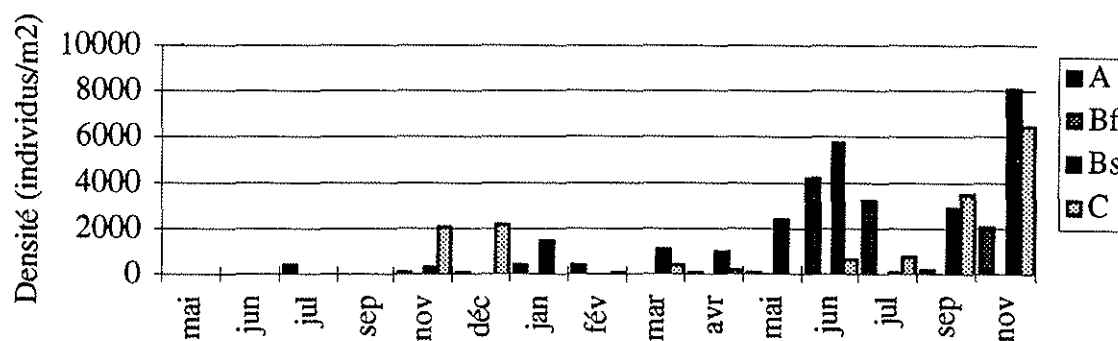
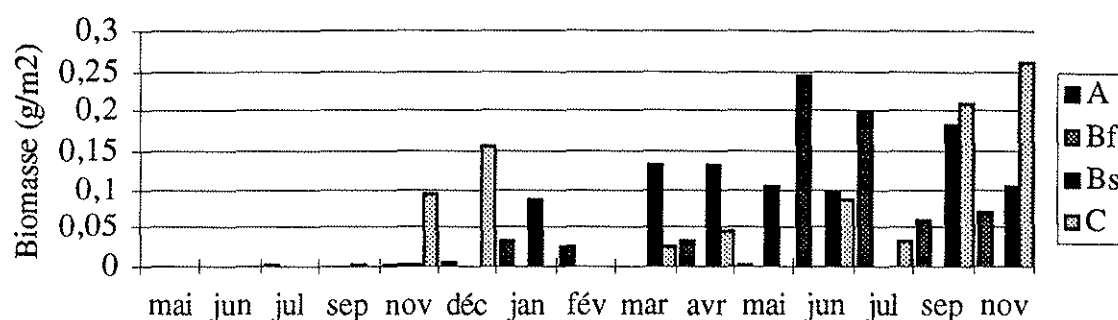
Scipione et al. (1981) la signalent comme étant commune sur les algues et considèrent d'après Greze (1968), que son régime alimentaire est détritivore.

Observations. Cette espèce n'apparaît pratiquement pas sur les plaques immergées au voisinage du fond, sinon de manière accidentelle. L'analyse des variances interstations (test de Fisher) montre que la moyenne des densités est significativement (à 99%) plus faible au fond qu'en surface, à la station intermédiaire.

S. monoculoides est présente dans le fouling de surface, à partir du mois de juin 1992. Sa densité et sa biomasse (Fig. 142 et 143) augmentent assez régulièrement jusqu'au dernier mois d'immersion (respectivement, jusqu'à 8000 individus/m² et 0,3 g/m²).

L'installation débute avec des juvéniles d'une taille inférieure à 1 mm. Les individus acquièrent leur taille adulte à partir de décembre 1992 (4 mm).

On note la présence de femelles ovigères en juin 1993 et des juvéniles réapparaissent dans les populations dès juin.

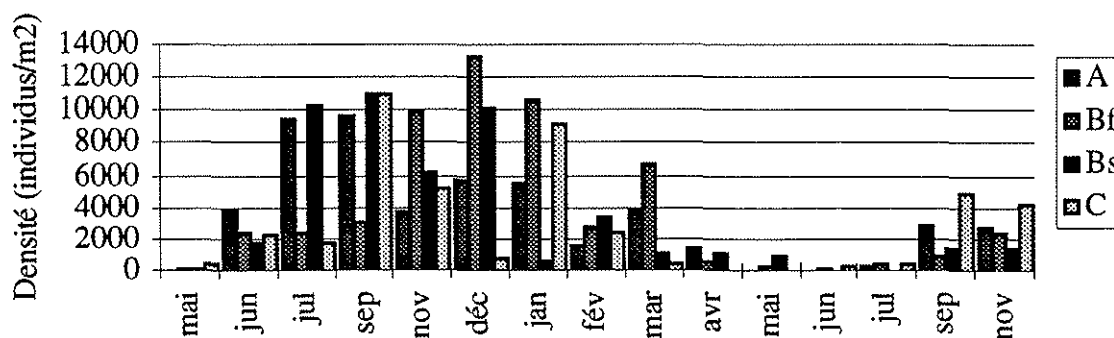
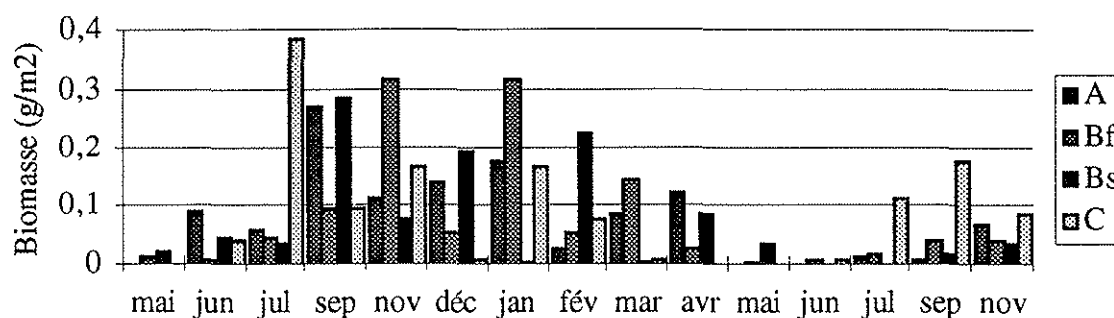
Figure 142 : Evolution des densités de *Stenothoe monoculoides*Figure 143 : Evolution des biomasses de *Stenothoe monoculoides*

Tanais (Leptocheilia) dubia

Observations. Cet isopode apparaît dans le fouling dès le premier mois d'immersion. Sa présence est considérée comme constante au sein de la table, en particulier au voisinage du fond. D'un point de vue numérique et pondéral (Fig. 144 et 145), il est moins abondant au cours de la deuxième année, peut-être parce qu'il est moins compétitif face à *Corophium acherusicum*? (*T. dubia* est également un tubicole).

Le cycle montre que sa densité et sa biomasse sont plus élevées dans les eaux superficielles en été et en automne 1992 (11088 individus/m²). Mais en période hivernale, il est plus abondant en profondeur, notamment en décembre 1992 (13376 individus/m²).

La présence de rares femelles ovigères est notée en mai 1992 et en février 1993.

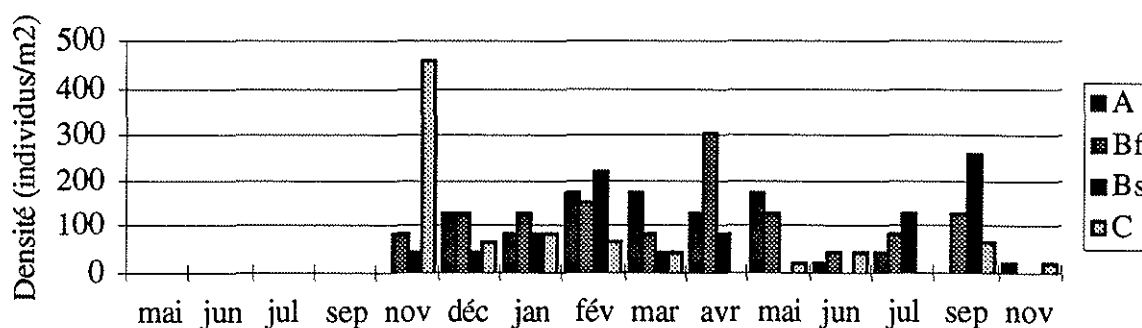
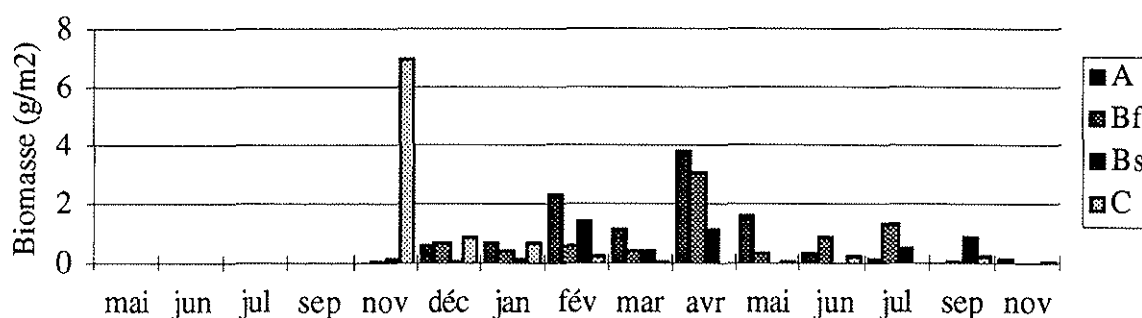
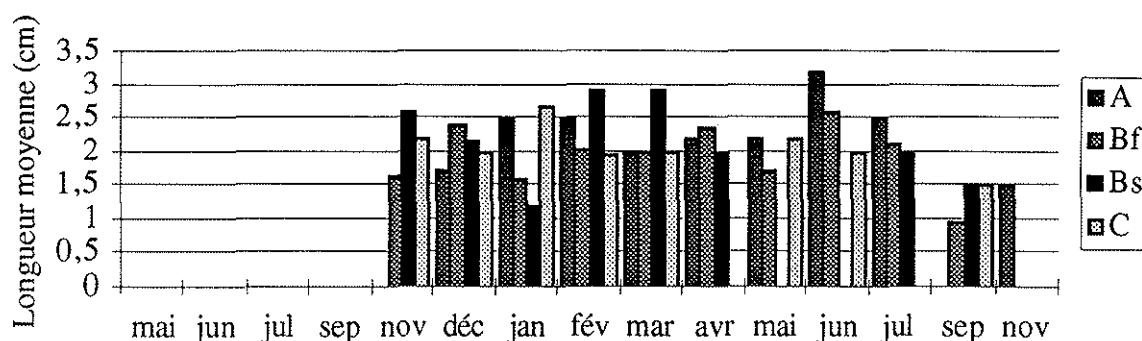
Figure 144 : Evolution des densités de *Tanais dubia*Figure 145 : Evolution des biomasses de *Tanais dubia*

8. Polychètes (déterminations spécifiques d'après Perrier, 1964 b; Fauvel, 1923; 1927; Nelson-Smith, 1967; Anonyme, 1967)

Ceratonereis costae

Très abondante dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau et du port de Sète (Cristophini, 1963), on la rencontre aussi sur les valves d'*Ostrea edulis* en culture dans le delta d'Ebro (Perera *et al.*, 1990)

Observations (Fig. 146 à 148). Ce neréidé apparaît dans le fouling en novembre 1992. Ce sont déjà des adultes qui colonisent d'emblée les plaques en novembre, à partir de la bordure, où on note le maximum de densité et de biomasse (respectivement, 462 individus/m² et 7 g/m²). Les histogrammes de taille montrent peu de variations entre novembre 1992 et juillet 1993 (Fig. 148). En septembre 1993, la taille moyenne diminue par mortalité des individus les plus âgés. Ce n'est pas une espèce pionnière.

Figure 146 : Evolution des densités de *Ceratonereis costae*Figure 147 : Evolution des biomasses de *Ceratonereis costae*Figure 148 : Evolution des longueurs moyennes de *Ceratonereis costae*

Eumida sanguinea

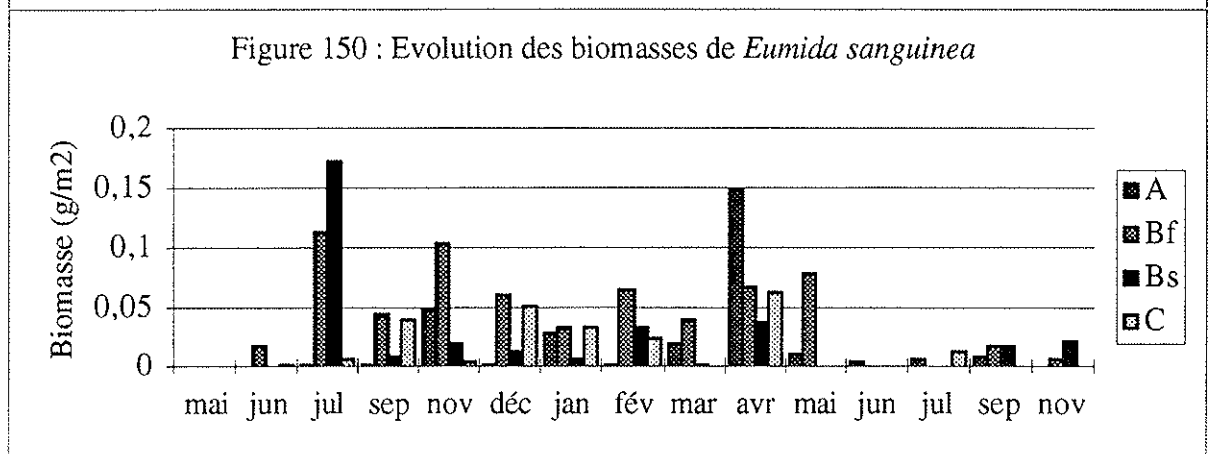
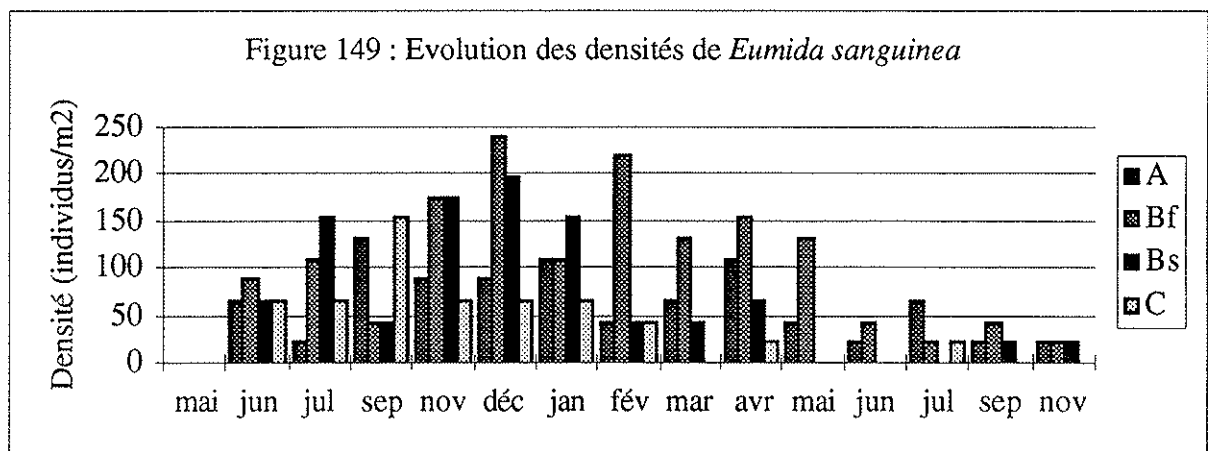
Ses biotopes méditerranéens sont assez variés (Bellan, 1964). Elle est présente sur les valves d'*Ostrea edulis* en culture dans le delta d'Ebro (Perera *et al.*, *op. cit.*). A Thau, Cristophini (*op. cit.*) avait trouvé cette espèce parmi la faune vivant dans le milieu formé par les moules (*Mytilus galloprovincialis*) et leur byssus, mais dans le port de Sète, pas dans l'étang (s'agirait-il d'une migration spécifique ultérieure du port vers l'étang?). Cet auteur cite également dans ce même milieu un autre phyllodocidé : *Eteone (Mysta) picta*, très rare aussi bien dans le port que dans l'étang, et, de fait, *E. picta* fut aussi rarement trouvée sur nos collecteurs. Elle est apparue pendant les derniers mois

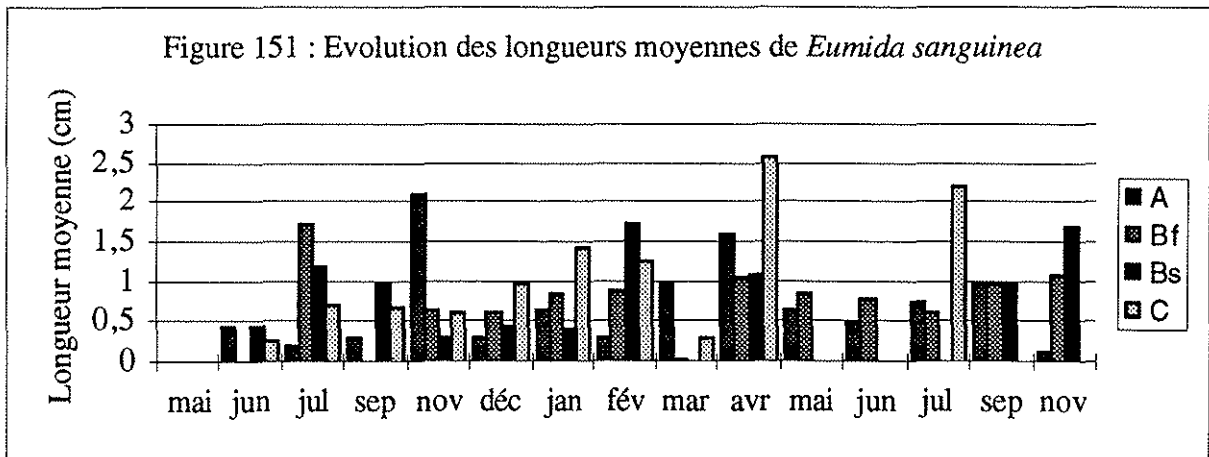
d'immersion, en septembre et en novembre 1993. Trave-Morlot (1987) trouve un exemplaire de ces deux espèces dans l'étang des Eaux blanches (en 1981).

Observations : *E. sanguinea* apparaît sur toutes les plaques en juin 1992. Au cours du temps, ce phyllocidé présente en général une concentration plus élevée au voisinage du fond, mais il reste bien représenté en surface. Le cycle fait ressortir une plus grande abondance au début de l'hiver. Dans les eaux de fond, le maximum de densité (242 individus/m²) est noté en décembre 1992 (Fig. 149). En surface, le maximum est également recensé en décembre, en position intermédiaire (198 individus/m²). Il est difficile d'obtenir une estimation précise de la biomasse et de la taille car c'est une espèce fragile, dont les individus ne sont pas toujours obtenus en bon état. Néanmoins, on constate que l'abondance pondérale est nettement plus faible à partir de juin 1993 (Fig. 150). La taille moyenne des individus peut atteindre 25 mm (Fig. 151). Quelques individus ont été retrouvés dans des tests vides de balanes.

Cette espèce ne se renouvelle pas à partir de juin 1993. Le recrutement des jeunes est très faible, les valeurs de la densité et de la biomasse sont tout à fait négligeables jusqu'à novembre 1993.

On peut considérer cette espèce comme une espèce pionnière, dans la mesure où les fortes densités se situent en 1992, aux cours des premiers mois d'immersion.





Exogone gemmifera et *Grubea limbata*

Observations. Ils apparaissent dans les peuplements du fouling dès le premier mois d'immersion. La densité s'accroît jusqu'à la fin de l'automne 1992 (Fig. 152 et 153), elle est globalement plus forte dans les eaux de surface, où *G. limbata* atteint son maximum de densité (12000 individus/m²) en bordure de la table (Fig. 152). En novembre 1992, les valeurs de la densité diminuent considérablement mais remontent dès le mois de décembre jusqu'en février 1993. Au début de l'hiver, les individus migrent de la surface vers le fond, où les populations de ces deux espèces deviennent plus abondantes. *E. gemmifera* y atteint son maximum (726 individus/m²) en février (Fig. 153), et *G. limbata* y présente également des valeurs élevées (11066 individus/m²). A partir de mars, les mortalités des adultes entraînent une diminution de la densité. Un nouveau recrutement de jeunes s'observe à partir de juin 1993, en particulier dans les eaux de surface, et le cycle se renouvelle : ce sont des espèces annuelles.

La biomasse de ces deux très petits syllidés est très faible (Fig. 154).

Figure 152 : Evolution des densités de *Exogone gemmifera*

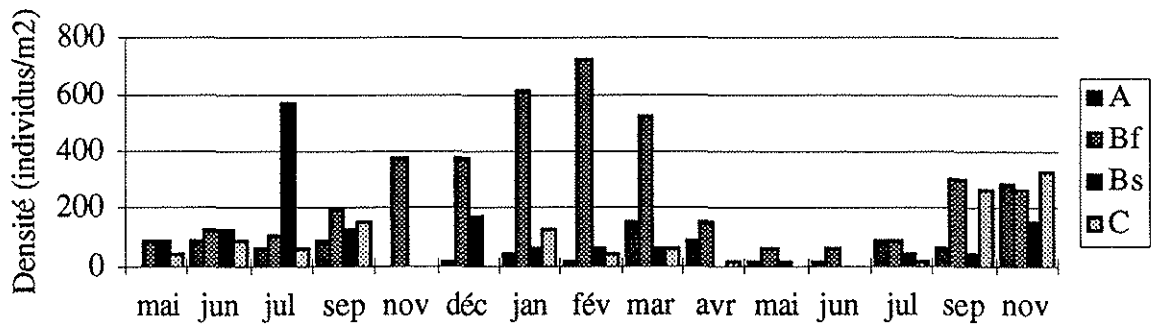


Figure 153 : Evolution des densités de *Grubea limbata*

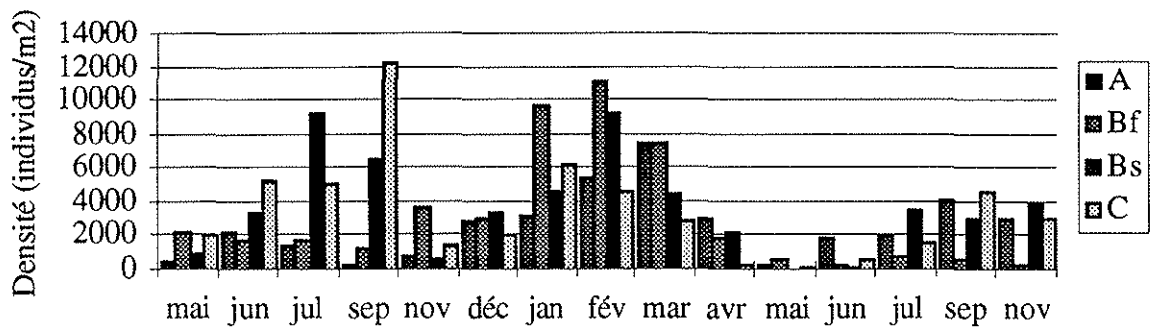
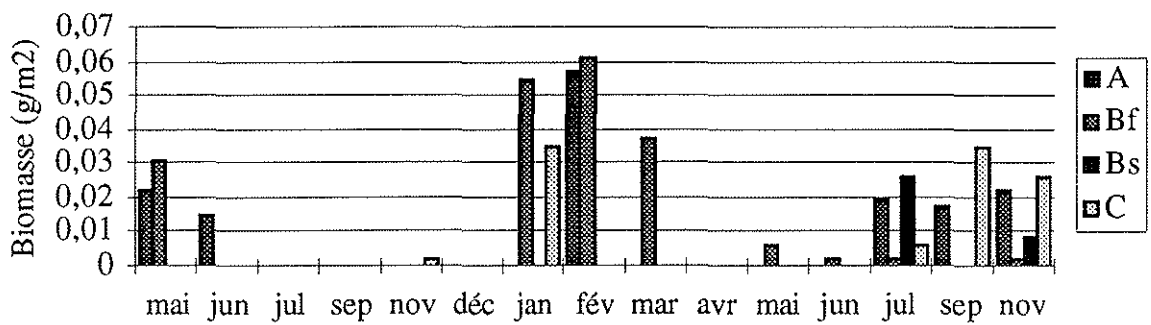


Figure 154 : Evolution des biomasses de *Grubea limbata*



Hydroides norvegica* et *H. uncinata

Ces deux espèces ont été recueillies par Cristophini (*op. cit.*) sur les moules de l'étang de Thau, la première très abondamment, la deuxième, moins. *H. norvegica* est aussi signalée dans le fouling des ports britanniques (Withers et Thorp, *op. cit.*).

Observations à propos de *Hydroides norvegica*. Cette espèce se fixe pour la première fois en juin 1992 sur les plaques les plus profondes. L'installation concerne des jeunes individus, d'une taille inférieure à 2 mm et elle est de type grégaire. A la fin de l'été, la colonisation atteint les plaques supérieures et les individus ont une taille moyenne

comprise entre 5 et 6 mm (Fig. 157). La fixation s'est étendue sur une période incluant l'été, l'automne et l'hiver car la taille n'augmente de manière sensible qu'au printemps 1993, où elle dépasse les 10 mm. A l'automne, la taille diminue, à la suite de la mortalité des individus les plus âgés et du recrutement de quelques très rares juvéniles (le naissain est plus abondant la première année).

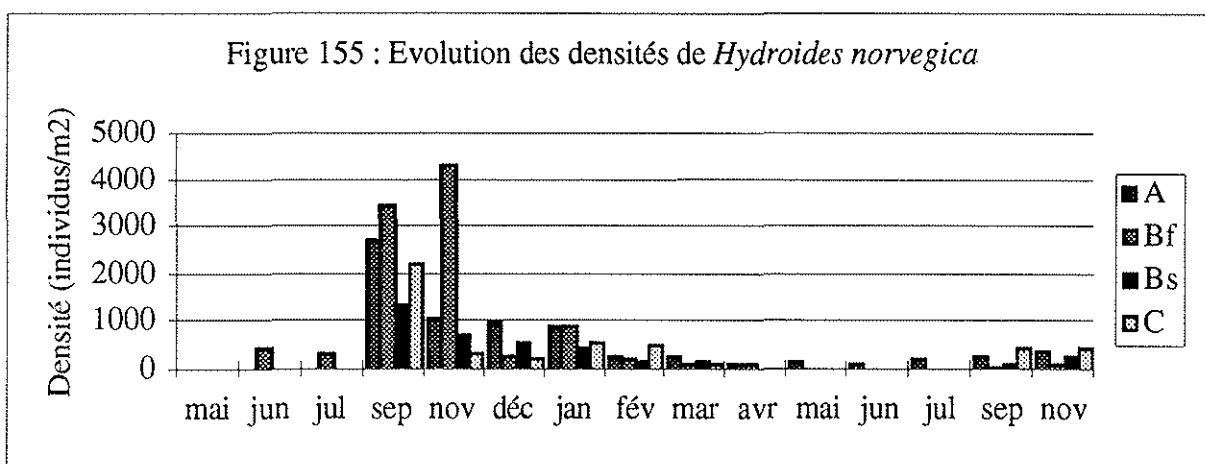
Sur les plaques inférieures (proches du fond), le maximum de densité et de biomasse (respectivement, 4334 individus/m² et 0,85 g/m²) est centré en novembre 1992 (Fig. 155 et 156).

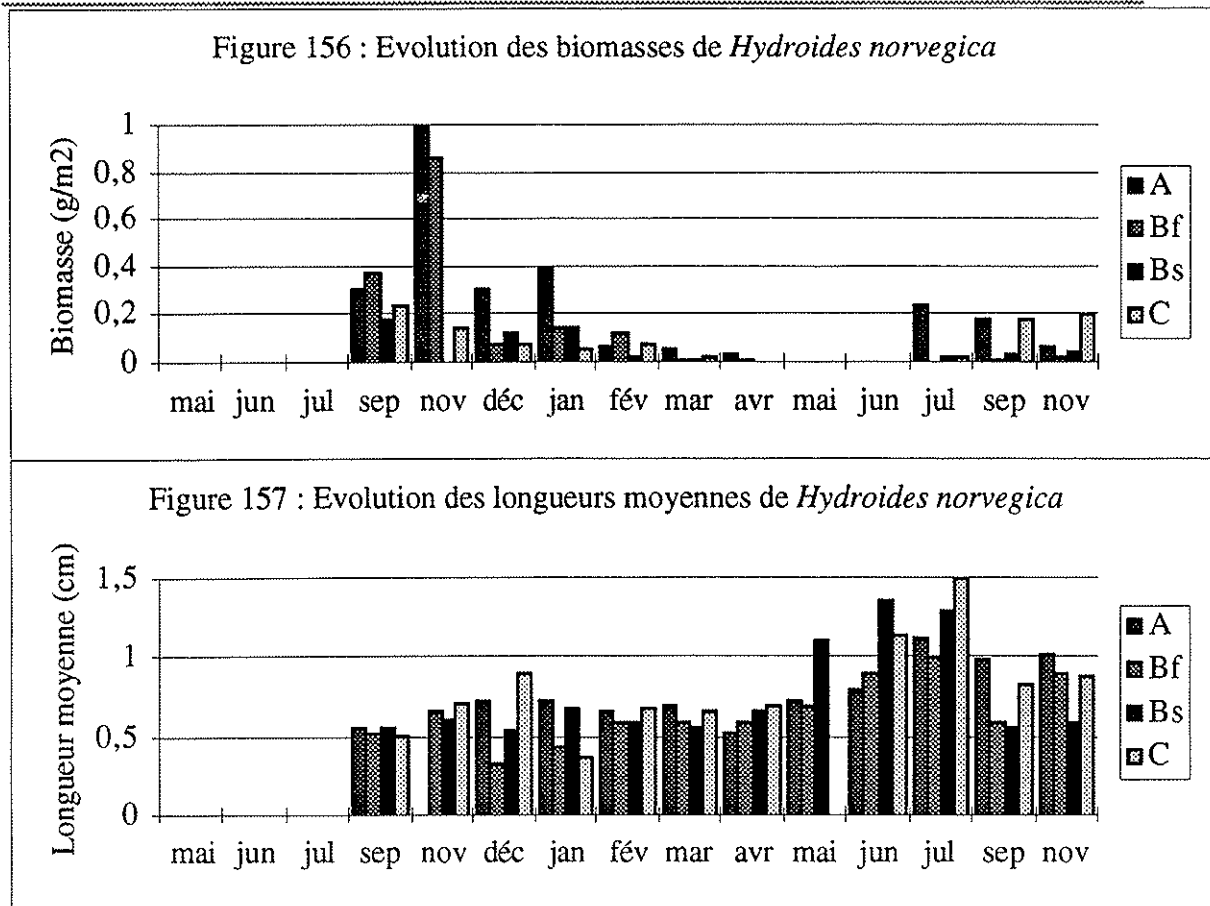
Sur les plaques supérieures, l'analyse des variances interstations (test de Fisher) montre que la moyenne des biomasses est significativement (à 99%) plus élevée au centre par rapport à la station intermédiaire. Le maximum de densité (selon les stations, entre 1342 et 2706 individus/m²) est atteint en septembre 1992 (Fig. 155). La biomasse est maximale sur une période s'étalant entre septembre et novembre 1992 (entre 0,18 et 1 g/m²). Ces maxima ne se reproduisent pas en septembre et novembre 1993 (Fig. 156).

On peut considérer *H. norvegica* comme une espèce pionnière, qui se fixe sur des substrats peu colonisés.

Dans la littérature, il est rapporté que d'autres espèces du même genre préfèrent s'installer sur des surfaces recouvertes d'un film microbien (Mirua et Kajihar, 1984).

H. norvegica a une particularité : elle redresse l'extrémité de son tube et Girin (1971) explique que cela lui permet de résister à l'envasement. Cette espèce est également capable de se fixer sur des supports vivants : en novembre 1992, des nombreux spécimens ont été recensés sur les ascidies solitaires (*Ciona intestinalis*), elles mêmes fixées sur les plaques.





Observations sur *Hydroides uncinata*. La fixation de cette espèce est plus tardive que celle de *H. norvegica*. Elle débute en septembre 1992 et s'étend jusqu'à l'été 1993. Entre septembre 1992 et juillet 1993, la taille moyenne des individus se maintient à des valeurs inférieures à 10 mm (Fig. 160). A partir de juillet, cette taille s'élève, jusqu'à 30 mm en septembre. En novembre, elle diminue légèrement à cause de la mortalité des individus âgés.

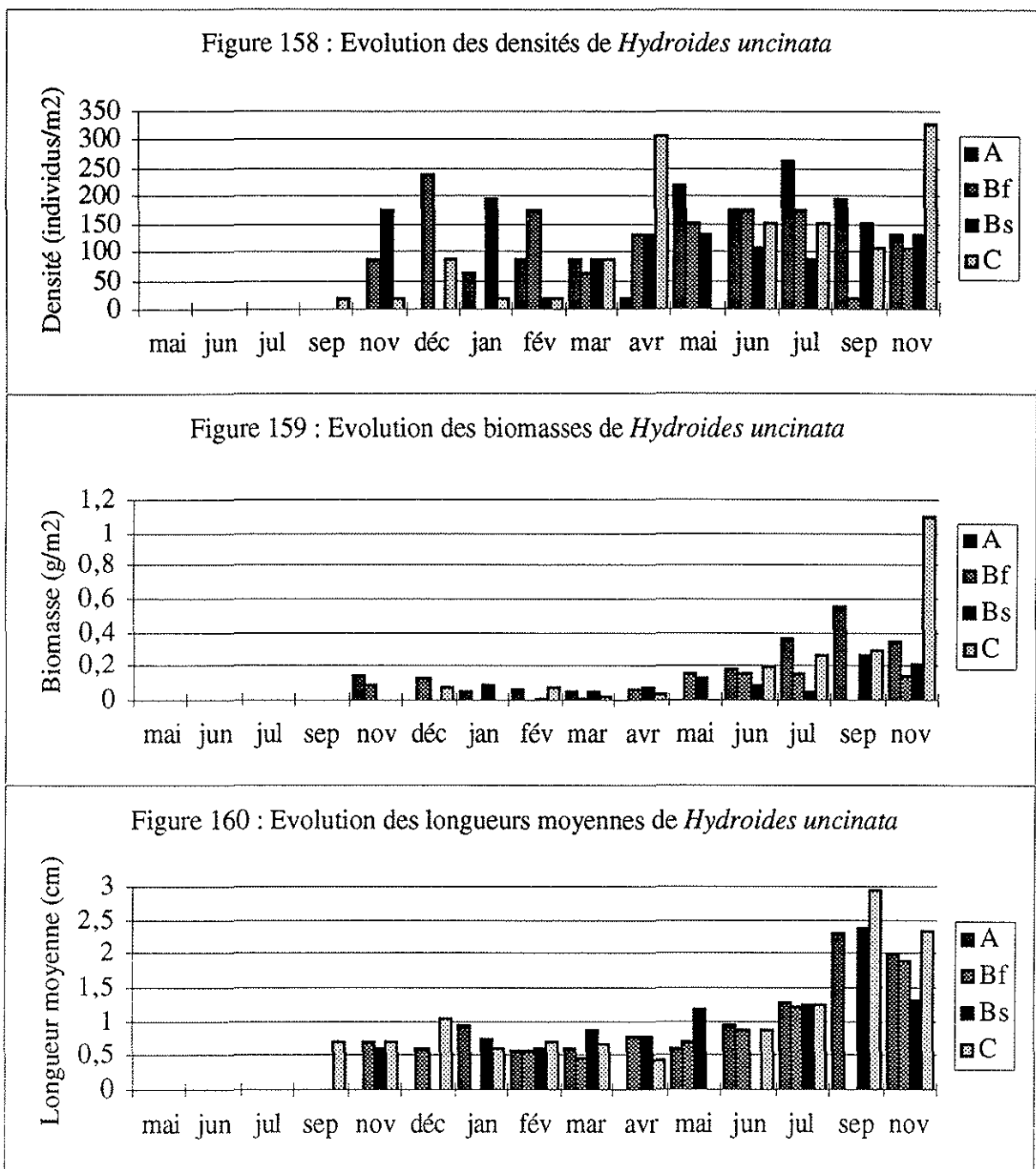
H. uncinata n'atteint jamais les très fortes valeurs observées au début de la colonisation pour *H. norvegica*. *H. uncinata* n'est pas une espèce pionnière.

Sur les plaques inférieures, le maximum de densité (242 individus/m²) est atteint en décembre 1992 (Fig. 158).

Au niveau superficiel, on ne peut pas vraiment parler de maxima. *H. uncinata* se maintient à des densités inférieures à 350 individus/m² (Fig. 158). Cette limite est également observée pour *H. norvegica* à partir de février 1993. Tout se passe comme si un équilibre apparaissait entre ces deux espèces et empêchait la dominance de l'une d'entre elles.

L'évolution pondérale est plus claire : elle tend vers un maximum (jusqu'à 1,1 g/m²) aux derniers mois d'immersion (Fig. 159), à cause de la grande taille des individus présents (Fig. 160).

On peut considérer que *H. norvegica* est plus opportuniste, tandis que *H. uncinata* a une croissance plus forte.



Platynereis dumerillii

Cette espèce est cosmopolite (Fauvel, 1923). C'est un carnivore qui appartient à la biocénose des Algues Photophiles. Il est commun dans l'étang de Thau (Géhant et Jeanneret, 1984; Trave-Morlot, 1987) et est noté par Cristophini (*op. cit.*) comme très abondante dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau et du port de Sète. On le rencontre également sur les valves d'*Ostrea edulis*, une espèce en culture dans le delta

d'Ebro (Perera *et al.*, *op. cit.*). Sa densité est maximale dans les faciès d'eau polluée (Bellan-Santini et Desrosiers, *op. cit.*) et plusieurs auteurs (Sanders *et al.*, 1972; Grassle et Grassle, 1974; Bellan, 1980...) considèrent *P. dumerillii* comme un "indicateur biologique" de pollution organique. On le rencontre également sur les substrats artificiels en Méditerranée Orientale comme à Ashdod (Goren, *op. cit.*), et à Kalloni, au niveau des cages à poissons (Blanc, 1993). Cette espèce est également signalée dans le fouling des ports britanniques (Withers et Thorp, *op. cit.*).

Observations. Des jeunes individus s'installent en masse sur tous les collecteurs dès le premier mois d'immersion. L'espèce est présente au niveau de la table ostréicole jusqu'au dernier mois d'immersion. Elle ne montre pas une préférence particulière pour une station donnée, sauf au cours des derniers mois d'immersion, où elle est plus abondante au voisinage du fond qu'en surface.

Le cycle montre que le maximum de densité (6864 individus/m²) est atteint en surface, en position intermédiaire, en mai 1992 (Fig. 161). Il concerne des jeunes individus d'une taille moyenne de 1,5 mm (Fig. 163). Ultérieurement, ces juvéniles grandissent et deviennent des adultes reproducteurs qui sont présents dans les populations entre juillet et septembre 1992. Ceux-ci sont des formes épitoques, dont le corps déformé contient des oeufs et dont les yeux deviennent très volumineux. Ces épitoques ont une taille comprise entre 22 et 24 mm, pour une largeur de 1 mm. En septembre, on observe un second recrutement de juvéniles, qui cohabitent avec des adultes. Au cours de l'hiver, la taille moyenne des individus (30 mm) reste approximativement stable (Fig. 163). Des formes épitoques réapparaissent en janvier (entre 37 et 43 mm de long). A partir de juin 1993, la taille diminue, suite à la mortalité des individus les plus âgés (ou à une émigration). Des adultes reproducteurs sont de nouveau observés en juin : ce sont des formes épitoques dont la taille du corps varie entre 39 et 50 mm de long, entre 2 et 2,5 mm de large. Un troisième recrutement de juvéniles a lieu en juillet 1993 et se poursuit jusqu'en novembre 1993. Ces jeunes individus abondent sur les plaques inférieures et sont responsables de la densité élevée observée à ce niveau : 3146 et 4532 individus/m², respectivement en septembre et en novembre 1993 (Fig. 161).

L'évolution pondérale (Fig. 162) évolue vers un maximum en janvier 1993 : entre 4 et 7,2 g/m², à cause de la très grande taille que certains individus atteignent (jusqu'à 80 mm) et de la présence simultanée de grosses formes épitoques.

La succession des pontes successives observées souligne le caractère très opportuniste de *P. dumerillii*.

Figure 161 : Evolution des densités de *Platynereis dumerillii*

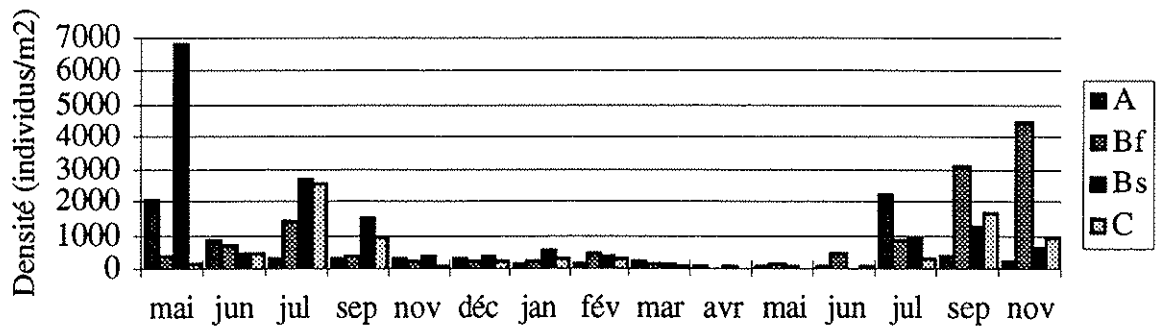


Figure 162 : Evolution des biomasses de *Platynereis dumerillii*

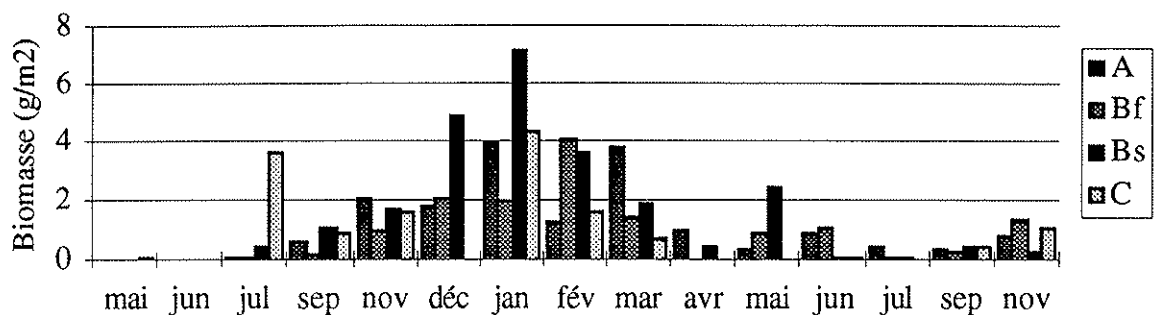
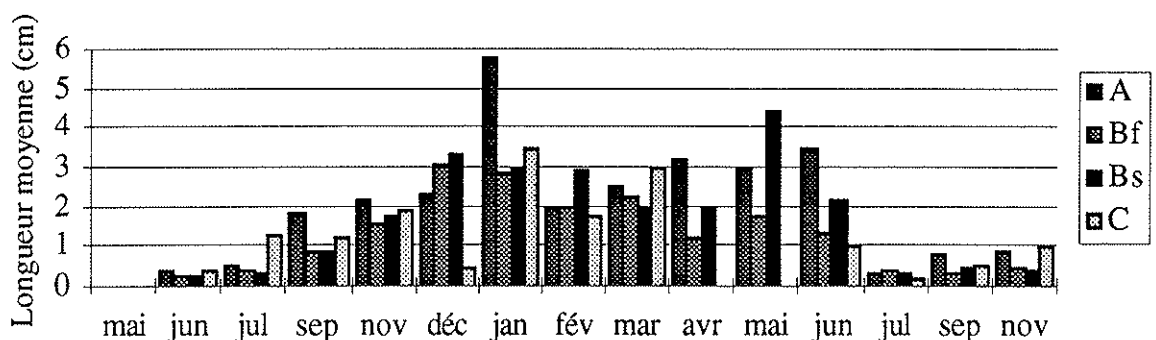


Figure 163 : Evolution des longueurs moyennes de *Platynereis dumerillii*

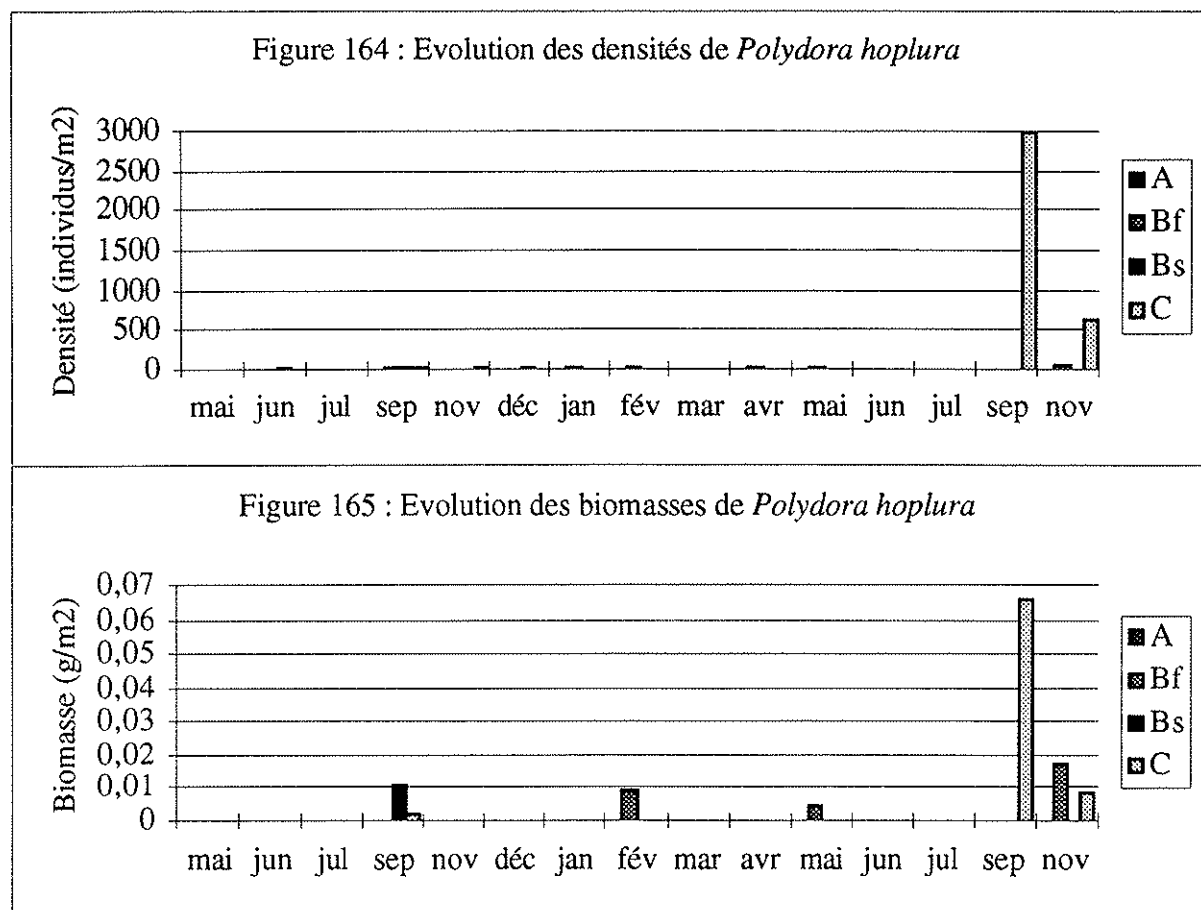


Polydora hoplura

Ce spionidé construit des tubes avec des particules vaseuses et est fréquemment rencontré sur les valves des huîtres (Perera et al, 1990). D'autres espèces du même genre sont connues pour endommager les huîtres, en forant des galeries dans les coquilles ou en provoquant des tumeurs comme *Polydora ciliata* (Thangavelu et Sanjeevaraj, 1988).

Observations. Il apparaît sur les collecteurs (station Bs) en juin 1992, mais il ne s'installe pas de manière définitive. Il est toujours absent sur les plaques immergées au centre de la structure aquacole. Il est peu fréquent aux autres stations (un peu plus sur les plaques inférieures) où les densités sont très faibles (inférieures à 50 individus/m²) jusqu'à

l'automne 1993 (Fig. 164). En septembre 1993, la densité et la biomasse s'élèvent en bordure de la table et atteignent respectivement 3000 individus/m² et 0,06 g/m² (Fig. 164 et 165). En novembre, ces valeurs diminuent (638 individus/m² et 0,009 g/m²).



Polymnia nebulosa

Cette espèce a été également rencontrée par Perera *et al.* (*op. cit.*) sur les valves des huîtres. C'est un filtreur, qui construit un tube formé de fines particules vaseuses. Cristophini (*op. cit.*) la citait, en 1963, comme très rare dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau et du port de Sète, mais actuellement, elle est bien représentée sur les huîtres. Elle est signalée dans le fouling des ports britanniques (Withers et Thorp, *op. cit.*).

Observations. Cette polychète sédentaire se fixe sur tous les collecteurs à partir de juin 1992. L'analyse des variances interstations (tests de Fisher et de Scheffé) montre d'une part, que la moyenne des biomasses est significativement (à 99%) plus élevée en bordure de la structure et plus faible au centre et au fond et, d'autre part, que la moyenne des densités est également plus forte en bordure.

Sur les plaques inférieures, le maximum de densité (682 individus/m²) est atteint en juillet 1992 (Fig. 166). Il s'explique par l'abondance de jeunes individus d'une taille moyenne de 10 mm.

Sur les plaques supérieures, la densité et la biomasse sont maximales (respectivement 1122 individus/m² et 6 g/m²), en bordure de la table, en février 1993 (Fig. 166 et 167).

Le maximum de croissance (Fig. 168) apparaît en juillet 1993 (la taille moyenne des individus atteint 53 mm en bordure de la table).

Des femelles ovigères sont présentes dans les populations en septembre 1993 (leur taille est comprise entre 28 et 34 mm de long, pour une largeur de 2 à 2,5 mm). Un nouveau recrutement de juvéniles est alors observé en novembre 1993.

Figure 166 : Evolution des densités de *Polymnia nebulosa*

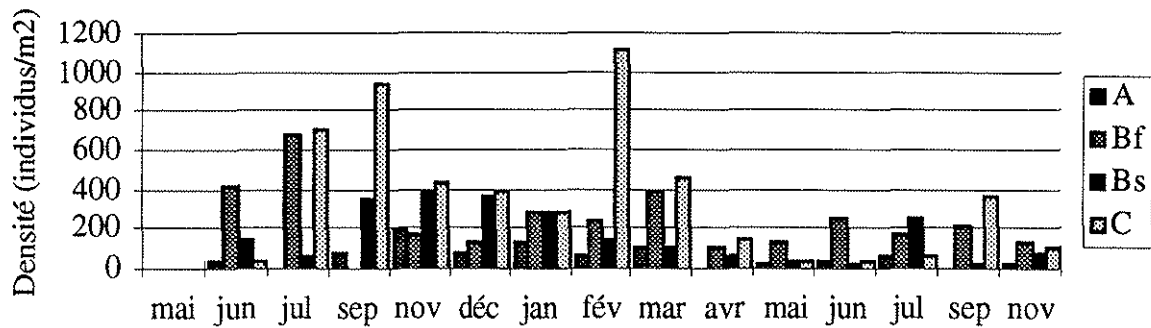


Figure 167 : Evolution des biomasses de *Polymnia nebulosa*

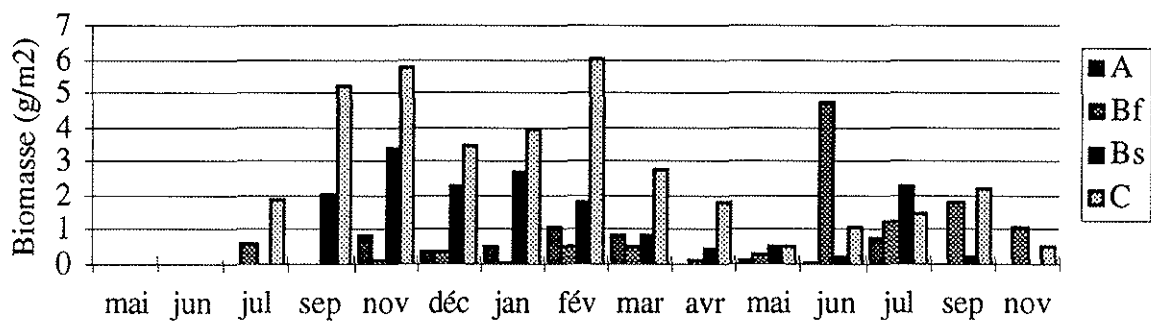
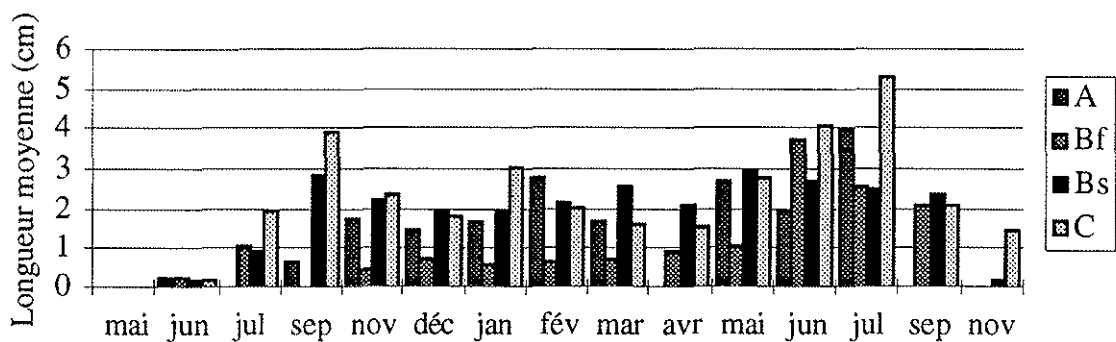


Figure 168 : Evolution des longueurs moyennes de *Polymnia nebulosa*



Pomatoceros triqueter* et *Spirorbis (Janua) pagenstecheri

Ces deux serpules sont plus abondantes dans les lagunes nord-adriatiques, sous influence "sub-atlantique" que dans les lagunes tyrrhéniennes, "plus méditerranéennes" (Bianchi et Morri, 1986).

Cristophini (*op. cit.*), dans l'étang de Thau, et Clanzig (*op. cit.*), dans le grau de Port-Leucate, ont recueilli de manière abondante, le premier, *P. triqueter*, et le second, *J. pagenstecheri* sur les valves de *Mytilus galloprovincialis*. De même, en Italie, Perera *et al.* (*op. cit.*) citent *P. triqueter* sur les valves des huîtres.

P. triqueter a cependant également un bon développement en Méditerranée Orientale, par exemple, sur substrat artificiel à Ashdod (Goren, *op. cit.*).

En Atlantique, elle est signalée dans le fouling des ports britanniques (Withers et Thorp, *op. cit.*) et son recrutement et sa croissance sont analysés en détail par Castric-Fey (1983) en baie de Concarneau (France). Une compétition spatiale a été observée entre *P. triqueter*, *Balanus crenatus* et *Mytilus edulis*, sur des plateformes pétrolières, en mer du Nord (Forteath *et al.*, 1983).

Simon-Papyn (1965) révèle que *S. pagenstecheri* recherche, dans la région de Marseille, les surfaces au voisinage du sédiment assez éclairées, et abritées du courant. Cet auteur considère *P. triqueter* comme une espèce pionnière.

Matarese *et al.* (1983) ont examiné sur 10 ans les périodes de colonisation des polychètes sessiles en Italie du Sud. Ils indiquent que la meilleure période de fixation de *P. triqueter* et de *Spirorbis sp.* a lieu principalement au printemps et en été, ce qui s'observe aussi sur nos collecteurs.

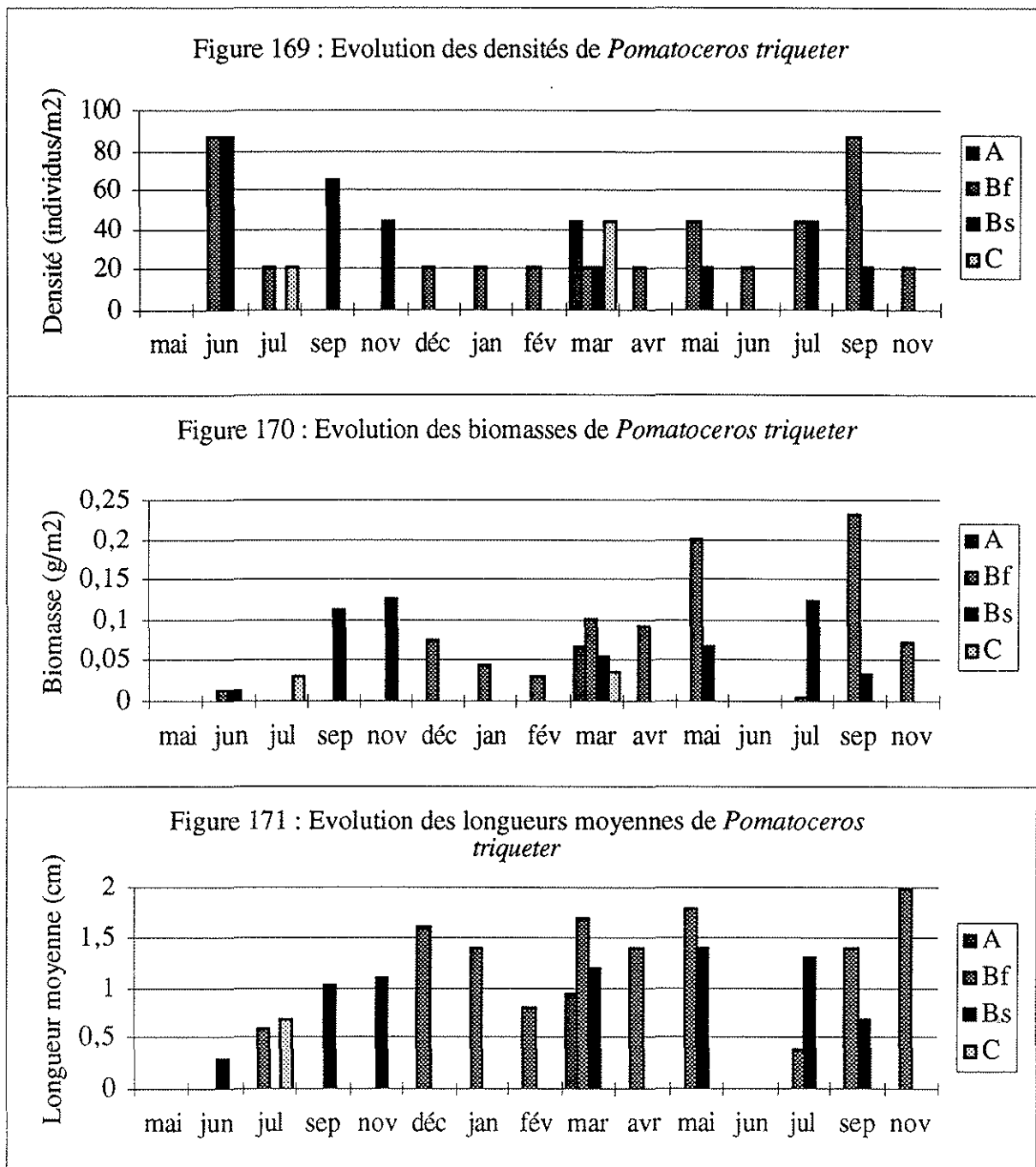
Observations à propos de *P. triqueter*.

Ce polychète se fixe pour la première fois en juin 1992, (à partir du deuxième mois d'immersion). Sa présence est constante en position intermédiaire dans la table, en particulier sur les plaques inférieures. L'analyse des variances interstations (test de Fisher) confirme que la moyenne des densités et des biomasses est significativement (à 99%) plus importante au voisinage du fond.

Cette préférence pour les niveaux plus profonds a également été observée sur des plaques immergées dans la baie de Kalloni, au niveau d'une cage à poissons (Blanc, *op. cit.*).

Sur les collecteurs immergés au niveau de la table ostréicole dans Thau, les individus sont très peu nombreux. Il se peut que cette espèce ne soit pas un bon compétiteur car quand elle est pratiquement seule, elle peut couvrir toute la surface des plaques, comme à Kalloni. La densité maximale de 88 individus/m² est atteinte en juin 1992 et en septembre 1993 (Fig. 169). La biomasse peut atteindre 0,23 g/m², comme en septembre 1993 (Fig. 170). La longueur des individus croît avec le temps : elle passe de 2,9 mm en juin 1992 à

20 mm en novembre 1993 (Fig. 171). Des rares juvéniles sont recrutés en juin/juillet 1993.

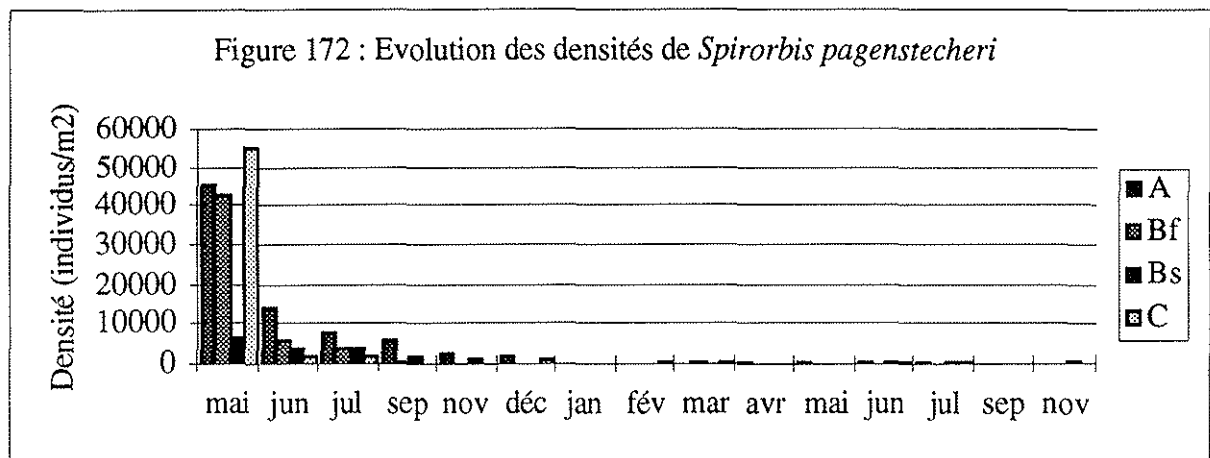


Observations à propos de *S. pagenstecheri*.

C'est une espèce pionnière. Ses maxima de densité sont observés au cours du premier mois d'immersion et ils varient selon les stations, entre 42900 et 55440 individus/m² (Fig. 172). La densité décroît très rapidement, dès le deuxième mois d'immersion et se maintient ensuite à des valeurs relativement faibles (inférieures à 700 individus/m²). Cette espèce se fixe sur les substrats vierges ou peu colonisés par les algues, qui les protègent.

Les individus, du fait de leur petite taille, sont gênés par exemple, par l'envasement, ou par les colonies d'ascidies (*Botryllus schlosseri*, *Botrylloides leachi*) qui les recouvrent ou encore par le développement des autres espèces de *Serpulidae*; qui sont plus compétitives. Ultérieurement, une épibiose secondaire est observée sur les individus âgés des ascidies (*Ascidia mentula* ou *Ciona intestinalis*), sur des tests de mollusques ou de balanes, mais la densité reste faible.

L'installation est d'abord grégaire, la présence des premiers spirorbes favorise la fixation d'autres individus, à leur voisinage. Cette observation rejoint celle de Ghobashy et Selim (1976) à propos d'une autre espèce, *Spirorbis corrugatu* colonisant des algues dans le port d'Alexandrie (Egypte).

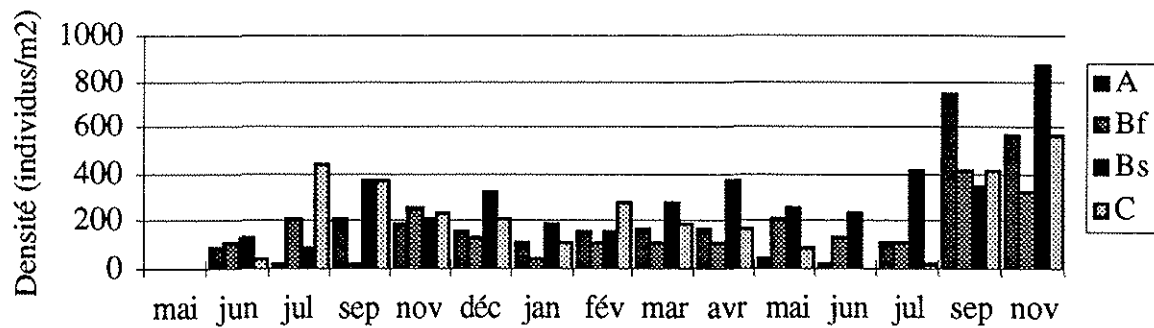
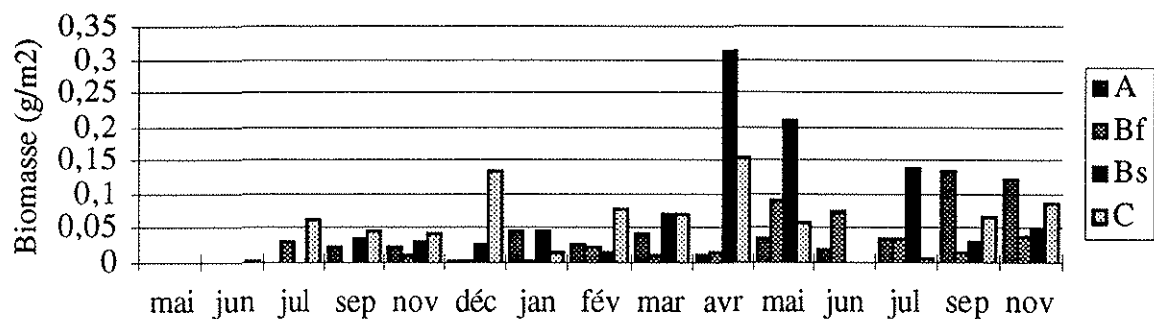
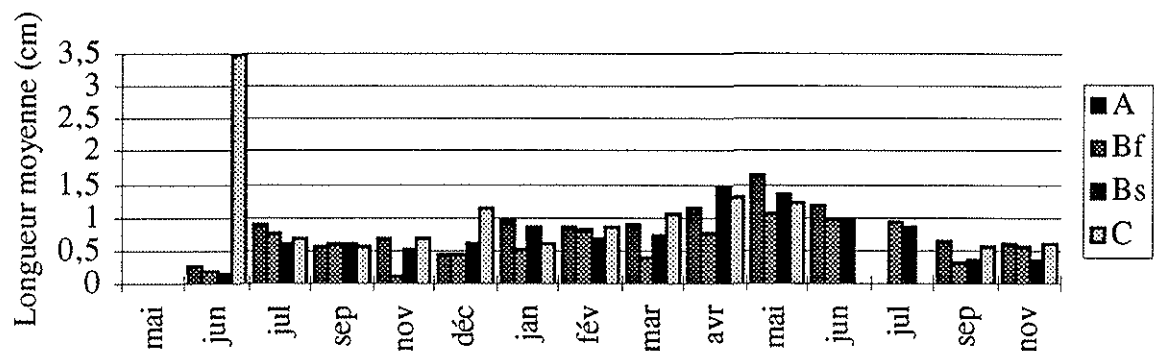


Syllis prolifera et *S. vittata*

Ces deux syllidés ont été signalées comme très rares dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau (Cristophini, *op. cit.*). *S. prolifera* est présente dans le fouling des ports britanniques (Withers et Thorp, *op. cit.*). Elle est commune dans les peuplements algaux photophiles de l'Infralittoral (auteurs cités par Bellan, 1964).

Observations. Un seul individu, long de 19 mm, de l'espèce *S. vittata*, a été trouvé sur une plaque immergée en surface, à la station intermédiaire, en novembre 1993.

S. prolifera est apparue sur tous les collecteurs au deuxième mois d'immersion et elle est constamment présente jusqu'à la fin de l'année 1993. Sa présence est liée à celle des algues. La colonisation des plaques est réalisée par des jeunes individus, d'une taille de 1,5 à 2 mm, mais aussi par de rares adultes de 35 mm de long (Fig. 175). La croissance (Fig. 175) tend vers une taille moyenne maximale atteinte en avril-mai 1993 (jusqu'à 11 mm). De même (Fig. 174), la biomasse devient optimale (0,31 g/m²). A partir de juillet 1993, des nouveaux juvéniles apparaissent dans les peuplements : le recrutement est meilleur la seconde année, car la densité est maximale (jusqu'à 880 individus/m²) en septembre/novembre 1993 (Fig. 173).

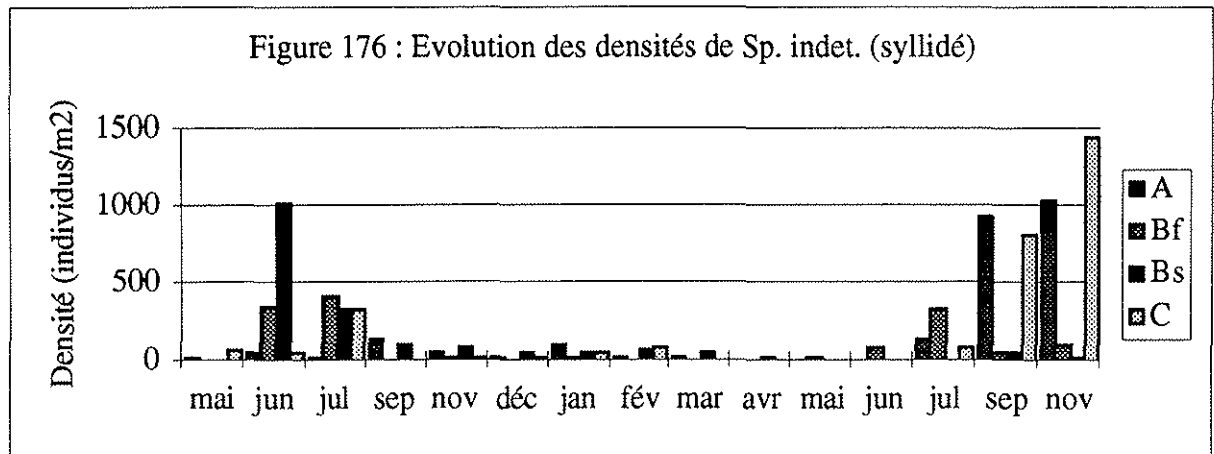
Figure 173 : Evolution des densités de *Syllis prolifera*Figure 174 : Evolution des biomasses de *Syllis prolifera*Figure 175 : Evolution des longueurs moyennes de *Syllis prolifera*

Autres espèces de *Syllidae*. Deux autres espèces de cette famille ont également été rencontrées dans le fouling de la table conchylicole. Les spécimens sont très fragiles et fragmentés, aussi la détermination spécifique est délicate.

L'un de ces syllidés appartient au genre *Autolytus*. 4 individus seulement ont été trouvés en juin 1993, sur une plaque superficielle immergée en position intermédiaire.

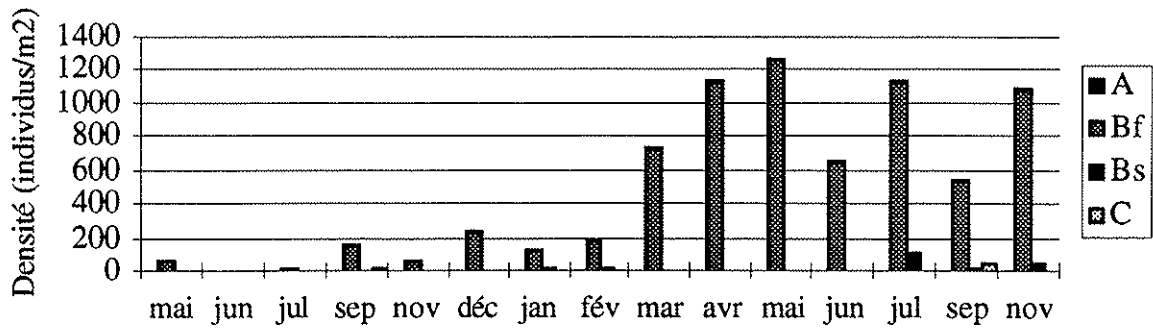
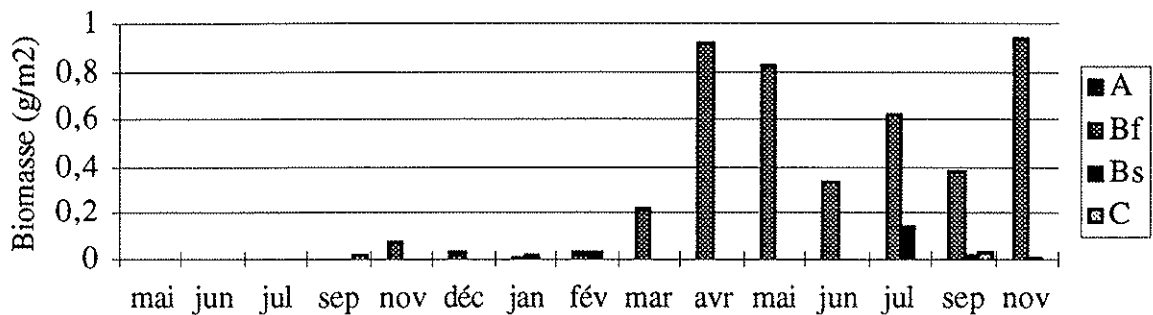
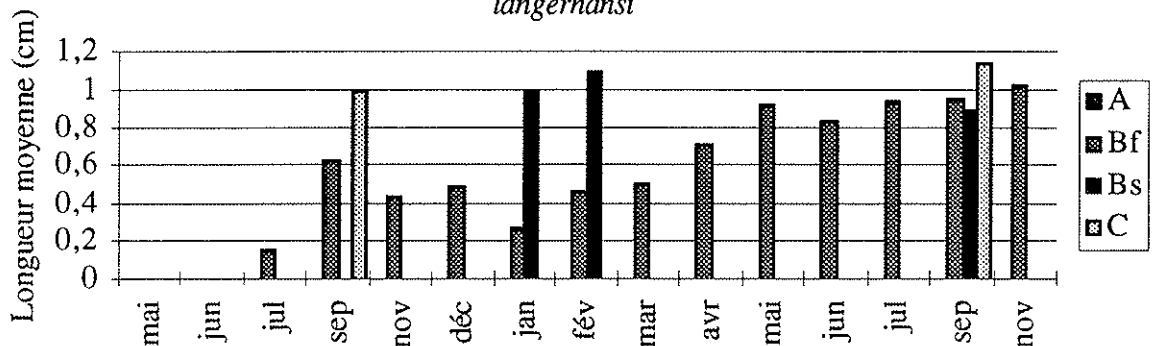
L'autre espèce est bien plus abondante et elle est rencontrée assez fréquemment (Fig. 176). Elle est particulièrement abondante au cours des derniers mois d'immersion (jusqu'à 1452 individus/m²). Sa description est la suivante : le prostomium est ovale et porte des palpes non soudés et divergents; le proventricule est court; la trompe est mince,

longue et sinueuse; les soies sont à longue serpe bidentée; des granulations pigmentées sont présentes sur les cirres tentaculaires, surtout sur les ventraux; sur chaque segment du corps, des petites punctuations brunes forment des raies transversales. Je n'ai pas trouvé cette description dans celles que donne Fauvel (1923) sur les Polychètes errantes, ni ailleurs, à ma connaissance.



Vermiliopsis langerhansi

Observations. Cette polychète sessile manifeste une préférence très forte pour les plaques immergées en profondeur (Fig. 157 et 158). La moyenne des densités et des biomasses y est significativement plus élevée (à 99%, selon les test de Fisher et de Scheffé). Des jeunes individus, d'une taille de 2 mm, s'installent dès le premier mois d'immersion, mais ils sont rares : soit les larves n'étaient pas abondantes, soit parce que les plaques ont été immergées un peu trop tard pour qu'elles se fixent, soit à cause de la compétition spatiale et trophique qu'exercent sur les jeunes individus les autres espèces de *serpulidae*, d'abord les spirorbes et ensuite les *Hydroïdes*. La fixation se poursuit jusqu'au printemps 1993. En mars, les jeunes individus sont nombreux. La densité est maximale (1276 individus/m²) en mai 1993 (Fig. 157). La croissance s'observe seulement de manière régulière sur les plaques inférieures (Fig. 179). Elle est ralentie pendant l'hiver mais s'accroît à partir du mois d'avril pour atteindre une taille moyenne maximale de 10,3 mm. Les *Vermiliopsis* dominant largement en profondeur les *Hydroïdes* à partir du mois de mars 1993. L'évolution pondérale (Fig. 178) montre également un accroissement sensible à partir de mars 1993 et tend vers un maximum en novembre 1993 (0,95 g/m²). Une autre espèce appartenant au même genre a été nommée. Il s'agit de *Vermiliopsis infundibulum*, dont un seul exemplaire a été trouvé en février 1993, sur un collecteur immergé au voisinage du fond.

Figure 177 : Evolution des densités de *Vermiliopsis langerhansi*Figure 178 : Evolution des biomasses de *Vermiliopsis langerhansi*Figure 179 : Evolution des longueurs moyennes de *Vermiliopsis langerhansi*

Le groupe des *Eunicidae* est représenté par quelques espèces :

Nematonereis unicornis. Un seul spécimen a été rencontré en avril 1993, sur une plaque superficielle centrale; il mesurait 1,5 mm.

Lumbriconereis sp. Un seul individu a été trouvé en décembre 1992, sur un collecteur immergé au voisinage du fond. Sa très petite taille (2 mm) n'a pas permis sa détermination spécifique.

Lysidice ninetta. Elle est présente en septembre 1993, sur une plaque au niveau inférieur (un seul individu, d'une longueur de 6,5 mm).

Staurocephalus rudolphii. C'est l'espèce la plus fréquente : voir ultérieurement.

Enfin, il nous reste une faune très particulière, celle formée principalement par des polychètes sédentaires, habituellement rencontrées dans les substrats meubles. La présence de cette faune illustre la théorie des "peuplements en mosaïque" de Bellan *et al.* (1980). L'installation de cette faune s'explique par un envasement progressif des plaques, en particulier celles proches du fond, où se forme une fine couche sédimentaire. Cette couche se retrouve aussi dans les interstices des huîtres d'élevage.

Il s'agit de *Capitella capitata*, *Malacoceros fuliginosus*, *Nereis (Neanthes) caudata*, *Audouinia (Cirriformia) tentaculata*, *Tharyx multibranchis*, *Flabelligera diplochaitos*, *Staurocephalus rudolphii*...

Audouinia tentaculata

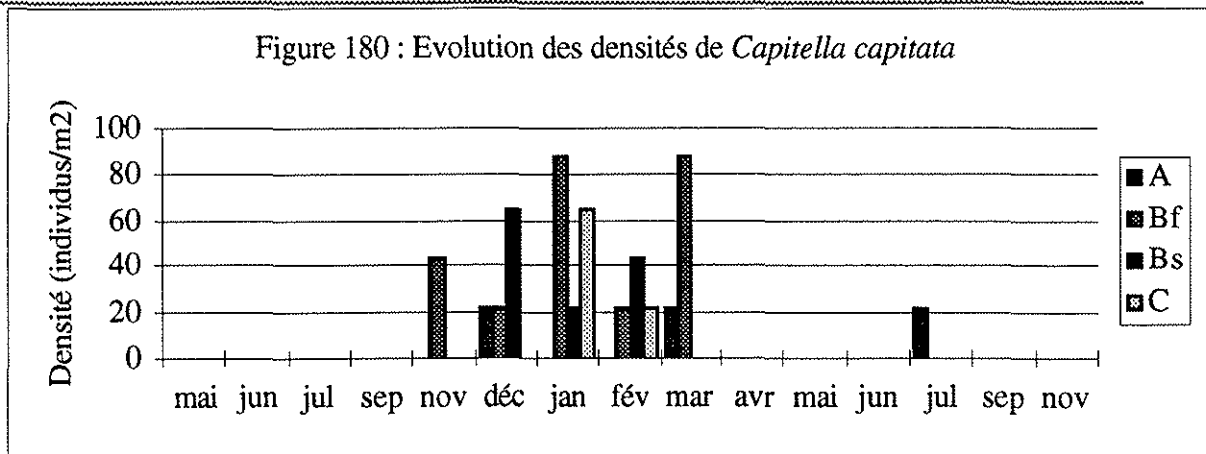
Ce cirratulidé est rencontré exclusivement en profondeur, en décembre 1992 (un spécimen) et en février 1993 (4 individus sur une plaque, qui mesuraient 2 à 10 mm de long). C'est un détritivore, de sub-surface, considéré comme un indicateur d'accumulation de matière organique dans le sédiment (auteurs cités par Pearson et Rosenberg, *op. cit.*).

Capitella capitata

C'est une espèce universellement connue, comme une indicatrice de pollution organique, et il existe une abondante littérature à son sujet (Reish, 1955; Reish *et al.*, 1980; Bellan-Santini, 1969; Grassle et Grassle, 1974; Gray, 1977 a et b; Pearson et Rosenberg, 1978;...). Géhant et Jeanneret (1984) et Trave-Morlot (1987) la signalent (depuis 1981) dans l'étang de Thau. *C. capitata* est très opportuniste et résiste très mal à la compétition. Observations. Les densités sont faibles, inférieures à 88 individus/m² (Fig. 180). Cette espèce s'installe en novembre 1992, sur une plaque inférieure et concerne des individus de 10 à 13 mm de longueur. Sa période de colonisation paraît hivernale, de novembre 1992 à mars 1993 et touche tous les niveaux de la table, cependant, sans s'établir de manière durable. La longueur des individus varie entre 2 et 13 mm. Un seul spécimen, d'une taille de 6 mm, est trouvé en juillet 1993, sur une plaque superficielle centrale.

Flabelligera diplochaitos

Cette espèce s'installe exclusivement sur les plaques immergées au voisinage du fond. Elle apparaît en juin 1992 (110 individus/m²) et en 1993, en mars et en juin (22 individus/m²). Elle semble plutôt printanière. Les spécimens trouvés ont une longueur de 4 mm.



Malacoceros (Scolelepis) fuliginosus

En fait, cette dénomination concerne un complexe spécifique, à trois formes (Guérin et Kerambrun, 1984, *in* Trave-Morlot, 1987); mais je n'ai pas cherché à déterminer de quelle forme il s'agit ici. *M. fuliginosus* est citée par Géhant et Jeanneret et par Trave-Morlot (*op. cit.*) dans l'étang de Thau, comme une espèce indicatrice de pollution organique. C'est un détritivore de surface, opportuniste (auteurs cités par Pearson et Rosenberg, 1978).

Observations : deux spécimens ont été rencontrés à chaque fois en novembre et décembre 1992, exclusivement sur des plaques immergées en profondeur; leur longueur atteignait 3 à 4 mm.

Nereis caudata

Ce neréidé est signalé dans l'étang de Thau par Géhant et Jeanneret (1984) et Trave-Morlot (1987), comme caractéristique des zones à forte pollution organique. L'association de ce carnivore avec *Capitella capitata* et *Malacoceros fuliginosus* est abondamment citée dans la littérature (auteurs cités par Pearson et Rosenberg, *op. cit.*) comme indicatrice d'accumulation de matière organique dans le sédiment.

Observations. En septembre 1992, des jeunes individus colonisent en masse les plaques immergées au fond. Ils ont une taille moyenne de 2,3 mm. Leur densité représente 2574 individus/m² et leur biomasse, 0,09 g/m². Ces individus émigrent pour la plupart et l'espèce n'est plus représentée, au fond, que de manière épisodique (moins de 70 individus/m²).

Dans les niveaux superficiels, seuls ont été observés des rares adultes, d'une longueur de 10 à 24 mm, mais qui ne s'y installent pas.

Staurocephalus rudolphii

Cet eunicidé s'installe en novembre 1992 et colonise presque exclusivement les plaques immergées en profondeur. Il est présent au cours de l'hiver 92/93, jusqu'au printemps

1993. Ses densités sont faibles et varient entre 44 et 110 individus/m². La biomasse ne dépasse pas 0,015 g/m² (elle est maximale en juin). La taille des individus varie entre 1,5 et 10 mm. Ce carnivore est également considéré comme un indicateur d'accumulation de matière organique (auteurs cités par Pearson et Rosenberg, *op. cit.*).

Tharyx multibranchis

Reconnaissable en particulier à ses gros yeux ovales; Trave-Morlot signale cette espèce pour la première fois en 1987 dans l'étang de Thau. Cet auteur indique que *T. multibranchis* peut supporter des milieux à teneur en matière organique élevée.

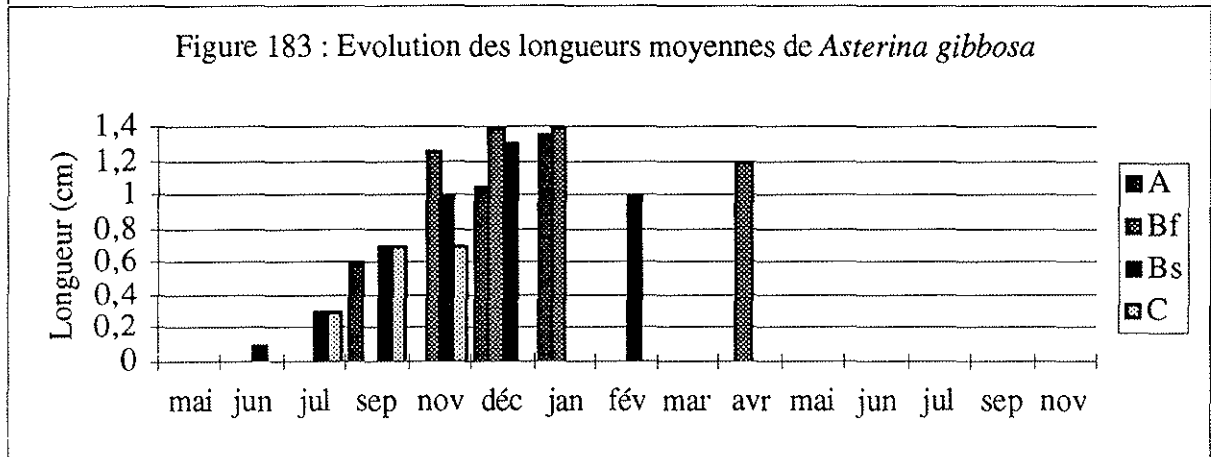
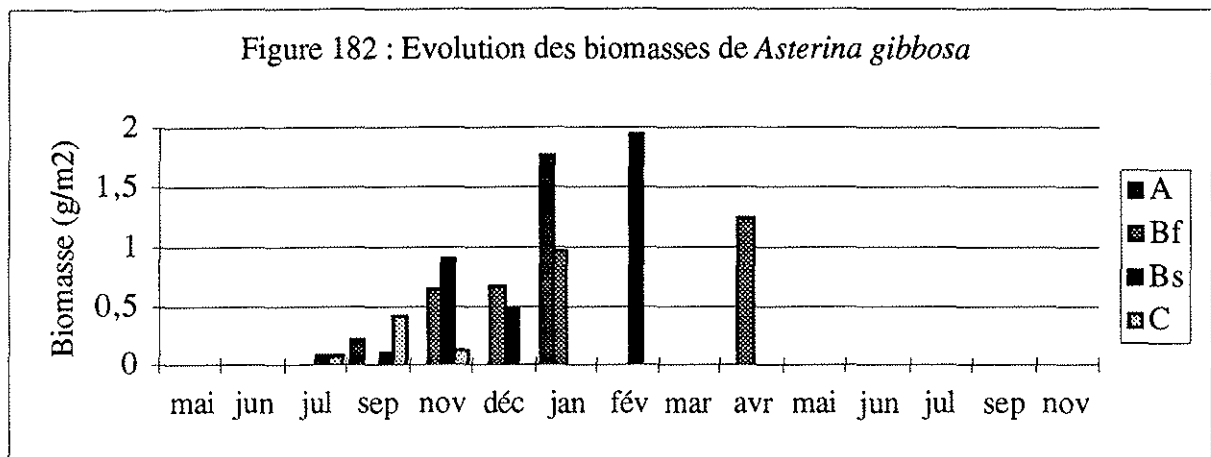
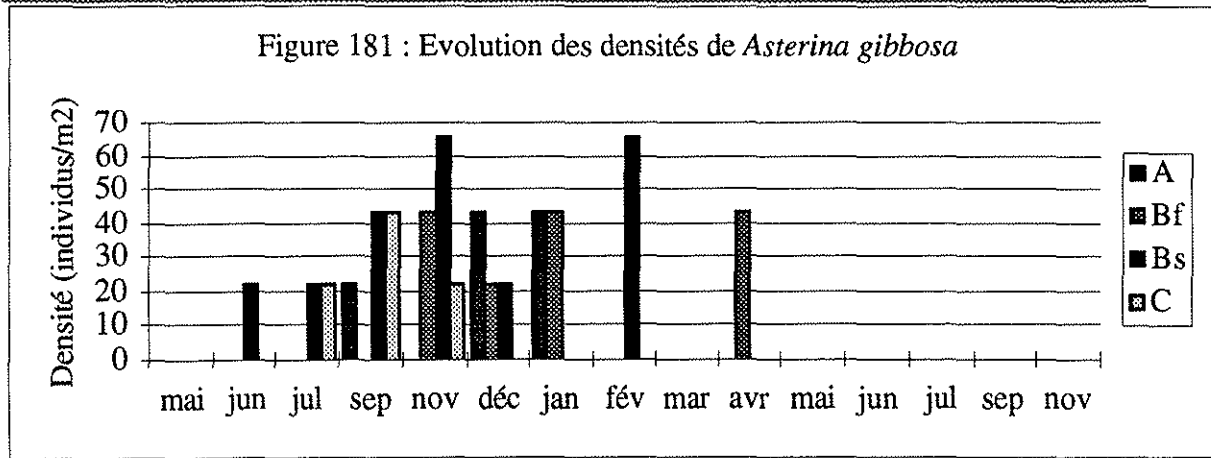
Observations. Ce cirratulidé s'installe en novembre et en décembre 1992 en colonisant préférentiellement les plaques inférieures (respectivement 22 et 132 individus/m²). En 1993, il est présent en mars (66 individus/m²) en mai (198 individus/m²) et en novembre (22 individus/m² sont recensés en surface). Les spécimens ont une taille variant entre 1 et 4 mm.

9. Echinodermes (déterminations spécifiques d'après Perrier, 1964 a)

Asterina gibbosa

Cette espèce a été signalée comme absente dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau et peu abondante dans celui du port de Sète (Cristophini, *op. cit.*). Elle était également présente, en avril, sur les valves des huîtres et des moules cultivées du delta d'Ebro (Perera *et al.*, *op. cit.*). Elle se nourrit de petites ascidies composées et d'éponges (Pérès, 1961).

Observations. Cette stelléride apparaît en juin 1992, en position intermédiaire superficielle. Elle est surtout régulièrement présente, au sein de la table, au cours de la première année. Elle est totalement absente à partir de mai 1993. Les densités (Fig. 181) sont très faibles (inférieures à 70 individus/m²). La biomasse (Fig. 182) s'accroît avec la taille des individus (Fig. 183) et elles sont maximales en janvier/février 1993 (respectivement 1,9 g/m² et 14 mm).



Amphipholis squamata

Cette petite ophiure avait été trouvée de manière peu abondante dans le fouling associé aux moules de l'étang de Thau et rare dans celui du port de Sète (Cristophini, *op. cit.*). Elle était présente (en novembre) sur les valves des moules cultivées du delta d'Ebro (Perera *et al.*, *op. cit.*). Je pense que cette espèce est opportuniste et ubiquiste, je l'ai rencontrée au niveau de trois zones conchyliques : l'étang de Thau, l'estuaire du Jaudy (Bretagne, France) et la baie de Kalloni (île de Lesbos, Grèce). Elle doit profiter des conditions particulières offertes par ces milieux: micro-habitats (protection contre les

prédateurs et/ou réduction de la compétition spatiale ou trophique?), particules alimentaires en abondance....

Observations. Cette ophiure, au contraire d'*Asterina gibbosa*, est nettement plus abondante la seconde année. Elle apparaît en septembre 1992, en position intermédiaire dans la table (surface et fond). Ses densités (Fig. 184) sont faibles jusqu'à février 1993 (inférieures à 50 individus/m²). Entre février et juin 1993, la densité s'élève, en particulier au voisinage du fond, et elle varie entre 88 et 550 individus/m². Ensuite, il semble que dès le début de l'été, les ophiures migrent vers la surface, plus oxygénée. Elles ne réapparaissent sur les plaques inférieures qu'en novembre. Les densités maximales sont atteintes dans les niveaux superficiels en novembre 1993 (2838 individus/m², au centre). L'évolution pondérale (Fig. 185) tend également vers un maximum au cours du dernier mois d'immersion, dans les eaux superficielles (0,83 g/m², au centre et en bordure de la table). Les plus grands individus ont été rencontrés en mars 1993, sur les plaques inférieures (5 mm), sinon la taille moyenne oscille autour de 2 mm (Fig. 186).

Figure 184 : Evolution des densités de *Amphipholis squamata*

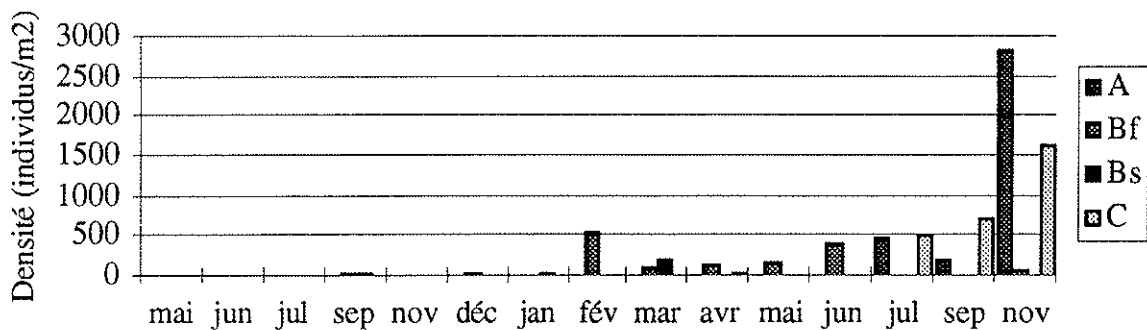
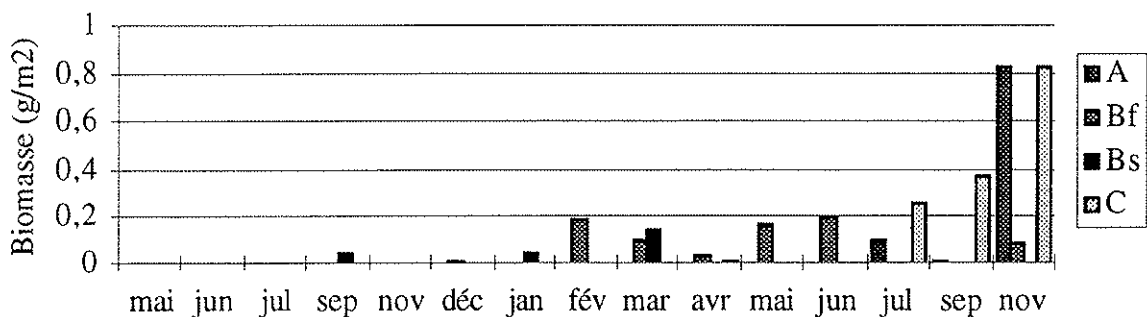
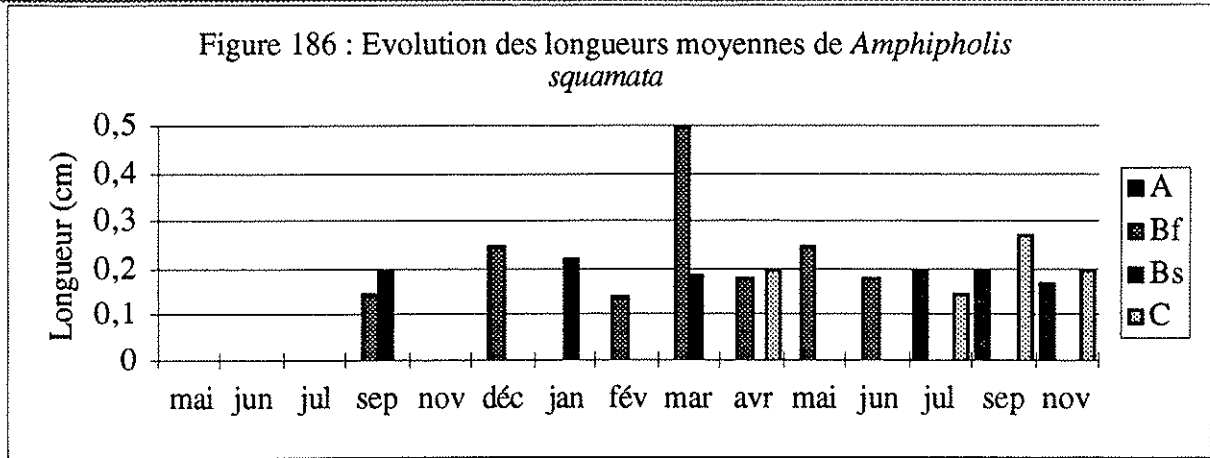


Figure 185 : Evolution des biomasses de *Amphipholis squamata*





Paracentrotus lividus

C'est une espèce caractéristique de l'infra littoral rocheux en mode relativement calme (Pérès et Picard, 1964).

Dans le fouling associé aux moules, cet oursin était très rare dans l'étang de Thau et dans le port de Sète (Cristophini, *op. cit.*). D'après Gerbal (1984), c'est un prédateur de l'algue *Sargassum muticum* (voir cette dernière espèce).

Observations. Cet oursin est toujours rare; sa présence est notée uniquement en 1992: un ou deux individus ont été recensés sur une plaque, en position intermédiaire, en juillet, novembre et décembre (Fig. 187). Il n'est jamais apparu au centre et en bordure de la table. Les biomasses maximales (entre 0,5 et 0,7 g/m²) sont notées en novembre (Fig. 188). Elles correspondent à des plus grands individus, d'une taille de 15 à 20 mm.

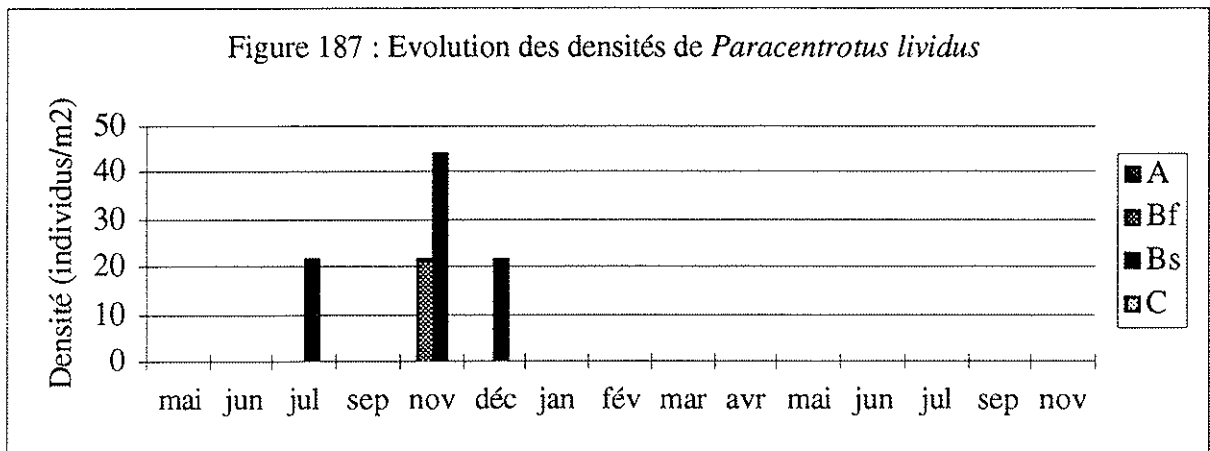
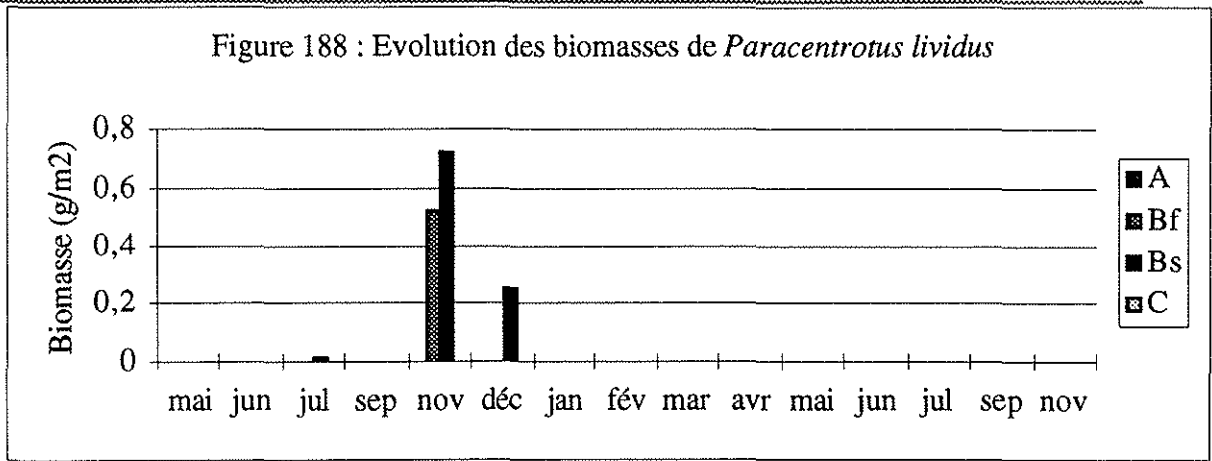


Figure 188 : Evolution des biomasses de *Paracentrotus lividus*



III. STRUCTURE DU PEUPELEMENT MACROPHYTOBENTHIQUE DE SUBSTRAT DUR

1. Analyse univariable

1.1 Richesse spécifique

Le maximum enregistré sur les collecteurs est de l'ordre de 12 espèces (Tab. 5). Au total, ce sont 35 espèces qui ont été déterminées (la liste des espèces est donnée en annexe). La majorité concerne des Rhodophycées, suivies par des Fucophycées et des Ulvophycées. L'analyse des variances interstations montre que la moyenne des valeurs de la richesse spécifique est significativement (à 99%) plus faible sur les collecteurs immergés en profondeur. Les stations de la surface n'apparaissent pas significativement différentes entre elles (Tab. 4).

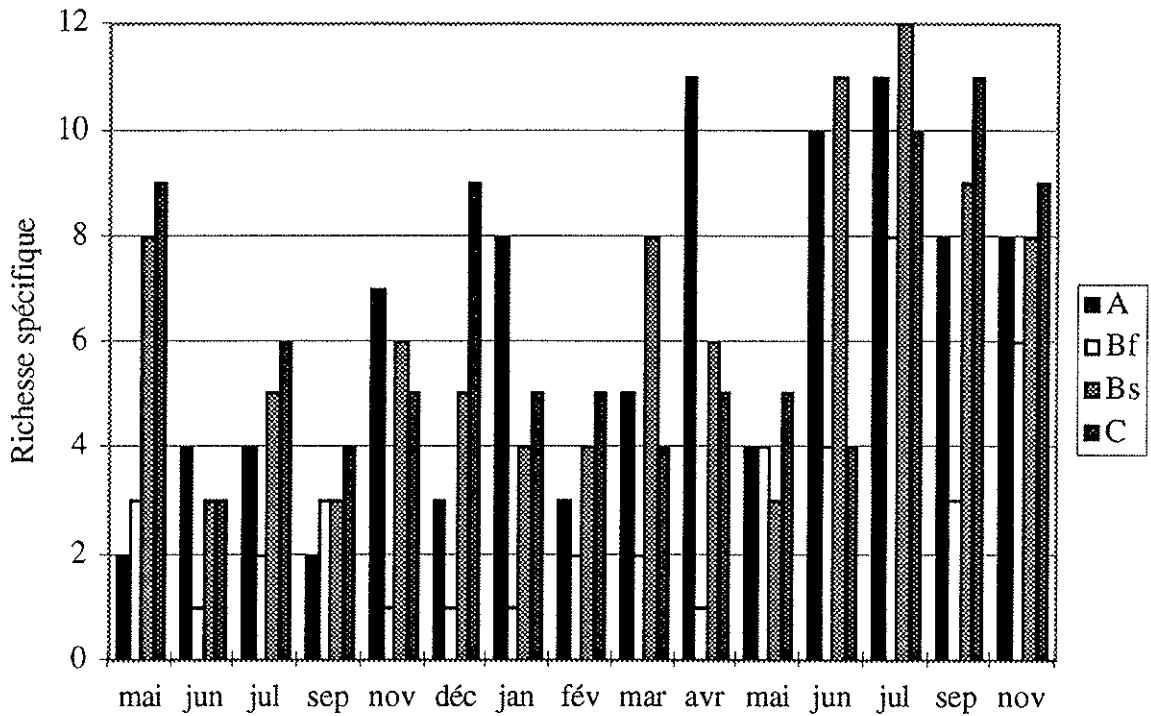
					** significatif à 99%	
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :	
inter-individus	14	240,9	17,21	2,57	0,0083	
Intra-individus	45	300,75	6,68			
facteur répété	3	130,98	43,66	10,8	0,0001	
résidus	42	169,77	4,04			
Total	59	541,65				
Fiabilité pour toutes les séries :	0,61	Une seule série :	0,28			
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév. Std. :	Erreur Std. :		
Centre	15	6	3,18	0,82		
Fond	15	2,8	2,04	0,53		
Intermédiaire	15	6,33	2,89	0,75		
Bord	15	6,27	2,58	0,67		
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :		
Centre vs. Fond	3,2	1,98 **	6,33 **	4,36		
Centre vs. Intermédiaire	-0,33	NS	0,07	0,45		
Centre vs. Bord	-0,27	NS	0,04	0,36		
Fond vs. Intermédiaire	-3,53	1,98 **	7,72 **	4,81		
Fond vs. Bord	-3,47	1,98 **	7,43 **	4,72		
Intermédiaire... vs. Bord	0,07	NS	2,75E-03	0,09		

La tendance générale conduit à des peuplements plus riches en espèces, au cours des derniers mois d'immersion (Fig. 189). Ceci pourrait s'expliquer, en grande partie, par les épibioses, dont la fréquence et le degré augmentent également avec le temps (observations spécifiques : voir le chapitre II de la deuxième partie). L'âge des frondes et le contour des surfaces peuvent influencer la distribution des espèces (Seed et Boaden, 1977).

Tableau 5 : Richesse spécifique (Rs) et biomasse totale (B) du macrophytofouling aux stations considérées de la table conchylicole

Stations	A		Bf		Bs		C	
Date	Rs	B	Rs	B	Rs	B	Rs	B
mai-92	2	0,19	3	0,07	8	2,90	9	3,28
jun-92	4	7,67	1	0,03	3	1,13	3	10,62
jul-92	4	11,23	2	1,51	5	12,37	6	37,11
sep-92	2	46,08	3	0,36	3	34,73	3	20,47
nov-92	7	16,73	1	11,44	6	23,83	5	252,09
déc-92	3	106,27	1	3,45	5	29,72	8	118,53
jan-93	8	64,97	2	13,76	4	98,46	5	10,29
fév-93	3	111,99	2	13,33	4	15,10	5	60,17
mar-93	5	12,40	2	0,00	8	45,96	4	3,72
avr-93	11	72,92	1	2,14	6	23,97	5	10,03
mai-93	4	16,51	4	0,21	3	1347,88	4	4,40
jun-93	10	945,74	4	4,73	11	48,13	4	22,13
jul-93	12	119,92	6	9,04	12	53,77	10	31,99
sep-93	7	40,31	4	4,04	9	56,18	11	22,51
nov-93	8	84,57	6	3,69	7	942,90	9	124,01

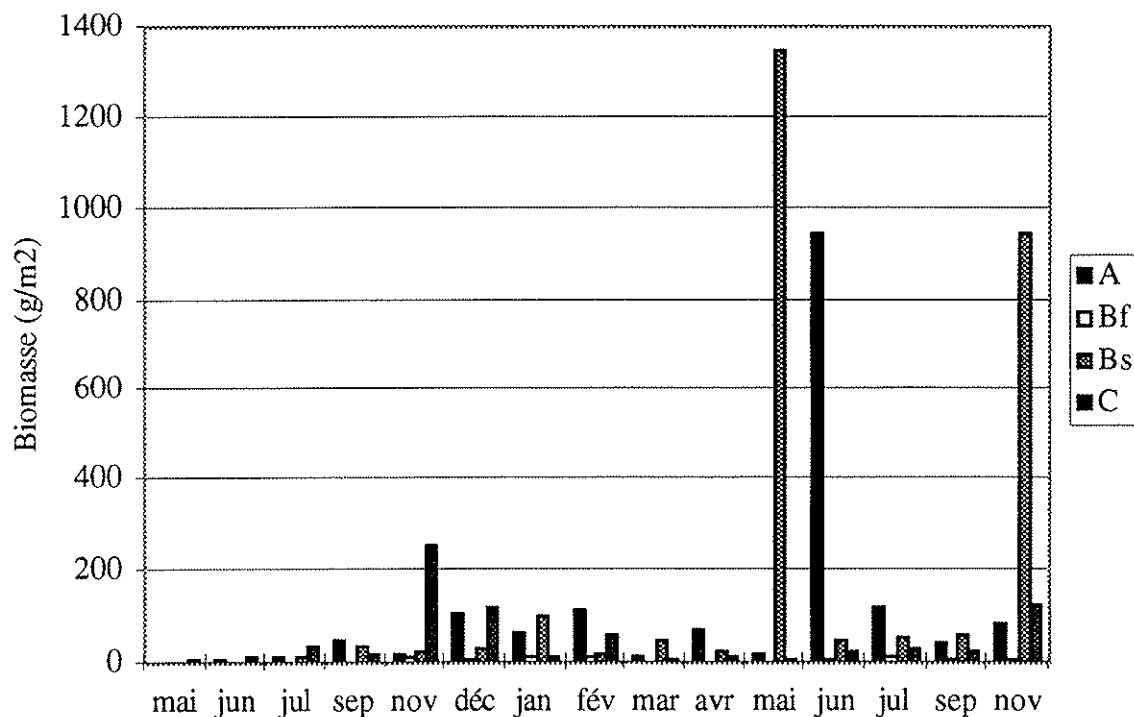
Figure 189 : Richesse spécifique végétale



1.2. Biomasse totale

Tableau 6 : Biomasse totale algale. Tests de variances interstations					
(ANOVA à un facteur avec mesures répétées)			* significatif à 95%		
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	694553,23	49610,94	0,85	0,6188
Intra-individus	45	2640898,67	58686,64		
facteur répété	3	268964,61	89654,87	1,59	0,2066
résidus	42	2371934,05	56474,62		
Total	59	3335451,9			
Fiabilité pour toutes les séries :	-0,18	Une seule série :	-0,04		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	110,5	234,65	60,59	
Fond	15	4,52	4,96	1,28	
Intermédiaire	15	182,47	399,12	103,05	
Bord	15	48,76	68,2	17,61	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	105,98	NS	0,5	1,22	
Centre vs. Intermédiaire	-71,97	NS	0,23	0,83	
Centre vs. Bord	61,74	NS	0,17	0,71	
Fond vs. Intermédiaire	-177,95	175,14 *	1,4	2,05	
Fond vs. Bord	-44,23	NS	0,09	0,51	
Intermédiaire... vs. Bord	133,71	NS	7,90E-01	1,54	

Figure 190 : Biomasse végétale totale



La biomasse varie entre quelques grammes et 1400 g/m^2 (Tab. 5 et Fig. 190). Les valeurs très fortes atteintes au printemps 1993 et en novembre 1993 sont respectivement dues à *Sargassum muticum* (Fucophycée) et à *Codium fragile* (Ulvophycée).

Les facteurs expliquant les valeurs élevées de la biomasse algale d'une structure d'élevage peuvent être la production de substances organiques nutritives par les huîtres et le macrofouling (NH_4^+ , acides aminés libres...) (Lüning, 1990 in Gerbal et Verlaque, 1995), par la libération des ions nutritifs NH_4^+ et PO_4^{3-} à partir des biodépôts soumis à une action bactérienne intense (Gerbal et Verlaque, *op. cit.*) ou encore la réduction de la turbidité de l'eau (augmentation de la lumière) par la filtration des mollusques et de leurs épibiontes (ascidies).

L'analyse des variances interstations ne fait apparaître qu'une seule différence significative (à 95%), au niveau de la station intermédiaire: la moyenne des biomasses est plus faible au fond qu'en surface (Tab. 6).

1.3. Diversité

La diversité des peuplements algaux (calculée à partir des biomasses) varie entre 0 et 2,68 bits (Tab. 7 et Fig. 191). Les valeurs sont faibles et fluctuantes. A une diversité faible correspond une équitabilité faible. L'équitabilité présente des valeurs également variables dans le temps, comprises entre 0 et 1 (Tab. 7 et Fig. 192). Cependant, ces valeurs étant souvent supérieures à 0,5, la biomasse est assez bien répartie entre les espèces. Les peuplements sont déséquilibrés lorsqu'une ou quelques espèces dominent largement. Les plus fortes variations sont enregistrées au printemps, période de nombreux recrutements.

Figure 191 : Indice de diversité de Shannon calculé sur les biomasses algales

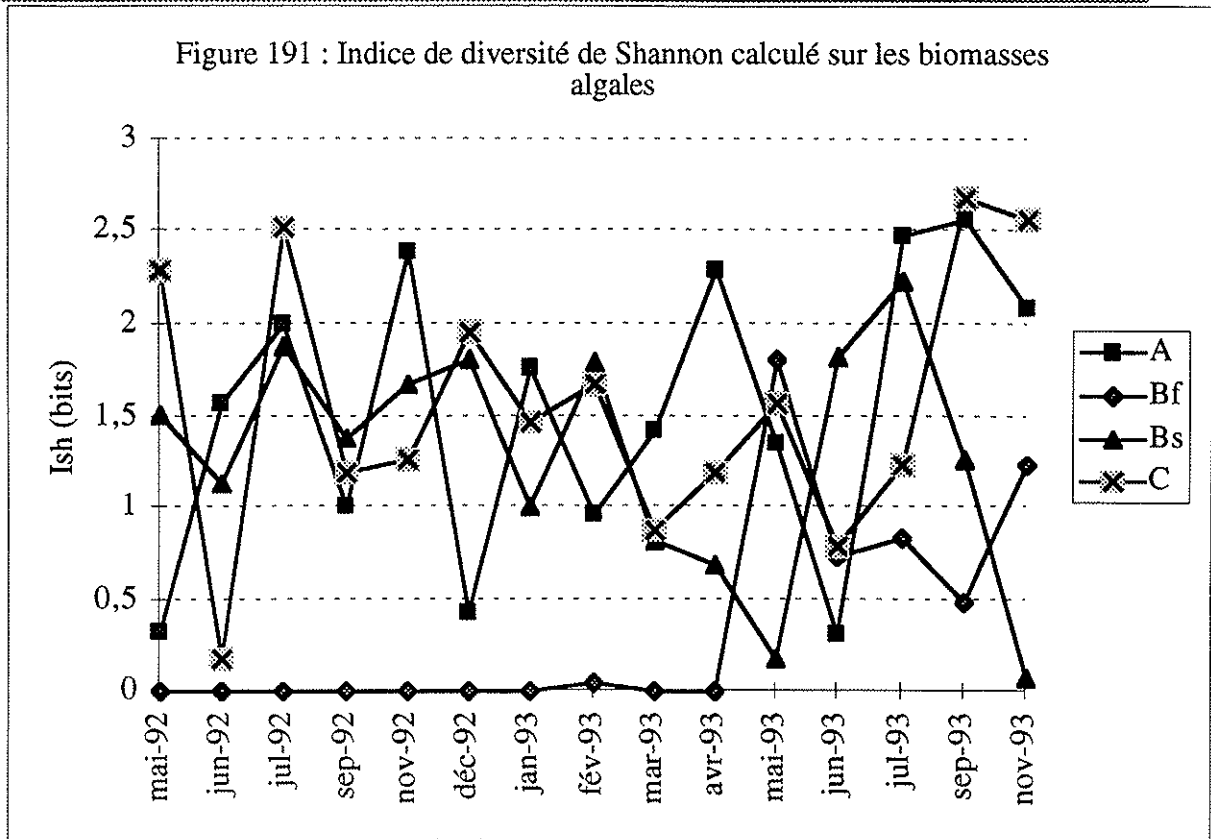


Figure 192 : Equitabilité (biomasses algales)

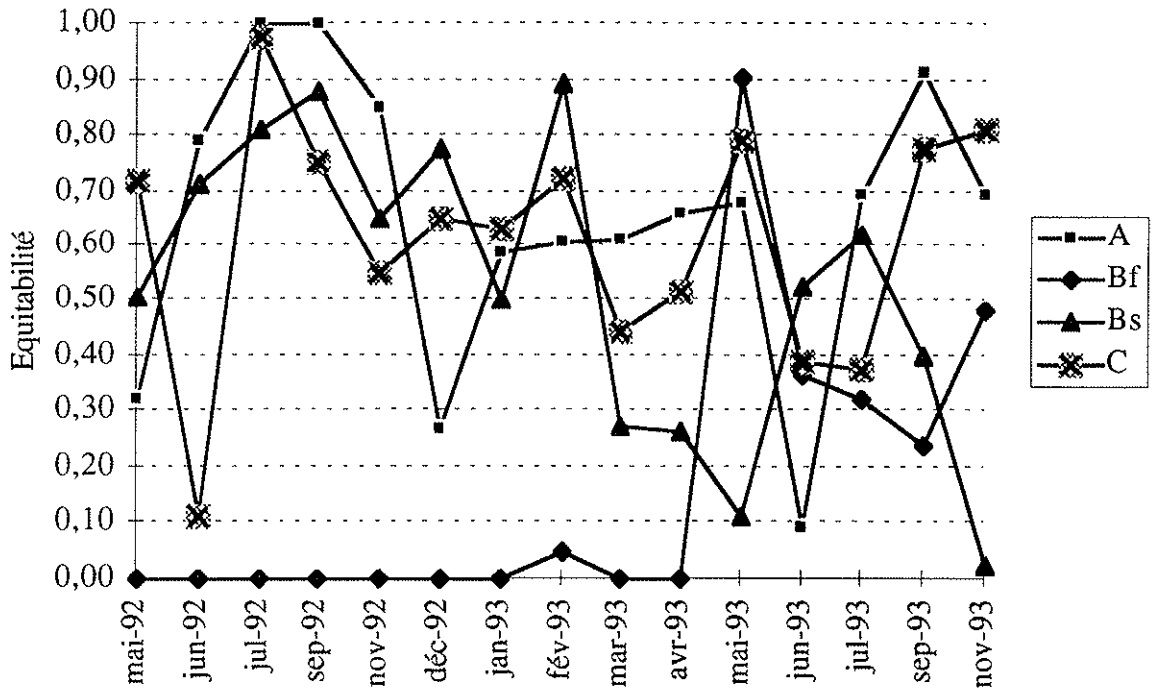


Tableau 7 : Indices de diversité de Shannon (Hb), diversités maximales (H max) et équitabilités (E) calculées à partir des biomasses algales												
Stations	A			Bf			Bs			C		
Dates	H(b)	Hmax	E	H(b)	Hmax	E	H(b)	Hmax	E	H(b)	Hmax	E
mai-92	0,32	1	0,32	0	1,58	0,00	1,51	3	0,50	2,28	3,17	0,72
jun-92	1,58	2	0,79	0	0,00	0,00	1,13	1,58	0,71	0,18	1,58	0,11
jul-92	2	2	1,00	0	1,00	0,00	1,88	2,32	0,81	2,52	2,59	0,97
sep-92	1	1	1,00	0	1,58	0,00	1,39	1,58	0,88	1,19	1,58	0,75
nov-92	2,39	2,81	0,85	0	0,00	0,00	1,68	2,59	0,65	1,27	2,32	0,55
déc-92	0,42	1,58	0,26	0		0,00	1,8	2,32	0,78	1,95	3	0,65
jan-93	1,76	3	0,59	0	1,00	0,00	1	2	0,50	1,47	2,32	0,63
fév-93	0,96	1,58	0,61	0,05	1,00	0,05	1,79	2	0,89	1,68	2,32	0,72
mar-93	1,42	2,32	0,61	0	1,00	0,00	0,81	3	0,27	0,88	2	0,44
avr-93	2,28	3,46	0,66	0	0,00	0,00	0,68	2,59	0,26	1,2	2,32	0,52
mai-93	1,36	2	0,68	1,81	2,00	0,90	0,18	1,58	0,11	1,58	2	0,79
jun-93	0,31	3,32	0,09	0,73	2,00	0,36	1,82	3,46	0,53	0,78	2	0,39
jul-93	2,48	3,59	0,69	0,83	2,59	0,32	2,23	3,59	0,62	1,24	3,32	0,37
sep-93	2,56	2,81	0,91	0,48	2,00	0,24	1,26	3,17	0,40	2,68	3,46	0,77
nov-93	2,08	3	0,69	1,24	2,59	0,48	0,07	2,81	0,02	2,57	3,17	0,81

1.4. Corrélation entre la biomasse totale de la flore et celle de la faune

Les coefficients de corrélation sont tous faiblement positifs, ce qui indique l'existence d'une corrélation linéaire positive entre les deux mesure de biomasse.

Les carrés de ces coefficients permettent de penser (respectivement aux stations A, Bf, Bs et C) qu'environ 34%, 15%, 19% et 5% de la variation de la biomasse macrofaunistique peuvent être prédite d'après celle de la flore (Tab. 8). Ces pourcentages sont faibles : une petite partie seulement de la variation de la biomasse peut être expliquée par celle des algues. On remarque que la corrélation est nettement plus forte au centre de la table d'élevage et plus faible en bordure. La corrélation qui apparaît entre les deux biomasses peut s'expliquer de plusieurs manières :

- les frondes des algues augmentent la surface disponible pour l'épifaune (Seed et Boaden, *op. cit.*); et/ou assure un abri contre les prédateurs ou les courants;
- la relation prédateur/proie existe. Les animaux brouteurs se nourrissent des germinations algales, de certaines algues benthiques ou épiphytes (Sarnelle *et al.*, 1993). A leur tour, les densités des brouteurs et des omnivores influencent celles des carnivores...

Tableau 8 : Corrélation entre les biomasses floristique et faunistique

Coefficient de corrélation au centre de la table X1 : flore Y1 : faune

Fréquence :	Covariance :	Corrélation :	R-carré :
15	11853,06	0,59	0,34

Coefficient de corrélation en position intermédiaire profonde

X2 : flore Y2 : faune

Fréquence :	Covariance :	Corrélation :	R-carré :
15	132,79	0,38	0,15

Coefficient de corrélation en position intermédiaire

superficielle X3 : flore Y3 : faune

Fréquence :	Covariance :	Corrélation :	R-carré :
15	17822,16	0,43	0,19

Coefficient de corrélation en bordure de la table X4 : flore

Y4 : faune

Fréquence :	Covariance :	Corrélation :	R-carré :
15	2339,41	0,22	0,05

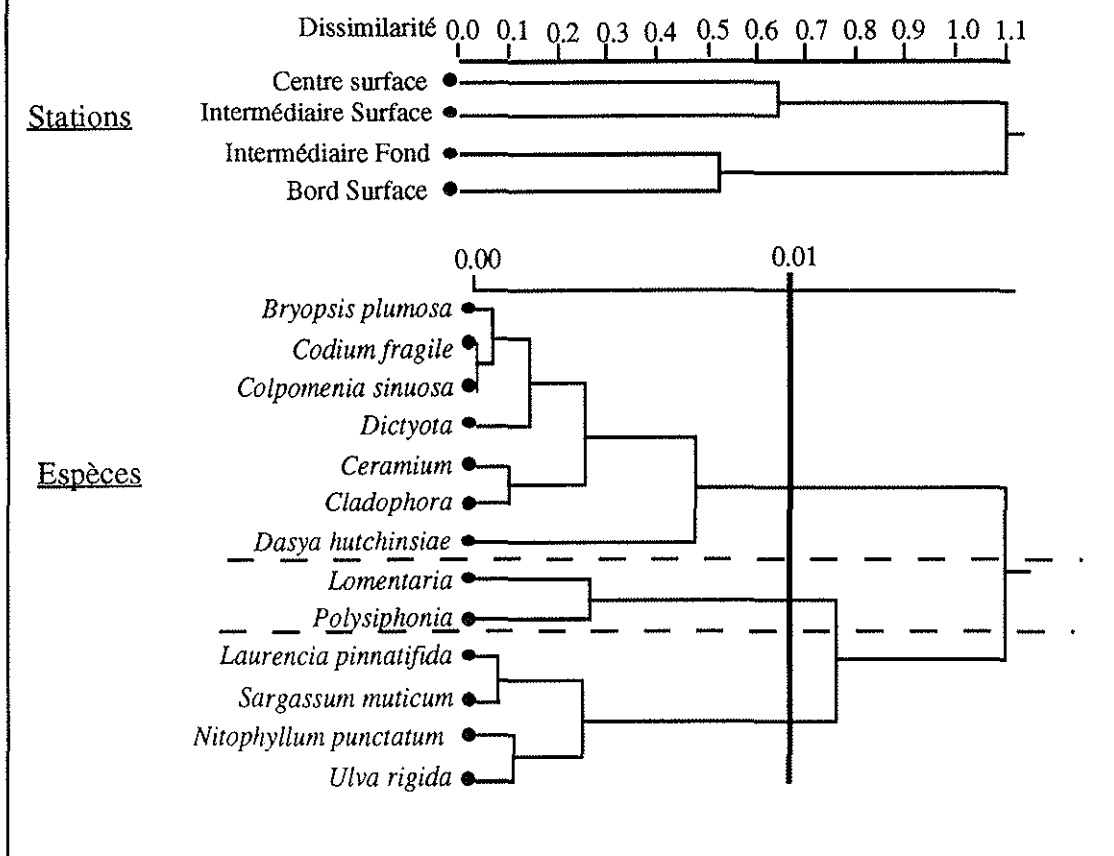
2. Analyse multivariante

L'analyse multivariante est appliquée, soit sur des données qualitatives (présence ou absence des espèces), soit sur les biomasses. Elle concerne 15 mois et 13 taxons algaux, parmi ceux qui sont les mieux représentés.

2.1. Analyse spatiale

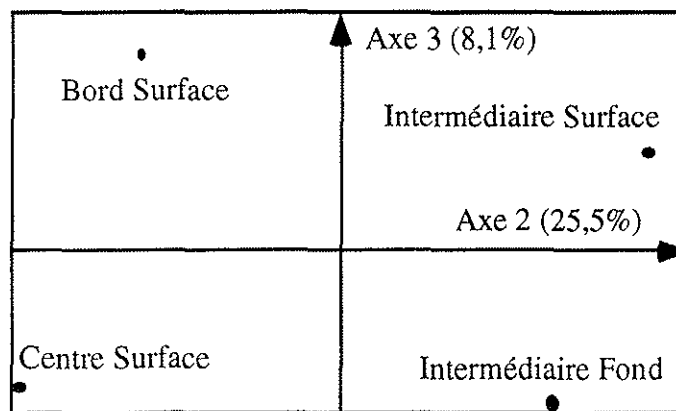
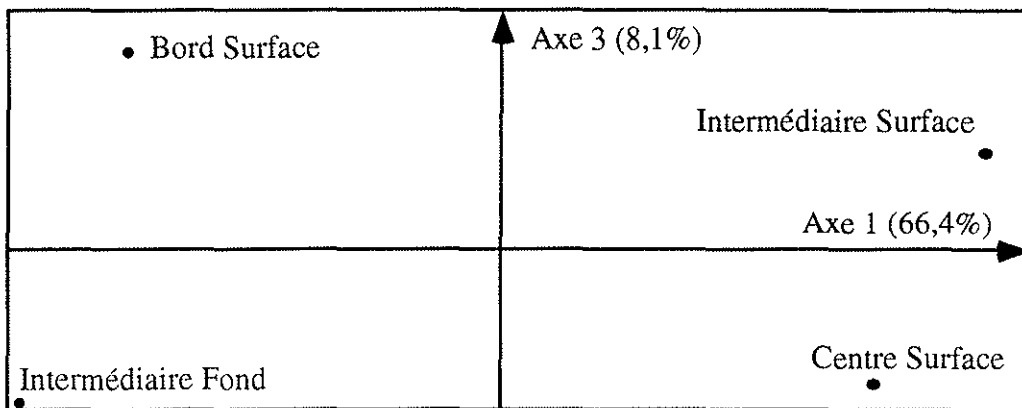
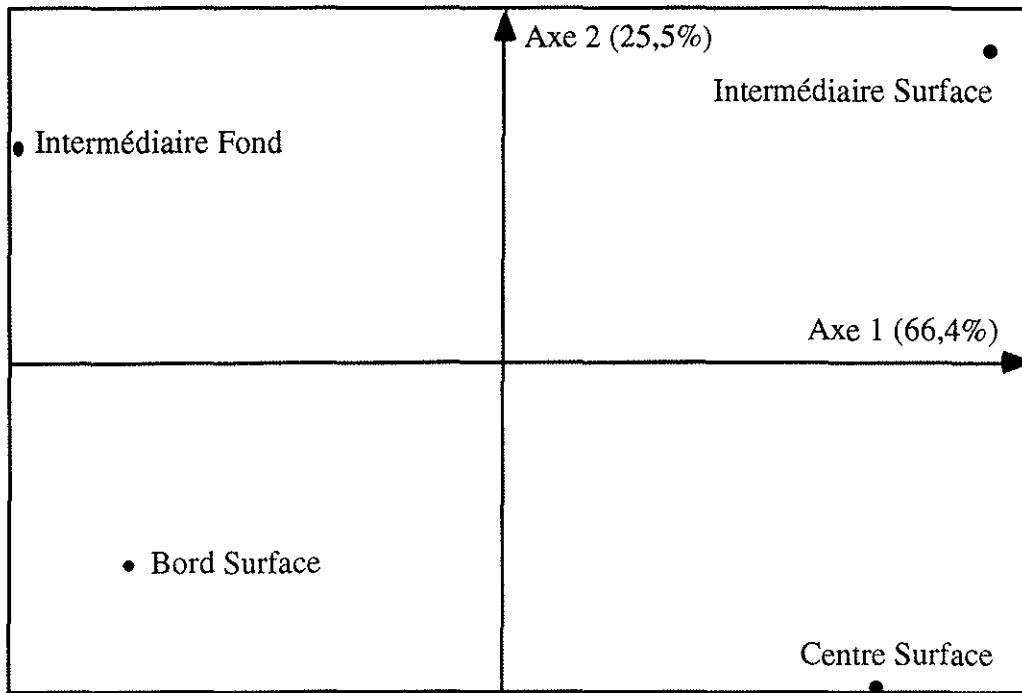
Le relevé des biomasses de 13 taxons cumulées sur les 15 mois d'étude montre une partition des stations différente de celle établie pour la macrofaune. Les stations "centre" et "intermédiaire-surface" sont distinctes et se dissocient des stations "bord" et "fond" à un niveau de similarité inférieur à 30%. Ces deux dernières stations sont similaires à moins de 50% (Fig. 193).

Figure 193 : Groupement flexible ($\beta = -0,25$) des 4 stations et des 13 taxons exprimées en terme de biomasse



Les stations sont totalement discriminées entre elles par les axes 1, 2 et 3 (Fig. 194) représentant respectivement 66,4%, 25,5% et 8,1% de la variabilité (soit 100% de l'inertie totale des données : aucune information apportée par les données est perdue). Il semble donc que trois facteurs écologiques prédominent largement.

Figure 194 : Ordination en coordonnées principales des 4 stations exprimées en terme de biomasse macrophytobenthique

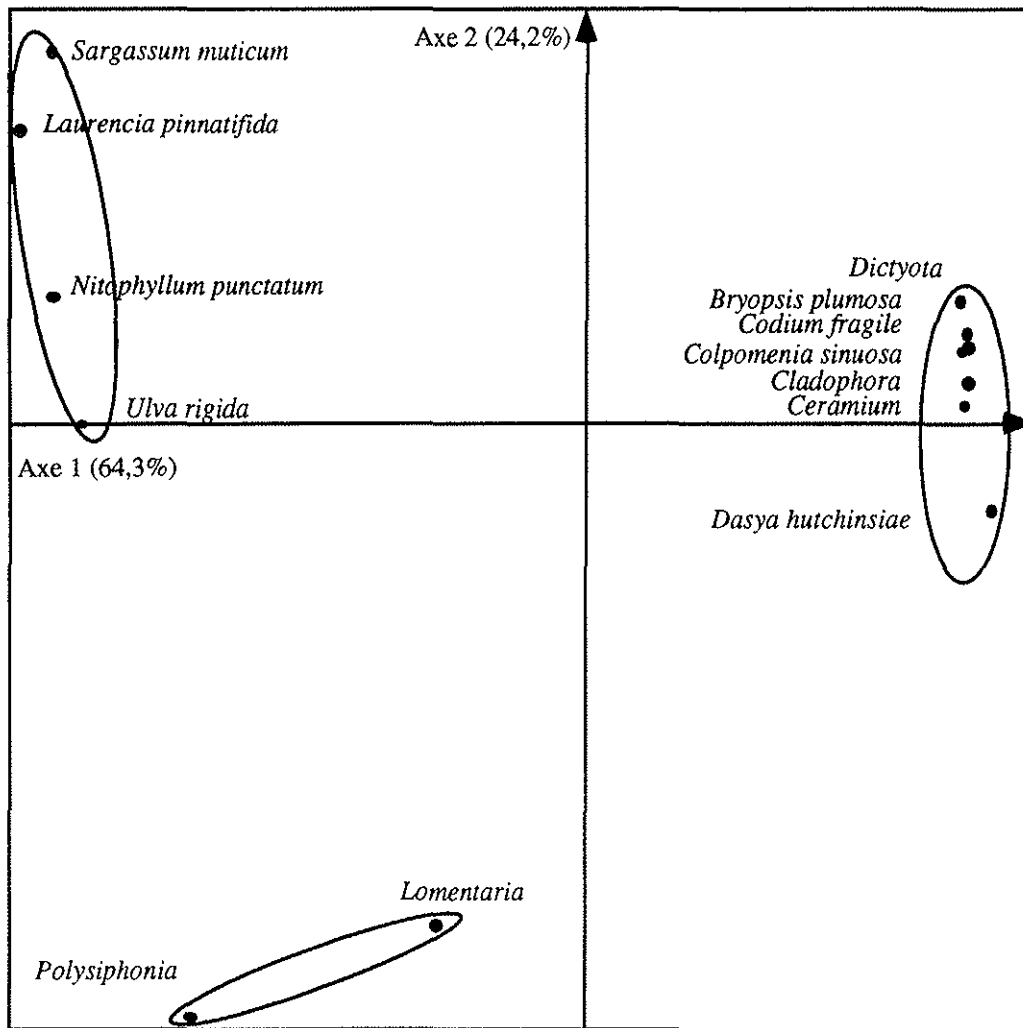


Les stations "centre" et "Intermédiaire-surface" sont corrélées positivement avec l'axe 1, en raison de leur éloignement relatif par rapport au chenal et du ralentissement centripète des courants par le "rideau" des cordes. Les spores algales et les éléments nutritifs, d'origine exogène, sont amenés par les courants. Or, ces spores sont soumises à la prédation exercée par les filtreurs, qui croît depuis la bordure, en direction du centre de la table (ensuite, l'origine des spores peut être endogène, une fois les macroalgues installées). Ainsi, l'axe 1 a sans doute quelque chose à voir avec le confinement. Au voisinage du fond, les courants circulent plus aisément, car il existe un espace libre entre le sédiment et les cordes. Ce qui explique que la station du fond soit corrélée négativement avec l'axe 1.

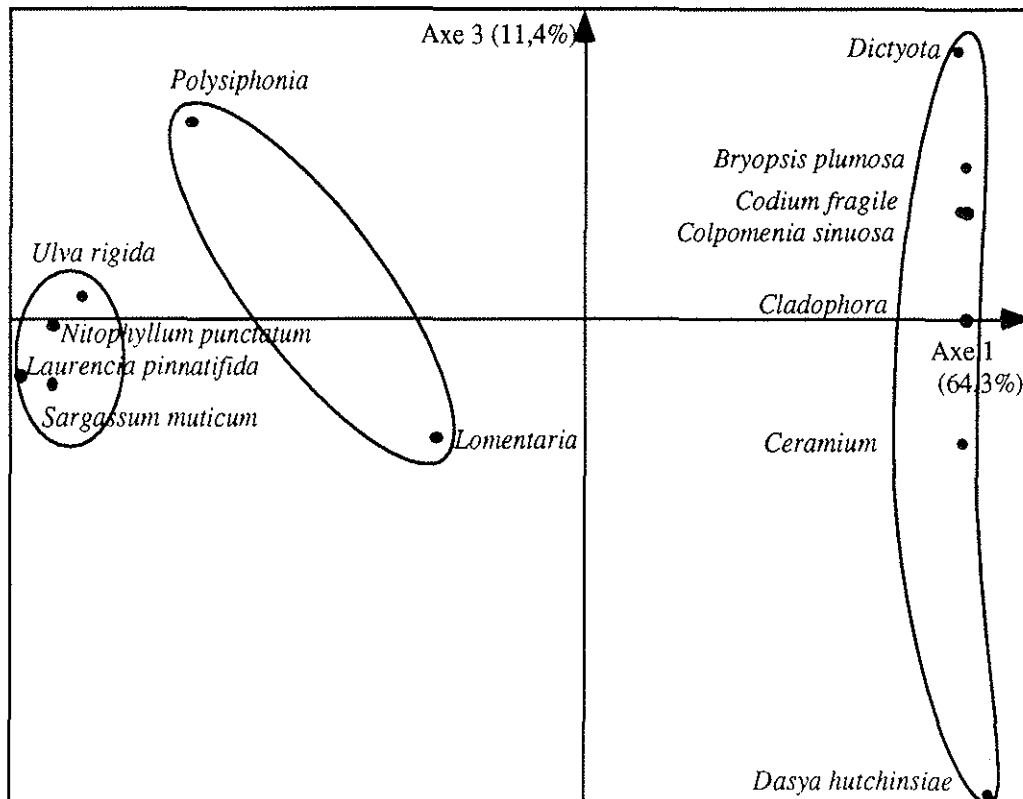
L'axe 2 (Fig. 195 a) a tendance à séparer les espèces les plus "volumineuses" (*Sargassum muticum*, *Laurencia pinnatifida*, *Nitophyllum punctatum*, *Ulva rigida*) de celles présentant une surface et un volume moindres (*Lomentaria hakodatensis*, *Polysiphonia*). L'espace disponible, sur les substrats durs, joue un rôle important dans la compétition entre les macroalgues. Par exemple, la base fixatrice des thalles de *Codium fragile* est capable de recouvrir la totalité du substrat et d'empêcher la colonisation d'autres espèces. L'inhibition interspécifique de croissance, par le biais de "phéromones", est fréquente dans le domaine végétal. Elle existe chez le phytoplancton (exotoxines), mais on ignore (à ma connaissance) si elle peut intervenir chez des macroalgues. Ces dernières peuvent également être en compétition spatiale avec les ascidies ou autres animaux, à large extension dans l'espace. Ainsi, la compétition algues-ascidies est parfois illustrée (comme en juillet 1992, en bordure superficielle de la table) par la dissymétrie de la colonisation des deux faces d'une même plaque. Une des faces est colonisée essentiellement par les ascidies, et les algues sont peu représentées, tandis que l'on observe l'inverse sur la face opposée (dominance des algues et raréfaction des ascidies). Tout dépend du recrutement (et de l'orientation du substrat par rapport au courant) et de la vitesse de colonisation des espèces concurrentes.

Sur l'axe 3 (Fig. 195 b), apparaît une liaison avec la profondeur. L'algue rouge, *Dasya hutchinsiae*, est fortement corrélée avec l'axe 3, de manière négative. C'est la seule espèce qui soit assez régulièrement présente sur les collecteurs immergés au niveau du fond. Il peut s'agir d'une tolérance plus grande vis à vis de l'atténuation de la lumière ou bien de la sédimentation.

Figure 195 : Ordination en coordonnées principales des 13 taxons végétaux (biomasses)



a) Position des espèces dans le plan factoriel 1-2



b) Position des espèces dans le plan factoriel 1-3

2.2. Analyse temporelle

Analyse chronologique appliquée sur les données de présence-absence (13 espèces)

* Niveau superficiel

- Au centre de la table (Fig. 196 a et 197 a) :

Les résultats montrent 3 discontinuités en 1992 : entre mai et juin; juillet et septembre; septembre et novembre. Les recrutements printanniers et automnaux augmentent la richesse spécifique. Aucune discontinuité n'apparaît en 1993.

- En position intermédiaire et en bordure (Fig. 196 b, c; 197 b et 198 a) :

Les résultats sont similaires; ils font apparaître 2 discontinuités : entre juin et juillet 1992; mai et juin 1993.

* Niveau profond (Fig. 196 d et 198 b)

7 discontinuités sont mises en évidence; en 1992 : juin-juillet et juillet-septembre; en 1993, février-mars, mars-avril; juin-juillet, juillet-septembre et septembre-novembre. Les peuplements algaux de la zone profonde sont les plus perturbés (augmentation du nombre de ruptures).

Analyse des biomasses

Il n'a pas été possible de mettre en évidence une structure temporelle concernant les biomasses algales, au niveau de la bordure superficielle de la table et du fond. Cela souligne des ruptures très brutales d'un mois à l'autre.

Pour les stations plus internes (centre et intermédiaire), la plupart des mois étudiés sont totalement isolés (Fig. 199). La biomasse est très variable mensuellement. On note, à chacune de ces deux stations, la formation de deux groupes.

Au centre (Fig. 200 a), les mois de mai 1992 et 1993, ainsi que juillet 1992, sont associés (groupe 1) et montrent une corrélation positive très forte avec l'axe 1. Le deuxième groupe, corrélé négativement avec l'axe 1, est formé de septembre 1992 et d'avril 1993. Les variations pondérales sont donc particulièrement sensibles au printemps et à l'automne.

En position intermédiaire (Fig. 200 b), le groupe 1 est composé de mai, juillet et novembre 1992, il est corrélé positivement avec l'axe 1. Le groupe 2 réunit janvier, mai et novembre 1993; au contraire du précédent groupe, la corrélation avec l'axe 1 est négative. Les groupes qui sont corrélés positivement avec l'axe 1 sont ceux présentant des biomasses totales plus faibles.

Figure 196 : Groupements à liens intermédiaires (connectivité = 0,5) des mois (données qualitatives du macrophytobenthos)

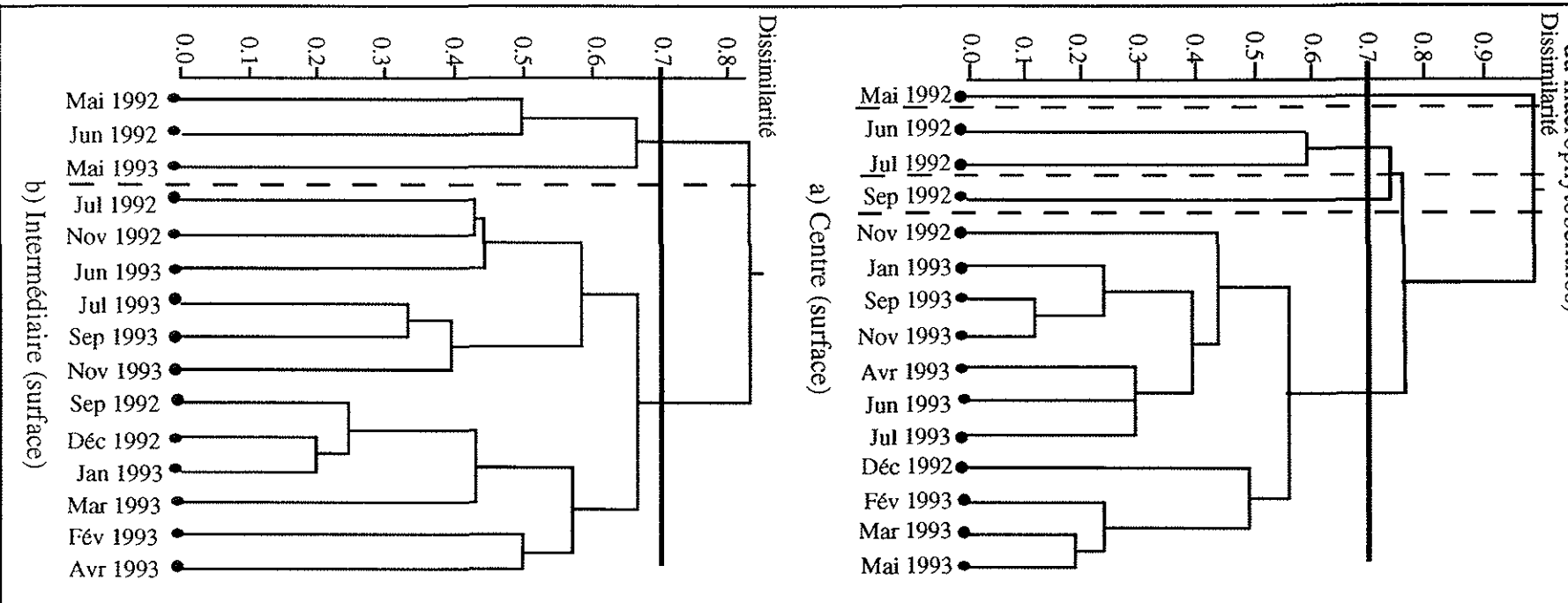


Figure 196 : Groupements à liens intermédiaires (connexité = 0,5) des mois (données qualitatives du macrophytobenthos)

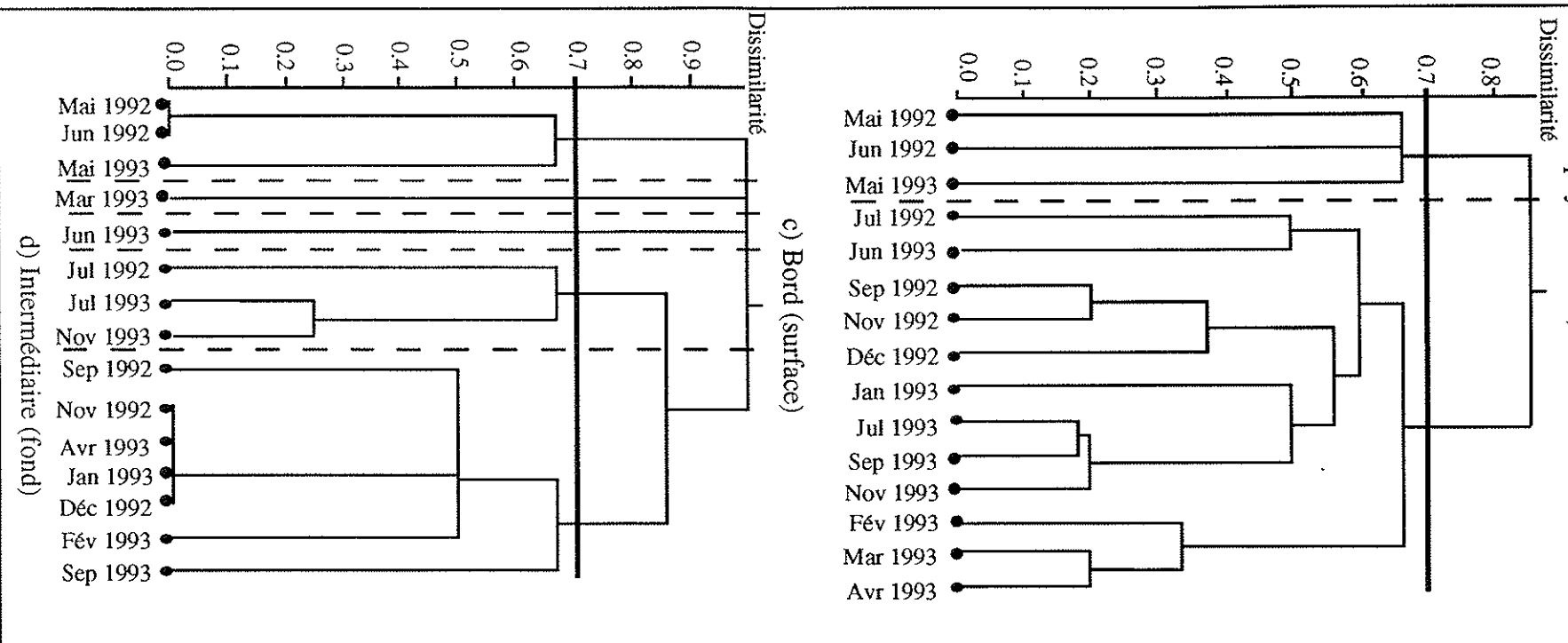
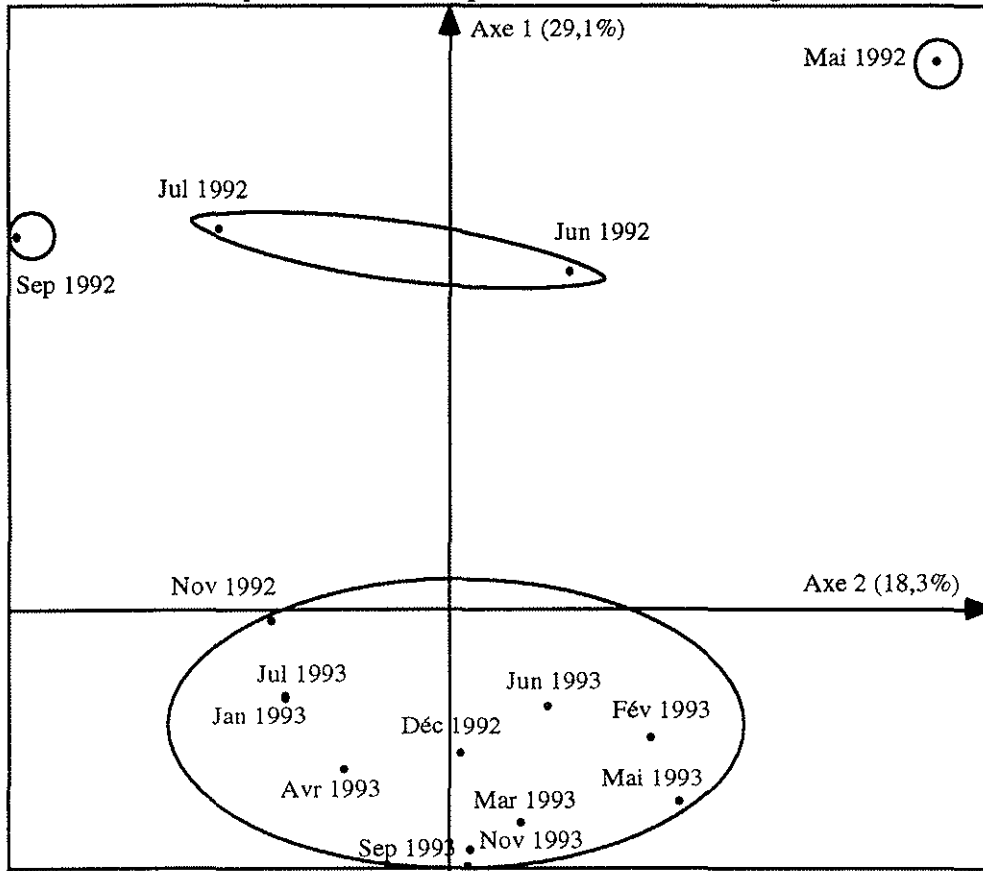
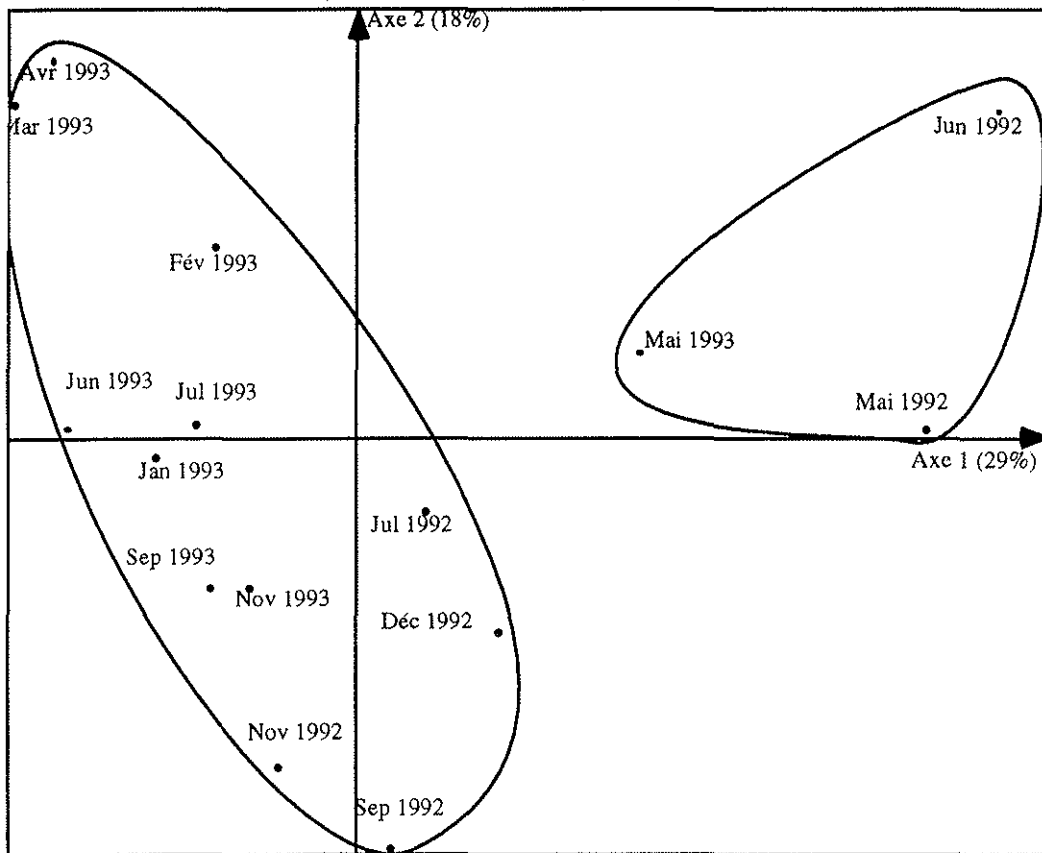


Figure 197 : Ordination en coordonnées principales des mois (d'après les données qualitatives des macroalgues)

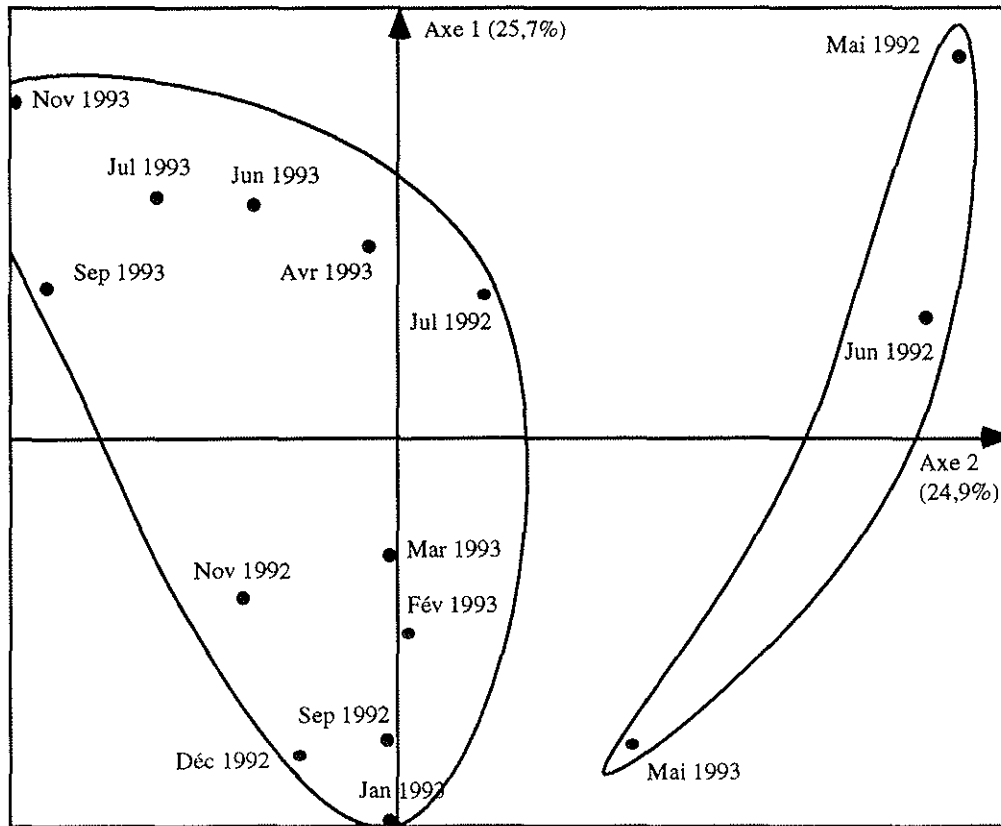


a) Centre de la table (surface)

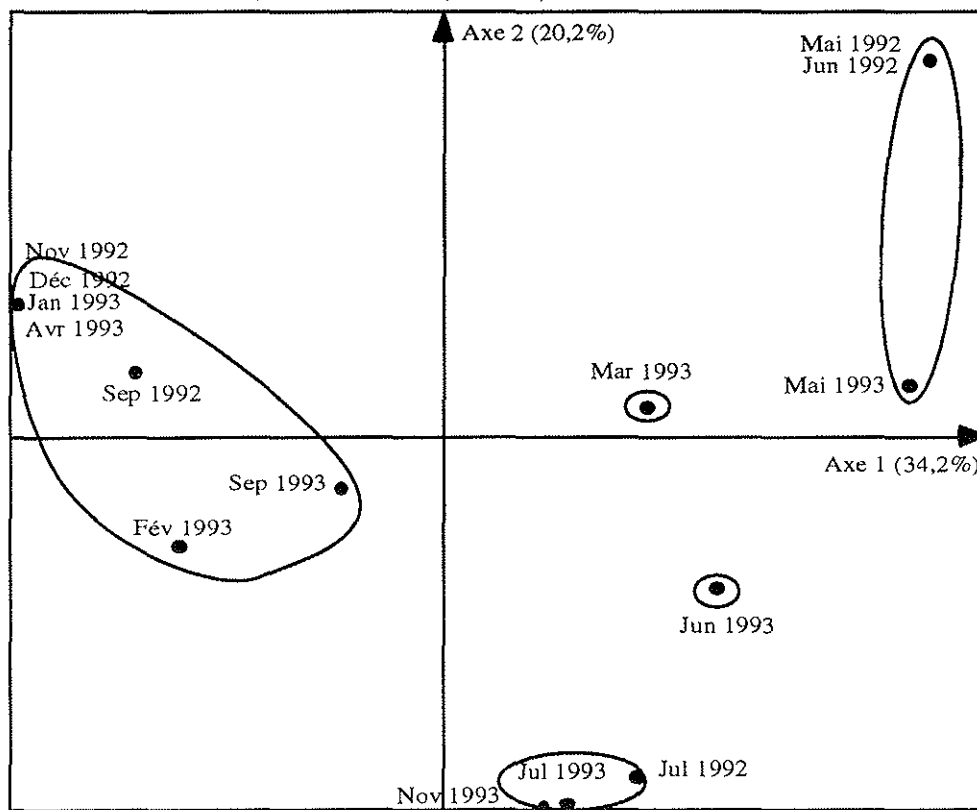


b) Bordure de la table (surface)

Figure 198 : Ordination en coordonnées principales des mois (d'après les données qualitatives des macroalgues)

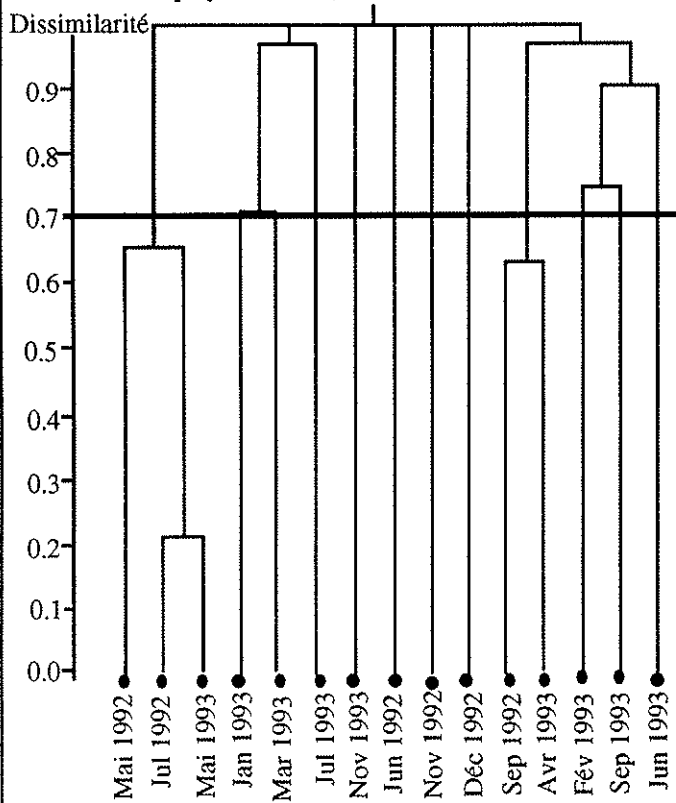


a) Intermédiaire (Surface)

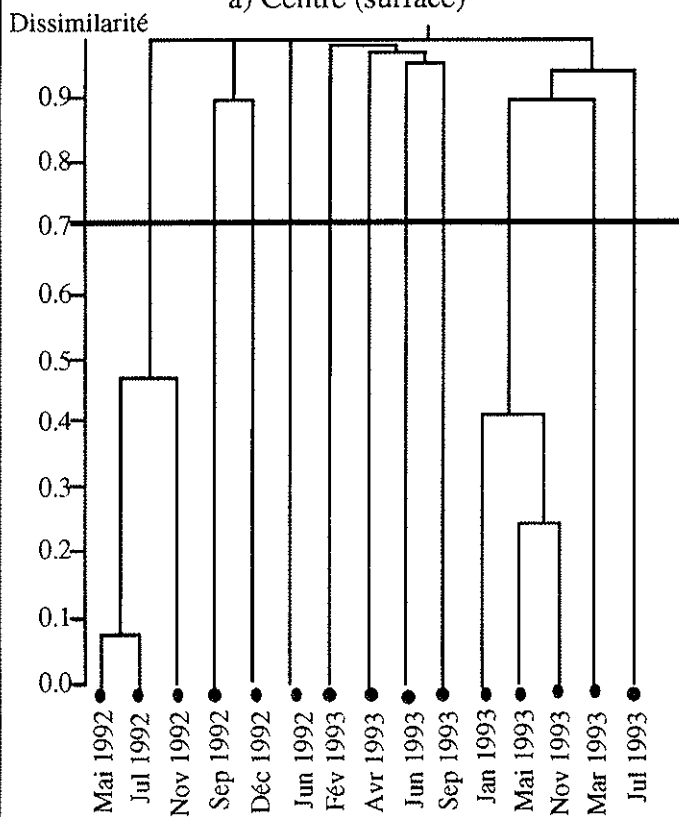


b) Intermédiaire (Fond)

Figure 199 : Groupements à liens intermédiaires (connexité = 0,5) des mois (données pondérales du macrophytobenthos)

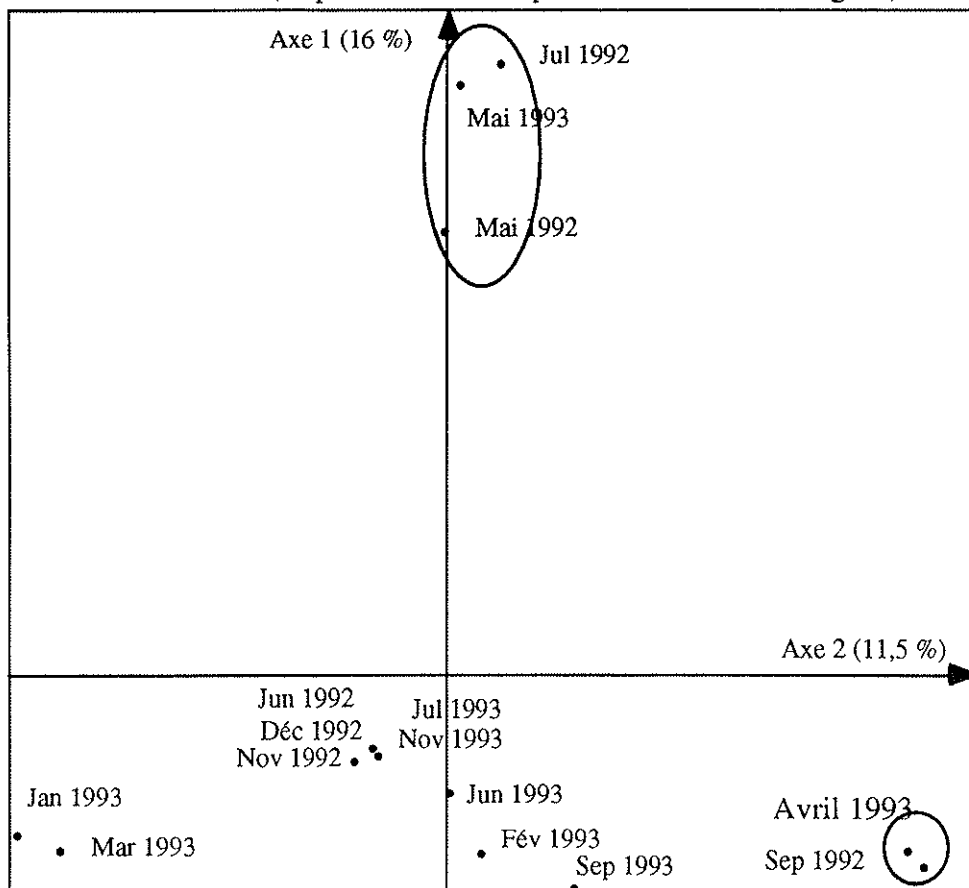


a) Centre (surface)

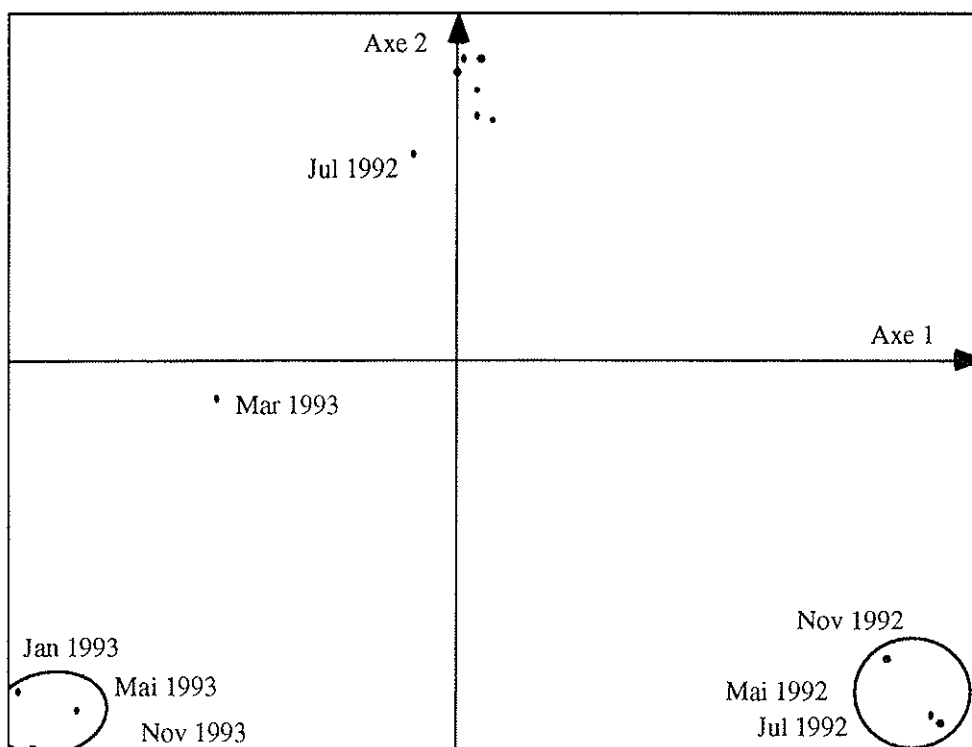


b) Intermédiaire (surface)

Figure 200 : Ordination en coordonnées principales des mois (d'après les données pondérales des macroalgues)



a) au centre de la table



b) à la station intermédiaire de surface

Les variations chronologiques observées peuvent s'expliquer par des différences climatiques annuelles (mistral, précipitations, etc...). Ainsi en 1992, la pluviométrie était en déficit par rapport aux années précédentes, mais en 1993, elle était en excès de 50%, en particulier au printemps et en automne (OXYTHAU, 1995). Nous rappelons que le ruissellement apporte des sels nutritifs, indispensables à la croissance des algues. L'intensité des vents (et des courants) peuvent également intervenir dans le développement de la végétation (biomasse et superficie).

2.3. Analyse bio-associative : détermination des espèces co-occurentes.

L'analyse a porté sur 13 genres. Elle permet de voir quelle est la communauté algale la mieux installée aux niveaux considérés de la table conchylicole.

Description :

Centre de la table :

Les trois premiers axes de l'analyse en coordonnées principales rendent compte respectivement de 24,5%, 19,5% et 14,3% de l'inertie totale des données, soit un total de 58,3 %.

Le groupement flexible montre, au seuil de la dissimilarité de 0,7, la formation de trois groupes et l'isolement de quatre espèces (Fig. 201 a). Le groupe le plus important représente la communauté installée. Les espèces de ce groupe appartiennent aux genres suivants : *Laurencia*, *Sargassum*, *Dasya*, *Lomentaria*, *Bryopsis* et elles sont corrélées positivement avec l'axe 1 (Fig. 202). Leur fixation est printannière ou automnale.

Position intermédiaire :

Les trois premiers axes principaux rendent compte respectivement de 28 %, 21 % et 15,8 % de la variance totale, soit 64,8 % en tout. Le groupement flexible fait apparaître (seuil de dissimilarité = 0,7) quatre groupes et deux espèces isolées, en particulier, une communauté installée, composée de *Laurencia*, *Dasya*, *Lomentaria*, *Bryopsis* (Fig. 201 b et 203).

Figure 201 : Associations biologiques (groupement flexible; données qualitatives)

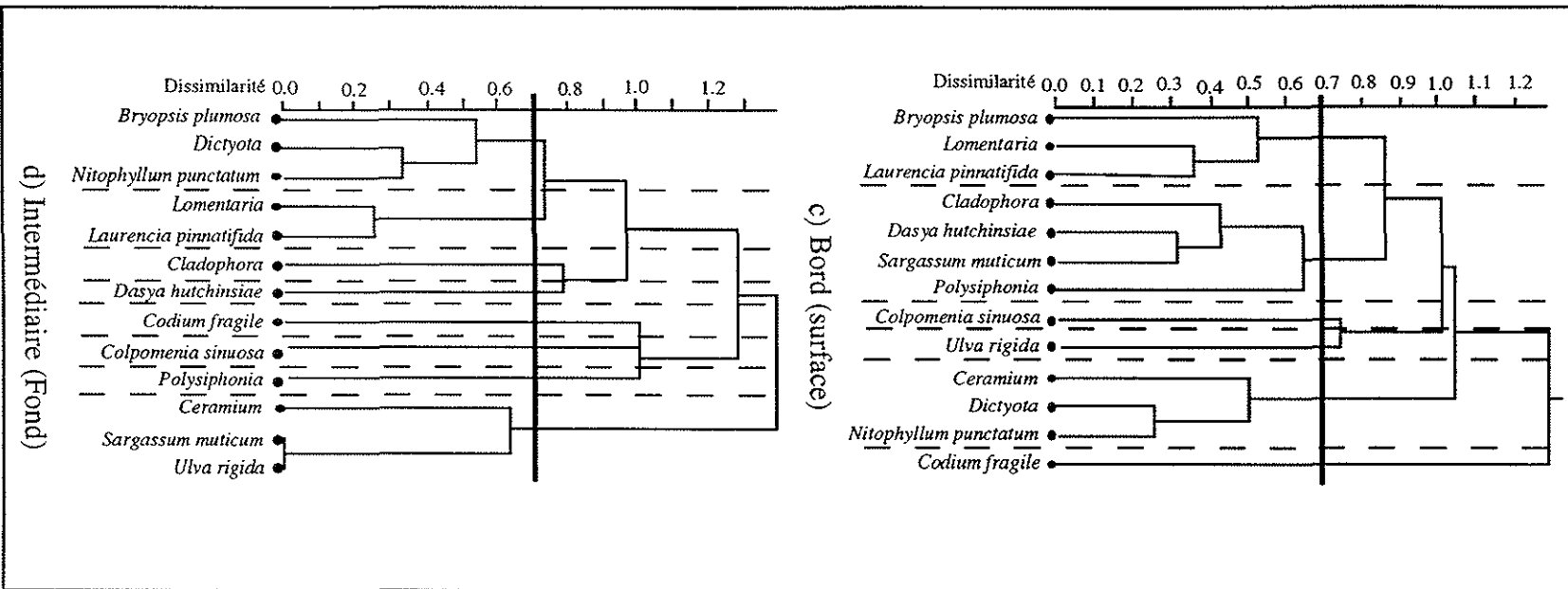
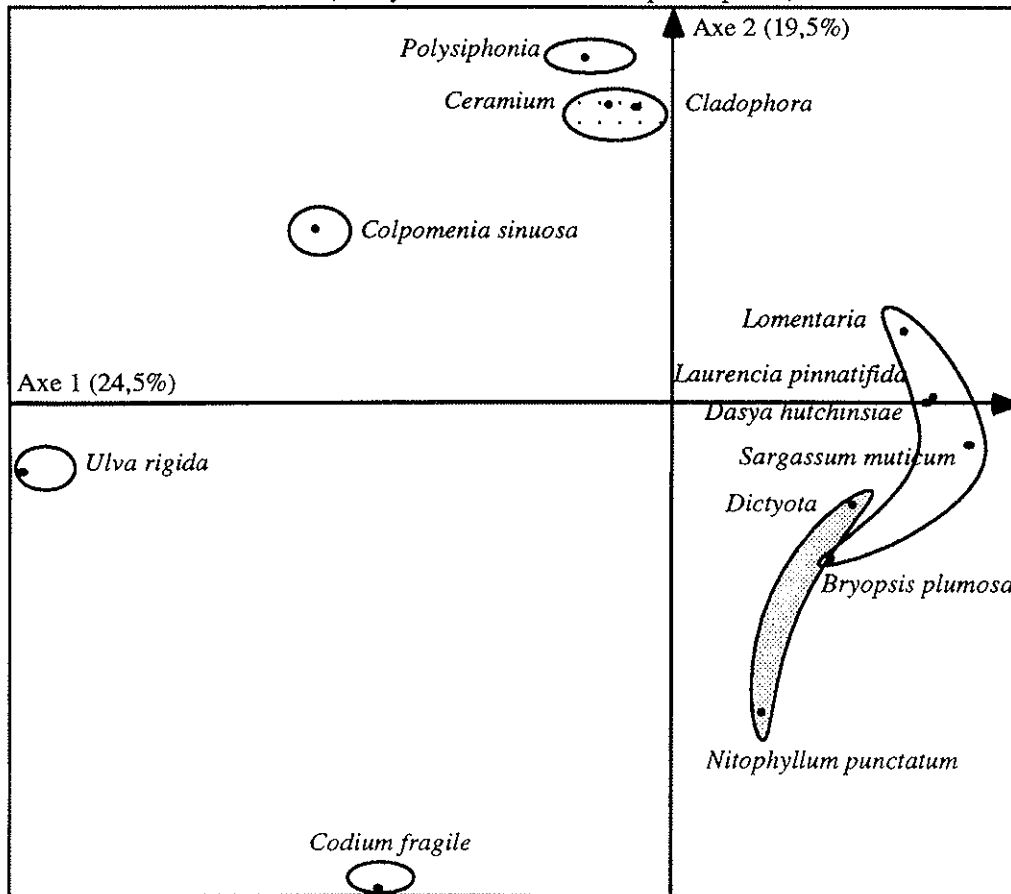
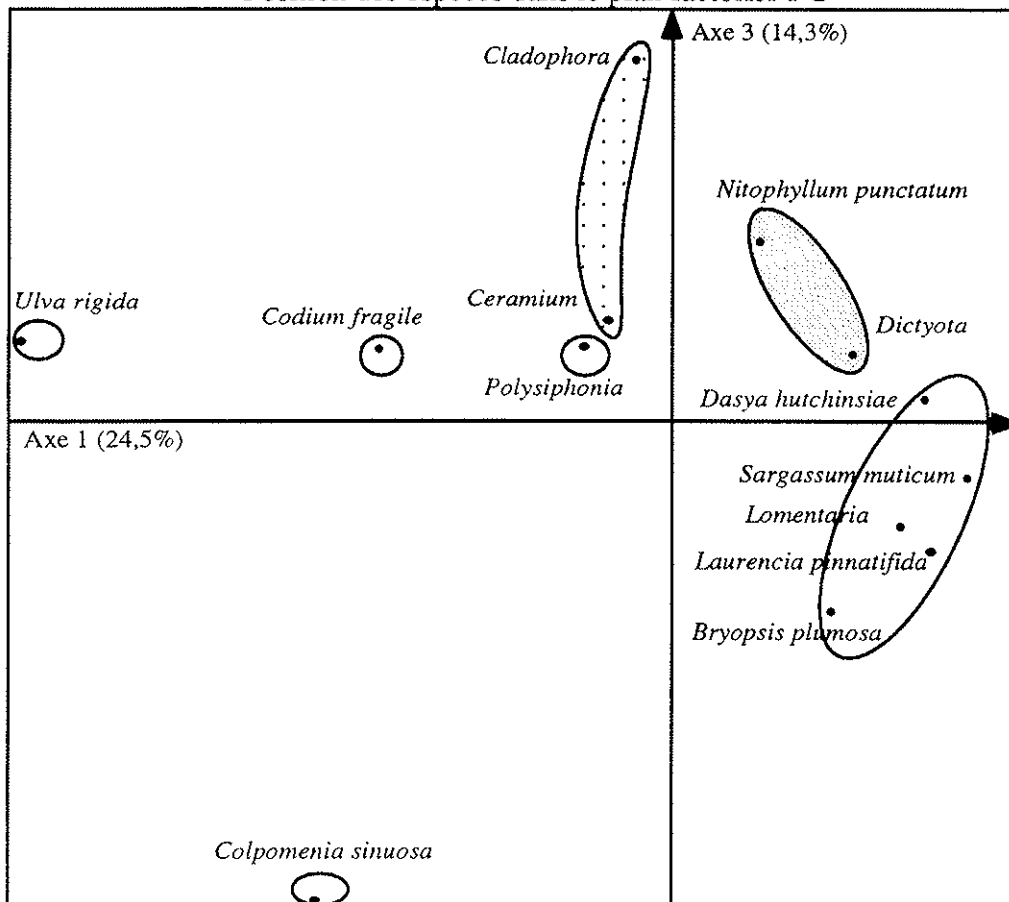


Figure 202 : Analyse bio-associative des peuplements macrophytobenthiques au centre de la table (analyse en coordonnées principales)

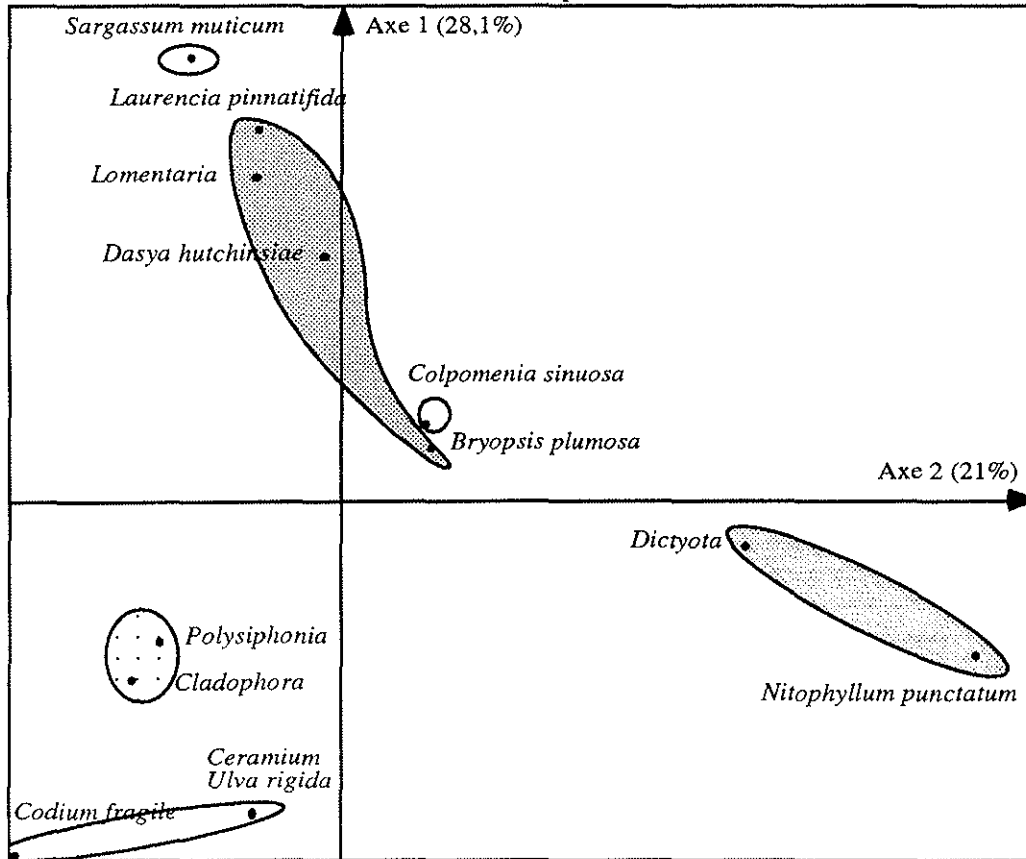


Position des espèces dans le plan factoriel 1-2

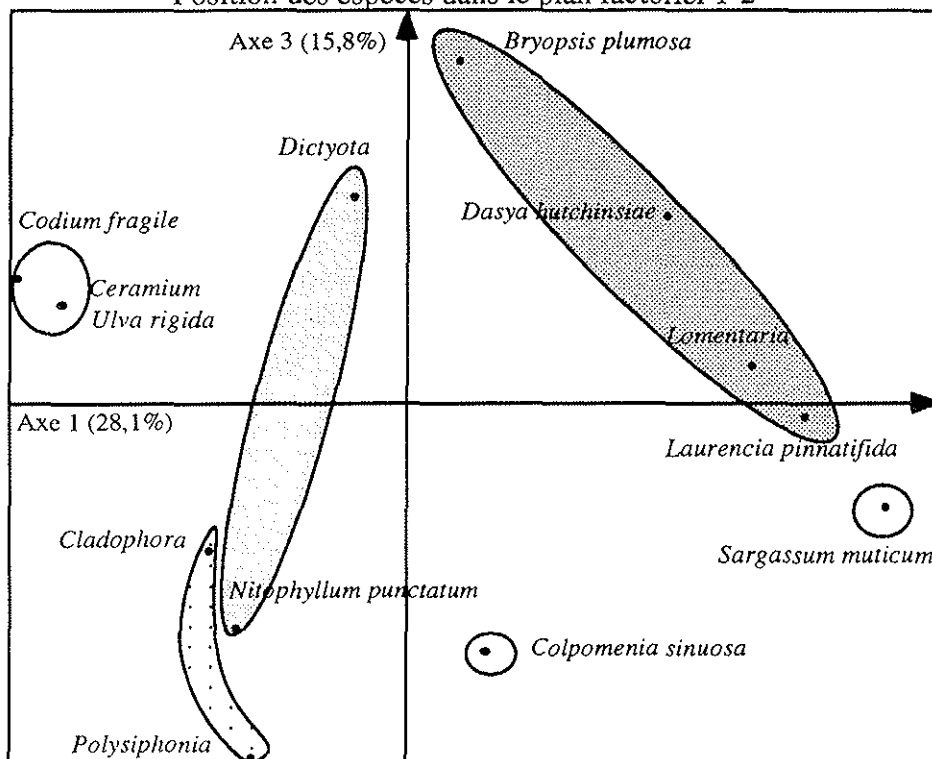


Position des espèces dans le plan factoriel 1-3

Figure 203 : Analyse bio-associative des peuplements macrophytobenthiques au niveau de la station intermédiaire superficielle

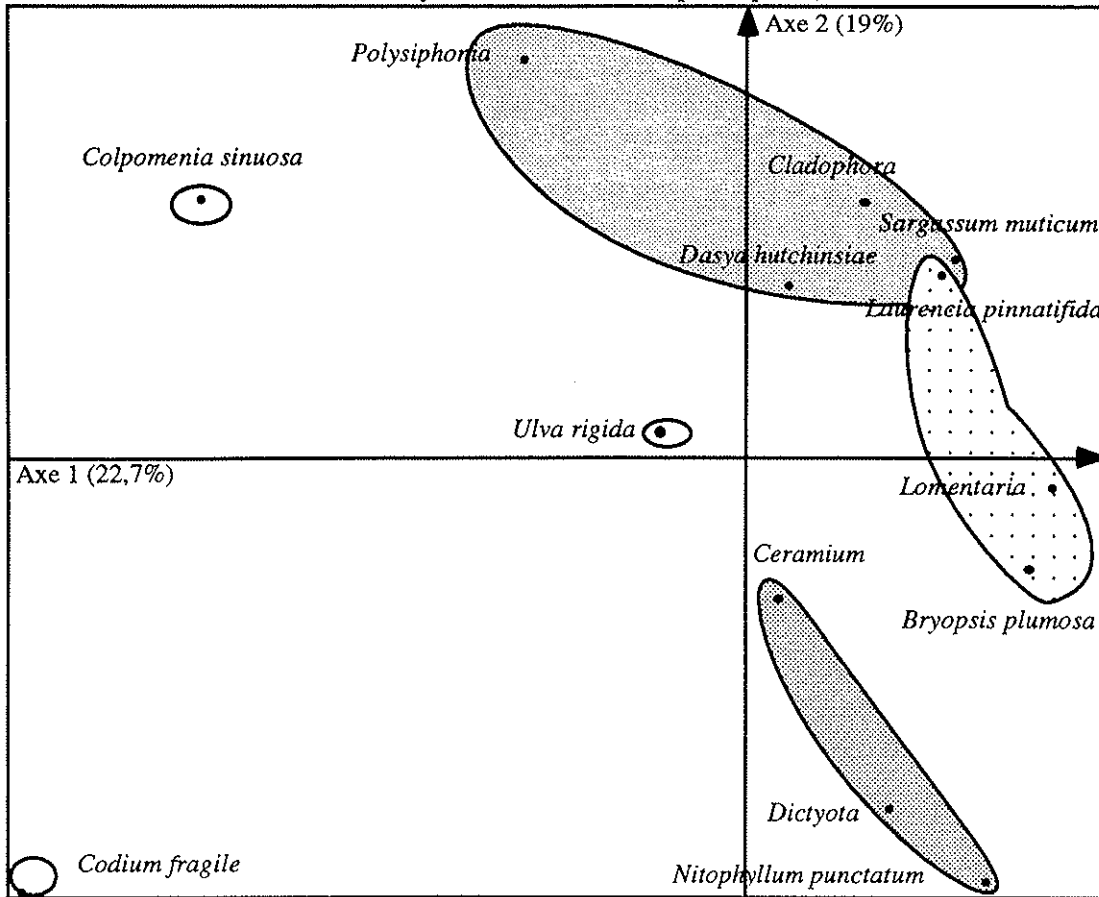


Position des espèces dans le plan factoriel 1-2

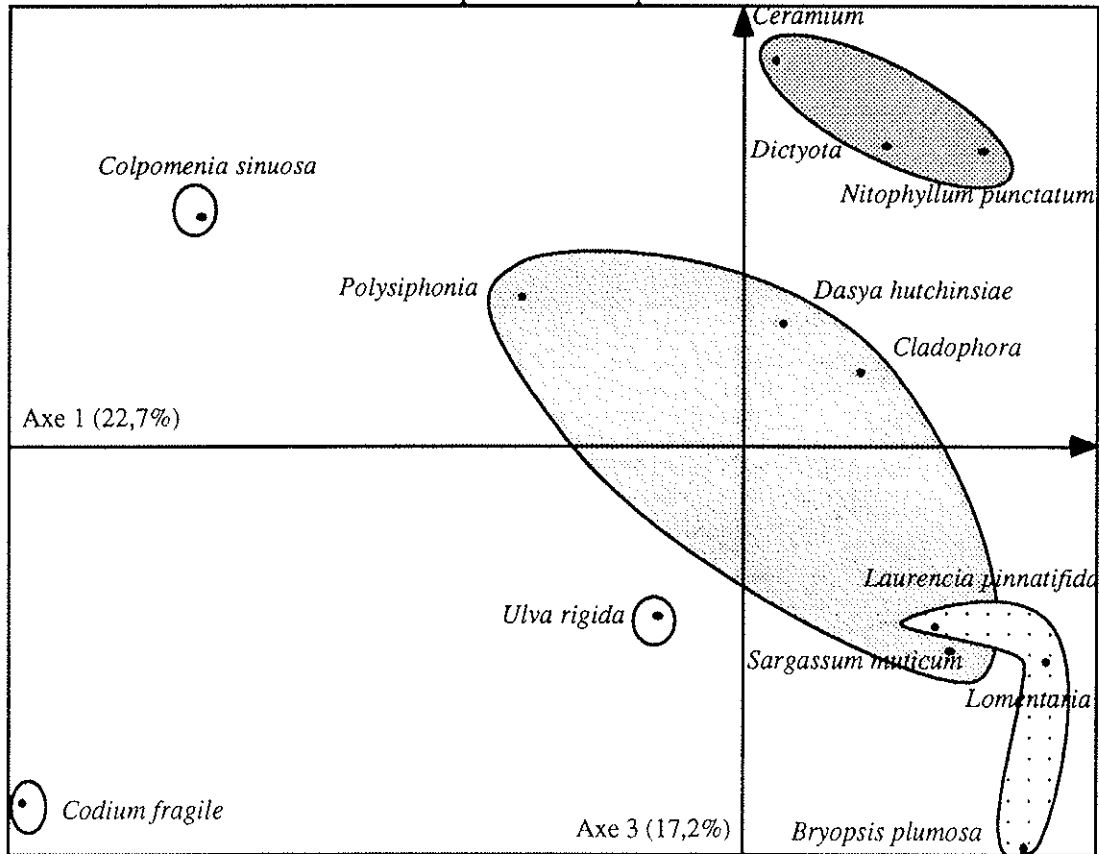


Position des espèces dans le plan factoriel 1-3

Figure 204 : Analyse bio-associative des peuplements macrophytobenthiques au bord de la table (Analyse en coordonnées principales)

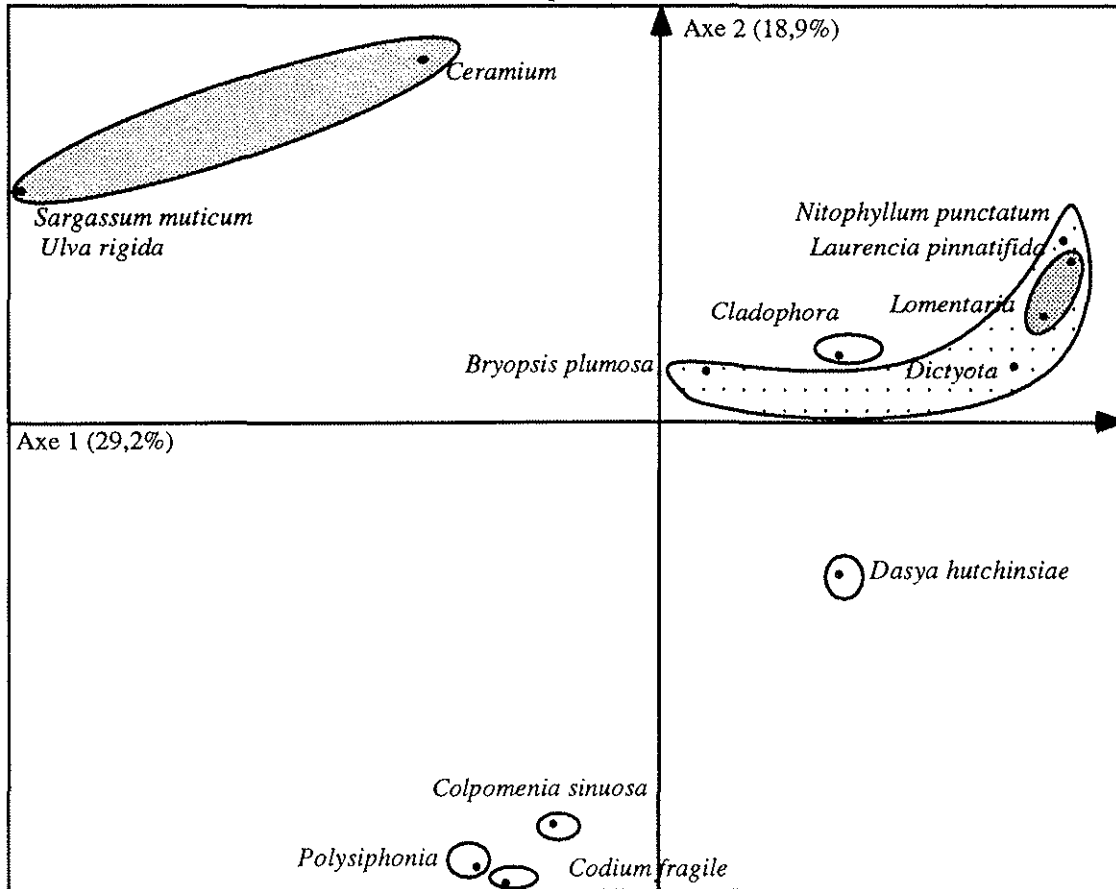


Position des espèces dans le plan factoriel 1-2

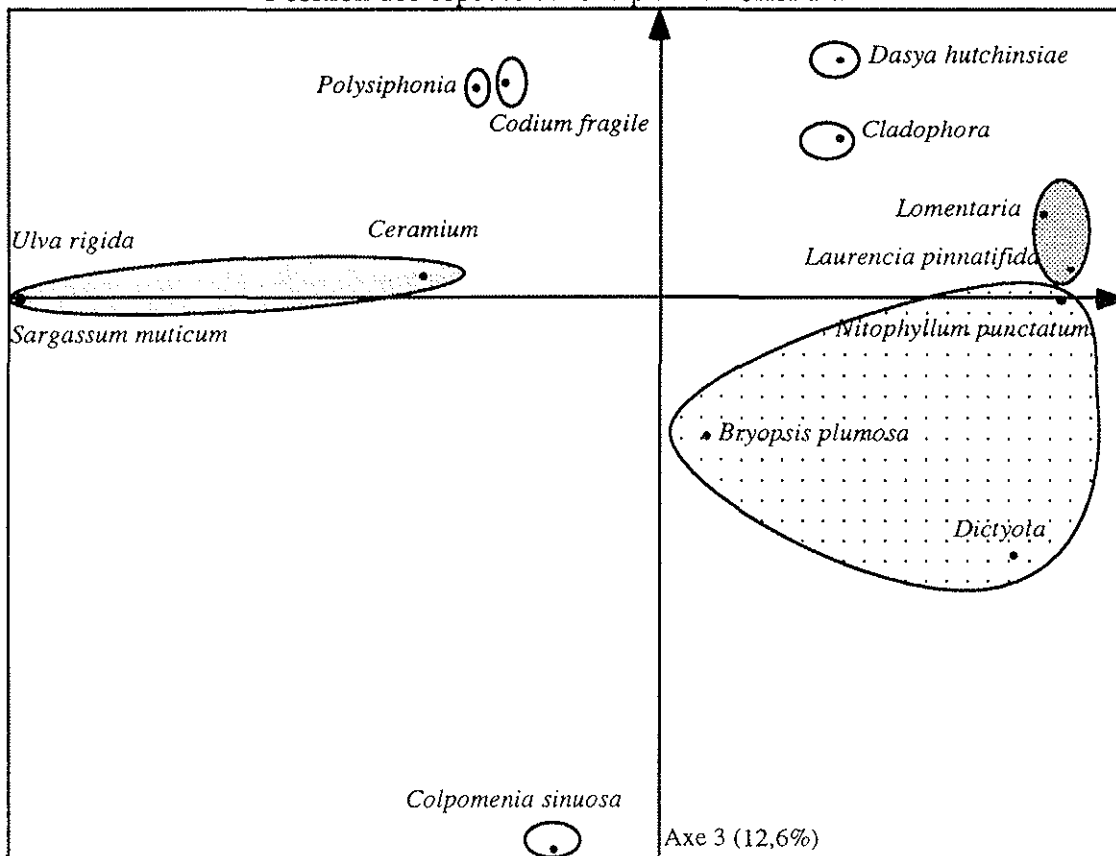


Position des espèces dans le plan factoriel 1-3

Figure 205 : Analyse bio-associative des peuplements macrophytobenthiques au niveau de la station intermédiaire profond



Position des espèces dans le plan factoriel 1-2



Position des espèces dans le plan factoriel 1-3

Bordure de la table :

Les trois premiers axes principaux représentent respectivement 22,7; 19 et 17,2 % de la variance, soit 58,9 % au total. Le groupement flexible (seuil de dissimilarité = 0,7) fait ressortir trois groupes et trois espèces isolées (Fig. 201 c et 204). Ici deux groupes représentent la communauté installée.

Le premier groupe comprend des espèces à installation automnale (*Dasya*, *Sargassum*, *Cladophora*, *Polysiphonia*).

Le second groupe réunit des espèces qui se fixent au printemps (*Laurencia*, *Lomentaria*, *Bryopsis*).

Fond :

L'ordination sur les trois premiers axes principaux prend en compte 60,7 % de la variance (29,1; 18,9 et 12,6 % respectivement). Le groupement flexible met 3 groupes en évidence et 5 espèces isolées (Fig. 201 d et 205). La communauté installée est représentée par une seule espèce (recrutement automnal). Il s'agit de *Dasya hutchinsiae*.

3. Conclusion

Au niveau superficiel, les peuplements algaux sont dominés par *Laurencia pinnatifida*, *Sargassum muticum*, *Dasya hutchinsiae*, *Lomentaria*, *Bryopsis plumosa*. En profondeur, la physionomie des peuplements est marquée par *Dasya hutchinsiae*.

Les structures sont très hétérogènes. Les discontinuités qualitatives (mises en évidence lors de l'analyse temporelle) sont moins nombreuses dans le temps que celles dues aux biomasses. Les variations pondérales sont très fortes d'un mois à l'autre. Elles sont dues à des périodes de recrutement, de prédation (brouillage ou ingestion des spores algales), de compétition spatiale inter- (ou intra-) spécifique, aux cycles biologiques, mais aussi à de nombreux paramètres physicochimiques (durée d'ensoleillement, pénétration lumineuse; oxygénation, température, concentration des éléments nutritifs, etc...).

L'organisation spatiale des macroalgues, au sein de la table, est plus nette, avec l'opposition surface-fond et centre-bord. Par ailleurs, l'influence de la profondeur sur la distribution des macroalgues dans l'étang de Thau a été soulignée par Gerbal et Verlaque (1995). Ces auteurs ont mis en évidence une corrélation négative entre la biomasse du macrophytobenthos de substrat meuble et la profondeur.

Des interactions multiples interviennent donc dans l'établissement des algues au sein du fouling, à l'image des résultats obtenus par Santelices et Martinez (1988). Ces auteurs ont montré que les macroalgues et les moules peuvent coexister selon une matrice complexe d'interactions, parmi lesquelles l'ingestion des spores par les moules, qui affecte le schéma de colonisation algale, et, peut-être, la fertilisation des thalles; les petits brouteurs

associés au fouling des moules (et les facteurs abiotiques) contrôlent également la croissance et l'abondance des algues.

Par ailleurs, il existe une différence fondamentale entre les algues dans la sélection du substrat. Davis et al. (1989) expliquent que les zoospores mobiles des algues vertes (ulvophycées) et brunes (fucophycées) leur permettent de choisir le substrat, ce qui n'est pas le cas des carpospores et des tetraspores, immobiles, des algues rouges (rhodophycées). Les fortes biomasses atteintes par les fucophycées pourraient donc s'expliquer, en partie, par la mobilité plus active de leurs spores, limitant la prédation exercée par les animaux filtreurs.

Il paraît donc difficile de montrer une organisation radiale des macroalgues à un même niveau de profondeur. L'organisation est surtout bathymétrique.

IV. STRUCTURE DU PEUPEMENT MACROZOOBENTHIQUE DE SUBSTRAT DUR

1. Analyse synthétique

1.1. Richesse spécifique

Sur l'ensemble des stations et en considérant les peuplements animaux, on constate que la richesse spécifique (Fig. 206 et Tab. 9) s'élève rapidement dès les premiers mois d'immersion, pour atteindre une valeur moyenne constante de 50 espèces entre septembre 1992 (cinq mois d'immersion) et mars 1993 (11 mois d'immersion). Au printemps 1993, un déséquilibre, ou un rééquilibre, se produit au sein des peuplements et les valeurs de la richesse spécifique diminuent (moyenne de 35 espèces). Cette diminution est surtout sensible à la périphérie de la table, dans les eaux de surface (stations Bs et C). A partir de juillet 1993 (15 mois d'immersion), la richesse spécifique retrouve une valeur élevée constante (la moyenne plus élevée de 60 espèces enregistrée sur l'ensemble des peuplements est due aux algues, sinon elle reste identique pour la macrofaune).

On distingue :

- * d'avril 1992 à juin 1992 : premiers stades de la colonisation qui ne concerne pas l'ensemble du support qui apparaît clairement (hypothèse : l'espace n'est pas un facteur limitant);

- * de juin 1992 à juillet 1992 : la couverture est complète et la richesse spécifique s'élève toujours (hypothèses : l'espace devient limitant mais non la nourriture);

- * de septembre 1992 à février 1993 : stabilisation de la richesse spécifique (hypothèse : les phénomènes de compétitions spatiale et trophique jouent);

- * de mars 1993 à juin 1993 : décroissance de la richesse spécifique (à cause des cycles de vie des espèces); le support réapparaît en mars et avril 1993 (libération des "niches" écologiques); nouveaux recrutements;

- * de juillet 1993 à novembre 1993 : augmentation et nouvelle stabilisation de la valeur moyenne de la richesse spécifique; le support n'apparaît plus (réapparition des compétitions spatiale et trophique).

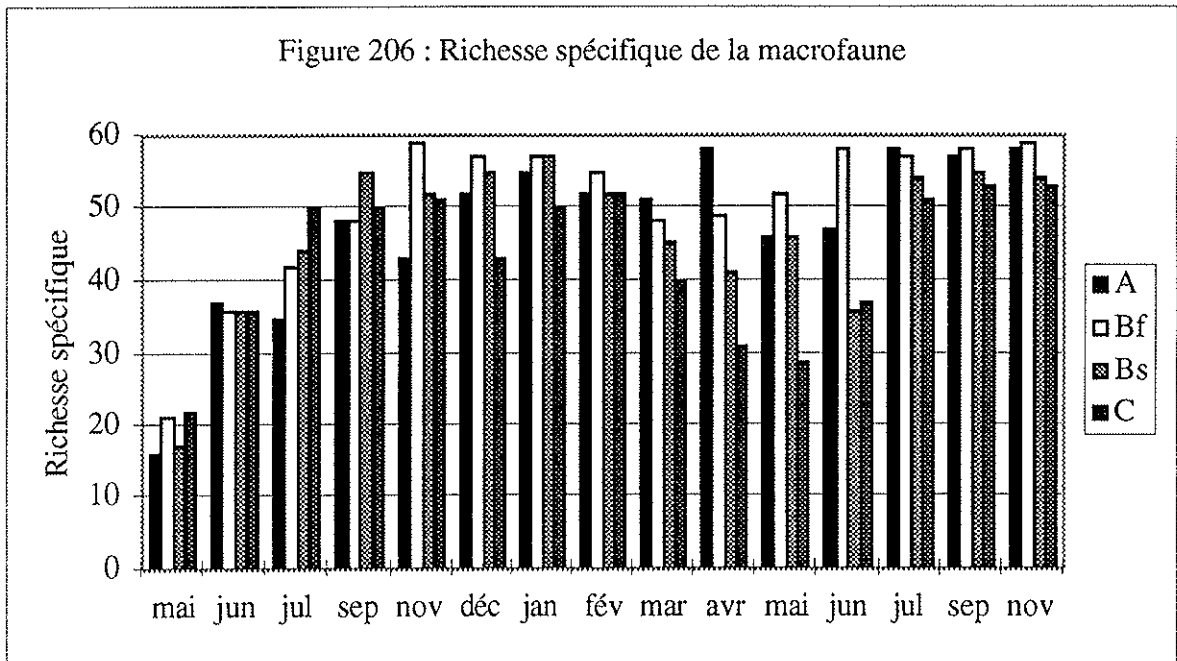
En 1992, dans les eaux de surface, la richesse spécifique est globalement plus élevée à la périphérie de la structure qu'au centre. Mais en 1993, la tendance s'inverse et le centre apparaît généralement plus riche en espèces. Tout se passe comme si la colonisation initiale se faisait de manière centripète, de la bordure vers le centre de la structure et qu'ensuite les peuplements étaient mieux "protégés" au centre, les contraintes

environnementales extérieures (houle, courants, prédateurs...) agissant davantage sur la périphérie.

Tableau 9 : Richesse spécifique (Rs), densité (N) et biomasse (B) de la macrofaune de substrat dur

Stations	A			Bf			Bs			C		
	N	B	Rs	N	B	Rs	N	B	Rs	N	B	Rs
mai-92	58278	0,41	16	61017	0,59	21	26928	0,34	17	70119	0,28	22
jun-92	127116	16,36	37	36405	52,58	36	77705	35,02	36	32441	3,17	36
jul-92	138072	70,00	35	93448	101,83	42	115126	61,62	44	169049	178,96	50
sep-92	121327	115,77	48	41571	256,22	48	83304	347,39	55	120215	532,78	50
nov-92	48515	78,05	43	59695	247,32	59	64526	152,32	52	129976	220,39	51
déc-92	86636	58,40	52	40942	105,43	57	59972	155,33	55	84348	80,70	43
jan-93	61556	146,03	55	66176	88,03	57	62150	128,08	57	35882	205,22	50
fév-93	57134	119,70	52	42174	138,18	55	46860	127,45	52	61974	114,53	52
mar-93	49852	173,06	51	37312	41,35	48	84414	211,20	45	34496	63,12	40
avr-93	85624	153,69	58	26334	41,24	49	128062	242,56	41	39996	26,71	31
mai-93	165990	85,70	46	41316	100,79	52	547976	355,47	46	43912	17,13	29
jun-93	867944	292,83	47	38764	123,11	58	158840	41,94	36	76098	24,40	37
jul-93	120802	134,20	58	32692	147,97	57	79508	149,52	54	42570	115,04	51
sep-93	189574	156,42	57	32318	64,47	58	205766	145,00	55	222156	379,57	53
nov-93	97174	306,63	58	43890	118,43	59	198770	122,03	54	172480	309,06	53

Figure 206 : Richesse spécifique de la macrofaune



L'ANOVA montre une différence significative à 99% entre les stations du fond et du bord et à 95% entre le centre et le bord : la moyenne du nombre des espèces est plus faible en bordure de la table (Tab. 10).

Tableau 10 : Richesse spécifique faunistique. Tests de variances interstations					
(ANOVA à un facteur avec mesures répétées)			* significatif à 95%		
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	694553,23	49610,94	0,85	0,6188
Intra-individus	45	2640898,67	58686,64		
facteur répété	3	268964,61	89654,87	1,59	0,2066
résidus	42	2371934,05	56474,62		
Total	59	3335451,9			
Fiabilité pour toutes les séries :	-0,18	Une seule série :	-0,04		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	110,5	234,65	60,59	
Fond	15	4,52	4,96	1,28	
Intermédiaire	15	182,47	399,12	103,05	
Bord	15	48,76	68,2	17,61	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	105,98	NS	0,5	1,22	
Centre vs. Intermédiaire	-71,97	NS	0,23	0,83	
Centre vs. Bord	61,74	NS	0,17	0,71	
Fond vs. Intermédiaire	-177,95	175,14 *	1,4	2,05	
Fond vs. Bord	-44,23	NS	0,09	0,51	
Intermédiaire... vs. Bord	133,71	NS	7,90E-01	1,54	

Les variations de la richesse spécifique présentent une ampleur plus grande dans les eaux de surface qu'au niveau du fond. Comme nous le verrons plus loin, cela s'explique en grande partie par les compétitions interspécifiques plus nombreuses en surface, qui peuvent être exclusives.

Au niveau du fond, la richesse spécifique présente des valeurs élevées. Les plaques (comme les interstices des huîtres et des cordes d'élevage) s'enrichissent avec le temps d'une couche de fines particules vaseuses qui permettent l'établissement d'une faune habituellement rencontrée sur les substrats meubles (superposition de deux types de peuplements), surtout parmi les polychètes, dont la richesse spécifique reste toujours plus élevée qu'aux stations de surface (Fig. 209). Ceci est confirmé par l'analyse des variances interstations qui montre que la moyenne du nombre des espèces est significativement plus forte (à 99%) dans les eaux de fond (Tab. 11).

Tableau 11 : Richesse spécifique des polychètes. Tests de variances interstations (ANOVA à un facteur avec mesures répétées)					
				** significatif à 99%	
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	379,1	27,08	3,37	0,001
Intra-individus	45	361,75	8,04		
facteur répété	3	212,32	70,77	19,89	0,0001
résidus	42	149,43	3,56		
Total	59	740,85			
Fiabilité pour toutes les séries :	0,7	Une seule série :	0,37		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	10,47	2,5	0,65	
Fond	15	14,73	3,61	0,93	
Intermédiaire	15	11,07	2,99	0,77	
Bord	15	9,93	3,08	0,8	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-4,27	1,86 **	12,79 **	6,19	
Centre vs. Intermédiaire	-0,6	NS	0,25	0,87	
Centre vs. Bord	0,53	NS	0,2	0,77	
Fond vs. Intermédiaire	3,67	1,86 **	9,45 **	5,32	
Fond vs. Bord	4,8	1,86 **	16,19 **	6,97	
Intermédiaire... vs. Bord	1,13	NS	9,00E-01	1,65	

1.2. Densité

Tableau 12 : Densités des ascidies. Tests de variances interstations (ANOVA à un facteur avec mesures répétées)					
				* significatif à 95%	** significatif à 99%
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	129515352,2	9251096,59	1,92	0,0494
Intra-individus	45	216475596,5	4810568,81		
facteur répété	3	97563701,67	32521233,89	11,49	0,0001
résidus	42	118911894,8	2831235,59		
Total	59	345990948,7			
Fiabilité pour toutes les séries :	0,48	Une seule série :	0,19		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	699,6	754,13	194,72	
Fond	15	3854,93	2888,26	745,75	
Intermédiaire	15	766,6	1072,96	277,04	
Bord	15	1693,93	2771,78	715,67	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-3155,33	1657,79 **	8,79 **	5,14	
Centre vs. Intermédiaire	-67	NS	3,96E-03	0,11	
Centre vs. Bord	-994,33	NS	0,87	1,62	
Fond vs. Intermédiaire	3088,33	1657,79 **	8,42 **	5,03	
Fond vs. Bord	2161	1657,79 **	4,12 *	3,52	
Intermédiaire... vs. Bord	-927,33	NS	7,60E-01	1,51	

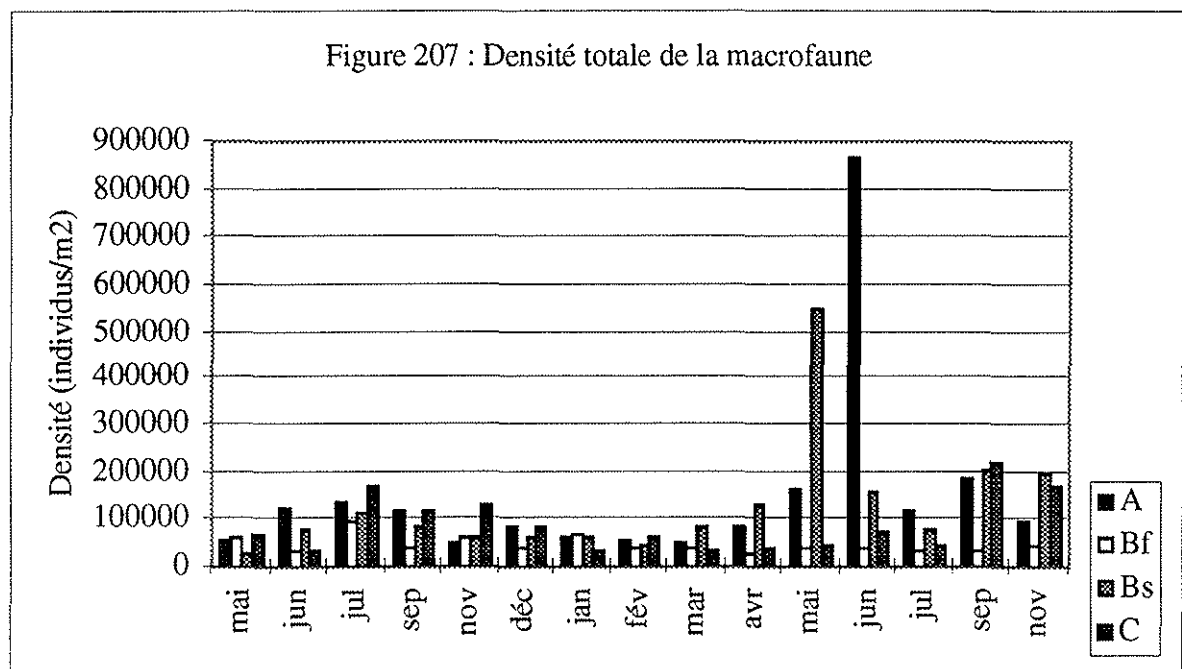
L'analyse des variances interstations appliquée aux densités totales mensuelles montre une seule différence significative (à 95%) apparaissant entre les deux stations situées en position intermédiaire (surface et fond). La moyenne des densités est plus faible au fond (Tab. 12).

En ce qui concerne les groupes faunistiques, les ascidies, les crustacés et les mollusques se distinguent. Les moyennes des densités des ascidies sont significativement (à 99%) plus élevées en profondeur par rapport à toutes les stations de surface. Par contre, pour les crustacés et les mollusques (Fig. 210 et 211), les valeurs sont plus faibles (différence significative à 95%) au fond (Tab. 13).

Tableau 13 : Densités des crustacés. Tests de variances interstations					
(ANOVA à un facteur avec mesures répétées)					
* significatif à 95%					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	2,84E+11	2,03E+10	1,3	0,2439
Intra-individus	45	7,01E+11	1,56E+10		
facteur répété	3	1,05E+11	3,51E+10	2,48	0,0743
résidus	42	5,95E+11	1,42E+10		
Total	59	9,84E+11			
Fiabilité pour toutes les séries :	0,23	Une seule série :	0,07		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	138202,53	205715,25	53115,45	
Fond	15	29358,27	14524,22	3750,14	
Intermédiaire	15	118135,6	130091,38	33589,45	
Bord	15	74729,6	57682,78	14893,63	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	108844,27	87728,33 *	2,09	2,5	
Centre vs. Intermédiaire	20066,93	NS	7,00E-02	0,46	
Centre vs. Bord	63472,93	NS	0,71	1,46	
Fond vs. Intermédiaire	-88777,33	87728,33 *	1,39	2,04	
Fond vs. Bord	-45371,33	NS	0,36	1,04	
Intermédiaire... vs. Bord	43406	NS	3,30E-01	1	
Densités des mollusques. Tests de variances interstations					
(ANOVA à un facteur avec mesures répétées)					
* significatif à 95%					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	2,64E+07	1,88E+06	2,17	0,025
Intra-individus	45	3,90E+07	8,67E+05		
facteur répété	3	5,22E+06	1,74E+06	2,17	0,1063
résidus	42	3,38E+07	8,04E+05		
Total	59	6,54E+07			
Fiabilité pour toutes les séries :	0,54	Une seule série :	0,23		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	1584,53	915,95	236,5	
Fond	15	908,67	420,38	108,54	
Intermédiaire	15	1632,27	1119,97	289,18	
Bord	15	1208,8	1423,07	367,44	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	675,87	660,83 *	1,42	2,06	
Centre vs. Intermédiaire	-47,73	NS	1,00E-02	0,15	
Centre vs. Bord	375,73	NS	0,44	1,15	
Fond vs. Intermédiaire	-723,6	660,83 *	1,63	2,21	
Fond vs. Bord	-300,13	NS	0,28	0,92	
Intermédiaire... vs. Bord	423,47	NS	5,60E-01	1,29	

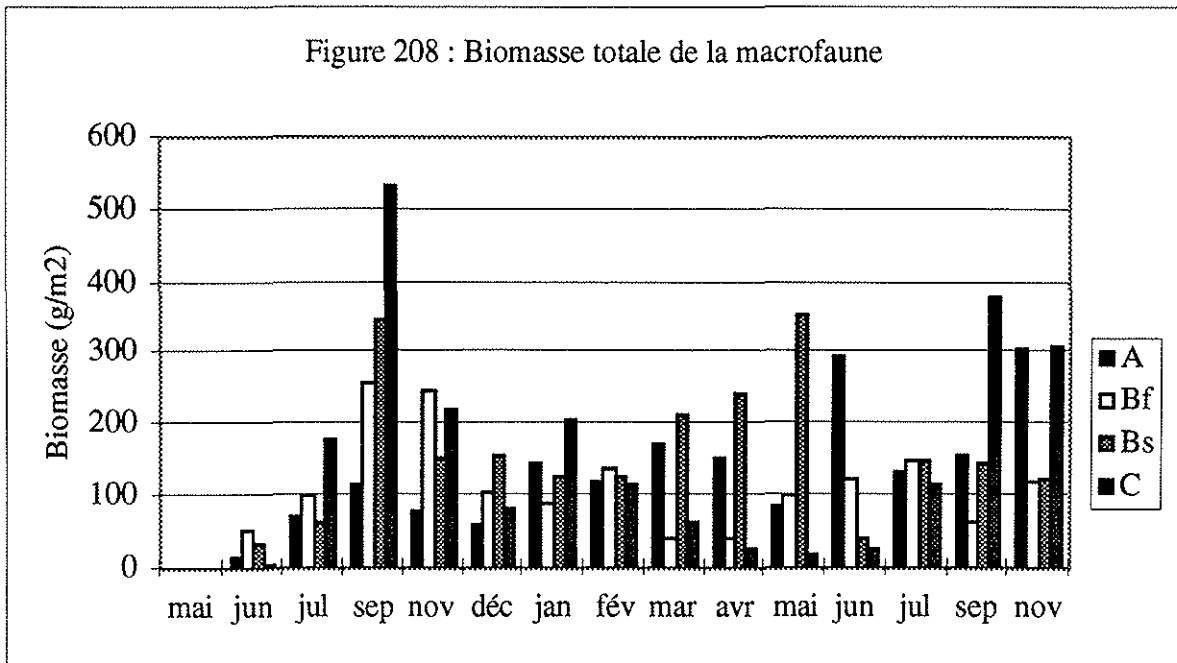
Le cycle global des densités sur les 15 mois suivis (Fig. 207), se compose de plusieurs phases:

- une phase initiale, marquée par l'abondance des juvéniles qui colonisent les plaques (recrutement printannier de 1992); le nombre d'individus s'élève jusqu'à 170000 individus/m² en juillet;
- une phase automnale marquée par une diminution de la densité;
- une phase hivernale où les valeurs de la densité restent stables, inférieures à 100000 individus/m²;
- une phase de reprise printannière, caractérisée par des densités pouvant dépasser les 800000 individus/m²;
- une seconde phase estivale marquée cette fois-ci par une décroissance du nombre d'individus;
- une phase de reprise automnale (nouveaux recrutements);
- une phase hivernale, débutant par des valeurs plus faibles ou stables du nombre, mais à un niveau double de l'année précédente (entre 100000 et 200000 individus/m²).



1.3. Biomasse

La biomasse totale de la macrofaune, qui s'est établie sur les collecteurs (de 15 cm de côté), varie entre quelques grammes et 533 g/m² (Fig. 208). En extrapolant grossièrement à la surface totale d'une table d'élevage de 50 mètres de long sur 10 mètres de large (sur une couche d'eau de 15 cm de profondeur), la biomasse macrofaunistique semble capable d'atteindre 300 kg. Avec les algues, la biomasse peut culminer à 850 kg.



L'ANOVA appliquée aux biomasses macrofaunistiques mensuelles ne montre aucune différence significative entre les stations pour la biomasse totale, ni en ce qui concerne les biomasses des crustacés, des polychètes, des ascidies. Les différences apparaissent seulement pour les mollusques et les "divers", qui incluent les spongiaires et les bryozoaires (Tab. 14). Pour ces derniers, les moyennes pondérales sont plus élevées (significatif à 95%) à la station intermédiaire de surface (voir *Reniera sp.* et *Scrupocellaria reptans*) (Tab. 14). Pour les mollusques (Fig. 212), les moyennes des biomasses sont significativement (à 95%) plus faibles en bordure et en profondeur (Tab. 14).

Figure 209 : Richesse spécifique des polychètes

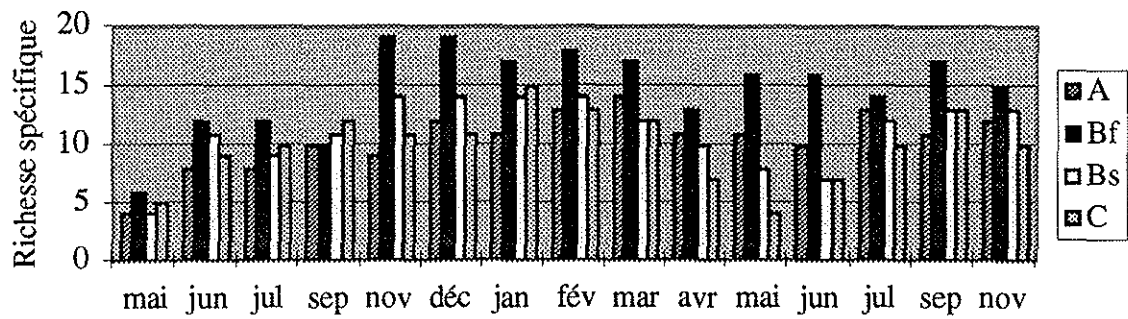


Figure 210 : Densité des mollusques

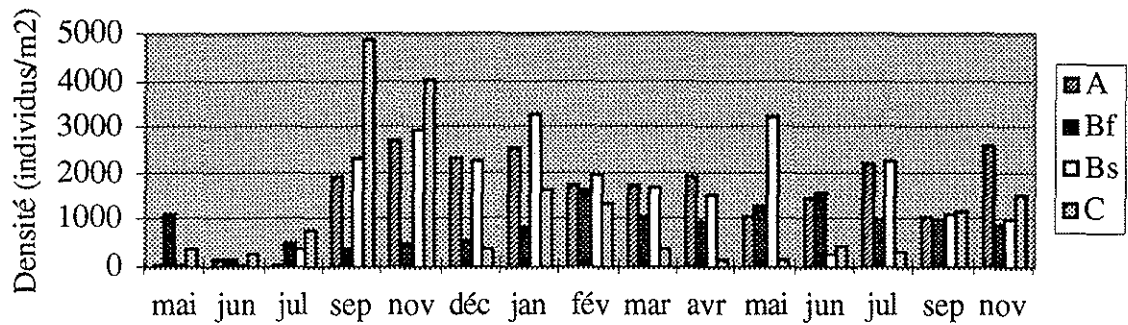


Figure 211 : Densité des crustacés

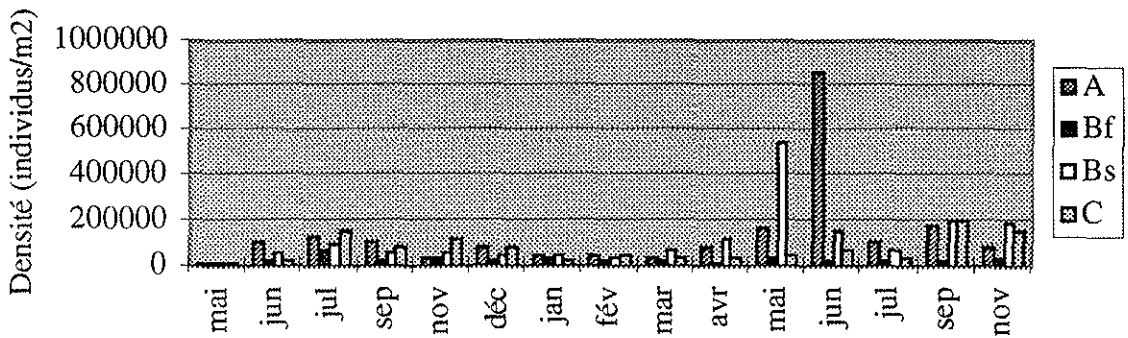


Figure 212 : biomasse des mollusques

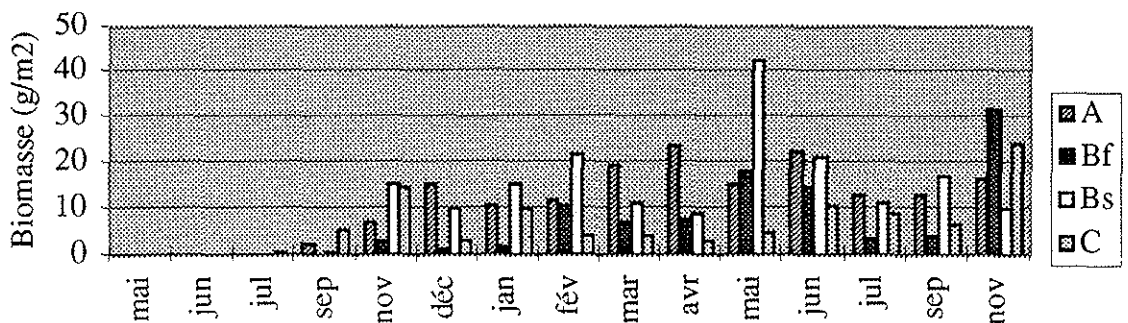


Tableau 14 : Biomasses des mollusques. Tests de variances interstations					
(ANOVA à un facteur avec mesures répétées)					* significatif à 95%
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	2,52E+03	1,80E+02	3,73	0,0004
Intra-individus	45	2,18E+03	4,84E+01		
facteur répété	3	3,95E+02	1,32E+02	3,11	0,0365
résidus	42	1,78E+03	4,24E+01		
Total	59	4,70E+03			
Fiabilité pour toutes les séries :	0,73	Une seule série :	0,41		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	11,34	7,99	2,06	
Fond	15	6,94	8,86	2,29	
Intermédiaire	15	12,29	11,17	2,88	
Bord	15	6,53	6,34	1,64	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	4,41	NS	1,14	1,85	
Centre vs. Intermédiaire	-0,94	NS	5,00E-02	0,4	
Centre vs. Bord	4,81	4,8 *	1,37	2,02	
Fond vs. Intermédiaire	-5,35	4,8 *	1,69	2,25	
Fond vs. Bord	0,41	NS	0,01	0,17	
Intermédiaire... vs. Bord	5,76	4,8 *	1,95E+00	2,42	
Biomasses des "divers". Tests de variances interstations					
(ANOVA à un facteur avec mesures répétées)					* significatif à 95%
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	9,39E+04	6,71E+03	1,96	0,0444
Intra-individus	45	1,54E+05	3,42E+03		
facteur répété	3	2,62E+04	8,72E+03	2,87	0,0477
résidus	42	1,28E+05	3,04E+03		
Total	59	2,48E+05			
Fiabilité pour toutes les séries :	0,49	Une seule série :	0,19		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	55,46	64,63	16,69	
Fond	15	12,06	18,78	4,85	
Intermédiaire	15	65,24	61,67	15,92	
Bord	15	58,01	86,59	22,36	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	43,4	40,64 *	1,55	2,16	
Centre vs. Intermédiaire	-9,78	NS	8,00E-02	0,49	
Centre vs. Bord	-2,55	NS	0,01	0,13	
Fond vs. Intermédiaire	-53,18	40,64 *	2,32	2,64	
Fond vs. Bord	-45,95	40,64 *	1,74	2,28	
Intermédiaire... vs. Bord	7,23	NS	4,00E-02	0,36	

Les variations de la biomasse fluctuent dans le même sens que celles de la densité. Le cycle global des biomasses se compose des phases essentielles suivantes :

- une phase initiale, caractérisée par une croissance pondérale régulière qui culmine en automne 1992 (jusqu'à 500 g/m²);

- une phase hivernale marquée par une diminution de la biomasse, qui se stabilise rapidement entre 100 et 200 g/m²;
- une phase de reprise entre le printemps et l'automne, selon les stations, les maxima, en surface, peuvent atteindre 400 g/m².

1.4. Synthèse et interprétation des phénomènes observés

1.4.1. L'indice de diversité de Shannon

L'indice de Shannon rapporté aux effectifs (Fig. 213 et Tab. 15) présente dans l'ensemble une évolution voisine pour les quatre stations : augmentation au printemps 1992, menant à une diversité maximale en hiver 1992, qui correspond à des densités basses. Les diversités minimales se rencontrent en mai et en juin 1993 et coïncident avec les densités les plus fortes, notamment en surface, à la station intermédiaire, en mai, et au centre de la table, en juin. La diversité retrouve des valeurs élevées à partir de l'été 1993, qui se maintiennent au niveau du fond au cours de l'automne et de l'hiver 1993. Dans les eaux de surface, la diversité diminue légèrement en septembre, avant de s'élever à nouveau au cours de l'hiver.

Jusqu'en novembre 1992, c'est au centre de la structure conchylicole, dans les eaux de surface, que les peuplements sont les moins diversifiés. Au contraire, entre janvier et avril 1993, l'indice de Shannon est plus faible vers la périphérie de la table. A partir de juin 1993, il n'y a plus de distinction nette entre le centre et la bordure (comme si le stade du climax était atteint?).

Les tests de variance ANOVA confirment que la moyenne des diversités, appliquées aux densités (Tab. 17), est significativement plus élevée, à 99 %, au fond que dans les eaux superficielles centrales et périphériques (à 95 % par rapport à la position intermédiaire de surface).

Tableau 15 : Indice de diversité de Shannon (Hn), équitabilité (E) et diversité maximale (Hmax) calculés à partir des effectifs de la macrofaune

Stations	A			Bf			Bs			C		
Dates	H(n)	Hmax	E	H(n)	Hmax	E	H(n)	Hmax	E	H(n)	Hmax	E
mai-92	1,199	4	0,30	1,64	4,39	0,37	2,58	4,09	0,63	1,35	4,46	0,30
jun-92	2,501	5,21	0,48	3,88	5,17	0,75	2,98	5,17	0,58	3,7	5,17	0,72
jul-92	2,205	5,13	0,43	3,64	5,39	0,67	3,49	5,46	0,64	2,97	5,64	0,53
sep-92	3,379	5,59	0,60	4,28	5,59	0,76	4,16	5,78	0,72	4,02	5,64	0,71
nov-92	3,765	5,43	0,69	4,05	5,88	0,69	4,09	5,7	0,72	3,7	5,67	0,65
déc-92	3,773	5,7	0,66	3,72	5,83	0,64	4,02	5,78	0,69	3,65	5,43	0,67
jan-93	4,171	5,78	0,72	3,91	5,83	0,67	4,22	5,83	0,72	3,79	5,64	0,67
fév-93	4,02	5,7	0,70	4,01	5,78	0,69	3,82	5,7	0,67	3,32	5,7	0,58
mar-93	3,764	5,67	0,66	3,6	5,59	0,64	3,05	5,49	0,55	2,97	5,32	0,56
avr-93	3,816	5,86	0,65	3,6	5,61	0,64	2,4	5,36	0,45	2,16	4,95	0,43
mai-93	2,083	5,52	0,38	2,73	5,7	0,48	1,98	5,52	0,36	2,84	4,86	0,58
jun-93	2,251	5,55	0,40	4,16	5,86	0,71	2,48	5,17	0,48	2,07	5,21	0,40
jul-93	3,782	5,86	0,64	4,16	5,83	0,71	3,75	5,76	0,65	3,87	5,67	0,68
sep-93	3,363	5,83	0,58	4,12	5,86	0,70	3,15	5,78	0,54	3,39	5,73	0,59
nov-93	4,123	5,86	0,70	4,17	5,88	0,71	3,42	5,76	0,59	3,99	5,73	0,70

Tableau 16 : Indice de diversité de Shannon (Hb), équitabilité (E) et diversité maximale (Hmax) calculés à partir des biomasses de la macrofaune

Stations	A			Bf			Bs			C		
Dates	H(b)	Hmax	E	H(b)	Hmax	E	H(b)	Hmax	E	H(b)	Hmax	E
mai-92	2,4	4	0,60	2,54	4,39	0,58	2,14	4,09	0,52	3,18	4,46	0,71
jun-92	2,28	5,21	0,44	1,1	5,17	0,21	2,43	5,17	0,47	2,98	5,17	0,58
jul-92	1,73	5,13	0,34	2,39	5,39	0,44	2,13	5,46	0,39	1,14	5,64	0,20
sep-92	2,9	5,59	0,52	0,33	5,59	0,06	2,06	5,78	0,36	1,51	5,64	0,27
nov-92	3,49	5,43	0,64	1,19	5,88	0,20	3,18	5,7	0,56	3,03	5,67	0,53
déc-92	4,07	5,7	0,71	1,98	5,83	0,34	3,03	5,78	0,52	3,13	5,43	0,58
jan-93	3,11	5,78	0,54	2,54	5,83	0,43	3,1	5,83	0,53	2,08	5,64	0,37
fév-93	3,07	5,7	0,54	1,91	5,78	0,33	3,18	5,7	0,56	3,11	5,7	0,54
mar-93	3,19	5,67	0,56	2,7	5,59	0,48	1,57	5,49	0,28	1,82	5,32	0,34
avr-93	3,32	5,86	0,57	3,45	5,61	0,61	1,45	5,36	0,27	2,53	4,95	0,51
mai-93	3,38	5,52	0,61	2,79	5,70	0,49	2,78	5,52	0,50	3,1	4,86	0,64
jun-93	3,1	5,55	0,56	3,22	5,86	0,55	3,24	5,17	0,63	3,38	5,21	0,65
jul-93	2,83	5,86	0,48	2,67	5,83	0,46	1,73	5,76	0,30	2,93	5,67	0,52
sep-93	3,08	5,83	0,53	3,3	5,86	0,56	2,38	5,78	0,41	2,51	5,73	0,44
nov-93	2,03	5,86	0,35	3,19	5,88	0,54	2,94	5,76	0,51	2,32	5,73	0,40

Figure 213 : Indice de diversité de Shannon calculé sur les effectifs

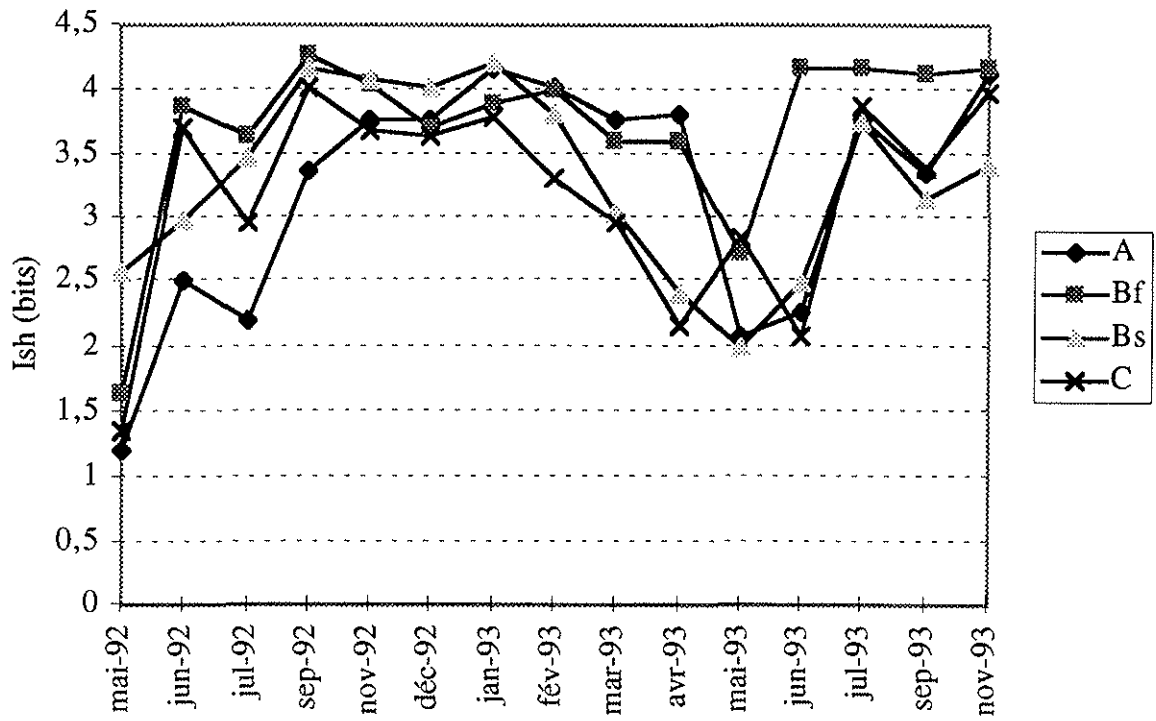


Figure 214 : Equitabilité (à partir des effectifs)

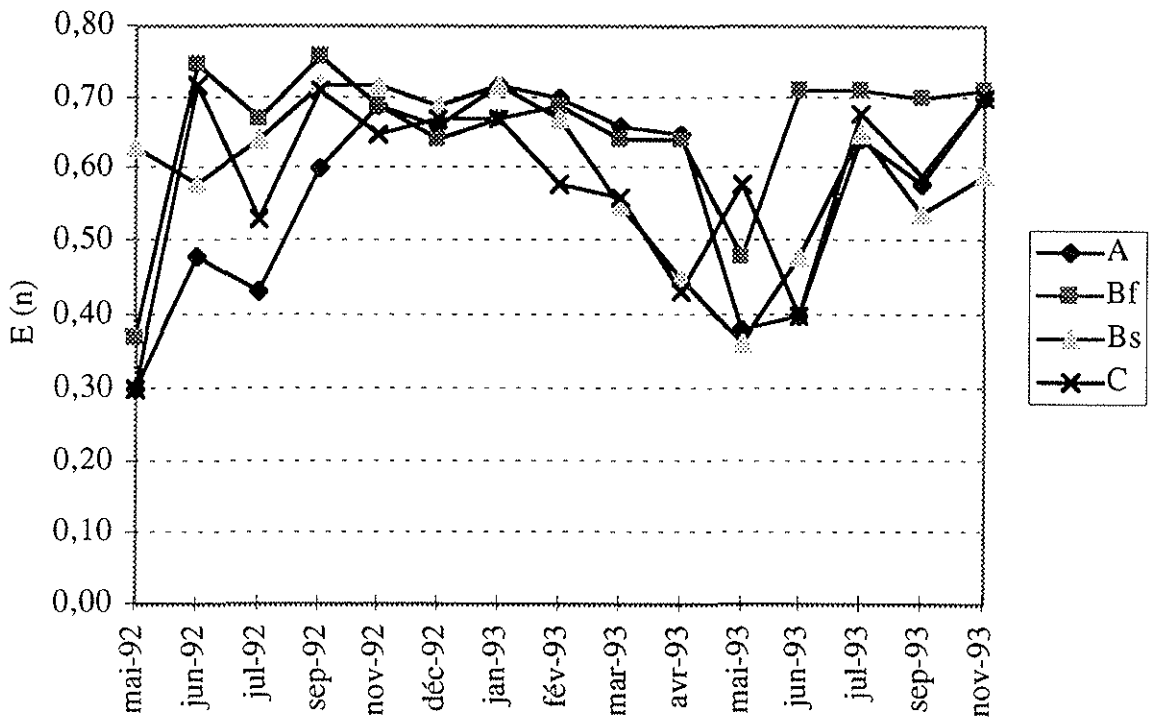


Tableau 17 : Diversités appliquées aux densités (Hn). Tests de variances interstations (ANOVA à un facteur avec mesures répétées) * significatif à 95% ** significatif à 99%					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	2,55E+01	1,82E+00	7,01	0,0001
Intra-individus	45	1,17E+01	2,60E-01		
facteur répété	3	2,67E+00	8,90E-01	4,14	0,0117
résidus	42	9,03E+00	2,20E-01		
Total	59	3,72E+01			
Fiabilité pour toutes les séries :	0,86	Une seule série :	0,6		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév. Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	3,21	0,92	0,24	
Intermédiaire	15	3,31	0,72	0,18	
Bord	15	3,19	0,8	0,21	
Fond	15	3,71	0,69	0,18	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Intermédiaire	-0,09	NS	0,1	0,54	
Centre vs. Bord	0,03	NS	1,00E-02	0,16	
Centre vs. Fond	-0,5	0,46 **	2,88 *	2,94	
Intermédiaire... vs. Bord	0,12	NS	0,17	0,7	
Intermédiaire... vs. Fond	-0,41	0,46 *	1,91	2,4	
Bord vs. Fond	-0,53	0,46 **	3,2 *	3,1	

L'évolution de l'équitabilité (Fig. 214 et Tab. 15) suit celle de l'indice de Shannon, et met aussi en évidence le déséquilibre qui se produit au sein des peuplements au printemps 1993. En ce qui concerne les effectifs, l'équitabilité reflète l'abondance des espèces les plus dominantes, en l'occurrence les crustacés amphipodes appartenant aux genres *Jassa* et *Erichtonius* qui amènent ce groupe à dominer en mai et en juin 93 la quasi-totalité des peuplements macrozoobenthiques (du moins ceux que l'on peut dénombrer individuellement, car les colonies ne peuvent être prises en compte dans le calcul des densités). L'abondance de ces crustacés est liée à celle des algues, en particulier *Sargassum muticum*, dont la biomasse peut atteindre 1300 g/m².

Sauf au cours du premier mois d'immersion (mai 1992), c'est donc le groupe des crustacés qui domine numériquement et constamment les peuplements à toutes les stations.

En mai 1992, l'espèce dominante était représentée par *Spirorbis pagenstecheri*, dont les individus fixés sur les plaques furent rapidement "étouffés" par le développement ultérieur d'autres colonies (ascidies...). Une épibiose secondaire des spirorbes a été observée par la suite sur les tuniques de l'espèce *Ascidia mentula*, mais leur nombre demeure très faible. C'est seulement au niveau du fond que les polychètes sont plus abondantes et participent à la diversité des peuplements, avec le développement préférentiel d'espèces telles que *Vermiliopsis langerhansi*, *Pomatoceros triqueter*, *Grubea limbata*, *Exogone gemmifera*, *Eumida sanguinea*, *Nereis caudata*, *Magalia perarmata*, *Capitella capitata*, *Flabelligera diplochaitos*, *Lumbriconereis sp.*, *Lysidice ninetta*,

Heterocirrus bioculatus, *Malacoceros fuliginosus*, *Audouinia tentaculata*.... La moyenne des équitabilités mesurées est significativement plus importante, à 95 %, au voisinage du fond que dans les eaux superficielles du centre et de la bordure (Tab. 18).

Tableau 18 : Equitabilités appliquées aux densités (En). Tests de variances interstations (ANOVA à un facteur avec mesures répétées)					
				* significatif à 95%	
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	4,90E-01	4,00E-02	4,38	0,0001
Intra-individus	45	3,60E-01	1,00E-02		
facteur répété	3	6,00E-02	2,00E-02	2,8	0,0513
résidus	42	3,00E-01	1,00E-02		
Total	59	8,50E-01			
Fiabilité pour toutes les séries :	0,77	Une seule série :	0,46		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0,57	0,14	0,04	
Intermédiaire	15	0,6	0,11	0,03	
Bord	15	0,58	0,12	0,03	
Fond	15	0,66	0,1	0,03	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Intermédiaire	-0,03	NS	0,25	0,86	
Centre vs. Bord	-0,01	NS	5,00E-02	0,39	
Centre vs. Fond	-0,08	0,06 *	2,39	2,68	
Intermédiaire... vs. Bord	0,01	NS	0,08	0,48	
Intermédiaire... vs. Fond	-0,06	NS	1,1	1,81	
Bord vs. Fond	-0,07	0,06 *	1,75E+00	2,29	

Cependant, cette diversité et cette équitabilité calculées sur les effectifs n'ont pas pris en compte les espèces coloniales et n'offrent donc pas l'image réelle de ce qui se passe au sein du fouling. Les différences avec les biomasses vont souligner le rôle très important des colonies.

L'indice de Shannon rapporté aux biomasses (Fig. 215 et Tab. 16) tient compte de toutes les groupes présents, y compris des spongiaires, des bryozoaires, des ascidies coloniales et des cnidaires qui ne sont pas dénombrables par individus. L'évolution montre des courbes en dents de scie plus marquées à certaines époques : les variations sont importantes. Il est normal que l'indice de Shannon calculé sur les biomasses présente des variations importantes car la taille des animaux étudiés peut être très différente d'une espèce à l'autre.

Pour les biomasses, la dominance est moins inégalement répartie entre les groupes. L'évolution de l'équitabilité (Fig. 216 et Tab. 16) est parallèle à celle de la diversité.

L'analyse des variances interstations ne montre qu'une seule différence significative (à 95%). La moyenne de la diversité est plus élevée à la station du centre qu'à celle du fond (Tab. 19).

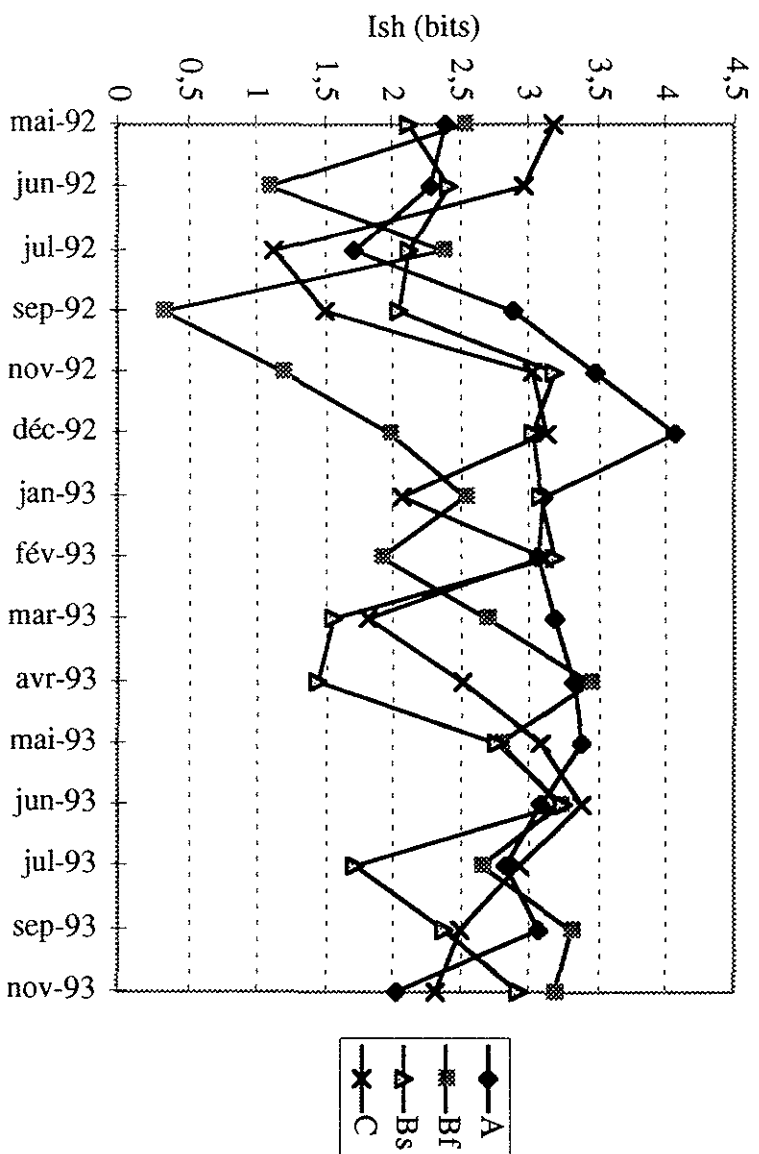


Figure 215 : Indice de diversité de Shannon calculé sur les biomasses

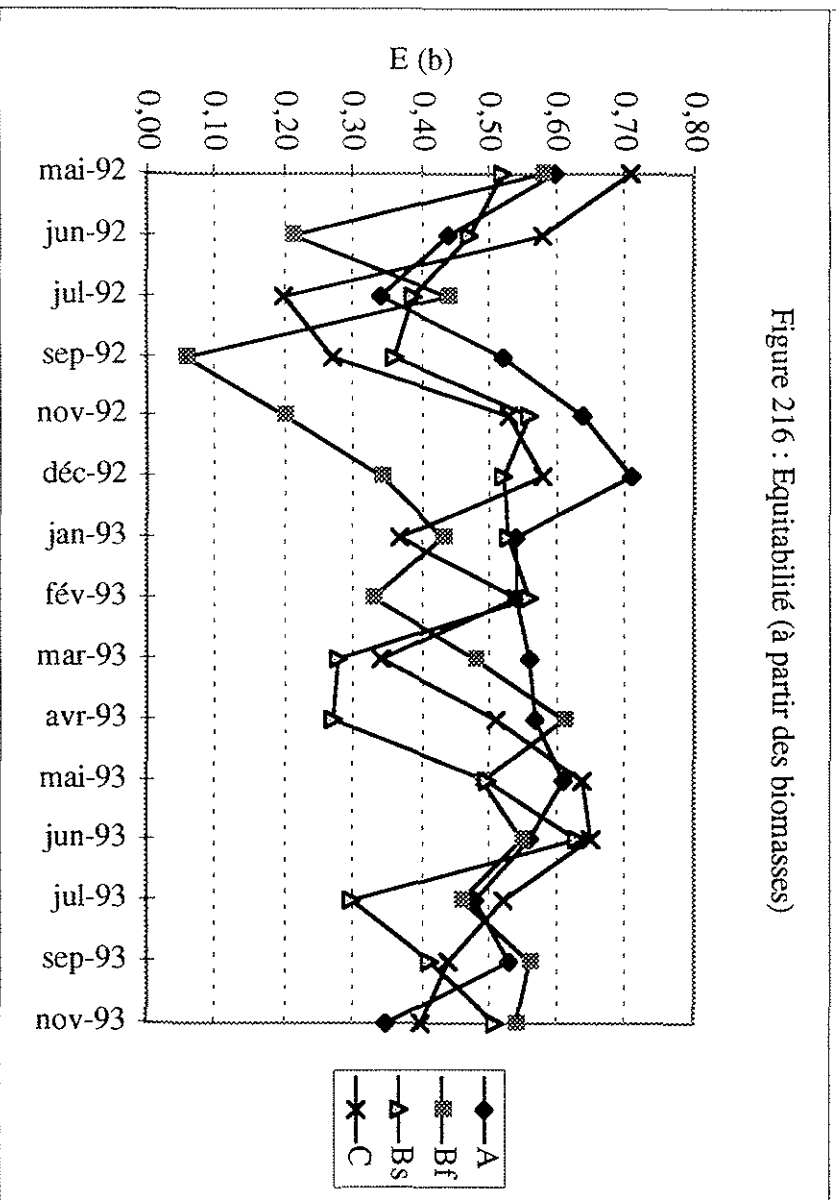


Figure 216 : Equitabilité (à partir des biomasses)

Tableau 19 : Diversités appliquées aux biomasses (Eb). Tests de variances interstations (ANOVA à un facteur avec mesures répétées)					
					* significatif à 95%
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	1,01E+01	7,20E-01	1,55	0,1335
Intra-individus	45	2,10E+01	4,70E-01		
facteur répété	3	2,75E+00	9,20E-01	2,11	0,1139
résidus	42	1,83E+01	4,30E-01		
Total	59	3,11E+01			
Fiabilité pour toutes les séries :	0,35	Une seule série :	0,12		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	2,93	0,6	0,16	
Intermédiaire	15	2,49	0,62	0,16	
Bord	15	2,58	0,68	0,18	
Fond	15	2,35	0,9	0,23	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Intermédiaire	0,44	NS	1,13	1,84	
Centre vs. Bord	0,35	NS	7,00E-01	1,45	
Centre vs. Fond	0,58	0,49 *	1,93	2,4	
Intermédiaire... vs. Bord	-0,09	NS	0,05	0,39	
Intermédiaire... vs. Fond	0,14	NS	0,11	0,56	
Bord vs. Fond	0,23	NS	3,00E-01	0,96	

Nous allons analyser ce qui se passe au sein des peuplements, à chacune des stations.

- Au centre de la table conchylicole, la diversité chute entre mai et juillet 1992. Les peuplements sont déséquilibrés par la dominance pondérale des ascidies, en particulier *Ascidia mentula* et *Botrylloides leachi* (68 et 87% respectivement).

Entre juillet et décembre 1992, la diversité augmente. La dominance est partagée principalement entre 3 groupes, c'est à dire pour septembre et novembre, les bryozoaires dressés (*Scrupocellaria reptans*), les ascidies (*Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*, *Botryllus schlosseri*) et les crustacés (*Balanus amphitrite*). En décembre, les mollusques (*Musculus marmoratus*, *Chlamys glabra*, *Mytilus galloprovincialis*) prennent la troisième place (26%), après les ascidies (33%) et les crustacés (28%). L'équitabilité de 0,7 enregistrée alors est le signe de peuplements bien équilibrés.

Entre décembre 1992 et janvier 1993, la diversité chute car les bryozoaires recolonisent des surfaces, passant en un mois de 4% à 37% (toujours en terme de dominance pondérale).

A partir de janvier et jusqu'en mai 1993, l'évolution est à peu près stable et les dominances se jouent entre les ascidies (47 et 53% en mars et avril), les bryozoaires, les crustacés ou les mollusques.

Entre mai et septembre 1993, la diversité diminue de nouveau, suite à une nouvelle expansion des bryozoaires dressés. En septembre, les spongiaires (*Reniera sp.*) s'étendent et contrebalancent la dominance des bryozoaires. La diversité s'élève. Mais les

peuplements sont de nouveau déséquilibrés en novembre car les bryozoaires dominent pondéralement les peuplements à 66%.

- C'est en bordure de la table conchylicole que la diversité est la plus grande au début de la colonisation. Cela laisse supposer que le recrutement des larves est réalisé à partir de la périphérie de la structure. En mai 1992, les peuplements sont équilibrés d'un point de vue pondéral (les individus ont des petites tailles). Les crustacés dominent à 58%. La présence de thalles bien développés de *Cutleria multifida* et de filaments d'*Ectocarpus siliculosus* et de *Giffordia sp.* favorisent la croissance d'amphipodes associés à la biocénose des algues photophiles, tels *Dexamine spinosa*. Après un mois d'immersion, les ascidies représentent 25%. Leur dominance devient rapidement très importante, avec la croissance notable des *Ascidia mentula*, et en juillet 92, elle atteint 84%, ce qui explique la chute de la diversité et le déséquilibre des peuplements macrozoobenthiques observés entre mai et juillet 92. Au cours de l'automne et au début de l'hiver, la diversité s'élève, avec le développement de *Ciona intestinalis* (biomasse maximale en septembre atteignant 383,6 g/m²) et des colonies de *Botryllus schlosseri* (biomasse maximale en novembre de 41,3 g/m²). Ces deux dernières espèces semblent entrer en compétition avec *Ascidia mentula* car celle-ci retrouve une forte dominance (75%) en janvier 1993, en l'absence et/ou la décroissance des autres espèces d'ascidies. Cette dominance des *A. mentula* entraîne en janvier une nouvelle chute de la diversité. En février, les peuplements s'équilibrent à nouveau, entre les bryozoaires (29%), les ascidies (24%) et les spongiaires (23%). Les crustacés représentent 13% et les polychètes, 7%. En mars, les peuplements sont dominés à 72% par les bryozoaires (*Scrupocellaria reptans*) et la diversité est plus faible. Entre mars et juin 1993, l'indice de Shannon s'élève régulièrement. Les biomasses des bryozoaires décroissent. Les mollusques prennent de l'importance, avec la croissance de *Crassostrea gigas*, et dominent pondéralement en juin les peuplements (43%). A partir de juin et jusqu'en novembre 1993, les valeurs de la diversité diminuent à cause de la dominance pondérale des spongiaires (*Reniera sp.*) en septembre (63%) et celle des bryozoaires (*Scrupocellaria reptans*) en novembre (54%).

- En position intermédiaire, dans les eaux de surface, les peuplements macrozoobenthiques sont dominés pondéralement en mai 1992 par les crustacés (66%) et par les bryozoaires (33%). Les ascidies croissent ensuite et deviennent très rapidement dominantes dès le mois de juin (76%) pour atteindre 84% en septembre 1992; les peuplements sont peu diversifiés et déséquilibrés jusqu'à la fin de l'automne. En novembre 1992, la diversité s'élève et reste stable jusqu'en février 1993. Les dominances se répartissent entre trois groupes : ascidies, bryozoaires, mollusques ou crustacés. En mars et avril, la diversité est très faible à cause de la prépondérance (77 et 79%) des bryozoaires (colonies arborescentes de *Scrupocellaria reptans*). Cette dominance disparaît

au printemps, l'indice de Shannon s'élève alors. Les mollusques croissent et dominent pondéralement les peuplements en juin (50%). En juillet, les colonies de *S. reptans* sont à nouveau dominantes (78%) et la diversité connaît une nouvelle chute. Ensuite, jusqu'en novembre, l'augmentation de la biomasse végétale entraîne celle des crustacés et les peuplements apparaissent plus diversifiés.

- A la station située au voisinage du fond, le premier mois d'immersion se marque par la dominance pondérale (76%) de petites colonies de *S. reptans*. Puis très rapidement s'étendent des colonies de *Botrylloides leachi*, dont le maximum pondéral se situe en juin 1992, avec 41,5 g/m². Les ascidies dominent alors en juin à 95% et l'indice de Shannon décroît. La diversité retrouve une valeur plus élevée en juillet avec la croissance d'*Ascidia mentula*, de *Ciona intestinalis*, du spongiaire *Sycon raphanus*, du cirripède *Balanus amphitrite*. Mais en septembre, la diversité chute drastiquement car les peuplements sont presque exclusivement dominés (à 97%) par les ascidies, en particulier *Ciona intestinalis*. Au cours de l'hiver et du printemps, la diversité s'élève régulièrement (sauf une petite chute en février, à cause de l'huître *Crassostrea gigas* dont la biomasse devient 11 fois plus grande), les ascidies formant toujours le premier groupe dominant (entre 37% et 91%) suivi par les crustacés et les pélecypodes. Le léger déséquilibre observé en mai 1993 est le fait du bryzoaire *Scrupocellaria reptans* (dont la biomasse s'élève de 0,2 en avril, à 9,9 g/m² en mai). En été, un autre déséquilibre est constaté en juillet 1993, il est dû à l'actinie *Actinia equina* (en un mois, sa biomasse passe de 0,3 à 1,2 g/m²). En automne et en hiver 1993, les ascidies restent dominantes (36-38%). En novembre, le dernier petit déséquilibre observé semble être provoqué par *Crassostrea gigas*, dont la biomasse passe de 2,4 en juillet à 28,7 g/m² en novembre. Dans l'ensemble, pour l'année 1993, on peut dire que les peuplements ont trouvé dans les eaux de fond un certain équilibre, l'équitabilité se maintenant entre 0,5 et 0,6.

- Synthèse : sur l'ensemble des stations, la décroissance de la diversité résulte de la dominance pondérale exercée par une ou deux espèces particulières. Au cours des deux premiers mois d'immersion, tant que l'espace horizontal disponible n'a pas été entièrement colonisé, des espèces coloniales se développent horizontalement (*Botrylloides leachi*, *Botryllus schlosseri*). Mais lorsque la densité s'élève, on voit apparaître, très rapidement, des espèces dont la croissance est verticale, afin de limiter autant que possible la concurrence spatiale et pour mieux s'exposer aux courants véhiculant la nourriture. Ainsi, au cours des 9 premiers mois d'immersion, entre mai 1992 et janvier 1993, ce sont les ascidies (*Ascidia mentula* et *Ciona intestinalis*) qui sont responsables de la physionomie des peuplements. Entre mars et juillet 1993, le relai est pris par le bryzoaire *Scrupocellaria reptans*. Entre juillet et novembre 1993, l'influence est exercée par le spongiaire *Reniera sp.*, en association avec *S. reptans*. Il semble qu'un facteur explicatif

de cette succession d'espèces dominantes pourrait être la qualité alimentaire, liée à la dégradation des particules nutritives. Les ascidies sont des filtreurs capables d'exercer un choix alimentaire spécifique. Ainsi, Lesser *et al.* (1992) expliquent que *Ciona intestinalis* sélectionne de préférence le phytoplancton de grande taille (> 16 μm). Les ascidies rejettent ensuite dans le milieu des particules pseudo-détritiques. Lorsque le milieu s'appauvrit en phytoplancton de grande taille, les ascidies voient leur dominance décroître au profit des bryozoaires, qui filtrent plus efficacement les particules de petite taille (Mazouni, 1995), comme les bactéries et le picoplancton de taille inférieure à 2 μm (d'après Courties *et al.*, 1994, le picoplancton représente 86 % du phytoplancton). Les bryozoaires sont ainsi considérés comme plus tolérants que les ascidies et ils s'installent dans des milieux très variés.

Ce qui est issu de la dégradation des particules par les bryozoaires est alors mis à la disposition des spongiaires. Ces derniers sont des détritivores et ils se nourrissent de détritus agglomérés en amas bactériens. Il y aurait donc un partage ou une réduction du spectre des ressources trophiques utilisables pour chaque espèce, pour réduire la compétition. Le partage a été aussi supposé par Mazouni (1995), qui montre que la rétention des particules par l'ensemble des huîtres et des épibiontes est supérieure à celle de chaque population considérée isolément.

La qualité, mais aussi la quantité des particules nutritives sont déterminantes pour l'installation des espèces colonisatrices. Mazouni (*op. cit.*) a observé que la colonisation des huîtres par les ascidies est plus importante dans le secteur conchylicole A, où les concentrations en chlorophylle *a* sont les plus élevées. Au contraire, les bryozoaires et les éponges dominant dans le secteur C, le plus oligotrophe (Jarry, 1990).

On peut remarquer que le fouling pourrait être défini comme une "guilde", c'est-à-dire un ensemble d'espèces qui exploitent localement une même ressource et organisées *a priori* en fonction de la compétition interspécifique (Barbault, 1981).

Des auteurs ont montré, qu'en dehors du phytoplancton, des huîtres peuvent également se nourrir de détritus organiques et de bactéries (Newell et Jordan, 1983; Tournier et Laffont, 1985; Langdon et Newell, 1990), mais les huîtres sélectionnent préférentiellement les cellules phytoplanctoniques d'une taille supérieure à 2 μm (Deslous-Paoli, 1987 *in* Courties *et al.*, 1994; Mazouni, 1995). Aussi les huîtres peuvent être en compétition trophique avec les ascidies. La taille minimale de rétention des particules peut aller jusqu'à 1,5 μm pour l'huître *Crassostrea gigas* (Kusuki, 1977) et 0,1 μm pour les ascidies (Mazouni, *op. cit.*).

La préférence marquée pour les cellules de grande taille s'explique par une dépense énergétique moindre qu'en filtrant les particules de petite taille. En effet, "la filtration peut

être considérée comme un mécanisme de régulation, permettant aux animaux d'optimiser le rapport entre le gain et la dépense énergétique (Gerdes, 1982; Fiala Médioni *et al.*, 1983)" (*in* Mazouni *op. cit.*).

1.4.2. Résultats obtenus avec le modèle de Motomura

Les résultats (Tab. 17 et 18) portent sur la comparaison des valeurs prises par la constante de Motomura, calculées d'après les densités et les biomasses de la macrofaune (respectivement m_n et m_b). Les valeurs de m_n sont plus fortes que les valeurs de m_b (Fig. 217 et 218), sauf au début de la colonisation, et en juin 93 (en bordure de la structure). Dans l'ensemble, on constate que les variations de m_n et m_b sont assez proches (sauf au printemps 93).

Au début de la colonisation, la constante de milieu s'élève (mai-juin), en réponse à un accroissement des populations. Ensuite, les peuplements atteignent un état d'équilibre inter- et intraspécifique. Les courbes de Motomura (Fig. 217 et 218) montrent qu'il s'écoule un "temps de latence" de 1 à 3 mois pour que les populations s'équilibrent dans l'espace. Ce temps est plus court, tant du point de vue "densité" que pondéral, à la station du fond et à celle située en bordure de la table. Ce qui confirme les résultats de la diversité obtenus avec les biomasses et montre bien la précocité de la colonisation en bordure de la table.

Au printemps 1993, l'apparition de populations denses de crustacés, à la suite du développement des sargasses dans les eaux de surface, provoque une augmentation considérable de la densité des individus, perturbe l'équilibre du peuplement et la constante de Motomura (m_n) chute (Fig. 217). En automne et en hiver, les communautés macrobenthiques retrouvent le même degré d'organisation, à un niveau stable.

Les valeurs absolues du coefficient de corrélation linéaire (r) pour les droites de régression liant les logarithmes des abondances ($\log q_i$) au rang i des espèces ont été mentionnées sur des tableaux (Tab. 20, 21 et 22). Le nombre de cas correspondant aux qualités de l'ajustement au modèle de Motomura définies par Inagaki (1967) ont été indiquées dans les tableaux 20 et 21. Pour les biomasses, un premier calcul a été réalisé en éliminant les algues de la liste des espèces (Tab. 20, 21 et 24). Un deuxième calcul tient compte des espèces algales les plus abondantes; afin de voir si les algues ont une réelle importance dans l'équilibre des espèces en concurrence (Tab. 22 et 24). Sur 60 échantillons, r (en valeur absolue) est supérieur ou égal à 0,95 dans 56 cas pour les effectifs, dans 55 cas pour les biomasses sans les algues, et dans 57 cas pour les biomasses incluant les algues. On peut conclure que, d'une part, l'emploi du modèle de Motomura peut être justifié en bonne rigueur et que, d'autre part, le nombre de cas "assez

rigoureux" et "rigoureux" est un peu plus élevé en tenant compte de la biomasse algale. Cependant, en tenant compte ou non de la biomasse des algues, les courbes de Motomura restent identiques (Fig. 218 et 219).

Je pense, avec Bachelet (1979), que "lorsqu'un déséquilibre se produit dans les interactions compétitives, cela semble provoqué autant par une perturbation du milieu que par un accroissement de l'hétérogénéité dimensionnelle ou écoéthologique des espèces en concurrence". Ce déséquilibre est traduit par un mauvais ajustement au modèle théorique (comme en mai 93, pour les effectifs, en bordure de la table).

Conclusion : l'intérêt principal de l'application du modèle de Motomura au biofouling, est de montrer qu'il existe un "temps de latence", nécessaire pour que les peuplements s'équilibrent. Ce dernier correspond aux premiers mois de la colonisation (lorsque celle-ci débute au printemps). Il est possible, en utilisant les constantes de Motomura, de comparer les "vitesses" de colonisation sur d'autres substrats vierges, à condition que leur immersion débute à la même date.

Figure 217 : Constante de Motomura (effectifs de la macrofaune)

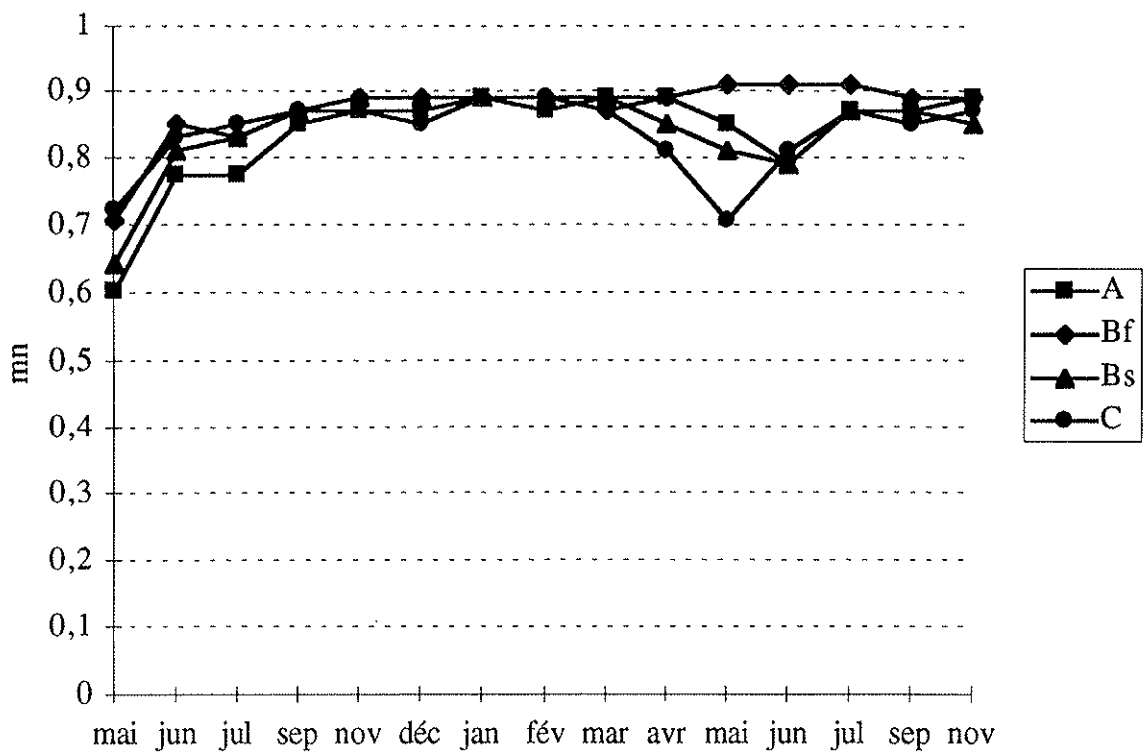


Figure 218 : Constante de Motomura (biomasses de la macrofaune)

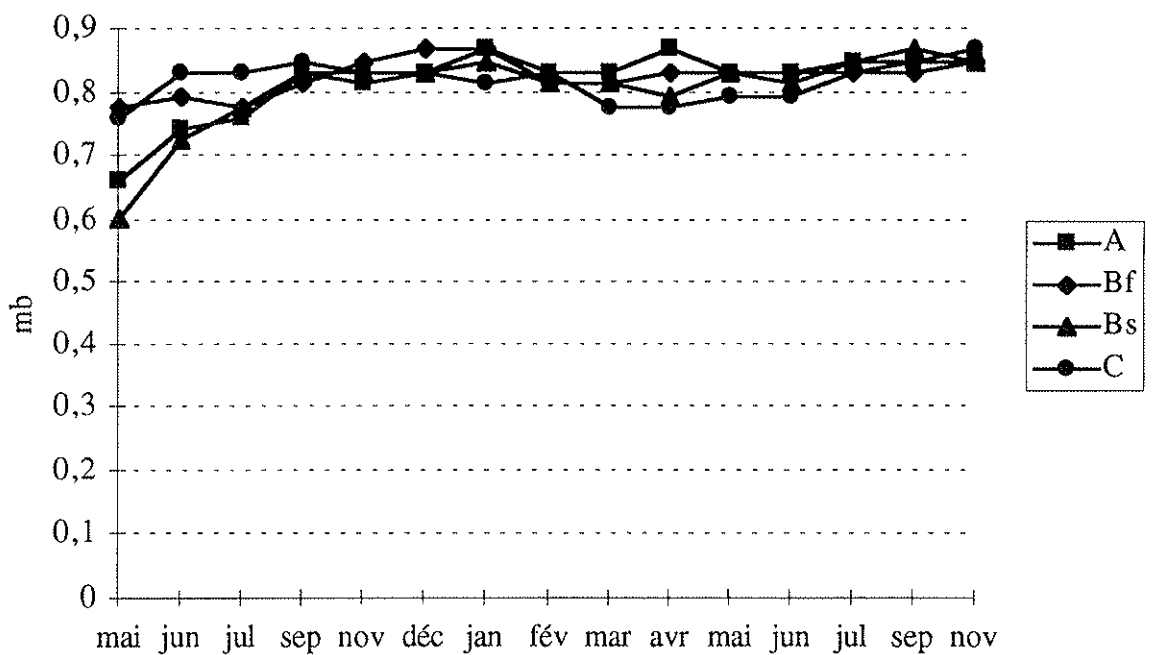


Tableau 20 : Modèle log-linéaire calculé sur les effectifs de la macrofaune.
Valeurs de la constante de Motomura (mn) et du coefficient de corrélation linéaire (r) des droites de régression liant les logarithmes des effectifs au rang i des espèces

Stations	Centre		Intermédiaire		Fond		Bord	
Date	mn	/r/	mn	/r/	mn	/r/	mn	/r/
mai-92	0,603	0,94	0,646	0,98	0,708	0,96	0,724	0,95
jun-92	0,776	0,94	0,813	0,98	0,851	0,99	0,832	0,98
jul-92	0,776	0,98	0,832	0,99	0,832	0,99	0,851	0,98
sep-92	0,851	0,98	0,871	0,99	0,871	0,99	0,871	0,98
nov-92	0,871	0,98	0,891	0,98	0,891	0,98	0,871	0,98
déc-92	0,871	0,98	0,891	0,98	0,891	0,96	0,851	0,98
jan-93	0,891	0,98	0,891	0,99	0,891	0,97	0,891	0,98
fév-93	0,871	0,99	0,891	0,95	0,891	0,97	0,891	0,96
mar-93	0,891	0,96	0,891	0,95	0,871	0,97	0,871	0,94
avr-93	0,891	0,96	0,851	0,96	0,891	0,96	0,813	0,96
mai-93	0,851	0,98	0,813	0,98	0,912	0,95	0,708	0,94
jun-93	0,794	0,98	0,794	0,96	0,912	0,98	0,813	0,96
jul-93	0,871	0,99	0,871	0,99	0,912	0,98	0,871	0,99
sep-93	0,871	0,98	0,871	0,97	0,891	0,98	0,851	0,99
nov-93	0,891	0,98	0,851	0,99	0,891	0,98	0,871	0,97

Tableau 21 : Modèle log-linéaire calculé sur les biomasses de la macrofaune.
Valeurs de la constante de Motomura (mb) et du coefficient de corrélation linéaire (r) des droites de régression liant les logarithmes des biomasses au rang i des espèces

Stations	Centre		Intermédiaire		Fond		Bord	
Date	mb	/r/	mb	/r/	mb	/r/	mb	/r/
mai-92	0,661	0,97	0,603	0,98	0,776	0,93	0,759	0,98
jun-92	0,741	0,97	0,724	0,97	0,794	0,86	0,832	0,98
jul-92	0,759	0,94	0,776	0,97	0,776	0,97	0,832	0,95
sep-92	0,832	0,97	0,832	0,96	0,813	0,9	0,851	0,93
nov-92	0,813	0,99	0,832	0,99	0,851	0,96	0,832	0,98
déc-92	0,832	0,96	0,832	0,98	0,871	0,95	0,832	0,98
jan-93	0,871	0,96	0,851	0,98	0,871	0,96	0,813	0,98
fév-93	0,832	0,98	0,813	0,98	0,813	0,98	0,832	0,98
mar-93	0,832	0,98	0,813	0,97	0,813	0,99	0,776	0,98
avr-93	0,871	0,98	0,794	0,97	0,832	0,98	0,776	0,98
mai-93	0,832	0,98	0,832	0,95	0,832	0,97	0,794	0,96
jun-93	0,832	0,97	0,813	0,96	0,832	0,98	0,794	0,95
jul-93	0,851	0,97	0,851	0,95	3832	0,98	0,832	0,97
sep-93	0,851	0,99	0,871	0,96	0,832	0,99	0,851	0,97
nov-93	0,851	0,97	0,851	0,98	0,851	0,97	0,871	0,95

Tableau 22 : Modèle log-linéaire calculé sur les biomasses : macrofaune et macroflore
Valeurs de la constante de Motomura (mb) et du coefficient de corrélation linéaire (r)
des droites de régression liant les logarithmes des biomasses au rang i des espèces

Date	Centre		Intermédiaire		Fond		Bord	
	mb	/r/	mb	/r/	mb	/r/	mb	/r/
mai-92	0,676	0,98	0,617	0,98	0,776	0,96	0,741	0,97
jun-92	0,759	0,98	0,741	0,97	0,794	0,99	0,832	0,98
jul-92	0,759	0,98	0,776	0,97	0,776	0,99	0,832	0,96
sep-92	0,832	0,97	0,832	0,97	0,813	0,98	0,851	0,93
nov-92	0,832	0,98	0,851	0,98	0,851	0,96	0,832	0,98
déc-92	0,832	0,95	0,851	0,99	0,871	0,96	0,832	0,99
jan-93	0,871	0,97	0,871	0,98	0,871	0,96	0,813	0,98
fév-93	0,832	0,98	0,832	0,98	0,813	0,98	0,851	0,98
mar-93	0,851	0,99	0,832	0,97	0,813	0,97	0,813	0,98
avr-93	0,871	0,98	0,813	0,97	0,851	0,99	0,794	0,98
mai-93	0,832	0,99	0,832	0,94	0,832	0,95	0,813	0,96
jun-93	0,851	0,93	0,832	0,97	0,851	0,98	0,813	0,96
jul-93	0,871	0,98	0,871	0,97	0,832	0,98	0,851	0,98
sep-93	0,871	0,99	0,891	0,97	0,851	0,99	0,871	0,98
nov-93	0,871	0,98	0,871	0,95	0,871	0,98	0,871	0,97

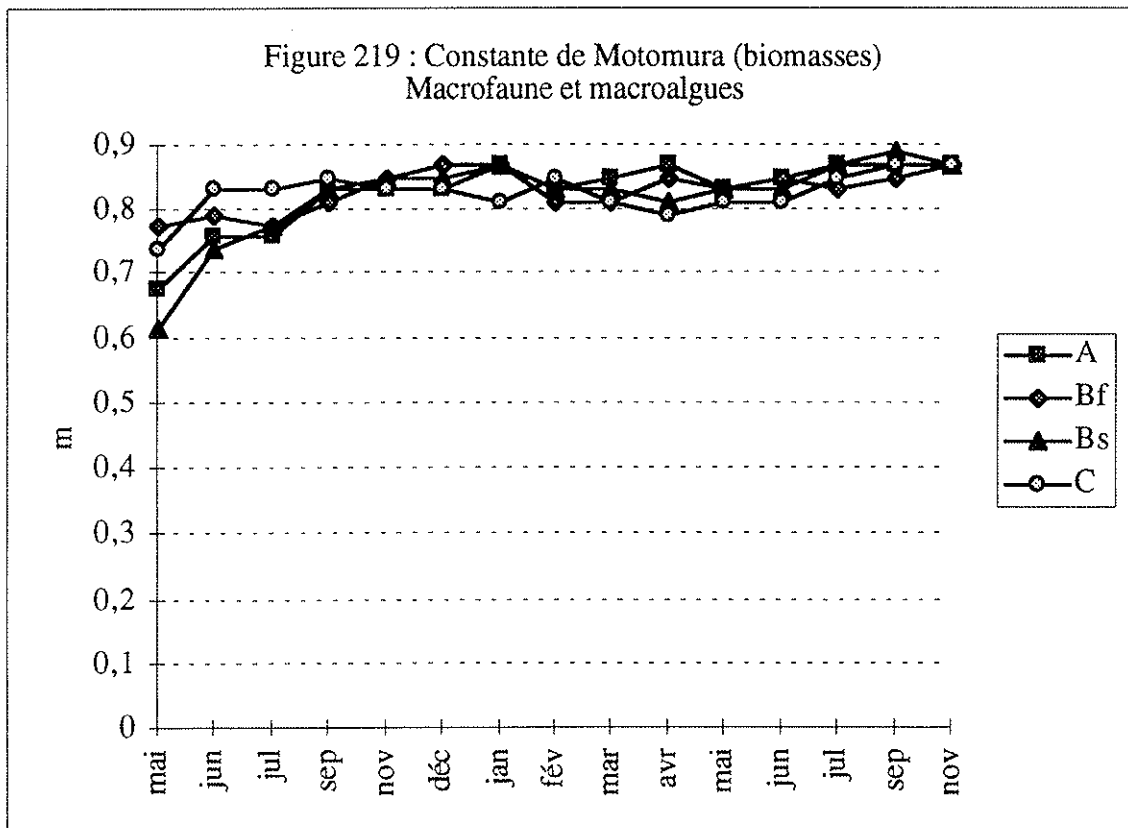


Tableau 23 : Nombre de cas correspondant à la valeur absolue du coefficient de corrélation linéaire (r) de la droite $\text{Log } q_i = a_i + b$ pour le modèle de Motomura sans les algues

$ r $	$ r < 0,95$	$0,95 \leq r < 0,98$	$0,98 \leq r < 0,99$	$ r \geq 0,99$
Qualité de l'ajustement	mauvais	approximatif	assez rigoureux	rigoureux
Nb de cas pour les effectifs	4	19	25	12
Nb de cas pour les biomasses	5	29	21	5
Total	9	48	46	17

Sur 60 échantillons, r (en valeur absolue) est supérieur ou égal à 0,95 dans 56 cas pour les effectifs et dans 55 cas pour les biomasses, ce qui justifie l'emploi de ce modèle.

Tableau 24 : Nombre de cas correspondant à la valeur absolue du coefficient de corrélation linéaire (r) de la droite $\text{Log } q_i = a_i + b$ pour le modèle de Motomura avec les algues

$ r $	$ r < 0,95$	$0,95 \leq r < 0,98$	$0,98 \leq r < 0,99$	$ r \geq 0,99$
Qualité de l'ajustement	mauvais	approximatif	assez rigoureux	rigoureux
Nb de cas pour les effectifs	4	19	25	12
Nb de cas pour les biomasses	3	23	25	9
Total	7	42	50	21

Sur 60 échantillons, r (en valeur absolue) est supérieur ou égal à 0,95 dans 57 cas pour les biomasses

2. Analyse multivariante

2.1. Structure spatiale

2.1.1. Résultats

Le relevé des **biomasses** spécifiques de la macrofaune (25 espèces), cumulées sur les 15 mois d'étude, permet de montrer que la station du fond se détache complètement des autres stations (niveau de similarité $< 20\%$). Les stations "intermédiaire-surface" et "bord" sont associées au niveau de similarité $\leq 50\%$. Le centre est associé à ces dernières à un niveau de similarité $> 40\%$. (Fig. 220 b)

Les trois premiers axes factoriaux expliquent 100% de la variance (aucune information n'est perdue) et les deux premiers sont seuls conservés. L'axe 1 (reproduisant 52% de la variabilité) sépare toutes les stations situées en surface de celle se trouvant en profondeur (Fig. 221 b). L'axe 2 (qui rend compte de 27% de la variance totale) discrimine la station "Centre" des deux autres stations de surface.

Les trois stations superficielles sont associées à un groupe d'espèces qui comprend : *Ascidia mentula*, *Balanus amphitrite*, *Cymodoce truncata*, *Mytilus galloprovincialis*, *Reniera* (Fig. 221 a et b).

La station proche du fond est reliée au polychète tubicole *Pomatoceros triqueter* et au crustacé amphipode *Microdeutopus anomalus* (Aoridae). Les autres groupes d'espèces se partagent entre les quatre stations. En raison de leur éloignement des axes et de leur position par rapport à la station du fond, quelques espèces caractérisent davantage cette même station : le polychète tubicole *Vermiliopsis langerhansi* et les ascidies *Botrylloides leachi*, *Clavellina* (Fig. 221 a et b).

Le relevé des **densités** spécifiques (22 espèces) cumulées sur les 15 mois étudiés montre deux associations (Fig. 220 a). La première réunit le fond et le bord, à un niveau de similarité < 80%. La seconde relie en surface, le centre et la station intermédiaire à un niveau de similarité > 70%. L'ensemble des stations est associé à un niveau de similarité < 40%.

Figure 220 a) : groupement flexible ($\beta = -0,25$)
des 4 stations et des 22 espèces
en terme de densité

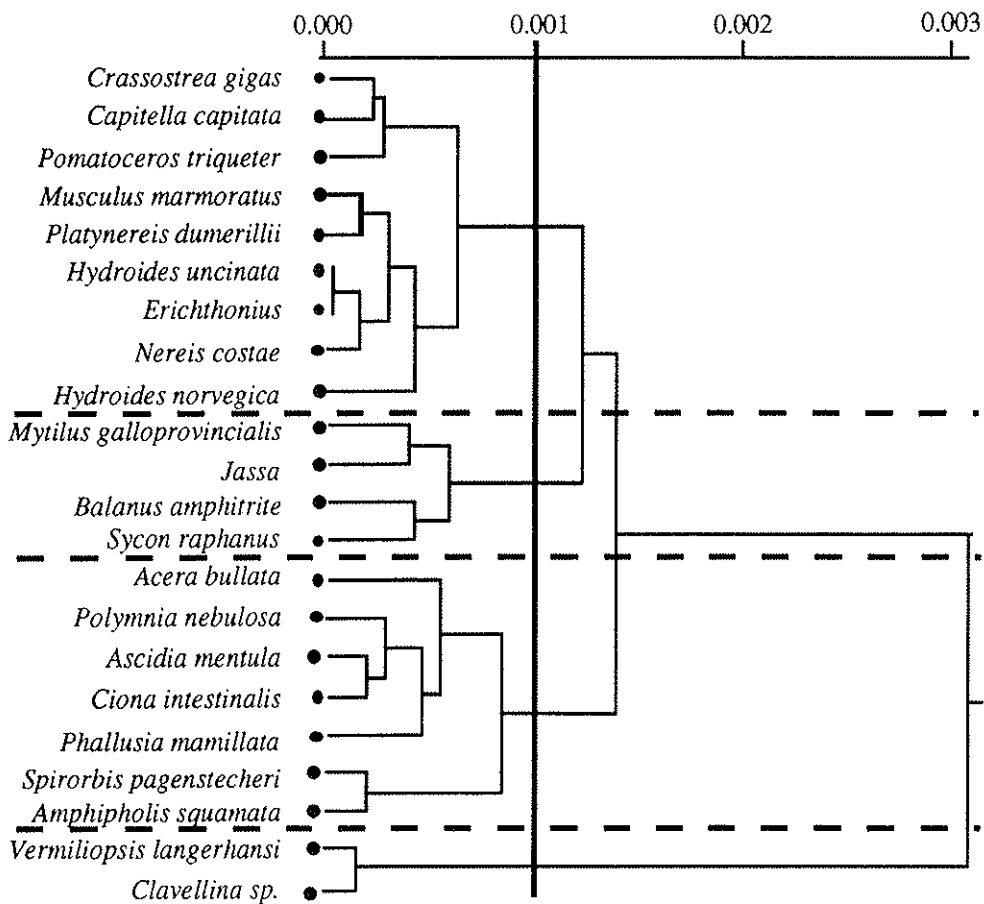
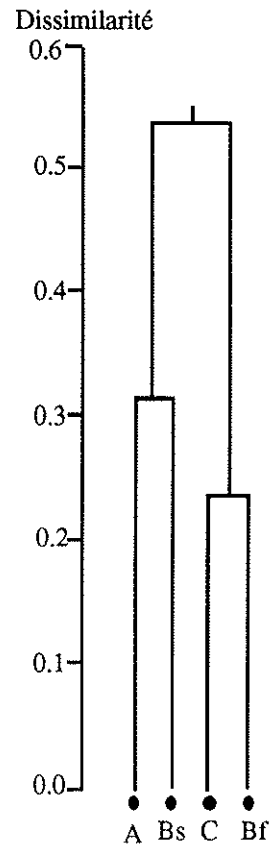


Figure 220 b) : groupement flexible ($\beta = -0,25$)
des 4 stations et des 22 espèces
en terme de biomasse

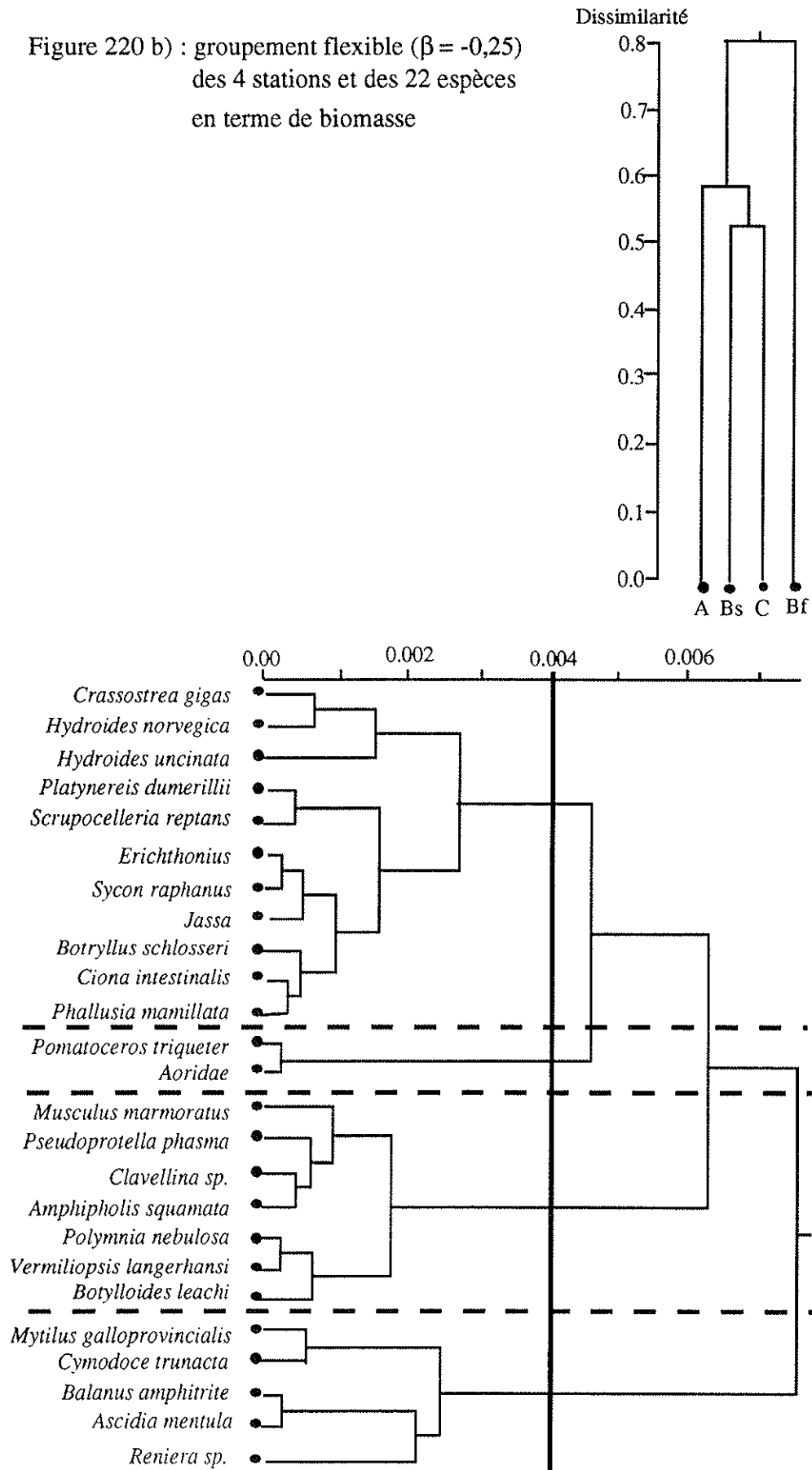
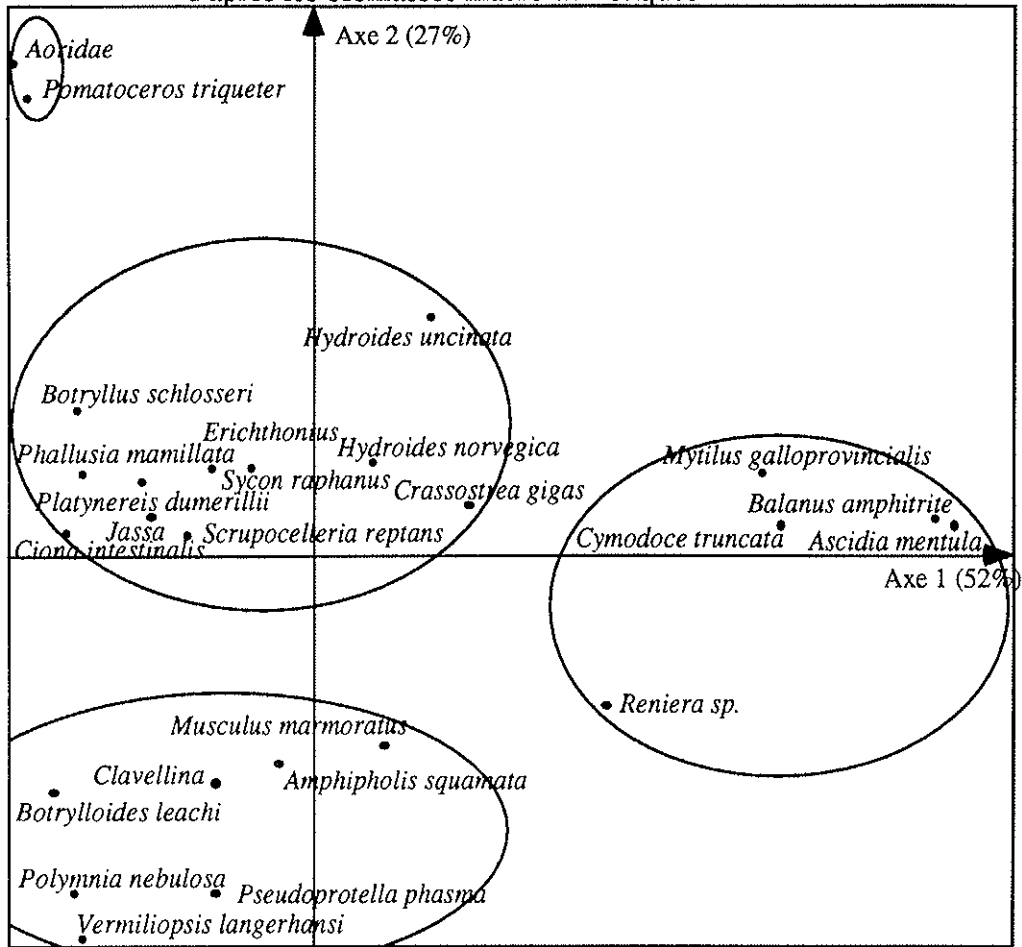
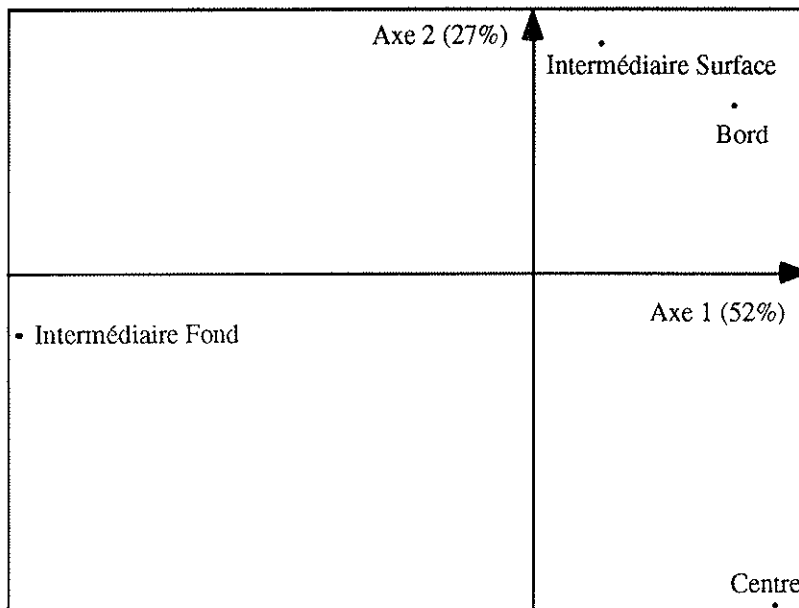


Figure 221 : Ordination en coordonnées principales des espèces et des stations d'après les biomasses macrofaunistiques

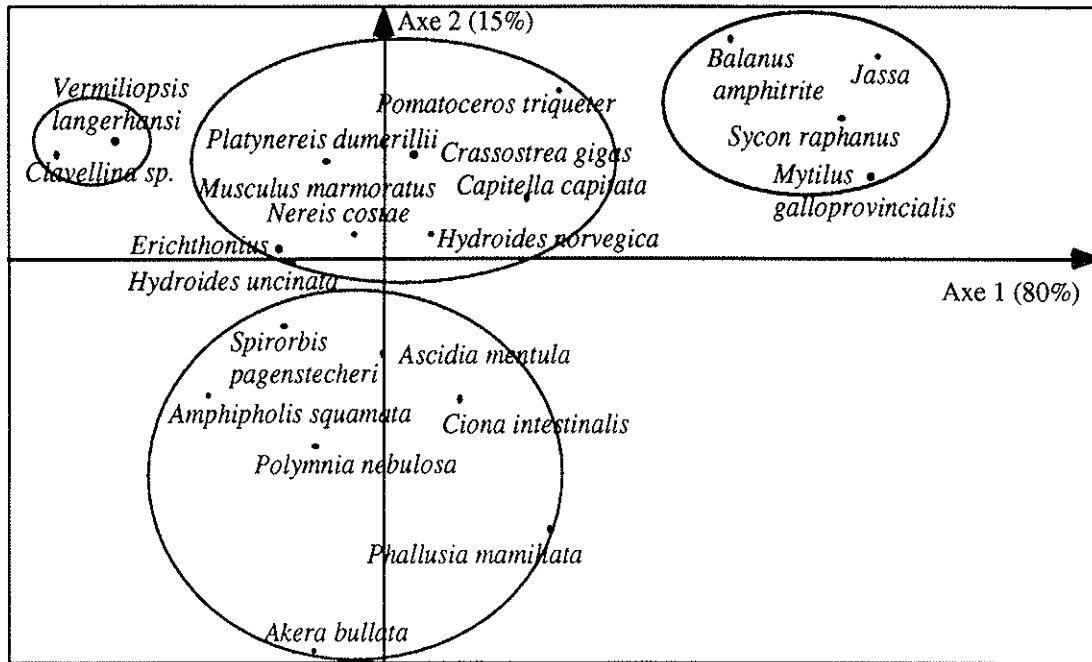


a) Espèces

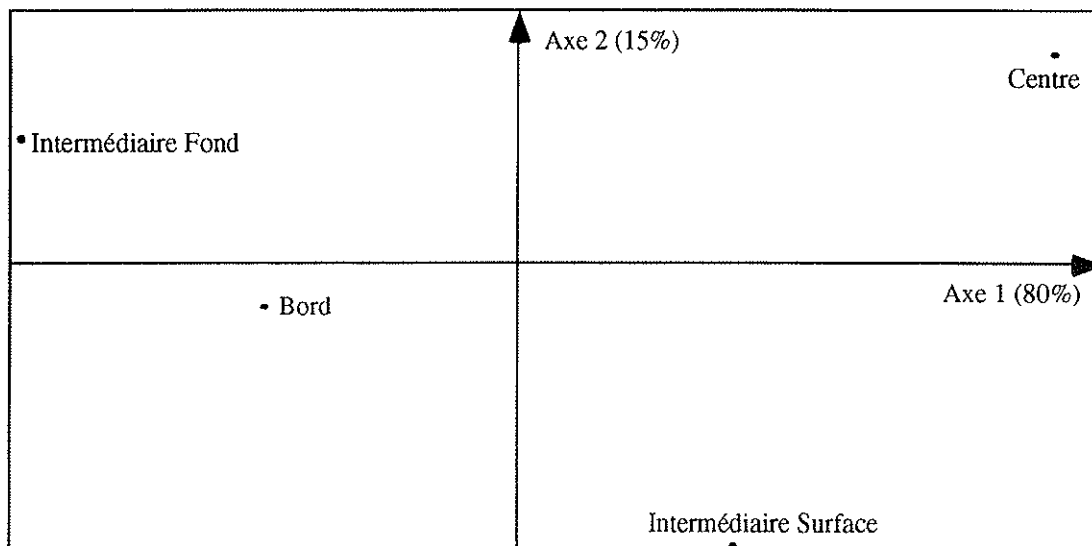


b) Stations

Figure 222 : Ordination en coordonnées principales des espèces et des stations d'après les densités macrofaunistiques



a) Espèces



b) Stations

L'axe 1 reproduit 80% de la variabilité et on observe un gradient très net sur cet axe (Fig. 222 b). Les stations de la surface se situant au centre et en position intermédiaire sont placées dans la partie positive de l'axe 1. Tandis que les stations du fond et du bord se situent dans la partie négative.

L'analyse des espèces montre que seuls deux groupes (sur quatre) sont bien discriminés par l'axe 1 (Fig. 222 a). Le premier groupe associe *Vermiliopsis langerhansi* (toujours absente au centre) et *Clavellina sp.*, deux espèces dont les densités cumulées sont maximales au fond. Le second groupe comprend *Balanus amphitrite*, *Jassa*, *Sycon raphanus*, *Mytilus galloprovincialis*, dont les densités cumulées sont supérieures aux stations "Centre" et "Intermédiaire-surface". *B. amphitrite* est associé au centre.

L'axe de plus grande variabilité (axe 1) discrimine parfaitement le centre de la table (liaison positive) et le fond (liaison négative), quel que soit le type de données quantitatives (densités, biomasses).

En raison du ralentissement des courants par les cordes, le centre apparaît comme étant la zone la plus confinée de la table. La station du fond l'est moins parce qu'elle se situe dans une zone libre d'entraves, entre le sédiment et la limite inférieure des coquillages suspendus. Au niveau des espèces, l'influence du confinement est confirmée par la position de *Balanus amphitrite*, bioindicateur des milieux confinés (zone IV).

L'axe 2 sépare toujours le centre des deux autres stations de surface. Il pourrait être associé à la compétition interspécifique pour les ressources spatiales, car l'axe tend à séparer les espèces qui occupent le plus de "volume" dans l'espace (celles liées négativement à l'axe 2).

2.1.2. Discussion

Au sein de la table conchylicole, une structure spatiale est donc mise en évidence avec l'isolement de la zone centrale de la table.

En ce qui concerne les biomasses, on remarque que certaines espèces qui sont très proches morphologiquement, ou qui présentent un même "volume", qui ont la même éthologie alimentaire, et qui sont susceptibles d'être en compétition directe entre elles, se trouvent toutes dans des groupes opposés.

Ainsi, parmi les suspensivores, on note :

Botrylloides leachi / *Botryllus schlosseri* (ascidies coloniales)

Ciona intestinalis / *Ascidia mentula* (ascidies solitaires)

Vermiliopsis langerhansi / *Hydroïdes uncinata* / *Pomatoceros triqueter* (serpules

tubicoles)

Mytilus galloprovincialis / *Crassostrea gigas* / *Musculus marmoratus* (pélicypodes)

Mytilus galloprovincialis / *Ciona intestinalis*

En revanche, *Crassostrea gigas* et *Ciona intestinalis* se trouvent dans le même groupe : elles sont liées positivement à l'axe 2, donc en compétition pour l'espace, mais s'opposent sur l'axe 1. Ceci pourrait se traduire par une différence des spectres de taille des particules nutritives, permettant la cohabitation de l'huître et de l'ascidie.

Hydroides uncinata et *Hydroides norvegica* se trouvent associées mais cela ne semble pas contradictoire car leurs maxima sont décalées dans le temps et *H. norvegica* a montré un comportement plutôt opportuniste (pionnier) que compétitif. La compétition avait été supposée vis-à-vis d'une autre serpule, *Vermiliopsis langerhansi*. Cette dernière espèce est cependant liée négativement aux deux axes, il apparaît que l'abondance pondérale de *Vermiliopsis langerhansi* en profondeur résulte plus de conditions environnementales qui lui sont favorables (tolérance plus grande à la sédimentation, par exemple) que d'une capacité compétitive.

Balanus amphitrite et *Cymodoce truncata* sont également associées. Cela est normal car une liaison d'habitat a été observée entre ces deux espèces, les tests vides de balanes fournissant un abri aux crustacés.

En ce qui concerne les densités, une opposition apparaît entre :

Crassostrea gigas / Ciona intestinalis (Ascidia mentula) / Mytilus galloprovincialis

Vermiliopsis langerhansi / Hydroides uncinata (H. norvegica)

Les ascidies solitaires (*Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*, *Phallusia mamillata*) sont groupées ensemble du point de vue de l'abondance numérique, mais séparées sur le plan de l'abondance pondérale. Il apparaît que ces espèces très proches morphologiquement, entrent en compétition entre elles quand le "volume" occupé par les individus dans l'espace augmente. En effet, la compétition interspécifique peut survenir de deux manières : soit par le nombre des individus, soit par leur masse ("volume"). D'après leur position sur les axes, *A. mentula* est plus compétitive et *P. mamillata*, moins.

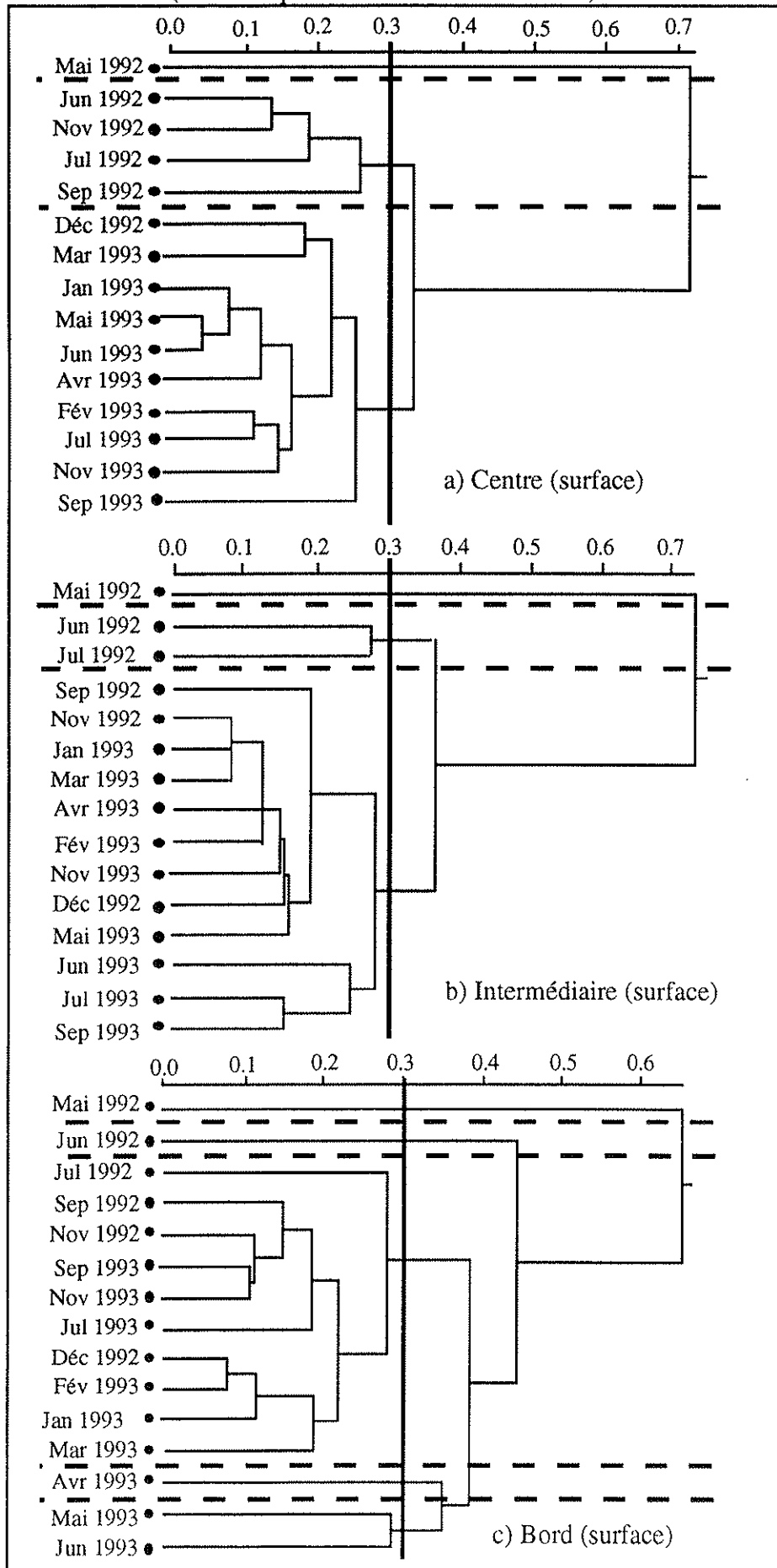
On peut ainsi mettre en évidence le rôle de la compétition interspécifique. L'axe 1 peut être associé aux ressources trophiques et l'axe 2, aux ressources spatiales. Les espèces les plus compétitives sont reliées positivement aux axes; les espèces pionnières ou opportunistes, négativement (*Amphipholis squamata*, *Spirorbis squamata*, *Akera bullata*,...). Pour limiter la compétition trophique, les filtreurs (sous certaines conditions) sont capables d'exercer un choix précis sur la taille des particules en suspension qu'ils retiennent et éliminent les autres sous forme de pseudo-fèces (Newell et Jordan, 1983; Mook, 1981 b). En outre, quelques espèces planctoniques seules peuvent représenter une certaine valeur nutritive pour les filtreurs (Kitamura et Hirayama, 1984 a). Dans ces conditions, une certaine classe de taille disparaît ou diminue dans le milieu. Tandis que d'autres classes peuvent apparaître ou dominer : Tito de Morais (1983) montre que "les

filtreurs, en rejetant sous forme de biodépôts (féces) une fraction de la nourriture ingérée, mettent ainsi de la matière organique à la disposition de détritivores". En ce qui concerne les huîtres de l'étang de Thau et leur fouling, nous ne disposons pas de données ponctuelles sur le plancton et les matières en suspension (au niveau des stations de la table étudiée), mais le régime alimentaire habituel de cette faune suppose fortement que les ascidies consomment certaines espèces planctoniques et rejettent des particules pseudo-détritiques. La composition spécifique des populations planctoniques (et microbiennes) change alors, et de nouvelles espèces sont alors prélevées par les bryozoaires, qui excrètent des matières détritiques. Ces dernières constituent alors la base de la nourriture des spongiaires, qui sont les moins exigeants de tous les animaux en qualité trophique. A la succession spécifique (ascidies -> bryozoaires -> spongiaire), on peut donc superposer la chaîne trophique suivante : Pseudo-détritique + bactéries -> Détritique + bactéries. Il s'agit surtout d'une adaptation des peuplements au milieu particulier, semi-fermé, constitué par la structure conchylicole.

La colonisation des substrats vierges est plus rapide à la périphérie de la structure conchylicole (interface avec le chenal inter-table; ralentissement centripète des courants apportant les larves). Elle y débute par un stade "ascidie" et se termine par le développement des spongiaires. Mais cette succession ne s'établit pas de manière uniforme, en tous points de l'espace et du temps, au sein de la table. Lorsqu'un substrat se libère (départ d'une espèce), qu'une nouvelle niche spatiale apparaît (aussi bien inerte que vivante, telles les surfaces offertes aux épibiontes par les frondes des algues, les tests des bivalves ou des balanes, les tuniques des ascidies solitaires, etc.....), le processus de colonisation peut être inversé. C'est la raison pour laquelle les espèces sont communes à toutes les stations, les différences portant uniquement sur les abondances relatives. On démontre, en fait, que l'espace et la nourriture disponible jouent alternativement et saisonnièrement comme facteurs limitants des populations benthiques sessiles ou semi-sessiles et ceci rejoint l'hypothèse établie par Fréchette et Lefavre (1990) pour des filtreurs.

Au voisinage du fond, la communauté n'offre pas la même physionomie que dans les eaux de surface. D'autres descripteurs interfèrent avec les ressources (trophique et spatiale). Ce sont la profondeur, bien évidemment, mais aussi la sédimentation (incluant la biodéposition) qui influe fortement à ce niveau. Les communautés du fond sont composées d'espèces opportunistes, tolérantes à l'engraissement organique, aux densités fluctuantes : *Pomatoceros triqueter*, *Vermiliopsis langerhansi*; *Botrylloides leachi*, *Microdeutopus anomalus*, *Capitella capitata*, *Hydroides norvegica*.....

Figure 223 : Groupements à liens intermédiaires (connexité = 0,5) des mois (données qualitatives de la macrofaune)



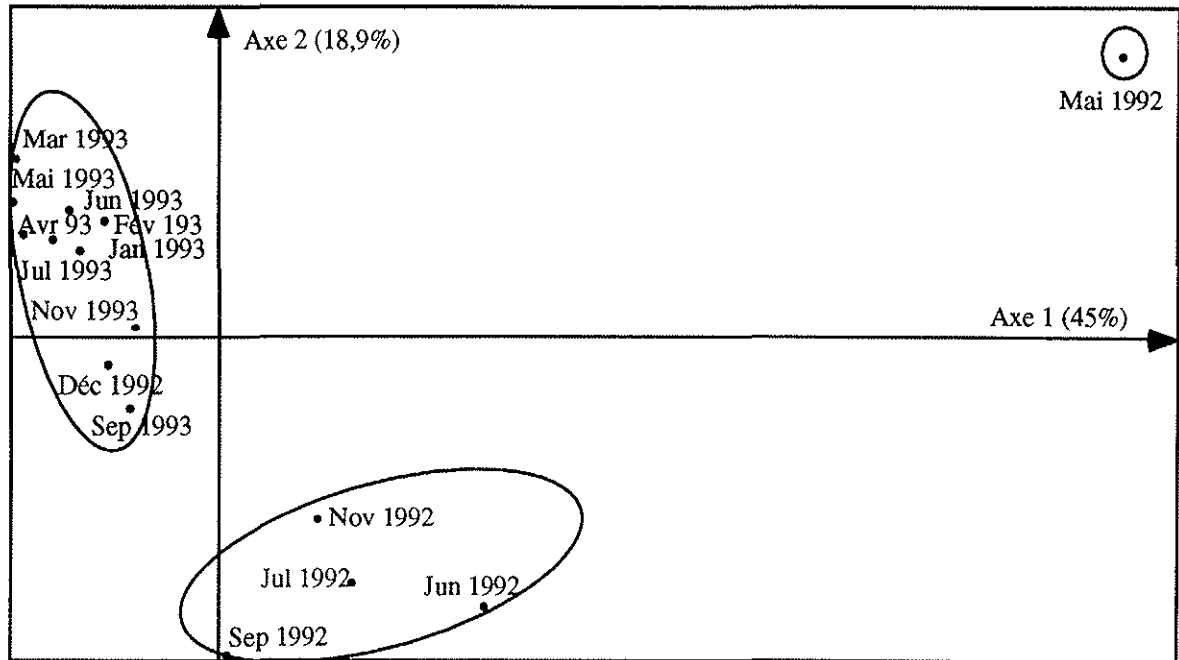


Figure 224 : Ordination en coordonnées principales des mois en terme de données qualitatives au centre de la table

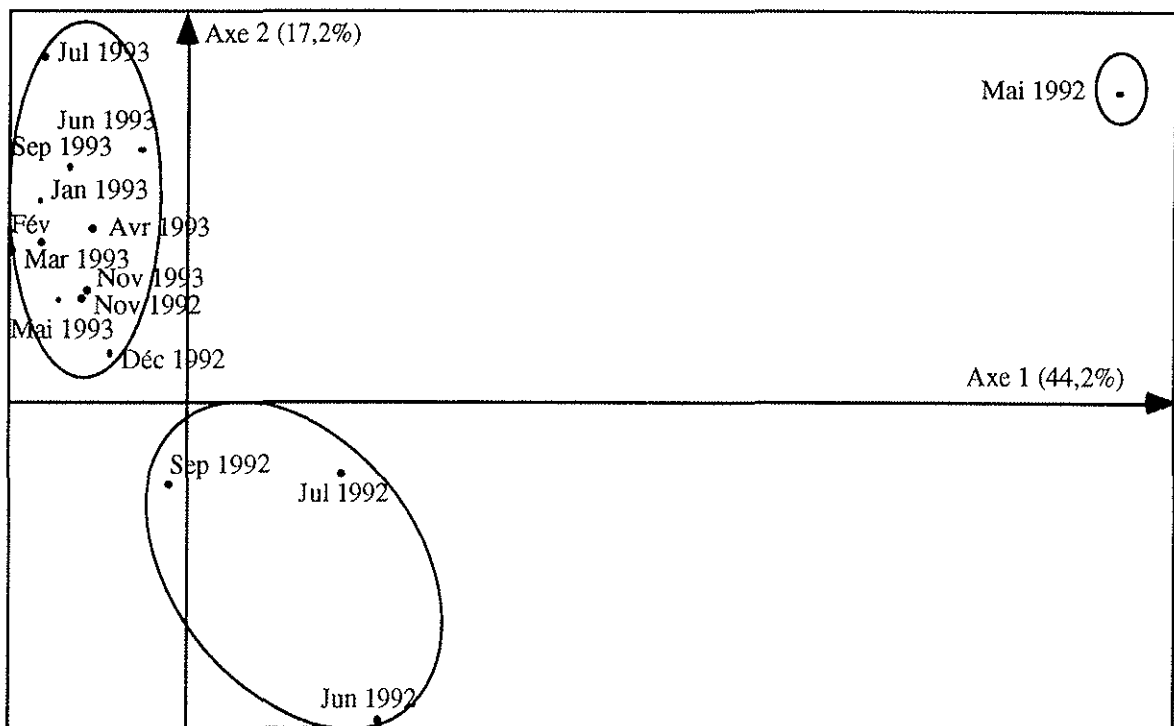


Figure 225 : Ordination en coordonnées principales des mois en terme de données qualitatives en position intermédiaire (surface)

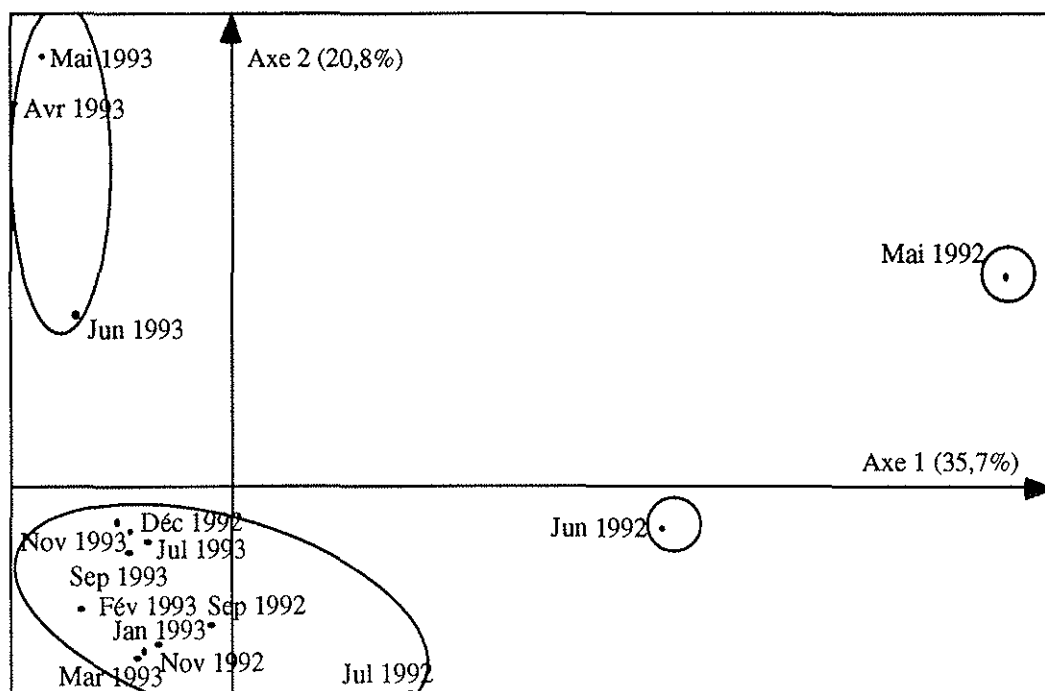


Figure 226 : Ordination en coordonnées principales des mois en terme de données qualitatives au bord de la table

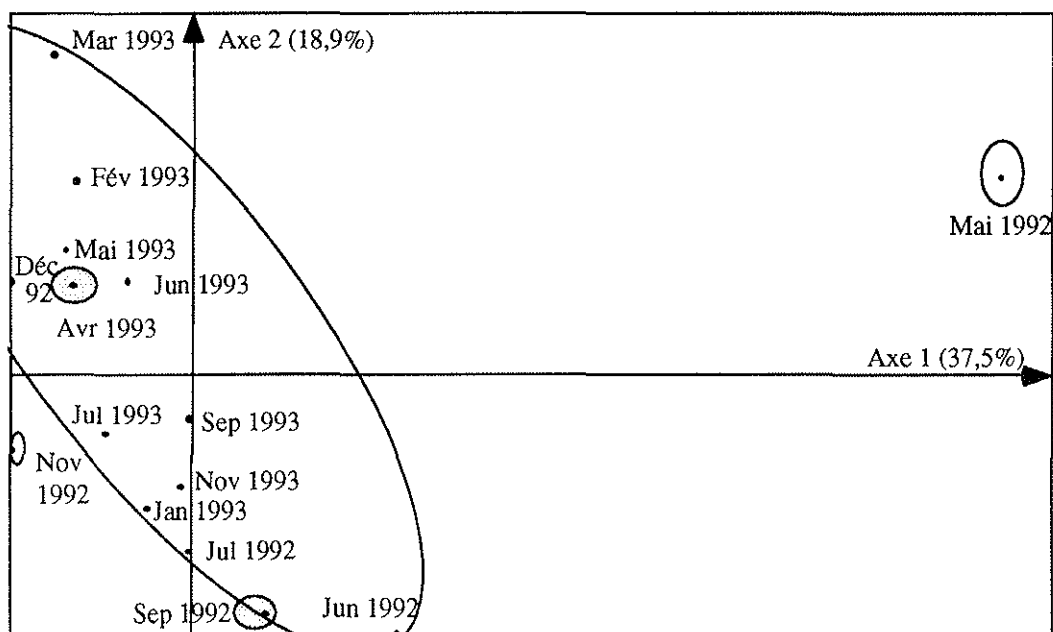


Figure 227 : Ordination en coordonnées principales des mois en terme de données qualitatives à la station intermédiaire, au fond

2.2. Structure temporelle

2.2.1. Résultats : Description et interprétation des discontinuités

Analyse temporelle appliquée sur les données présence-absence (30 espèces)

- Au centre et en position intermédiaire (surface) :

Les résultats obtenus à ces deux stations sont proches. Ils montrent deux discontinuités (Fig. 223 a et b).

* Entre mai et juin 1992 : il s'agit des premières étapes de la colonisation, avec l'arrivée de nouvelles espèces (augmentation de la richesse spécifique).

* Entre novembre et décembre 1992 à la station A; entre juillet et septembre 1992 à la station Bs : recrutement d'espèces (*Mytilus galloprovincialis*, *Nereis costae*, *Hydroides uncinata* ou *Capitella capitata*); départ d'*Akera bullata* ou de *Ciona intestinalis*.

Les 4 à 5 premiers mois sont bien distincts des suivants et discriminés par les deux axes (Fig. 224 et 2245. Le recrutement des espèces est plus important au début de la colonisation, puisque l'espace disponible et les ressources trophiques ne sont pas encore des facteurs limitants.

- Au bord de la table (surface) :

L'analyse des mois montre nettement 4 discontinuités (Fig. 223 c et 226).

* Entre mai et juin 1992 et entre juin et juillet 1992, ce sont les trois premiers mois de la colonisation des plaques (premiers recrutements). La liaison avec l'axe 1 est positive (Fig. 226). Les ressources trophiques ne sont pas limitantes au cours de ces mois et la richesse spécifique est croissante. Juin et juillet 1992 sont liés négativement à l'axe 2 (Fig. 226). L'espace est le premier facteur limitant à intervenir et la colonisation, d'abord horizontale, des surfaces va devenir verticale.

* Entre mars et avril 1993, la richesse spécifique décroît. Les compétitions inter- ou intra-spécifiques, le cycle de vie des espèces, les contraintes environnementales...ont libéré des espaces. La liaison des mois d'avril à juin 1993 avec l'axe 2 est alors positive (Fig. 226).

* Entre juin et juillet 1993, des nouveaux recrutements sont apparus. L'augmentation de la richesse spécifique conduit à des limitations des ressources qui se visualisent par les liaisons négatives avec les deux axes (mois de juillet à novembre 1993) (Fig. 226).

Les différences observées dans les nombres des discontinuités (ruptures) mensuelles, entre les stations A et Bs, d'une part, et C, d'autre part, s'expliquerait par le fait que les particules nutritives sont plus abondantes en bordure de la table (la productivité phytoplanktonique est supérieure dans le chenal inter-table), de même pour les larves

véhiculées par les courants. La colonisation (arrivée d'espèces) est plus massive et rapide en bordure et les compétitions consécutives peuvent exclure des espèces (les peuplements apparaissent plus perturbés au bord de la table).

Ensuite, au sein de la table conchylicole, le transport des larves et des particules nutritives par les courants est ralenti de manière centripète ("frein hydrodynamique"). Avant d'atteindre le centre, ces particules sont soumises à une prédation de la part des huîtres et du fouling. Cette prédation croît avec la distance à parcourir.

- Au voisinage du fond (en position intermédiaire) :

6 discontinuités apparaissent (Fig. 228 a et 227).

* Entre mai et juin 1992 (recrutement printannier).

* Entre juillet et septembre 1992, septembre et novembre 1992, novembre et décembre 1992, mars et avril 1993 (4 ruptures à la suite de départ et/ou d'arrivée de quelques espèces).

* Entre avril et mai 1993 (recrutement printannier).

Au niveau inférieur, les peuplements se trouvent sous l'influence directe des courants de fond, qui circulent sans réelles entraves. Les ruptures sont dues en partie aux phénomènes de compétition mais surtout à la pression de sélection exercée par les contraintes environnementales, liées à la profondeur.

Analyse des biomasses et des densités

Nous rappelons que les deux types d'analyse doivent être interprétés de manière complémentaire car ils ne prennent pas en compte les mêmes espèces, les ascidies coloniales, les bryozoaires et certains spongiaires (*Reniera*) n'étant pas quantifiables en nombre d'individus.

- Au centre de la table :

L'analyse appliquée aux biomasses (23 espèces) fait apparaître 13 discontinuités (Fig. 229 a et 232), avec un isolement des deux premiers mois d'immersion (mai et juin 1992) et de septembre 1992. Ainsi que l'apparition de trois groupements chronologiques. Le groupe I inclut 5 mois : décembre 1992, février, avril, juin et septembre 1993. Le groupe II comprend 5 mois : janvier, mars, mai, juillet et novembre 1993. Les discontinuités fréquentes entre ces deux groupes apparaissent liées aux variations pondérales des colonies du bryzoaire *Scrupocellaria reptans*. Le groupe III réunit juillet et novembre 1992, marqués par la dominance pondérale des ascidies coloniales.

Les abondances pondérales des espèces n'évoluent pas de manière continue d'un mois à l'autre, passés les premiers stades de la colonisation. Les discontinuités observées sont dues en partie aux recrutements printanniers et automnaux (qui perturbent l'équilibre des

espèces présentes) et en partie aux capacités intrinsèques des individus (croissance plus ou moins rapide...). Cela entraîne des variations importantes des biomasses, lesquelles sont reflétées par ailleurs sur les courbes en "dents de scie" de la diversité et de l'équitabilité (rapportées aux biomasses).

L'analyse appliquée aux densités (30 espèces) montre 7 discontinuités, avec trois groupements chronologiques et l'isolement complet des points correspondant aux recrutements printanniers (mai 1992, juin 1993) et au mois de novembre 1993 (Fig. 230 a et 231). Le premier groupe inclut juin et juillet 1992, ainsi que septembre 1993 (ces mois correspondent à une diminution de la diversité et de l'équitabilité). Le second groupement comprend une période s'étalant de septembre 1992 à mars 1993, au cours de laquelle la diversité reste élevée et l'équitabilité forte et stable. Le troisième groupe inclut avril, mai, juillet 1993 qui sont marqués, ainsi que novembre 1993, par la présence de populations denses.

- En position intermédiaire de surface :

L'analyse appliquée aux biomasses montre 14 discontinuités (Fig. 229 b et 234). Les deux premiers mois d'immersion sont complètement isolés; 3 groupements mensuels apparaissent. Les discontinuités chronologiques d'un groupe à l'autre soulignent toujours les variations des biomasses des ascidies et des bryozoaires.

L'analyse appliquée aux densités révèle 5 discontinuités entre trois groupements chronologiques et un seul point isolé correspondant au premier mois d'immersion (mai 1992 (Fig. 230 b et 233). Le premier groupe réunit les mois compris entre juin et décembre 1992. C'est la période où la diversité et l'équitabilité des peuplements est la plus forte. Le second groupe inclut janvier à avril 1993 et juillet 1993 : la diversité diminue. Le recrutement planctonique en mai et en juin provoque les discontinuités observées avec le troisième groupe. Celui-ci est composé de mai, juin, septembre et novembre 1993, c'est-à-dire des mois présentant les plus fortes densités.

- En bordure de la table conchylicole :

L'analyse appliquée sur les biomasses révèle 14 discontinuités (Fig. 229 c et 236). Elle écarte juin et septembre 1992. La croissance pondérale est régulière entre mai et septembre 1992, avec une dominance initiale des ascidies solitaires (*Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*). Entre septembre et novembre 1993, les mois sont partagés entre deux groupes mensuels. Les discontinuités observées entre ces deux groupes sont dues aux

variations de biomasse de *Scrupocellaria reptans* dont l'influence prépondérante est souvent contrebalancée par une ascidie ou un spongiaire (*Reniera*).

En ce qui concerne les densités (Fig. 230 c et 235), 8 ruptures apparaissent. Deux groupements mensuels et 4 points se distinguent. Les mois isolés sont mai et juin 1992 (correspondant au recrutement printannier de 1992), janvier 1993 (le déséquilibre étant causé, par exemple, par l'arrivée de quelques espèces, telles *Capitella capitata*, et par le départ brusque d'autres : *Jassa*, *Idothea*, *vermiliopsis*) et juin 1993 (recrutement).

Un groupe est formé des mois suivants : décembre 1992, février à mai et juillet 1993. Ce sont les époques présentant les densités les plus faibles. Un second groupe inclut les mois de septembre et de novembre 1992 et 1993, juillet 1992 : ils correspondent aux peuplements les plus denses apparaissant en bordure de la table.

- Au voisinage du fond (en position intermédiaire)

L'analyse appliquée aux biomasses révèle 14 discontinuités (Fig. 228 b et 238). Les discontinuités sont ici dues aux variations pondérales des ascidies solitaires (*Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*). Tout montre que les espèces qui réussissent le mieux dans la compétition sont celles qui privilégient la croissance en hauteur. Le bryozoaire "dressé" *Scrupocellaria reptans* domine généralement en surface, tandis qu'il est défavorisé en profondeur, en faveur des ascidies solitaires *Ascidia mentula* ou de *Ciona intestinalis*.

L'analyse appliquée aux densités montre qu'au même niveau de similarité qu'en surface, il n'apparaît qu'un seul groupe, au lieu de trois (Fig. 228 c et 237). Seul le premier mois de la colonisation est isolé (mai 1992). Donc une discontinuité seulement est intervenue.

2.2.2. Discussion

Cette étude dégage les discontinuités temporelles, au sein du peuplement macrozoobenthique, aussi bien à partir de données qualitatives que quantitatives. D'une manière générale, les discontinuités sont causées, d'une part par le recrutement printannier, parfois automnal, et d'autre part, par la compétition (trophique ou spatiale) qui peut conduire au départ (exclusion) de certaines espèces ou individus.

Le nombre de discontinuités sur les données qualitatives diminue en surface, de la bordure de la table vers les zones centrales, et augmente en direction du fond. Le bord de la table et le voisinage du fond sont les zones les plus perturbées, avec des phases de recrutement plus marquées. Enfin, pour la zone superficielle centrale, la structure est plus homogène, en raison de son confinement plus grand.

En ce qui concerne les biomasses et les densités, on observe, dans les eaux superficielles, une augmentation du nombre des discontinuités en direction de la bordure de la table. La zone périphérique est le siège de remaniements de la structure du peuplement, plus nombreux, qui se traduisent également par une fréquence et une ampleur relativement plus grandes des variations de la diversité et de l'équitabilité.

Au niveau du fond, le nombre des discontinuités ne varie pas pour les biomasses, mais diminue en ce qui concerne les densités. Les peuplements sont plus variables du point de vue pondéral, mais plus stables numériquement. Les variations concernent seulement des espèces volumineuses, aussi l'espace semble être, en profondeur, la principale ressource limitante.

En surface, les populations sont en forte compétition. Le système tend vers une diversification des niches (par exemple, augmentation du nombre et des types d'épibioses au premier, deuxième, troisième degré, etc....) pour limiter la compétition spatiale, les espèces pouvant avoir des ressources spatiales distinctes.

Au voisinage du fond, les variations de la diversité et de l'équitabilité avaient montré une certaine stabilité et une diversité plus importante au cours des derniers mois d'immersion. Les populations sont toujours en expansion (en tout cas pour la période d'échantillonnage considérée) et les phénomènes de compétition interviennent à un degré moindre qu'en surface. Il existe au sein des peuplements du fond un petit nombre d'espèces (en particulier des polychètes) qui sont maintenues à un niveau d'abondance très bas (elles ont été exclues pour la plupart des analyses). Ce sont des opportunistes ou des pionnières, capables de profiter rapidement d'une ressource devenue disponible à la suite d'une perturbation ou d'une modification du milieu. Il semble que c'est la sélection exercée par les contraintes environnementales (liées à la profondeur) qui joue le rôle dominant dans la structure des communautés du fond.

En résumé, tout se passe comme si les peuplements tendaient vers un certain équilibre par le jeu d'une part, des phénomènes de compétition spatiale et trophique (niveaux supérieurs), ou de sélection (niveaux inférieurs), et d'autre part, des cycles biologiques. Lorsqu'une "niche" se libère ou se crée (départ ou arrivée d'espèces), on observe une discontinuité dans les analyses, puis la communauté se restructure très rapidement (système élastique).

Figure 228 : Groupements à liens intermédiaires (connexité = 0,5) des mois à la station intermédiaire de fond

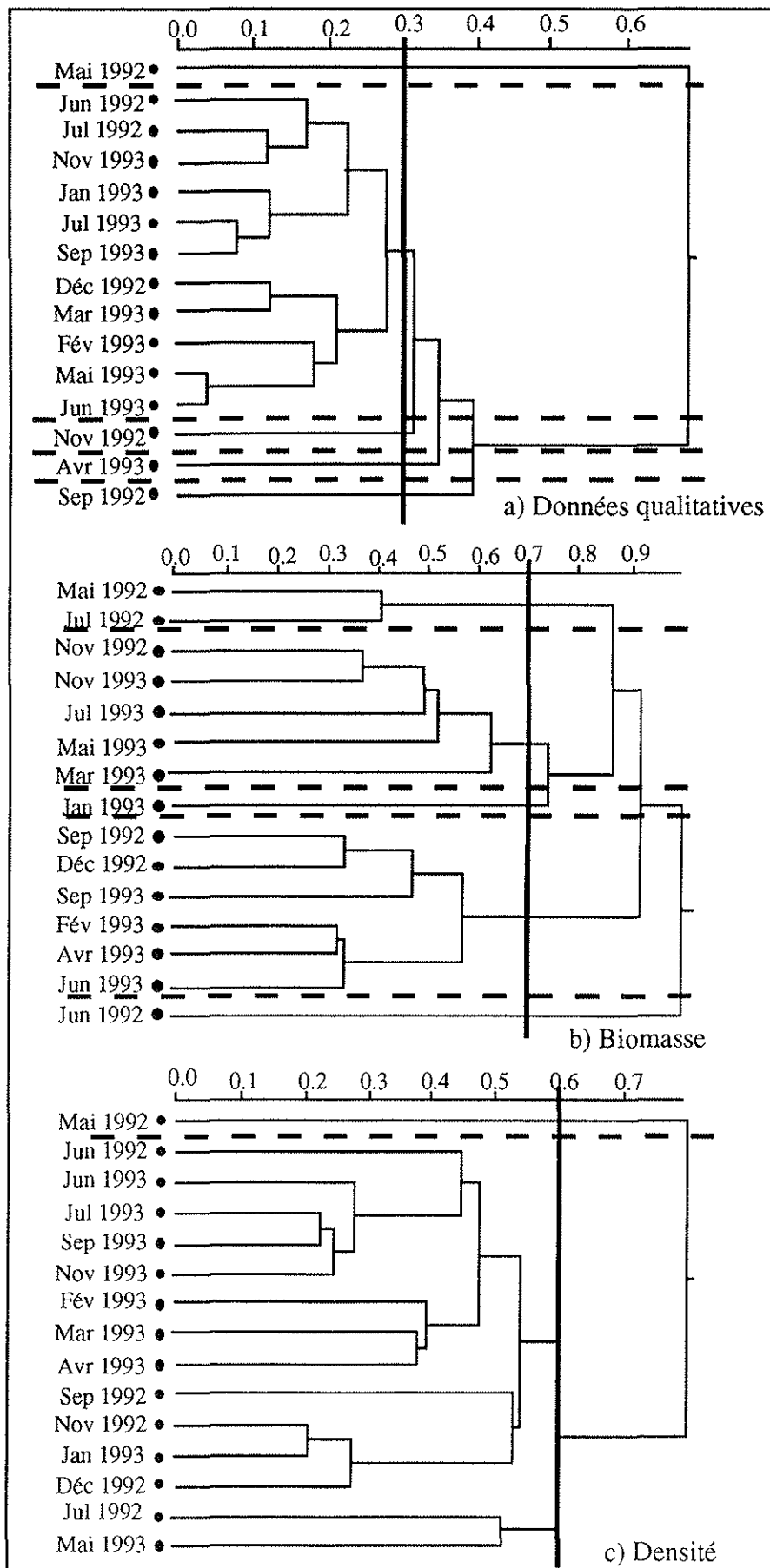


Figure 229 : Groupements à liens intermédiaires (connexité = 0,5) des mois en terme de biomasse macrofaunistique

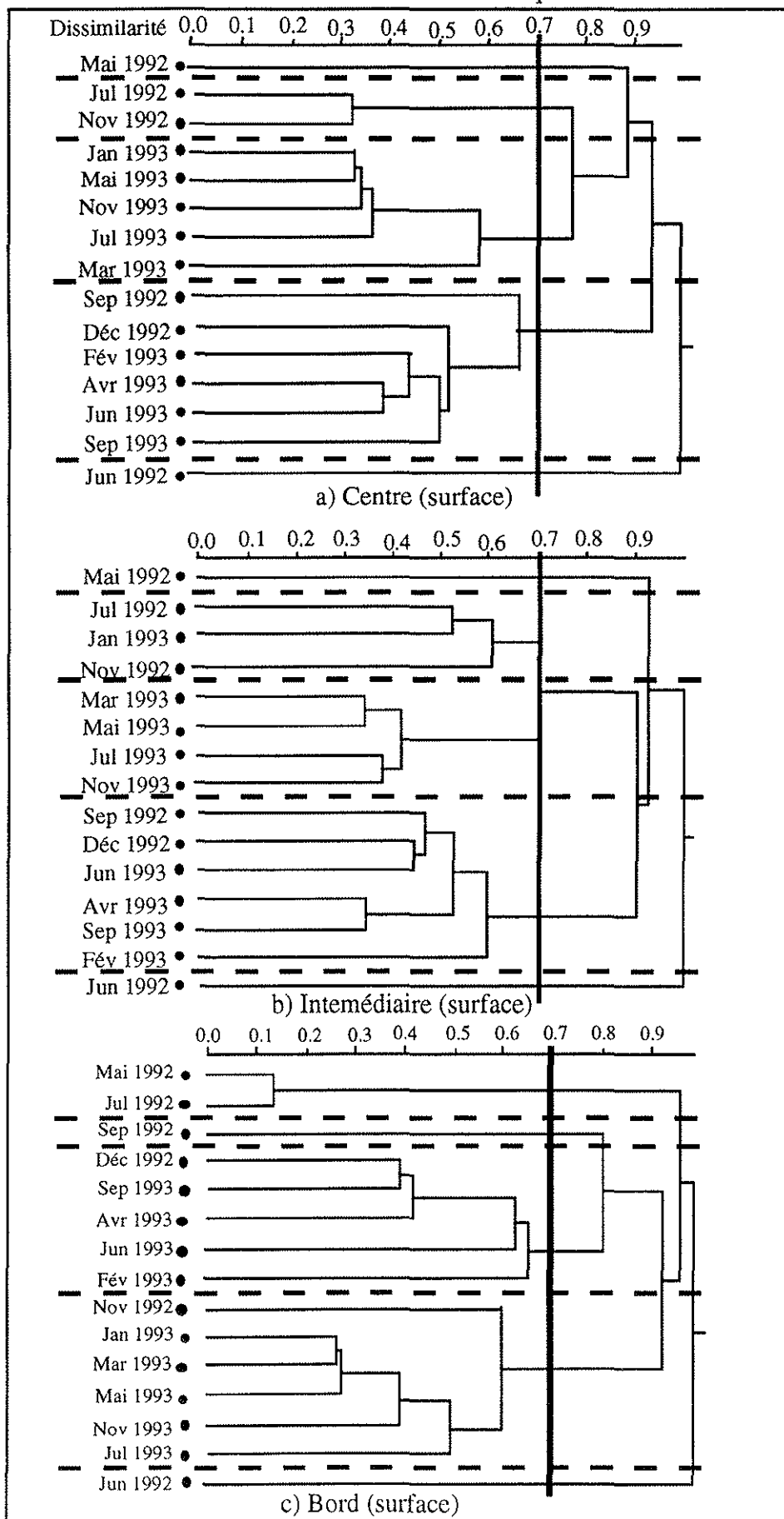
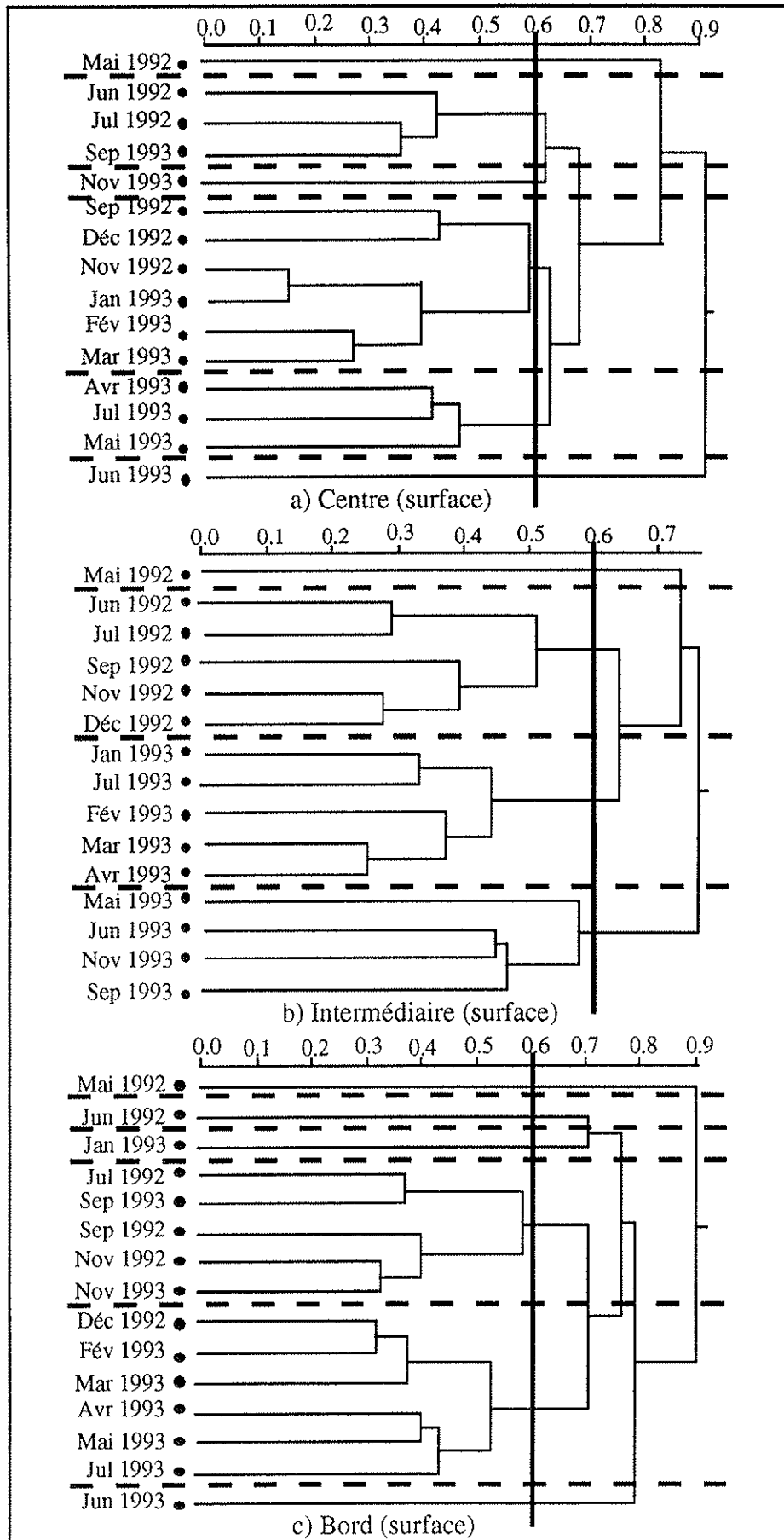


Figure 230 : Groupements à liens intermédiaires (connexité = 0,5) des mois en terme de densité macrofaunistique



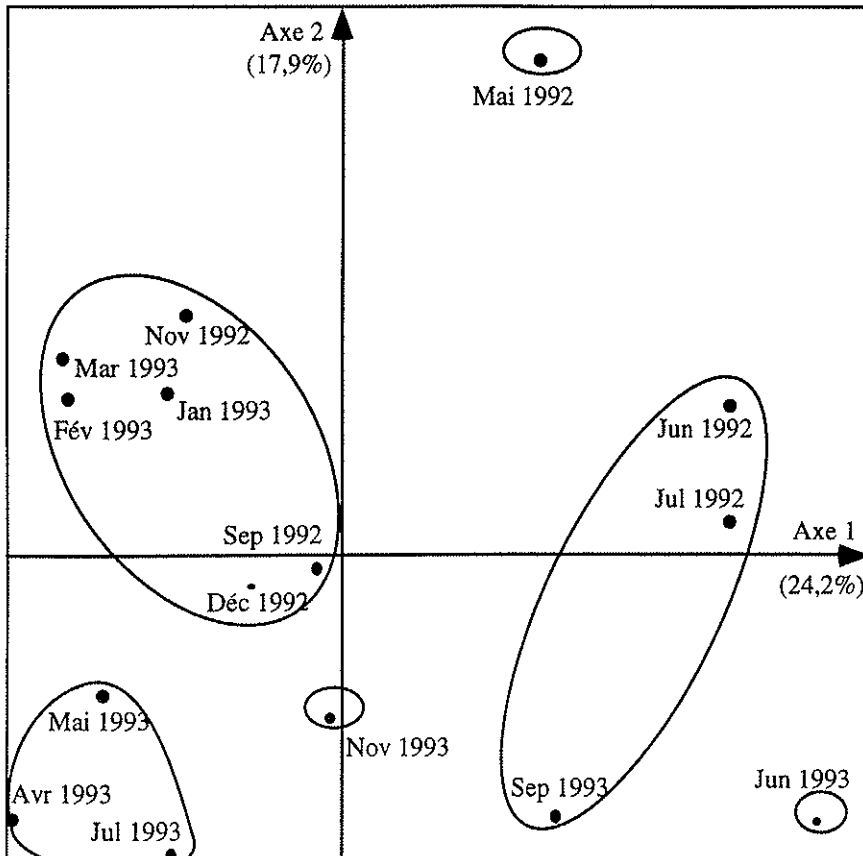


Figure 231 : Ordination en coordonn es principales des mois en terme de densit s   la station centrale

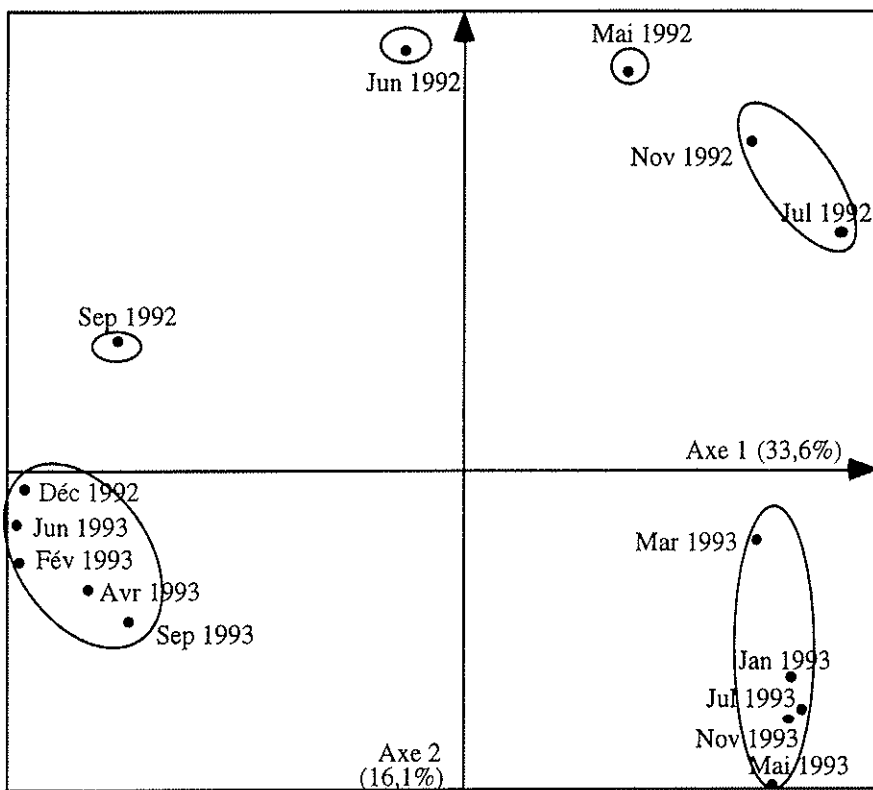


Figure 232 : Ordination en coordonn es principales des mois en terme de biomasses   la station centrale

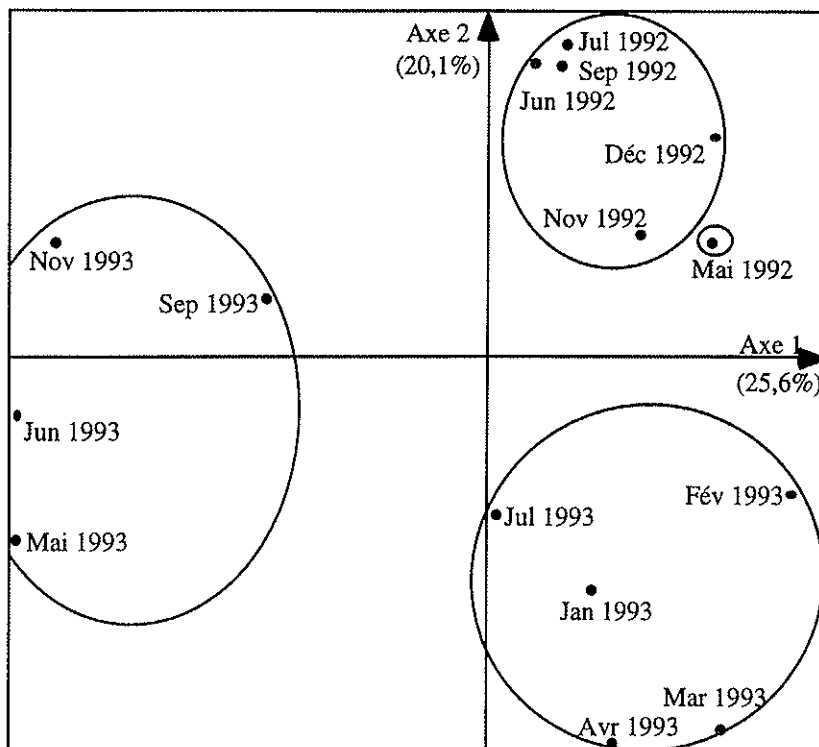


Figure 233 : Ordination en coordonnées principales des mois en terme de densités à la station intermédiaire (surface)

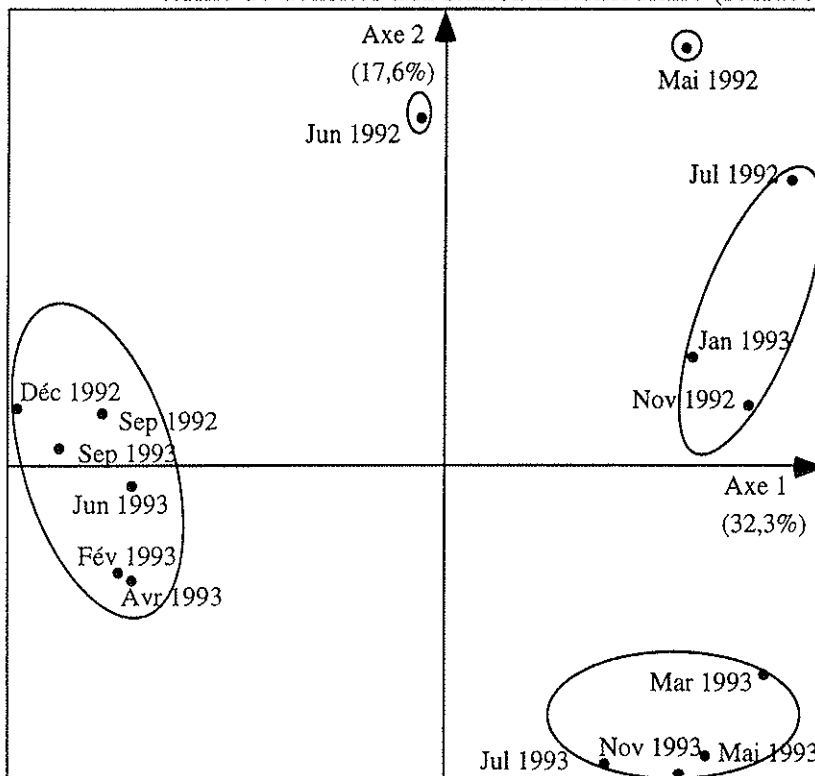


Figure 234 : Ordination en coordonnées principales des mois en terme de biomasses à la station intermédiaire (surface)

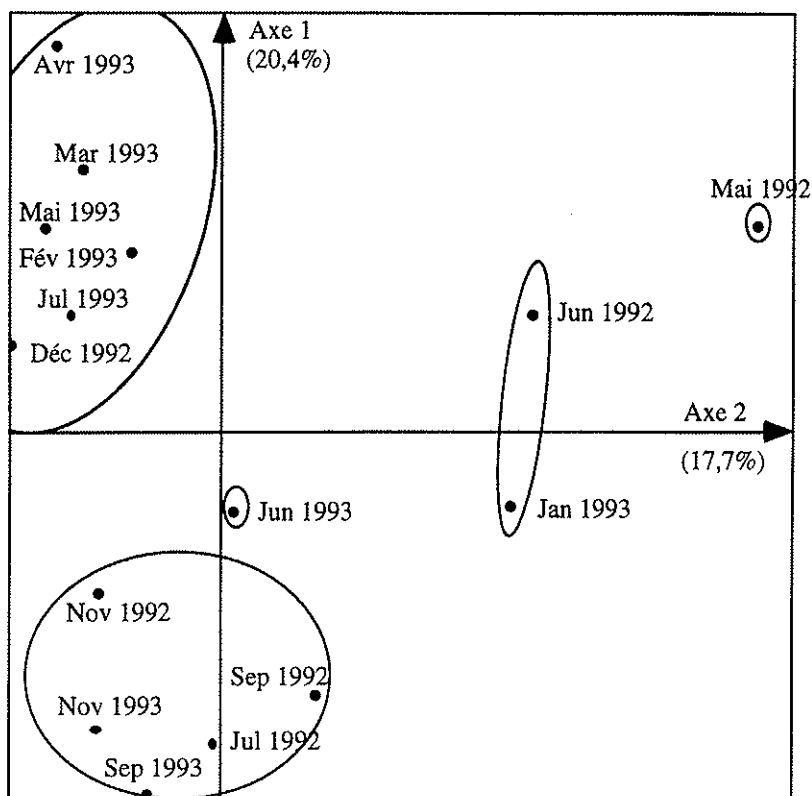


Figure 235 : Ordination en coordonnées principales des mois en terme de densités au bord de la table

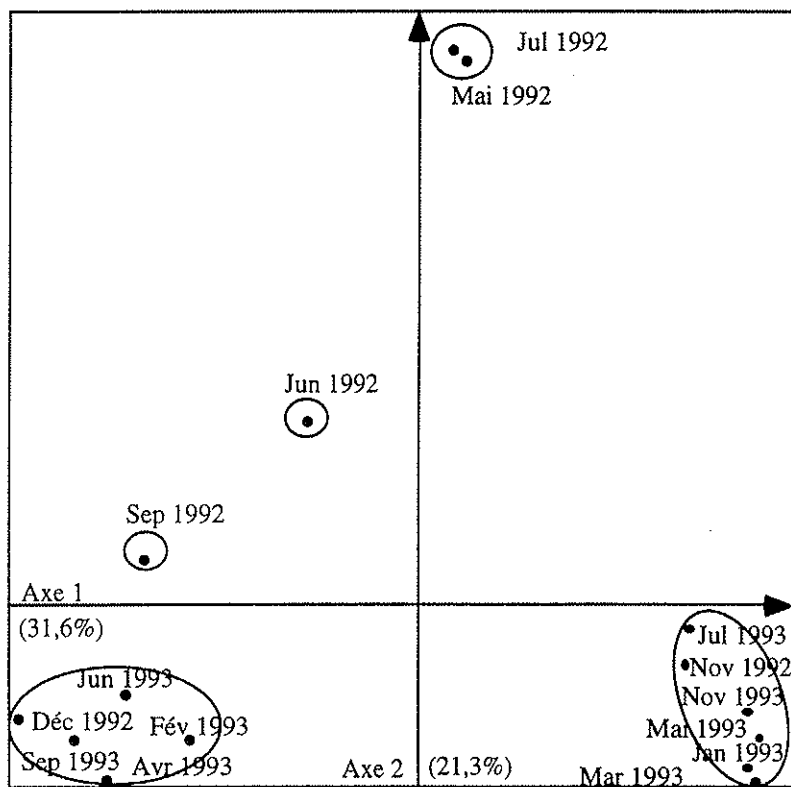


Figure 236 : Ordination en coordonnées principales des mois en terme de biomasses au bord de la table

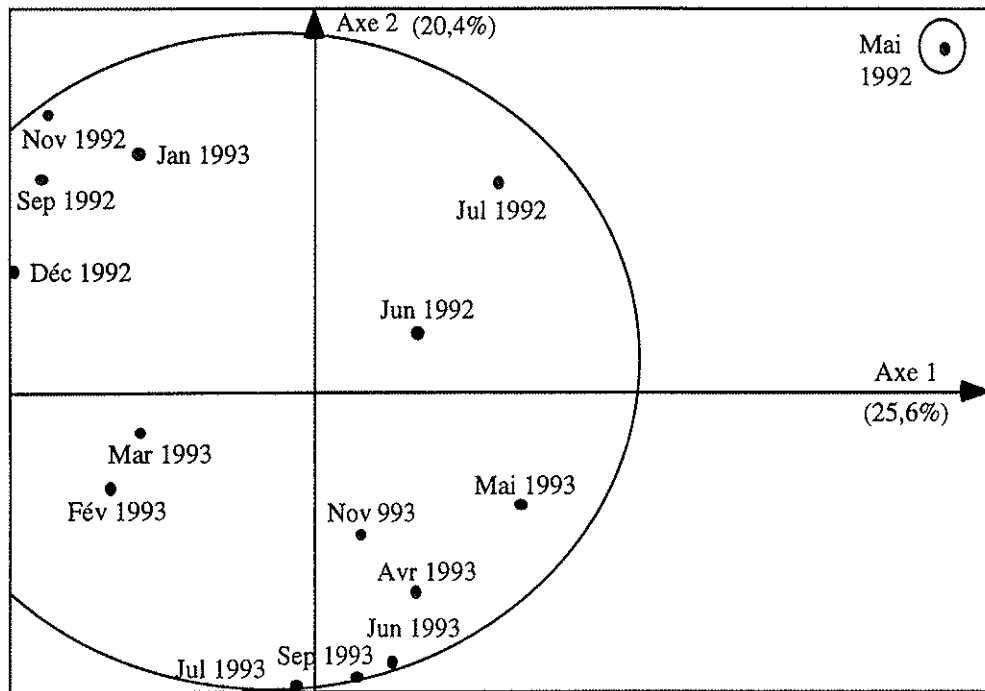


Figure 237 : Ordination en coordonnées principales des mois en terme de densités à la station intermédiaire (fond)

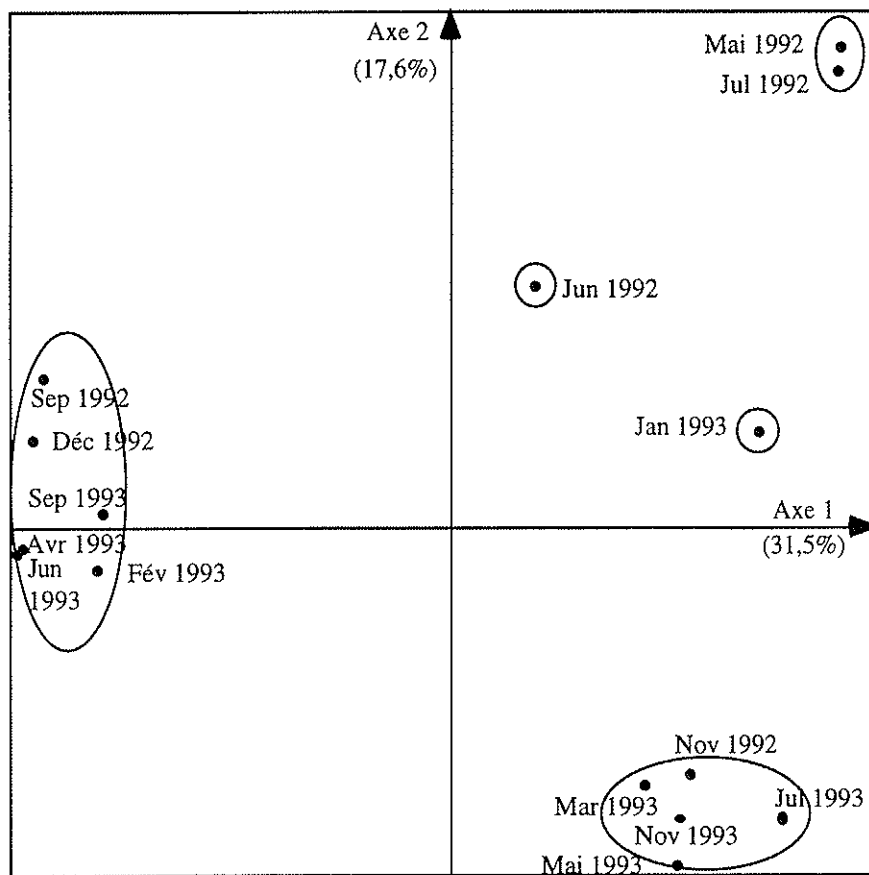


Figure 238 : Ordination en coordonnées principales des mois en terme de biomasses à la station intermédiaire (fond)

2.3. Associations biologiques

2.3.1. Résultats

L'analyse porte sur 32 espèces et 4 stations. Globalement, sur les 32 espèces, la répartition des consommateurs est la suivante : 43,7 % de suspensivores, 18,7 % de prédateurs (carnivores), 21,9 % de détritivores, 12,5 % de mixtes et 3,1 % de brouteurs. Les mêmes espèces étudiées sont conservées d'une station à l'autre, afin de permettre la comparaison des stations entre elles (recherche des dissimilarités). Soulignons que les groupes trophiques définis dans cette étude sont pris au sens large. En effet, il est difficile de déterminer avec précision le régime alimentaire des invertébrés macrobenthiques. Par exemple, un détritivore se nourrit de débris organiques, mais aussi et surtout des micro-organismes associés à ces particules (Newell, 1965). Une espèce peut changer de régime alimentaire en fonction de l'environnement (voir *Cymodoce truncata*)... Nous rappelons que les suspensivores se nourrissent de particules en suspension, de taille variable (phytoplancton, zooplancton, etc...). Les brouteurs consomment des algues benthiques; les détritivores, les détritus organiques. Les prédateurs sont ici plutôt carnivores. Enfin les "mixtes" comprennent les omnivores.

Un tableau (annexe) rassemble les tendances "r" ou "K" de chacune des espèces.

- Au centre de la table conchylicole (surface)

Les trois premiers axes de l'analyse en coordonnées principales rendent compte respectivement de 21,5 %, 16,3 % et 10,3 % de l'inertie totale des données, soit un total de 48,1 %.

Le groupement flexible fait ressortir trois groupes, dont les limites sont au seuil de la dissimilarité égale à 0,5 (Fig. 239).

Le groupe I est le plus important. Il est représenté par des espèces, recrutées au printemps 1992, à stratégie colonisatrice dominante r (13 sur 19). On observe une prédominance des suspensivores (7 sur 19), 5 prédateurs, 4 détritivores et 3 espèces mixtes. La liaison avec l'axe 1 est positive (Fig. 243).

Le groupe II est uniquement représenté par des espèces à stratégie K, dont l'installation a été tardive en 1992 (recrutement automnal ou hivernal). Les suspensivores sont dominants (3 espèces sur 5). Il y a un détritivore (*Reniera*) et un prédateur (*Nereis costae*).

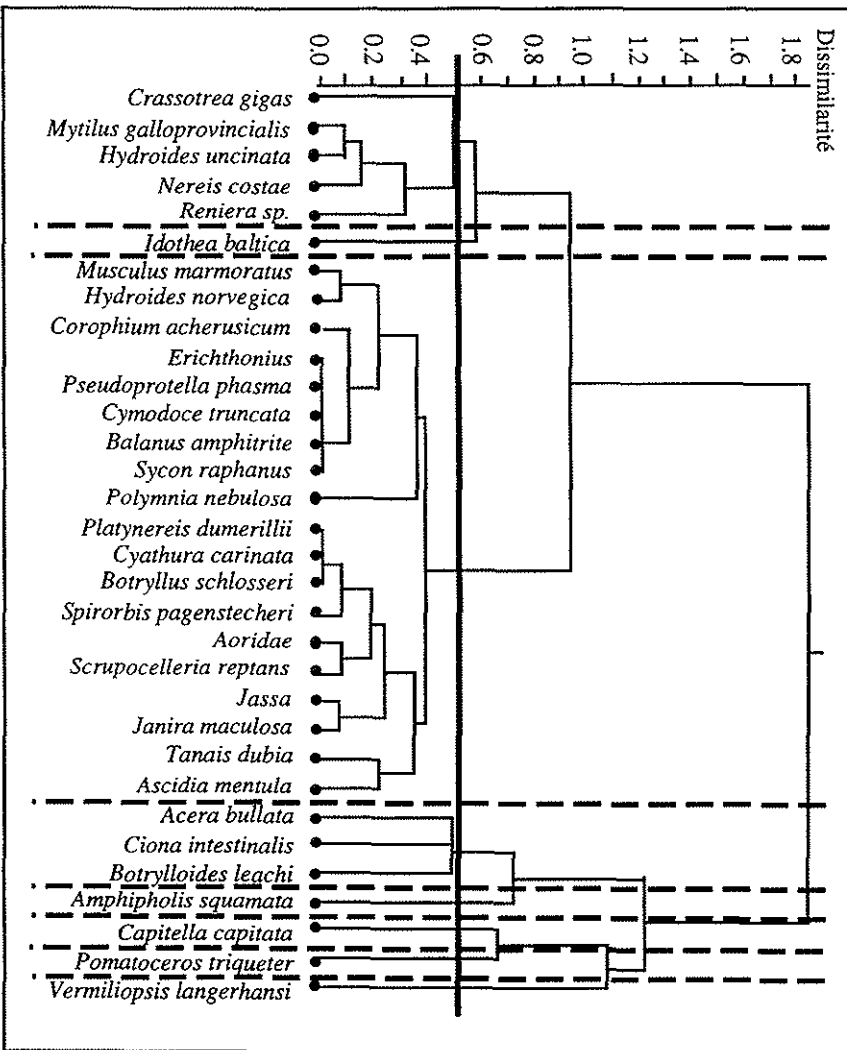


Figure 239 : Associations faunistiques au centre de la table (groupement flexible)

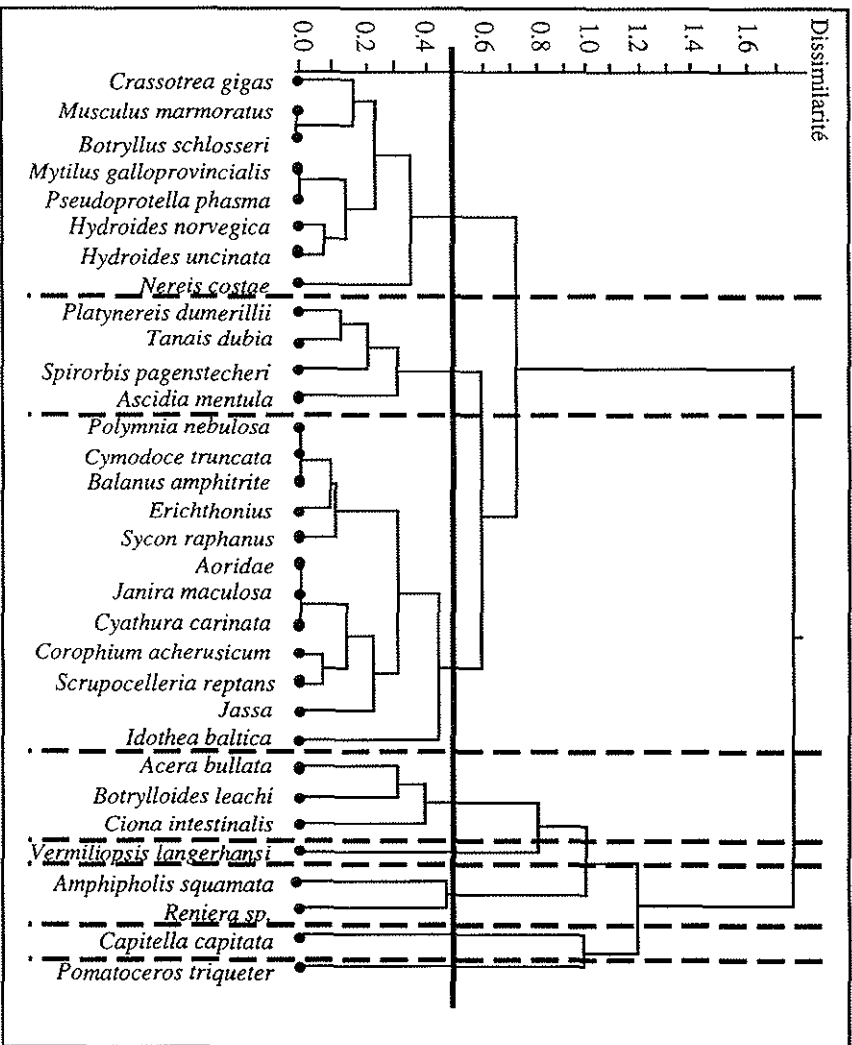


Figure 240 : Associations faunistiques au bord de la table (groupement flexible)

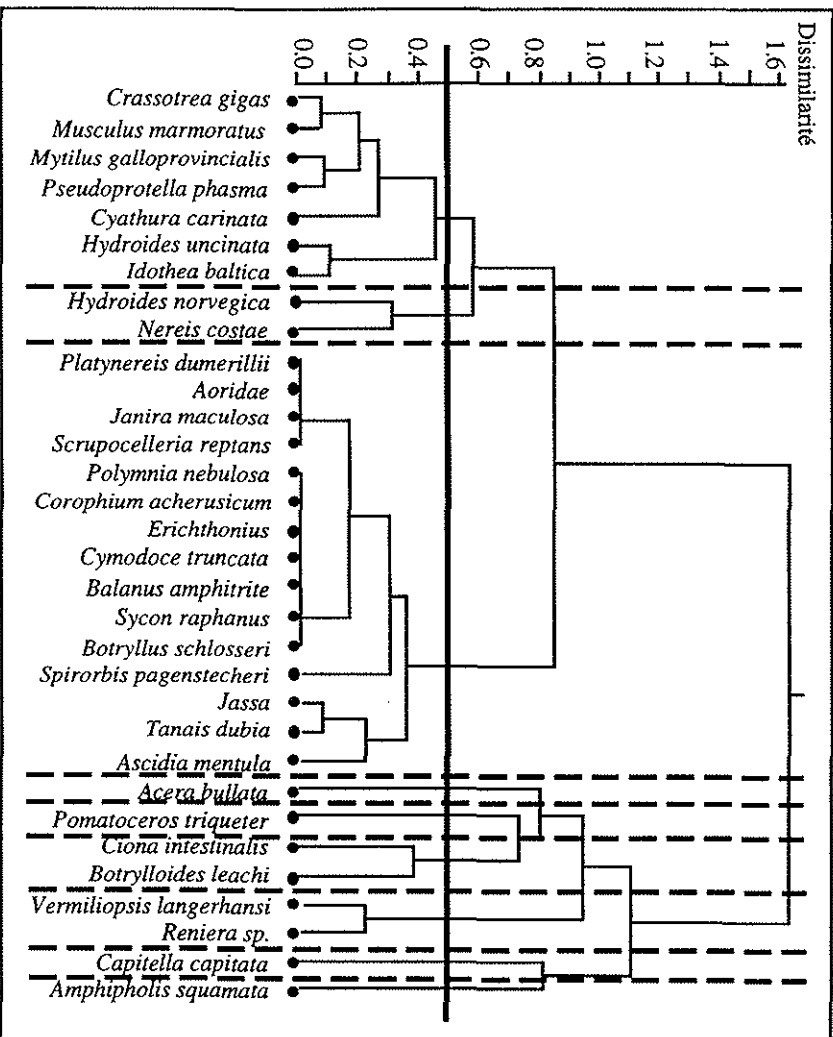


Figure 241 : Associations faunistiques à la station intermédiaire de surface (groupement flexible)

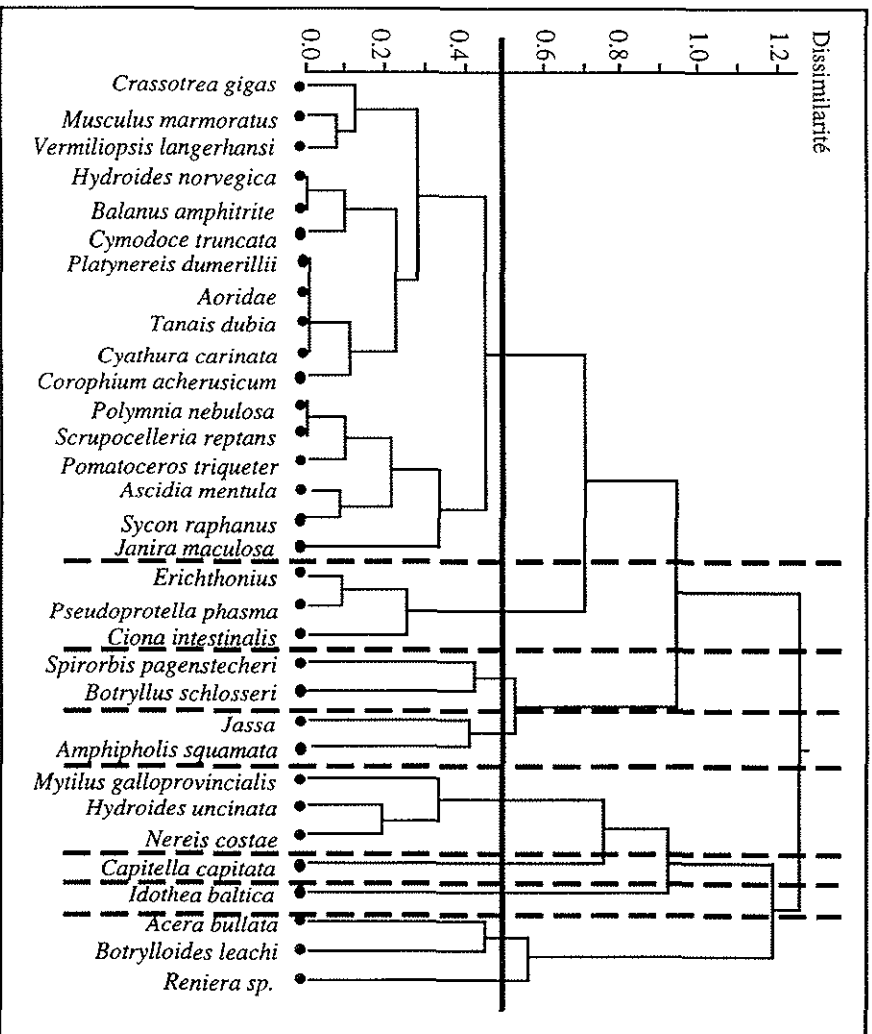


Figure 242 : Associations faunistiques à la station intermédiaire de fond (groupement flexible)

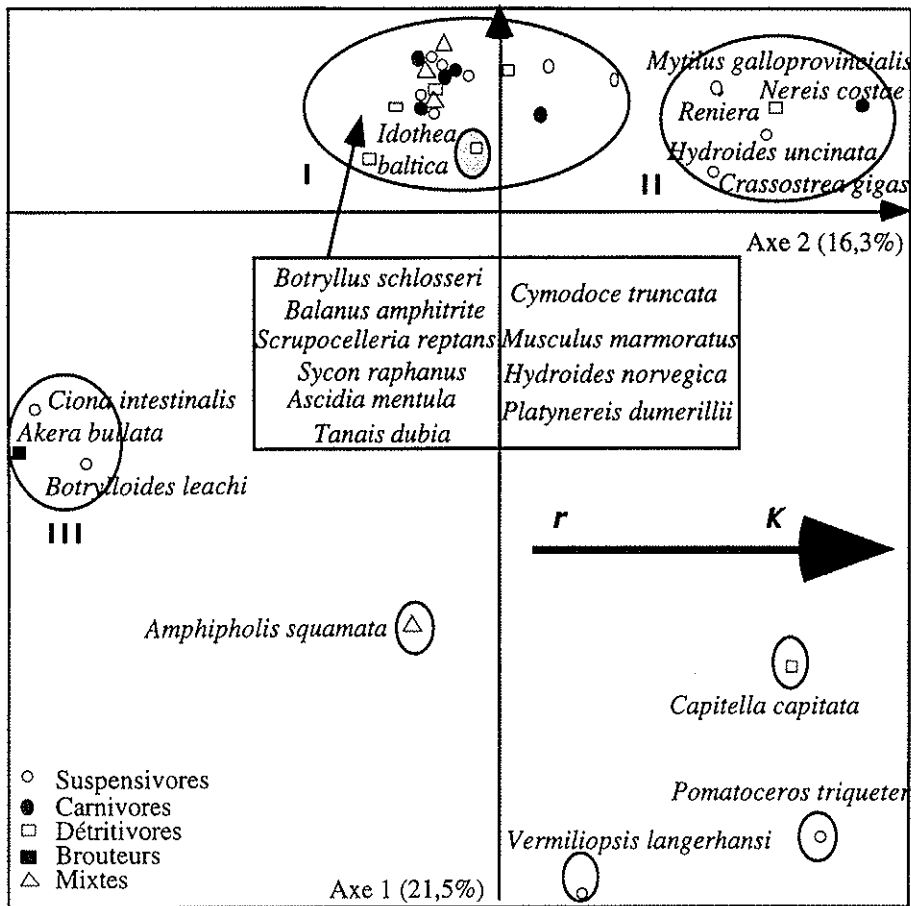


Figure 243 : Association macrofaunistiques : Centre de la table (position des espèces dans le plan factoriel 1-2)

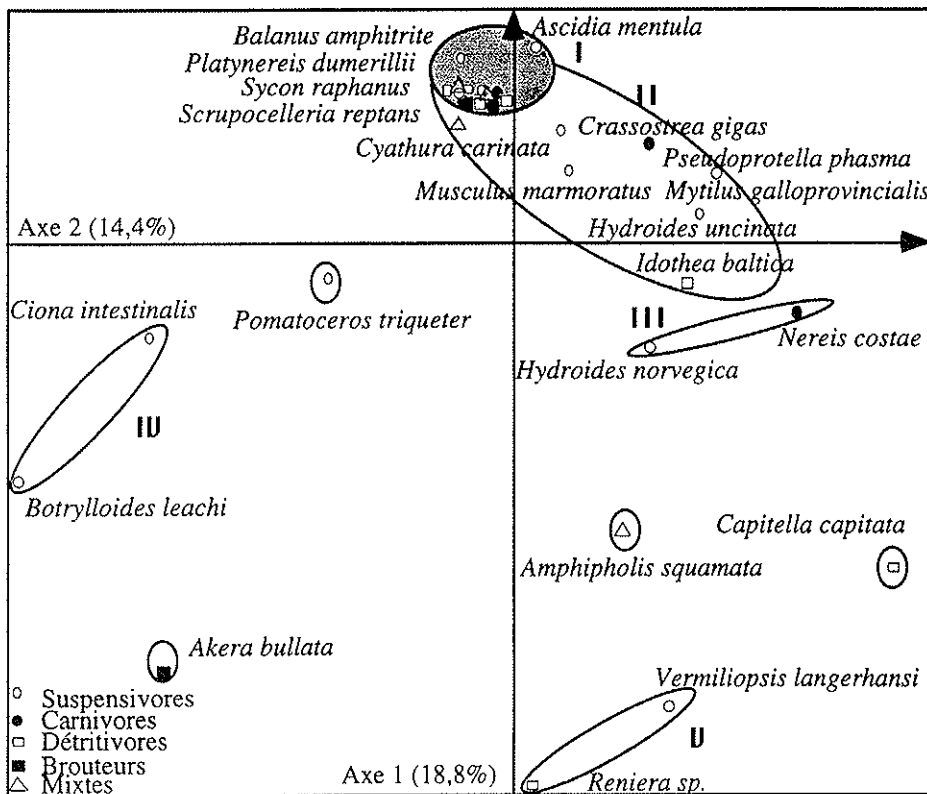


Figure 244 : Association macrofaunistiques : station intermédiaire de surface (position des espèces dans le plan factoriel 1-2)

La stratégie des espèces du groupe III et de celles qui sont isolées est uniquement *r* (espèces opportunistes et pionnières). Le groupe III (Fig. 243) est formé d'espèces surtout présentes la première année, qui comprennent deux suspensivores (*Ciona intestinalis* et *Botrylloides leachi*) et un brouteur (*Akera bullata*).

Les espèces isolées sont celles dont la présence est très aléatoire et liée à l'engraissement organique du milieu. Il s'agit du détritivore, *Capitella capitata*, du suspensivore, *Pomatoceros triqueter* et enfin d'une espèce mixte (*Amphipholis squamata*). Le crustacé isopode *Idothea baltica* est également isolé, en raison de la régularité de sa présence au cours de la seconde année (à partir d'avril 1993).

En conclusion, les suspensivores dominent au centre de la table. Sur l'axe 2 (Fig. 243), on observe une succession globale des formes opportunistes (*r*) vers les formes compétitives (*K*). Les groupes sont bien séparés, la structure est considérée comme relativement homogène au centre de la table.

- En position intermédiaire (surface)

Les trois premiers axes principaux rendent compte respectivement de 18,8 %; 14,4 % et 10,4 % de la variance totale, soit 43,6 % en tout.

Le groupement flexible fait apparaître 4 espèces isolées et 5 groupes, dont trois mineurs, c'est-à-dire formés par l'association de deux espèces seulement (Fig. 241).

Le groupe I, d'importance majeure, est formé de 14 espèces à recrutement printannier. Il y a autant de suspensivores (4 espèces) que de prédateurs et de détritivores. Une espèce est mixte. Dans ce groupe III, la stratégie *r* est largement prédominante (10 espèces sur 14).

Le groupe II réunit 7 espèces, à installation tardive (recrutement estival ou hivernal en 1992) : 4 suspensivores, 2 prédateurs et 1 espèce mixte. Ici, c'est la stratégie de type *K* qui domine (4 espèces).

L'apparition de petits groupes (III, IV, V) suppose l'existence de compétitions interspécifiques plus fortes qu'au centre même de la table (Fig. 244). On remarque, dans deux de ces groupes (IV et V), l'association d'une espèce qui se développe en hauteur et d'une autre qui adhère au substrat et privilégie la croissance en largeur. La compétition interspécifique pour une ressource est fortement pressentie. De plus, en cas d'absence de l'espèce considérée à un moment précis, on peut également supposer son exclusion du peuplement, si ses exigences écologiques sont proches de celles d'une autre espèce, plus compétitive.

Nereis costae / *Hydroides norvegica* (groupe III). Ces espèces sont absentes au printemps (on peut supposer l'exclusion compétitive de *Nereis costae* par *Platynereis dumerillii*, et celle de *Hydroides norvegica* par *Hydroides uncinata*).

Ciona intestinalis / *Botrylloides leachi* (groupe IV). Ces deux ascidies sont absentes du peuplement en hiver 1992/93 et au printemps 1993. Au contraire, à ces époques, deux autres espèces, qui ont la même niche écologique, prospèrent : on suppose l'exclusion compétitive de *B. leachi* par *Botrylloides schlosseri*, et de *Ciona intestinalis* par *Ascidia mentula*.

Reniera sp. / *Vermiliopsis langerhansi* (groupe V). L'installation durable de ces deux espèces est très tardive (juillet à novembre 1993). *Vermiliopsis langerhansi* est peu représentée en surface, mais abondante en profondeur, en particulier lorsque les autres serpules tubicoles (*Hydroides norvegica*, *Hydroides uncinata*) sont moins nombreuses. On peut supposer une compétition entre *V. langerhansi* et les espèces du genre *Hydroides*.

En ce qui concerne le spongiaire *Reniera sp.*, c'est une espèce qui exige beaucoup d'espace pour s'installer et elle est donc susceptible d'entrer en compétition avec le bryzoaire *Scrupocellaria reptans* et/ou les ascidies.

Les 4 espèces qui se détachent des groupes sont *Akera bullata*, *Capitella capitata*, *Pomatoceros triqueter* et *Amphipholis squamata*. Leur présence est aléatoire (Fig. 244).

- En bordure de la structure (surface)

Les trois premiers axes de l'ordination représentent respectivement 20,4 %, 15,1 % et 12,8 % de la variance, soit 48,3 % au total.

Cinq groupes et trois espèces isolées se distinguent (Fig. 240). Les groupes sont plus nombreux qu'en position intermédiaire. Cela suppose l'existence de fortes compétitions interspécifiques en bordure de la table.

Le groupe I (Fig. 245) contient le plus grand nombre d'espèces (12). La stratégie *r* est dominante (7 espèces). On observe plus de détritivores (4 pour 2 suspensivores, 3 prédateurs et 3 mixtes). Ces espèces sont permanentes, recrutées au printemps.

Dans le groupe II (Fig. 245), il existe autant d'espèces "*r*" que "*K*"; les suspensivores dominent largement (6 espèces sur 8) sur les prédateurs (2 espèces). Ce sont des espèces à colonisation estivale ou automnale, en 1992.

Dans le groupe III (Fig. 245), la prédominance revient aux espèces "*r*" (4 sur 5). Les suspensivores (2 espèces) ne dominent réellement pas les autres groupes trophiques : un prédateur (*Platynereis dumerillii*) et un détritivore (*Tanais dubia*) sont présents. Les

espèces du groupe III sont assez bien représentées et ont en commun leur absence en avril et mai 1993, au moment du recrutement printannier. Ce sont des espèces en forte compétition avec d'autres : *Platynereis dumerillii* avec *Nereis costae*; *Tanais dubia* avec d'autres crustacés tubicoles, tels *Cyathura carinata*, *Corophium acherusicum*; *Spirorbis pagenstecheri* avec les autres serpules; *Ascidia mentula* avec *Ciona intestinalis*...

Dans le groupe IV, il n'y a que des espèces à stratégie *r*, comprenant deux suspensivores (*Ciona intestinalis* et *Botrylloides leachi*) et le brouteur *Akera bullata*. Ces espèces sont absentes en hiver 92/93 et au printemps 93; elles ne sont pas très compétitives.

Le groupe V, d'importance moindre, réunit *Amphipholis squamata* et *Reniera* sp., qui s'installent très tardivement en 1993.

Trois polychètes sont isolées, du fait de leur rareté : *Vermiliopsis langerhansi*, *Capitella capitata*, *Pomatoceros triqueter* (Fig. 245).

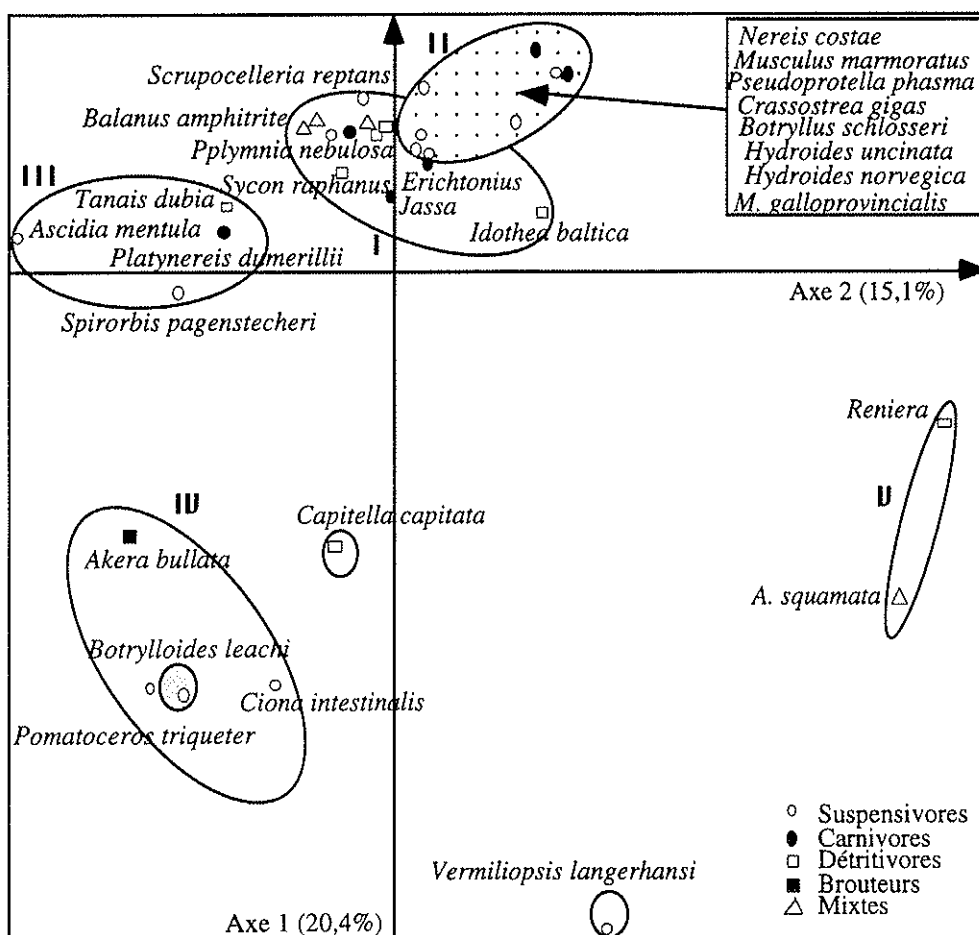


Figure 245 : Association macrofaunistique : Bord de la table (position des espèces dans le plan factoriel 1-2)

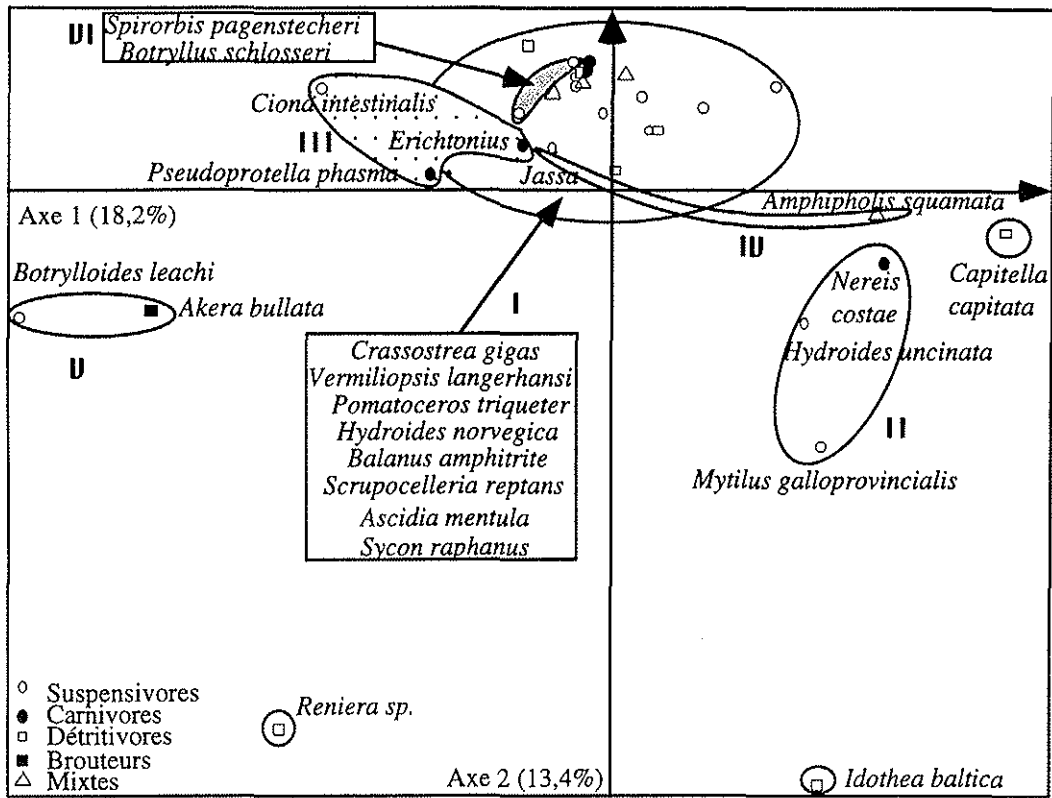


Figure 246 a) : Association macrofaunistique : station intermédiaire de fond (position des espèces dans le plan factoriel 1-2)

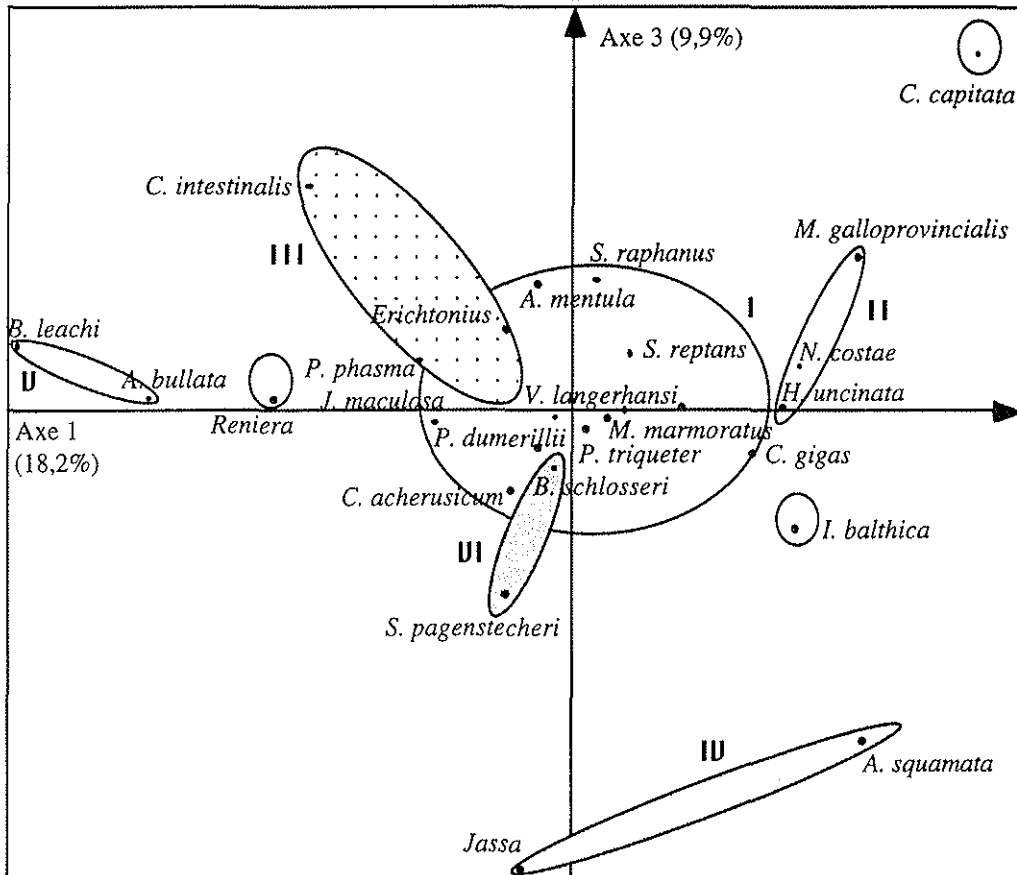


Figure 246 b) : Association macrofaunistique : station intermédiaire de fond (position des espèces dans le plan factoriel 1-3)

- Au niveau du fond (position intermédiaire)

L'ordination sur les trois premiers axes principaux prend en compte 41,5 % de la variance (18,2, 13,4 et 9,9 % respectivement).

Le groupement flexible (au seuil de dissimilarité égal à 0,5) fait ressortir 4 espèces isolées et 5 groupes (Fig. 242), qui sont mieux discriminés par les axes 3 et 1 (Fig. 246 a et b). Ce qui suppose l'influence d'un facteur écologique supplémentaire (associé à l'axe 3), qui n'intervient pas en surface : la profondeur vraisemblablement, avec tout ce qu'elle implique (atténuation de la lumière, diminution de la couverture algale, turbidité plus forte, biodéposition et matière organique plus abondante, etc...).

La zone proche du fond semble donc être le siège de phénomènes de sélections spécifiques, sous l'influence des contraintes environnementales.

Dans le groupe I (17 espèces permanentes, à recrutement printannier ou estival), les consommateurs se répartissent ainsi : 8 suspensivores, 3 mixtes, 4 détritivores et 2 prédateurs (*Platynereis dumerillii*, *Microdeutopus anomalus*); il y a moins d'espèces "K" (7) que "r" (10).

Dans le groupe II, on trouve la répartition suivante : 2 suspensivores (*Mytilus galloprovincialis*, *Hydroides uncinata*) et un prédateur (*Nereis costae*) ; ici, la stratégie "K" domine; leur installation sur les plaques a été tardive en 1992 (recrutement hivernal). Dans les groupes III, IV et V, de moindre importance, la stratégie "r" est unique.

Au sein du groupe III, la dominance est exercée par les prédateurs (*Erichthonius* et *Pseudoprotella phasma*), contre un suspensivore (*Ciona intestinalis*); ces espèces sont saisonnières.

Le groupe IV est représenté par un prédateur (*Jassa*) et une espèce mixte (*Amphipholis squamata*) ; leur présence est irrégulière.

Akera bullata (brouteur) et *Botrylloides leachi* (suspensivore) forment le groupe V; ces deux espèces sont présentes uniquement au cours des premiers et des derniers mois d'immersion.

Les espèces isolées sont *Reniera sp.* (dont la présence est notée uniquement au cours des derniers mois d'immersion), *Capitella capitata* et *Amphipholis squamata* (espèces très localisées dans le temps), *Idothea baltica* (très rare).

2.3.2. Discussion

Ces associations spécifiques mettent en évidence une structure trophique des peuplements plus homogène dans la zone centrale de la table d'élevage, avec la dominance nette des

suspensivores. On y observe aussi une évolution régulière des formes opportunistes vers les formes compétitives. La zone périphérique de la table est caractérisée par des peuplements plus perturbés : la structure est hétérogène, les suspensivores ne sont pas toujours dominants. L'évolution des formes opportunistes vers les formes compétitives est moins tranchée qu'au centre.

On peut distinguer au sein de la table :

* Les espèces permanentes, à colonisation précoce (recrutement printannier)

Dans les eaux de surface, les espèces communes aux trois stations sont les suivantes :

* parmi les crustacés : *Erichthonius*, *Cymodoce truncata*, *Balanus amphitrite amphitrite*, *Corophium acherusicum*, *Cyathura carinata*, *Aora typica* (Aoridae), *Jassa*, *Janira maculosa*, *Tanais dubia*;

* *Sycon raphanus* (spongiaire);

* *Polymnia nebulosa* (polychète sédentaire et tubicole), *Platynereis dumerillii* (polychète errante, tubicole au moment de la reproduction), *Spirorbis pagenstecheri* (serpule tubicole);

* *Scrupocellaria reptans* (bryozoaire dressé);

* *Ascidia mentula* (ascidie solitaire).

Toutes ces espèces sont également communes avec la station du fond, sauf les crustacés *Jassa* et *Erichthonius* qui caractérisent les peuplements de surface. Tandis que les polychètes tubicoles *Vermiliopsis langerhansi* et *Pomatoceros triqueter* caractérisent la communauté du fond.

* Les espèces permanentes, à colonisation tardive (recrutement estival, automnal ou hivernal)

Aux stations superficielles et profondes, les espèces communes sont les pélécy-podes *Crassostrea gigas* et *Mytilus galloprovincialis*; les polychètes *Hydroides uncinata* et *Nereis costae* .

* Les espèces permanentes, à colonisation mixte (c'est-à-dire qui apparaissent plus précocément à certaines stations et plus tardivement aux autres)

Il s'agit du pélécy-pode *Musculus marmoratus*; des polychètes *Hydroides norvegica*; de l'ascidie coloniale *Botryllus schlosseri*...

* Les espèces irrégulières (saisonniers, aléatoires)

Dans les peuplements de surface : le gastéropode *Akera bullata*; les ascidies *Ciona intestinalis* et *Botrylloides leachi*, l'échinoderme *Amphipholis squamata*.

Dans les communautés du fond : les crustacés *Erichthonius*, *Jassa*, *Pseudoprotella phasma*; les ascidies *Botryllus schlosseri* et *C. intestinalis*; l'ophiure *A. squamata*, les polychètes *Capitella capitata* et *Spirorbis pagenstecheri*.

* Les espèces des stades ultimes de la colonisation

Il s'agit, aussi bien en surface qu'au fond, des spongiaires *Reniera* sp. et d'*Ulosa stuposa*. Egalement une espèce susceptible de leur être associée, le crustacé *Colomastix pusilla*. *U. stuposa* et *C. pusilla* n'ont pas été inclus dans l'analyse mais leur apparition dans le fouling est tardive, comme celle de *Reniera*.

* Les espèces rares

En surface : les polychètes *Vermiliopsis langerhansi*, *Pomatoceros triqueter*, *Capitella capitata*.

Au fond : le crustacé isopode *Idothea baltica*.

Les associations biologiques mettent en évidence une structure plus hétérogène dans les zones périphériques superficielles de la table, ainsi qu'au voisinage du fond. A ces niveaux, les compétitions pour les ressources sont très fortes (montrées par un nombre supérieur de groupes, les espèces en compétition se trouvent généralement dans des groupes distincts).

Les espèces à stratégie *r* dominant au sein des groupes spécifiques, sauf chez les espèces permanentes, à colonisation tardive (elles sont plus spécialisées dans l'utilisation de la ressource, par exemple elles sont plus exigeantes en qualité nutritive).

Au sein du groupe formé par les espèces permanentes, à colonisation précoce, dans les eaux superficielles, la répartition trophique varie dans l'espace. Au centre, on observe une dominance des suspensivores; en position intermédiaire, il existe un équilibre entre les différents consommateurs. En bordure de la table, ce sont les détritivores qui exercent une prédominance.

En profondeur, les suspensivores (polychètes et ascidies) dominant et sont suivis par les détritivores. Mais cette dominance des suspensivores n'est qu'apparente, car dans l'analyse, toute une faune très particulière, liée aux substrats envasés (petites polychètes détritivores et prédatrices) n'a pas été prise en compte, étant clairement associée aux peuplements de fond et non de la surface, d'où elle était absente.

3. Espèces caractéristiques de la biocénose "Table Conchylicole"

Au terme de cette étude, un certain nombre d'espèces sont apparues représentatives de l'écosystème Table Conchylicole (espèces permanentes). Nous en dressons la liste ci-dessous.

Mollusques : *Crassostrea gigas*, *Mytilus galloprovincialis*, *Modiolus adriaticus*, *Modiolus barbatus*, *Musculus marmoratus*.

Crustacés : *Balanus amphitrite*, *Cymodoce truncata*, *Corophium acherusicum*, *Amphitoe vaillanti*, *Erichthonius brasiliensis*, *Eurystheus maculatus*, *Janira maculosa*, *Munna*, *Anthura nigropunctata*, *Aoridae*, *Cyathura carinata*, *Tanais dubia*, *Lysianassa ceratina*, *Lilljeborgia della-vallei*, *Pseudoprotella phasma*, *Dexamine spinosa*, *Idothea baltica*, *Stenothoe monoculoides*, *Mysis*.

Polychètes : *Hydroides norvegica*, *Hydroides uncinata*, *Platynereis dumerillii*, *Syllis prolifera*, *Polymnia nebulosa*, *Grubea limbata*, *Exogone gemmifera*.

Echinodermes : *Amphipholis squamata*.

Ascidies : *Ciona intestinalis*, *Phallusia mamillata*, *Botryllus schlosseri*.

Bryozoaires : *Scupocellaria reptans*.

Les figures 247 et 248 montrent respectivement l'évolution de la densité totale et de la biomasses totale, en ne tenant compte que des espèces caractéristiques. De même, les figures 249 et 250 montrent les résultats de la diversité calculée à partir des densités et des biomasses de ces mêmes espèces. La comparaison avec les figures 207, 208, 213 et 215 révèle peu de différences dans l'évolution des courbes. Ce sont bien les espèces caractéristiques qui sont responsables de la physionomie des peuplements.

Figure 247 : Densité totale (espèces caractéristiques)

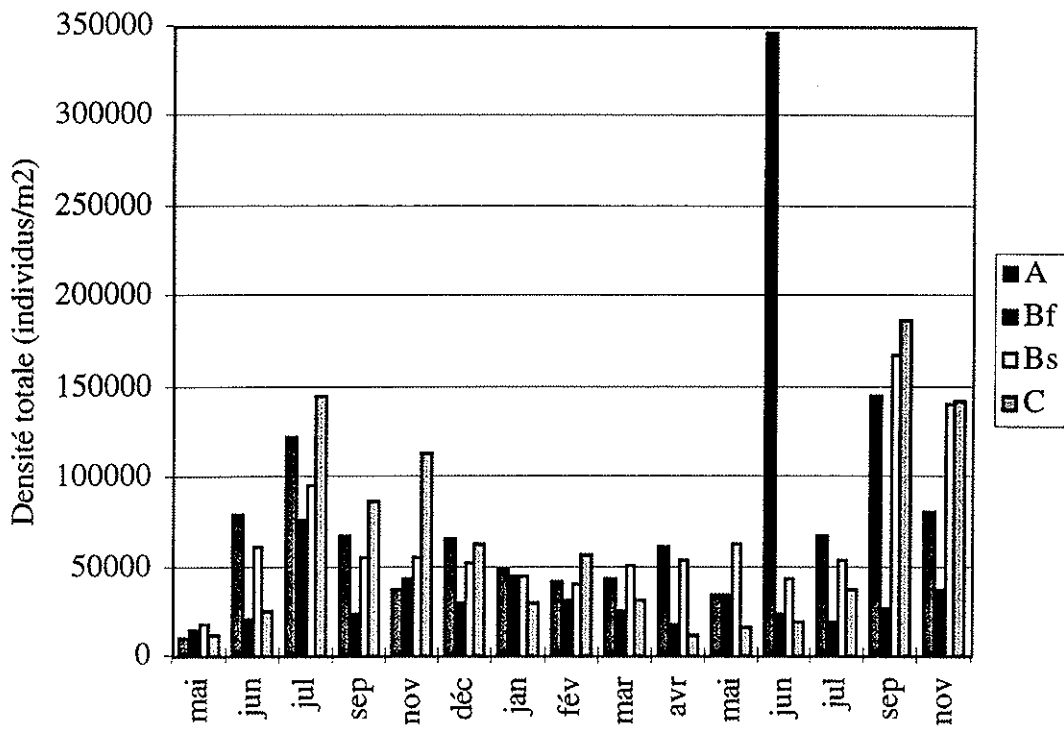


Figure 248 : Biomasse totale (espèces caractéristiques)

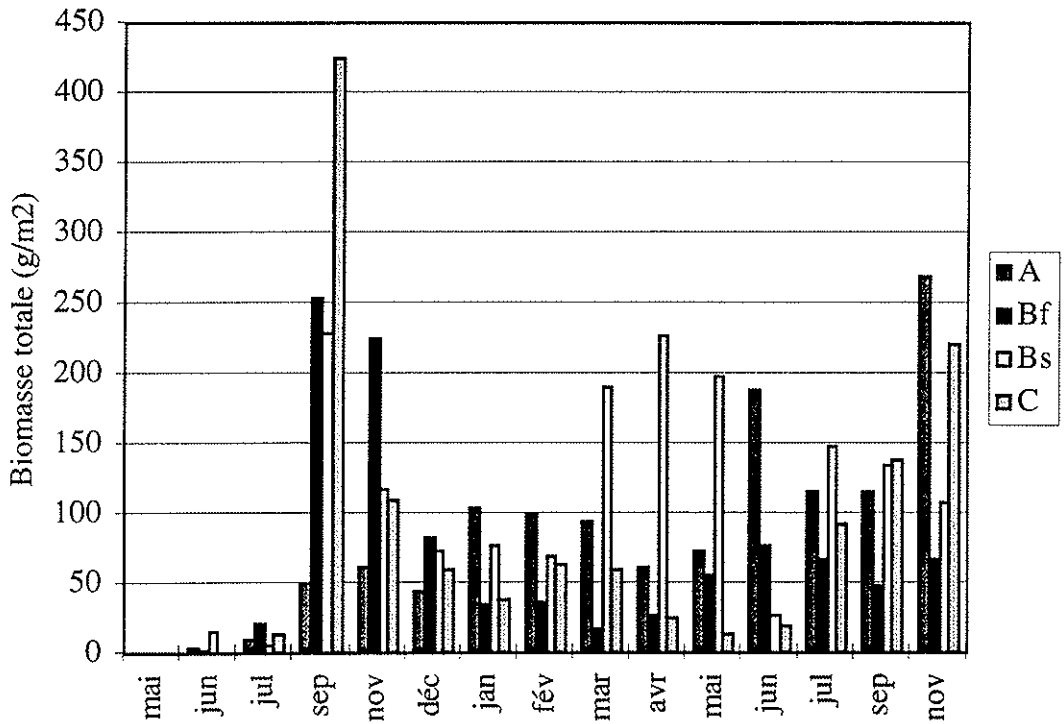


Figure 249 : Indice de diversité de Shannon calculé sur les effectifs des espèces caractéristiques de la biocénose "Table"

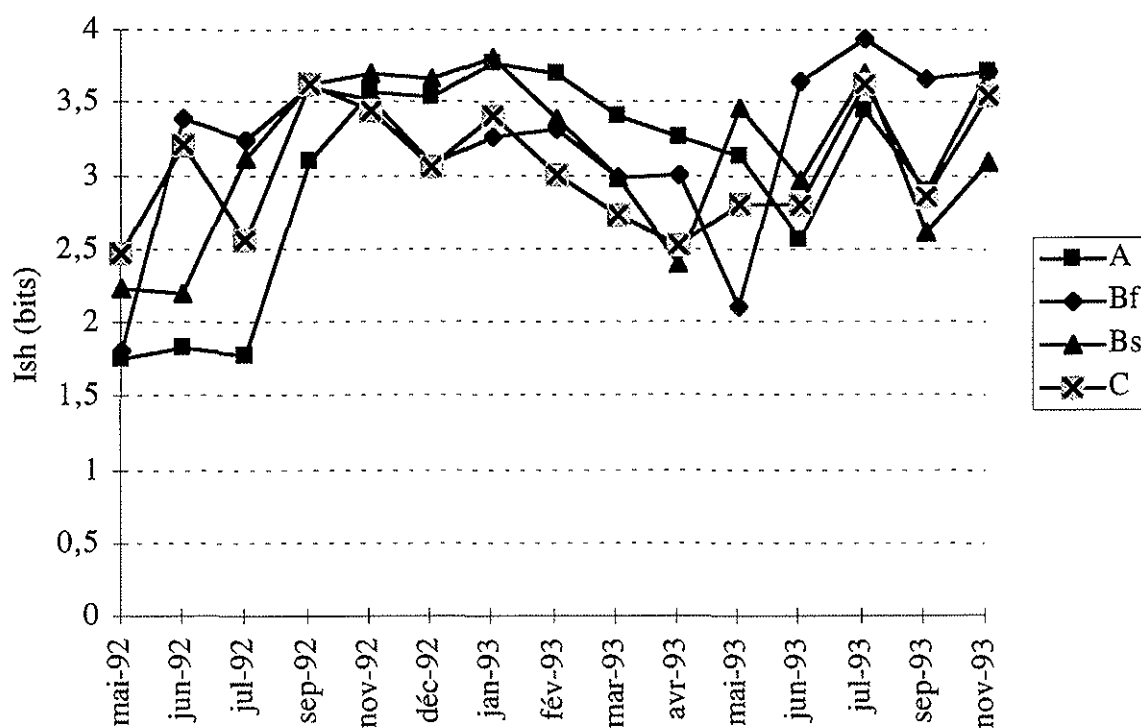
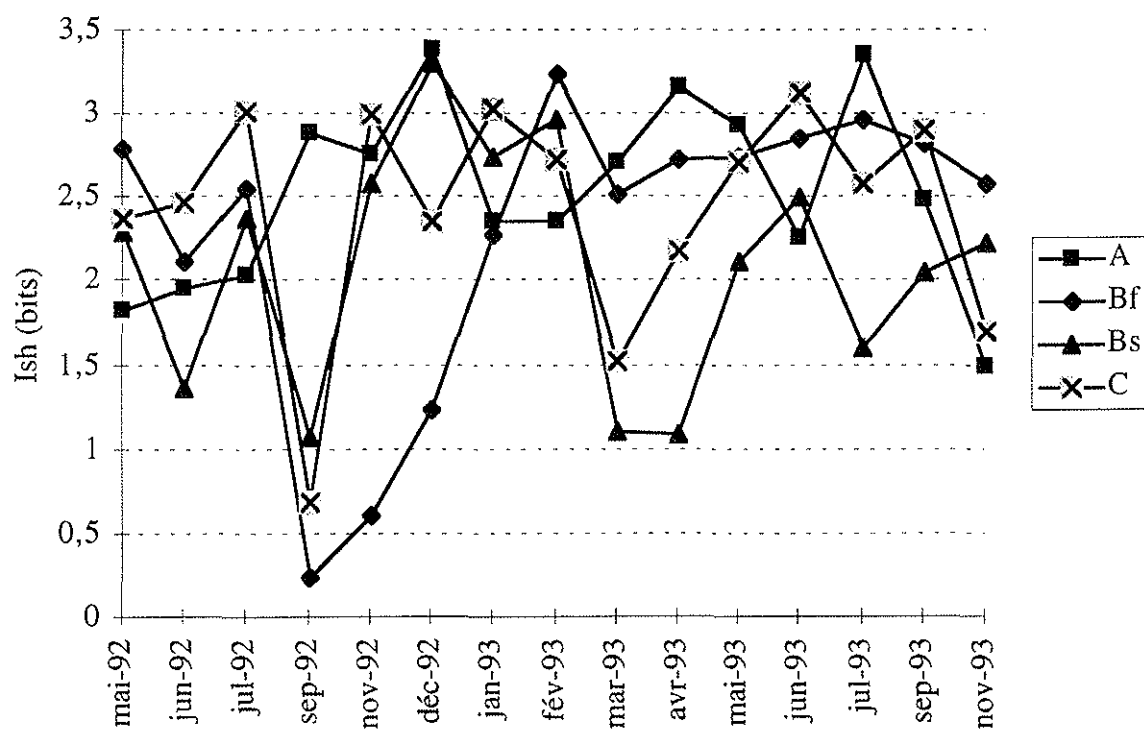


Figure 250 : Indice de diversité de Shannon calculé sur les biomasses des espèces caractéristiques de la biocénose "Table"



U. SYNTHÈSE, DISCUSSION ET CONCLUSION SUR LE MACROBIOFOULING

Cette partie de l'étude est consacrée aux peuplements macrobenthiques des substrats durs (macrofouling et espèces associées) d'une table conchylicole de l'étang de Thau et apporte certains éclaircissements sur son organisation spatio-temporelle et trophique.

Le macrofouling a été étudié sur des collecteurs en plaque. On aurait pu utiliser, au lieu de ces derniers, des huîtres vivantes ou mortes, collées sur des cordes. Mais en dehors des considérations pratiques qui nous ont amenés à employer des plaques expérimentales (voir chapitre II : Méthodologie), il faut bien comprendre que les espèces associées aux huîtres ne leur sont pas spécifiques, qu'elles appartiennent à des genres qui sont cosmopolites et rencontrés sur n'importe quel type de substrat dur, artificiel ou naturel, vivant ou non. Sur le terrain, nous avons, bien sûr, vérifié que les mêmes espèces se rencontraient sur les huîtres et les collecteurs. Par ailleurs, Balakrishnan-Nair *et al.* (1984) ont comparé l'intensité du fouling sur des valves vivantes et mortes d'une huître (*Crassostrea madrasensis*). Ils indiquent une moyenne de 118 % sur des valves vivantes et de 127 % sur des huîtres mortes. Ces pourcentages ne sont pas significativement différents et ces auteurs expliquent que le choix du substrat et l'installation des principaux groupes sont principalement opportunistes. Ils montrent aussi que les balanes dominent, que les huîtres soient vivantes ou mortes. Dans notre étude, nous ne nous sommes pas intéressés à évaluer exactement la quantité de "fouling" sur les huîtres, car les variations quantitatives existent entre les huîtres, en fonction de leur âge (taille), de leur position au sein de la table, de la localisation géographique de la structure. Tout au plus, avons nous fourni une première idée sur les gammes de variations quantitatives (numériques et pondérales) du macrofouling lié aux élevages conchylicoles... L'objectif principal de l'étude était de démontrer l'existence ou non d'une organisation biologique au sein d'une table conchylicole. Pour cela, il fallait travailler de manière identique pour effectuer les comparaisons entre les stations d'étude, et l'emploi des collecteurs, tel qu'il a été défini, le permettait.

Les indices globaux (richesse spécifique, densité, biomasse, diversité et équitabilité) ont permis de caractériser et de comparer les peuplements macrobenthiques en chacune des stations d'étude de la table conchylicole.

La richesse spécifique est relativement plus élevée dans les eaux de fond qu'en surface. Ceci s'explique par l'abondance qualitative de polychètes, en particulier des espèces liées habituellement aux substrats meubles. Il y donc en fait, adjonction à la population de substrat dur d'une faune de substrat meuble qui s'installe dans les dépôts sédimentaires des anfractuosités du biofouling. La matière organique est piégée dans ces dépôts et elle est recyclée par les bactéries (notamment les nitrifiantes) et le macrobenthos (Mazouni, 1995).

Dans les eaux superficielles, la périphérie de la structure d'élevage se présente comme étant la plus enrichie en nombre d'espèces, au cours des premiers mois d'immersion, la plus appauvrie par la suite, à cause des compétitions interspécifiques exclusives.

La moyenne des densités est plus faible au voisinage du fond, par rapport à la surface, sauf en ce qui concerne les ascidies. Elle ne présente pas des différences significatives entre les stations superficielles. Le cycle global de la densité totale présente des valeurs croissantes au printemps, au cours des deux années consécutives, et en automne, la seconde année seulement. La phase hivernale est caractérisée par une intensité relativement basse et des variations faibles de la densité.

La moyenne des biomasses totales mesurées ne varie pas de manière significative entre les diverses stations. Plus spécifiquement, les seules différences qui existent concernent les mollusques, dont la biomasse apparaît plus faible en bordure superficielle et en profondeur, les bryozoaires et les spongiaires (plus abondants en position intermédiaire de surface). Globalement, la biomasse est plus faible en hiver et plus importante au printemps et à l'automne.

L'abondance numérique et pondérale des espèces est souvent telle qu'elle autorise l'hypothèse de l'existence de phénomènes de compétition inter- et intraspécifique pour les ressources disponibles (espace et nourriture).

La moyenne des mesures de la diversité, appliquée aux densités, est significativement plus élevée sur les collecteurs immergés en profondeur. Sur l'ensemble des stations, la diversité présente une grande variabilité temporelle. Souvent, l'hétérogénéité physique des milieux joue un rôle déterminant (Barbault, 1981). Dans notre cas, nous avons vu qu'il s'agit pour les substrats durs se situant au voisinage du fond, de la superposition de deux types de milieux : meuble sur dur, avec l'accumulation de particules sédimentées, qui augmente au cours du temps, et forme une couche vaseuse (analogue à la "litière", en milieu terrestre). L'importance (pour le fouling) de l'accumulation de vase et de détritiques au niveau de la surface du substrat, sur la dynamique des larves qui s'installent, a d'ailleurs été soulignée par Loveland et Shafto (1984). Dans les eaux superficielles, les "crises" printanières et le degré d'épibiose interviennent dans l'accroissement de la richesse et la diversité des peuplements. Les frondes des algues, les tests durs des mollusques ou des balanes, les tuniques des ascidies solitaires offrent autant de substrats qui augmentent la surface disponible et la complexité structurale.

D'une manière générale, il apparaît une nette opposition entre les stations de la surface et celle du fond.

Qualitativement et globalement, au sein de la table, la colonisation des surfaces dures est réalisée en plusieurs étapes.

La première étape de colonisation n'est pas mesurable dans le cadre de cette étude car elle est le fait de bactéries, de protozoaires et de spores algales ou de propagules (Davis et al., 1989; Murugan *et al.*, 1992).

Le stade du film bactérien, d'après plusieurs auteurs (Mihm *et al.*, 1981; Colwell, 1986...), facilite l'installation du biofouling. La colonisation bactérienne dépend de paramètres environnementaux, comme la vitesse du courant. Wolfaardt et Cloete (1992) ont montré que le taux de colonisation des bactéries est plus élevé lorsque le flux est nul, et qu'il décroît avec l'augmentation de la vitesse du courant. Il serait intéressant de mesurer et de comparer la concentration bactérienne au centre et en bordure de la table conchylicole. En effet une concentration plus importante en position centrale pourrait confirmer le "confinement" à ce niveau.

En termes de confinement, au sens de Guelorget et Perthuisot (1983, 1992), l'ensemble des peuplements macrobenthiques comportent des espèces classées en zone II et zone III (Guelorget et Perthuisot, 1983). Ceci est conforme à la zonation globale de l'étang de Thau qui situe les tables conchylicoles à cheval sur les limites des zones II et III (Guelorget *et al.*, 1994). Une seule espèce tend à dénoter un confinement plus élevé : il s'agit de *Balanus amphitrite* (caractéristique de la zone IV). Or, cette espèce est bien représentée à la station centrale de la table conchylicole.... Le confinement peut se traduire au sein de la table par une diminution des flux trophiques ainsi que des larves et des propagules...

Les étapes suivant le stade bactérien dépendent des flux de spores algales, de propagules, et de larves des invertébrés benthiques qui déterminent en premier lieu les communautés qui s'installent sur les substrats durs. Les algues, notamment les diatomées coloniales sessiles (*Navicula sp.*, *Licmophora sp.*, ...), s'installent en pionnières et sont présentes à toutes les stations, avec une prédominance en bordure de la table. La composition spécifique des diatomées peut être connue dès les premiers jours d'immersion (Petrova-Karadzova, 1977), ce qui souligne l'installation très rapide des diatomées. La présence d'un film de diatomées sessiles et de bactéries est capable d'induire (de favoriser) la colonisation de certaines espèces macrobenthiques, comme le bryozoaire *Bugula neritina* (Kitamura et Hirayama, 1987 a). Le microphytobenthos peut favoriser l'installation du zoobenthos car il peut constituer une source de nourriture potentielle pour les herbivores, mais également parce qu'il est un producteur d'oxygène (Barranguet, 1994).

Le polychète tubicole, *Spirorbis pagenstecheri*, s'installe également en pionnier mais il est rapidement "étouffé" par le développement ultérieur d'autres colonisateurs (ascidies...) qui le recouvrent et bloquent ses mécanismes de filtration. Ces étapes marquées par les diatomées et les spirorbes correspondraient au modèle de facilitation de Dean et Hurd (1980), selon lequel les premiers colonisateurs induisent l'installation des suivants, lesquels rendent les conditions non appropriées à leurs prédécesseurs.

La troisième étape est marquée par l'apparition des macrophytes (*Cutleria multifida*, *Ectocarpus siliculosus*, *Giffordia sp.*).

La quatrième concerne l'installation des ascidies, des bryozoaires et des spongiaires. En ce qui concerne les bryozoaires, Menon (1990) rapporte que, généralement, ils ne se distribuent pas au hasard (les larves montrent une spécificité dans le choix du substrat), sauf quelques espèces qui font toujours partie d'un fouling.

La cinquième étape se manifeste par l'apparition des espèces associées (crustacés et polychètes), qui trouvent une niche favorable à leur développement dans le milieu recréé sur les substrats durs par les algues, les ascidies et les bryozoaires.

Toutes ces étapes se déroulent dans les deux à trois premiers mois d'immersion. Ensuite la physionomie des peuplements est marquée par la dominance pondérale d'une ou deux espèces, d'abord des ascidies (*Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*), puis le bryzoaire *Scrupocellaria reptans* et le spongiaire *Reniera sp.*

Les interactions interspécifiques peuvent suivre plusieurs modalités. Lorsque les premiers colonisateurs dominent la communauté, ils déterminent une structure physique qui peut affecter les colonisateurs suivants selon plusieurs types d'interactions (Dean et Hurd, 1980), auxquelles Marchand et Denayer (1991) ajoutent la dominance. Ce sont :

- le modèle de facilitation (voir ci-dessus);
- le modèle de tolérance, quand les premiers colonisateurs n'ont aucun effet sur les suivants, alors que ces derniers les inhibent;
- le modèle d'inhibition, lorsque les colonisateurs s'influencent les uns et les autres négativement;
- le modèle de dominance, quand les premiers colonisateurs inhibent les seconds.

Selon les espèces présentes, tous ces modèles pourraient s'appliquer (les différentes espèces peuvent montrer des schémas de colonisation distincts). Par exemple, aux USA, Greene *et al.* (1983) favorisent l'hypothèse de l'inhibition dans la succession spécifique, qui conduit à une communauté de fouling composée d'espèces à cycle de vie long ou qui exhibent des fortes tendances à l'auto-remplacement (dans la zone étudiée par ces auteurs, de nombreuses espèces solitaires étaient concernées).

Les modalités de recrutement sont influencées par plusieurs facteurs, qui peuvent être déterminants pour l'établissement des communautés. Les facteurs peuvent être l'intensité de la prédation, la complexité du substrat (Barkai et Branch, 1988; Petraitis, 1990; Butler, 1986, 1991;...), la densité des larves et des stades post-larvaires mobiles (Barkai et Branch, *op. cit.*), la tolérance des larves à certains facteurs abiotiques (lumière, profondeur...), ainsi que leur comportement à la fixation (Castric-Fey, 1983).

Les différences qui apparaissent dans les recrutements peuvent contribuer à expliquer celles qui interviennent dans l'organisation et la structure des communautés, du moins en partie, car la relation entre la composition d'une communauté et les recrutements n'est pas

simple (Butler, 1986). Ensuite, dans les étapes qui suivent les recrutements, le maintien de la communauté peut continuer à dépendre de la prédation, mais aussi de la compétition inter- et/ou intraspécifique pour l'espace et/ou la nourriture, mise en évidence par de nombreux auteurs : Connell (1961); Withers et Thorp (1977); Buss (1979); Best et Thorp (1986); Myers (1990); Nandakumar *et al.* (1993), etc...

Butler (1991) a proposé un modèle qualitatif selon lequel les espèces sessiles très compétitives, à recrutement faible, sont plus abondantes sur les substrats larges. En revanche, les espèces sessiles qui sont peu compétitives, mais à recrutement abondant, sont relativement mieux représentées sur les petits substrats morcellés. De ce modèle, on pourrait effectivement déduire que les huîtres (collées par groupes de trois tout au long d'une corde) représentent autant de substrats morcellés, qui profitent aux espèces plutôt opportunistes, peu compétitives.

Les peuplements macrobenthiques ont été analysés selon leurs structures spatiale, temporelle et bio-associative, grâce à un traitement multivariable des données quantitatives (densités et biomasses) qui fait intervenir des calculs de similarité, des groupements et des analyses en coordonnées principales. Il apporte des informations complémentaires à celles des indices globaux sur la caractérisation des peuplements macrobenthiques.

Une typologie des peuplements a été définie par l'analyse spatiale. Elle met en évidence une opposition verticale dans la colonne d'eau, entre les peuplements situés en surface et ceux rencontrés à l'approche du fond.

Parmi les peuplements de surface, on distingue un peuplement sous l'influence directe du chenal intertables (situé en bordure de la table) qui peut être qualifié de peuplement "d'interface" (table-chenal), un peuplement "confiné" (au centre de la table) et, entre les deux, un peuplement "intermédiaire".

Le peuplement "d'interface" est caractérisé par une colonisation des substrats vierges plus rapide et une évolution subséquente de la composition spécifique du fouling, qui tend à favoriser les espèces à croissance verticale et un spectre alimentaire large.

Le peuplement dit "confiné" est marqué par un isolement plus grand, qui se traduit par un retard dans la succession des espèces, indiqué par la présence d'espèces coloniales qui s'étalent en longueur, sur le substrat, ou par des espèces qui exigent une certaine qualité alimentaire.

Le peuplement "intermédiaire" se matérialise par un stade intermédiaire dans la succession spécifique, avec des espèces qui privilégient la croissance en hauteur et qui ont un spectre alimentaire moyen.

L'analyse temporelle a permis de mettre en évidence une structure hétérogène dans la succession chronologique des peuplements. Tant d'un point de vue qualitatif (présence ou

absence des espèces) que quantitatif (densité et biomasse), l'hétérogénéité apparaît croissante du centre de la table vers la bordure et de la surface vers le fond (sauf dans ce dernier cas, en ce qui concerne les densités). Les structures différentes observées se traduisent par des discontinuités qui reflètent des recrutements ou des départs d'espèces, comme dans les cas des peuplements de poissons, observés par Aliaume (1990), dans les herbiers de la Guadeloupe, mais ici, les espèces se succèdent parfois avec des ruptures dans l'occupation de l'espace, qui apparaissent lorsque la richesse spécifique chute. Les discontinuités observées sont dues aux cycles biologiques sous l'influence de facteurs saisonniers, mais aussi, dans les eaux superficielles, à la compétition spatiale et trophique entre les espèces dominantes. Dans les eaux de fond, à la pression de sélection, exercée par les contraintes environnementales (profondeur, atténuation de la lumière, accumulation de matières organiques induisant des changements physiques, chimiques et biologiques du substrat...). A la suite de chaque discontinuité, la communauté se restructure très rapidement (système élastique). En surface, les espèces dominantes, dans l'occupation de l'espace, sont principalement coloniales (*Botryllus schlosseri*, *Scrupocellaria reptans*, *Reniera sp.*, ...). Mook (1983) a expliqué que les espèces coloniales peuvent rapidement s'étendre sur les substrats nouvellement libérés à partir de colonies adjacentes, alors que les solitaires se reproduisent sexuellement et doivent recoloniser les nouveaux substrats, avec tous les aléas que cela comporte. Il y aurait donc une pression évolutive, qui tend à favoriser les espèces coloniales et, à terme, celles qui se développent en hauteur, car elles occupent une surface moindre. Remarquons que cette éventuelle dominance des espèces coloniales sur les solitaires, suggérée par Mook, s'oppose à l'hypothèse établie par Greene *et al.* (*op. cit.*) qui ont trouvé une dominance des solitaires sur leurs homologues coloniaux. Dans le fouling étudié dans l'étang de Thau, c'est l'hypothèse de Mook qui prévaut.

La structure trophique du fouling est composée par des suspensivores, des prédateurs (carnivores), des détritivores, des "mixtes" et des brouteurs. Elle n'est pas fondamentalement remise en cause par la variabilité temporelle, mais ce sont les associations spécifiques qui varient d'un point à l'autre de la table. Dans les eaux de surface, leur nombre croît depuis le centre vers la bordure de la structure, avec la compétition interspécifique. Il est aussi élevé au voisinage du fond. Cela indique que la structure est plus hétérogène dans les zones périphériques de la table et en profondeur. Les associations spécifiques ont permis de regrouper les espèces, en fonction de leur recrutement et leur installation au sein du fouling.

En conclusion, il ressort clairement qu'il existe une organisation biologique radiale et bathymétrique au sein du fouling de la table conchylicole

Au terme de cette étude, il apparaît nécessaire d'ouvrir ici une petite parenthèse pour confronter nos résultats aux connaissances actuelles sur le fouling. En particulier, dans quelles mesures peut-on parler, pour le biofouling, de successions spécifiques, de stabilité ou d'instabilité des communautés, de climax? Ce sont là des termes qui sont encore très discutés actuellement.

Ainsi, Oshurkov (1992) s'est posé la question de savoir si une communauté composée à long terme par des moules, correspondait au stade ultime du climax? Il explique, dans son article, que certains auteurs considèrent que les communautés du fouling sont exceptionnelles, car la théorie de la succession ne peut être appliquée à leur développement. L'occupation du substrat serait un processus stochastique... Il semble plutôt, comme Bourget et Lacroix (1973) l'expliquent, que lorsqu'il existe un contrôle physique (facteurs saisonniers) prépondérant de la communauté, celui-ci empêche l'équilibre compétitif, ou l'élimination des espèces entre elles, et n'autorise donc pas la succession spécifique. D'autres auteurs (Sutherland, 1974; Gray, 1977) ont proposé la théorie de la succession des "points stables" et au terme de son étude, Oshurkov conclut que la communauté des moules n'est pas un climax mais bien un point stable relatif dans une succession "multi-stades" prolongée. Cette théorie est séduisante car sur nos collecteurs, une succession des ascidies vers les spongiaires est mise en évidence, mais elle est susceptible d'être remise en cause à tout moment, en fonction des conditions environnementales (tant biologiques que physiques) et les populations n'atteignent pas un équilibre compétitif entre elles.

Ghannudi *et al.* (1978) décrivent, en Lybie, une communauté de climax composée principalement de *Hydroïdes norvegica* et *Balanus amphitrite*; avec la présence occasionnelle, entre autres, de l'éponge calcaire *Sycon cornatum*, de *Mytilus galloprovincialis*. Toutes ces espèces, sauf *S. cornatum* (remplacée à Thau par *Sycon raphanus*), se retrouvent sur nos collecteurs et y sont relativement bien installées.

Agius *et al.* (1977) n'ont pas observé une succession d'espèces dans le fouling d'huîtres en culture, à Malte. Elles semblent se reproduire continuellement toute l'année.

Smedes et Hurd (1981) définissent la stabilité de la communauté de fouling comme sa résistance à une perturbation externe. Au cours de leur étude, ils trouvent que que la plus vieille communauté est moins stable que la plus jeune, en termes de mesures de la structure physique (% de substrat nu et volume des espèces sessiles) et en terme de richesse spécifique. Ces auteurs suggèrent de revoir les hypothèses traditionnellement admises sur la stabilité de la communauté. Ils concluent que les pressions d'évolution, et les stratégies écologiques qui en résultent, sont plus importantes pour définir la stabilité de la communauté de fouling, que les propriétés statistiques telle que la diversité spécifique.

TROISIEME PARTIE :

LES PEUPEMENTS MACROBENTHIQUES DE SUBSTRAT MEUBLE

AU NIVEAU D'UNE TABLE CONCHYLICOLE

TROISIEME PARTIE : LES PEUPELEMENTS MACROBENTHIQUES DE SUBSTRAT MEUBLE DANS L'ENVIRONNEMENT D'UNE TABLE CONCHYLICOLE

I. PRESENTATION DU PEUPELEMENT MACROBENTHIQUE DE SUBSTRAT MEUBLE

104 taxons ont été recensés au total au niveau du sédiment entre les tables étudiées et 30 mètres de distance. Ils se répartissent de la manière suivante :

Nombre total d'espèces	104
Mollusques	28
Pélécy-podes	13
Gastéropodes	15
Polychètes	42
Crustacés	24
Amphipodes	11
Isopodes	5
Autres	8
Divers	10
Actiniaires	1
Ascidies	1
Echinodermes	4
Géphyriens	2
Plathelminthes	1
Spongiaires	1

Sur les 104 espèces (voir la liste en annexe), 59 font également partie du fouling des tables ostréicoles et sont rencontrées dans les substrats meubles situés sous et/ou au voisinage immédiat des tables. La présence de ces espèces traduit la superposition de deux types de peuplements. L'accumulation naturelle de coquilles vides d'huîtres dans les sédiments meubles superficiels fournit, en effet, un milieu favorable aux espèces colonisant les substrats durs (Lamy et Guelorget, 1995). Comme Barranguet (1994), nous distinguons deux fractions différentes dans les sédiments : les vases fines et les débris de coquilles à diamètre variable. D'après la littérature, 39 espèces sont connues comme étant liées au substrat meuble *sensu-stricto*, (mais ce nombre s'élève au moins à 72 en y ajoutant les espèces indifférentes, principalement prédatrices, comme les polychètes et les crustacés amphipodes carnivores).

Parmi ces espèces, il en existe dont l'abondance particulière rattache le peuplement considéré à une catégorie. Ainsi, selon la classification biocénotique établie par Pérès et Picard (1964), on distingue un stock se référant aux peuplements des Sables Vaseux de Mode Calme (*Abra alba*, *Gastrana fragilis*, *Rissoa lineolata*, *Gibbula adansoni*, *Calliostoma striatum*....) et à ceux des Sédiments Très Pollués (*Capitella capitata*, *Scolelepis fuliginosa*, *Nereis caudata*, *Audouinia tentaculata*). Selon Guelorget et Perthuisot (1983), les peuplements macrobenthiques comportent des espèces classées en zone II (*Owenia fusiformis*, *Paracentrotus lividus*) et en zone III (*Ruditapes aureus*, *Corbula gibba*, *Loripes lacteus*, *Nephtys hombergii*, *Glycera convoluta*, *Gastrana fragilis*) suivant l'échelle de confinement.

II ANALYSE SYNTHETIQUE DES PEUPELEMENTS DE SUBSTRAT MEUBLE

1. Richesse spécifique

Tableau 25 : Richesse spécifique (Rs), densité et biomasse en février 1991 et en mai 1992

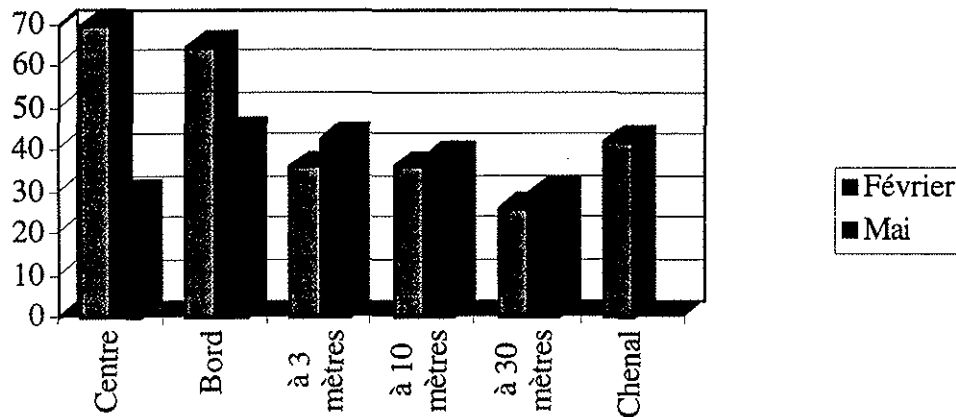
Substrat meuble	Mollusques		Crustacés		Polychètes		Echinodermes		Divers		Total	
	Fév.	Mai	Fév.	Mai	Fév.	Mai	Fév.	Mai	Fév.	Mai	Fév.	Mai
Rs												
Centre	13	12	14	8	33	5	2	2	8	2	70	29
Bord	16	15	18	11	24	11	1	3	6	4	65	44
à 3 mètres	12	14	7	10	14	14	1	3	2	2	36	43
à 10 mètres	13	14	9	6	12	12	1	3	1	3	36	38
à 30 mètres	8	13	7	7	9	6	0	3	2	1	26	30
Chenal	13		13		12		1		3		42	
Densité												
Centre	6350	1920	5980	350	13320	220	2980	40	1610	80	30240	2610
Bord	6580	3820	1870	4370	2442	2000	960	420	340	420	12192	11030
à 3 mètres	1520	3890	370	11440	1250	5730	130	140	80	710	3350	21910
à 10 mètres	2120	4480	340	250	780	4140	30	50	20	200	3290	9120
à 30 mètres	1130	4580	260	1110	1090	1590	0	60	40	80	2520	7420
Chenal	5560		1710		470		30		30		7800	
Biomasse												
Centre	20,7	8,13	1,967	0,059	10,4	7,697	0,704	0,42	0,851	2,986	34,62	19,29
Bord	10,18	13,33	1,708	6,228	1,608	2,596	0,061	4,566	0,371	2,029	13,93	28,75
à 3 mètres	3,093	25,7	0,043	0,217	2,5	5,803	0,037	1,56	0,011	2,863	5,684	36,14
à 10 mètres	7,583	19,01	0,157	0,027	0,332	4,275	0,006	1,484	0,007	0,536	8,085	25,33
à 30 mètres	4,687	8,581	0,075	2,165	0,733	0,901	0	1,41	0,155	0,359	5,65	13,42
Chenal	9,756		0,722		0,332		0,006		0,005		10,82	

Sous les tables d'élevage étudiées, la richesse spécifique atteint, en zone A, entre 65 et 70 espèces en février; en zone B, entre 29 et 44 espèces en mai (Tab. 25).

Dans les chenaux de la zone A, le nombre d'espèces est de 42; dans ceux de la zone B, on compte un maximum de 44 espèces (Fig. 251).

En été, l'anoxie peut conduire à la disparition totale des peuplements (Géhant et Jeanneret, 1984).

Figure 251 : Richesse spécifique

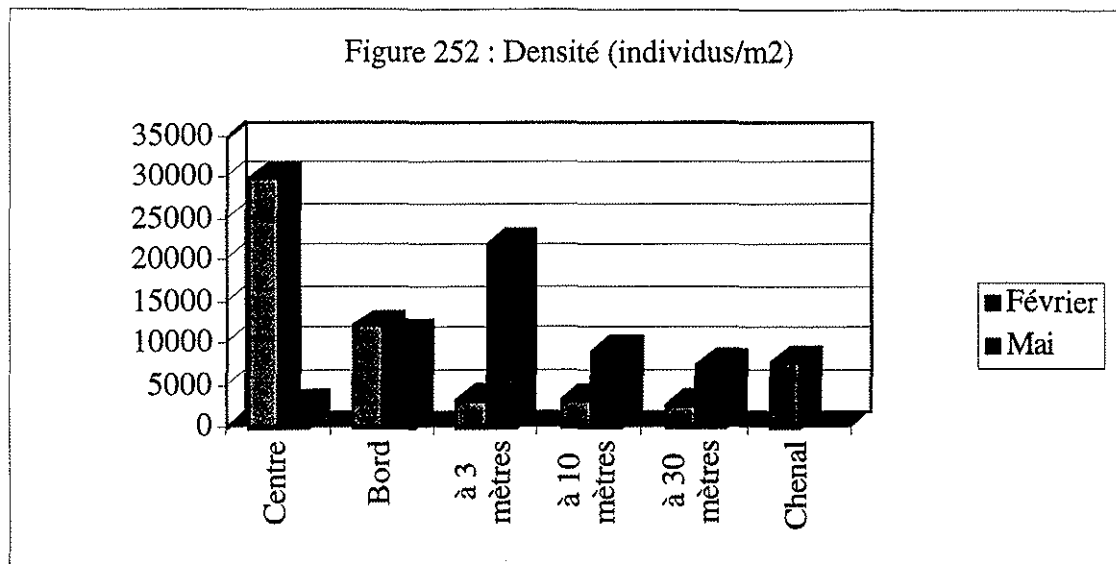


En février (Tab. 25 et Fig.251), au niveau de la table située en limite extérieure de la zone conchylicole A, la richesse spécifique est plus élevée sous la table conchylicole (entre 65 et 70 espèces) et diminue graduellement jusqu'à 30 mètres (26 espèces). D'un point de vue qualitatif, les polychètes ne dominent largement (de 36 à 47%) les peuplements macrobenthiques que sous la table et à son voisinage immédiat (jusqu'à 3 mètres). Ce sont principalement des détritivores et des prédateurs.

- En mai (Tab. 25 et Fig.251), dans le cas de cette table se trouvant au centre de la zone conchylicole B, le nombre des espèces est supérieur au voisinage immédiat de la table (bordure comprise) et atteint 44 espèces. Quelles que soient les stations (au niveau de la table et dans le chenal), ce sont les mollusques qui sont les mieux représentés qualitativement (Tab. 11).

2. Densité

Sous les tables conchylicoles étudiées, la densité (Tab. 25) varie en février (zone A), entre 12192 et 30240 individus/m²; en mai (zone B), entre 2610 et 11028 individus/m²; dans les chenaux, entre 7420 et 21910 individus/m². Au cours de leur étude au niveau d'une station en zone B, Géhant et Jeanneret (1984) ont trouvé entre 2360 et 21920 individus/m². Les densités n'ont donc pratiquement pas varié en 10 ans.



- En février (Fig. 252), la densité est maximale au centre de la table d'élevage, avec 30240 individus/m². Elle diminue graduellement jusqu'à 30 mètres de distance (où on note 2520 individus/m²).

La dominance numérique (Tab. 25) est exercée au centre de la structure par les polychètes (44%) et aux autres stations, par les mollusques (entre 45 et 72%). Quels que soient les groupes taxonomiques considérés, ce sont les détritivores et les prédateurs qui prédominent numériquement au dépens des suspensivores, aux stations se trouvant sous l'influence de l'élevage conchylicole (Lamy et Guelorget, 1995 : voir en annexe). Il s'agit en particulier d'*Amycla corniculum*, *Bittium reticulatum*, *Nassa incrassata*, *Rissoa lineolata*, *Capitella capitata*, *Nereis caudata*, *Glycera convoluta* A 30 mètres de distance, l'apparition d'espèces bien représentées numériquement, telles que *Leiochone chypeata*, *Owenia fusiformis*, *Petaloproctus sp.*, indique le retour vers un état "sain".

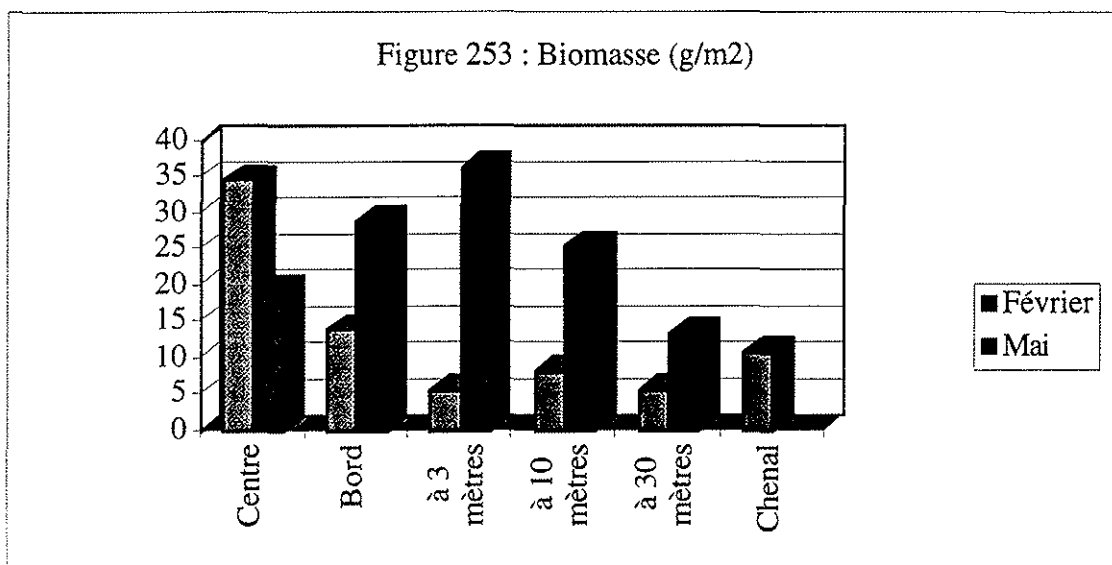
- En mai (Fig. 252), la densité apparaît maximale à 3 mètres de la table, avec 21910 individus/m²; et minimale au centre de la structure, avec 2610 individus/m². Sous l'élevage et dans le chenal, ce sont les mollusques (Tab. 25) qui fournissent l'essentiel de la densité (entre 49 et 74%), sauf à 3 mètres, où la dominance est exercée par les polychètes (26%) tels que *Capitella capitata*, *Malacoceros fuliginosus*, *Nereis caudata*. Comme en février, la dominance trophique est le fait des détritivores et des carnivores (voir annexe).

3. Biomasse

Sous les tables étudiées, les valeurs de la biomasse (Tab. 25) sont comprises entre 13,9 et 34,6 g/m²; dans les chenaux, entre 5,7 et 36,1 g/m². Géhant et Jeanneret (1984) donnent une gamme de variations se situant entre 1,6 et 8,5 g/m². La biomasse

macrobenthique semble donc avoir augmenté de manière très sensible en 10 ans. Si le nombre des individus n'a pas varié sensiblement, l'apport croissant de la matière organique dans le milieu (avec l'intensification des élevages d'huîtres) a favorisé une croissance pondérale plus forte des individus (en particulier les détritivores).

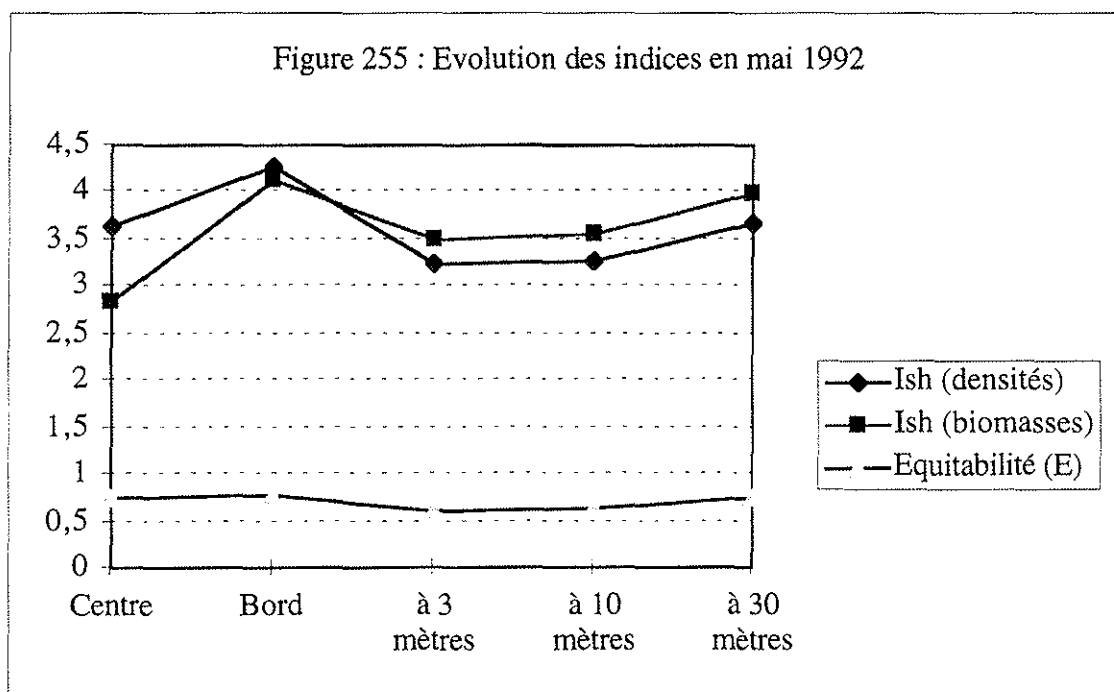
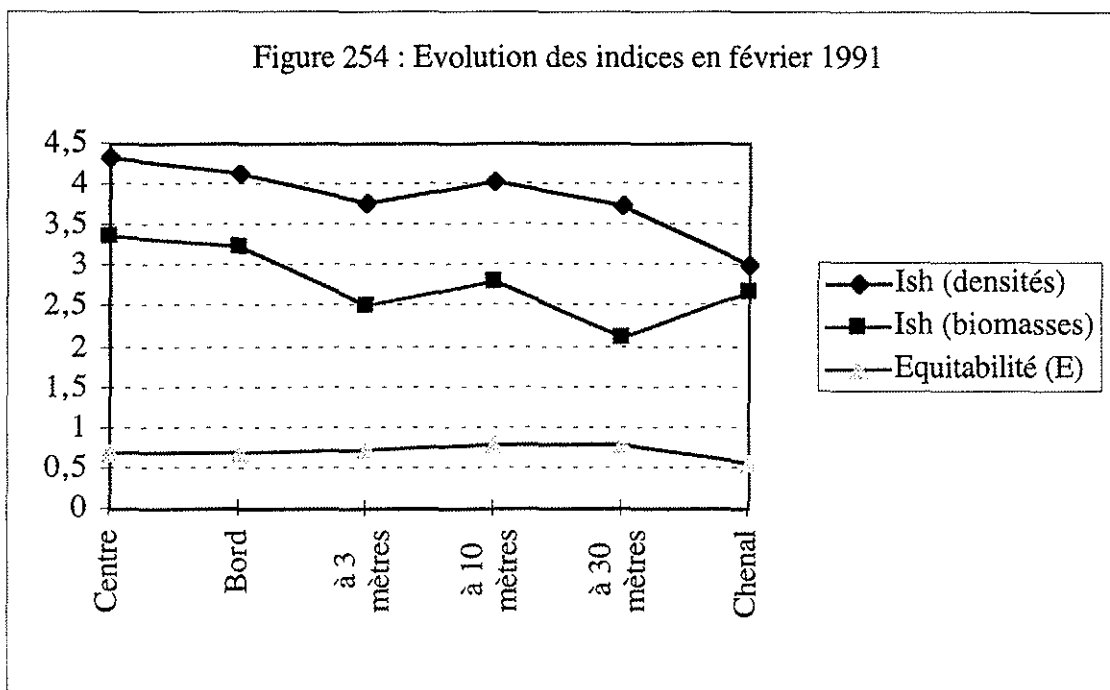
En février et en mai (Fig. 253), les biomasses varient de la même manière que les densités. Ce sont les mollusques qui fournissent l'essentiel des biomasses macrobenthiques (entre 43 et 90%) et ils sont suivis par les polychètes (entre 3 et 44%). D'un point de vue trophique (voir annexe), les détritivores (définis au sens large) sont prédominants sur les suspensivores aux stations directement influencées par les élevages (sous les structures et dans les chenaux). Il s'agit principalement des gastéropodes brouteurs *Amycla corniculum*, *Rissoa lineolata*, *Bittium reticulatum* et de la polychète *Capitella capitata*. Lorsqu'on s'éloigne de la zone d'influence aquacole (particulièrement dans le cas de la table se trouvant en bordure externe de la zone A), les suspensivores dominent pondéralement (*Loripes lacteus*, *Ruditapes aureus*). On note aussi l'abondance du déposivore de surface *Abra alba*. Grâce à ses deux siphons, ce pélicypode endogé reste au contact de l'interface. Le siphon inhalant se déplace à la surface du sédiment pour y aspirer les particules qui y sont déposées.



4. Indice de diversité de Shannon

- En février (Fig. 254), en limite externe de la zone conchylicole A, les diversités les plus élevées sont observées sous la table d'élevage, en particulier au centre. La superposition de deux types de substrat induit l'établissement d'une faune diversifiée, mais instable car les valeurs de l'équitabilité enregistrées sous la structure (respectivement 0,7 et 0,69 au centre et en bordure) sont relativement plus faibles qu'à 30 mètres. La diversité et

l'équitabilité sont minimales dans le chenal intertable, caractérisé par des peuplements plus déséquilibrés, au sein desquels quelques espèces dominent fortement (*Rissoa lineolata*, *Capitella capitata*...). Lorsqu'on s'éloigne de la table, en direction de la zone non contaminée par les élevages, la diversité des peuplements tend à diminuer, mais l'équitabilité augmente (0,8 à 30 mètres), signe d'un plus grand équilibre.



- En mai (Fig.255), en position centrale de la zone B, les diversités et l'équitabilité maximales sont observées en bordure de la table étudiée (Ish(n) = 4,26 bits, Ish(b) =

4,14 bits; $E = 0,78$). De part et d'autre de cette limite, en direction du centre et dans le chenal, elles sont plus faibles. Les variations spatiales de I_{sh} et de E suivent de manière inverse celles de la matière organique. La diversité et l'équitabilité diminuent avec le dépôt de matière organique.

Il est difficile de comparer les valeurs des paramètres entre les deux sites puisque la période d'échantillonnage est différente. Cependant, l'analyse des indices de diversité et de l'équitabilité met en évidence une tendance générale, à savoir une diversité et une stabilité plus élevées sous les élevages que dans le chenal, particulièrement lorsque les coquilles vides abondent.

Les valeurs de la diversité rapportée aux biomasses et aux densités montrent une évolution spatiale très voisine.

III. STRUCTURE SPATIALE : ANALYSE MULTIVARIABLE

1. Cas des stations se trouvant en limite externe de la zone conchylicole A : reconnaissance des unités de peuplements

Que les données de la densité et de la biomasse soient transformées ou non, on observe un gradient spatial très net, depuis le centre de la table jusqu'à 30 mètres, en direction de la zone non contaminée par les élevages. Ce gradient est matérialisé sur les graphiques de l'AFC par une image en "V", très caractéristique (Fig. 259 a, 262 a et 266 b).

1.1. Analyse des densités (données transformées)

1.1.1. Classification Ascendante Hiérarchique

- Stations

Le dendrogramme (Fig. 256), issu de la classification hiérarchique ascendante des 6 stations, met en évidence l'isolement de la station 5 (située à 30 mètres de la structure d'élevage) en raison de son originalité faunistique, due à son plus grand éloignement de la table conchylicole. Les stations situées sous la table (1 et 2) sont groupées et apparaissent nettement distinctes de celles se trouvant en dehors de la structure. La station du chenal (6) est reliée à la station 4 (à 10 m), ce qui met en évidence l'influence de l'élevage sur 10 mètres de distance, en direction de la zone "non contaminée" par la conchyliculture.

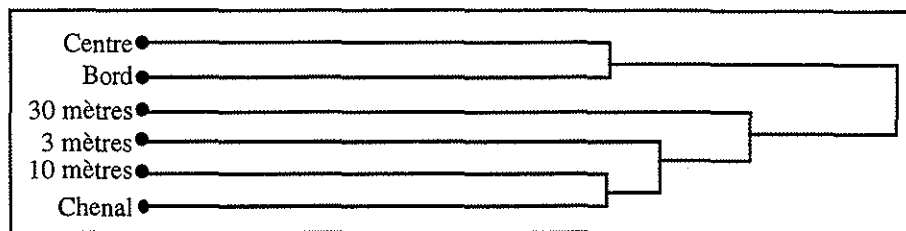


Figure 256 : Dendrogramme obtenu par classification ascendante hiérarchique sur les 6 stations à partir des densités en février 1991

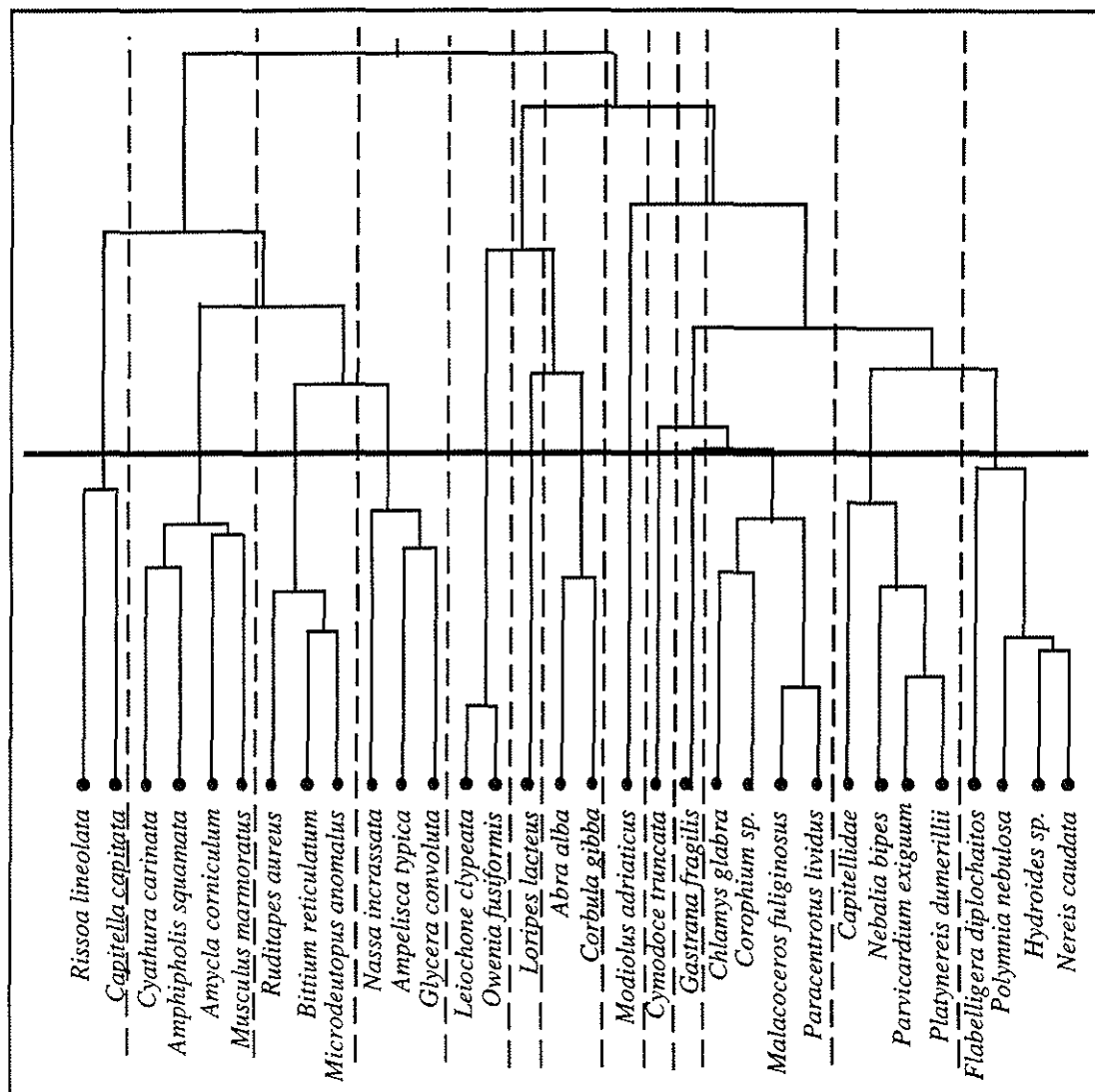


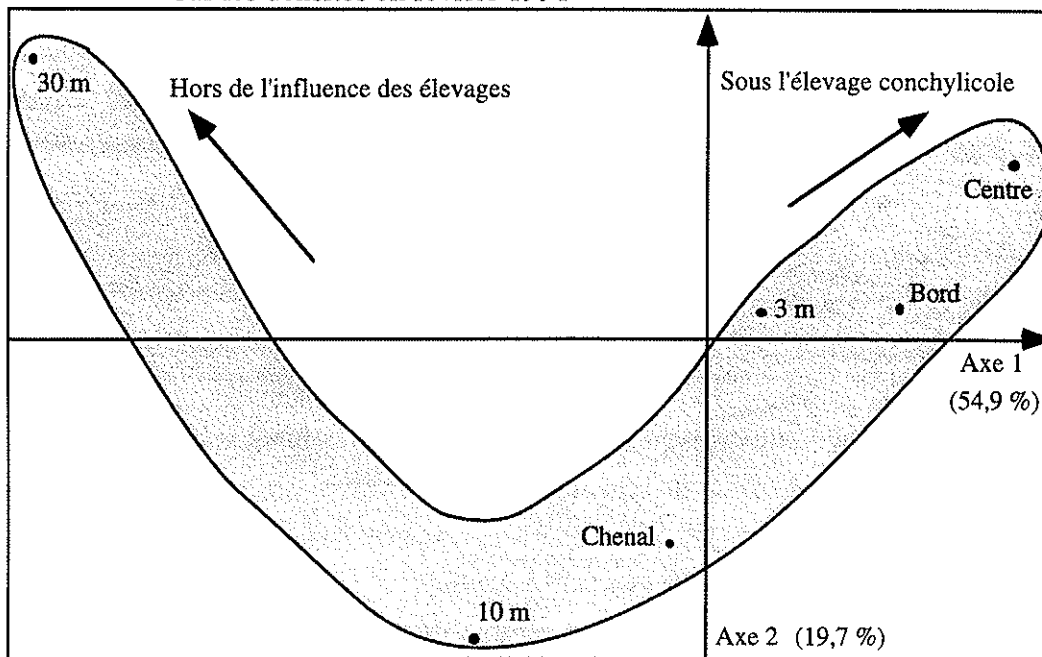
Figure 257 : Dendrogramme obtenu par classification hiérarchique ascendante à partir des densités des principales espèces en février 1991

- Espèces

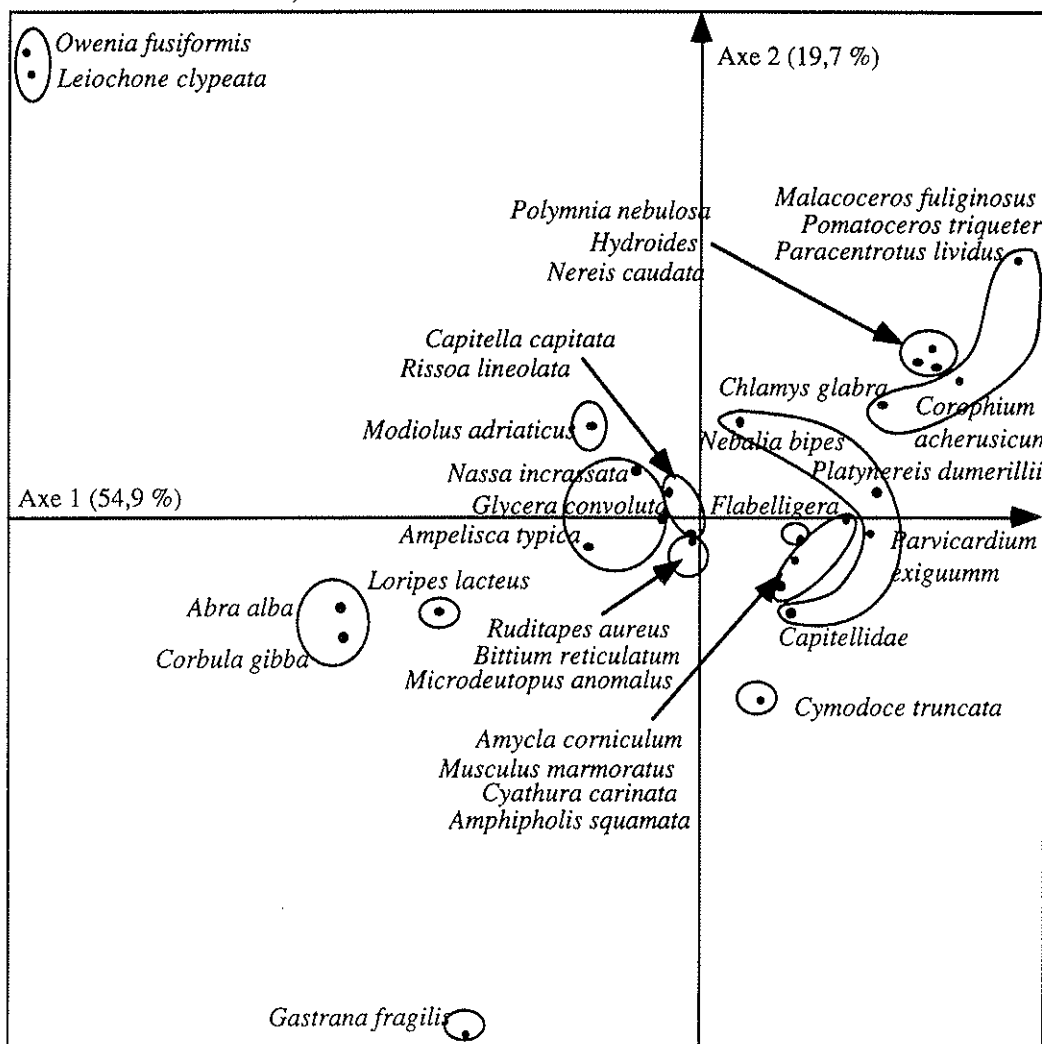
L'analyse est réalisée sur 32 espèces (la matrice est celle qui a servi à l'analyse factorielle des correspondances). 9 groupes et 4 espèces isolées apparaissent distinctement (Fig. 257).

Trois groupes réunissent toutes les espèces qui font également partie du macrobiofouling, donc ubiquistes.

Figure 259 : Plan 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances effectuée sur les densités en février 1991



a) Stations de substrat meuble



b) Espèces de substrat meuble

Trois autres groupes rassemblent des espèces, fortement associées au substrat meuble; ce sont en majorité des brouteurs (*Bittium reticulatum*, *Rissoa lineolata*, *Amycla corniculum*), des détritivores (*Capitella capitata*) et des espèces mixtes, à tendance détritivore (*Amphipholis squamata*, *Cyathura carinata*). Plusieurs de ces espèces sont connues comme étant accompagnatrices de la biocénose Lagunaire Eurytherme et Euryhaline (*R. aureus*, *R. lineolata*, *Corophium*, *Microdeutopus*, *C. carinata*...). *Amycla corniculum* est une espèce indicatrice d'un faible renouvellement des masses d'eau (Géhant et Jeanneret, 1984), donc d'un fort confinement. *R. aureus* (*Venerupis aurea*) est une des espèces "mixtes" caractérisant la zone III de confinement (Guelorget et Perthuisot, 1983).

Un groupe est composé de suspensivores : *Abra alba*, *Corbula gibba*.. Ces deux dernières espèces caractérisent la biocénose LEE. *Loripes lacteus* est isolée. Ce suspensivore caractérise les SVMC. Par ailleurs, *L. lacteus* et *C. gibba* sont aussi deux espèces caractéristiques de la zone III de confinement.

Un groupe est formé par les polychètes limivores *Leiochone clypeata*, espèce caractéristique exclusive de la biocénose des Sables Vaseux de Mode Calme (SVMC, selon Pérès et Picard, 1964), et *Owenia fusiformis*, qui caractérise un faciès des SVMC (cette espèce préfère, en fait, les sables fins), mais aussi la zone II de confinement.

Un dernier groupe est formé par des carnivores (*Nassa incrassata*, *Glycera convoluta*; *Ampelisca typica*). *Glycera convoluta* caractérise également la zone III de confinement.

Parmi les espèces isolées (non incluses dans un groupe), on distingue *Grastrana fragilis*; un pélecypode suspensivore, faisant partie des SVMC (faciès à *Owenia fusiformis*) et classé dans la zone III de confinement.

Cette méthode d'ordination s'est révélée d'un grand intérêt puisqu'elle met en évidence la correspondance entre les assemblages faunistiques et le régime alimentaire (structure trophique). Elle montre également que la nature du substrat sédimentaire intervient. Les peuplements macrobenthiques sont à cheval sur la limite des zones II et III de confinement.

1.1.2. Analyse factorielle des correspondances

Les trois premiers axes cumulent 87,4 % de l'inertie totale, dont 55 % pour l'axe 1 : ce fort pourcentage marque une rupture avec les axes 2 et 3. Seuls les axes 1 et 2 sont considérés ici. Le tableau 26 regroupe les points espèces et stations présentant les contributions aux axes les plus fortes (voir aussi les Fig. 259 a et b).

Tableau 26

Axe	1		2	
%	54,89		19,7	
Signe	-	+	-	+
Stations	5	1	4, 6	2, 3
Espèces	<i>O. fusiformis</i>	<i>P. triqueter</i>	<i>G. fragilis</i>	<i>P. dumerillii</i>
	<i>L. clypeata</i>	<i>Corophium</i>	<i>C. truncata</i>	<i>C. carinata</i>
	<i>A. alba</i>	<i>P. nebulosa</i>		<i>P. exiguum</i>
	<i>C. gibba</i>	<i>H. uncinata</i>		<i>Rissoa</i>
	<i>L. lacteus</i>	<i>N. caudata</i>		<i>R. aureus</i>
		<i>C. glabra</i>		<i>M. anomalus</i>

Ce tableau montre plusieurs séparations.

- Selon l'axe 1, l'opposition entre la station 5 des sables envasés (sédiments "sains"), dans un milieu ouvert, et la station 1 des vases coquillières, dans un milieu très confiné (opposition entre les espèces *Owenia fusiformis* - *Leiochone clypeata*, caractérisant les SVMC, et les *Pomatoceros triqueter* - *Nereis caudata*, reliés aux STP). L'axe 1 marque la succession des sédiments contaminés par les élevages vers les sédiments sains (cet axe est l'expression d'un gradient spatial zone aquacole-large).

- Selon l'axe 2, une discrimination entre les stations 4-6, plus éloignées de la table et les stations 2-3. L'opposition entre les deux ensembles d'espèces n'est pas claire. De ce fait, elle marque la juxtaposition de plusieurs types de peuplements SVMC / substrat dur.

1.2. Analyse des biomasses (données transformées)

1.2.1. Classification Ascendante Hiérarchique

- Stations

La classification ascendante hiérarchique réalisée sur les 6 stations (Fig.258) distingue un groupe formé par les stations 4 (à 10 mètres de la table) et 6 (chenal). Cela souligne l'influence des élevages sur la nature du sédiment, qui s'étend jusqu'à 10 mètres de la table et dans le chenal. Les autres stations sont isolées, en particulier le centre de la table et la station située à 30 mètres de distance.

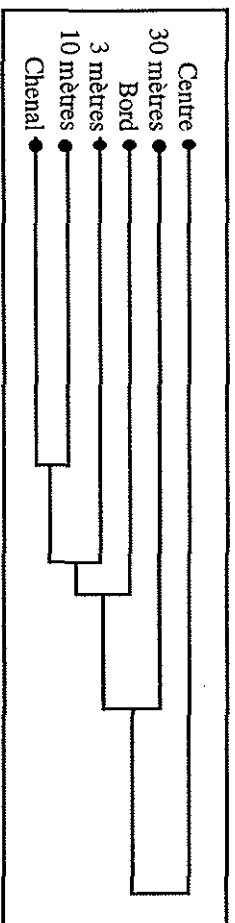


Figure 258 : Dendrogramme obtenu par classification ascendante hiérarchique sur les 6 stations à partir des biomasses en février 1991

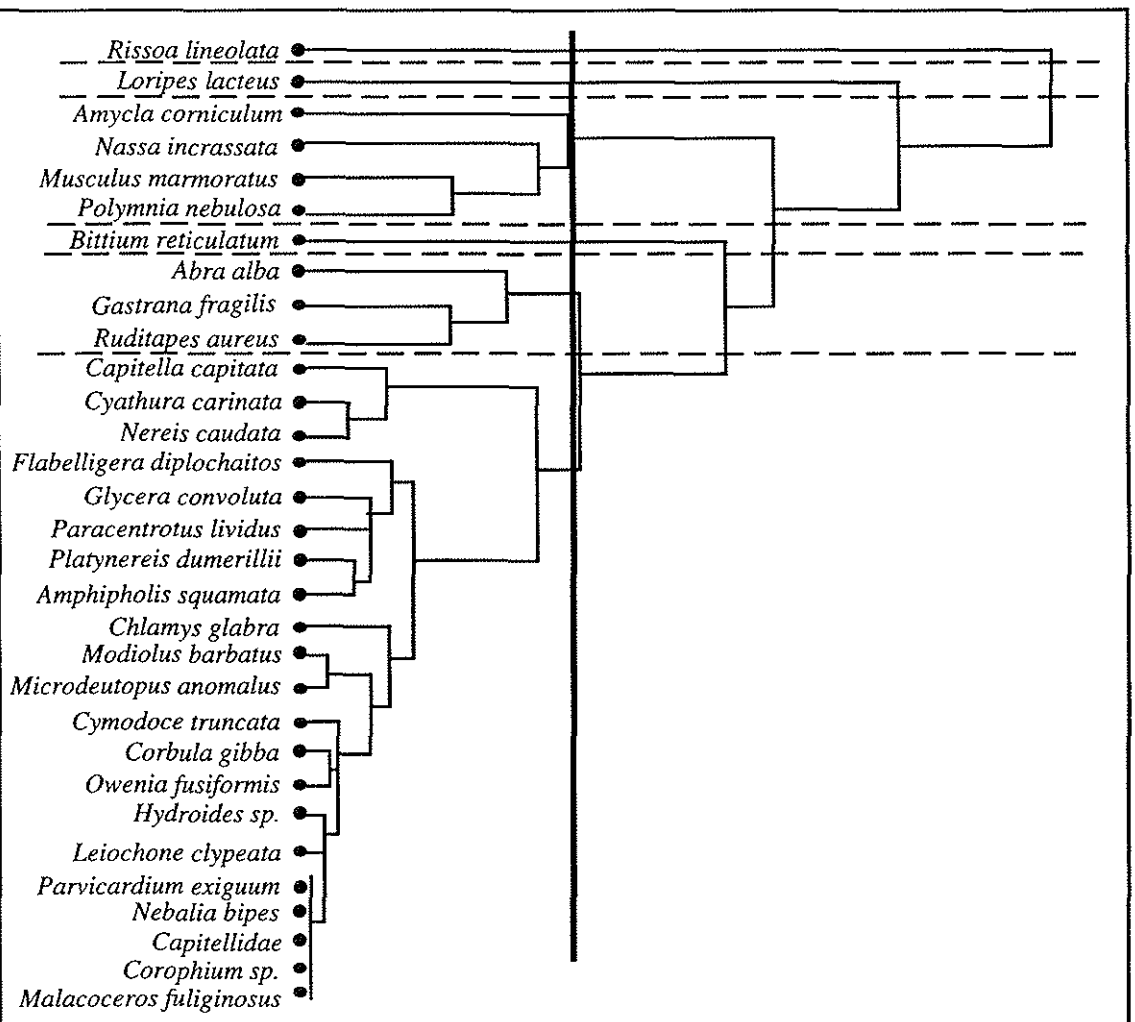
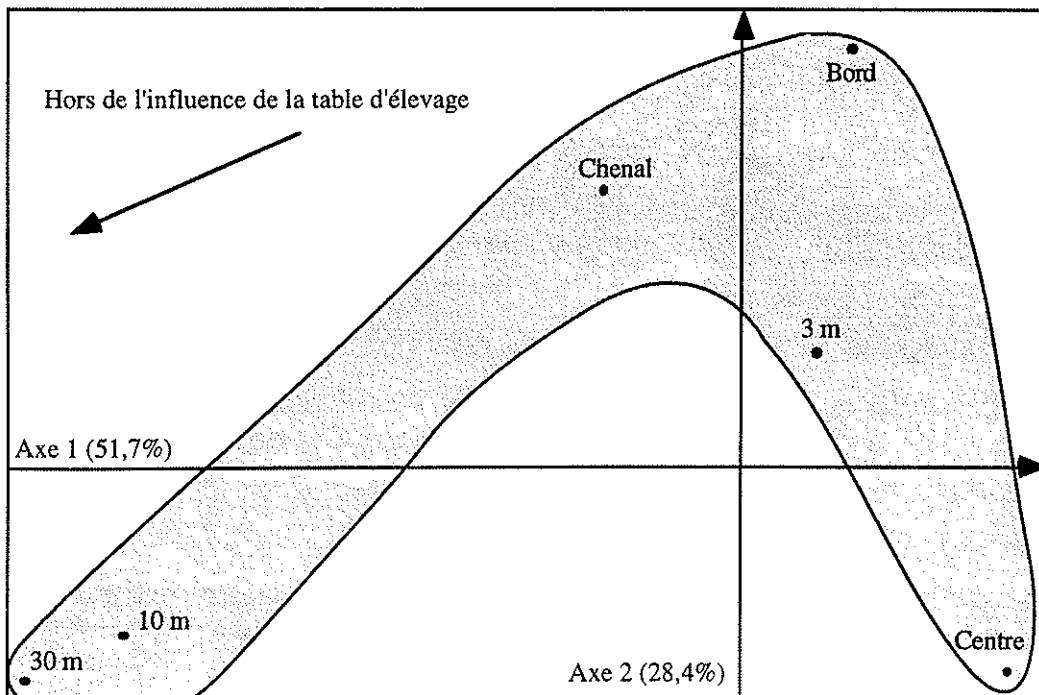
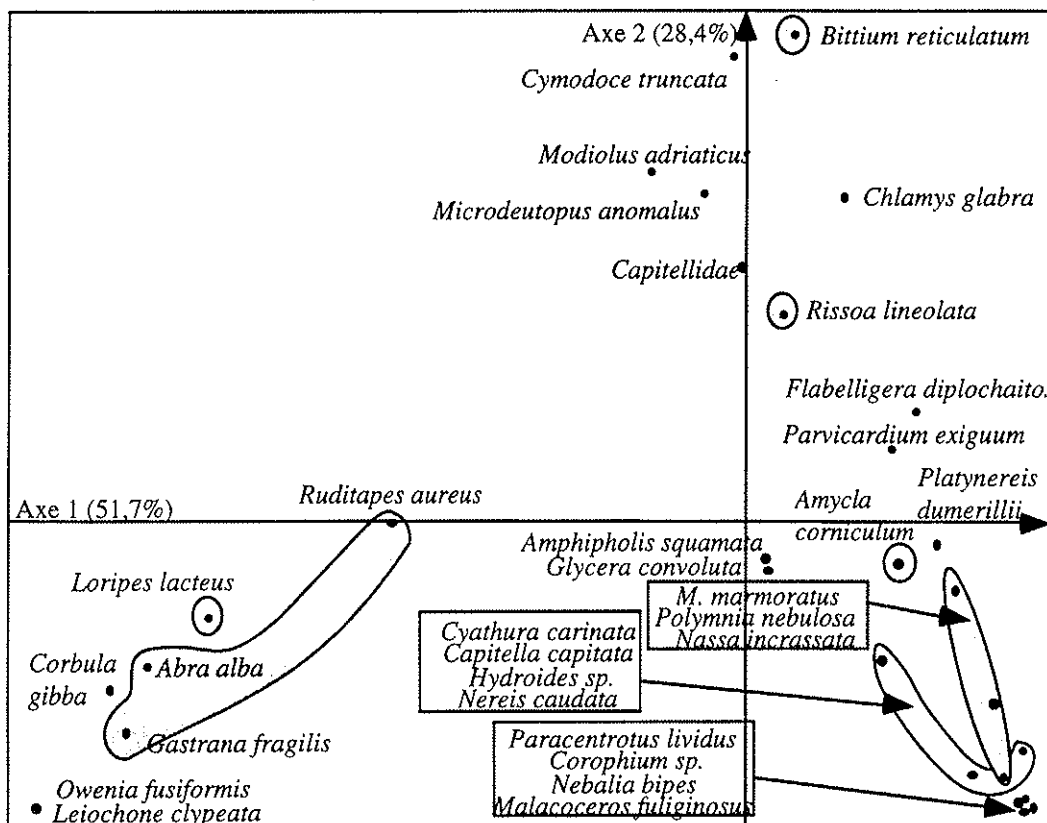


Figure 261 : Dendrogramme obtenu par classification hiérarchique ascendante à partir des biomasses des principales espèces en février 1991

Figure 262 : Plan 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances effectuée sur les biomasses en février 1991



a) Stations de substrat meuble



b) Espèces de substrat meuble

- Espèces

L'analyse est réalisée sur 31 espèces (Fig.261). Cinq groupes apparaissent plus distinctement. Le groupe 1 réunit les espèces dont la biomasse est la plus élevée au centre de la structure conchylicole : *Amycla corniculum*, *Nassa incrassata*; *Musculus marmoratus*, *Polymnia nebulosa*. L'abondance pondérale d'*A. corniculum* au centre est particulièrement significative, car, on le rappelle, elle traduit un faible renouvellement des masses d'eau à cette station (Géhant et Jeanneret, 1984). Le groupe 2 rassemble des espèces dont la biomasse est importante aux stations les plus éloignées de la table d'élevage. Il s'agit de *Abra alba*, *Gastrana fragilis*, *Ruditapes aureus*. Le groupe 3 est lui aussi composé d'espèces dont l'abondance pondérale est notée au centre de la structure, mais à un degré moindre que celle du groupe 1 (*Capitella capitata*, *Nereis caudata*, *Cyathura carinata*). On remarque dans ce groupe 3, l'association *C. capitata*-*N. caudata*, connue pour être indicatrice d'engraissement organique du milieu. Le groupe 4 inclut des espèces plus abondantes pondéralement sous la structure qu'en dehors : *Flabelligera diplochaitos*, *Glycera*, *Platynereis dumerillii*, et les échinodermes *Amphipholis squamata*, *Paracentrotus lividus*. Le groupe 5 comprend les espèces à faible biomasse.

Cette méthode d'ordination se révèle intéressante dans la mesure où elle met en évidence les assemblages d'espèces les plus caractéristiques, d'un point de vue pondéral, c'est-à-dire ceux correspondant aux sédiments sous les élevage et hors des élevages.

1.2.2. Analyse factorielle des correspondances

Cette analyse est réalisée sur la même matrice que la classification ascendante hiérarchique sur les espèces : 6 stations et 31 espèces (Fig. 262 a et b). Les deux premiers axes expliquent 80,1 % de la variance (20 % de l'information est perdue). Le tableau 27 regroupe les points espèces et stations présentant les contributions aux axes les plus fortes.

Tableau 27 :

Axe	1		2	
%	51,7		28,4	
Signe	-	+	-	+
Stations	4, 5	1	1	2, 3, 6
Espèces	<i>L. clypeata</i>	<i>S. fuliginosa</i>	<i>Glycera</i>	<i>B. reticulatum</i>
	<i>O. fusiformis</i>	<i>N. bipes</i>	<i>C. capitata</i>	<i>C. truncata</i>
	<i>G. fragilis</i>	<i>Corophium</i>		<i>Rissoa</i>
	<i>C. gibba</i>	<i>N. caudata</i>		<i>M. adriaticus</i>
	<i>A. alba</i>	<i>H. uncinata</i>		<i>M. anomalus</i>
	<i>L. lacteus</i>	<i>C. capitata</i>		<i>Capitellidae</i>
		<i>N. incrassata</i>		
		<i>C. carinata</i>		
		<i>P. nebulosa</i>		
		<i>M. marmoratus</i>		
		<i>A. corniculum</i>		

Ce tableau montre :

- selon l'axe 1 : une opposition entre les stations de sables vaseux, les plus éloignées de la table d'élevage (sédiments "sains"), et les vases coquillières du centre de la structure; de même entre les espèces caractéristiques de la biocénose des Sables Vaseux de Mode Calme (*Leiochone clypeata*, *Owenia fusiformis*) et des espèces associées l'engraisement organique du sédiment (*Scolecopsis (Malacoceros) fuliginosa*, *Nebalia bipes*, *Nereis caudata*, *Capitella capitata*);
- selon l'axe 2 : une opposition entre les sédiments périphériques davantage soumis aux courants et le centre de la table, plus confiné; entre des espèces ubiquistes, également rencontrées dans les interstices plus ou moins envasés des huîtres d'élevage (*Cymodoce truncata*, *Bittium reticulatum*) et des espèces indifférentes (*Glycera*) ou opportunistes (*C. capitata*).

2. Cas des stations se trouvant en position centrale de la zone conchylicole B : reconnaissance des unités de peuplements

2.1. Analyse des densités (données transformées)

2.1.1. Classification Ascendante Hiérarchique

- Stations

Le dendrogramme (Fig. 264) issu de la classification hiérarchique sur les 5 stations montre l'isolement complet de la station 1, correspondant au centre de la table

conchylicole, et deux noyaux de stations. Ainsi les stations 2 et 3 sont groupées. De même les stations 4 et 5, plus éloignées de la table. Le premier groupe correspond aux vases hétérogènes, contenant un plus grand nombre de coquilles vides, et le second aux vases plus homogènes.

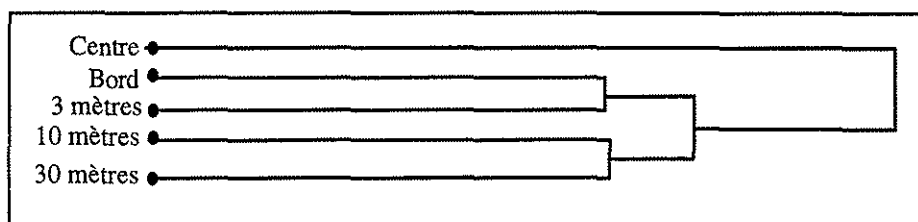


Figure 264 : Dendrogramme obtenu par classification ascendante hiérarchique sur les 6 stations à partir des densités en mai 1992

- Espèces

La classification est réalisée à partir de la matrice des densités transformées ayant servi à l'analyse factorielle des correspondances. Le dendrogramme (Fig. 263) fait apparaître 8 groupements distincts.

Un groupe réunit des espèces présentes uniquement au centre de la table (le carnivore perceur *Nassa incrassata* et le crustacé détritivore *Corophium*).

D'autres groupes, par contre, incluent les espèces absentes ou très rares au centre de la table : *Abra alba*, *Loripes lacteus*, *Capitellidae*, *Platynereis dumerillii*, *Phasianella pullus*, *Scolelepis fuliginosa* (*Malacoceros fuliginosus*). Ces absences associées avec le confinement et le pourcentage de matière organique relativement plus élevés par rapport à la bordure, pourraient indiquer un début d'anoxie au centre de la table, qui peut s'aggraver en été (avec l'augmentation des températures).

Plusieurs espèces sont ubiquistes, avec un maximum de densité noté sous la structure d'élevage, soit au centre (le brouteur *Bittium*), soit en bordure (*Amycla corniculum*, *Gibbula*, *Musculus marmoratus*, *Ruditapes aureus*, *Parvicardium exiguum*, *Amphipholis squamata*). La présence de suspensivores dans ce dernier groupe pourrait être reliée aux pourcentages de fraction fine et de matière organique plus faibles en bordure de la table (Tab. 28 et 29).

Au contraire, il existe des espèces dont l'abondance numérique se situe dans le chenal (minimum au centre de la table). Il s'agit du détritivore *Capitella capitata*, des prédateurs *Nereis caudata*, *Microdeutopus anomalus*, et des brouteurs, souvent associés aux peuplements SVMC : *Rissoa lineolata* et *Calliostoma striatum*. On remarque l'association *Capitella capitata-Nereis caudata* (à un niveau supérieur) qui souligne l'engraissement organique des sédiments vaseux du chenal, en particulier à 3 mètres de distance (Tab. 29).

D'autres groupes réunissent des espèces plus ou moins vagiles (*Dexamine spinosa*, *Paracentotus lividus*, *Chlamys glabra*, *Cyathura carinata*, *Idothea baltica*, *Akera bullata*, *Cymodoce truncata*).

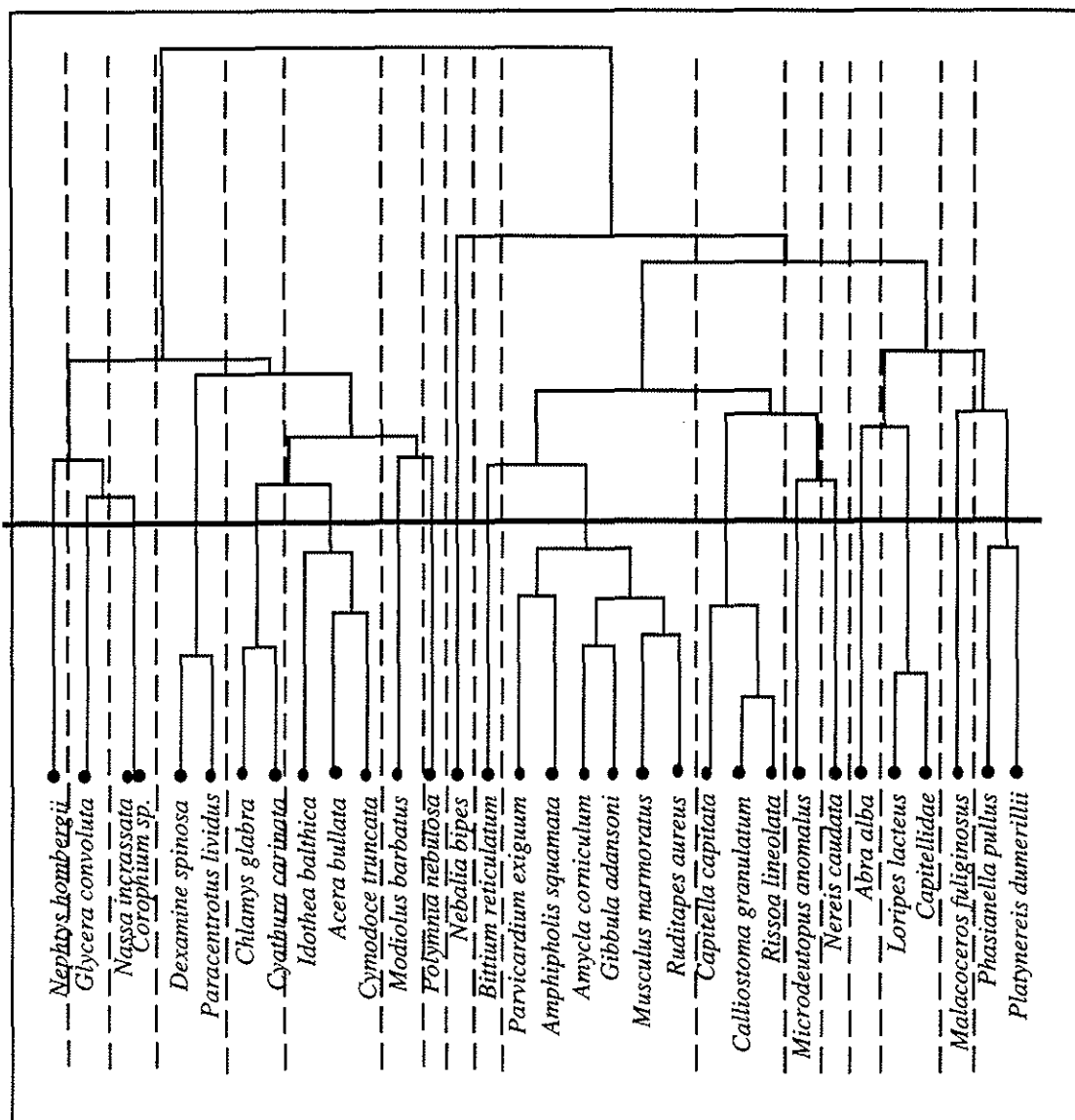


Figure 263 : Dendrogramme obtenu par classification hiérarchique ascendante à partir des densités des principales espèces en mai 1992

2.1.2. Analyse factorielle des correspondances

Les trois premiers axes de l'AFC expliquent respectivement 49,4 %, 26,6 % et 12,4 % de la variance, soit au total 88,4 %. On considère ici les deux premiers axes (Fig. 266 a et b), en raison du pourcentage d'inertie plus faible de l'axe 3. Le tableau 30 regroupe les points espèces et stations présentant les contributions aux axes les plus fortes.

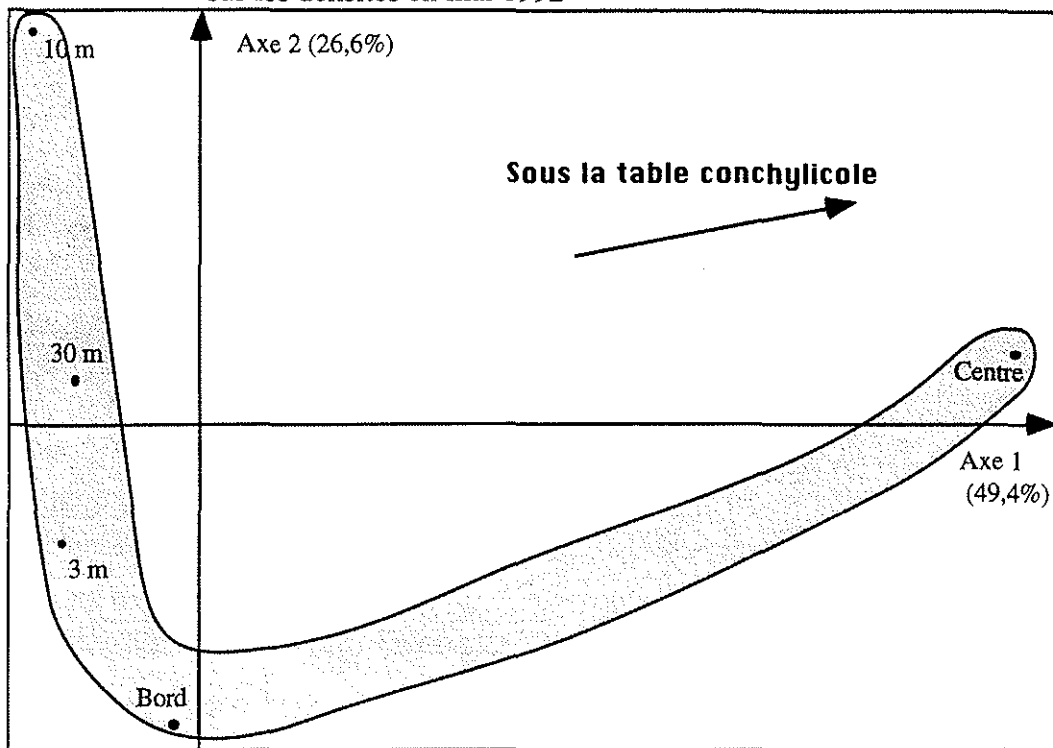
Tableau 28 : Sédiment du 25/05/92 : granulométrie

Station	FRACTION FINE			FRACTION GROSSIERE			total FF + FG (g)	% FG
	Poids à vide (g)	Poids avec éch. (g)	FF (g)	Poids à vide (g)	Poids avec éch. (g)	FG (g)		
1	6,7	53,5	46,80	6,65	10,55	3,90	50,70	7,7 (92,3)
2	6,7	65,5	58,35	6,65	20,5	13,85	72,20	19,18 (80,8)
2'	6,7	97,4	90,70	6,65	22,55	15,90	106,60	14,92 (85,1)
3	6,65	108,5	101,85	6,45	12,9	6,45	108,30	5,96 (94,0)
4	6,6	87,5	80,90	6,65	15,65	9,00	89,90	10,01 (90)
5	6,7	93,1	86,40	6,65	13,4	6,75	93,15	7,25 (92,7)

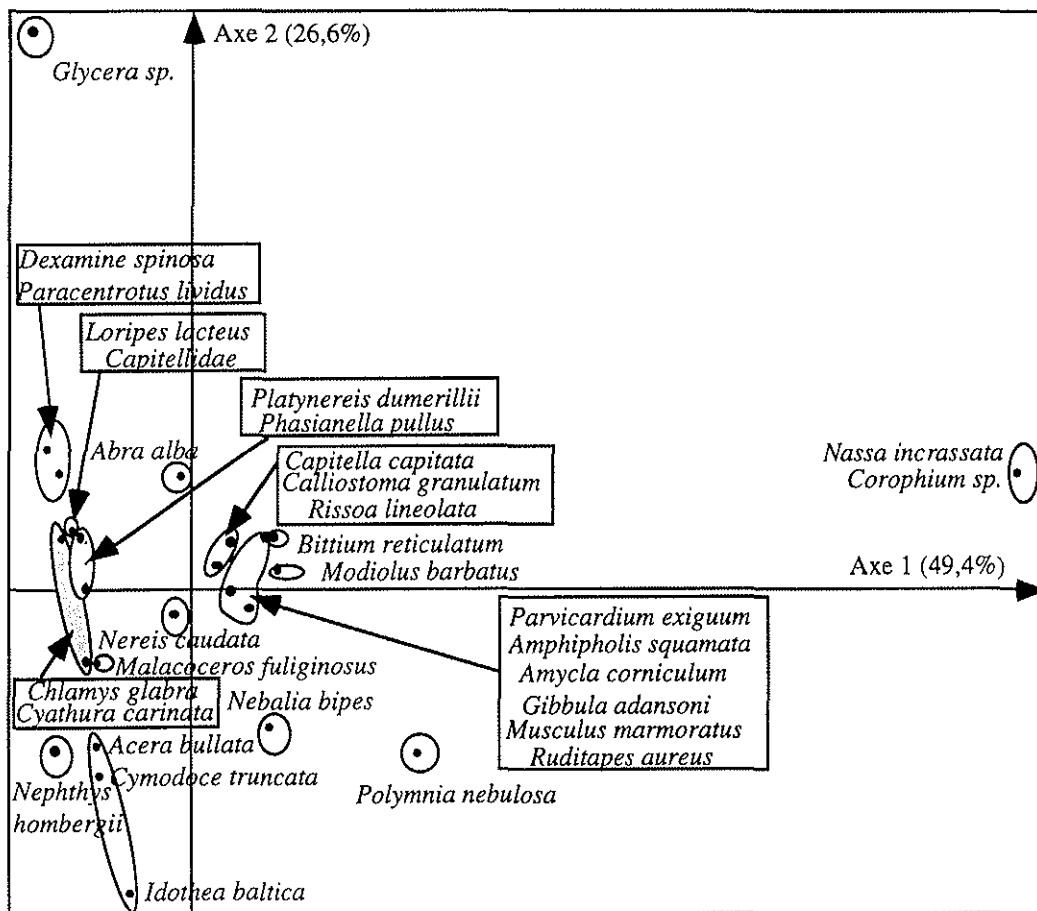
Tableau 29: Sédiment du 25/05/92 : pourcentage de matière organique

Station	Poids à vide (g)	Poids avec éch. (g)	PE (GP)	Poids après 400°C/1h (g)	Perte	%
1 centre	17,5966	25,5966	8,0	24,2018	13,9	17,40
2 bord	15,2209	22,7314	7,5	21,3572	1,37	18,26
2' bord	15,5179	23,8461	8,3	22,6171	1,23	14,82
3(3m)	17,0983	24,8085	7,7	22,9993	1,81	23,51
4(10m)	15,7106	25,3451	9,6	23,6865	1,66	17,29
5(30m)	16,3252	25,3173	9,0	23,9558	1,36	15,11

Figure 266 : Plan 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances effectuée sur les densités en mai 1992



a) Stations de substrat meuble



b) Espèces de substrat meuble

Tableau 30 :

Axes	1		2	
%	44,8		25,4	
Signe	-	+	-	+
Stations	3	1	2, 4, 5	1, 3
Espèces	<i>N. hombergii</i>	<i>N. incrassata</i>	<i>P. pullus</i>	<i>N. hombergii</i>
	<i>C. capitata</i>	<i>P. nebulosa</i>	<i>I. balthica</i>	<i>P. nebulosa</i>
	<i>R. lineolata</i>	<i>B. reticulatum</i>	<i>P. dumerillii</i>	<i>C. glabra</i>
	<i>N. caudata</i>	<i>A. corniculum</i>	<i>S. fuliginosa</i>	<i>N. incrassata</i>
	<i>C. glabra</i>		<i>Calliostoma</i>	

Ce tableau 30 montre :

- selon l'axe 1, une opposition entre les Sédiments Très Pollués, soumis à un enrichissement organique (*Capitella capitata* - *Nereis caudata*), soit dans un milieu relativement ouvert (*Nephtys hombergii*) soit dans un milieu plus confiné (*Amycla corniculum*);
- selon l'axe 2, la discrimination des stations et des espèces n'est pas claire mais semble refléter l'existence de peuplements en mosaïque.

2.2. Analyse des biomasses (données transformées)

2.2.1. Classification Ascendante Hiérarchique

- Stations

Une Classification Ascendante Hiérarchique est réalisée à partir d'une matrice des biomasses (5 stations et 29 espèces). Le dendrogramme (Fig. 265) qui en résulte, met en évidence l'isolement des stations 1, 3 et 4 et un seul noyau, qui groupe les stations 2 et 5; ces dernières appartiennent aux sédiments les moins enrichis en matière organique (Fig. 268).

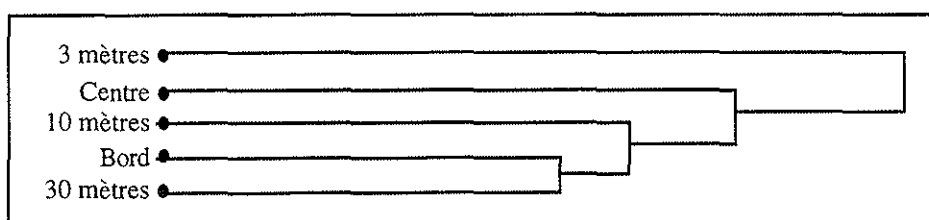


Figure 265 : Dendrogramme obtenu par classification ascendante hiérarchique sur les 6 stations à partir des biomasses en mai 1992

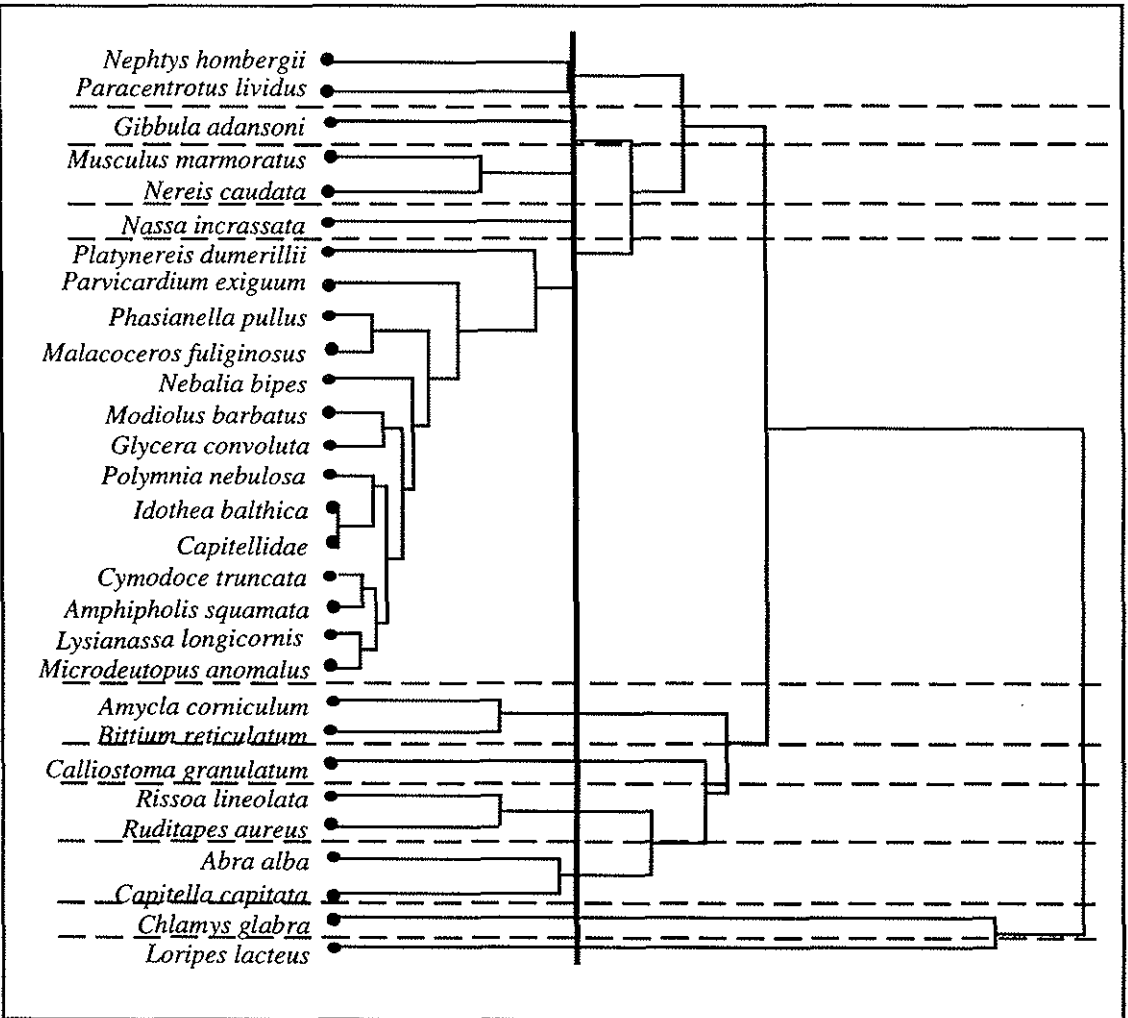
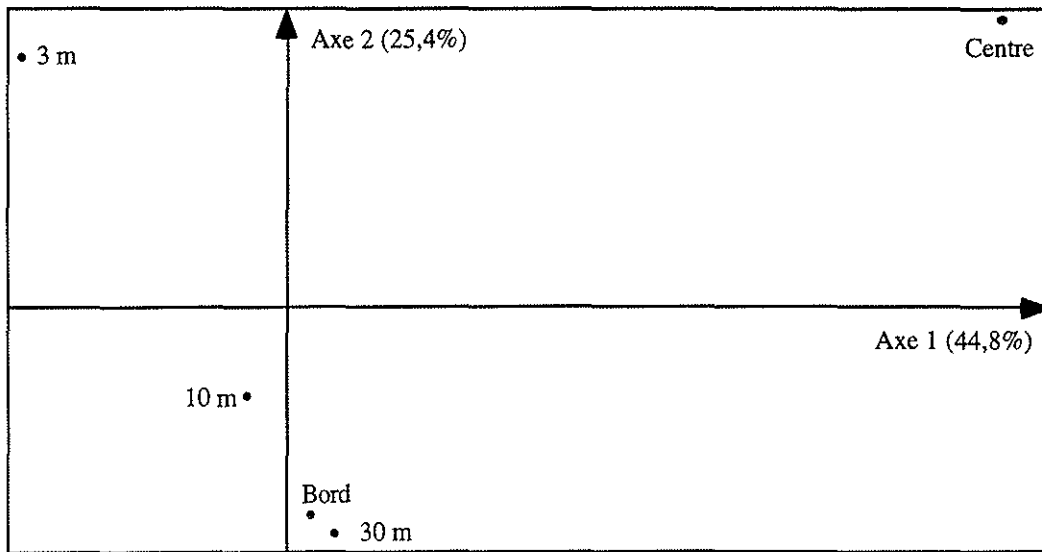
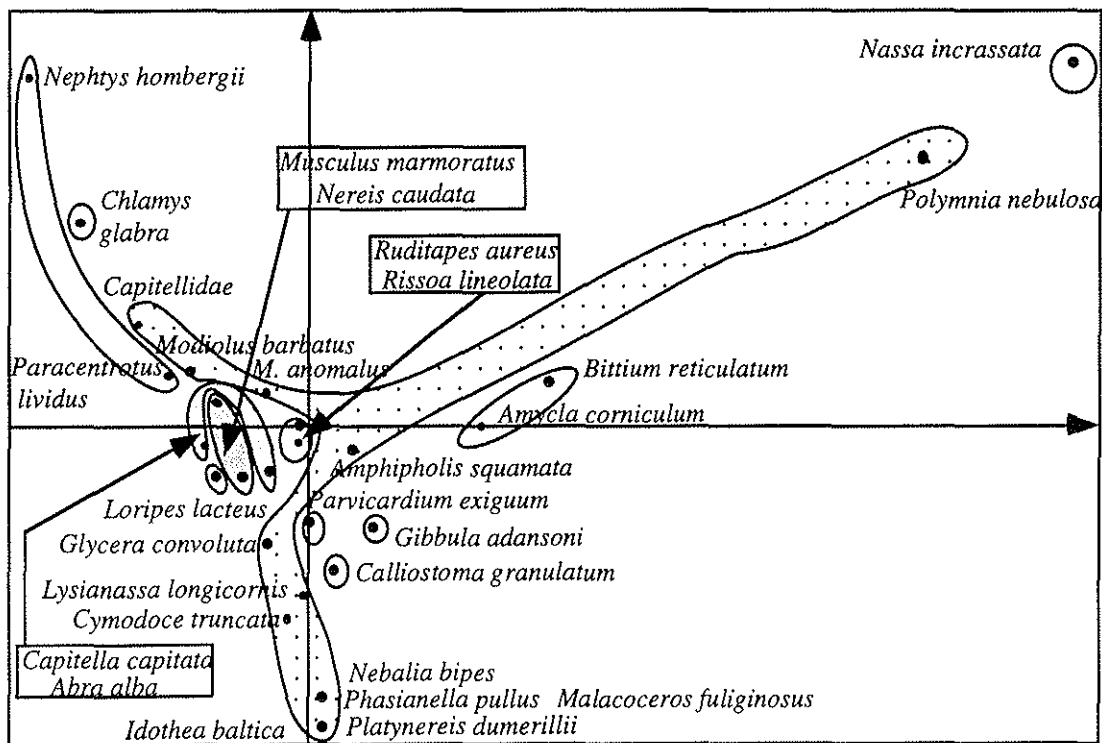


Figure 260 : Dendrogramme obtenu par classification hiérarchique ascendante à partir des biomasses des principales espèces en mai 1992

Figure 267 : Plan 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances effectuée sur les biomasses en mai 1992



a) Stations de substrat meuble



b) Espèces de substrat meuble

Espèces

La classification est réalisée à partir de la matrice ayant servi à l'analyse factorielle des correspondances (voir ultérieurement). Le dendrogramme fait apparaître 5 regroupements spécifiques (Fig. 260).

Le groupe le plus important est composé d'espèces ubiquistes, dont la majorité se retrouve associée aux substrats durs des structures d'élevage (mollusques compris).

Le second groupe par ordre d'importance est constitué par des espèces qui dominent pondéralement à 10 mètres de distance de la table, dans le chenal : *Ruditapes aureus*, *Abra alba*, *Hydrobia lineolata* rattachent le peuplement aux SVMC, mais *Capitella capitata* signale un faciès pollué.

Un troisième groupe inclut une association de deux gastéropodes brouteurs *Amycla corniculum*-*Bittium reticulatum*, qui domine au centre de la table. Ce qui est à rattacher avec le confinement relativement plus grand à ce niveau.

Le quatrième groupe associe des prédateurs (*Nephtys hombergii*, *Paracentrotus lividus*), souvent rencontrés dans les sables hétérogènes envasés. Enfin le dernier regroupement réunit le suspensivore *Musculus marmoratus* et le carnivore *Nereis caudata*, qui dominent pondéralement à la périphérie de la structure (entre le bord et 3 mètres de distance).

2.2.2. Analyse factorielle des correspondances

Les deux premiers axes prennent respectivement 44,8 et 25,4 % de l'inertie totale (soit un total de 70,2 %). Le tableau suivant regroupe les espèces et les stations dont les contributions à ces axes sont les plus importantes (Fig. 267 a et b).

Axes	1		2	
%	44,8		25,4	
Signe	-	+	-	+
Stations	3	1	2, 4, 5	1, 3
Espèces	<i>N. hombergii</i>	<i>N. incrassata</i>	<i>P. pullus</i>	<i>N. hombergii</i>
	<i>C. capitata</i>	<i>P. nebulosa</i>	<i>I. balthica</i>	<i>P. nebulosa</i>
	<i>R. lineolata</i>	<i>B. reticulatum</i>	<i>P. dumerillii</i>	<i>C. glabra</i>
	<i>N. caudata</i>	<i>A. corniculum</i>	<i>S. fuliginosa</i>	<i>N. incrassata</i>
	<i>C. glabra</i>		<i>Calliostoma</i>	
			<i>C. truncata</i>	
			<i>Lysianassa</i>	
			<i>G. convoluta</i>	

Ce tableau montre :

- selon l'axe 1, une discrimination entre deux types de vases, dont l'une est plus enrichie en matière organique (station 3), et correspond à l'association *Capitella capitata-Nereis caudata*;
- selon l'axe 2, les stations (1 et 3) qui sont le siège d'une forte accumulation de matière organique sont distinguées des autres. Mais l'opposition entre les espèces n'apparaît pas clairement, car elles sont ubiquistes en zone conchylicole.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION SUR LA MACROFAUNE BENTHIQUE DE SUBSTRAT MEUBLE

En ce qui concerne la table située en limite externe d'une zone conchylicole, un gradient spatial très net apparaît entre le centre de la table et 30 mètres de distance, aussi bien avec les densités que les biomasses. On peut positionner sur ce gradient les espèces les mieux représentées. Il est possible qu'avec le temps, ce gradient soit "déformé", particulièrement en été, lorsque les températures s'élèvent et conduisent à des conditions anoxiques et à des productions de soufre d'hydrogène et d'ammoniaque, particulièrement toxiques pour la faune.

Les stations les plus éloignées de l'élévation sont caractérisées par des peuplements de Sables Vaseux de Mode Calme (SVMC), avec 6 espèces qui sont corrélées de manière négative à l'axe 1 (*Leiochone clypeata*, *Owenia fusiformis*, *Abra alba*, *Corbula gibba*, *Loripes lacteus*, *Gastrana fragilis*).

Sous la table conchylicole, les peuplements sont les plus diversifiés et les plus denses, tant d'un point de vue numérique que pondéral. Cela s'explique par la superposition de deux types de peuplements, l'un associé au substrat meuble, *sensu stricto* (vase), et l'autre au substrat dur, représenté par les coquilles vides d'huîtres ou de moules, qui proviennent des cordes d'élévation et qui s'accumulent dans le sédiment superficiel. Le centre de la structure est caractérisé par des peuplements de Sédiments Très Pollués (STP), avec des espèces indicatrices d'enrichissement organique ou d'eaux polluées, corrélées positivement avec l'axe 1 (*Capitella capitata*, *Nereis caudata*, *Scolelepis fuliginosa*, *Nebalia bipes*, *Amycla corniculum*, *Nassa incrassata*...). Le centre est distinct des stations suivantes (bordure de la table comprise) en raison de son confinement plus grand (*Amycla corniculum*).

Les stations intermédiaires (2, 3) et celle du chenal (6) sont caractérisées par des espèces ubiquistes. Il s'agit de la juxtaposition de plusieurs types de peuplements SVMC / STP, avec, en plus pour la station 2, celui des substrats solides. Tout cela se matérialise dans l'espace par des mosaïques de peuplements, mais structurées suivant des gradients des SVMC vers les STP, des sédiments meubles vers des sédiments mixtes.

Au sujet de la table se trouvant en position centrale dans la zone conchylicole B, un gradient spatial apparaît, depuis le centre de la structure d'élevage jusqu'à une distance comprise entre 3 et 10 mètres dans le chenal de navigation. A 30 mètres, on se rapproche de la table suivante, faisant face à celle étudiée.

Le centre de la table est apparu comme un milieu très différent de la périphérie et du chenal. Il est très fortement corrélé, de manière positive, avec l'axe 1. Trois gastéropodes sont corrélés positivement avec ce même axe : *Nassa incrassata*, *Bittium reticulatum* et *Amycla corniculum*. Cette dernière espèce est particulièrement significative car elle est indicatrice d'eaux polluées et d'un faible renouvellement des masses d'eau (Géhant et Jeanneret, *op. cit.*). Relativement bien représentée sous la structure conchylicole, *A. corniculum* montre bien le ralentissement des courants au niveau de la table (et donc son confinement par rapport au chenal, milieu plus ouvert).

La station 3 (située à trois mètres de la table) est également corrélée avec l'axe 1, mais négativement. Les polychètes indicatrices d'engraissement organique du milieu, *Capitella capitata* et *Nereis caudata* sont corrélées négativement sur cet axe : elles reflètent l'accumulation de matière organique (23 %) à ce niveau.

Les espèces associées aux autres stations sont ubiquistes. Elles traduisent une superposition de plusieurs types de peuplements (substrats solides - SVMC - STP).

En conclusion, quelle que soit la position d'une table au sein d'une zone aquacole, il existe une différence très grande d'une part, entre la zone centrale de la structure d'élevage et sa périphérie, et, d'autre part, entre le centre et l'extérieur de la table. Cela se traduit par un gradient de confinement, dont le maximum se situe au centre.

QUATRIEME PARTIE :

SYNTHESE ET CONCLUSION GENERALE

QUATRIEME PARTIE : SYNTHESE ET CONCLUSION GENERALES

Ce travail est consacré à l'étude de peuplements macrobenthiques au niveau d'une table d'élevage ostréicole de l'étang de Thau. Deux types de peuplements y sont rencontrés et co-existent. Le premier correspond aux substrats durs (supports abiotiques et biotiques); le second aux substrats meubles.

En effet, le milieu formé par une structure conchylicole est très hétérogène. Il est donc composé de substrats durs, tant inertes que vivants, d'un fouling, de substrats meubles également. Ces derniers correspondent aux sédiments vaseux situés sous la table (au fond) mais également dans les interstices des mollusques d'élevage, de leurs supports et du fouling. Ceci s'explique par la forte sédimentation (en particulier, la biodéposition des mollusques filtreurs) et le ralentissement des courants par les "rideaux" de cordes, qui limite le transfert horizontal des particules sédimentaires.

En fait, on observe la superposition de peuplements de substrat meuble sur ceux de substrat dur, l'inverse de ce qui a été observé au niveau du sédiment sous la structure conchylicole (Lamy et Guelorget, 1995). L'abondance de coquilles vides (huîtres, moules), naturellement accumulées dans les sédiments superficiels, entraîne la superposition d'un peuplement de substrat dur sur un peuplement de substrat meuble. Cela rappelle la disposition en "éléments de mosaïques" de Bellan *et al.* (1980), qui se rencontre là où les obstacles font écran à la circulation des eaux.

Dans l'étang de Thau, en ce qui concerne les peuplements macrobenthiques de substrat dur, il s'agit de la première étude de ce genre, sur le fouling d'élevage et les espèces associées. Elle permet de dresser une liste de 146 taxons (animaux et végétaux). Cette richesse spécifique est élevée et est essentiellement liée à la diversité des substrats offerts par les structures d'élevage, à la superficie étendue des zones conchylicoles, à leur forte productivité phytoplanctonique et enfin, au caractère marin de l'étang (peu confiné). L'introduction involontaire d'espèces, importées avec les huîtres et les moules d'élevage, a également influencé la richesse spécifique.

L'étude du macrobenthos de substrat meuble vient en complément de travaux antérieurs (Géhant et Jeanneret, 1984; 1985; Jouffre et Amanieu, 1991; Guelorget *et al.*, 1994; Lamy et Guelorget, 1995). Elle est réalisée à une échelle très locale, qui est celle d'une unité d'élevage.

Au terme de ce travail sur les différents peuplements macrobenthiques d'une structure d'élevage, un certain nombre d'éléments est apporté sur l'organisation biologique de l'écosystème Table conchylicole de l'étang de Thau.

Les peuplements macrobenthiques ont été caractérisés par des indices globaux (richesse spécifique, diversité, équitabilité, constante de Motomura, densité totale, biomasse totale), par la composition, l'abondance numérique et pondérale des espèces. Grâce à un traitement multivariable, ils ont été analysés selon leurs structures spatiale, temporelle (sauf pour le substrat meuble), et bio-associative.

La colonisation des surfaces dures se fait globalement de manière centripète, à partir de la périphérie de la table (influence directionnelle des courants). Le développement des colonies est d'abord horizontal, puis vertical, pour limiter la compétition spatiale et trophique. Une succession dans la dominance pondérale des espèces est observée (ascidies-bryozoaires-spongiaires) et elle s'explique d'abord par le choix du premier mois d'immersion des plaques (avril 1992), au cours d'une période où le recrutement des espèces printanières (comme les ascidies) est favorisé. C'est la loi de la préemption ("premier arrivé, premier servi"). Ensuite, des variations qualitatives et quantitatives des particules nutritives expliquent la succession spécifique observée. Les recrutements suivants automnaux et printaniers de jeunes individus, d'une part, et la dominance pondérale et numérique d'un petit nombre d'espèces, d'autre part, provoquent une déstabilisation des équilibres démographiques (chute des indices de diversité et de la constante de milieu de Motomura). La tendance générale des peuplements est également une succession des formes opportunistes vers les formes compétitives.

L'analyse spatiale a permis de mettre en évidence l'opposition entre les peuplements relativement "confinés", situés au centre de la table, et les peuplements se trouvant en bordure, qualifiés de peuplements "d'interface" (table-chenal). On distingue également les peuplements superficiels de ceux rencontrés sur les collecteurs proches du fond (influence de la profondeur).

L'analyse temporelle du macrobenthos de substrat dur a fait ressortir des différences dans la distribution des peuplements. Le nombre des discontinuités, ou ruptures, qui se produisent entre des mois consécutifs (qui traduisent des structures différentes) est plus élevé en bordure superficielle de la table. Ceci s'explique par une compétition spatiale et trophique plus importante à ce niveau (situé en contact immédiat avec le chenal), où la colonisation des substrats a été plus massive et rapide. Cette compétition est, à terme, exclusive puisque la richesse spécifique devient plus faible en bordure de la table qu'aux autres stations. Le recrutement dépend généralement du nombre d'adultes présents : les espèces les plus productives sont celles qui mobilisent l'espace. En fait, chaque collecteur, plaque ou pigne (groupe d'huîtres collées ensemble à un même niveau de la corde d'élevage) pourrait être considérée comme une île au sens de Mac Arthur et Wilson (Jaeger, *comm. pers.*). En effet, la théorie de Mac Arthur et Wilson explique qu'un équilibre dynamique "entre immigration et extinction est réalisé par la compétition

interspécifique au sein de communautés qui sont saturées en espèces et en individus : aucune espèce ne peut s'intégrer au peuplement sans qu'une autre ne le quitte par extinction" (Blondel, 1986).

Les discontinuités mensuelles (d'un point de vue qualitatif et pondéral) sont également plus nombreuses dans les eaux de fond. Elles reflètent la pression de sélection exercée sur les peuplements par les contraintes environnementales, liées à la profondeur (sédimentation, turbidité, atténuation de la lumière...). Cette pression induit des densités et une diversité plus faibles qu'en surface. Ainsi que la présence d'une faune très opportuniste qui maintient la richesse spécifique à des valeurs élevées (entre 50 et 60 espèces).

Pour l'ensemble des stations, il est normal que le nombre de discontinuités soit élevé car les arrivées de larves et de spores ne sont pas des processus uniformes dans le temps (ni dans l'espace).

Les discontinuités temporelles s'accompagnent d'une variabilité des associations biologiques. Celles-ci sont plus nombreuses en bordure de la table et reflètent également l'influence de la compétition inter et intra-spécifique pour les ressources spatiales et trophiques, qui est plus forte à ce niveau.

L'organisation des peuplements est cependant bien réelle au sein de la table d'élevage. Le macrobenthos qui peuple la table conchylicole dépend principalement du recrutement en provenance du chenal et des ressources spatiales et trophiques des individus. Nous résumons sur la figure 268, les processus mis en évidence. Les ressources trophiques (c'est-à-dire le plancton et la matière organique) sont portées en ordonnée. Les ressources spatiales sont représentées en abscisse. Au sein de la table, les peuplements macrobenthiques apparaissent organisés de deux manières, concentrique et bathymétrique. Ainsi, il existe des espèces qui caractérisent la surface et d'autres la profondeur. Par exemple, en surface, ce sont, l'ascidie *Ascidia*, le bryozoaire *Scrupocellaria*, le spongiaire *Sycon*. et un certain nombre de crustacés. Au fond, ce sont par exemple, les polychètes *Pomatoceros* et *Vermiliopsis*. Le centre superficiel se distingue de la périphérie par la plus grande abondance de *Balanus amphitrite*, qui est une espèce indicatrice d'un confinement très élevé.

La répartition des peuplements s'explique en grande partie par la disposition en "rideaux" parallèles des cordes d'élevage entraîne un ralentissement des courants, depuis la bordure de la table, en direction du centre. Or, les flux d'eau sont des vecteurs pour les particules nutritives, les larves d'invertébrés benthiques, les spores algales. Avec la diminution des flux vers le centre de la table, toutes ces particules sont davantage soumises à la sédimentation et surtout à la prédation exercée par les mollusques filtreurs et leur épibiontes. Le gradient d'hydodynamisme peut ainsi se traduire en terme de confinement, c'est-à-dire en temps de renouvellement des diverses particules nutritives, des larves, des

spores en tous points de la table. Ce temps est plus court en bordure et plus long au centre de la table.

Tant que les ressources spatiales et trophiques ne sont pas limitantes, la diversité des peuplements macrobenthiques (notamment sur le plan trophique) d'une table est maintenue par le jeu des compétitions inter- et intraspécifiques spatiales et trophiques, des sélections par les contraintes environnementales, et enfin du cycle biologique.

L'originalité de l'écosystème "Table Conchylicole" peut s'expliquer de diverses manières:

* par un milieu abrité

- les installations d'élevage ne se trouvent pas en mer ouverte et sont donc relativement protégées de l'action abrasive des vagues et de la houle;
- les cordes induisent un ralentissement des courants, et par conséquent un confinement légèrement plus élevé au niveau du centre de la table;
- les surfaces offertes par les huîtres et le fouling ne sont pas uniformes : leur morcellement fournit une protection plus grande aux larves et aux individus (contre l'action abrasive des courants et contre les prédateurs);

* par un recrutement assuré (survie des reproducteurs)

- les cordes à huîtres sont relevées et remplacées au bout d'une ou deux années mais jamais en même temps d'une table ou d'une zone à l'autre. Ce qui permet aux peuplements de se restructurer rapidement sur les nouvelles cordes, à partir de "foyers de géniteurs voisins". Les coquilles vides naturellement accumulées dans les sédiments superficiels peuvent également constituer des "centres de recrutement" (puisqu'un grand nombre d'espèces associées aux substrats durs ont été retrouvées au niveau du substrat meuble). Cela soulignerait le rôle de l'installation des larves sur le déterminisme de la distribution et de l'abondance des animaux benthiques;
- les communautés du fouling ont un cycle saisonnier mais sont stables dans la composition : il existe des espèces saisonnières, à croissance rapide mais aussi des espèces à croissance lente, avec des individus qui persistent d'une année à l'autre;
- les vitesses de colonisation sont variables d'un point à l'autre de la table et autorisent une diversité de structure;

* par des contrôles physicochimiques (température, salinité, pollution, turbidité, courants, éclairage lumineux, nature du substrat, oxygène, dioxyde de carbone, soufre d'hydrogène) et biologiques (cycles biologiques; compétitions inter- et intraspécifiques pour l'espace disponible et les ressources nutritives; prédation) qui empêchent la dominance absolue d'une seule espèce.

* par les capacités colonisatrices d'un grand nombre d'espèces.

* par la possibilité de partage des ressources, lorsque celles-ci ne sont pas limitantes; par exemple :

- au sein de la guildes (association pour un même type de ressource) des suspensivores, les espèces sont capables de sélectionner des particules nutritives de taille distincte, mais entrent en compétition directe dès que l'abondance trophique diminue.
- les épibioses limitent la compétition spatiale.

Ce travail contribue à la connaissance faunistique et floristique de l'écosystème d'une table d'élevage conchylicole de l'étang de Thau. Il aborde des domaines intéressants tels l'organisation et la structure des peuplements macrobenthiques et il permet d'affirmer l'importance du fouling et des espèces associées. En effet, d'une part le macrobenthos est un bio-indicateur de l'état du milieu, il participe à l'équilibre des systèmes d'élevage, et, d'autre part, il est susceptible de gêner la croissance des huîtres.

L'importance des disponibilités en ressources trophiques se retrouve dans la zonation dans l'étang de Thau établie par Mazouni (1995). Cet auteur a montré que les épibiontes des huîtres sont très abondants lorsque la richesse en chlorophylle \underline{a} est élevée, comme dans le secteur A. Au contraire, les épibiontes sont rares en zone C où on enregistre une pauvreté en chlorophylle \underline{a} . Dans une zone située à l'extérieur de la zone conchylicole A, à proximité des entrées d'eau marine dans l'étang, caractérisée par une richesse en chlorophylle \underline{a} , Mazouni (*op. cit.*) trouve une abondance faible des épibiontes. Ceci pourrait s'expliquer par l'éloignement des "foyers de géniteurs" et par la circulation des eaux (le sens des courants joue un rôle dans le transfert des larves).

Plusieurs axes de recherche devraient être approfondis :

- Comparaisons des épibiontes des huîtres dans les zones conchylicoles A, B, C.
- Analyse des variations saisonnières du biofouling dans les autres secteurs conchylicoles de l'étang de Thau, en particulier, la zone A plus profonde et plus riche en matière organique.
- Recherche des corrélations entre la biomasse phytoplanctonique et macrobenthique aux différentes zones d'une table.
- Analyse des variations qualitatives et quantitatives des populations planctoniques et étude des repercussions consécutives sur l'abondance du macrobenthos suspensivore.
- Etude de la dynamique de la croissance de quelques espèces sédentaires du fouling : comparaison entre les zones centrale et périphérique d'une table, afin de confirmer le rôle du confinement sur la croissance.
- Analyser le fouling dans des milieux plus confinés.

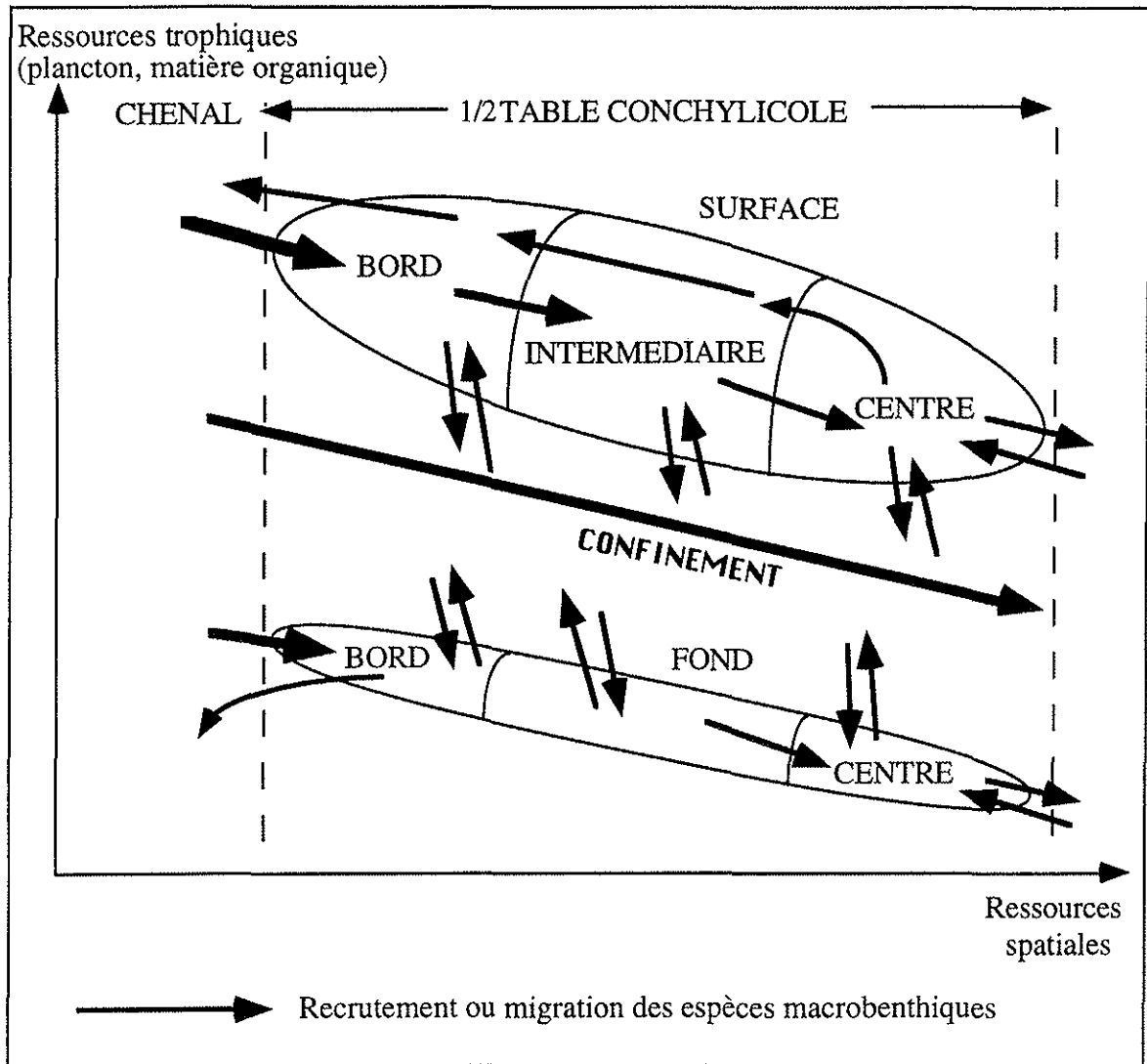


Figure 268 : Schéma des processus mis en évidence dans l'écosystème Table Conchylicole

BIBLIOGRAPHIE

- AGIUS C., SCHEMBRI P.J., JACCARINI V., 1977. A preliminary report on organisms fouling oyster cultures in Malta (Central Mediterranean). *Mem. Biol. Mar. Oceanogr.*, 7, 3-4 : 51-59.
- ALIAUME C., 1990. *Ichthyofaune des herbiers à Thalassia du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe*. Thèse Biomathématiques, Univ. Paris VII, Fr. : 1-226.
- AMANIEU M., FERRARIS J., GUELORGET O., 1980. Structure des communautés et stratégies adaptatives en milieu lagunaire. *Océanis*, 5, 5 : 833-861.
- AMANIEU M., GUELORGET O., MICHEL P., 1977. Richesse et diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. *Vie Milieu*, XXVII, 1, B : 85-109.
- AMANIEU M., LASSERRE G., 1982. Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Oceanol. Acta*, Actes Symposium International sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, 201-213.
- ANDERSEN F.O., KRISTENSEN E., 1988. The influence of macrofauna on estuarine benthic community metabolism : a microcosm study. *Mar. Biol.*, 99 : 591-603.
- ANONYME, 1967. Catalogue des principales salissures marines. Serpules. *Editions de l'OCDE*, 3.
- ANONYME, 1995. *Programme OXYTHAU. Le bassin de Thau : relation milieu-ressources dans les secteurs conchylicoles. Importance des mécanismes d'échanges verticaux. 1991-1995*. Rapp. IFREMER, Sète, Fr., 22 p.
- ARAKAWA K.Y., 1990. Competitors and fouling organisms in the hanging culture of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Mar. Behav. Physiol.*, 17, 2 : 67-94.
- ARIAS E., MORALES E., 1979. Variación estacional de organismos adherentes en el puerto de Castellón de la Plana. *Inv. Pesq.*, 43, 2 : 353-383.
- ARNAUD P.M., 1978. Remarques sur les pélicypodes du fouling de substrats artificiels profonds en Méditerranée Nord-Occidentale. *Haliotis*, 9, 1 : 41-44.
- ARNAUD P.M., LEUNG TACK K., 1971. Faunes malacologiques du Lacydon antique et du vieux port de Marseille : comparaison écologique et remarques sur la pollution. *Téthys*, 3, 1 : 105-112.
- BACHELET G., 1979. *Dynamique de la macrofaune benthique et production des lamellibranches de l'estuaire de la Gironde*. Thèse Univ. Paris VI, Fr. : 1-163 + annexes.
- BALAKRISHNAN-NAIR N., DHARMARAJ K., ABDUL-AZIS P.K., ARUNACHALAM M., KRISHNA-KUMAR K., 1984. Ecology of biofouling on *Crassostrea madrasensis* Preston (mollusca bivalvia) in a tropical backwater. *Proc. Indian Acad. Sci., Anim. Sci.*, 93, 5 : 419-430.
- BALASUBRAHMANYAN K., SRINIVASAN M., 1987. Fouling organisms on oysters in Paravanar estuary. *Proceedings of the National Seminar on Estuarine Management, 4-5 June, Trivandrum*. Nair N.B., ed. pp. 511-513.
- BARBAULT R., 1981. *Ecologie des populations et des peuplements*. Masson ed., Paris, Fr., 200 p.

- BARKAI A., BRANCH G.M., 1988. The influence of predation and substratal complexity on recruitment to settlement plates : a test of the theory of alternatives states. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 124 : 215-237.
- BARRANGUET C., 1994. *Rôle des microphytes benthiques dans l'oxygénation de l'interface eau-sédiment de deux systèmes conchylicoles méditerranéens : golfe de Fos, étang de Thau*. Thèse de Doctorat, Univ. Aix-Marseille II, 215 p. + annexes.
- BARRANGUET C., ALLIOT E., 1995. Variations spatio-temporelles des flux benthiques (oxygène et ammonium) et de la biomasse micrphytobenthique dans la zone conchylicole de l'étang de Thau (France). *J. Rech. Oceanogr.*, 1, 2 : 15-26.
- BARRANGUET C., ALLIOT E., PLANTE-CUNY M.R., 1994. Benthic microphytic activity at two mediterranean shellfish cultivation sites, with reference to benthic fluxes. *Oceanologica Acta*, 17, 2 : 211-221.
- BELLAN G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des annélides polychètes de la Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, Fac. Sci. Marseille, Fr., 49, 33 : 371 p.
- BELLAN G., 1980. Relationship of pollution to rocky substratum polychaetes on the french mediterranean coast. *Mar. Pollut. Bull.*, 11 : 318-321.
- BELLAN G., BELLAN-SANTINI D. & PICARD J., 1980. Mise en évidence de modèles éco-biologiques dans des zones soumises à perturbations par matières organiques. *Oceanol. Acta*, 3, 3 : 383-390.
- BELLAN-SANTINI D., 1971. Amphipodes des milieux portuaires. *Téthys*, 3, 2 : 255-263.
- BELLAN-SANTINI D., 1982. Evolution spatio-temporelle des peuplements de substrats rocheux superficiels dans le golfe de Fos (France). *Téthys*, 10, 3 : 245-253.
- BELLAN-SANTINI D., DESROSIERS G., 1976. Distribution du benthos de substrat dur dans un golfe soumis à de multiples pollutions (golfe de Fos). *III^{es} Journées Etud. Pollutions*, 153-157, Split, C.I.E.S.M.
- BELLAN-SANTINI D., KARAMAN G., KRAPP-SCHICKEL G., LEDOYER M., MYERS A.A., RUFFO S., SCHIECKE U., 1982., The amphipoda of the Mediterranean. I- Gammaridea (Acanthonotozomatidae to Gammaridae). Ruffo S. ed., *Mém. Inst. Océanogr.*, Monaco, Fr., 13 : 364 p.
- BELLAN-SANTINI D., LEDOYER M., 1968. Inventaire des amphipodes gammariens récoltés dans la région de Marseille. *Téthys*, 4, 4 : 899-934.
- BELSHER T., 1991. *Sargassum muticum (Yendo) Fensholt sur le littoral français. Synthèse des études 1983-1989*. Rapp. IFREMER- DEL, 91.25, 99 p.
- BEN MAIZ N., 1986. *Flore algale (Rhodophyta, Phaeophyceae, Chlorophyceae, Bryopsidophyceae) de l'étang de Thau (Hérault)*. Thèse 3^{ème} cycle, Univ. Aix-Marseille II, Luminy, Fr. : 1-354.
- BENZECRI J.P., 1973. *L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances*. Dunod Ed., Paris, Fr. : 1-432.
- BENZECRI J.P., BENZECRI F., 1984. *Pratique de l'analyse des données. I- Analyse des correspondances et classification. Exposé élémentaire*. Dunod Ed., Paris, Fr. : 1-456.

- BEST M.A., THORPE J.P., 1986. Feeding-current interaction and competition for food among the bryozoan epiphytes of *Fucus serratus*. *Mar. Biol.*, 93 : 371-375.
- BIANCHI C.N., MORRI C., 1986. Bionomie des polychètes serpuloides dans les lagunes côtières italiennes. *Société d'Ecologie. Coll. Intl. "Ecologie Méditerranéenne"*, Marseille Luminy, 4-8 juin : p. 21.
- BLANC B., 1993. *Factibilité pour un élevage d'huîtres plates (Ostrea edulis) et de moules (Mytilus galloprovincialis) en baie de Kalloni (Lesvos, Grèce)*. Mém. Master CREUFOP, Montpellier, Univ. Sci. Tech. du languedoc : 112 p.
- BLONDEL J., 1986. Biogéographie évolutive. *Collections Ecologie*, Masson, Paris, 20 : 221 p.
- BOCQUILLON C., TOURNOUD M.G., 1991. *L'analyse chronologique des structures physiques de l'étang de Thau*, in : Ecothau : Synthèse des résultats. D. Jouffre & M. Amanieu, édit. Univ; Montpellier II : 47-58.
- BOUDOURESQUE C.-F., RIBERA M.A., 1994. Les introductions d'espèces végétales et animales en milieu marin. Conséquences écologiques et économiques et problèmes législatifs. "First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*". Boudouresque C.F., Meinesz A. & Gravez V. edit., GIS posidonie publ., Fr. : 29-102.
- BOUDOURESQUE C.F., BELSHER T., DAVID P., LAURET M., RIOUALL R., PELLEGRINI M., 1985. Données préliminaires sur les peuplements à *Sargassum muticum* (Phaeophyceae) de l'étang de Thau (France). *Rapp. P.V. Commiss. intl. Explor. sci. Médit.*, Monaco, 29, 4 : 57-60.
- BOURGET E., LACROIX G., 1973. Aspects saisonniers de la fixation de l'épifaune benthique de l'étage infralittoral de l'estuaire du Saint-Laurent. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 : 867-880.
- BOUVIER E.L., 1940. *Faune de France n°37 : Décapodes marcheurs*. Lechevalier, Paris : 1-404.
- BROS E. B., 1987 a. Temporal variation in recruitment to a fouling community in Tampa Bay, Florida. *Journal of Coastal Research*, 3, 4 : 499-504.
- BROS E. B., 1987 b. Effects of removing or adding structure (barnacle shells) on recruitment to a fouling community in Tampa Bay, Florida. *J. Exp. Mar. Ecol.*, 105 : 275-296.
- BRUN B., 1971. *Variations interspécifiques et spéciation chez deux espèces de gammares d'eau saumâtre du groupe Gammarus locusta (crustacés, amphipodes)*. Thèse, Univ. Provence, Fr., 165 p.+ annexes.
- BUSS L.W., 1979. Bryozoan overgrowth interaction-The interdependence of competition for space and food. *Nature*, 281 : 475-476.
- BUTLER A.J., 1986. Recruitment of sessile invertebrates at five sites in gulch St Vincent, South Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 97 : 13-36.
- BUTLER A.J., 1991. Effect of patch size on communities of sessile invertebrates in Gulf St Vincent, South Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 153 : 255-280.
- CASELLAS C., PENA G., PICOT B., ILLES S., BONTOUX J., 1990. Structure spatiale des sels nutritifs au sein d'un écosystème lagunaire : l'étang de Thau. *Water Research*, U.K., 24, 12 : 629-631.

- CASTRIC-FEY A., 1974. *Les peuplements sessiles du benthos rocheux de l'archipel de Glénan - Sud Bretagne. Ecologie descriptive et expérimentale*. Thèse 3ème cycle, Univ. Paris VI : 1-333.
- CASTRIC-FEYS A., 1983. Recrutement, croissance et longévité de *Pomatoceros triqueter* et de *Pomatoceros lamarckii* sur plaques expérimentales en baie de Concarneau. *Annales de l'Institut Océanographique*, Masson ed., Paris, 59, 1 : 69-91.
- CECERE E., MATARESE A., 1983. Settlement periods of barnacles in the mar Piccolo of Taranto (Southern Italy) from 1972 to 1982. *Oebalia*, IX, N.S. : 105-117.
- CHAPELLE A., MESNAGE V., MAZOUNI N., DESLOUS-PAOLI J.M., PICOT B., 1994. Modélisation des cycles de l'azote et du phosphore dans les sédiments d'une lagune soumise à une exploitation conchylicole. *Oceanologica Acta*, 17, 6 : 609-620.
- CHEAH S.H., CHUA T.E., 1979. A preliminary study of the tropical marine fouling organisms on floating net cages. *Malays. Nat. J.*, 33, 1 : 39-48.
- CHEVREUX E., FAGES L., 1925. *Faune de France n°9 : Amphipodes*. Lechevalier, Paris : 1-488.
- CLANZIG S., 1987. *Inventaire des invertébrés d'une lagune méditerranéenne des côtes de France, biocénoses et confinement : l'étang de Salses-Leucate (Roussillon)*. Diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris 1 : 568.
- COLWELL R.R., 1986. *Microbial studies of biofouling of treated and untreated wood pilings in the marine environment*. Rapp. College Park, MD, USA, Maryland Univ., 25 P.
- CONNELL J.H., 1961. The influence of interspecific competition and others factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42 : 710-723.
- COURTIES C., VAQUER A., TROUSSELIER M., LAUTIER J., CHRETIENNOT-DINET M.J., NEVEUX J., MACHADO C., CLAUSTRE H., 1994. Smallest eukaryotic organism. *Nature*, 370 : p. 255.
- CRISTOFINI C (1963) . *Etude de la faune vivant dans le milieu formé par les moules (M. galloprovincialis) et leur byssus dans le port de Sète et le bassin de Thau*. DES Montpellier.
- D'ANGELO G., GAGIULLO S., 1978. Guida alle conchiglia Méditerranée. Fabri editori, 1-223.
- DAGET J., 1976. *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris, Fr., VIII + 172 P.
- DALBY J.E., YOUNG C.M., 1993. Variable effects of ascidian competitors on oysters in a Florida epifaunal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 167 : 47-57.
- DAVIS A.R., TARGETT N.M., McCONNELL O.J., YOUNG C.M., 1989. Epibiosis of marine algae and benthic invertebrate : natural products chemistry and others mechanisms inhibiting settlement and overgrowth. *Bioorganic Marine Chemistry*, 3 : 85-114.
- DE CASABIANCA M.L., 1974. *Dynamique et production d'une population de crustacés en milieu saumâtre. Corophium insidiosum Crawford- lagune de Biguglia, Corse*. Thèse, Univ. Aix Marseille, Fr. : 185 p. + 44 annexes.

DE CASABIANCA M.L., KIENER A., HUVE H., 1972-73. Biotopes et biocénoses des étangs saumâtres corses : Biguglia, Diana, Urbino, Palo. *Vie Milieu*, 23, 2, C : 187-227.

DE COUTURES M.J., 1967. *Etude des populations de Corophium des piliers de la jetée d'Ayrac à Arcachon : introduction à l'étude de leur cycle reproducteur annuel*. DEA Biologie Animale, Bordeaux, Fr. : 30 p.

DEAN T.A., HURD L.E., 1980. Development in an estuarine fouling community : the influence of early colonists on later arrivals. *Oecologia*, Berl., 46 : 295-301.

DENNV M.W., 1991. *Hydrodynamic factors controlling settlement in fouling organisms*. Report Hopkins Mar. Stn., Stanford Univ., USA : 15 p.

DESLOUS-PAOLI J.-M., MAZOUNI N., SOUCHU P., LANDREIN S., PICHOT P., JUGE C., 1993. Oyster farming impact on the environment of a mediterranean lagoon. Preliminary results of the OXYTHAU program in *Bivalves filter feeders in estuarine and coastal ecosystem progress*, R.F. Dame (ed.), NATO ASI Series, G 23, berlin : 519-521.

DESLOUS-PAOLI J.-M., SORNIN J.-M., DURAND F., CHEVALIER M., LAGABRIELLE R., PELISSIER M., TOURNIER H., JUGE C., 1991. Cartographie et caractéristiques des sédiments superficiels du secteur conchylicole de l'étang de Thau. Contrat de plan Etat-Région. Languedoc-Roussillon, Rapp. Inter. ifremer/dro/em. 91. 03, 61 p. et annexes.

DUMAY D., 1970 (1971). Ecologie et biologie du genre *Cymodoce* (Isopode Flabelligera) dans la région de Marseille. *Téthys*, 2, 4 : 827-858.

FALACE A., BRESSAN G., 1990. Dynamics of algal colonization of an artificial reef submerged in the gulf of Trieste : Macrofouling. *Hydrores.*, 7, 8 : 5-27.

FAUVEL P., 1923. *Faune de France n°5 : Polychètes errantes*. Lechevalier, Paris : 1-455.

FAUVEL P., 1927. *Faune de France n°16 : Polychètes sédentaires*. Lechevalier, Paris : 1-494.

FERRARIS J., 1978. *Signification et choix des modèles de distribution d'abondance des communautés plurispécifiques*. Mém. Ingénieur. Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, Fr. : 1-82.

FERRARIS J., 1983. *Choix d'une mesure de proximité et d'une méthode de classification dans la description des communautés plurispécifiques par analyse multidimensionnelle. Application à la macrofaune benthique d'un étang saumâtre méditerranéen (étang du Prévost, France) et à la microflore de diatomées benthiques du fleuve Saint-Laurent en amont de Montréal (Québec)*. Thèse Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, Fr. : 1-280.

FIELD B., 1982. Structural analysis of fouling community development in the Damariscotta River Estuary, Maine. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 57, 1 : 25-33.

FLASSCH J.P., GIRIN M., 1971. I. Les peuplements sessiles de substrats durs artificiels dans la région de Banyuls sur mer, 77 p. II- Les annélides polychètes, 146 p. III. Les kamptozoaires-bryozoaires, 44 p. Thèse 3ème cycle, Université de Paris.

FORTEATH G.N.R., PICKEN G.B., RALPH R., 1983. Interaction and competition for space between fouling organisms on the Beatrice oil platforms in the Moray Firth, North Sea. *Int. Biodeterior. Bull.*, 19, 2 : 45-52.

- FRADETTE P., BOURGET E., 1980. Ecology of benthic epifauna of the estuary and gulf of St. Lawrence : factors influencing their distribution and abundance on buoys. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 6 : 979-999.
- FRANZ D.R., 1989. Population density and demography of a fouling community amphipod. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 125 : 117-136.
- FRANZ D.R., MOHAMED Y., 1989. Short-distance dispersal in a fouling community amphipod crustacean, *Jassa marmorata* Holmes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 133 : 1-13.
- FRECHETTE M., BUTMAN C.A., GEYER W.R., 1989. The importance of boundary-layer flows in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder, *Mytilus edulis*. *Limnol. Oceanogr.*, 34, 1 : 19-36.
- FRECHETTE M., LEFAIVRE D., 1990. Discrimination between food and space limitation in benthic suspension feeders using self-thinning relationships. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 65 : 15-23.
- FRONTIER S., PICHOD-VIALE D., 1991. Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. *Coll. Ecologie*, 21, Masson, Paris, Fr., 392 p.
- GAL'PERIN M.V., 1983. A simulation study of a fouling community : sensitivity to changes in the parameters and a dynamic prediction. *Okeanologiya*, 23, 6 : 1030-1038.
- GAYRAL P., 1966. *Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Notions fondamentales sur l'écologie, la biologie et la systématiques des algues marines.* Doin, Paris, Fr., 1-632.
- GEHANT P., 1982. *Contribution à l'étude de l'évolution à long terme d'un écosystème lagunaire : l'étang de Thau. Techniques d'échantillonnage et faune malacologique.* DEA Ecologie, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier II, Fr., 51 p.
- GEHANT P., JEANNERET H., 1984. *La macrofaune benthique de l'étang de Thau : approche biocoénotique.* Thèse Sci., Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, Fr. : 1-115.
- GEHANT P., JEANNERET H., 1985. *Étude sur l'impact des activités aquacoles dans l'étang de Thau.* Rapp. CEPRALMAR/CNARBRL.
- GERBAL M., 1994. *Analyse spatio-temporelle des peuplements phytobenthiques de substrat meuble de l'étang de Thau (Hérault, France).* Thèse de Doctorat, Univ. Aix-Marseille II, 241 p.
- GERBAL M., VERLAQUE M., 1995. Macrophytobenthos de substrat meuble de l'étang de Thau (France, Méditerranée) et facteurs environnementaux associés. *Oceanologica Acta*, 18, 5 : 557-571.
- GHERARDI M., LEPORE E., SCISCIOLI M., 1981. Observations on the settlement of *Balanus amphitrite* Darwin and *Balanus eburneus* Gould (crustacea, cirripedia). *Mem. Biol. Mar. Oceanogr.*, 11, 2, 47-71.
- GHOBASHY A.F.A., SELIM S.A., 1976. Settlement and growth of *Spirorbis corrugatu* (Montagu) in the eastern harbour of Alexandria. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Cairo*, 6 : 315-330.
- GIANGRANDE A., GERACI S., BELMONTE G., 1994. Life-cycle and life-history diversity in marine invertebrates and the implications in community dynamics. Ansell

- A.D., Gibson R.N., Barnes M., eds; UCL Press, *Oceanography and marine Biology : an Annual Review*, 32 : 305-333.
- GIRIN M., 1971. *Les peuplements sessiles de substrat durs artificiels dans la région de Banyuls-sur-Mer : annélides polychètes*. Thèse, Univ. Paris, Fr. : 144 p.
- GNANNUDI S.A., TUFAIL M., BEN-YOUSSEF M.A., 1978. A preliminary study of the fouling communities in Libyan coastal waters. *Libyan J. Sci.*, 8A, 21-26.
- GOREN M., 1980. Development of benthic community on artificial substratum at Ashod (Eastern Mediterranean). *Oceanol. Acta*, 3, 3 : 275-283.
- GOWER J.C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53 : 325-338.
- GRASSLE J., GRASSLE J.P., 1974. Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. *J. Mar. Res.*, 32, 2 : 253-284.
- GRAY J.S., 1977 a. Pollution-induced changes in populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 286 : 545-561.
- GRAY J.S., 1977 b. The stability of benthic ecosystems. *Helgol. wiss. Meeresunters*, 30 : 427-444.
- GREENE C.H., SCHOENER A., CORETS E., 1983. Succession on marine hard substrata : the adaptive significance of solitary and colonial strategies in temperate fouling communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13, 2-3 : 121-129.
- GRENZ C., 1989. *Quantification et destinée de la biodéposition en zones de production conchylicole intensive en méditerranée*. Thèse Océanol., Univ. Aix-Marseille II, Fr. : 6 p n. num. + 145 p + annexes.
- GREZE I.I., 1968. Nutrition et groupements trophiques des amphipodes du complexe méditerranéen dans la mer Noire. *Rapp. Comm. int. Mer Méditerr.*, 19, 2 : 163-165.
- GUELORGET O., MICHEL P., 1976. *Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault)*. I - Le milieu, 95p. II - Les peuplements benthiques. Thèse Sci., Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, Fr. : 122p.
- GUELORGET O., MICHEL P., RIOUALL R., 1977. Colonisation de surfaces vierges dans une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). *Naturalia monspeliensa*, sér. Bot., 27 : 117-149.
- GUELORGET O., PERTHUISOT J.P., 1983. Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol. de l'ENS*. Presses de l'ENS, Paris, 16 : 136 p.
- GUELORGET O., PERTHUISOT J.P., 1992. Paralic ecosystems. Biological organization and functioning. *Vie Milieu*, 42, 2 : 215-251.
- GUELORGET O., PERTHUISOT J.P., LAMY N., LEFEBVRE A., 1994. Structure et organisation de l'étang de Thau d'après la faune benthique (macrofaune, méiofaune). Relations avec le confinement. *Oceanol. Acta*, 17, 1 : 105-113.
- GUERIN J.P., KERAMBRUN P., 1984. Role of reproductive character in the taxonomy of spionids and elements of speciation in the *Malacoceros fuliginosus* complex. *Fortschritte der Zoologie*, Band. 29. Fisher/Pfannenstiel (Hrsg) : Polychaete reproduction, 318-333.

- GUILLE A., 1971. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. IV. Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune. *Vie Milieu*, 22, IB : 93-158.
- GULLIKSEN B., SKJAEVELAND S.H., 1973. The sea-star, *Asterias rubens*, as predator on the ascidian, *Ciona intestinalis*, in Borgenflorden, North-Trøndelag, Norway, *Sarsia*, 52 : 15-20.
- HAMON P.Y., 1983. Croissance de la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) dans l'étang de Thau. Estimation des stocks de mollusques en élevage. Thèse Sci., Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, Fr. : i-xix, 1-331.
- HAMON P.Y., TOURNIER H., 1986. Evolution de la biomasse des mollusques en élevage dans l'étang de Thau de 1980 à 1984. *Revue des travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 48, 1, 2 : 33-44.
- HARMS J., ANGER K., 1983. Seasonal, annual and spatial variation in the development of hard bottom communities. *Helgoländer Meeresunters*, 36 : 137-150.
- IGIC L.J., 1981. The biomass of fouling communities on edible shellfish : oyster (*Ostrea edulis* L.) and mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) in the northern Adriatic. *Thalassia Jugosl.*, 17, 1 : 17-29.
- IGIC L.J., 1990. The fouling of Plomin harbour. *Acta-Adriat.*, 32, 2 : 705-717.
- INAGAKI H., 1967. Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, 18, IB : 153-166.
- JACCARD P., 1900. Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine. *Bull. Soc. vaudoise Sci. Nat.*, 36 : 87-130.
- JACCARD P., 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. vaudoise Sci. Nat.*, 44 : 223-270.
- JACOB P.G., 1987. Preliminary studies in biofouling in the coastal waters of Kuwait. KISR Tech. Rep. Safat, Kuwait, 2494, 141 p.
- JARRY V., 1990. Etude pluridisciplinaire en écologie lagunaire (étang de Thau, France) : stratégie d'échantillonnage et organisation spatiale du phytoplancton. Thèse de Doctorat, Univ. Montpellier II, 173 p.
- JARRY V., FIALA M., FRISONI G.F., JACQUES G., NEVEUX J., PANOUZE M., 1990. A pelagic ecosystem in a Mediterranean lagoon (étang de Thau) : the spatial repartition of phytoplankton. *Oceanol. Acta*, 13, 4 : 503-512.
- JOUFFRE D., AMANIEU M., éditeurs 1991. ECOTHAU : Programme de recherches intégrées sur l'étang de Thau. Synthèses des résultats. Rapport, Univ. Montpellier II, Fr. : 302 p.
- KAMENSKAYA O.E., 1977. Amphipods in the fouling of hydrotechnical installations in the sea of Japan. *Sov. J. Mar. Biol.*, 3, 5 : 375-379.
- KANG P.A., BAE P.A., PYEN C.K., 1978. Studies on the suspended culture of oyster, *Crassostrea gigas*, in the Korean coastal waters. 5. On the fouling organisms associated with culturing oysters at the oyster culture farms in Chungmu. *Bull. Fish. Res. Dev. Agency, Busan*, 20 : 121-127.

- KASHIN S.M., KUZNETSOVA I.A., 1985. Dynamics and mechanism of the settlement of substrate by *Balanus improvisus*. *Oceanol. Acad. Sci. USSR*, 25, 5 : 659-662.
- KITAMURA H., HIRAYAMA K., 1984 a. Suitable food plankton for growth of a bryozoan *Bugula neritina* under laboratory conditions. *Bull. Japan Soc. Scient. Fish.*, 50, 6 : 973-977.
- KITAMURA H., HIRAYAMA K., 1984 b. Growth of the colony and maturation of zooids of a bryozoan *Bugula neritina* in the sea. *Marine Fouling*, 5, 1 : 9-14.
- KITAMURA H., HIRAYAMA K., 1984 c. Growth of the bryozoan *Bugula neritina* in the sea at various water temperatures. *Bull. Japan Soc. Scient. Fish.*, 50, 1 : 1-5.
- KITAMURA H., HIRAYAMA K., 1985 a. The effect of low salinity on the early growth of a bryozoan *Bugula neritina* in the sea and in the laboratory. *Bull. Japan Soc. Scient. Fish.*, 51, 9 : 1401-1405.
- KITAMURA H., HIRAYAMA K., 1985 b. Growth of a bryozoan *Bugula neritina* under laboratory conditions at various water temperatures. *Marine Fouling*, 5, 2 : 27-29.
- KITAMURA H., HIRAYAMA K., 1987 a. Effect of primary films on the settlement of larvae of a bryozoan *Bugula neritina*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53, 8 : 1377-1381.
- KITAMURA H., HIRAYAMA K., 1987 b. Effect of a cultured diatom films on the settlement of larvae of a bryozoan *Bugula neritina*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53, 8 : 1383-1385.
- KOUWENBERG J., TAN S., SNOEK B., PINKSTER S., 1987. Population dynamics of brackish isopod species (crustacea) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). III- Reproductive rates of *Idotea baltica* and *Idotea granulosa*. *Vie Milieu*, 37, 2 : 105-114.
- KUSUKI Y., 1981. Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds. *Bull. Hirosh. Fish. Exp. Station*, 11 : 11-93.
- LAMY N., 1992. *Contribution à l'étude des peuplements benthiques au niveau d'une table conchylicole*. DEA Evolution et Ecologie, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier II, Fr.
- LAMY N., GUELORGET O., 1995. Impact de l'aquaculture intensive sur les peuplements benthiques de substrat meuble en milieu lagunaire méditerranéen. *J. Rech. Océanogr.*, Fr., 20, 1 & 2 : 1-8.
- LANCE W., WILLIAM W.T., 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. I : Hierarchical system. *Computer J.*, 9 : 373-380. Lawlor, L.R. 1980. Overlap, similarity and competition coefficients. *Ecology*, 61 : 245-251.
- LANGDON C.J., NEWELL R.I.E., 1990. Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalves suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 58 : 299-310.
- LAURET M., 1967. Morphologie, phénologie et répartition des *Polysiphonia* marins du littoral languedocien. I- Section *Oligosiphonia*. *Naturalia monspeliensia*, Fr., sér. Bot., 18 : 345-373, 14 pl., 1 tabl. h.t.
- LAURET M., RIOUALL R., DUBOIS A., 1985. L'acclimatation et la croissance de *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (*Phaeophyceae*) dans l'étang de Thau, Languedoc, France. *Congr. nation. Soc. savantes*, Montpellier, Fr., 110, 2 : 223-231.

- LAURET M., RIOUALL R., DUBOIS A., 1985. L'acclimatation et la croissance de *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Phaeophyceae) dans l'étang de Thau, Languedoc, France. *Congr. nation. Soc. Savantes, Montpellier, Fr.*, 110, 2 : 223-231.
- LE BRIS H., 1988. *Fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers au contact d'estuaires : la rade de Lorient et la baie de Vilaine*. Thèse Océanol. Biol., Univ. Bretagne Occidentale, Fr. : 1-311.
- LEDOYER M., 1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. IV. Synthèse de l'étude écologique. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 60, 44 : 125-295.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1978. Association. 261-272. in A. Sournia, éd., *Phytoplankton manual p. Monographs on oceanographic methodology*, 6, Unesco, 338.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1979. Ecologie numérique. Tome I : le traitement multiple des données écologiques. Tome II : la structure des données écologiques. Masson, Paris et Presses de l'Univ. Laval, Quebec, xiv + 197 p., 254 p.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1983a. Numerical ecology. *Developments in Environmental Modelling* 3. Elsevier, Amsterdam. xvi + 419 p.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1984. Ecologie numérique. 2^{ème} édition. Coll. d'Ecologie, 13, Masson, Paris et Presses de l'Univ. Laval, Quebec, viii + 335 p.
- LESSER M.P., SHUMWAY S.E., CUCCI T., SMIDT J., 1992. Impact of fouling organisms on mussel rope culture : interspecific competition for food among suspension-feeding invertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 165, 1 : 91-102.
- LOVELAND R.E., SHAFTO S.S., 1984. Fouling organisms (Barnegat bay, NJ, USA). in *Ecology of Barnegat Bay, New Jersey*. Kennish M.J., Lutz R.A., eds. 6 : 226-240.
- MAC ARTHUR R., WILSON E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- MARCHAND J., DENAYER J.C., 1991. Spatio-temporal comparisons of the development of fouling communities in the Loire Estuary (France). *Estuaries and Coast : Spatial and Temporal Intercomparisons*. ECSA19 Symposium. Elliott M., Ducrottoy J.P., Eds. Olsen & Olsen, Publ. : 265-271.
- MARS P., 1965. Mollusques aplacophores, polyplacophores, scaphopodes et bivalves. *Faune marine des Pyrénées Orientales*, Univ. Paris, Masson & C^{ie}, 5, suppl. *Vie Milieu*, 15, 4 : 156 p.
- MARS P., 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu*, 20, Suppl., 359 p.
- MASON W.T., YEVICH P.P., 1967. The use of phloxine B and rose Bengale stains to facilitate sorting benthic samples. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 86, 2 : 221-223.
- MASSE H., 1967. Emploi d'une suceuse hydraulique transformée pour les prélèvements quantitatifs dans les substrats meubles infralittoraux. *Helgoländer wiss. Meerunters*. 15 : 500-505.
- MATARRESE A., TURSÌ A., MONTANARO C., CECERE E., DE VITO L., 1983. Settlement of polychaetous annelids in the mar Piccolo of Taranto (Southern Italy) from 1972 to 1982. *Oebalia*, IX, N.S. : 81-89.

- MATARRESE A., TURSI A., SCALERA LIACI L., 1980 a. Fenomeni d'insediamento di alcuni ascidiacei presenti nel mar Piccolo di Taranto. *Oebalia*, VI : 53-62.
- MATARRESE A., TURSI A., SCALERA LIACI L., MONTANARO C., CECERE E., 1980 b. Varizioni di biomassa nell'ascidiofauna presente sui substrati duri del mar Piccolo di Taranto. *Oebalia*, VI : 63-79.
- MAURIN C., 1976. La conchyliculture française. II- Biologie de l'huître et de la moule. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*. XL, 2 : 153-345.
- MAYERE C., 1979. *Dynamique des populations de mollusques dans un écosystème lagunaire : l'étang du Prévost (Hérault)*. Mém. Ingénieur Sci. et Techn. de l'Eau, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, Fr. : 1-83.
- MAZOUNI N., 1995. *Influence des élevages ostréicoles sur le fonctionnement d'un écosystème lagunaire méditerranéen. Etude in situ de l'influence des filtreurs (coquillages et épibiontes) sur les flux de matières particulaire et dissoute*. Thèse de Doctorat, Univ. Aix-Marseille II, 168 p. + annexes.
- MEDELGI A., 1988. *Influence de la densité d'élevage sur la croissance de l'huître creuse Crassostrea gigas (Thunberg) dans l'étang de Thau*. Mém. I.N.A.T., section : Halieutique, Univ. Tunis, 138 p.
- MENON N.R., 1990. Bryozoa, an important component of the biofouling community. *Marine Biofouling and Power Plants. Proceedings of the Specialists' Meeting on Marine Biodeterioration with reference to Power Plant cooling systems*, Igar, Kalpakkam, 26-28 april. Nair K.V.K., Venugopalan V.P., eds. pp. 238-239.
- MIHM J.W., BANTA W.C., LOEB G.I., 1981. Effects of adsorbed organic and primary fouling films on Bryozoan settlement. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 54, 2 : 167-179.
- MILLAR H., 1969. Catalogue des principales salissures marines. Ascidiées des eaux européennes. *Editions de l'OCDE*, Paris, 4 : 1-34.
- MILLET B., 1989. Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation (programme ECOTHAU). *Oceanol. Acta*, 12, 1 : 37-46.
- MIURA T., KAJIHARA Y., 1984. An ecological study of the life histories of two Japanese serpulid worms, *Hydroides ezoensis* and *Pomatoleios kraussii*. Proceeding of the First International Polychaete Conference, Sydney. Hutchings P.A., Ed.. *Linnean Society of New South Wales* : 338-354.
- MONNIOT F., 1979. Mise en évidence d'un filtre "micropore" naturel chez les Ascidiacea. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 289 : 927-929.
- MONNIOT F., 1986. Ascidiées liées à la conchyliculture en Corse. *Société d'Ecologie. Coll. Intl. "Ecologie Méditerranéenne"*, Marseille Luminy, 4-8 juin : p. 25.
- MONTANARO C., TURSI A., 1983. Settlement of bryozoans in the mar Piccolo of Taranto (Southern Italy) from 1972 to 1982. *Oebalia*, IX, N.S. : 91-103.
- MOOK D., 1980. Seasonal variation in species composition of recently settled fouling communities along an environmental gradient in the Indian River Lagoon, Florida. *Estuarine and Coastal Science*, II : 573-581.
- MOOK D., 1981 a. Development of fouling communities. *Estuaries*, 4, 3, p. 280.

- MOOK D., 1981 b. Removal of suspended particles by fouling communities. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 5, 3 : 279-281.
- MOOK D., 1983. Responses of common fouling organisms in the Indian River, Florida, to various predation and disturbance intensities. *Estuaries*, 6, 4 : 372-379.
- MORALES E., ARIAS E., 1979. Estudio comparativo del "fouling" en los puertos de Barcelona, Castellon de la Plana y Escombreras. *Inv. Técn. Inst. Inv. Pesq.*, 62 : 1-17.
- MOTOMURA , 1932. Etude statistique de la population écologique (en nippon). *Doobutugaku zazhi*, 44 : 379-383.
- MOTOMURA , 1935. Population d'*Ostrea spinosa* (en nippon). *Seitaigaku Kenkyuu*, 1, 55-62.
- MOTYCA J., 1947. O zadaniach i methodach badan geobotanicznych. Sur les buts et les methodes des recherches géobotaniques. *Ann. Univ. Mariae Curie. Sklodowska Sect. C*, suppl. I, viii + 168 p.
- MULLINEAUX L.S., BUTMAN C.A., 1991. Initial contact, exploration and attachment of barnacle (*Balanus amphitrite*) cyprids settling in flow. *Mar. Biol.*, 110 : 93-103.
- MURUGAN A., RAJAKUMAR T., AYYAKKANNU K., 1992. An experimental study of fouling patterns on shells of *Chicoreus ramosus* in Poto Novo waters, South East coast of India. *Spec. Publ. Phuket Mar. Biol. Cent.*, Thailand, 10 : 194-198.
- MYERS P.E., 1990. Space versus other limiting resources for a colonial tunicate, *Botrylloides leachii* (Savigny), on fouling plates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 141, 1 : 47-52.
- NAIR K.K.C., ANGERS K., 1980. Seasonal variation in population structure and biochemical composition of *Jassa falcata* (Crustacea, Amphipoda) off the island of Helgoland (North Sea). *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 11 : 505-513.
- NANDAKUMAR K., TANAKA M., KIKUCHI T., 1993. Interspecific competition among fouling organisms in Tomioka bay, Japan. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 94 : 43-50.
- NASSER-EDDINE Z., 1986. Importance des mollusques dans le peuplement à *Stypocaulon scoparium* sur la côte Atlantique marocaine (Temara). C.E.A. Ecol. et Génétique des Populations, Univ. Mohammed V; Rabat, Maroc : 52 p.
- NELSON-SMITH A., 1967. *Serpules tubicoles*. Eds de l'OCDE, Paris, 3 : 1-79.
- NEWELL R., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 144 : 25-45.
- NEWELL R.I.E., JORDAN S.J., 1983. Preferential ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 13 : 47-53.
- NEWELL R.I.E., JORDAN S.J., 1983. Preferential ingestion of organic material by the american oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 13 : 47-53.
- NIXON S.W., 1982. Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. in Proc. intl. Symp. coastal lagoons, *Oceanol. Acta*, Fr., 4 (n° spéc.) : 357-371.
- OLAFSSON E. B., PERSSON L.-E., 1986. Distribution, life cycle and demography in a brackish water population of the isopod *Cyathura carinata* (Kröyer). *Estuarine, coastal and Shelf Science*, 23, 673-687.

- OSHURKOV V. V., 1992. Succession and climax in some fouling communities. *Biofouling*, 6 : 1-12.
- OSHURKOV V. V., IVANJUSHINA E. A., 1994. Structure and distribution of some fouling communities of Bering Island (Commander islands). *Biofouling*, 8 : 35-45.
- OUTIN V., 1990. *Ecophysiologie de l'huître Crassostrea gigas en conditions naturelles dans une lagune méditerranéenne (étang de Thau) : rôle dans les transferts énergétiques et impact des populations sur le milieu*. Thèse Doct. Univ. Paris VI, Fr. 1-152.
- PARENZAN P., 1970. *Carta d'identita delle conchiglia de Mediterraneo. Gasteropodi*. Eds Bios Taras Taranto, 1 : 1-283.
- PARENZAN P., 1974. *Bivalvi prima parte*. Eds Bios Taras Taranto, 2 : 1-277.
- PARENZAN P., 1976. *Bivalvi seconda parte*. Eds Bios Taras Taranto, 2 : 1-546.
- PEARSON, T.H. & ROSENBERG, R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 16, 229-311.
- PENA G., 1989. *Sels nutritifs et micropolluants métalliques dans un écosystème lagunaire : l'étang de Thau*. Thèse Physiol. et Biol. des Organismes et des Populations, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, Fr. : 1-143.
- PERERA M., BALLESTEROS M., TURON X., 1990. Estudio de los organismos epibiontes en un cultivo de bivalvos marinos del delta del Ebro. *Cah. Biol. Mar. Roscoff*, 31 : 385-399.
- PERES J.M., 1961. Océanographie biologique et biologie marine. I- La vie benthique. *Presses Universitaires de France*, Paris, 541 p.
- PERES J.M., PICARD J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer méditerranée. *Recl. Trav. St. mar. Endoume*, 31, 47 : 137 p.
- PERRIER R., 1964 a. Coelentérés, spongiaires, échinodermes, Protozoaires. *La faune de la France illustrée*, Delagrave, Paris, Fr., IA : 118 p. + 95 p.
- PERRIER R., 1964 b. Vers et némathelminthes. *La faune de la France illustrée*, Delagrave, Paris, Fr., IB : 179 p.
- PERRIER R., 1967. Bryozoaires, brachiopodes, mollusques, protocordés (*Amphioxus*, tuniciers). *La faune de la France illustrée*, Delagrave, Paris, Fr., 9 : 172 p.
- PERRIER R., 1968. Arachnides, crustacés. *La faune de la France illustrée*, Delagrave, Paris, Fr., 2 : 1-220.
- PETRAITIS P.S., 1990. Direct and indirect effects of predation, herbivory and surface rugosity on mussel recruitment. *Oecologia*, 83 : 405-413.
- PETROVA-KARADZOVA V.J., 1977. The role of diatoms in marine fouling. *Izv. na. Inst. Ribni Resursi-Varna*, 5 : 55-65.
- PICOT B., PENNA G., CASELLAS C., BONDON D., BONTOUX J., 1990. Interpretation of the seasonal variations of nutrients in a mediterranean lagoon : étang de Thau. *Hydrobiologica*, Germ. 207 : 105-114.

- PIQUION J.C., DESLOUS-PAOLI J.M., 1985. Conchyliculture : lutte contre les compétiteurs. *Equinoxe*, 3, 27-31.
- REISH D.J., 1955. The relation of polychaetous annelids to harbour pollution. *Pub. Hlth Rep.*, Wash., USA, 70 : 1168-1174.
- REISH D.J., SOULE D.F., SOULE J.D., 1980. The benthic biological conditions of Los Angeles-Long Beach Harbors : results of 28 years of investigations and monitoring. *Helgoländer Meeresunters*, 34 : 193-505.
- RELINI G., FRANCESCON A., BARBARO A., 1972. Ossevazioni sistematico-ecologiche sulla distribuzione dei Cirrpedi Toracici nella laguna Veneta. *Atti dell'Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti* , CXXX : 449-460.
- RENGANATHAN T.K., NAIR N.B., DHARMARAJ K., 1982. Ecology of marine fouling organisms in Karapad Creek, Tuticorin bay, Southeast coast of India. *Indian J. Mar. Sci.*, 11, 2 : 132-137.
- REYS J.P., 1965. Remarques sur les prélèvements quantitatifs du benthos en substrats meubles. *Rapp. Comm. Mer Médit.* : 15-17.
- RIGGIO S., 1979. The fouling settlements on artificial substrata in the harbour of Palermo (Sicily) in the years 1973-1975. *Quad. Lab. Tecnol. Pesca*, 2, 4 : 207-253.
- RIGGIO S., DI PISA G., 1982. Observations on the development of fouling on discontinuous surfaces in Palermo harbour. *Naturalista sicil.*, IV, VI (Suppl.), 3 : 607-626.
- ROUX M., REYSSAC J., 1975. Essai d'application au phytoplancton marin de méthodes statistiques utilisées en phytosociologie terrestre. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 51 : 89-97.
- RUENESS J., 1989. *Sargassum muticum* and other introduced japanese macroalgae : biological pollution of European coasts. *Mar. Pollut. Bull.*, 20, 173-176.
- RYLAND J.S., 1965. Catalogue des principales salissures marines. Bryozoaires des eaux européennes, *Eds de l'OCDE*, Paris, 2 : 1-82.
- SANDERS H.L., GRASSLE J.F., HAMPSON G.R., 1972. The West Falmouth oil spill. I. Biol. Woods Hole Oceanogr. *Inst. tech. Rep.* : 72-120.
- SANTELICES B., MARTINEZ E., 1988. Effects of filter-feeders and grazers on algal settlement and growth in mussel beds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 118, 281-306.
- SANTHAKUMARI V., NAIR N.B., 1984. Vertical distribution of marine wood boring and fouling organisms from the estuarine areas of the South West coast of India. *Fish. Technol. Soc.*, Cochin, 21, 2 : 118-125.
- SARNELLE O., KRATZ K.W., COOPER S.D., 1993. Effects of an invertebrate grazer on the spatial arrangement of a benthic microhabitat. *Oecologia*, 96, 2 : 208-218.
- SCIPIONE M.B., TARAMELLI E., FRESI E., CINELLE F., MAZELLA L., 1981 b. Distribuzione delle biocenosi bentoniche lungo un gradiente di luce in una grotta marina superficiale : anfipodi. *Mem. Biol. Mar. Ocean.*, XI, I : 1-16.
- SEBENS K.P., 1982. Competition for space: growth rate, reproductive output, and scape in size. *Am. Nat.*, 120 : 189-197.

SEED R., BOADEN P.J.S., 1977. Epifaunal ecology of intertidal algae. in : *Biology of benthic organisms*. Keegan B.F., Ceidigh P.O., Boaden J.P.S., Eds. Pergamon Press, Oxford, 541-548.

SIMON-PAPYN L., 1965. Installation expérimentale du benthos sessile des petits substrats durs de l'étage circo-littoral en Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 55, 39 : 52-94.

SMEDES G.W., HURD L.E., 1981. An empirical test of community stability : resistance of a fouling community to a biological patch-forming disturbance. *Ecology*, 62, 6 : 1561-1572.

SOLDATOVA I.N., REZNICHENKO O.G., TSIKHON-LUKANINA YE.A., 1985. Characteristics of fouling of a mariculture installation for the Primorskiy scallop. *Oceanol. Acad. Sci. USSR*, 25, 3 : 398-402.

SOUTHWARD A.J., CRISP D.J., 1963. Catalogue des principales salissures marines. Cirripèdes des mers européennes. Balanes. *Eds de l'OCDE*, Paris, 1 : 1 - 46.

SUTHERLAND J.P., 1974. Multiple stable points in natural communities. *Amer. Nat.*, 108 : 859-873.

TENORE K.R., CORRAL J., GONZALEZ N., 1985. Effects of intense mussel culture on food chain patterns and production in coastal Galicia, NW Spain. *PROC. SIUEC*, 1 : 321-328.

TENORE K.R., GONZALEZ N., 1975. Food chain pattern in the Ria de Arosa, Spain : an area of intense mussel aquaculture. *10th European Symposium on Marine Biology, Ostend*, 2 : 601-619.

TERRY L.A., PICKEN G.B., 1985. Algal fouling in the North Sea. *J. Phycol.*, 21, n° suppl., p. 14.

THANGAVELU R., SANJEEVARAJ P.J., 1988. Boring and fouling organisms of the edible oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston) from the Pulicat Lake, South India. *J. Mar. Biol. Assoc. India*, 30, 1-2 : 47-53.

TITO DE MORAIS A., 1983. Biodéposition d'organismes benthiques filtreurs : une voie de transfert de la matière organique. *Océanis*, 9, 3 : 275-285.

TOMLINSON, ABRASON, 1961. Fitting a Von Bertalanffy growth curve by least squares : includes tables of polynomials. *Calif. Dep. Fish. Game Fish. Bull.*, 116 : 1-69.

TOURNIER H., AUDABRAM D., LANDREIN S., DESLOUS-PAOLI J.M., 1990. *L'oxygène dans l'étang de Thau, contribution à l'étude de la malaïgue*. Rapport interne IFREMER DRO 90.02 LEM/SETE : 27 p.

TOURNIER H., HAMON P.Y., ARNAUD P., 1979. Développement de la "malaïgue" en 1975 dans l'étang de Thau. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 3 : 25-26.

TOURNIER H., LAFFONT J.M., 1985. Composition de l'alimentation de l'huître creuse *Crassostrea gigas* en milieu naturel. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29, 4 : 183-186.

TOURNOUD M.G., 1991. *Analyse du comportement d'un écosystème lagunaire à diverses échelles de temps et d'espace : application à l'étang de Thau*. Thèse de Doctorat, Univ. Montpellier II, 210 p.

TRAVE - MORLOT L., 1987. *Contribution à l'étude des peuplements annéliens et de la pollution de l'étang de Thau*. Thèse Sci., Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, Fr. : 1-153.

TURON X., PERERA M., 1988. Las ascidias del delta del Ebro. Aspectos faunísticos y cuantitativos. *P. Dept. Zool. Barcelona*, 14 : 81-90.

TURSI A., 1980. Some aspects of *Ciona intestinalis* (Tunicata) fixation. *Vie Milieu*, 30, 3-4 : 243-251.

TURSI A., SCALERA LIACI L., 1983. Settlements periods of ascidians in the mar Piccolo of Taranto in ten years 1972-1982. *Oebalia*, IX, N.S. : 68-80.

VACCARELLA R., MARANO G., CASAVOLA N., 1977. Barnacles from Bari harbour. *Proceeding of the 9th congress of the Italian Soc. Mar. Biol., Lacco Ameno d'Ischia*, Cinelli F., Fresi E., Mazzella L., eds. nd. : 451-461.

VACELET J., 1980. *L'installation des spongiaires sur les substrats nouvellement immergés*. *Memorie de Biologia Marina e Oceanografia*, suppl. 10 : 95-111.

VACELET J., 1981. Etude qualitative et quantitative des salissures biologiques de plaques expérimentales immergées en pleine eau. 6. Les éponges. *Téthys*, 10, 2 : 165-172.

VERLAQUE M., 1994. Inventaire des plantes introduites en Méditerranée : origines et repercussions sur l'environnement et les activités humaines. *Oceanologica Acta*, 17, 1 : 1-23.

WHITTAKER R.H., 1970. *Communities and ecosystems*. Current concepts in biology series Macmillan. 158 p.

WILDISH D.J., KRISTMANSON D.D., 1985. Control of suspension feeding bivalve production by current speed. *Helgoländer Meeresunters*, 39 : 237-243.

WILDISH D.J., KRISTMANSON D.D., HOAR R.L., DE COSTE A.M., MC CORMICK S.D., WHITE A.W., 1987. Giant scallop feeding and growth responses to flow. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 113 : 207-220.

WITHERS R. G., THORP C. H., 1977. Studies on the shallow, sublittoral epibenthos of Langstone harbour, Hampshire, using settlement panels. *in : Biology of benthic organisms*. Keegan B.F., Ceidigh P.O., Boaden J.P.S., Eds. Pergamon Press, Oxford, 595-604.

WOLFAARDT G.M., CLOETE T.E., 1992. The effects of some environmental parameters on surface colonization by microorganisms. *Water Res.*, 26, 4 : 527-537.

ZHENG D., HUANG Z., 1990. Fouling organisms on mariculture cages in Daya bay, China. *J. Fish. China Shuichan Xuebao*, 14, 1 : 15-24.

ZHENG D., HUANG Z., LI C., ZHENG C., WANG J., LIN S., 1989. Biofouling of mariculture rafts and floats in Daya bay. *Collections of papers on marine ecology in the Daya bay.- 1. Dayawan Haiyang Shengjia Wenji- 1. Beijing China Ocean Press* : 179-185.

**ANNEXES : PEUPELEMENTS MACROBENTHIQUES
DE SUBSTRAT DUR**



Photo n°1 : Plaque collectrice prélevée en juin 1992 (après 2 mois d'immersion) à la station intermédiaire de surface. On note la présence de petites colonies de *Botryllus schlosseri* et de bryozoaires, ainsi que de jeunes ascidies solitaires.



Photo n°2 : Plaque collectrice prélevée en septembre 1992 (après 5 mois d'immersion) à la station intermédiaire de fond. Toute la surface de la plaque est occupée par des individus appartenant à l'espèce *Ciona intestinalis*.

**ANNEXES : PEUPEMENTS MACROBENTHIQUES
DE SUBSTRAT DUR**



0 2 cm

Photo n°1 : Plaque collectrice prélevée en juin 1992 (après 2 mois d'immersion) à la station intermédiaire de surface. On note la présence de petites colonies de *Botryllus schlosseri* et de bryozoaires, ainsi que de jeunes ascidies solitaires.



0 2 cm

Photo n°2 : Plaque collectrice prélevée en septembre 1992 (après 5 mois d'immersion) à la station intermédiaire de fond. Toute la surface de la plaque est occupée par des individus appartenant à l'espèce *Ciona intestinalis*.



Photo n°3 : Plaque collectrice prélevée en novembre 1992 (après 7 mois d'immersion), à la station intermédiaire de surface.

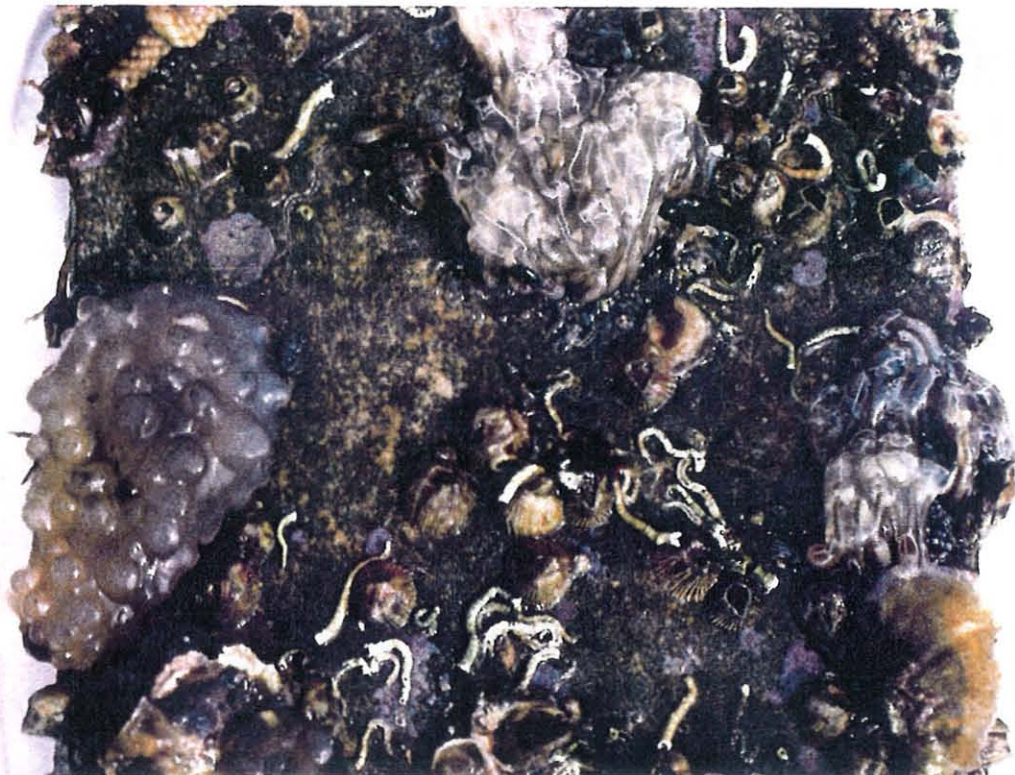
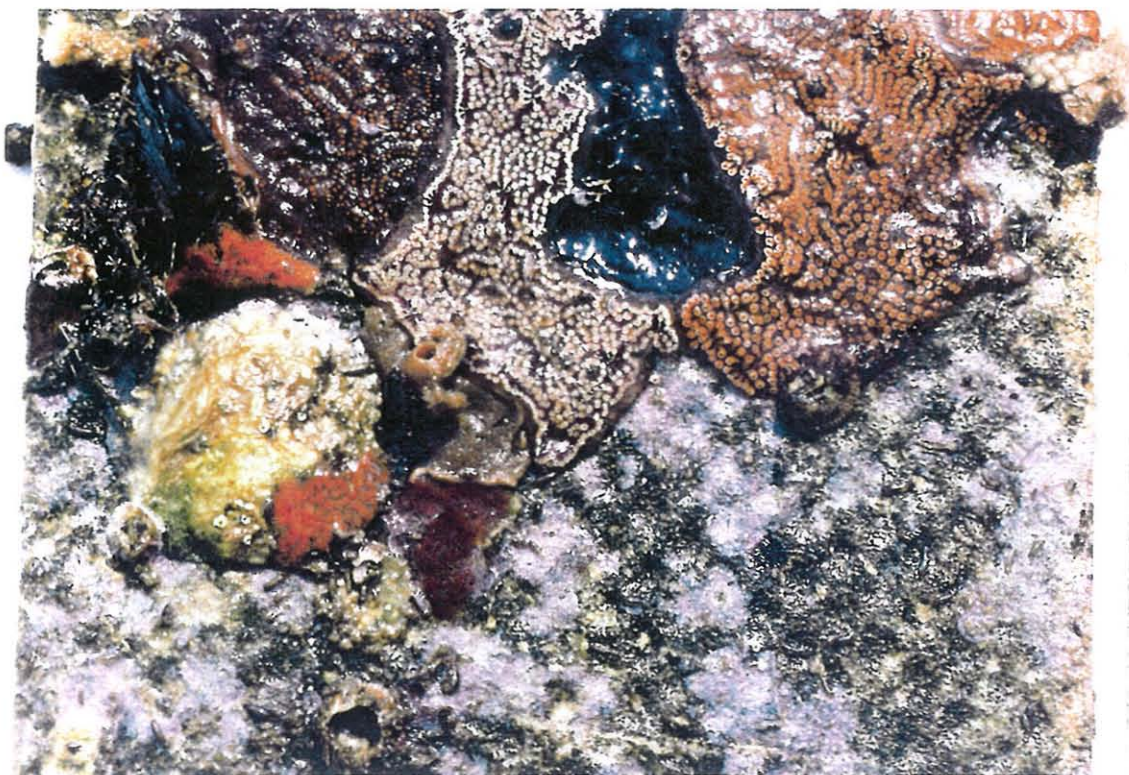


Photo n°4 : Plaque collectrice prélevée en avril 1993 (après 12 mois d'immersion), à la station intermédiaire de fond. On distingue les colonies transparentes de l'ascidie *Clavellina*, un individu de l'espèce *Phallusia mamillata*, les tubes des *Hydroides*, les balanes (*Balanus amphitrite*) et des jeunes huîtres (*Crassostrea gigas*).



0 2 cm

Photo n°5 : Plaque collectrice prélevée en mai 1993 (après 13 mois d'immersion), en bordure de la table. On distingue les différentes colonies de *Botryllus schlosseri*, celles encroûtantes de *Cryptosula pallasiana*. Les valves de *Mytilus galloprovincialis* et de *Crassostrea gigas* sont visibles.



0 2 cm

Photo n°6 : Plaque collectrice prélevée en juillet 1993 (après 15 mois d'immersion), en bordure de la table. On note en particulier la présence du spongiaire *Reniera sp.* et des colonies du bryzoaire *Scrupocellaria reptans*.



0 2 cm

Photo n°7 : Plaque collectrice prélevée en juillet 1993 (après 15 mois d'immersion), au fond. Développement du spongiaire *Reniera sp.*



0 2 cm

Photo n°8 : Plaque collectrice prélevée en novembre 1993 (après 19 mois d'immersion), en bordure de la table. Développement du bryzoaire *Scrupocellaria reptans*.

LISTE DES ESPECES MACROZOOBENTHIQUES APPARTENANT AU
BIOFOULING DES HUITRES DE L'ETANG DE THAU

PELECYPODES

Chlamys glabra (Linné)
Crassostrea gigas (Thunberg)
Modiolus adriaticus (Lamarck)
Modiolus barbatus (Linné)
Musculus marmoratus (Cantraine)
Mytilaster minimus (Poli)
Mytilus galloprovincialis (Lamarck)
Parvicardium exiguum (Gmelin)
Venerupis aurea (Gmelin)

NUDIBRANCHE

Sp. indet.

POLYCHETES

Amphitrite sp.
Audouinia tentaculata (Montagu)
Autolytus sp.
Capitella capitata (Fabricius)
Eteone (Mysta) picta (Quatrefages)
Eumida (Eulalia) sanguinea (OErsted)
Exogone gemmifera (Pagenstecher)
Flabelligera diplochaitos (Otto)
Grubea limbata (Claparède)
Harmothoe sp.
Heterocirrus bioculatus (Keferstein)
Hydroides norvegica (Gunnerus)
Hydroides uncinata (Philippi)
Lumbriconereis sp.
Lysidice ninetta (Audouin et M.-Edwards)
Magalia perarmata (Marion et Bobretzky)
Nematonereis unicornis (Grube)
Nereis (Ceratonereis) costae (Grube)
Nereis (Neanthes) caudata (Delle Chiaje)
Platynereis dumerillii (Audouin et M.-Edwards)
Polydora hoplura (Audouin et M.-Edwards)
Polymnia nebulosa (Montagu)
Pomatoceros triqueter (Linné)
Scolelepis (Malacoceros) fuliginosus (Claparède)
Sphaerosyllis hystrix (Claparède)
Spirorbis pagenstecheri (Quatrefages)
Staurocephalus rudolphii (Delle Chiaje)
Syllidae : sp. indet.
Syllis (Typosyllis) prolifera (Krohn)
Syllis (Typosyllis) vittata (Grube)
Vermiliopsis infundibulum (philippi)
Vermiliopsis langerhansi (Fauvel)

PLATHELMINTHES

Polyclades

GASTEROPODES

Akera bullata (Müller)
Bittium reticulatum (Da Costa)
Crepidula sp.
Jujubinus sp.
Odostomia conoidea (Brocchi)
Phasianella (Tricolia) pullus (Linné)
Puncturella noachina (Linné)
Rissoa lineolata (Michaud)
Trophonopsis sp.

AMPHIPODES

Amphitoe vaillanti (Lucas)
Aora typica (Kröyer)
Caprella aequilbra (Say)
Colomastix pusilla (Grube)
Corophium acherusicum (Costa)
Dexamine spinosa (Montagu)
Elasmopus rapax (Costa)
Erichthonius brasiliensis (Dana)
Erichthonius difformis (Milne-Edwards)
Eurystheus maculatus (Johnston)
Gammarus locusta var. *insensibilis* (Stock)
Jassa dentex (Czerniavski)
Jassa falcata (Montagu)
Lilljeborgia della-vallei (Stebbing)
Lysianassa ceratina (Walker)
Maera grossimana (Montagu)
Melita palmata (Montagu)
Microdeutopus anomalus (Rathke)
Pherusa (*Gammarella*) *fucicola* (Leach)
Pseudoprotella phasma (Montagu)
Phtisica marina (Slabber)
Stenothoe monoculoides (Montagu)

BRYOZOAIRES

Bugula flabellata (Thompson)
Bugula neritina (Linné)
Bugula simplex (Hincks)
Cryptosula pallasiana (Moll)
Scrupocellaria reptans (Linné)

SPONGIAIRES

Reniera sp.
Sycon raphanus (O. Schm.)
Ulosa stuposa (Esper)

HYDRAIRES

Obelia geniculata (Linné)
Plumularia sp. (Lamarck)

PYCNOGONIDES

Nymphon gracile

ISOPODES

Anthura nigropunctata (Lucas)
Cymodoce truncata (Leach)
Gnathia maxillaris (Montagu)
Gnathia vorax (Lucas)
Idothea baltica (Pallas)
Janira maculosa (Leach)
Munna sp. (Kröyer)
Tanais dubia (Kröyer)

AUTRES CRUSTACES

Balanus amphitrite (Darwin)
Balanus eburneus (Gould)
Cyathura carinata (Kröyer)
Ilia nucleus (Herbst)
Nebalia bipes
Palaemon elegans
Mysis sp.

ASCIDIÉS

Ascidia mentula (Müller)
Botrylloides leachi (Savigny)
Botryllus schlosseri (Pallas)
Ciona intestinalis (Linné)
Clavellina sp.
Ascidia (*Phallusia*) *mamillata* (Cuvier)

ECHINODERMES

Amphipholis squamata (Delle Chiaje)
Asterina gibbosa (Penn.)
Paracentrotus lividus (Lomk.)

ACTINIARES

Actinia equina (Linné)

POISSONS

Blennius sp.

LISTE DES VEGETAUX RENCONTRES SUR LES COLLECTEURS IMMERGES
AU NIVEAU D'UNE TABLE CONCHYLICOLE DE L'ETANG DE THAU

ULVOPHYCEES

Bryopsis plumosa (Hudson) C. Agardh
Chaetomorpha linum (Müller) Kützing
Cladophora species
Codium fragile (Suringar) Hariot
Enteromorpha species
Ulva rigida C. Agardh

FUCOPHYCEES

Colpomenia sinuosa (Martens) Derbés & Solier
Cutleria multifida (Smith) Greville
Dictyota dichotoma (Hudson) Lamouroux
Dictyota linearis (Agardh) Greville
Ectocarpus siliculosus (Dillwyn) Lyngbye
Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis
Giffordia species
Scytosiphon lomentaria (Lyngbye) Link
Sargassum muticum (Yendo) Fensholt

RHODOPHYCEES

Antithamnion plumula (Ellis) Thuret
Ceramium gracillimum Griffiths & Harvey
Ceramium rubrum (Hudson) C. Agardh
Chylocladia verticillata (Ligghfoot) Bliding
Dasya hutchinsiae Harvey in Hooker
Gracilaria verrucosa (Hudson) Papenfuss
Grateloupia doryphora (Montagne) Howe
Laurencia pinnatifida (Hudson) Lamouroux
Laurencia species (obtus?)
Lomentaria clavellosa (Turner) Gaillon
L. clavellosa (Turner) Gaillon var. *conferta* (Meneghini) Feldmann
Lomentaria firma (J. Agardh) Kylin
Lomentaria hakodatensis Yendo
Nitophyllum punctatum (Stackhouse) Greville
Polysiphonia denutata (Dillwyn) Kützing
Polysiphonia flocculosa Kützing
Polysiphonia mottei Lauret
Polysiphonia sertularioides (Grateloup) J. Agardh

PHANEROGAMES

Zostera noltii Hornemann

DIATOMEES

Navicula sp.

Licmophora sp.

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

BIOMASSES DES ALGUES EN GRAMMES/M2 (BIOFOULING)

B. plumosa

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				
nov				
déc			1,93	
jan				3,76
fév			2,02	33,5
mar	0,45		3,5	0,02
avr			0,39	0,02
mai	0,04	0,09		
jun		0,08		
jul	0,09	0,31		0,4
sep	1,57	0,17	0,23	0,48
nov	0,08	0,3	0,05	

Ceramium

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				
nov				
déc				0,03
jan				
fév				
mar				
avr	0,87			
mai				
jun	0,11	0,25		
jul	2,16	0,07	0,02	0,26
sep			0,02	0,02
nov			0,1	2,15

Cladophora

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep		0,12		0
nov	2,13		0,01	1,77
déc				1,85
jan				0,26
fév				
mar				
avr	0,72			
mai				
jun			7,54	4,95
jul	18,8	0,09	5,97	
sep			3,12	2,22
nov			1,17	0,66

Codium

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				
nov				
déc				
jan				
fév				
mar				
avr				
mai				
jun			10,3	
jul				
sep		0,16	0,99	
nov	24,3		937	

Colpomenia

	A	Bf	Bs	C
mai	0,18		0,42	0,4
jun	3,85	0,03	0,36	
jul			1,13	
sep				
nov				
déc				0,03
jan				
fév				
mar			0,01	
avr			0,24	
mai		0,02		
jun	2,16		0,13	
jul				
sep				
nov				

Dictyota

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				
nov				
déc				
jan	0,05			
fév				
mar			0,64	
avr	0,27			
mai		0,05		1,63
jun	8,79			
jul	0,13	0,67	3,57	0,53
sep	8,35		43,9	6,1
nov	14,2	0,3		7,98

Dasya

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep	24,5	0,12	30,2	18,6
nov	1,98	11,4	0,31	0,86
déc	97,3	3,45	8,9	4,08
jan	13,1	13,8	0,62	5,32
fév		13,2		11,2
mar	2,46		0,18	
avr	7,7	2,14		
mai				
jun	1,04			
jul	0,54	7,81	2,29	0,5
sep	0,03	3,72	4,34	3,14
nov	3,86	2,83	0,93	10,4

Lomentaria

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	1,45			
jul				
sep			2,24	
nov	3,81		2,24	
déc			1,42	
jan	3,72		0,07	0,96
fév	4,99	0,08	1,6	
mar	0,28		0,28	0,37
avr	42,2		1,16	0,09
mai	1,45			
jun	5,96		0,77	0,02
jul	21,9	0,02	6,04	3,73
sep	8,26		0,52	2,76
nov	1,04	0,01		4,21

Laurencia

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,15		0,05	
jul			2,24	
sep				
nov	6,22		16,6	134
déc			14,9	11
jan	37,3		34,9	
fév	22,1		5,35	9,44
mar	8,3		39,6	0,28
avr	14,2		21,5	0,7
mai	7,65		34,8	
jun	5,03		0,42	
jul	6,48	0,05	8,54	0,25
sep	3,12		2,67	5,48
nov	4,62	0,12		21,5

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

BIOMASSES DES ALGUES EN GRAMMES/M2 (BIOFOULING)

N. punctatum

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				
nov				
déc				
jan				
fév				
mar				
avr	6,91			
mai				
jun				
jul		0,02	0,03	0,44
sep	4,24			1,71
nov	1,21	0,13		0,33

Polysiphonia

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	2,22			
jul			5,62	18,6
sep	21,6			
nov			1,16	9,82
déc				20,7
jan	4,04			
fév				
mar				
avr				
mai				
jun				
jul	0,08		0,37	
sep				0,28
nov			1,37	

Sargassum

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				0,95
nov	2,59		0,16	105
déc	8,96		2,62	61,1
jan	6,72		62,9	
fév	85			0,02
mar	0,91		1,69	3,06
avr	0,02			6,94
mai	7,37		1312	1,49
jun	911	4,35	26,9	17,2
jul	41,1			0,49
sep	2,74			0,33
nov	35,2			69,3

Ulva

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				
nov				
déc				19,7
jan				
fév				6
mar				
avr			0,4	2,28
mai				1,27
jun		0,3	0,46	
jul			0,33	0,19
sep			0,43	
nov			0,09	

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Mollusques

Stations		A			Bf			Bs			C		
Dates	N	B	Rs	N	B	Rs	N	B	Rs	N	B	Rs	
mai-92	44	0,00	1	1155	0,01	1	44	0,00	1	400	0,01	1	
jun-92	176	0,00	3	198	0,02	3	44	0,00	1	266	0,14	2	
jul-92	66	0,03	2	528	0,05	3	374	0,04	6	793	0,40	6	
sep-92	1939	2,19	7	397	0,11	6	2352	0,36	7	4881	5,50	10	
nov-92	2711	6,95	7	484	2,75	8	2948	15,16	9	4048	14,44	10	
déc-92	2354	15,42	6	550	1,38	8	2266	9,88	8	418	2,79	4	
jan-93	2530	10,45	8	836	1,95	6	3300	15,47	7	1672	9,80	7	
fév-93	1738	11,48	6	1628	10,33	7	2002	21,63	8	1386	4,21	7	
mar-93	1760	19,16	8	1056	7,05	7	1694	11,40	7	418	3,91	6	
avr-93	1936	23,64	9	946	7,70	5	1562	8,59	6	198	2,69	3	
mai-93	1078	15,40	6	1320	18,53	4	3212	42,56	7	154	4,48	5	
jun-93	1496	22,63	5	1584	14,43	8	286	21,04	3	440	10,51	4	
jul-93	2244	13,17	6	1012	3,70	7	2266	10,91	8	330	8,76	4	
sep-93	1078	13,23	8	1012	4,28	6	1122	17,33	8	1210	6,45	6	
nov-93	2618	16,41	8	924	31,77	7	1012	9,92	6	1518	23,89	6	

Polychètes

Stations		A			Bf			Bs			C		
Dates	N	B	Rs	N	B	Rs	N	B	Rs	N	B	Rs	
mai-92	48466	0,02	4	46486	0,01	6	14696	0,00	4	57707	0,00	5	
jun-92	17996	0,06	8	10846	0,11	12	9636	0,00	11	8184	0,04	9	
jul-92	9768	0,07	8	9284	0,30	12	17292	0,73	9	11418	5,78	10	
sep-92	10884	1,02	10	9702	0,66	10	12848	3,62	11	17974	6,70	12	
nov-92	5236	4,22	9	15972	3,14	19	4774	5,86	14	3322	14,70	11	
déc-92	6490	3,15	12	8580	3,68	19	6072	7,57	14	4686	4,71	11	
jan-93	5544	6,71	11	16258	3,71	17	7106	10,39	14	8382	9,46	15	
fév-93	6688	5,30	13	15664	5,64	18	11088	7,13	14	7788	8,32	13	
mar-93	9900	8,34	14	11550	3,00	17	5698	3,52	12	4466	3,77	12	
avr-93	4554	5,12	11	4598	4,45	13	3410	2,55	10	990	2,08	7	
mai-93	1540	2,49	11	3674	2,92	16	616	3,44	8	286	0,75	4	
jun-93	3036	1,61	10	2772	7,38	16	1276	0,53	7	1606	1,64	7	
jul-93	6050	2,17	13	4136	4,03	14	6094	4,20	12	2706	1,89	10	
sep-93	7106	1,34	11	6050	3,01	17	5456	2,18	13	11990	3,80	13	
nov-93	5896	1,74	12	7546	3,89	15	6732	0,90	13	7964	3,84	10	

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Crustacés

Stations		A			Bf			Bs			C		
Dates	N	B	Rs	N	B	Rs	N	B	Rs	N	B	Rs	
mai-92	9328	0,26	7	12936	0,10	11	12188	0,22	9	11528	0,16	12	
jun-92	107976	2,67	16	20878	0,46	12	62876	1,22	14	18700	0,32	17	
jul-92	127006	6,39	18	73414	6,59	20	91564	2,88	18	148896	7,04	24	
sep-92	104368	23,37	22	24948	6,99	25	60522	12,45	26	85756	22,91	18	
nov-92	38280	14,70	19	39138	15,18	24	54252	37,23	20	119702	20,67	21	
déc-92	77000	16,34	24	28468	13,06	20	49368	12,21	22	77858	13,04	19	
jan-93	52382	20,46	23	39160	10,27	23	50402	13,29	26	23804	5,72	19	
fév-93	48048	10,11	21	20218	14,22	20	32802	9,48	20	51458	15,28	24	
mar-93	37312	19,31	22	18348	10,63	17	76406	14,12	18	29480	5,90	16	
avr-93	77176	37,38	27	16720	11,79	22	122496	15,10	18	38720	3,63	15	
mai-93	161986	24,95	19	35112	25,01	23	543422	139,59	22	43450	4,90	12	
jun-93	862422	103,39	22	26290	25,29	23	157124	11,02	19	74052	7,38	19	
jul-93	106436	21,07	24	26488	13,37	21	70620	13,21	23	38038	8,33	23	
sep-93	178508	22,76	25	24464	11,41	23	198044	25,10	24	201322	27,42	23	
nov-93	84810	21,66	25	33792	10,21	23	189948	28,20	22	158180	31,48	25	

Divers

Stations		A			Bf			Bs			C		
Dates	N	B	Rs	N	B	Rs	N	B	Rs	N	B	Rs	
mai-92	440	0,13	4	440	0,47	3	Colonies	0,11	3	484	0,10	4	
jun-92	968	13,63	10	4483	51,99	9	5149	33,79	10	5291	2,67	8	
jul-92	1232	63,50	7	10222	94,89	7	5896	57,97	11	7942	165,75	10	
sep-92	4136	89,20	9	6524	248,45	7	7582	330,96	11	11604	497,67	10	
nov-92	2288	52,18	8	4101	226,25	8	2552	94,08	9	2904	170,58	9	
déc-92	792	23,49	10	3344	87,31	10	2266	125,66	11	1386	60,16	9	
jan-93	1100	108,41	13	9922	72,10	11	1342	88,93	10	2024	180,24	9	
fév-93	660	92,82	12	4664	107,99	10	968	89,21	10	1342	86,71	8	
mar-93	880	126,25	7	6358	20,67	7	616	182,15	8	132	49,54	6	
avr-93	1958	87,56	11	4070	17,29	9	594	216,32	7	88	18,32	6	
mai-93	1386	42,86	10	1210	54,34	9	726	169,88	9	22	7,00	8	
jun-93	990	165,19	10	8118	76,01	11	154	9,35	7	Colonies	4,88	7	
jul-93	6072	97,79	15	1056	126,87	15	528	121,20	11	1496	96,05	14	
sep-93	2882	119,08	13	792	45,78	12	1144	100,39	10	7634	341,91	11	
nov-93	3850	266,82	13	1628	72,56	14	1078	83,01	13	4818	249,86	12	

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

POLYCHETES (LONGUEUR MOYENNE DES ESPECES EN CM)

C. costae

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				
nov		1,65	2,6	2,19
déc	1,72	2,37	2,15	1,97
jan	2,5	1,58	1,2	2,67
fév	2,5	2,03	2,9	1,93
mar	1,98	2	2,9	2
avr	2,2	2,36	2	
mai	2,2	1,72		2,2
jun	3,2	2,6		2
jul	2,5	2,1	2	
sep		0,97	1,52	1,5
nov	1,5			

E. sanguinea

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,45		0,43	0,27
jul	0,2	1,75	1,21	0,7
sep	0,32		1	0,68
nov	2,13	0,66	0,31	0,63
déc	0,29	0,61	0,44	1
jan	0,66	0,86	0,41	1,43
fév	0,32	0,9	1,75	1,25
mar	1	0,02		0,32
avr	1,6	1,05	1,1	2,6
mai	0,65	0,85		
jun	0,5	0,8		
jul	0,75	0,6		2,2
sep	1	1	1	
nov	0,15	1,1	1,7	

H. norvegica

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep	0,57	0,53	0,57	0,5
nov		0,67	0,61	0,7
déc	0,73	0,34	0,55	0,9
jan	0,74	0,44	0,69	0,4
fév	0,66	0,6	0,6	0,7
mar	0,7	0,6	0,57	0,7
avr	0,53	0,6	0,67	0,7
mai	0,73	0,7	1,1	
jun	0,8	0,9	1,37	1,1
jul	1,12	1	1,3	1,5
sep	0,99	0,6	0,57	0,8
nov	1,02	0,9	0,6	0,9

H. uncinata

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				0,7
nov		0,7	0,6	0,72
déc		0,63		1,05
jan	0,95		0,75	0,6
fév	0,57	0,58	0,6	0,73
mar	0,6	0,49	0,87	0,67
avr		0,79	0,8	0,46
mai	0,63	0,7	1,2	
jun	0,97	0,88		0,89
jul	1,3	1,22	1,25	1,25
sep	2,33	+	2,37	2,97
nov	2	1,9	1,32	2,35

N. caudata

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep		0,23		2,4
nov		0,3		
déc				
jan		2,02		2
fév				
mar				
avr				
mai				
jun				
jul		0,25	1	
sep		0,6		
nov		0,67	1	

P. dumerillii

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,4	0,28	0,25	0,4
jul	0,56	0,38	0,37	1,3
sep	1,84	0,92	0,9	1,2
nov	2,16	1,55	1,77	1,9
déc	2,32	3,06	3,36	0,5
jan	5,8	2,87	3	3,5
fév	2	1,99	2,92	1,8
mar	2,5	2,25	2	3
avr	3,23	1,2	2	
mai	3	1,8	4,45	
jun	3,5	1,34	2,2	1
jul	0,31	0,4	0,37	0,2
sep	0,82	0,33	0,46	0,5
nov	0,92	0,5	0,41	1

P. nebulosa

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,27	0,28	0,21	0,2
jul		1,07	0,93	1,99
sep	0,7		2,86	3,94
nov	1,74	0,46	2,26	2,39
déc	1,52	0,73	1,97	1,85
jan	1,72	0,59	1,96	3,09
fév	2,77	0,67	2,16	2,02
mar	1,7	0,72	2,57	1,62
avr		0,97	2,1	1,56
mai	2,7	1,07	3	2,8
jun	2	3,77	2,7	4,1
jul	4	2,62	2,5	5,3
sep		2,13	2,4	2,12
nov	+		0,18	1,5

P. triqueter

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun			0,29	
jul		0,6		0,7
sep			1,03	
nov			1,1	
déc		1,6		
jan		1,4		
fév		0,8		
mar	0,95	1,7	1,2	+
avr		1,4		
mai		1,8	1,4	
jun		+		
jul		0,4	1,3	
sep		1,4	0,7	
nov		2		

S. prolifera

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,27	0,22	0,17	3,5
jul	0,9	0,79	0,62	0,7
sep	0,57	0,6	0,6	0,6
nov	0,7	0,11	0,54	0,7
déc	0,46	0,45	0,62	1,2
jan	1	0,55	0,87	0,6
fév	0,85	0,82	0,7	0,9
mar	0,91	0,42	0,74	1,1
avr	1,17	0,8	1,47	1,3
mai	1,65	1,08	1,34	1,2
jun	1,2	1	0,97	
jul		0,95	0,86	
sep	0,67	0,34	0,39	0,6
nov	0,62	0,56	0,37	0,6

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

V. langerhansi

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul		0,15		
sep		0,64		1
nov		0,44		
déc		0,49		
jan		0,27	1	
fév		0,47	1,1	
mar		0,51		
avr		0,72		
mai		0,93		
jun		0,85		
jul		0,94		
sep		0,96	0,9	1,15
nov		1,03		

Polyclades

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,2	0,26	0,16	
jul	0,2	0,2	0,17	0,13
sep	0,31	0,32	0,4	0,25
nov	0,87	0,42	0,97	0,3
déc	0,3		0,82	0,77
jan	0,85	0,71	1,15	
fév	0,5	0,2	0,65	1,2
mar			0,6	0,7
avr	0,5	0,8	0,3	
mai	0,3		1,1	
jun	0,9			
jul	0,35	0,27		0,35
sep	0,32		0,17	0,49
nov	0,64	0,24	0,31	0,42

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

ASCIDIES (LONGUEURMOYENNE EN CM)

A. mentula

	A	Bf	Bs	C
mai		0,12		0,27
jun	2,2	1,28	1,7	0,92
jul	2,54	1,81	2,78	2,5
sep	4,78		3,77	3,44
nov	5,5	3,58	4,09	3,39
déc	2,67	4,2	4,45	2,75
jan	3,66	4,61	3,81	4,27
fév	2,35	5,54	4,27	3,89
mar	4,46	5,61	5,4	1,5
avr	5,12		3,5	
mai		5,97	4,03	
jun	2,7	2,62		
jul	2,7	1,77		
sep		4		
nov	2,61	3,36	2,37	2

C. intestinalis

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	1,42	0,97	0,87	1,61
jul	1,45	1,62	1,93	1,32
sep	2,41	3,82	3,81	4,96
nov	2,38	5,13		3,98
déc	2,53	5,59	4,33	
jan		5,04		
fév				
mar				
avr				
mai				
jun			1,23	
jul		4,08	1,43	2,9
sep	2,88	4,46	1,35	1,7
nov		1,12	1,2	

Clavellina

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				
nov				
déc	1,78	0,62		1,06
jan	1,42	1,11		1,64
fév	1,2	1,34		1,07
mar	1,63			
avr	1,59	2,63		
mai	0,18	1,93		
jun		1,85		
jul		0,6		
sep				
nov				

P. mamillata

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				3,4
nov				3,57
déc			4,4	
jan				
fév				
mar				
avr		4,1		
mai				
jun		7		
jul		6,18		6,5
sep		5		2,96
nov		4,7		

POLYCHETES (Suite)

V. langerhansi

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul		0,15		
sep		0,64		1
nov		0,44		
déc		0,49		
jan		0,27	1	
fév		0,47	1,1	
mar		0,51		
avr		0,72		
mai		0,93		
jun		0,85		
jul		0,94		
sep		0,96	0,9	1,15
nov		1,03		

PLATHELMINTHES

Polyclades

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,2	0,26	0,16	
jul	0,2	0,2	0,17	0,13
sep	0,31	0,32	0,4	0,25
nov	0,87	0,42	0,97	0,3
déc	0,3		0,82	0,77
jan	0,85	0,71	1,15	
fév	0,5	0,2	0,65	1,2
mar			0,6	0,7
avr	0,5	0,8	0,3	
mai	0,3		1,1	
jun	0,9			
jul	0,35	0,27		0,35
sep	0,32		0,17	0,49
nov	0,64	0,24	0,31	0,42

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

CRUSTACES (LONGUEUR MOYENNE DES ESPECES EN CM)

Anthura nigropunctata

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun		0,3		
jul		0,41		0,52
sep	0,5	0,65	0,6	
nov		0,4	0,6	
déc		0,37	0,33	
jan	0,45	0,4	0,46	
fév	0,53	0,52	0,45	0,83
mar	0,9	0,38		
avr	0,3	0,45	0,4	0,6
mai	0,5	0,95	0,9	
jun		0,35		
jul	0,85	0,4	0,8	0,45
sep	0,6	0,43	0,7	0,6
nov		0,45	0,27	

Balanus amphitrite

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,1	0,26	0,35	0,1
jul	0,42	0,69	0,66	0,1
sep	0,91	0,89	0,89	0,81
nov	0,83	0,8	0,93	0,78
déc	0,82	0,94	0,85	0,85
jan	0,88	0,78	0,88	0,89
fév	0,82	0,92	0,95	0,93
mar	0,9	0,99	0,82	0,87
avr	0,96	0,98	0,89	1,03
mai	0,95	1,05	0,91	1,01
jun	0,89	1,07	0,91	0,98
jul	1,06	0,94	0,95	0,89
sep	0,86	0,95	0,75	0,77
nov	0,84	1,03	1	0,65

Caprella aequilibrata

	A	Bf	Bs	C
mai	0,4		0,42	
jun	?	0,2	0,4	0,3
jul	0,36		0,2	0,3
sep	0,36	0,34	0,32	0,3
nov	0,57		0,6	0,6
déc			0,75	
jan			1,2	
fév				
mar				
avr				
mai				
jun	0,47	0,26	0,46	0,3
jul	0,32			0,4
sep	0,3	0,4	0,34	0,5
nov	0,34		0,39	0,5

Corophium acherusicum

	A	Bf	Bs	C
mai		0,1		0,17
jun	0,1	0,15	0,19	0,13
jul	0,21	0,24	0,21	0,18
sep	0,15	0,35	0,2	
nov	0,4		0,25	0,14
déc	0,15	0,1	0,2	0,4
jan	0,37	0,45	0,26	0,25
fév		0,3	0,3	0,33
mar	0,4	0,15	0,26	0,5
avr	0,2	0,19	0,27	
mai	0,22	0,23	0,26	0,25
jun	0,2	0,22	0,19	0,22
jul	0,23	0,25	0,22	0,24
sep	0,26	0,22	0,23	0,24
nov	0,22	0,21	0,19	0,2

Cymodoce truncata

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,3	0,35	0,2	0,26
jul	0,3	0,4	0,55	0,45
sep	0,3	0,24	0,43	0,31
nov	0,46	0,58	0,57	0,4
déc	0,53	0,67	0,62	0,47
jan	0,5	0,83	0,61	0,63
fév	0,45	0,8	0,64	0,74
mar	0,72		0,48	0,67
avr	0,97	0,82	0,62	0,83
mai	0,73	0,38	0,68	0,8
jun	0,88	0,49	0,37	0,5
jul	0,67	0,67	0,44	0,56
sep	0,58	0,47	0,61	0,81
nov	0,59	0,56	0,62	0,37

Eurystheus maculatus

	A	Bf	Bs	C
mai		0,4		
jun	0,43		0,53	
jul	0,48		0,42	0,5
sep	0,54	0,35	0,51	0,4
nov	0,41		0,4	0,5
déc	0,34		0,48	0,5
jan	0,41		0,47	0,6
fév	0,46	0,5	0,45	0,5
mar	0,57	0,4	0,52	0,5
avr	0,64	0,64	0,61	0,5
mai	0,52	0,42	0,45	0,5
jun	0,35	0,43	0,39	0,5
jul	0,37	0,5	0,36	0,4
sep	0,35	0,41	0,41	0,4
nov	0,35	0,34	0,32	0,4

Gammarus locusta

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				0,6
jul				0,82
sep	0,8	0,99	0,9	
nov		1,11		
déc	0,98	1,01	1,1	1,1
jan	1,15	0,9		
fév		1,33		1,2
mar				
avr	0,92			
mai			0,6	
jun	0,7			
jul				
sep				
nov			0,77	0,86

Jassa

	A	Bf	Bs	C
mai	0,18		0,17	0,19
jun	0,45	0,24	0,35	0,4
jul	0,37	0,27	0,26	0,3
sep		0,3	0,5	0,4
nov	0,3		0,2	0,39
déc	0,18		0,2	0,36
jan	0,4		0,29	
fév	0,49	0,31	0,3	
mar			0,23	0,6
avr	0,4	0,47	0,4	0,53
mai	0,45	0,28	0,49	0,42
jun	0,38	0,3	0,29	0,29
jul	0,29			0,3
sep	0,28		0,34	0,11
nov	0,28	0,35	0,28	0,26

Nebalia bipes

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep	0,7	0,44	0,6	
nov		0,33		
déc	0,15	0,29		
jan		0,58		
fév		0,58		0,5
mar				
avr	0,52			
mai				
jun		0,6		
jul	0,6	0,58	0,6	
sep	0,5	0,16	0,45	
nov				

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

DIVERS (LONGUEUR MOYENNE EN CM)

ECHINODERMES : *A. squamata*

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep		0,15	0,2	
nov				
déc		0,25		
jan			0,22	
fév		0,14		
mar		0,5	0,19	
avr		0,18		0,2
mai		0,25		
jun		0,18		
jul	0,2			0,15
sep	0,2			0,27
nov	0,17			0,2

A. gibbosa

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun			0,1	
jul			0,3	0,3
sep	0,6		0,7	0,7
nov		1,25	1	0,7
déc	1,05	1,4	1,3	
jan	1,35	1,4		
fév			1	
mar				
avr		1,2		
mai				
jun				
jul				
sep				
nov				

P. lividus

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul			0,1	
sep				
nov		1,5	2	
déc			1	
jan				
fév				
mar				
avr				
mai				
jun				
jul				
sep				
nov				

Actinia equina

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				0,2
jul			0,25	0,1
sep	0,07	0,08	0,07	0,2
nov	0,23	0,21	0,39	0,25
déc	0,3	0,21	0,32	0,55
jan	0,27	0,19	0,25	0,2
fév		0,32	0,3	0,5
mar	0,37	0,32	0,8	
avr	0,25	0,5		
mai	0,2	0,7	0,5	
jun	0,55	0,47		
jul	0,21	0,45	0,3	0,09
sep	0,22	0,18	0,25	0,27
nov	0,18	0,11	0,21	0,27

Plumularia sp.

	A	Bf	Bs	C
mai	0,37		0,3	1,1
jun	1,05	0,9	1	1,6
jul	1,2		1,27	1,87
sep			2	
nov				
déc				
jan	0,9			
fév	1,1		0,7	
mar				
avr	1,31		1,18	
mai	2,08		3,1	0,43
jun	4		3,5	1,2
jul	3,4		1,5	3,25
sep	2,8		2	
nov	2		1,44	1,15

Sycon raphanus (SPONGIAIRE)

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,15	0,15	0,13	0,15
jul	0,43	0,6	0,5	0,47
sep	0,25		0,28	0,33
nov	1,09	0,6	0,73	1,05
déc		2,1	0,87	0,81
jan	1,45	0,7	0,75	2
fév	1,1	1	0,86	1,55
mar	2,37	0,38	1,01	0,12
avr	0,79		0,62	0,38
mai	0,7	0,2	0,42	0,3
jun	0,54	0,54	0,52	
jul	0,15	0,3	0,42	0,37
sep	0,31	0,4	0,31	0,49
nov	0,13	0,48	0,2	0,44

BRYOZOAIRES : *B. neritina*

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,95	0,78	1	1,6
jul		2,93	2,53	3,32
sep	6,08	4	6,8	6
nov			1	
déc	1,47			1,5
jan	1,57	1,7	1,2	2,2
fév	1,5		2,4	
mar				
avr				
mai	1,41			0,85
jun	3,1	1,6	4	>1,1
jul	4,12	2	4,7	3,1
sep	3,1	2	0,7	5,1
nov			0,57	3,3

B. simplex

	A	Bf	Bs	C
mai	0,28	0,54	0,4	0,37
jun	1,1	0,94	0,99	
jul				
sep		1,1		
nov		0,97		
déc		1,6		
jan		1,12		
fév		1,17		
mar		0,45		
avr				
mai	1,15	1		
jun		1,1		
jul		0,5		
sep				
nov				

S. reptans

	A	Bf	Bs	C
mai			0,26	0,28
jun	1,25	0,3	1,3	0,5
jul	1,4	1,4	1,3	1
sep	1,4		1,3	
nov	2,2		1,84	1,5
déc	2,2	0,7	2,65	1,6
jan	2,32	1,7	2,3	2,7
fév	2,3	1,53	3	2,5
mar	2,35	2	2,86	2,1
avr	3	2	1,5	2
mai	2,5	2,75	1	0,5
jun	1,6	2,95	0,93	1,85
jul	2	2,15	3,5	3,33
sep	2,4	3,5	4	
nov	3	3	3	3,5

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

<i>C. pallasiana</i>	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				
nov	25%		7,50%	1%
déc	30%		3%	20%
jan	15%		15%	2%
fév	25%	3%	3%	15%
mar	10%	4%	1,50%	7,50%
avr	17,50%	6,50%	6,50%	12,50%
mai	20%	15%	10%	20%
jun	25%	30%	65%	50%
jul	40%	17,50%	30%	60%
sep	50%	55%	35%	45%
nov	5%	12,50%	3%	35%

MOLLUSQUES (LONGUEUR MOYENNE EN CM)

A. bullata

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun	0,14			0,3
jul				0,22
sep	0,3	0,2		0,33
nov	0,5			0,56
déc				
jan		0,8		0,45
fév				
mar				
avr				
mai				
jun		<0,05		
jul		0,1	0,2	
sep	0,25		0,25	0,23
nov	0,52	0,6		0,3

B. reticulatum

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				
nov		0,3	0,2	
déc		0,3	0,3	
jan		0,2		
fév		0,4		
mar	0,25			
avr	0,15			
mai				
jun				
jul				
sep				
nov	0,25			

C. glabra

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul			0,17	
sep				0,8
nov	2,1	2,3	2,4	
déc	2,5		2,1	
jan	2,8		2,5	
fév	2,7		2,5	
mar	3,2	2,2		
avr	3,62			
mai				
jun				
jul		0,3		
sep	0,52	0,65		0,2
nov	0,3	1,6	0,85	

C. gigas

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul		0,5	1	0,45
sep	1,1	0,15	1,1	1,4
nov		0,4	1,83	1,15
déc	1,7	1,2	1,77	2,25
jan	1,22	0,3	1,15	0,9
fév		1,88	2,59	1,7
mar	2,8	1,16	2,29	1,2
avr	0,75	1,57	2,52	1,35
mai	2,43	3,33	2,38	3,7
jun	3,4	2,73	2,89	3,83
jul		3,27	2,6	
sep	4,6		5,85	4,42
nov		4,74	4,95	2,1

M. adriaticus

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep	0,34		0,37	0,27
nov	0,45	0,7	0,42	0,49
déc	0,46	0,18	0,48	0,32
jan	0,43	0,22	0,49	0,32
fév	0,44	0,38	0,4	0,29
mar	0,6	0,45	0,33	0,27
avr	0,62	0,9	0,67	
mai	0,99		0,74	
jun	1,04	0,69	0,7	0,27
jul	0,87		0,29	
sep			0,27	
nov	0,11			0,63

M. barbatus

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep		0,17		
nov	0,58	0,3		0,5
déc				
jan	0,43			
fév	0,35	0,37	0,28	0,24
mar	0,58	0,23	0,27	0,4
avr	0,48	0,47	0,42	
mai	1,15		1,38	
jun	1,05	0,4		
jul		0,38		
sep	1,17		1,17	
nov	1,08	0,5	0,38	

M. subpictus

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul		0,17	0,13	0,14
sep	0,35	0,3	0,5	0,51
nov	0,73	0,79	0,94	0,85
déc	0,86	0,8	0,95	0,8
jan	0,91	0,76	0,9	1,05
fév	0,88	1,01	1,07	0,84
mar	1,09	1,01	1,03	1,02
avr	1,09	0,84	1,08	
mai	1,13	0,98	1,11	0,6
jun	1,15	1,1		
jul	1,16	0,7	1,17	1,24
sep	1,04	0,76	0,27	0,29
nov	0,66	0,7	0,17	0,5

Mytilus

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul				
sep				1,97
nov			1,52	1,03
déc	1,23	0,15	0,3	1,67
jan	0,45		0,97	1,01
fév	0,69	0,25	1,04	0,29
mar	0,42		0,52	1,45
avr			1,06	1,32
mai	1,33	0,53	1,09	1,9
jun	5,25	2,05	1,23	1,26
jul	1,06	0,22	0,99	2,4
sep	1,36	0,47	0,74	0,84
nov	1,21		0,69	1,27

M. minimus

	A	Bf	Bs	C
mai				
jun				
jul	0,52			0,63
sep			0,49	0,4
nov	0,36		0,4	0,2
déc				
jan				
fév				
mar				
avr				
mai				
jun			0,15	
jul				
sep				
nov				

Espèces	Recrutement		Taille population		Recolonisation		Développement		Durée de vie		Taille individus/colonies			Selection	
	1992	1993	variable	constante	nécessaire	non nécess.	rapide	lent	< 1 an	> 1 an	petite	moyenne	grande	r	K
MOLLUSQUES															
<i>Acera bullata</i>	mai	jun	+		+		+		+		+			+	
<i>Bittium reticulatum</i>	nov	nov	+		+		+		+		+			+	
<i>Chlamys glabra</i>	jun	jul		+	+		+		+				+		+
<i>Crassostrea gigas</i>	jul	av		+		+	+			+			+		+
<i>Modiolus adriaticus</i>	sep	sep		+		+	+			+		+			+
<i>Modiolus barbatus</i>	sep	sep		+		+	+			+		+			+
<i>Musculus marmoratus</i>	jul	sep		+		+	+			+		+			+
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	jul/sep	sep/nov		+		+	+			+			+		+
<i>Parvicardium exiguum</i>	jun-jan	sep/nov	+		+		+		+		+			+	
<i>Rissoa lineolata</i>	jun	jul	+		+		+		+		+			+	
<i>Ruditapes aureus</i>	sep	-	+		+		+		+		+			+	
<i>Trophonopsis sp.</i>	-	jun	+		+		+		+			+		+	
POLYCHETES															
<i>Audouinia tentaculata</i>	déc	fév	+		+		+		+		+			+	
<i>Capitella capitata</i>	hiver 92/93		+		+		+		+		+			+	
<i>Ceratonereis costae</i>	nov	-		+	+		+		+				+		+
<i>Eumida (Eulalia) sanguinea</i>	jun	-		+	+		+		+		+				+
<i>Exogone gemmifera</i>	mai	jun		+		+	+		+		+				+
<i>Grubea limbata</i>	mai	jun		+		+	+		+		+				+
<i>Hydroides norvegica</i>	jun	-	+			+	+		+		+			+	
<i>Hydroides uncinata</i>	sep			+	+		+		+		+				+
<i>Malacoceros fuliginosus</i>	nov/déc	-		+	+		+		+		+			+	
<i>Nereis caudata</i>	sep	jul		+	+		+		+			+		+	
<i>Platynereis dumerillii</i>	mai/sep	jul-nov		+		+	+			+			+		+
<i>Polydora hoplura</i>	jun/sep	sep	+		+		+		+		+			+	
<i>Polymnia nebulosa</i>	jun	nov		+		+		+		+		+			+
<i>Pomatoceros triqueter</i>	jun	jun/jul		+	+		+			+	+			+	
<i>Spirorbis pagenstecheri</i>	mai	-	+		+		+		+		+			+	
<i>Staurocephalus rudolphii</i>	nov		+		+		+		+		+			+	
<i>Syllis prolifera</i>	jun	jul		+		+		+		+		+			+
<i>Vermiliopsis langerhansi</i>	mai	mar	+			+	+		+		+			+	
POLYCLADES	jun	jun	+		+		+		+		+			+	

CRUSTACES															
<i>Amphitoe vaillanti</i>	mai	mai/jun	+		+			+	+			+		+	
<i>Anthura nigropunctata</i>	jun	jun	+		+			+		+		+		+	
<i>Aoridae</i>	mai	av/mai	+		+		+		+		+			+	
<i>Balanus amphitrite</i>	jun	sep-nov	+			+	+				+			+	
	Recrutement		Taille population		Recolonisation		Développement		Durée de vie		Taille individus/colonies			Selection	
Espèces	1992	1993	variable	constante	nécessaire	non nécess.	rapide	lent	< 1 an	> 1 an	petite	moyenne	grande	r	K
CRUSTACES (suite)															
<i>Caprella aequilbra</i>	mai	jun	+		+		+			+		+		+	
<i>Colomastix pusilla</i>	-	jun	+		+		+		+		+			+	
<i>Corophium acherusicum</i>	mai	av-jun	+		+		+		+		+			+	
<i>Cyathura carinata</i>	mai	jun	+		+		+		+		+			+	
<i>Cymodoce truncata</i>	jun	jun/jul	+			+		+		+		+			+
<i>Dexamine spinosa</i>	mai	jun	+		+			+		+	+			+	
<i>Elasmopus rapax</i>	jun	sep	+		+			+		+		+			+
<i>Erichthonius brasiliensis</i>	jun	jun	+		+		+		+		+			+	
<i>Eurytheus maculatus</i>	mai	jun	+			+		+		+		+			+
<i>Gammarus insensibilis</i>	jun	mai	+		+							+		+	
<i>Idothea baltica</i>	jul	mai/jun	+		+		+		+			+		+	
<i>Janira maculosa</i>	mai	av/mai	+			+	+		+		+			+	
<i>Jassa</i>	mai	mai	+		+		+		+		+			+	
<i>Lilljeborgia Della-Vallei</i>	jul	sep	+		+		+		+		+			+	
<i>Lysianassa ceratina</i>	jun	nov	+		+			+		+		+			+
<i>Maera grossimana</i>	-	nov	+		+										
<i>Melita palmata</i>	déc	jan/fév	+		+										
<i>Munna sp.</i>	mai	mai	+		+		+		+		+			+	
<i>Mysis sp.</i>	mai	mai	+		+		+		+			+		+	
<i>Nebalia bipes</i>	sep	sep	+		+		+		+		+			+	
<i>Pherusa fucicola</i>	sep	sep	+		+		+		+		+			+	
<i>Phtisica marina</i>	mai	mai	+		+		+		+		+			+	
<i>Pseudoprotella phasma</i>	jun	av	+		+		+		+			+		+	
<i>Stenothoe monoculoides</i>	jun	jun	+		+			+		+	+			+	
<i>Tanais dubia</i>	mai	mai	+		+		+		+		+			+	
ACTINIAIRES	jun	jul	+		+			+	+		+			+	
ASCIDIÉS															

<i>Ascidia mentula</i>	mai	jun/nov	+		+		+		+				+	+	
<i>Botrylloides leachi</i>	mai	juil	+		+		+		+				+	+	
<i>Botryllus schlosseri</i>	mai	mai	+		+		+		+				+	+	
<i>Ciona intestinalis</i>	jun	jun	+		+		+		+				+	+	
<i>Clavellina sp.</i>	déc	déc?	+		+		+		+				+	+	
<i>Phallusia mamillata</i>	sep	sep	+		+		+		+				+	+	
BRYOZOAIRES															
<i>Bugula flabellata</i>	-	fév			+				+			+			+
<i>Bugula neritina</i>	jun	mai/jun	+		+		+		+			+			+
<i>Bugula simplex</i>	jun	mai	+		+		+		+			+			+
	Recrutement		Taille population		Recolonisation		Développement		Durée de vie		Taille individus/colonies			Selection	
Espèces	1992	1993	variable	constante	nécessaire	non nécess.	rapide	lent	< 1 an	> 1 an	petite	moyenne	grande	r	K
BRYOZOAIRES (suite)															
<i>Cryptosula pallasiana</i>	nov	nov	+			+	+		+				+		+
<i>Scrupocellaria reptans</i>	mai	jun	+			+	+		+				+		+
ECHINODERMES															
<i>Amphipholis squamata</i>	sep	aléatoire	+		+			+	+			+		+	
<i>Asterina gibbosa</i>	jun	-	+		+			+	+			+		+	
<i>Paracentrotus lividus</i>	juil	-	+		+			+	+			+		+	
HYDRAIRES															
<i>Obelia geniculata</i>	jun/jul	-	+		+		+		+		+			+	
<i>Plumularia sp.</i>	mai	av/mai	+		+		+		+		+		+		+
SPONGIAIRES															
<i>Reniera sp.</i>	déc	av	+			+		+					+		+
<i>Sycon raphanus</i>	jun	av	+			+		+	+			+			+
<i>Ulosa stuposa</i>	-	jun	+		+						+			+	

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

BIOMASSES : TESTS DE VARIANCES INTERSTATIONS (ANOVA) * significatif à 95%
** significatif à 99%

<i>Akera bullata</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	3,49	0,25	1,79	0,0706
Intra-individus	45	6,27	0,14		
facteur répété	3	0,76	0,25	1,93	0,14
résidus	42	5,51	0,13		
Total	59	9,75			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,44	Une seule série :	0,16		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0,12	0,31	0,08	
Fond	15	0,03	0,1	0,03	
Intermédiaire	15	2,64E-03	0,01	2,09E-03	
Bord	15	0,29	0,73	0,19	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	0,08	NS	0,13	0,62	
Centre vs. Intermédiaire	0,11	NS	0,24	0,86	
Centre vs. Bord	-0,18	NS	0,59	1,34	
Fond vs. Intermédiaire	0,03	NS	0,02	0,24	
Fond vs. Bord	-0,26	NS	1,27	1,95	
Intermédiaire... vs. Bord	-0,29	0,27 *	1,60E+00	2,19	
<i>Botryllus schlosseri</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	1857,85	132,7	1,15	0,3441
Intra-individus	45	5189,72	115,33		
facteur répété	3	1572,41	524,14	6,09	0,0016
résidus	42	3617,32	86,13		
Total	59	7047,58			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,13	Une seule série :	0,04		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	14,33	10,37	2,68	
Fond	15	0,66	1,4	0,36	
Intermédiaire	15	7,38	7,83	2,02	
Bord	15	11,35	14,85	3,83	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	13,67	9,14 **	5,43 **	4,03	
Centre vs. Intermédiaire	6,95	NS	1,4	2,05	
		6,84 *			
Centre vs. Bord	2,98	NS	0,26	0,88	
Fond vs. Intermédiaire	-6,72	NS	1,31	1,98	
Fond vs. Bord	-10,69	9,14 **	3,32	3,15	
Intermédiaire... vs. Bord	-3,97	NS	0,46	1,17	
<i>Chamys glabra</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	56,68	4,05	1,15	0,3422
Intra-individus	45	157,96	3,51		
facteur répété	3	32,72	10,91	3,66	0,0198
résidus	42	125,25	2,98		
Total	59	214,64			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,13	Une seule série :	0,04		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	1,95	3,3	0,85	
Fond	15	0,38	0,95	0,25	
Intermédiaire	15	0,55	1,09	0,28	
Bord	15	4,69E-03	0,01	3,74E-03	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	1,57	1,27 *	2,08	2,5	
Centre vs. Intermédiaire	1,41	1,27 *	1,66	2,23	
Centre vs. Bord	1,95	1,27 *	3,19 *	3,09	
Centre vs. Bord		1,7 **			
Fond vs. Intermédiaire	-0,17	NS	0,02	0,26	
Fond vs. Bord	0,37	NS	0,12	0,59	
Intermédiaire... vs. Bord	0,54	NS	0,24	0,86	
<i>Ciona intestinalis</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	169020,54	12072,9	5,38	0,0001

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Intra-individus	45	100987,3	2244,16		
facteur répété	3	10831,25	3610,42	1,68	0,1854
résidus	42	90156,04	2146,57		
Total	59	270007,83			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,81	Une seule série :	0,52		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	3,15	6,52	1,68	
Intermédiaire	15	13,55	49,96	12,9	
Bord	15	26,53	98,8	25,51	
Fond	15	38,84	78,82	20,35	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Intermédiaire	-10,4	NS	0,13	0,61	
Centre vs. Bord	-23,38	NS	0,64	1,38	
Centre vs. Fond	-35,69	34,14 *	1,48	2,11	
Intermédiaire... vs. Bord	-12,98	NS	0,2	0,77	
Intermédiaire... vs. Fond	-25,29	NS	0,75	1,5	
Bord vs. Fond	-12,31	NS	0,18	0,73	
<i>Eurystheus maculatus</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	13,6	0,97	1,36	0,2119
Intra-individus	45	32,11	0,71		
facteur répété	3	6,73	2,24	3,71	0,0187
résidus	42	25,39	0,6		
Total	59	45,71			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,27	Une seule série :	0,08		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0,98	1,23	0,32	
Fond	15	0,05	0,1	0,02	
Intermédiaire	15	0,65	0,7	0,18	
Bord	15	0,65	0,87	0,23	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	0,93	0,57 *	3,55 *	3,27	
Centre vs. Intermédiaire	0,32	NS	0,43	1,13	
Centre vs. Bord	0,33	NS	0,45	1,17	
Fond vs. Intermédiaire	-0,6	NS	1,51	2,13	
Fond vs. Bord	-0,6	NS	1,47	2,1	
Intermédiaire... vs. Bord	0,01	NS	3,20E-04	0,03	
<i>Gnathia</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	0,01	7,55E-04	0,98	0,4919
Intra-individus	45	0,03	7,73E-04		
facteur répété	3	0,01	3,24E-03	5,43	0,003
résidus	42	0,03	5,97E-04		
Total	59	0,05			
Fiabilité pour- toutes les séries :	-0,02	Une seule série :	-0,01		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0,01	0,03	0,01	
Fond	15	0,03	0,03	0,01	
Intermédiaire	15	0,01	0,02	0,01	
Bord	15	5,87E-04	2,27E-03	5,87E-04	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-0,02	0,02 **	2,49	2,73	
Centre vs. Intermédiaire	1,82E-03	NS	0,01	0,2	
Centre vs. Bord	0,01	NS	0,39	1,08	
Fond vs. Intermédiaire	0,03	0,02 **	2,87	2,94	
Fond vs. Bord	0,03	0,02 **	4,84 **	3,81	
Intermédiaire... vs. Bord	0,01	NS	0,25	0,87	
<i>Hydroides norvegica</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	1,07	0,08	3,57	0,0006
Intra-individus	45	0,96	0,02		
facteur répété	3	0,16	0,05	2,79	0,052
résidus	42	0,8	0,02		
Total	59	2,03			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,72	Une seule série :	0,39		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0,18	0,26	0,07	

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Fond	15	0,11	0,23	0,06	
Intermédiaire	15	0,04	0,06	0,02	
Bord	15	0,07	0,08	0,02	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	0,07	NS	0,6	1,35	
Centre vs. Intermédiaire	0,14	0,14 **	2,47	2,72	
Centre vs. Bord	0,11	NS	1,55	2,16	
Fond vs. Intermédiaire	0,07	NS	0,63	1,38	
Fond vs. Bord	0,04	NS	0,22	0,81	
Intermédiaire... vs. Bord	-0,03	NS	0,11	0,57	
<i>Janira maculosa</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	4,7	0,34	1,77	0,0736
Intra-individus	45	8,51	0,19		
facteur répété	3	1,81	0,6	3,77	0,0174
résidus	42	6,71	0,16		
Total	59	13,22			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,44	Une seule série :	0,16		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0,36	0,41	0,11	
Fond	15	0,05	0,06	0,02	
Intermédiaire	15	0,51	0,59	0,15	
Bord	15	0,42	0,54	0,14	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	0,31	NS	1,52	2,14	
Centre vs. Intermédiaire	-0,15	NS	0,36	1,03	
Centre vs. Bord	-0,06	NS	0,05	0,38	
Fond vs. Intermédiaire	-0,46	0,39 **	3,36	3,17	
Fond vs. Bord	-0,37	NS	2,12	2,52	
Intermédiaire... vs. Bord	0,09	NS	0,14	0,65	
<i>Modiolus adriaticus</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	2,43	0,17	1,15	0,3454
Intra-individus	45	6,81	0,15		
facteur répété	3	1,98	0,66	5,75	0,0022
résidus	42	4,83	0,11		
Total	59	9,24			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,13	Une seule série :	0,04		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0,54	0,54	0,14	
Fond	15	0,05	0,1	0,02	
Intermédiaire	15	0,29	0,32	0,08	
Bord	15	0,18	0,34	0,09	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	0,5	0,33 **	5,35 **	4,01	
Centre vs. Intermédiaire	0,26	NS	1,42	2,06	
Centre vs. Bord	0,36	0,33 **	2,82	2,91	
Fond vs. Intermédiaire	-0,24	NS	1,26	1,94	
Fond vs. Bord	-0,14	NS	0,4	1,1	
Intermédiaire... vs. Bord	0,1	NS	0,24	0,85	
<i>Modiolus barbatus</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	2,99	0,21	0,83	0,6349
Intra-individus	45	11,59	0,26		
facteur répété	3	2,71	0,9	4,26	0,0102
résidus	42	8,88	0,21		
Total	59	14,58			
Fiabilité pour- toutes les séries :	-0,21	Une seule série :	-0,04		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0,53	0,83	0,21	
Fond	15	0,01	0,02	0,01	
Intermédiaire	15	0,12	0,39	0,1	
Bord	15	0,01	0,03	0,01	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	0,51	0,34 *	3,13 *	3,07	
Centre vs. Intermédiaire	0,41	0,45 **	1,97	2,43	

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Centre vs. Bord	0,52	0,45 **	3,15 *	3,08
Fond vs. Intermédiaire	-0,11	NS	0,13	0,64
Fond vs. Bord	1,54E-03	NS	2,80E-05	0,01
Intermédiaire... vs. Bord	0,11	NS	0,14	0,64
<i>Musculus marmoratus</i>				
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F : Valeur P :
inter-individus	14	372,96	26,64	2,39 0,0139
Intra-individus	45	502,64	11,17	
facteur répété	3	70,09	23,36	2,27 0,0945
résidus	42	432,55	10,3	
Total	59	875,6		
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,58	Une seule série :	0,26	
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	3,23	2,6	0,67
Fond	15	2,63	3,11	0,8
Intermédiaire	15	4,67	5,76	1,49
Bord	15	1,69	2,81	0,73
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	0,6	NS	0,09	0,51
Centre vs. Intermédiaire	-1,44	NS	0,5	1,23
Centre vs. Bord	1,54	NS	0,57	1,31
Fond vs. Intermédiaire	-2,04	NS	1,01	1,74
Fond vs. Bord	0,94	NS	0,22	0,8
Intermédiaire... vs. Bord	2,98	2,37 *	2,15	2,54
<i>Mysis sp.</i>				
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F : Valeur P :
inter-individus	14	1	0,07	5,33 0,0001
Intra-individus	45	0,61	0,01	
facteur répété	3	0,12	0,04	3,5 0,0235
résidus	42	0,48	0,01	
Total	59	1,61		
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,81	Une seule série :	0,52	
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	0,14	0,17	0,04
Fond	15	0,05	0,05	0,01
Intermédiaire	15	0,17	0,19	0,05
Bord	15	0,12	0,19	0,05
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	0,1	0,11 *	1,99	2,45
Centre vs. Intermédiaire	-0,02	NS	0,13	0,62
Centre vs. Bord	0,02	NS	0,11	0,57
Fond vs. Intermédiaire	-0,12	0,11 *	3,13 *	3,06
Fond vs. Bord	-0,07	NS	1,18	1,88
Intermédiaire... vs. Bord	0,05	NS	0,47	1,19
<i>Mytilus galloprovincialis</i>				
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F : Valeur P :
inter-individus	14	415,97	29,71	2,33 0,0162
Intra-individus	45	573,57	12,75	
facteur répété	3	98,85	32,95	2,92 0,0453
résidus	42	474,72	11,3	
Total	59	989,54		
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,57	Une seule série :	0,25	
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	3,4	4,35	1,12
Fond	15	0,2	0,68	0,17
Intermédiaire	15	2,43	3,87	1
Bord	15	3,26	5,41	1,4
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	3,21	2,48 *	2,28	2,61
Centre vs. Intermédiaire	0,97	NS	0,21	0,79
Centre vs. Bord	0,14	NS	4,50E-03	0,12
Fond vs. Intermédiaire	-2,24	NS	1,11	1,82
Fond vs. Bord	-3,07	NS	2,08	2,5
Intermédiaire... vs. Bord	-0,83	NS	0,15	0,67
<i>Parvicardium exiguum</i>				
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F : Valeur P :
inter-individus	14	5,85	0,42	1,88 0,0548

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Intra-individus	45	9,98	0,22		
facteur répété	3	2,47	0,82	4,6	0,0072
résidus	42	7,51	0,18		
Total	59	15,82			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,47	Une seule série :	0,18		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0,51	0,75	0,19	
Fond	15	0,03	0,07	0,02	
Intermédiaire	15	0,32	0,61	0,16	
Bord	15	0,04	0,08	0,02	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	0,48	0,42 **	3,24	3,12	
Centre vs. Intermédiaire	0,19	NS	0,52	1,25	
Centre vs. Bord	0,48	0,42 **	3,16	3,08	
Fond vs. Intermédiaire	-0,29	NS	1,16	1,86	
Fond vs. Bord	-0,01	NS	4,32E-04	0,04	
Intermédiaire... vs. Bord	0,28	NS	1,11	1,83	
<i>Polymnia nebulosa</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	37,08	2,65	1,18	0,3223
Intra-individus	45	100,96	2,24		
facteur répété	3	37,97	12,66	8,44	0,0002
résidus	42	63	1,5		
Total	59	138,05			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,15	Une seule série :	0,04		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0,33	0,41	0,11	
Fond	15	0,79	1,21	0,31	
Intermédiaire	15	1,14	1,18	0,3	
Bord	15	2,47	2,03	0,52	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-0,46	NS	0,35	1,03	
Centre vs. Intermédiaire	-0,81	NS	1,1	1,81	
Centre vs. Bord	-2,14	1,21 **	7,61 **	4,78	
Fond vs. Intermédiaire	-0,35	NS	0,2	0,78	
Fond vs. Bord	-1,68	1,21 **	4,68 **	3,75	
Intermédiaire... vs. Bord	-1,33	1,21 **	2,93 *	2,96	
<i>Pomatoceros triquetus</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	0,03	2,21E-03	0,83	0,6315
Intra-individus	45	0,12	2,65E-03		
facteur répété	3	0,03	0,01	4,98	0,0048
résidus	42	0,09	2,10E-03		
Total	59	0,15			
Fiabilité pour- toutes les séries :	-0,2	Une seule série :	-0,04		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	4,55E-03	0,02	4,55E-03	
Fond	15	0,06	0,07	0,02	
Intermédiaire	15	0,04	0,05	0,01	
Bord	15	4,55E-03	0,01	3,11E-03	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-0,05	0,03 *	3,49 *	3,24	
Centre vs. Intermédiaire	-0,03	NS	1,19	1,89	
Centre vs. Bord	0	NS	0	0	
Fond vs. Intermédiaire	0,02	NS	0,61	1,35	
Fond vs. Bord	0,05	NS	3,49	3,24	
Intermédiaire... vs. Bord	0,03	NS	1,19	1,89	
<i>Scrupocellaria reptans</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	50635,63	3616,83	1,65	0,103
Intra-individus	45	98818,12	2195,96		
facteur répété	3	23640,22	7880,07	4,4	0,0088
résidus	42	75177,9	1789,95		
Total	59	149453,75			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,39	Une seule série :	0,14		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
centre	15	42,5	55,39	14,3	

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Fond	15	4,4	6,59	1,7	
Intermédiaire	15	58,21	64,06	16,54	
Bord	15	27,3	42,09	10,87	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
centre vs. Fond	38,1	NS	2,03	2,47	
centre vs. Intermédiaire	-15,71	NS	0,34	1,02	
centre vs. Bord	15,2	NS	0,32	0,98	
Fond vs. Intermédiaire	-53,81	41,68 **	4,04 *	3,48	
Fond vs. Bord	-22,9	NS	0,73	1,48	
Intermédiaire... vs. Bord	30,91	NS	1,33	2	
<i>Sycon raphanus</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	509,49	36,39	1,96	0,0444
Intra-individus	45	834,5	18,54		
facteur répété	3	101,53	33,84	1,94	0,1379
résidus	42	732,97	17,45		
Total	59	1343,99			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,49	Une seule série :	0,19		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	2,55	3,7	0,95	
Fond	15	0,72	1,36	0,35	
Intermédiaire	15	3,81	4,21	1,09	
Bord	15	3,97	7,45	1,92	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	1,83	NS	0,48	1,2	
Centre vs. Intermédiaire	-1,26	NS	0,23	0,82	
Centre vs. Bord	-1,42	NS	0,29	0,93	
Fond vs. Intermédiaire	-3,09	3,08 *	1,37	2,02	
Fond vs. Bord	-3,25	3,08 *	1,51	2,13	
Intermédiaire... vs. Bord	-0,16	NS	3,82E-03	0,11	
<i>Vermiliopsis langerhansi</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	0,48	0,03	0,67	0,7893
Intra-individus	45	2,32	0,05		
facteur répété	3	0,95	0,32	9,62	0,0001
résidus	42	1,38	0,03		
Total	59	2,81			
Fiabilité pour- toutes les séries :	-0,49	Une seule série :	-0,09		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0	0	0	
Fond	15	0,3	0,36	0,09	
Intermédiaire	15	0,02	0,04	0,01	
Bord	15	3,67E-03	0,01	2,61E-03	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-0,3	0,18 **	6,68 **	4,48	
Centre vs. Intermédiaire	-0,02	NS	0,02	0,23	
Centre vs. Bord	-3,67E-03	NS	1,03E-03	0,06	
Fond vs. Intermédiaire	0,28	0,18 **	6,01 **	4,25	
Fond vs. Bord	0,29	0,18 **	6,51 **	4,42	
Intermédiaire... vs. Bord	0,01	NS	0,01	0,18	

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

DENSITES : TESTS DE VARIANCES INTERSTATIONS (ANOVA)

* significatif à 95%

** significatif à 99%

<i>Ascidia mentula</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	36791981,23	2627998,66	6,2	0,0001
Intra-individus	45	19084899,75	424108,88		
facteur répété	3	3332996,32	1110998,77	2,96	0,0429
résidus	42	15751903,43	375045,32		
Total	59	55876880,98			
Fiabilité pour- toutes les séries : 0,84 Une seule série : 0,57					
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	243,47	227,18	58,66	
Fond	15	820,67	1286,46	332,16	
Intermédiaire	15	504,6	667,71	172,4	
Bord	15	794	1265,19	326,67	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-577,2	451,33 *	2,22	2,58	
Centre vs. Intermédiaire	-261,13	NS	0,45	1,17	
Centre vs. Bord	-550,53	451,33 *	2,02	2,46	
Fond vs. Intermédiaire	316,07	NS	0,67	1,41	
Fond vs. Bord	26,67	NS	4,74E-03	0,12	
Intermédiaire... vs. Bord	-289,4	NS	0,56	1,29	
<i>Ciona intestinalis</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	94717060,83	6765504,35	6,73	0,0001
Intra-individus	45	45210953,75	1004687,86		
facteur répété	3	6291551,65	2097183,88	2,26	0,0951
résidus	42	38919402,1	926652,43		
Total	59	139928014,6			
Fiabilité pour- toutes les séries : 0,85 Une seule série : 0,59					
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	308	791,78	204,44	
Fond	15	1004,4	1735,18	448,02	
Intermédiaire	15	260,53	690,04	178,17	
Bord	15	835,4	2330,56	601,75	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-696,4	NS	1,31	1,98	
Centre vs. Intermédiaire	47,47	NS	0,01	0,14	
Centre vs. Bord	-527,4	NS	0,75	1,5	
Fond vs. Intermédiaire	743,87	709,43 *	1,49	2,12	
Fond vs. Bord	169	NS	0,08	0,48	
Intermédiaire... vs. Bord	-574,87	NS	0,89	1,64	
<i>Crassostrea gigas</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	79730,93	5695,07	2,19	0,024
Intra-individus	45	117128	2602,84		
facteur répété	3	30362,93	10120,98	4,9	0,0052
résidus	42	86765,07	2065,83		
Total	59	196858,93			
Fiabilité pour- toutes les séries : 0,54 Une seule série : 0,23					
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	35,2	55,03	14,21	
Fond	15	85,07	74,78	19,31	
Intermédiaire	15	7,19E+01	49,52	1,28E+01	
Bord	15	33,73	28,64	7,4	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-49,87	44,78 **	3,01 *	3	
Centre vs. Intermédiaire	-36,67	NS	1,63	2,21	
Centre vs. Bord	1,47	NS	2,60E-03	0,09	
Fond vs. Intermédiaire	13,2	NS	0,21	0,8	
Fond vs. Bord	51,33	44,78 **	3,19 *	3,09	
Intermédiaire... vs. Bord	38,13	33,5 *	1,76E+00	2,3	
<i>Cymodoce truncata</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	85778660,93	6127047,21	3,61	0,0005
Intra-individus	45	76394343	1697652,07		
facteur répété	3	16347595,93	5449198,64	3,81	0,0167
résidus	42	60046747,07	1429684,45		
Total	59	162173003,9			
Fiabilité pour- toutes les séries : 0,72 Une seule série : 0,39					

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	1422,67	1771,54	457,41
Fond	15	269,87	325,62	84,07
Intermédiaire	15	1606	2322,88	599,76
Bord	15	866,93	1332,64	344,09
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	1152,8	881,2 *	2,32	2,64
Centre vs. Intermédiaire	-183,33	NS	0,06	0,42
Centre vs. Bord	555,73	NS	0,54	1,27
Fond vs. Intermédiaire	-1336,13	1178,04 **	3,12 *	3,06
Fond vs. Bord	-597,07	NS	0,62	1,37
Intermédiaire... vs. Bord	739,07	NS	0,96	1,69
<i>Chlamys glabra</i>				
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F : Valeur P :
inter-individus	14	6501,73	464,41	1,33 0,2291
Intra-individus	45	15730	349,56	
facteur répété	3	3000,8	1000,27	3,3 0,0294
résidus	42	12729,2	303,08	
Total	59	22231,73		
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,25	Une seule série :	0,08	
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	22	22	5,68
Fond	15	17,6	20,7	5,35
Intermédiaire	15	13,2	20,03	5,17
Bord	15	2,93E+00	7,74	2,00E+00
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	4,4	NS	0,16	0,69
Centre vs. Intermédiaire	8,8	NS	0,64	1,38
Centre vs. Bord	19,07	17,15 **	3 *	3
Fond vs. Intermédiaire	4,4	NS	0,16	0,69
Fond vs. Bord	14,67	12,83 *	1,77	2,31
Intermédiaire... vs. Bord	10,27	NS	0,87	1,62
<i>Clavellina sp.</i>				
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F : Valeur P :
inter-individus	14	29551313,73	2110808,12	0,76 0,7069
Intra-individus	45	125448202	2787737,82	
facteur répété	3	42849165,33	14283055,11	7,26 0,0005
résidus	42	82599036,67	1966643,73	
Total	59	154999515,7		
Fiabilité pour- toutes les séries :	-0,32	Une seule série :	-0,06	
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	148,13	298,13	76,98
Fond	15	2013,73	2811,8	726
Intermédiaire	15	0	0	0
Bord	15	49,87	125,13	32,31
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	-1865,6	1381,67 **	4,42 **	3,64
Centre vs. Intermédiaire	148,13	NS	0,03	0,29
Centre vs. Bord	98,27	NS	0,01	0,19
Fond vs. Intermédiaire	2013,73	1381,67 **	5,15 **	3,93
Fond vs. Bord	1963,87	1381,67 **	4,9 **	3,84
Intermédiaire... vs. Bord	-49,87	NS	3,16E-03	0,1
<i>Erichthonius</i>				
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F : Valeur P :
inter-individus	14	2,15E+10	1,53E+09	2,19 0,0237
Intra-individus	45	3,15E+10	699829765,1	
facteur répété	3	5165727128	1,72E+09	2,75 0,0547
résidus	42	2,63E+10	626824102,4	
Total	59	5,30E+10		
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,54	Une seule série :	0,23	
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	28699,73	47859,62	12357,3
Fond	15	2522,67	3902,71	1007,68
Intermédiaire	15	13996,4	20314,34	5245,14
Bord	15	14894	26382,13	6811,84
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	26177,07	24666,85 *	2,73	2,86
Centre vs. Intermédiaire	14703,33	NS	0,86	1,61
Centre vs. Bord	13805,73	NS	0,76	1,51
Fond vs. Intermédiaire	-11473,73	NS	0,53	1,26

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Fond vs. Bord	-12371,33	NS	0,61	1,35	
Intermédiaire... vs. Bord	-897,6	NS	3,21E-03	0,1	
<i>Gnathia</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	587866,4	4,20E+04	0,97	0,4994
Intra-individus	45	1952577	4,34E+04		
facteur répété	3	565465,27	1,88E+05	5,71	0,0023
résidus	42	1387111,73	3,30E+04		
Total	59	2540443,4			
Fiabilité pour- toutes les séries :	-0,03	Une seule série :	-0,01		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	107,07	250,54	64,69	
Fond	15	266,93	252,19	65,12	
Intermédiaire	15	46,93	114,58	29,58	
Bord	15	1,47E+01	3,96E+01	1,02E+01	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-159,87	NS	1,93	2,41	
Centre vs. Intermédiaire	6,01E+01	NS	0,27	0,91	
Centre vs. Bord	92,4	NS	0,65	1,39	
Fond vs. Intermédiaire	220	179,05 **	3,66	3,32	
Fond vs. Bord	252,27	179,05 **	4,82 **	3,8	
Intermédiaire... vs. Bord	32,27	NS	0,08	0,49	
<i>Janira maculosa</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	931110681,6	66507905,83	1,08	0,4026
Intra-individus	45	2779509997	61766888,82		
facteur répété	3	619682325,5	206560775,2	4,02	0,0134
résidus	42	2159827671	51424468,37		
Total	59	3710620679			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,07	Une seule série :	0,02		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	7563,6	8935,38	2307,1	
Fond	15	1283,33	1962,61	506,74	
Intermédiaire	15	9373,47	8900,11	2298	
Bord	15	8720,8	7607,66	1964,29	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	6280,27	5284,91 *	1,92	2,4	
Centre vs. Intermédiaire	-1809,87	NS	0,16	0,69	
Centre vs. Bord	-1157,2	NS	0,07	0,44	
Fond vs. Intermédiaire	-8090,13	7065,22 **	3,18	3,09	
Fond vs. Bord	-7437,47	7065,22 **	2,69	2,84	
Intermédiaire... vs. Bord	652,67	NS	0,02	0,25	
<i>Modiolus adriaticus</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	1393306,93	99521,92	2,76	0,005
Intra-individus	45	1623820	36084,89		
facteur répété	3	646430,4	215476,8	9,26	0,0001
résidus	42	977389,6	23271,18		
Total	59	3017126,93			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,64	Une seule série :	0,31		
Groupe :	Fréqu. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	327,07	269,04	69,47	
Fond	15	46,93	57,53	14,85	
Intermédiaire	15	247,87	237,45	61,31	
Bord	15	164,27	193,03	49,84	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	280,13	150,3 **	8,43 **	5,03	
Centre vs. Intermédiaire	79,2	NS	0,67	1,42	
Centre vs. Bord	162,8	150,3 **	2,85 *	2,92	
Fond vs. Intermédiaire	-200,93	150,3 **	4,34 **	3,61	
Fond vs. Bord	-117,33	NS	1,48	2,11	
Intermédiaire... vs. Bord	83,6	NS	0,75	1,5	
<i>Modiolus barbatus</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	145200	10371,43	1,2	0,308
Intra-individus	45	388652	8636,71		
facteur répété	3	104834,4	34944,8	5,17	0,0039
résidus	42	283817,6	6757,56		
Total	59	533852			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,17	Une seule série :	0,05		

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	126,13	158,96	41,04
Fond	15	30,8	33,05	8,53
Intermédiaire	15	42,53	45,9	11,85
Bord	15	20,53	46,64	12,04
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	95,33	80,99 **	3,36 *	3,18
Centre vs. Intermédiaire	83,6	80,99 **	2,59	2,79
Centre vs. Bord	105,6	80,99 **	4,13 *	3,52
Fond vs. Intermédiaire	-11,73	NS	0,05	0,39
Fond vs. Bord	10,27	NS	0,04	0,34
Intermédiaire... vs. Bord	22	NS	0,18	0,73
<i>Mysis sp.</i>				
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F : Valeur P :
inter-individus	14	8255636,4	589688,31	3,28 0,0012
Intra-individus	45	8097199	179937,76	
facteur répété	3	1894464,73	631488,24	4,28 0,0101
résidus	42	6202734,27	147684,15	
Total	59	16352835,4		
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,69	Une seule série :	0,36	
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	500,13	514,5	132,84
Fond	15	158,4	160,64	41,48
Intermédiaire	15	642,4	680,18	175,62
Bord	15	375,47	528,75	136,52
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	341,73	283,22 *	1,98	2,44
Centre vs. Intermédiaire	-142,27	NS	0,34	1,01
Centre vs. Bord	124,67	NS	0,26	0,89
Fond vs. Intermédiaire	-484	378,62 **	3,97 *	3,45
Fond vs. Bord	-217,07	NS	0,8	1,55
Intermédiaire... vs. Bord	266,93	NS	1,21	1,9
<i>Mytilus galloprovincialis</i>				
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F : Valeur P :
inter-individus	14	906499,73	64749,98	2,12 0,029
Intra-individus	45	1375528	30567,29	
facteur répété	3	382230,93	127410,31	5,39 0,0031
résidus	42	993297,07	23649,93	
Total	59	2282027,73		
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,53	Une seule série :	0,22	
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	239,07	252,06	65,08
Fond	15	24,93	33,12	8,55
Intermédiaire	15	193,6	191,11	49,34
Bord	15	146,67	185,87	47,99
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	214,13	151,52 **	4,85 **	3,81
Centre vs. Intermédiaire	45,47	NS	0,22	0,81
Centre vs. Bord	92,4	NS	0,9	1,65
Fond vs. Intermédiaire	-168,67	151,52 **	3,01 *	3
Fond vs. Bord	-121,73	113,34 *	1,57	2,17
Intermédiaire... vs. Bord	46,93	NS	0,23	0,84
<i>Parvicardium exiguum</i>				
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F : Valeur P :
inter-individus	14	903401,73	64528,7	3,67 0,0004
Intra-individus	45	791668	17592,62	
facteur répété	3	216652,93	72217,64	5,27 0,0035
résidus	42	575015,07	13690,83	
Total	59	1695069,73		
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,73	Une seule série :	0,4	
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :
Centre	15	177,67	214,2	55,31
Fond	15	33,73	42,29	10,92
Intermédiaire	15	158,6	214,27	55,32
Bord	15	68,93	109,64	28,31
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :
Centre vs. Fond	143,93	115,28 **	3,78 *	3,37
Centre vs. Intermédiaire	19,07	NS	0,07	0,45
Centre vs. Bord	108,73	86,23 *	2,16	2,54
Fond vs. Intermédiaire	-124,87	115,28 **	2,85 *	2,92

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Fond vs. Bord	-35,2	NS	0,23	0,82	
Intermédiaire... vs. Bord	89,67	86,23 *	1,47	2,1	
<i>Phallusia mamillata</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	8437,73	602,7	1,21	0,3051
Intra-individus	45	22506	500,13		
facteur répété	3	3258,93	1086,31	2,37	0,0841
résidus	42	19247,07	458,26		
Total	59	30943,73			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,17	Une seule série :	0,05		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0	0	0	
Fond	15	16,13	30,51	7,88	
Intermédiaire	15	1,47	5,68	1,47	
Bord	15	14,67	31,84	8,22	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-16,13	15,78 *	1,42	2,06	
Centre vs. Intermédiaire	-1,47	NS	0,01	0,19	
Centre vs. Bord	-14,67	NS	1,17	1,88	
Fond vs. Intermédiaire	14,67	NS	1,17	1,88	
Fond vs. Bord	1,47	NS	0,01	0,19	
Intermédiaire... vs. Bord	-13,2	NS	0,95	1,69	
<i>Phisica marina</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	1556221,33	111158,67	1,03	0,4449
Intra-individus	45	4868072	108179,38		
facteur répété	3	911210,67	303736,89	3,22	0,032
résidus	42	3956861,33	94210,98		
Total	59	6424293,33			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,03	Une seule série :	0,01		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	57,2	139,59	36,04	
Fond	15	332,93	593,41	153,22	
Intermédiaire	15	16,13	35,73	9,23	
Bord	15	92,4	144,55	37,32	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-275,73	226,21 *	2,02	2,46	
Centre vs. Intermédiaire	41,07	NS	0,04	0,37	
Centre vs. Bord	-35,2	NS	3,00E-02	0,31	
Fond vs. Intermédiaire	316,8	302,41 **	2,66	2,83	
Fond vs. Bord	240,53	226,21 *	1,54	2,15	
Intermédiaire... vs. Bord	-76,27	302,41	0,15	0,68	
<i>Polymnia nebulosa</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	839707,73	59979,12	1,21	0,3039
Intra-individus	45	2236564	49701,42		
facteur répété	3	652593,33	217531,11	5,77	0,0021
résidus	42	1583970,67	37713,59		
Total	59	3076271,73			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,17	Une seule série :	0,05		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	58,67	57,41	14,82	
Fond	15	224,4	174,46	45,05	
Intermédiaire	15	159,87	138,26	35,7	
Bord	15	346,13	346,8	89,54	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-165,73	143,12 *	1,82	2,34	
Centre vs. Intermédiaire	-101,2	NS	0,68	1,43	
Centre vs. Bord	-287,47	191,33 **	5,48 **	4,05	
Fond vs. Intermédiaire	64,53	NS	0,28	0,91	
Fond vs. Bord	-121,73	NS	9,80E-01	1,72	
Intermédiaire... vs. Bord	-186,27	143,12 *	2,3	2,63	
<i>Pseudoprotella phasma</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	3515646966	251117640,4	1,77	0,0738
Intra-individus	45	6373365724	141630349,4		
facteur répété	3	1039079659	346359886,4	2,73	0,056
résidus	42	5334286065	127006811,1		
Total	59	9889012690			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,44	Une seule série :	0,16		

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	11821,33	17619,25	4549,27	
Fond	15	227,33	317,03	81,86	
Intermédiaire	15	7422,8	16367,14	4225,98	
Bord	15	5485,33	7329,15	1892,38	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	11594	11103,36 **	2,65	2,82	
Centre vs. Intermédiaire	4398,53	NS	0,38	1,07	
Centre vs. Bord	6336	NS	0,79	1,54	
Fond vs. Intermédiaire	-7195,47	NS	1,02	1,75	
Fond vs. Bord	-5258	NS	0,54	1,28	
Intermédiaire... vs. Bord	1937,47	NS	0,07	0,47	
<i>Pomatoceros triquetter</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	8663,6	6,19E+02	1,16	0,3398
Intra-individus	45	24079	5,35E+02		
facteur répété	3	7381	2460,33	6,19	0,0014
résidus	42	16698	3,98E+02		
Total	59	32742,6			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,14	Une seule série :	0,04		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	2,93E+00	11,36	2,93E+00	
Fond	15	29,33	27,16	7,01	
Intermédiaire	15	20,53	28,16	7,27	
Bord	15	4,40E+00	12,33	3,18E+00	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-26,4	19,64 **	4,38 **	3,63	
Centre vs. Intermédiaire	-17,6	NS	1,95	2,42	
Centre vs. Bord	-1,47	NS	0,01	0,2	
Fond vs. Intermédiaire	8,8	NS	0,49	1,21	
Fond vs. Bord	24,93	19,64 **	3,91 *	3,42	
Intermédiaire... vs. Bord	16,13	14,69 *	1,64	2,22	
<i>Stenothoe monoculoides</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	75121123,73	5365794,55	2,51	0,0098
Intra-individus	45	96077509	2135055,76		
facteur répété	3	19441658,87	6480552,96	3,55	0,0222
résidus	42	76635850,13	1824663,1		
Total	59	171198632,7			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,6	Une seule série :	0,27		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	808,13	1325,92	342,35	
Fond	15	7,33	10,73	2,77	
Intermédiaire	15	1570,8	2403,08	620,47	
Bord	15	1108,8	1818,46	469,53	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	800,8	NS	0,88	1,62	
Centre vs. Intermédiaire	-762,67	NS	0,8	1,55	
Centre vs. Bord	-300,67	NS	0,12	0,61	
Fond vs. Intermédiaire	-1563,47	1330,86 **	3,35 *	3,17	
Fond vs. Bord	-1101,47	995,51 *	1,66 *	2,23	
Intermédiaire... vs. Bord	462	NS	0,29	0,94	
<i>Sycon raphanus</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	8600728,4	614337,74	2,14	0,0276
Intra-individus	45	12938046	287512,13		
facteur répété	3	3646714,13	1215571,38	5,49	0,0028
résidus	42	9291331,87	221222,19		
Total	59	21538774,4			
Fiabilité pour- toutes les séries :	0,53	Une seule série :	0,22		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	265,47	334,11	86,27	
Fond	15	187,73	445,38	115	
Intermédiaire	15	818,4	802,98	207,33	
Bord	15	330	568,54	146,8	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	77,73	NS	0,07	0,45	
Centre vs. Intermédiaire	-552,93	463,4 **	3,46 *	3,22	
Centre vs. Bord	-64,53	NS	0,05	0,38	
Fond vs. Intermédiaire	-630,67	463,4 **	4,49 **	3,67	

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT DUR

Fond vs. Bord	-142,27	NS	0,23	0,83	
Intermédiaire... vs. Bord	488,4	463,4 **	2,70E+00	2,84	
<i>Vermiliopsis langerhansi</i>					
Source :	ddl :	S. des carrés :	Carré moyen :	Test-F :	Valeur P :
inter-individus	14	830011,6	59286,54	0,53	0,9051
Intra-individus	45	5078370	112852,67		
facteur répété	3	2744634,93	914878,31	16,46	0,0001
résidus	42	2333735,07	55565,12		
Total	59	5908381,6			
Fiabilité pour- toutes les séries :	-0,9	Une seule série :	-0,13		
Groupe :	Fréq. :	Moy. :	Dév.Std. :	Erreur Std. :	
Centre	15	0	0	0	
Fond	15	500,13	474,29	122,46	
Intermédiaire	15	14,67	29,59	7,64	
Bord	15	4,40E+00	12,33	3,18E+00	
Comparaison :	Diff. Moy. :	PLSD de Fisher :	F de Scheffé :	t de Dunnett :	
Centre vs. Fond	-500,13	232,24 **	11,25 **	5,81	
Centre vs. Intermédiaire	-14,67	NS	0,01	0,17	
Centre vs. Bord	-4,40E+00	NS	8,71E-04	0,05	
Fond vs. Intermédiaire	485,47	232,24 **	10,6 **	5,64	
Fond vs. Bord	495,73	232,24 **	11,06 **	5,76	
Intermédiaire... vs. Bord	10,27	NS	4,74E-03	0,12	

ANNEXES : PEUPEMENTS MACROBENTHIQUES
DE SUBSTRAT MEUBLE

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT MEUBLE

Espèces rencontrées sur substrat meuble souligné : sp. liée au substrat meuble s.s.	Auteur(s)	Biofouling
MOLLUSQUES PELECYPODES		
<u>Abra alba</u>	(Wood)	
<u>Chlamys glabra</u>	(L.)	*
<u>Corbula (varicorbula) gibba</u>	(Olivi)	
<u>Gastrana fragilis</u>	(L.)	
<u>Loripes lacteus</u>	(L. em.) Poli	
<u>Modiolus adriaticus</u>	(Lamarck)	*
<u>Modiolus barbatus</u>	(L.)	*
<u>Musculus marmoratus</u>	(Forbes)	*
<u>Mytilaster minimus</u>	(Poli)	*
<u>Mytilus galloprovincialis</u>	(Lamarck)	*
<u>Crassostrea gigas</u>	(thunberg)	*
<u>Pavicardium exiguum</u>	(Gmelin)	*
<u>Ruditapes aureus (Veverupis aurea)</u>	(Gmelin)	*
MOLLUSQUES GASTEROPODES		
<u>Acera bullata</u>	(Müller)	*
<u>Amyclina corniculum</u>	(Olivi)	
<u>Bittium reticulatum</u>	(Da Costa)	*
<u>Calliostoma granulatum</u>	(Born)	
<u>Crepidula sp.</u>		*
<u>Gibbula adansoni</u>	(Payraudeau)	
<u>Nassa (Hinia) incrassata</u>	(Müller)	
<u>Nassa reticulata</u>	(L.)	
<u>Odostomia conoidea</u>	(Brocchi)	*
<u>Odostomia rissoides</u>		
<u>Phasianella pullus</u>	(L.)	*
<u>Rissoa lineolata</u>	(Mich.)	*
<u>Rissoa sp.</u>		
<u>Skeneopsis pellucida</u>		
<u>Turbonilla lactea</u>	(L.)	
CRUSTACES		
<u>Ampelisca typica</u>		
<u>Aora typica</u>	(Kröyer)	*
<u>Caprella sp.</u>		*
<u>Corophium sp.</u>		*
<u>Cuma scorpioides</u>		
<u>Cyathura carinata</u>	(Kröyer)	*
<u>Cymodoce truncata</u>	(Montagu)	*
<u>Dexamine spinosa</u>	(Montagu)	*
<u>Eupagurus bernhardus</u>		
<u>Gammarus sp.</u>		*
<u>Gnathia sp.</u>		*
<u>Idothea balthica</u>		*
<u>Janira maculosa</u>	(Leach)	*
<u>Lysianassa ceratina</u>	(Walker)	*
<u>Lysianassa longicornis</u>		
<u>Maera grossimana</u>	(Montagu)	*
<u>Microdeutopus anomalus</u>	(Rathke)	*
<u>Mysis sp.</u>		*
<u>Nebalia bipes</u>		*
<u>Palaemon adspersus</u>		autre espèce
<u>Phthisica marina</u>	(Slabber)	*
<u>Ilia nucleus</u>	(Herbst)	*
<u>Processidae</u>		
<u>Tanais dubia</u>	(Kröyer)	*
POLYCHETES		

<u>Amphitrite rubra</u>	(Risso)	
<u>Armandia cirrosa</u>	(Filippi)	
<u>Capitella capitata</u>	(Fabricius)	*
<u>Capitellidae (sp. indet.)</u>		
<u>Chrysopetalum debile</u>		
<u>Eteone (Mysta) picta</u>	(Quatregages)	*
<u>Eulalia sp.</u>		
<u>Eulalia (Eumida) sanguinea</u>	(OErsted)	*
<u>Eunice sp.</u>		
<u>Eunice vittata</u>	(Delle Chiaje)	
<u>Exogone brevipes</u>		
<u>Exogone gemmifera</u>	(Pagenstecher)	*
<u>Flabelligera diplochaitos</u>	(Otto)	*
<u>Glycera convoluta</u>	(Keferstein)	
<u>Grubea limbata</u>	(Claparède)	*
<u>Harmothoë sp.</u>		*
<u>Hydroides uncinata</u>	(Phiippi)	*
<u>Leiochone clypeata</u>		
<u>Magalia perarmata</u>	(Marion et Bobretzky)	*
<u>Marphysa bellii</u>	(Audouin et M.-Edwards)	
<u>Marphysa sanguinea</u>		
<u>Microspio mecznikowianus</u>		
<u>Nematonereis unicornis</u>	(Grube)	*
<u>Nephtys hombergii</u>		
<u>Nereis (Neanthes) caudata</u>	(Delle Chiaje)	*
<u>Nerinides cantabra</u>	(Rioja)	
<u>Owenia fusiformis</u>	(Delle Chiaje)	
<u>Petaloproctus sp.</u>		
<u>Pholoë sp.</u>		
<u>Phyllodoce sp.</u>		
<u>Platynereis dumerilii</u>	(Audouin et M.-Edwards)	*
<u>Polydora sp.</u>		*
<u>Polymnia nebulosa</u>	(Montagu)	*
<u>Pomatoceros triqueter</u>	(L.)	*
<u>Prionospio malmgreni</u>	(Claparède)	
<u>Scolelepis fuliginosa</u>	(Claparède)	*
<u>Sphaerosyllis hystrix</u>	(Claparède)	*
<u>Sphaerosyllis sp.</u>		
<u>Staurocephalus rudolphii</u>	(Delle Chiaje)	*
<u>Syllis gracilis</u>	(Grube)	
<u>Syllis (haplosyllis) spongicola</u>	(Grube)	
<u>Tharyx multibranchis</u>	(Grube)	*
ECHINODERMES		
<u>Amphipholis squamata</u>	(Delle Chiaje)	*
<u>Asterina gibbosa</u>	(Penn.)	*
<u>Paracentrotus lividus</u>	(Lomk.)	*
<u>Sphaerechinus granularis</u>	(Lamark)	
DIVERS		
<u>Actinia equina</u>	(L.)	*
<u>Phallusia mamillata</u>	(Cuvier)	*
<u>Plathelminthes (Polyclades)</u>		*
<u>Sipunculus sp.</u>		
sp. indet. 1		
sp. indet. 2		
<u>Sycon raphanus</u>	(O. Schm.)	*

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT MEUBLE

S. meuble (février 1991)	Centre		Bord		à 3 m.		à 10 m.		à 30 m.		Chenal	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
MOLLUSQUES												
<i>Abra alba</i>							210	1,168	220	1,062	50	0,411
<i>Amyclina corniculum</i>	440	4,738	140	1,07	100	1,084	40	0,261			150	0,628
<i>Bitium reticulatum</i>	50	M	1120	3,185	100	0,191	30	0,073	20	0,029	240	0,761
<i>Chlamys glabra</i>	10	0,029	10	0,23	10	0,195						
<i>Corbula gibba</i>							50	0	40	0,071	10	0,013
<i>Crassostrea gigas</i>	10	0,016	20	M								
<i>Crepidula sp.</i>			40	0,012								
<i>Gastrana fragilis</i>							10	1,275				
<i>Loripes lacteus</i>					50	0,334	600	2,781	590	3,151	240	1,596
<i>Modiolus adriaticus</i>			180	0,056	50	0,04			50	0,018	10	0,203
<i>Musculus marmoratus</i>	3040	4,017	820	1,046	40	0,105	20	0,013			710	0,352
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	10	NS	10	NS								
<i>Nassa (Hinia) incrasata</i>	90	7,466	20	0,021	100	0,175	120	0,247	40	0,12		
<i>Odostomia conoidea</i>	60	0,008	20	*	10	*	120	0				
<i>Pavicardium exiguum</i>	40	0,017	20	0,007							30	0,007
<i>Rissoa lineolata</i>	2250	4,172	3610	4,278	840	0,935	690	0,619	120	0,097	3970	5,28
<i>Rissoa sp.</i>							20	0,006			10	0
<i>Ruditapes aureus</i>	290	0,203	520	0,269	170	0,027	160	1,14	50	0,139	110	0,501
<i>Skeneopsis pellucida</i>	30	0,005	20	0	10	0						
sp. indet.			10				50	0			20	0
<i>Turbonilla lactea</i>	30	*	20	*	40	*					10	0,004
VARIA		*										
Total *		0,031		0,009		0,007						
Total mollusques	6350	20,7	6580	10,18	1520	3,093	2120	7,583	1130	4,687	5560	9,756
CRUSTACES												
<i>Ampelisca typica</i>	10	*	30	*	50	*	100	0,035	70	*	10	*
<i>Aora typica</i>			10	*								*
<i>Caprella sp.</i>					10	*					10	0,008
<i>Corophium sp.</i>	30	0,001	30	*								
<i>Cuma scorpioides</i>	180	0,02	180	0,014	160	*	20	*	30	*	300	0,04
<i>Cyathura carinata</i>	3230	1,622	320	0,074	10	*	10	*			40	*
<i>Cymodoce truncata</i>			10	0,054							20	0,064
<i>Dexamine spinosa</i>	50	0,014		*	50	*	60	*	90	0,008	220	0,021
<i>Eupagurus bernhardus</i>			10	0,055			10	0,075				
<i>Gammarus sp.</i>			360	0,292					10	0,037	130	0,384
<i>Gnathia sp.</i>	70	0,012	10	*								
<i>Janira maculosa</i>	50	0,002									20	*
<i>Lysianassa ceratina</i>	10	*	10	*								
<i>Maera grossimana</i>			10	*			10	0,024				
<i>Microdeutopus anomalus</i>	160	0,036	560	0,088	80	*	80	0,013	40	*	670	0,194
<i>Mysis sp.</i>							10	*				
<i>Nebalia bipes</i>	110	0,022	30	*					10	*	20	*
<i>Palaemonidae</i>	10	0,117										
<i>Phtisica marina</i>	420	0,016	60	*	10	*	40	*	10	*	180	0,001
<i>Ilia nucleus</i>	20	0,064	30	0								
<i>Processidae</i>			30	1,118								
<i>Tanais dubia</i>	1630	0,037	140	0,002							60	*
indet.			40	*							30	0
Total *		0,001		0,011		0,043		0,01		0,03		0,01
VARIA		0,003						*				
Total crustacés	5980	1,967	1870	1,708	370	0,043	340	0,157	260	0,075	1710	0,722
POLYCHETES												
<i>Amphitrite rubra</i>	10	0,01										
<i>Armandia cirrosa</i>	10	**	50	0,009	20	0,002	50	0,005			40	0,007
<i>Capitella capitata</i>	4050	1,265	640	0,127	860	0,253	250	0,104	400	0,073	180	0,035
Capitellidae (sp. indet.)	90	0,004	120	0,005			20	0,001			60	0,008
<i>Chrysopetalum debile</i>	10	**										
<i>Eulalia sp.</i>			10	0,012	10	0,007						
<i>Eumida sanguinea</i>	90	0	90	0,002								
<i>Eunice sp.</i>	340	0,01	20	0								
<i>Eunice vittata</i>	20	**										
<i>Exogone brevipes</i>			120	*			40	0				
<i>Exogone gemmifera</i>	200	0,002			40	0,001						

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT MEUBLE

<i>Flabelligera diplochaitos</i>	110	0,418	80	0,345	40	0,16	10	0,007			10	0,002
<i>Glycera convoluta</i>	160	0,423	80	0,104	40	0,056	80	0,023	40	0,12	30	0,127
<i>Grubea limbata</i>	100	**	40	*								0,001
<i>Harmothoë sp.</i>	40	*	30	0,008								
<i>Hydroïdes uncinata</i>	530	0,046	50	0,003	10	*						
<i>Leiochone clypeata</i>									80	0,015		
<i>Magalia perarmata</i>	2470	0,103	630	0,025	40	0,001	10	0,001			30	0,002
<i>Marphysa bellii</i>	130	0,002										
<i>Microspio mecznikowianus</i>	40	0,023										
<i>Mysta picta</i>	140	0,207	30	0,01	10	0,004	40	0,001				
<i>Nematonereis unicornis</i>			20	0,008								
<i>Nereis caudata</i>	590	1,523	60	0,022	70	0,073						
<i>Nerinides cantabra</i>	10	0,001					20	0,001	10	0,002	20	0,002
<i>Owenia sp.</i>									230	0,044		
<i>Petaloproctus sp.</i>									40	0,072		
<i>Pholoë sp.</i>	10	*										
<i>Phyllodoce sp.</i>	530	0,065	60	0,003	50	0,011	20	0,001			20	0,001
<i>Platynereis dumerilii</i>	150	0,362	40	0,12							30	0,058
<i>Polydora sp.</i>	160	0,012	70	0,007			10	0,001				
<i>Polymnia nebulosa</i>	2570	3,5	22	0,4	20	*						
<i>Pomatoceros triqueter</i>	10	0										
<i>Prionospio malmgreni</i>			10	0,001					30	0,001	30	0,001
<i>Scolecopsis fuliginosa</i>	10	0,009			10	*						
<i>Sphaerosyllis hystrix</i>	10	**							20	0,001	10	0
<i>Sphaerosyllis sp.</i>	10	0	10	0,001								
<i>Staurocephalus rudolphii</i>	30	0,008										
<i>Syllis gracilis</i>	180	0,02	10	0,005								
<i>Syllis spongicola</i>	50	0,002										
<i>Tharyx multibranchis</i>	460	0,012	150	0,053	30	0,011	230	0,085	240	0,039	10	0,012
VARIA		2,362		0,336		1,915		0,102		0,366		0,076
Total *		0,011		0,002		0,006						
Total **		0,002										
Total polychètes	13320	10,4	2442	1,608	1250	2,5	780	0,332	1090	0,733	470	0,332
ECHINODERMES												
<i>Amphipholis squamata</i>	2890	0,224	960	0,061	130	0,037	30	0,006			30	0,006
<i>Paracentron lividus</i>	40	0,48										
Total échinodermes	2930	0,704	960	0,061	130	0,037	30	0,006	0	0	30	0,006
DIVERS												
<i>Actinia sp.</i>	700	0,279	100	*	30	*			30	*		
<i>Phallusia mamillata</i>	+	NS	20	*								
Plathelminthes (Polyclades)	170	0,261	70	0,148							10	0,002
<i>Potomashistus microps</i>	30	NS	10	NS							10	NS
<i>Sipunculus sp.</i>	10	*							10	*		
sp. indet. 1	620	0,199	130	*	50	*	20	0,007			10	0,003
sp. indet. 2	10	*										
<i>Sycon raphanus</i>	70	0,108	10	*								
Total *		0,004		0,223		0,011				0,155		
Total divers	1610	0,851	340	0,371	80	0,011	20	0,007	40	0,155	30	0,005
TOTAL	30190	34,63	12192	13,93	3350	5,684	3290	8,085	2520	5,65	7800	10,82

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT MEUBLE

S. meuble (mai 1992)	Centre		Bord		à 3 m.		à 10 m.		à 30 m.	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
MOLLUSQUES										
<i>Abra alba</i>	10	0,196	10	0,163	110	0,843	290	2,633	70	0,781
<i>Amyclina corniculum</i>	190	1,818	210	1,418	100	0,566	140	1,184	150	0,581
<i>Bittium reticulatum</i>	820	3,264	280	0,848	100	0,601	220	1,047	730	0,933
<i>Calliostoma granulatum</i>	200	0,246	1150	0,861	1180	0,56	920	0,469	1880	2,34
<i>Chlamys glabra</i>			10	0,57	10	10,59	20	0,494		
<i>Gibbula adansoni</i>	60	0,398	260	1,224	40	0,315	120	1,071	110	0,429
<i>Acera bullata</i>			10	0,38	10	0,662			10	0,078
<i>Loripes lacteus</i>			150	3,504	570	5,947	1090	6,988	300	1,576
<i>Modiolus barbatus</i>	20	0,007	10	0,021	30	0,123	10	0,189	10	0,001
<i>Musculus marmoratus</i>	50	0,12	360	1,017	330	1,476	110	0,381	70	0,131
<i>Mytilaster minimus</i>	180	0,128								
<i>Nassa reticulata</i>	10	1,059								
<i>Odostomia conoidea</i>			10	0,006			10	0,001		
<i>Pavicardium exiguum</i>	50	0,051	100	0,261	60	0,123	90	0,487	20	0,076
<i>Phasianella pullus</i>			50	0,106	10	0,012	60	0,086	140	0,28
<i>Rissoa lineolata</i>	220	0,437	1000	1,946	890	2,226	1120	2,37	900	0,782
<i>Ruditapes aureus</i>	110	0,406	160	1	430	1,562	210	1,528	190	0,593
VARIA			50	0,007	20	0,093	70	0,085		
Total mollusques	1920	8,13	3820	13,33	3890	25,7	4480	19,01	4580	8,581
CRUSTACES										
<i>Caprella sp.</i>	10	*								
<i>Corophium sp.</i>	10	*								
<i>Cuma scorpioides</i>	20	*								
<i>Cyathura carinata</i>			40	*	10	*	10	*		
<i>Cymodoce truncata</i>			50	0,17	30	0,048			10	0,091
<i>Dexamine spinosa</i>					60	0,005	30	0,004	10	*
<i>Gammarus sp.</i>	50	0,023	1050	0,44	3100	0,072	10	*	810	0,602
<i>Idothea baltica</i>			50	0,04	10	*		*		
<i>Lysianassa longicornis</i>	10	0,005	220	0,142	50	0,025	20			
<i>Microdeutopus anomalus</i>	200	0,015	960	0,081	7800	0,066	160	0,015	60	*
<i>Nebalia bipes</i>	40	0,009	1680	0,341	300	*			100	0,031
<i>Palaemon adpersus</i>									30	1,435
<i>Phisica marina</i>			250	5,006	50	*	20	*	90	
sp. indet.			40	*						
<i>Tanais dubia</i>	10	*	30	*	30	*				
Total *		0,007		0,008		0,001		0,008		0,006
Total crustacés	350	0,059	4370	6,228	11440	0,217	250	0,027	1110	2,165
POLYCHETES										
<i>Capitella capitata</i>	170	0,003	700	0,086	2620	0,482	3470	1,438	420	0,054
Capitellidae			90	0,001	730	0,018	420	0,013	360	0,003
<i>Eumida sanguinea</i>			40	0,054	50	0,093	10	0		
<i>Glycera convoluta</i>							10	0,192		
<i>Grubea limbata</i>			20	*						
<i>Harmothoe sp.1</i>			20	**	50	0,009	20	0,001		
<i>Harmothoe sp.2</i>							10	0		
<i>Magalia perarmata</i>			20	**	10	0,018			10	0,003
<i>Marphysa sanguinea</i>	10	7,552		0,372		1,315	10	1,431		
<i>Mysta picta</i>					10	*	40	0,001		
<i>Nephtys hombergii</i>					20	2,667				
<i>Nereis caudata</i>	10	0,044	430	0,809	2090	0,769	90	0,091	210	0,323
<i>Phyllodoce sp.</i>					10	0	10	0,001		
<i>Platynereis dumerilii</i>			80	1,08	10	0,022	40	0,158	10	0,151
<i>Polynnia nebulosa</i>	20	0,086	50	0,015	10	0,004				
<i>Pomatoceros triqueter</i>			10	0,031						

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT MEUBLE

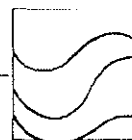
<i>Scoelepis fuliginosa</i>			530	0,145	90	0,035	10	0,017	580	0,346
<i>Sphaerosyllis sp.</i>					10	*				
<i>Syllis gracilis</i>	10	0,001	10	*	20	0,004				
Total *				0,001		0,001				
Total **				0,002						
VARIA		0,011				0,366		0,932		0,021
Total polychètes	220	7,697	2000	2,596	5730	5,803	4140	4,275	1590	0,901
ECHINODERMES										
<i>Amphipholis squamata</i>	30	0,048	330	0,149	100	0,084	20	0,01	30	0,04
<i>Asterina gibbosa</i>	10	0,372	80	3,506	10	0,028	20	1,131	10	0,567
<i>Paracentrotus lividus</i>					30	1,448	10	0,343	20	0,803
<i>Sphaerochinus granularis</i>			10	0,911						
Total échinodermes	40	0,42	420	4,566	140	1,56	50	1,484	60	1,41
DIVERS										
<i>Actinia sp.</i>	80	0,245	390	1,703	700	2,862	180	0,531	80	0,359
Plathelminthes (Polyclades)			10	0,004	10	0,001				
sp. indet. 1			20	0,014						
Géphyriens										
<i>Sipunculus</i> (2 sp.)							20	0,005		
Spongiaires	+	2,741	+	0,308						
Total divers	80	2,986	420	2,029	710	2,863	200	0,536	80	0,359
TOTAL	2610	19,29	11030	28,75	21910	36,14	9120	25,34	7420	13,42

MACROBENTHOS DE SUBSTRAT MEUBLE

Stations (février)	Ish (densités)	Ish (biomasses)	Equitabilité (E)	Hmax
Centre	4,32	3,36	0,70	6,13
Bord	4,13	3,24	0,69	6,02
à 3 mètres	3,77	2,52	0,73	5,17
à 10 mètres	4,03	2,8	0,78	5,17
à 30 mètres	3,74	2,11	0,80	4,70
Chenal	3,02	2,67	0,56	5,39

Stations (mai)	Ish (densités)	Ish (biomasses)	Equitabilité (E)	Hmax
Centre	3,63	2,84	0,75	4,86
Bord	4,26	4,14	0,78	5,46
à 3 mètres	3,25	3,51	0,60	5,43
à 10 mètres	3,26	3,56	0,63	5,21
à 30 mètres	3,68	3,97	0,75	4,91

PUBLICATION 1



Structure et organisation de l'étang de Thau d'après la faune benthique (macrofaune, méiofaune). Relations avec le confinement

Lagune
Macrozoobenthos
Méiobenthos
Confinement
Méditerranée

Lagoon
Macrozoobenthos
Meiobenthos
Confinement
Mediterranean

Olivier GUELORGET ^a, Jean-Pierre PERTHUISOT ^b, Nathalie LAMY ^a et Anne LEFEBVRE ^a

^a Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, URA CNRS 1355, Université de Montpellier II, place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France.

^b Laboratoire de Biogéologie, Université de Nantes, 2 rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex 03, France.

Reçu le 1/02/93, révisé le 25/11/93, accepté le 30/11/93.

RÉSUMÉ

L'analyse granulométrique des sédiments, l'étude de la distribution de la macrofaune et de la méiofaune benthiques de substrats meubles de l'étang de Thau ont permis de montrer que ce bassin lagunaire était géré quant à sa structure et son organisation par le confinement au sens de Guelorget et Perthuisot (1983 *a*; 1992) c'est-à-dire par les échanges avec la mer et l'hydrodynamique propre du système.

Le bassin apparaît comme un ensemble constitué de deux sous-bassins séparés par une barrière hydrodynamique instable. Le sous-bassin septentrional se caractérise par une organisation concentrique avec une zone d'ombilic bien marquée. Le sous-bassin méridional présente une organisation transverse tout à fait originale en domaine lagunaire, due à la présence d'un lido qui constitue très probablement une vaste zone d'échange avec la mer.

Le bassin peut être considéré, dans son ensemble, comme peu confiné, mais présente cependant des signes d'engraissement organique lié à l'intensification de la conchyliculture.

Oceanologica Acta, 1994, 17, 1, 105-114.

ABSTRACT

Structure and organization of Thau lagoon in terms of benthic fauna (macrofauna-meiofauna). Relations with confinement

The biogeological organization of Thau lagoon was investigated through the granulometric analysis of surficial sediments and study of the qualitative and the quantitative distribution of benthic macrofauna and meiofauna. These show clearly that the lagoonal system is organized according to confinement as conceived by Guelorget and Perthuisot (1983 *a*; 1992), which depends upon the rate of exchanges with the open sea and the hydrodynamic pattern of the basin.

The latter appears to be composed of a pair of lagoonal subsystems separated by a hydrodynamically unstable barrier. The northern subsystem displays the classical concentric organization of Mediterranean lagoons with a clearly defined hydraulic umbilicus. The southern subsystem displays a transverse original organization due to a large zone of exchanges with the sea through the sand bar.

The basin is globally subject to only slight confinement, but displays signs of organic matter accumulation due to the intensification of shellfish culture.

Oceanologica Acta, 1994, 17, 1, 105-114.

INTRODUCTION

Le travail présenté ici a été mené dans le cadre du programme *Écothau* qui visait à conduire une «étude intégrée des mécanismes de la production biologique de l'étang de Thau en relation avec son environnement».

La synthèse des résultats présentée par Jouffre et Amanieu (1991) concerne principalement les descripteurs instantanés (hydrochimie, plancton). Ceux-ci fournissent des cartes de distribution très différentes selon la campagne d'échantillonnage envisagée (quatre au total). Il en résulte que les images globalisées sur l'ensemble des campagnes, dont on pouvait attendre *a priori* une image satisfaisante de l'organisation biologique de l'étang de Thau, sont difficilement interprétables.

En outre, les résultats obtenus à partir du benthos de substrat meuble, qui est un bon descripteur biologique intégrateur des conditions environnementales (Guelorget *et al.*, 1983 *a*), se relie mal aux données recueillies sur les autres compartiments biologiques et hydrochimiques, tous descripteurs instantanés.

Or, l'étude qualitative et quantitative de la macrofaune benthique est primordiale : elle permet, *via* le concept de confinement (Guelorget et Perthuisot, 1983 ; 1992), d'appréhender l'organisation hydrodynamique globale de chaque système paralytique, laquelle intervient aussi dans son organisation sédimentologique.

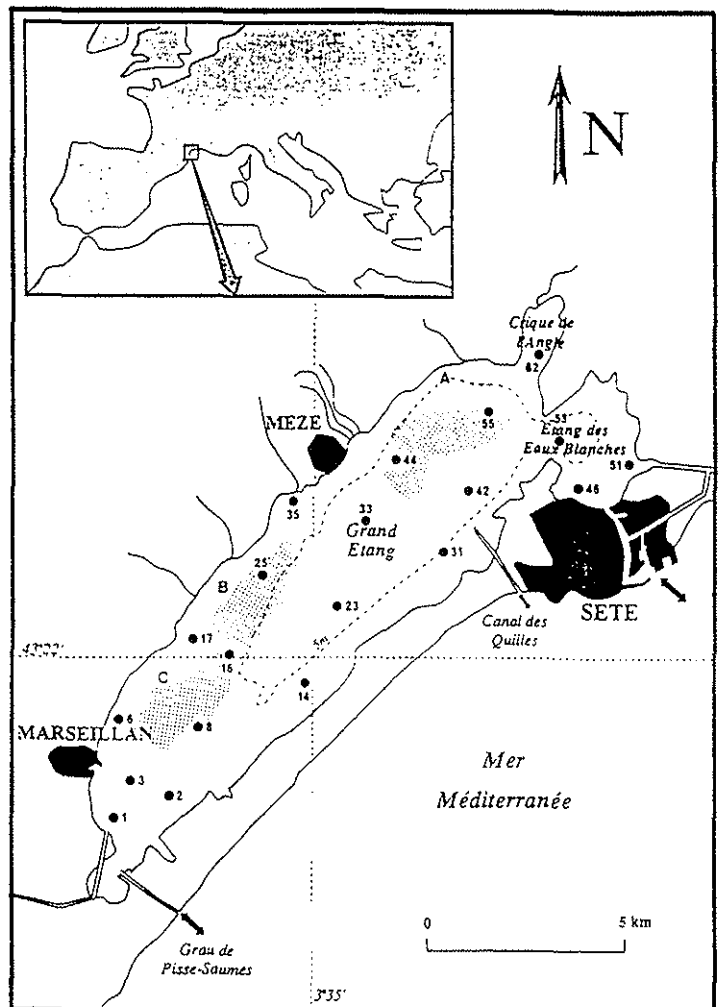
Certes, le concept de «confinement», et le sens du mot lui-même en écologie des systèmes paralytiques, sont en partie intuitifs. Il en va ainsi de bon nombre de concepts scientifiques (la dureté des minéraux, la magnitude des séismes, par exemple). Ses auteurs se sont toujours défendus de vouloir en faire un dogme et persistent dans cette position, mais force est de reconnaître qu'il est, actuellement, le seul concept qui rende compte de l'organisation biogéologique zonale des aires paralytiques. Il a été proposé à diverses reprises à la communauté scientifique internationale (Frisoni *et al.* 1984 ; Sonnenfeld et Perthuisot, 1989 ; Perthuisot, 1991 ; Perthuisot *et al.*, 1983 ; Guelorget *et al.*, 1983 *b* ; *c* et *d* ; 1986 *a* ; 1990 ; Nicolaïdou *et al.*, 1988 ; Guelorget et Perthuisot, 1992). Il a été accueilli très favorablement par les spécialistes des lagunes, qui ont émis une opinion (Carrada et Fresi, 1988 ; Day *et al.*, 1989), et n'a jamais jusqu'ici fait l'objet de critiques écrites et publiées sérieuses, même si certains préfèrent une autre approche des systèmes paralytiques (Sacchi et Occhipinti Ambrogi, 1992). Il a surtout montré son efficacité dans la totalité des cas où il a été utilisé, que ce soit avec une zonation qualitative à partir du macrozoobenthos (Ibrahim Wahid Elsayed *et al.*, 1985 ; Guelorget *et al.*, 1986 *b* ; 1987 ; 1989 ; 1990 ; Nicolaïdou *et al.*, 1988 ; Perthuisot *et al.*, 1990 *a* et *b* ; Ponthoreau-Granet, 1987), avec un indice qualitatif à partir des foraminifères (Debennay, 1991), ou en combinant les deux approches (Debennay *et al.*, 1993). Il a enfin montré sa pertinence et son utilité dans les études à but appliqué, pour la mise en valeur et la préservation des systèmes paralytiques (Carrada *et al.*, 1987 ; Day *et al.*, 1989).

La présente étude est, pour nous, la première à aborder la méiofaune dans un système paralytique : c'est pourquoi celle-ci ne sera considérée qu'une fois connue l'organisation biogéologique du système de l'étang de Thau, telle qu'elle ressort de l'étude de la macrofaune et de la sédimentologie.

LE SITE

L'étang de Thau est une bahira-lagune (Perthuisot et Guelorget, 1992) qui s'étend entre Balaruc et Marseillan sur 7 500 hectares, avec une longueur de 18 km et une largeur maximale de 4 km (fig. 1). Il se compose de deux bassins de superficies inégales.

Le bassin occidental, ou Grand Étang (7 000 ha), communique avec la mer Méditerranée par la passe de Pisse-Saumes et le canal des Quilles, chenaux artificiels, longs, étroits et peu profonds, qui coupent le lido au voisinage de ses deux extrémités. La tranche d'eau peut y atteindre une épaisseur de 10 m. Ce bassin supporte la totalité des installations conchylicoles qui couvrent un cinquième de la



■ : Zone conchylicole

Figure 1

L'étang de Thau : situation générale et emplacement des stations d'étude

Thau lagoon: general situation and location of stations studied. Dotted areas : zones of shellfish culture.

superficie totale de l'étang. Celles-ci se répartissent en trois zones A, B, C le long de la rive nord-ouest du bassin. On notera l'existence d'un grand hiatus entre les zones A et B.

Le bassin oriental ou étang des Eaux Blanches (500 ha) est relié à la mer par les canaux, larges et profonds, du port de Sète. Ses rives concentrent une importante activité industrielle, urbaine et portuaire.

L'étang de Thau est alimenté en eaux continentales par une série de cours d'eau assez régulièrement répartis le long de la rive nord-ouest. Enfin, le Canal du Rhône à Sète et le Canal du Midi débouchent aux deux extrémités du plan d'eau.

MÉTHODES D'ÉTUDE

Les échantillonnages de sédiments, de macrofaune et de méiofaune ont été effectués au cours de deux campagnes en juillet 1986 et en avril 1987. Le programme *Écothau* était basé sur l'analyse de 63 stations implantées, arbitrairement et *a priori*, selon une grille à maille carrée de 1 km de côté. L'étude du benthos étant matériellement incompatible avec un nombre aussi élevé de stations, il a fallu se limiter à ne retenir qu'une station sur quatre de la grille originelle, soit 20 points.

Les échantillons (pour les sédiments et la macrofaune) ont été récoltés à l'aide d'une benne Ekman manipulée en plongée. La superficie totale prélevée en chaque station était de 0,5 m². La profondeur d'échantillonnage dans le sédiment était d'environ 30 cm.

La granulométrie des sédiments superficiels (0 à 3 cm) a été analysée par tamisage sous eau et par néphélométrie pour la fraction inférieure à 40 µm.

La macrofaune a été récoltée sur un tamis dont le vide de maille est un carré de 1 mm de côté, fixée au formol neutre à 10 % puis colorée au Rose Bengale. Les données prises en considération sont la richesse spécifique, la densité exprimée en nombre d'individus par m² et la biomasse évaluée en g.m⁻² de matière organique sèche après décalcification puis dessiccation par passage à l'étuve.

La méiofaune a été récoltée pendant la campagne de 1987. Chaque échantillon comporte deux prélèvements effectués avec un carottier de 10 cm² de section enfoncé de 5 cm dans le sédiment. Celui-ci a été fixé au formol neutre à 4 % puis coloré au Rose Bengale. Après tamisage sur un tamis de 40 µm de maille, la méiofaune est séparée du sédiment par centrifugation dans du Ludox (De Jonge et Bouwman, 1977). L'abondance est exprimée en nombre d'individus pour 10 cm².

RÉSULTATS ET INTERPRÉTATIONS

Les sédiments

La répartition de la fraction fine (< 40 µm) montre une organisation générale concentrique qui se marque par l'augmentation des pourcentages en particules fines vers les régions les plus profondes du bassin (fig. 2). On

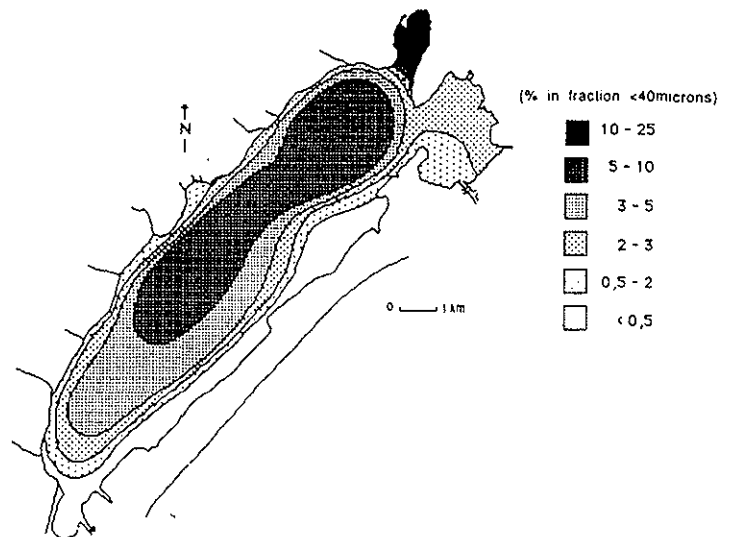


Figure 2

Répartition de la fraction fine (< 40 µm) dans les sédiments superficiels de l'étang de Thau (%).

Distribution of the fine (< 40 µm) fraction in surficial sediments of the Thau lagoon (%).

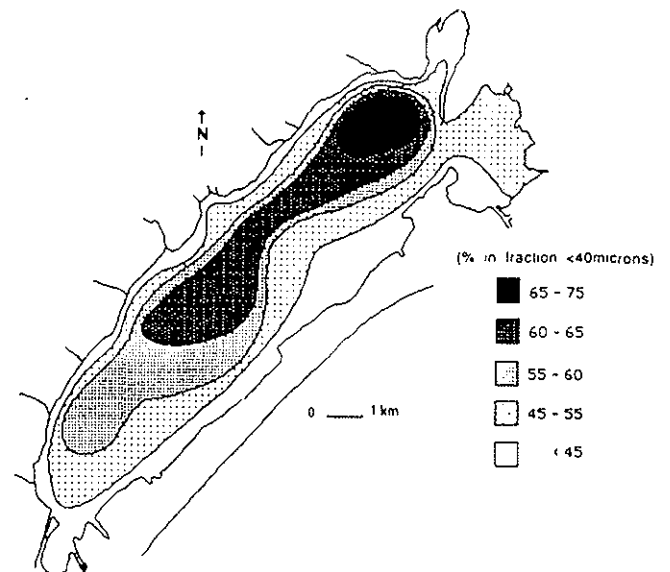


Figure 3

Répartition de la fraction argileuse (< 2 µm) dans la fraction fine des sédiments superficiels de l'étang de Thau.

Distribution of the clay (< 2 µm) fraction in the fine fraction of surficial sediments in the Thau lagoon.

remarque cependant une première anomalie le long du lido du Grand Étang, où les sédiments sont les plus grossiers, de la classe des sables. La seconde apparaît dans la baie septentrionale de l'étang de Thau (Crique de l'Angle), où les teneurs en fraction fine dépassent 20 %.

La répartition de la fraction la plus fine, inférieure à 2 µm, qui comporte des minéraux argileux, des carbonates de la classe des micrites et de la matière organique, montre elle aussi une répartition concentrique avec un maximum centré sur la zone A des tables conchylicoles, zone la plus profonde de l'étang (fig. 3)

On remarquera enfin, dans la zone médiane du Grand Étang et selon un axe oblique NO-SE, que les courbes d'isovaleurs ne suivent pas la bathymétrie et délimitent à cet endroit une zone de sédiments globalement plus grossiers qui s'étend profondément vers le centre du bassin.

La répartition globale des sédiments confirme les études précédentes (Chassefière, 1967 ; Pena, 1989) et s'explique aisément :

- à partir des sources de matériel détritique : sables marins grossiers du lido d'une part, apports de particules fines par les arrivées fluviales de la bordure continentale d'autre part ;
- par l'effet de vannage des particules les plus fines dans les zones externes peu profondes, sous l'effet du clapot et piégeage préférentiel de ces éléments fins dans les zones profondes et calmes du bassin.

Il s'agit d'un dispositif sédimentaire extrêmement classique dans les bassins paraliques méditerranéens (Gadel, 1968 ; Guelorget et Michel, 1977 ; Medhioub, 1979 ; 1984).

Le maximum de particules fines dans la zone A des tables conchylicoles correspond à la zone la plus profonde mais aussi au centre d'une cellule courantologique convective dont l'emplacement est pratiquement pérenne quelle que soit la direction du vent (fig. 4). Cette cellule convective apparaît de manière très nette dans le travail de Bocquillon et Tournoux (1991) sur la modélisation des champs de flux (hv) pour les quatre directions des vents dominants (Ponant du sud-ouest, Grec du sud-est, Mistral du nord-est

et Tramontane du nord-ouest). Ce travail montre aussi l'existence d'une deuxième cellule de convection qui couvre la presque totalité de la zone centrale du Grand Étang. Entre ces deux cellules bien individualisées (qui en fonction du vent tournent dans un sens ou dans l'autre) s'étend obliquement par rapport à l'axe du bassin, entre Mèze et le Canal des Quilles, une zone fortement perturbée du point de vue hydrodynamique, présentant souvent des courants forts de direction variable. Cette particularité hydrodynamique explique la présence de sédiments plus grossiers dans cette région du bassin, comme évoqué précédemment.

En définitive, la configuration sédimentologique du bassin est intimement liée au régime hydrodynamique du corps d'eau dont le moteur essentiel est, comme à l'accoutumée en milieu paralyque méditerranéen, le régime des vents.

La macrofaune benthique de substrat meuble

Les résultats des deux campagnes sont très voisins tant du point de vue qualitatif que quantitatif et aboutissent aux mêmes conclusions quant à la structure et l'organisation des peuplements. En outre, comme la méiofaune n'a été collectée qu'en avril 1987, ce sont donc les résultats de cette dernière campagne que nous présenterons ici.

En termes de densité, les polychètes sont souvent dominantes (fig. 5), mais la zone Mèze-Canal des Quilles se distingue par une nette dominance des mollusques.

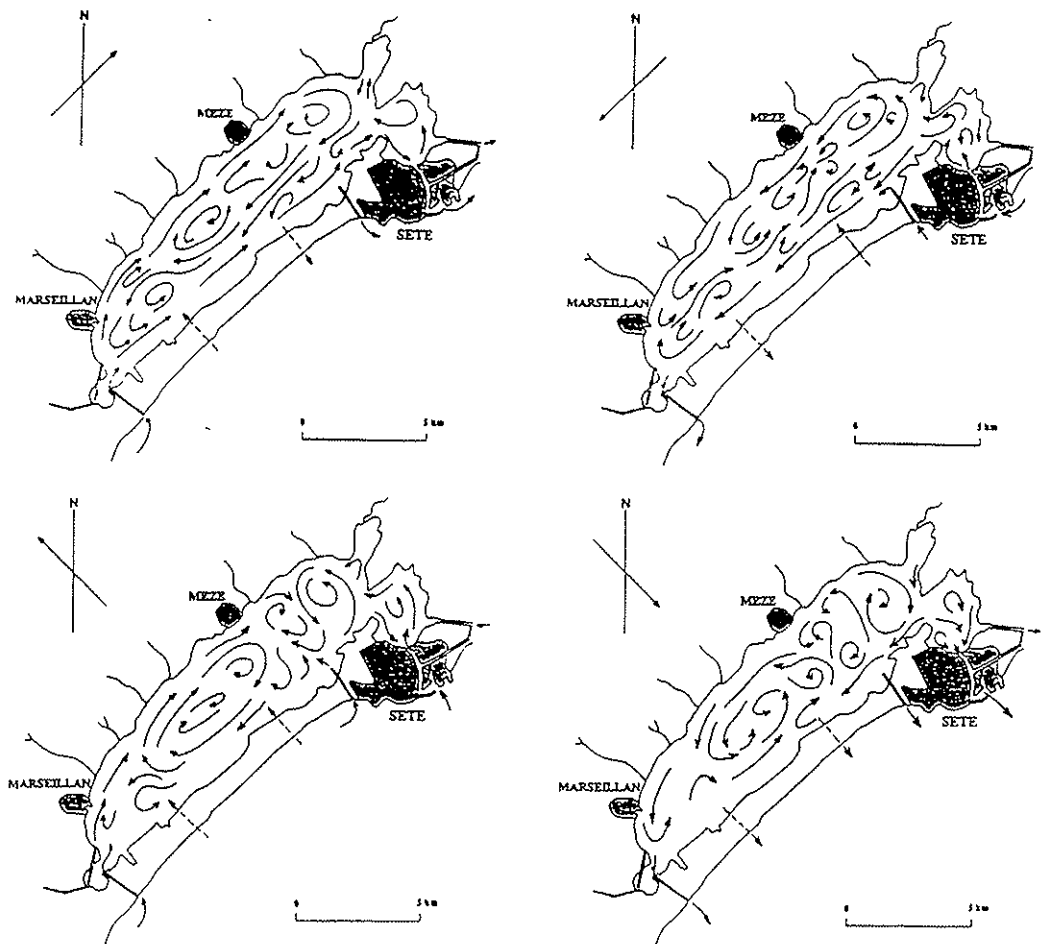


Figure 4
Représentation schématique de la circulation des eaux pour les quatre directions dominantes des vents. A partir des travaux de Bocquillon et Tournoux (1991).

Patterns of water circulation induced by the four prevailing winds. After Bocquillon and Tournoux (1991).

En termes de biomasse, les peuplements sont largement dominés par les mollusques (fig. 5), essentiellement les pélicypodes, ce qui est un caractère fondamental de la faune des bassins paraliques (Guelorget et Perthuisot, 1983 et 1992). Les espèces les mieux représentées sont *Ruditapes aureus*, *R. decussatus*, *Abra alba*, *Loripes lacteus*, *Gastrana fragilis*, *Acanthocardia echinata* et *Modiolus barbatus*.

Dans la bande sableuse du lido, la faune malacologique est beaucoup plus diversifiée, avec des espèces à affinité marine telles que *Angulus tenuis*, *Donax trunculus*, *Macra glauca* et *Thracia papyracea*. Dans les zones profondes, envasées, existent des associations à *Corbula gibba*, comme dans certains étangs profonds de la côte orientale corse tels que Diana et Urbino (Guelorget et al., 1983 c). Notons que dans la région de la zone A des tables conchylicoles, la plus profonde et la plus enrichie en particules fines, les mollusques pélicypodes disparaissent totalement au profit des crustacés détritivores et des petits polychètes indicateurs d'enrichissement organique tels que *Capitella capitata*.

Les gastéropodes sont aussi classiques des environnements paraliques, avec des brouteurs de petite taille comme *Rissoa grossa*, *Natica josephina*, *Gibbula adamsoni*, *Akera bullata*, *Philine quadripartita*, et des carnivores perceurs de plus grosse taille comme *Murex trunculus*, *Cerithium vulgatum*, *Nassa incrassata*. Sur les bordures de reculées marginales colonisées par les chlorophycées (*Ulva* et *Enteromorpha*), on note l'abondance particulière d'hydrobiidés, principalement *Hydrobia acuta* (Géhan et Jeanneret, 1984).

Les crustacés sont représentés par des espèces diversifiées dont les mieux représentées sont *Ampelisca typica*, *Gammarus gr. locusta*, *Microdeutopus gryllotalpa*, *Phtisica marina* et *Dexamine spinosa*. Les crustacés sont surtout abondants dans les zones d'herbiers à *Zostera marina* et *Z. noltii* et dans les zones conchylicoles.

Les polychètes sont représentées par diverses espèces classiques des milieux paraliques méditerranéens telles que *Owenia fusiformis*, *Pectinaria koreni*, *Nephtys hombergii*, *Audouinia filigera*, *Eunice harassii*, *Nereis caudata*, *Heteromasius filiformis*, *Scolecopsis fuliginosa* et *Capitella capitata*, ces trois dernières espèces étant caractéristiques des biotopes envasés et enrichis en matière organique.

Divers groupes d'échinodermes sont représentés dans la moitié sud-est de l'étang, où ils tiennent une place nettement plus importante que dans la plupart des lagunes nord-méditerranéennes. Citons *Holothuria polii*, *Cucumaria planki*, *Asterina gibbosa*, *Paracentrotus lividus* et plusieurs espèces d'ophiurides.

Les autres espèces forment deux groupes distincts. Un premier groupe est composé d'espèces à affinités marines que l'on rencontre essentiellement dans le Grand Étang le long du lido (*Sipunculus nudus*, *Botryllus schlosseri*, *Anemonia sulcata*...). Le deuxième comprend des espèces nettement

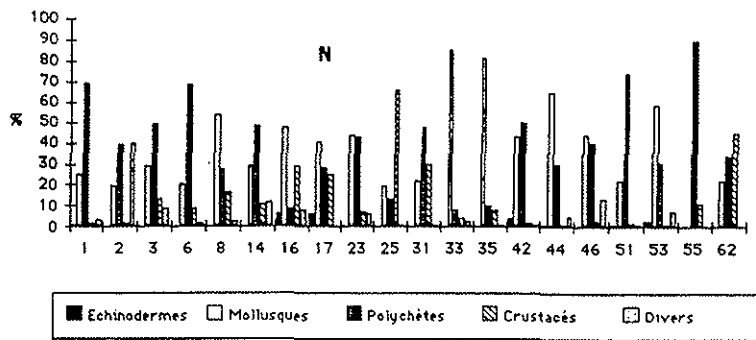
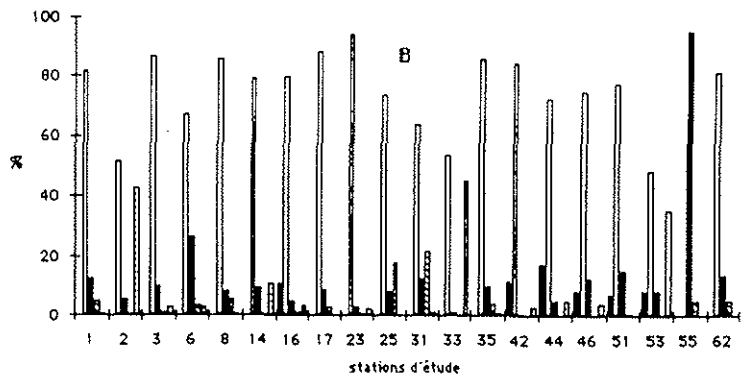
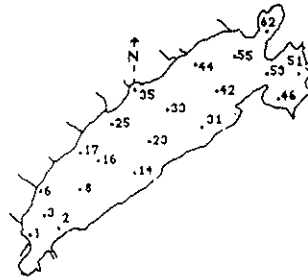


Figure 5

Dominances (%) numériques (N) et pondérales (B) des divers groupes taxonomiques de la macrofaune benthique.

Dominance (%) by number (N) and weight (B) of taxonomic groups of benthic macrofauna.



paraliques et se rencontre dans les reculées très marginales ou au voisinage des débouchés des tributaires fluviales (oligochètes, larves de chironomidés).

La richesse spécifique des peuplements décroît schématiquement depuis la rive sud-est maritime vers la rive nord-ouest continentale (fig. 6A). Les courbes d'isovaleurs font apparaître l'existence de deux zones à très faible richesse spécifique (inférieure à 20 espèces) : l'une se situe dans la zone A des tables conchylicoles, l'autre dans la partie médiane du bassin entre Mèze et le canal des Quilles.

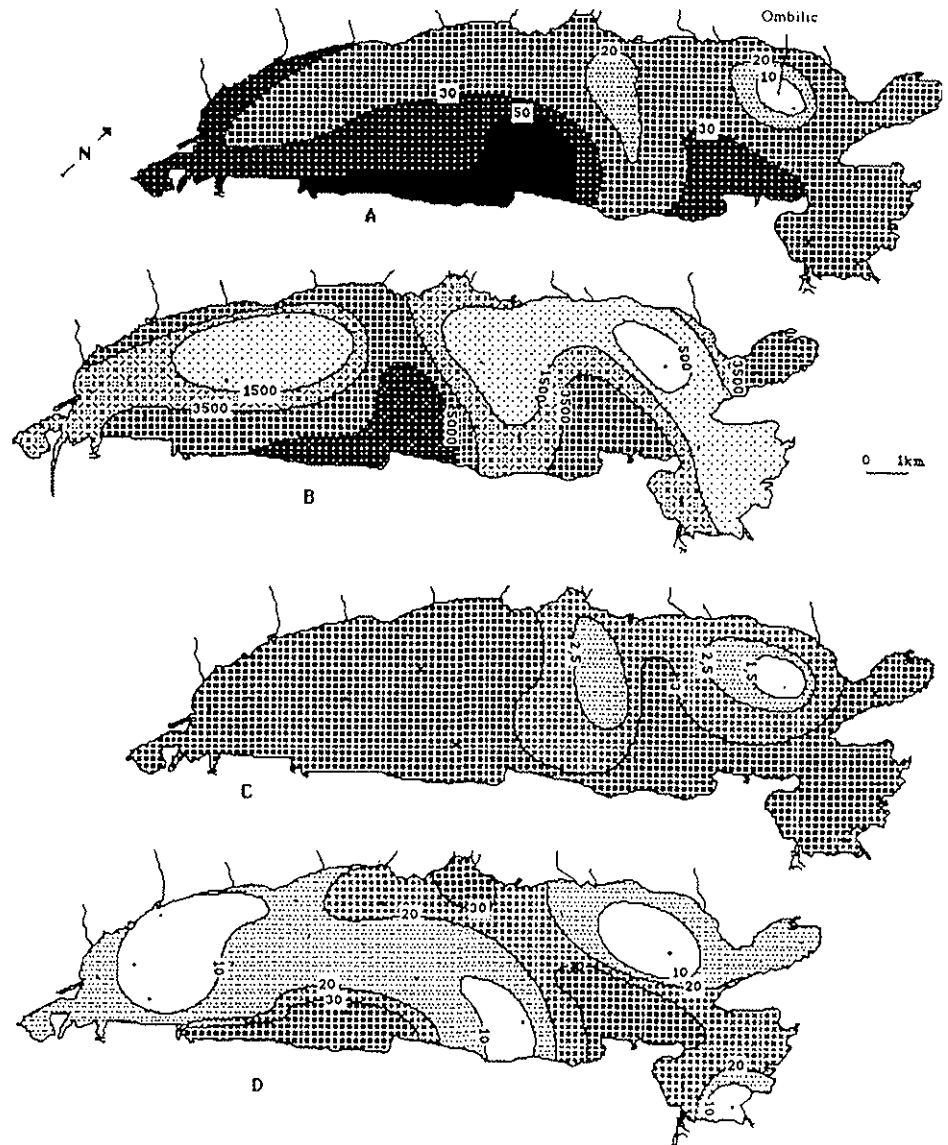
Globalement la densité des peuplements s'organise en deux ensembles distincts séparés par l'axe Mèze-Canal des Quilles. Dans chacune des deux parties ainsi délimitées, la densité présente une disposition concentrique, les plus faibles valeurs se situant dans les zones centrales qui supportent les installations conchylicoles (fig. 6B). Le minimum de densité est atteint dans la zone A de celles-ci. Les deux sous-bassins présentent cependant des différences significatives : les densités sont, d'une manière générale plus élevées dans le sous-bassin sud que dans le sous-bassin nord. Enfin, les densités maximales observées se situent au voisinage du lido d'une part, où elles excèdent 4 000 individus au mètre carré, et dans le Grand Étang au large de Sète, avec des valeurs du même ordre. Notons toutefois

Figure 6

Organisation de la macrofaune benthique dans l'étang de Thau.
 A : répartition de la richesse spécifique (nombre d'espèces);
 B : répartition de la densité (nombre d'individus par mètre carré);
 C : carte de l'indice de Shannon calculé sur les effectifs;
 D : répartition de la biomasse en g/m² de matière sèche après décalcification.

Organization of benthic macrofauna in Thau lagoon.

A: distribution by number of species;
 B: distribution by density (number of individuals per m²);
 C: application of the Shannon index;
 D: biomass distribution by ash content (dry weight in grammes per m²).



que les valeurs moyennes des densités restent modérées avec des variations limitées par comparaison avec nombre de bassins paraliques méditerranéens (Guelorget et Michel, 1977; Guelorget *et al.*, 1983 *b*; *c* et *d*; 1986 *a* et *b*; 1987; 1989; 1990; Nicolaidou *et al.*, 1988).

La répartition de l'indice de Shannon (fig. 6C), calculé sur les effectifs, confirme un certain nombre d'observations précédentes :

- présence d'une zone particulière selon l'axe Mèze-canal des Quilles, qui se marque à la station 33 par une diminution notable de l'indice de Shannon;
- séparation de l'ensemble du système en deux sous-bassins séparés par la zone médiane précédente, avec un sous-bassin sud marqué par un indice de Shannon globalement plus élevé et un sous-bassin nord comportant une zone d'indice très faible centrée sur les tables conchylicoles (zone A).

La distribution de la biomasse (fig. 6D) fournit une image moins claire que les précédentes, et il est vrai que ce paramètre intègre de nombreuses variables telles que la taille et la composition intrinsèque des différentes espèces présentes dans le milieu, les densités spécifiques et leur état

physiologique. Ceci est vrai, d'après notre propre expérience, dans la plupart des bassins paraliques fortement influencés par la mer.

Néanmoins, le bassin apparaît une fois de plus divisé en deux entités : le sous-bassin nord présente une biomasse moyenne nettement plus importante en faisant abstraction, là encore, de la zone A qui supporte la biomasse minimale.

Au niveau de l'axe médian séparant les deux sous-bassins s'opposent, côté continent une zone de forte biomasse au large de Mèze, et une zone de très faible biomasse au voisinage de la rive maritime. Le sous-bassin sud comporte le maximum de biomasse au voisinage du lido. La station 42 présente une valeur de biomasse très élevée (178 g.m⁻²), liée à une densité importante de gros vénérédés.

Les résultats qualitatifs, et en particulier la large représentation des échinodermes ainsi que la quasi-absence d'espèces strictement paraliques telles que *Cerastoderma glaucum* et *Nereis diversicolor*, hormis dans quelques reculées marginales, montrent que l'étang de Thau est soumis à un confinement modéré, le terme de confinement étant pris au sens de Guelorget et Perthuisot (1983 et 1992). Plus précisément, le bassin est à cheval sur les zones II et III de

l'échelle de confinement proposée par ces auteurs à partir des peuplements benthiques de substrat meuble (fig. 7). Rappelons que la limite entre zone II et zone III est définie comme la limite de la présence des échinodermes et que l'échelle de confinement comporte six zones notées I à VI à partir du domaine marin, dans le sous-domaine où sont représentées des espèces thalassoïdes (proche paralique).

Dans l'étang de Thau, cette limite correspond très schématiquement à la ligne de richesse spécifique égale à 25. Cette ligne sépare l'étang en deux parties : la zone II le long de la rive maritime et la zone III le long de la rive continentale. En outre, la zone II s'étend très largement vers les zones centrales du bassin tout le long du lido. Ceci démontre, que pour toute la partie sud de l'étang les communications morphologiques (passe de Pisse-Saumes, Canal des Quilles) avec la mer jouent un rôle mineur dans le renouvellement du bassin en eau marine. Il paraît clair que ce renouvellement doit s'effectuer, pour l'essentiel, en inféroflux à travers les sédiments grossiers du lido, sous l'effet de la dénivellée (alternative) produite par les vents entre l'étang et la mer (fig. 4). Pour confirmer cette hypothèse, une étude hydrologique fine de la nappe du lido reste à entreprendre.

L'ensemble des résultats qualitatifs et quantitatifs montre que l'étang de Thau se subdivise en deux sous-bassins de surfaces sensiblement identiques séparés par une bande étroite reliant Mèze à la région du débouché du canal des Quilles. Cette zone, dont nous avons vu précédemment les caractéristiques originales, correspond à une région hydrodynamiquement instable à la limite entre deux cellules de convection courantologique (Bocquillon et Tournoud, 1991) qui affectent chacun des sous-bassins. Elle se manifeste par une indentation de la zone III à l'intérieur de la zone II. On remarquera que cette subdivision est d'ordre hydrodynamique et ne correspond en rien à la division morphologique et toponymique de l'étang de Thau (Grand Étang et étang des Eaux Blanches). On remarquera aussi que le sens de rotation de chacune des cellules de convection varie en fonction du régime des vents. Les considérations précédentes soulignent le caractère intégrateur des peuplements benthiques.

L'axe Mèze-canal des Quilles fonctionne donc comme une barrière hydrodynamique séparant deux écosystèmes individualisés. Celui du Sud présente une organisation zonale sensiblement parallèle au lido ; l'influence de la passe de Pisse-Saumes se manifeste seulement par une bande de zone II qui s'amenuise le long de la rive continentale. Le sous-bassin nord a une organisation spirale gérée par le trajet des courants à partir des canaux de Sète. La zone A des tables conchylicoles apparaît ainsi comme un ombilic hydraulique et en présente toutes les caractéristiques biogéologiques (Guelorget *et al.*, 1984 ; 1989) : accumulation préférentielle de particules minérales fines et de matière organique, absence de couverture macrophytique, disparition des pélecypodes filtreurs, prolifération des détritivores. Ce sous-bassin nord ressemble plus que l'autre à un système lagunaire classique où le champ de confinement s'organise effectivement à partir de la passe.

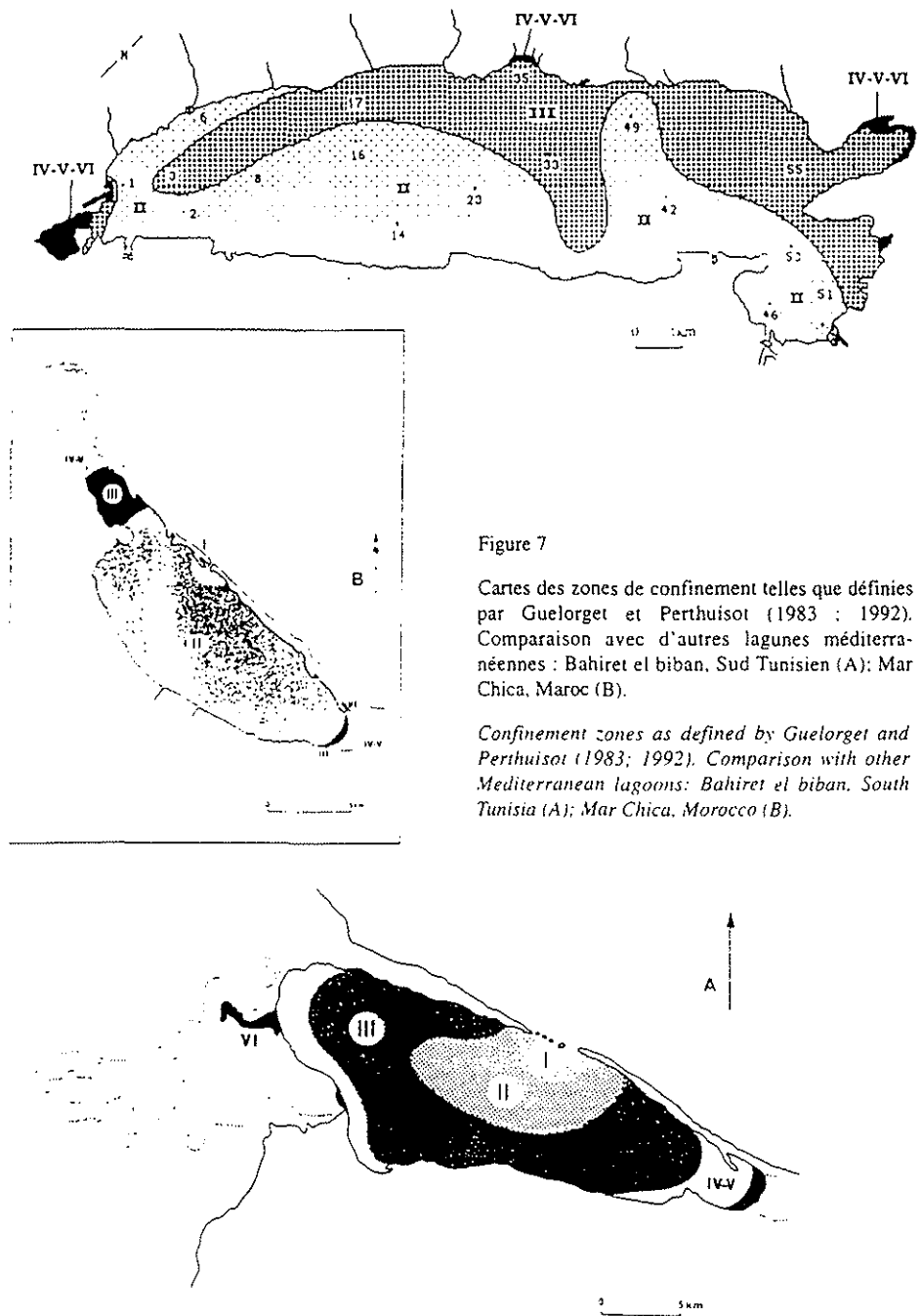


Figure 7

Cartes des zones de confinement telles que définies par Guelorget et Perthuisot (1983 ; 1992). Comparaison avec d'autres lagunes méditerranéennes : Bahiret el biban, Sud Tunisien (A); Mar Chica, Maroc (B).

Confinement zones as defined by Guelorget and Perthuisot (1983; 1992). Comparison with other Mediterranean lagoons: Bahiret el biban, South Tunisia (A); Mar Chica, Morocco (B).

Le caractère globalement plus confiné du sous-bassin nord se traduit par une richesse spécifique et une densité moyennes plus faibles et une biomasse, notamment de pélécy-podes, plus forte que dans le sous-bassin sud. On peut rapprocher cette constatation des images obtenues par l'étude du phytoplancton (Jarry, 1990 ; Jarry *et al.*, 1990), qui semblent indiquer, pour ce compartiment biologique, une organisation similaire de l'ensemble de l'étang de Thau avec une partie nord plus riche et une partie sud plus pauvre. Ceci pourrait s'expliquer par une répartition analogue des nutriments (Casellas *et al.*, 1990 ; Pena, 1989). On notera à cet égard que la zone nord concentre l'essentiel des activités urbaines et industrielles du bassin versant.

La méiofaune

La méiofaune récoltée dans l'étang de Thau comporte plusieurs groupes taxonomiques : les nématodes très largement dominants, les harpacticoides, les polychètes, les ostracodes et divers autres d'importance numérique mineure.

L'abondance globale (fig. 8A) donne une image schématiquement inverse (en négatif) de celle de la densité de la

macrofaune benthique. Les faibles valeurs caractérisant la bande au voisinage du lido, les fortes valeurs caractérisant les zones profondes de l'étang. La courbe d'isovaleur 1500 individus pour 10 cm² circonscrit grossièrement les deux zones conchylicoles. L'axe Mèze-Canal des Quilles se marque ici encore par un abaissement notable de l'abondance totale. En outre, la zone A des tables conchylicoles présente les abondances maximales avec près de 7500 individus pour 10 cm².

Les cartes des abondances relatives des nématodes, des harpacticoides et des polychètes fournissent des images semblables de la structure et de l'organisation de l'étang de Thau (fig. 8B, 8C et 8D). Les nématodes, par leur abondance relative, impriment à eux seuls la physionomie des peuplements méiofauniques. On remarquera encore l'anomalie constituée par la station 42, où les nématodes sont faiblement représentés et accusent la valeur la plus basse avec 47 %, alors que la biomasse de la macrofaune est maximale avec 178 g.m⁻².

Cette étude qualitative et quantitative de la méiofaune est en bon accord avec les interprétations issues de l'analyse de la macrofaune benthique quant au rôle prépondérant de l'hydrodynamisme et du confinement dans la structure et

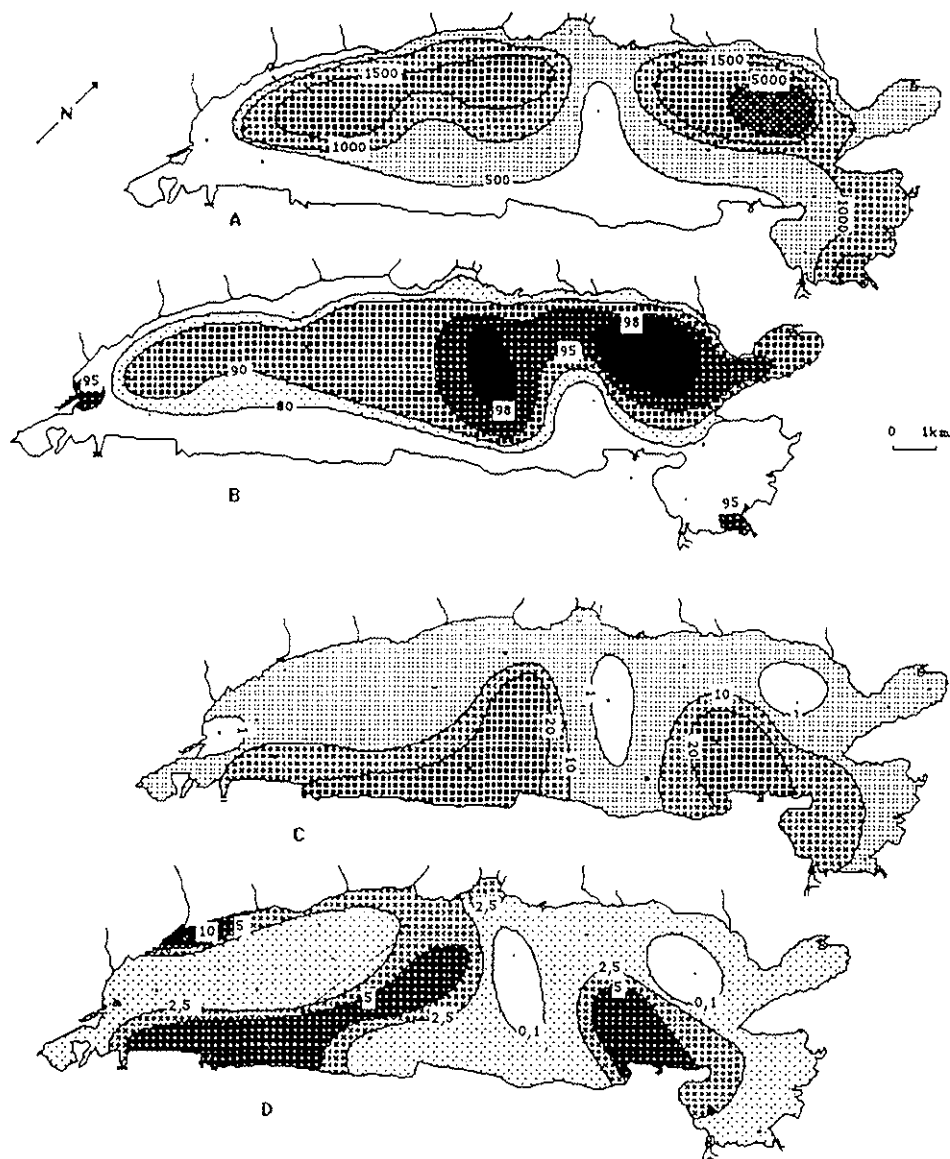


Figure 8

Organisation de la méiofaune dans l'étang de Thau. A : répartition de la densité de la méiofaune en nombre d'individus pour 10 cm² ; B : répartition de l'abondance relative (%) des nématodes ; C : répartition de l'abondance relative (%) des harpacticoides ; D : répartition de l'abondance relative (%) des polychètes.

Organization of meiofauna of Thau lagoon. A: distribution by density (number of individuals per 10 cm²); B: relative abundance (%) of nematodes; C: relative abundance (%) of harpacticoids; D: relative abundance (%) of polychaetes.

l'organisation du bassin de Thau. Cette étude comparative et concomitante montre en effet l'existence de relations fortes (même si elles sont inverses en ce qui concerne les abondances numériques globales) entre le compartiment macrofaunique et le compartiment méiofaunique bien que tous les essais de corrélations mathématiques se soient révélés peu concluants : il est presque certain que les paramètres sédimentaires interviennent largement dans l'abondance de la méiofaune, comme le suggère la comparaison entre la répartition des éléments fins (fig. 3) et la distribution quantitative de la méiofaune (fig. 8A).

CONCLUSION

Cette étude, bien que limitée dans le temps et au seul compartiment benthique apporte une conception nouvelle de la structure et de l'organisation de l'étang de Thau. Celle-ci transparaît en outre dans certaines images de la répartition des descripteurs instantanés (Jouffre et Amanieu, 1991).

Le bassin apparaît en effet scindé en deux sous-bassins individualisés, séparés par une zone étroite chroniquement perturbée par un hydrodynamisme anarchique. Cette zone fait office de barrière, ou, à tout le moins, de seuil entre les deux parties du bassin. La faible richesse spécifique qu'elle présente s'interprète, à notre avis, par des variations continues du champ de confinement qui empêche l'installation de peuplements biologiques stables.

Cette «barrière» délimite deux systèmes lagunaires de nature et de fonctionnement différents.

Le système nord possède une organisation classique de type bahira (Perthuisot et Guelorget, 1992) avec une passe unique qui assure les échanges avec la mer. Le champ de confinement (temps de renouvellement du milieu en éléments d'origine marine (Guelorget et Perthuisot, 1983 et 1992), tel que le décrit la zonation du benthos, s'y organise en fonction de la distance à la passe de Sète, le long du trajet des eaux selon un schéma très classique et voisin de celui de la Bahiret el Biban par exemple (fig. 7). En outre, il apparaît une zone d'ombilic, où stagnent les eaux, dans la région A des tables conchylicoles.

Le système sud, de type lagune, fonctionne de manière très différente avec une zonation biologique grossièrement parallèle au lido, probablement parce que l'essentiel des échanges avec la mer s'effectue à travers celui-ci sur toute sa longueur. De tels exemples sont rares. On évoquera cependant le cas de la lagune de Nador (Mar Chica), au Maroc, de type bahira-lagune, qui présente une organisation biogéologique similaire (Guelorget *et al.*, 1987).

RÉFÉRENCES

Bocquillon C. et M.G. Tournoud (1991). L'analyse chronologique des structures physiques de l'étang de Thau, in : *Écothau. Synthèse des résultats*. D. Jouffre et M. Amanieu, éditeurs. Université. Montpellier II, 47-58.

Cette alimentation multiple du complexe lagunaire que constitue l'ensemble de l'étang de Thau rend compte de son caractère fortement anormalique à première vue quand on considère sa morphologie générale (dont la taille et la position excentrée de la passe principale) au regard de son faible confinement global. Ainsi, ici encore s'applique la notion de confinement : elle rend compte de la disposition des zones biologiques en fonction des échanges avec la mer. Il est vrai que cette notion n'est pas totalement acceptée par tous les spécialistes des aires paraliques (Sacchi et Ambrogi, 1992). L'étang de Thau est cependant un nouvel exemple de sa valeur générale en ce qui concerne les lagunes méditerranéennes.

Il nous paraît utile d'insister ici sur l'organisation gémellaire de l'étang de Thau, car elle se marque de façon remarquable dans la disposition des zones conchylicoles. On remarquera, tout d'abord, que celles-ci se situent au voisinage immédiat du passage entre la zone II et la zone III de l'échelle de confinement : les conchyliculteurs ont empiriquement et intuitivement (par connaissance ancestrale du milieu lagunaire au bord duquel ils vivaient et en l'absence de substrats durs) implanté leurs installations dans la zone qui naturellement supporte les ostréidés. Le hiatus entre la zone A et la zone B des tables n'en paraît que plus significatif du point de vue biologique : il signale donc la présence du «seuil hydrodynamique» plus confiné qui sépare les deux systèmes. On ne s'étonnera pas, par ailleurs, que cette zone soit un terrain d'élection pour la pêche à la palourde.

Le complexe lagunaire de l'étang de Thau apparaît, à travers cette étude, comme relativement sain dans la mesure où les échanges avec la mer - la vivification marine - s'opèrent aisément. Cependant, la présence d'indicateurs d'engraissement organique, notamment dans les zones conchylicoles et à leur périphérie, doit être prise comme un signal d'alarme car elle dénote une dégradation du milieu sous l'effet de l'intensification de la conchyliculture.

Remerciements

Il nous est agréable de remercier ici, pour leur participation à cette étude, MM. J. Calvario, P. Borsa, E. Dutrieux, B. Gout ainsi que P.-Y. Hamon et H. Tournier pour leur pilotage sur l'étang. Nous sommes très redevables envers G. Cauwet et P. Vitiello de leurs études respectives sur les sédiments et sur la méiofaune. Le programme *Écothau* a été financé par le Centre National de la Recherche Scientifique (PIREN), l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer et le Ministère de l'Environnement, et placé sous la responsabilité de Monsieur le Professeur M. Amanieu.

Carrada G.C. et E. Fresi (1988). La lagune salmastre costiere. Alcune riflessioni sur problemi e sui metodi. in: *La lagune costiere : ricerca e gestione*, G.C. Carrada, F. Cicogna et E. Fresi, éditeurs. C.L.E.M., Massa Lubrense, Naples, Italie, 35-56.

- Carrada G., I. Ferrari, O. Guelorget, F. Lumare et J.-P. Perthuisot (1987). Les lagunes méditerranéennes. *Colloque franco-italien «Écologie littorale méditerranéenne»*, Marseille, France, juin 1986, *Bull. Ecol.*, 18, 2, 185-186.
- Casellas C., G. Pena, B. Picot, S. Illes et J. Bontoux (1990). Structure spatiale des sels nutritifs au sein d'un écosystème lagunaire : l'étang de Thau. *Wat. Res.*, 24, 12, 1479-1489.
- Chassefière B. (1967). Sur la sédimentologie et quelques aspects de l'hydrologie de l'étang de Thau. *Thèse 3^{ème} cycle*, Université Montpellier, France.
- Day J.W. A., Yanez-Arancibia, O. Guelorget et J.-P. Perthuisot (1989). Coastal lagoons, important results and recommendations. in : *3rd International Wetlands Conference «Conservation and development : the sustainable use of wetland resources»*, Rennes, France, J.-C. Lefeuvre, éditeur. 181-182.
- Debennay J.-P. (1991). Benthic foraminifera used as indicators of a gradient of marine influence in paralic environments of Western Africa. *J. Afr Earth Sci.*, 12, 1/2, 335-340.
- Debennay J.-P., J.-P. Perthuisot, et B. Collevil (1993). Expression numérique du confinement par les peuplements de foraminifères. Applications aux domaines paraliques d'Afrique de l'Ouest. *C.r. Acad. Sci., Paris*, 316, 2, 12, 1823-1830.
- De Jonge V.N. et L.A. Bouwman (1977). A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using of colloidal silica ludox-TN. *Mar. Biol.*, 42, 143-148.
- Frisoni G.F., O. Guelorget et J.-P. Perthuisot (1984). Ecological diagnosis applied to biological development of Mediterranean coastal lagoons : methodological approach, in: Management of coastal lagoon fisheries, J.M. Kapetsky et G. Lasserre, éditeurs. *Studies and reviews*, F.A.O., Rome, 61, 1, 39-95.
- Gadel F. (1968). Sur un exemple d'évolution lagunaire : l'étang de Saint-Nazaire (Roussillon). *Vie Milieu*, 19, 2B, 291-321.
- Géhant P. et H. Jeanneret (1984). La macrofaune benthique de l'étang de Thau : approche biocoénotique. *Thèse 3^{ème} cycle*, Université Montpellier II, France.
- Guelorget O. et P. Michel (1977). Étude sédimentologique d'une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). *Vie Milieu*, 27, 1B, 111-130.
- Guelorget O. et J.-P. Perthuisot (1983). Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Travaux du Laboratoire de Géologie de l'École Normale Supérieure*. Presses de l'ENS, Paris, 16, 136 pp.
- Guelorget O. et J.-P. Perthuisot (1992). Paralic ecosystems. Biological organization and functioning. *Vie Milieu*, 42, 2, 215-251.
- Guelorget O., G.-F. Frisoni et J.-P. Perthuisot (1983 a). Caractérisation écologique des milieux en domaine paralique. Critères de choix des paramètres utiles. *Bull. Ecol.*, 14, 1, 25-34.
- Guelorget O., C. Mazoyer-Mayere, J.-P. Perthuisot, et M. Amanieu (1983 b). La production malacologique d'une lagune méditerranéenne : l'étang du Prévost (Hérault, France). *Rapp. P.-v. Réunion. Comm. int. Explor. scient. Mer médit.*, 28, 6, 107-112.
- Guelorget O., G.-F. Frisoni, J.-P. Perthuisot, et M. Amanieu (1983 c). Le rôle du confinement dans l'écosystème lagunaire méditerranéen. *Rapp. P.-v. Réunion. Comm. int. Explor. scient. Mer médit.*, 28, 6, 337-340.
- Guelorget O., G.-F. Frisoni et J.-P. Perthuisot (1983 d). Structure et fonctionnement d'un écosystème-type du domaine paralique méditerranéen. *Rapp. P.-v. Réunion. Comm. int. Explor. scient. Mer médit.*, 28, 6, 349-354.
- Guelorget O., G.-F. Frisoni, A. Ibrahim, A. Jauzein, K. Medhioub, J. Clastère, A. Maurin, J.-M. Rouchy et J.-P. Perthuisot (1984). Ombilics hydrauliques et chenaux, zones singulières des bassins paraliques. Leurs caractéristiques biologiques et sédimentaires. *Congrès Européen de Sédimentologie*, Marseille, France, avril 1984, Abstracts, 202-203.
- Guelorget O., G.-F. Frisoni et J.-P. Perthuisot (1986 a). Οικολογία των λιμνοθαλασσών και υδατοκαλλιέργειες (Écologie des lagunes et aquaculture). *1 Nea Οικολογία*, 37-42.
- Guelorget O., G.-F. Frisoni, D. Monti et J.-P. Perthuisot (1986 b). Contribution à l'étude écologique des lagunes septentrionales de la baie d'Amvrakia (Grèce). *Oceanologica Acta*, 9, 1, 9-17.
- Guelorget O., J.-P. Perthuisot, G.-F. Frisoni et D. Monti (1987). Le rôle du confinement dans l'organisation biogéologique de la lagune de Nador (Maroc). *Oceanologica Acta*, 10, 4, 435-444.
- Guelorget O., G.-F. Frisoni, M.C. Ximenes et J.-P. Perthuisot (1989). Expressions biogéologiques du confinement dans le lac Melah (Algérie). *Revue Hydrobiol. trop.*, 22, 2, 87-99.
- Guelorget O., D. Gaujous, M. Louis et J.-P. Perthuisot (1990). Macrobenthofauna of lagoons in Guadeloupean mangroves (Lesser Antilles), Role and expressions of the confinement. *J. coast. Res.*, 6, 3, 611-626.
- Ibrahim Wahid Elsayed A., O. Guelorget, G.-F. Frisoni, J.-M. Rouchy et J.-P. Perthuisot (1985). Expressions hydrochimiques, biologiques et sédimentologiques des gradients de confinement dans la lagune de Guemah (Golfe de Suez, Égypte). *Oceanologica Acta*, 8, 3, 303-320.
- Jarry V. (1990). Étude pluridisciplinaire en écologie lagunaire (étang de Thau, France) : stratégie d'échantillonnage et organisation spatiale du phytoplancton. *Thèse de Doctorat*, Université Montpellier II, France, 174 pp.
- Jarry V., M. Fiala, G.-F. Frisoni, G. Jacques, J. Neveux et M. Panouze (1990). A pelagic ecosystem in a Mediterranean lagoon (étang de Thau) : the spatial repartition of phytoplankton. *Oceanologica Acta*, 13, 4, 503-512.
- Jouffre D. et M. Amanieu, éditeurs (1991). *Écothau* : Programme de recherches intégrées sur l'étang de Thau. Synthèse des résultats. Rapport, Université Montpellier II, France.
- Medhioub K. (1979). La Bahiret el Biban. Étude géochimique et sédimentologique d'une lagune du Sud-Est tunisien. *Travaux du Laboratoire de Géologie de l'École Normale Supérieure*. Presses de l'ENS, Paris, 13, 150 pp.
- Medhioub K. (1984). Étude géochimique et sédimentologique du complexe paralique de la dépression de Ben Guirden (SE tunisien) Bahiret el Biban, Sebkhel bou Jmel, Sebkhel el Medina. *Thèse de Doctorat*, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 380 pp.
- Nicolaïdou A., F. Bourgovizani, A. Zeneto, O. Guelorget et J.-P. Perthuisot (1988). Distribution of molluscs and polychaetes in coastal lagoons in Greece. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, 26, 337-350.
- Pena G. (1989). Sels nutritifs et polluants métalliques dans un écosystème lagunaire : l'étang de Thau. *Thèse de Doctorat*, Université Montpellier II, France, 143 pp.
- Perthuisot J.-P. (1991). On the concept and nature of athalassic (non marine) saline waters. *Salinet.*, 6, 86-90.
- Perthuisot J.-P. et O. Guelorget (1992). Morphologie, organisation hydrologique, hydrochimie et sédimentologie des bassins paraliques. *Vie Milieu*, 42, 2, 93-109.
- Perthuisot J.-P., G.-F. Frisoni, O. Guelorget et A. Maurin (1983). Expressions hydrochimiques, sédimentologiques et biologiques du gradient de confinement dans un parènement salinier abandonné : le Triangle des Bermudas (Santa Pola, Espagne). *J. Rech. océanogr.*, 8, 1, 37-56.
- Perthuisot J.-P., A. Ibrahim, O. Guelorget, J.-P. Margerel, C. Jusserand et A. Maurin (1990 a). L'organisation biologique du Lac Temsah (Ismailia, Égypte). *Revue Hydrobiol. trop.*, 23, 1, 77-90.
- Perthuisot J.-P., O. Guelorget, A. Ibrahim, J.-P. Margerel, A. Maurin et M. Piron-Frenet (1990 b). Étude hydrochimique, biologique et sédimentologique d'un lac intracontinental à peuplements lagunaires : la Birket Karoun (Fayoum, Égypte). *Geodin. Acta*, 4, 2, 73-89.
- Ponthoreau-Granet C. (1987). L'organisation biogéologique des milieux paraliques atlantiques, bassin d'Arcachon, Traich du Croisic. *Diplôme de Recherche Universitaire*, Université de Nantes, France, 144 pp.
- Sacchi F. et A. Occhipinti Ambrogi (1992). Confinement et biocénoses paraliques. *Vie Milieu*, 42, 2, 207-214.
- Sonnenfeld P. et J.-P. Perthuisot (1989). Brines and evaporites. *Short course in geology*, 3rd International Geological Congress, Washington, U.S.A, 126 pp.

PUBLICATION 2

IMPACT DE L'AQUACULTURE INTENSIVE SUR LES PEUPELEMENTS BENTHIQUES DE SUBSTRAT MEUBLE EN MILIEU LAGUNAIRE MEDITERRANEEN

Nathalie LAMY & Olivier GUELORGET

Laboratoire d'Hydrobiologie Marine et Continentale,
U.S.T.L., Place E. Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5

IMPACT OF INTENSIVE AQUACULTURE ON THE SOFT BENTHIC COMMUNITIES IN MEDITERRANEAN LAGOONAL ENVIRONMENTS

Key-words : *Aquaculture, lagoon, Benthic Macrofauna, Mediterranean lagoon.*

Summary :

In general the benthic communities are excellent biological integrator descriptors of environmental conditions in the short or long term. They are used in particular for the evaluation of the impact of intensive aquaculture in Mediterranean lagoon environments. The studies submitted which cover two sites show the effect of oyster structure (lagoon of Thau, Hérault) and of sea bass farming in floating-net cages (bay of Kalloni, Lesvos, Greece) on the soft substratum benthic communities. The qualitative and quantitative study of the invertebrate macrofauna defines the degree of modifications to the benthic community and clarifies their influence on the culture site. This approach is realised by radial sampling from the aquaculture sites to the non-contaminated regions of the lagoon. The impact is essentially caused by a large input of organic matter which is manifest in the two sites by a drastic reduction in abundance of species and by a pronounced development of certain biological indicators denoting the accumulation of organic matter e.g. the polychaeta Capitellidae among others. However these biological modifications are derived from geochemical variations in particular which are at a maximum under the aquaculture structures and diminish more or less quickly according to their place in the supporting ecosystem. In this respect, it appears clearly that bathymetry and the hydrodynamic play a major role in the degree and extent of the perturbation for a given cultivated species and culture biomass. This study highlights the similar reaction of the benthic communities to the impact of intensive aquaculture at the two sites, despite the fact that the lagoon environments supporting the presence of these communities in their generality, have distinctly different environmental characteristics. Finally, we also point out that the benthic communities react in the same way independantly of the technologies employed and the species cultivated.

Mots-clés : aquaculture, lagune, macrofaune benthique, lagune méditerranéenne.

INTRODUCTION

Les peuplements benthiques sont en général d'excellents descripteurs biologiques, intégrateurs à plus ou moins long terme des conditions environnementales. Ils ont notamment été utilisés pour l'évaluation de l'impact d'élevages de type intensif en milieu lagunaire méditerranéen.

Les recherches présentées montrent l'influence d'une structure ostréicole (étang de Thau, Hérault) et d'un élevage de loups en cages flottantes (baie de Kalloni, Lesvos, Grèce) sur les peuplements benthiques de substrat meuble.

L'étang de Thau est une bahira-lagune, selon la classification de Guelorget & Perthuisot (1992), qui s'étend sur 7 500 ha, avec une longueur de 18 km, une largeur maximale de 4 km et une profondeur moyenne de 4 m. La température moyenne est de 13,7°C ; elle est minimale en février (0°C) et maximale en juillet (25°C). La salinité a une moyenne annuelle de 34 à 36 PSU. Trois zones conchylicoles se répartissent le long de la rive NO du bassin et couvrent un cinquième de la superficie totale de l'étang (2800 tables).

La baie de Kalloni est une bahira (une ancienne vallée envahie par la mer au cours de la dernière transgression holocène), se situant dans l'île de Lesvos, en Grèce Orientale. Sa superficie est de 13000 ha, avec une longueur de 20 km, une largeur moyenne de 7 km et une profondeur moyenne de 15 m. La température moyenne est de 15,7°C ; elle est minimale en janvier (5,5°C) et maximale en août (26°C). Les salinités sont comprises entre 36,5 et 39 PSU. 70 cages flottantes forment une ferme piscicole, produisant 400 tonnes de loups par an.

L'étude qualitative et quantitative de la macrofaune invertébrée entreprise ici, définit le degré de modifications du peuplement sous les structures et précise la zone d'influence des élevages. Nous avons choisis de regrouper les espèces rencontrées selon les principaux groupes trophiques (filtreurs, détritivores et carnivores) et de citer les espèces indicatrices d'enrichissement organique. Soulignons que les détritivores sont pris ici au sens large, comprenant différents groupes de dépositivores (sub-surface et surface ; tubicoles ou non) car nous avons étudiés la totalité des espèces présentes, parmi lesquelles certaines étaient

ambigües dans leur régime alimentaire (ainsi les ophiures) ; d'autre part, des études récentes (Qian & Chia, 1989) semblent montrer que les nématodes entreraient dans l'alimentation du polychète *Capitella capitata*, eux-même se nourrissant directement sur les particules organiques.

METHODOLOGIE

L'étude qualitative et quantitative de la macrofaune benthique vise à évaluer et à suivre l'évolution de la richesse spécifique, la densité et la biomasse au niveau de l'implantation des structures aquacoles.

Dans l'étang de Thau, deux tables conchylicoles ont été étudiées, la première en février 1991 se trouvait en bordure externe de la zone A, la seconde en mai 1992 se situait approximativement au centre de la zone B (fig. 1).

Dans la baie de Kalloni, une unité d'élevage a été choisie au sein de la ferme, elle correspond à l'unité la plus ancienne.

Les prélèvements de sédiment dans l'étang de Thau comme à Kalloni, sont effectués à l'aide d'une benne Ekman manipulée en plongée selon une ou plusieurs radiales passant par le centre de la structure aquacole. Pour estimer les valeurs des effectifs au m², deux à quatre bennes ont été effectuées à chaque station, en fonction de la nature du substrat (deux bennes apparaissent suffisantes pour caractériser les sédiments fins). A chacune des stations, le pourcentage de matière organique a été mesuré par perte au feu.

Dans l'étang de Thau, une radiale part du centre et suit l'axe médian de la structure conchylicole en direction du centre du bassin hors de la zone d'influence aquacole (5 stations : au centre et à la limite de la table, ensuite à 3, 10 et 30 mètres) ; dans le cas de la table située à la limite de la zone conchylicole, une seconde radiale se dirige vers la table voisine, recoupant ainsi le chenal intertable (1 station nommée "chenal").

Dans la baie de Kalloni, une radiale (fig. 1) part de la passe (station 3) et se dirige vers le confin intérieur de la bahira (station 24), en passant par la ferme (station 7c directement sous la cage piscicole et station 7 située à 50 mètres des cages), ce qui repré-

sente au total une huitaine de stations. Les résultats présentés ici concernent octobre 1992 et avril 1993.

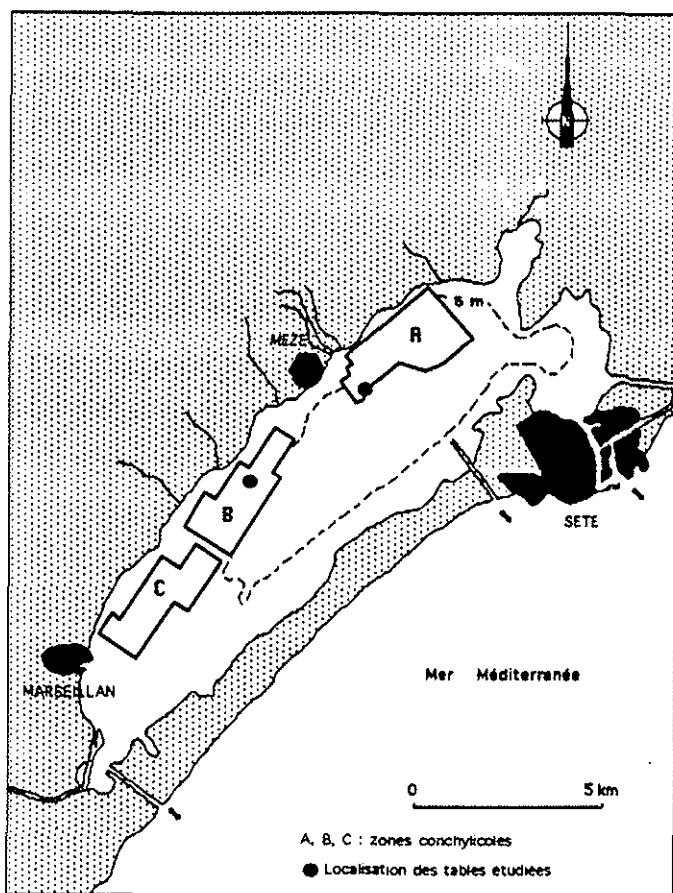
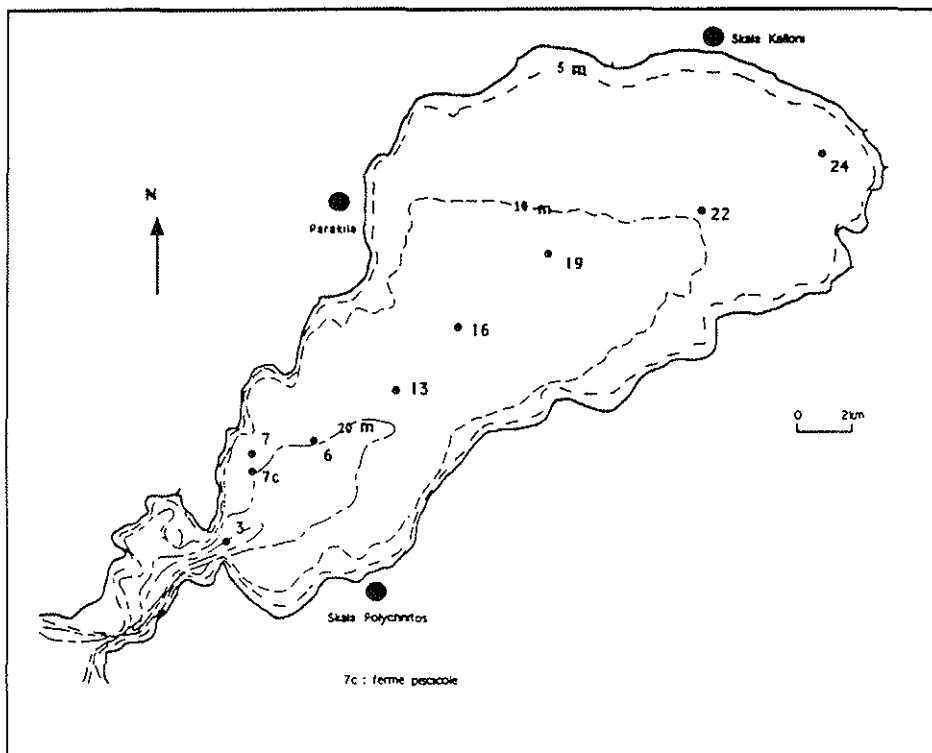


Fig. 1: Localisation des stations d'étude dans l'étang de Thau (en haut) et dans la baie de Kalloni (en bas)

Fig. 1: Location of stations studied in the lagoon of Thau (above) and in the bay of Kalloni (down).



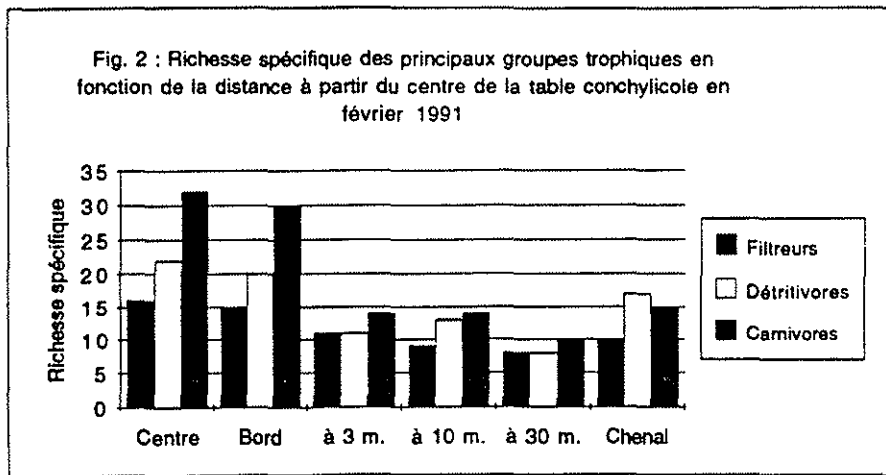


Fig. 2 : Richesse spécifique des principaux groupes trophiques en fonction de la distance à partir du centre de la table conchylicole en février 1991

Fig. 2 : Distribution of number of species of the main feeding groups, with the distance from the oyster structure centre, in february 1991

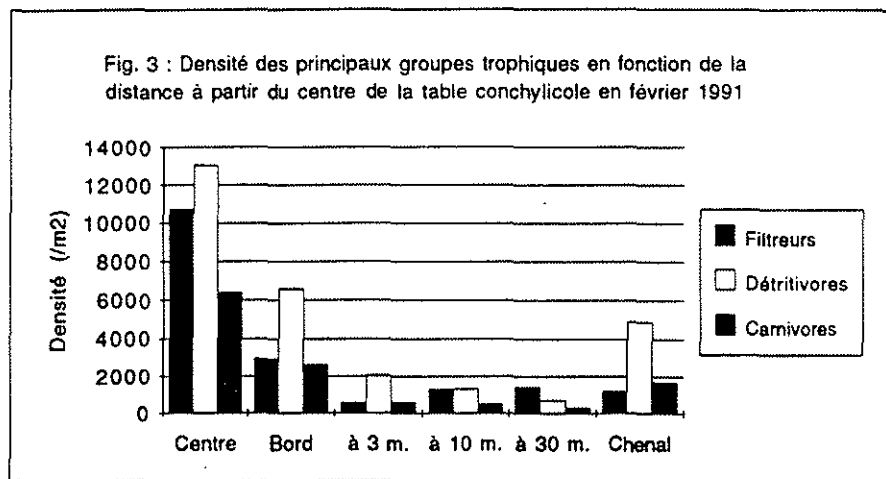


Fig. 3 : Densité des principaux groupes trophiques en fonction de la distance à partir du centre de la table conchylicole en février 1991

Fig. 3 : Density (number of individuals per m²) of the main feeding groups, with the distance from the oyster structure centre, in february 1991

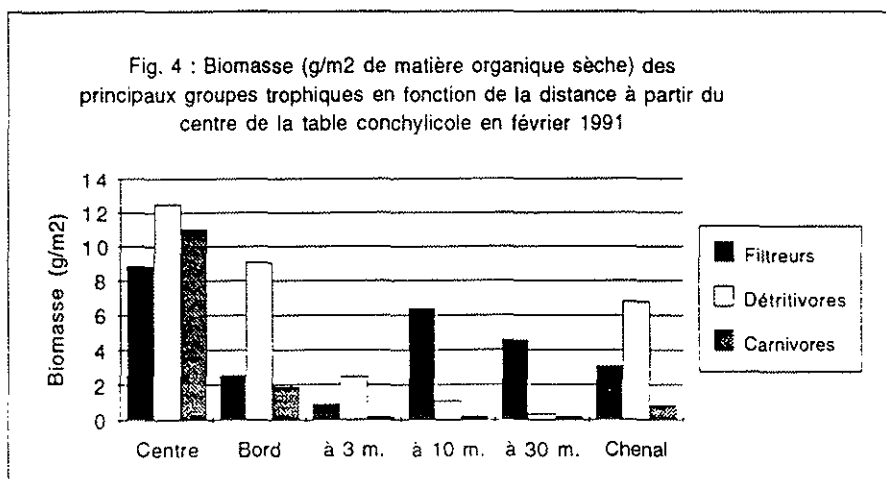


Fig. 4 : Biomasse (g/m² de matière organique sèche) des principaux groupes trophiques en fonction de la distance à partir du centre de la table conchylicole en février 1991

Fig. 4 : Biomass (dry weight in grammes per m²) of the main feeding groups, with the distance from the oyster structure centre, in february 1991

RESULTATS

Etang de thau

En février 1991, les résultats montrent que la richesse spécifique, la densité et la biomasse totales diminuent au fur et à mesure que l'on s'éloigne du centre de la table conchylicole (fig. 2, 3, 4). Cette diminution est très nette jusqu'à 3 m de la table.

Au centre de la structure conchylicole, les valeurs particulièrement élevées de la richesse spécifique, la densité et la biomasse (70 espèces, 30190 ind.m⁻², 34,616 g.m⁻²) s'expliquent par la superposition de deux types de faune, l'une associée au substrat vaseux *sensu-stricto* et l'autre "accidentelle", liée à l'abondance, dans le sédiment superficiel, de coquilles vides d'huîtres qui fournissent un substrat dur favorable à l'installation de la moitié des espèces présentes (30 espèces).

Au centre de la table, les polychètes sont particulièrement dominantes, en termes de richesse spécifique et de densité (33 espèces et 13320 ind.m⁻²) ; ceci s'explique par l'abondance de détritivores (fig. 3, 4), tels *Capitella capitata* (4050 ind.m⁻²), et de prédateurs, comme *Nereis caudata* (590 ind.m⁻²). L'association de ces deux dernières espèces est bien connue pour être indicatrice d'un engraissement organique du sédiment (Grassle & Grassle, 1974 ; Bellan, 1984 ; Hily, 1985). Les mollusques sont 4 fois plus abondants au niveau de la structure ; ceci s'explique par l'abondance de petits mytilidés (*Musculus marmoratus*) et de gastéropodes brouteurs tels *Hydrobia lineolata* et *Amycla corniculum* ; cette dernière espèce est citée par Géhant & Jeanneret (1984) comme étant particulièrement résistante au froid et dont la forte représentation aux côtés des indicateurs de pollution organique traduit un faible renouvellement des masses d'eau, ce qui semble être le cas au centre de la table conchylicole. Le pélécyopode filtreur *Venerupis (Ruditapes) aureus* est relativement abondant au niveau de la table, surtout en bordure avec 520 ind.m⁻² ; cette espèce peut être considérée comme indicatrice d'enrichissement organique en milieu SVMC (Biocénose des Sables Vaseux de Mode Calme de Pérès & Picard, 1964), associé à un courant assez important (Dutrieux *et al.*, 1993), ce qui est le cas de cette table située en limite externe de la zone conchylicole.

En mai 1992, les résultats montrent que les plus faibles valeurs de la richesse spécifique et de la densité sont enregistrées au centre de la structure (29 espèces et 2530 individus/m²) où les coquilles vides sont plus rares et la matière organique du sédiment y atteint une valeur de 17,40 % ; *C. capitata* domine au centre le peuplement des polychètes avec 170 ind.m⁻². Dans le chenal, détritivores et prédateurs sont dominants (fig. 5, 6) ; trois espèces indicatrices d'une accumulation de matière organique se distinguent entre la bordure et 10 m : ce sont les polychètes *C. capitata*, *Malacoceros fuliginosus (Scolelepis fuliginosa)* et *N. caudata* (à 3 mètres de la structure, les densités représentent respectivement 2620, 90 et 2090 ind.m⁻²) ; ceci s'expliquerait par une accumulation de matière organique en provenance des tables voisines (vannage limitrophe) ; cette matière organique est amenée par les courants circulant dans le chenal intertable et se traduit à 3 m par un fort pourcentage atteignant 23,51.

Baie de Kalloni

En octobre 1992, l'impact de l'élevage piscicole se manifeste très nettement sous les cages par un appauvrissement drastique de la richesse spécifique et de la densité (7 espèces et 310 ind.m⁻² pour une moyenne générale dans toute la baie de 42 espèces et de 3056 ind.m⁻²). La mesure de l'indice de diversité de Shannon y donne 1,93 bits, c'est la plus faible valeur enregist-

4

trée dans la baie (4,57 bits à la station 3) mais le peuplement reste assez équilibré (équitabilité de 0,69). Sous l'élevage, les mollusques dominent numériquement les peuplements ; cette dominance est le fait du carnivore perceur *Hinia incrassata* (150 ind.m⁻²). Deux polychètes seulement sont présentes sous l'élevage : ce sont *C. capitata* et *Cirriiformia (Audouinia) filigera*, toutes deux indicatrices d'accumulation de matière organique. Ces trois dernières espèces sont responsables de la dominance des détritivores et des carnivores observée sous la cage piscicole (fig. 7). Le mytilidé *M. marmoratus* est responsable de la forte valeur de la biomasse enregistrée (fig. 8) ; la présence de ce suspensivore doit être reliée au fort hydrodynamisme qui règne au niveau de la ferme, qui empêche un colmatage des branchies par la matière en suspension.

En avril 1993, au niveau de la structure aquacole, l'analyse des sédiments indique un pourcentage de matière organique atteignant une valeur de 10,0 (aux stations 3, 7, 16 et 19, on trouve respectivement 7,4 %, 9,4 %, 8,1 % et 4,5 %) ; on observe de nouveau une diminution drastique de la richesse spécifique sous l'élevage de poissons (fig. 9) ; la diversité et l'équitabilité très faibles (0,43 bits et 0,13 respectivement) traduisent des peuplements déséquilibrés, immatures. Contrairement au mois d'octobre, on constate une dominance numérique et pondérale des polychètes détritivores (fig. 10, 11) ; cette dominance est le fait de *C. capitata*, avec 5880 ind.m⁻² (fig. 12). La polychète *M. fuliginosus* est présente sous l'élevage avec 40 ind.m⁻² ; elle est également considérée comme un indicateur de pollution organique, en association fréquente avec *C. capitata*. En ce qui concerne les mollusques, *H. incrassata* reste dominant.

A 50 m des cages piscicoles (station 7), le peuplement est déjà plus diversifié d'un point de vue trophique (fig. 9, 10), ce qui traduit un retour à une situation normale.

DISCUSSION

Les résultats obtenus au niveau des élevages intensifs de l'étang de Thau et de la baie de Kalloni montrent que les modifications sont maximales au droit des structures d'élevages.

Dans l'étang de Thau, la richesse spécifique est globalement plus faible sous les tables conchylicoles qu'à leur voisinage ; sauf lorsque l'abondance (comme en février) des coquilles vides (huîtres, moules), naturellement accumulées dans les sédiments superficiels, fournit un milieu favorable aux espèces colonisant les substrats durs et à la flore associée ; en effet, les pélécyopodes *Venerupis aureus*, *Chlamys glabra*, *Crassostrea gigas*, *Parvicardium exiguum*, les mytilidés tels *Modiolus adriaticus*, *Mytilus galloprovincialis*, *Musculus marmoratus*, les crustacés appartenant aux familles des caprellidés, aoridés, tanaïdés, les isopodes *Janira maculosa* et *Cymodoce truncata*, les polychètes *Platynereis dumerilii*, *Polymnia nebulosa*, *Eulalia (Eumida) sanguinea*, les syllidés du genre *Syllis*, *Grubea limbata*, *Magalia perarmata*, les serpules *Hydroides uncinata* et *Pomatoceros triqueter*, etc... sont particulièrement abondants dans le biofouling des huîtres (une étude de ce biofouling est actuellement en préparation dans le cadre de la thèse de N. Lamy). Cette superposition des peuplements fait penser à une disposition en "éléments de mosaïques" qui se rencontre là où des obstacles font écran à la circulation des eaux (Bellan *et al.* 1980) ; on peut ainsi mettre en évidence une zone polluée dont le peuplement est dominé par *C. capitata* et *N. caudata* et une zone subnormale présentant un peuplement à *V. aureus*.

Il ressort de l'étude que pour une table se situant en limite externe de la zone conchylicole, le développement de *C. capitata* et des détritivores est plus prononcé sous la structure qu'au voisi-

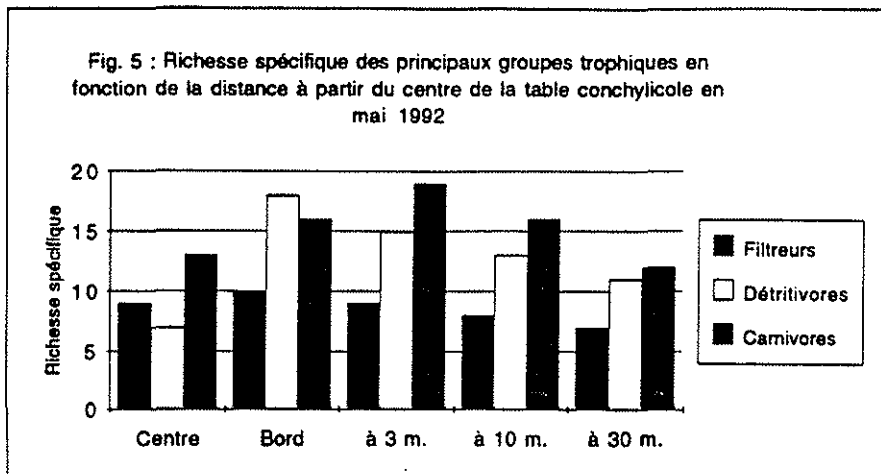


Fig. 5 : Richesse spécifique des principaux groupes trophiques en fonction de la distance à partir du centre de la table conchylicole en mai 1992
 Fig. 5 : Distribution of number of species of the main feeding groups, with the distance from the oyster structure centre, in may 1992

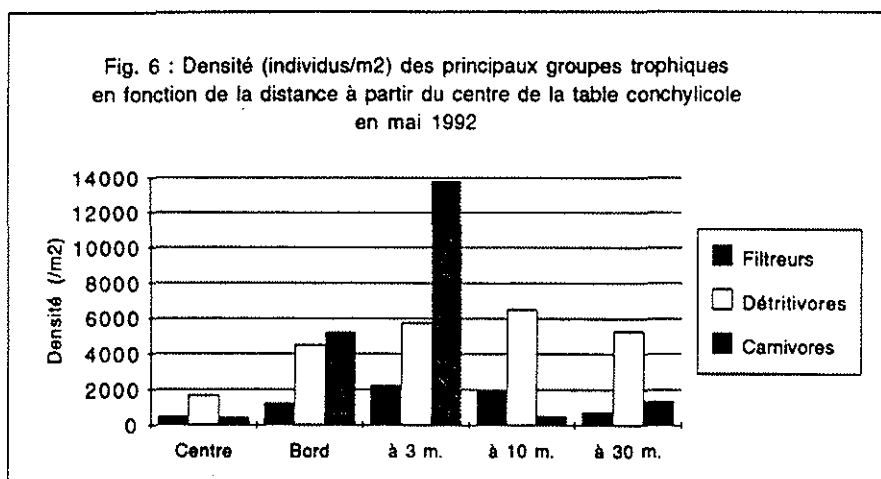


Fig. 6 : Densité (individus/m²) des principaux groupes trophiques en fonction de la distance à partir du centre de la table conchylicole en mai 1992
 Fig. 6 : Density (number of individuals per m²) of the main feeding groups, with the distance from the oyster structure centre, in may 1992

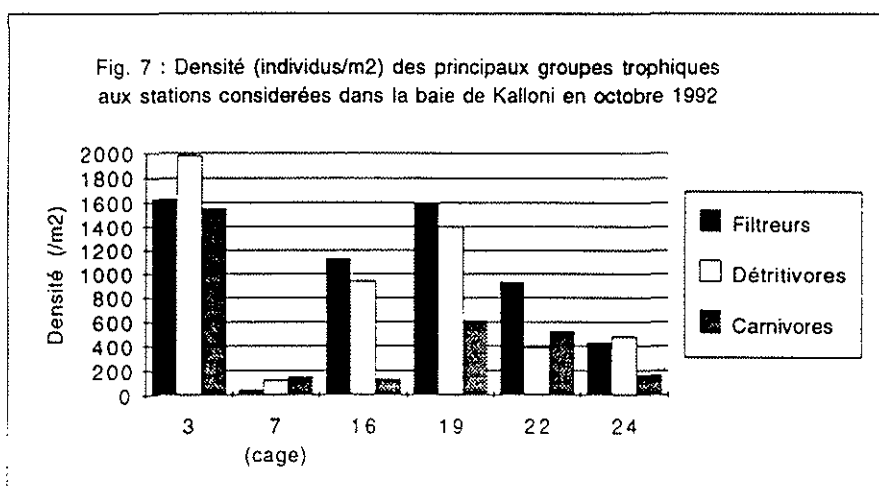


Fig. 7 : Densité (individus/m²) des principaux groupes trophiques aux stations considérées dans la baie de Kalloni en octobre 1992
 Fig. 7 : Density (number of individuals per m²) of the main feeding groups in the bay of Kalloni, in october 1992

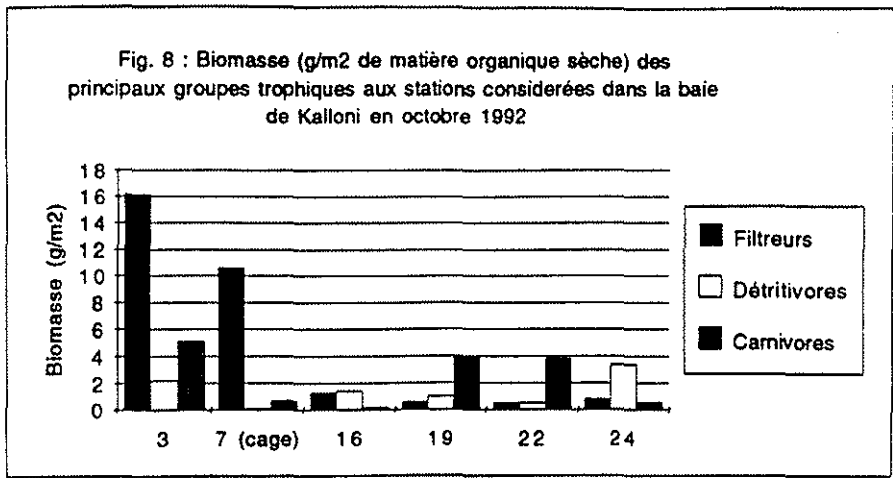


Fig. 8 : Biomasse (g/m² de matière organique sèche) des principaux groupes trophiques aux stations considérées dans la baie de Kalloni en octobre 1993

Fig. 8 : Biomass distribution (dry weight in grammes per m²) of the main feeding groups in the bay of Kalloni, in october 1992

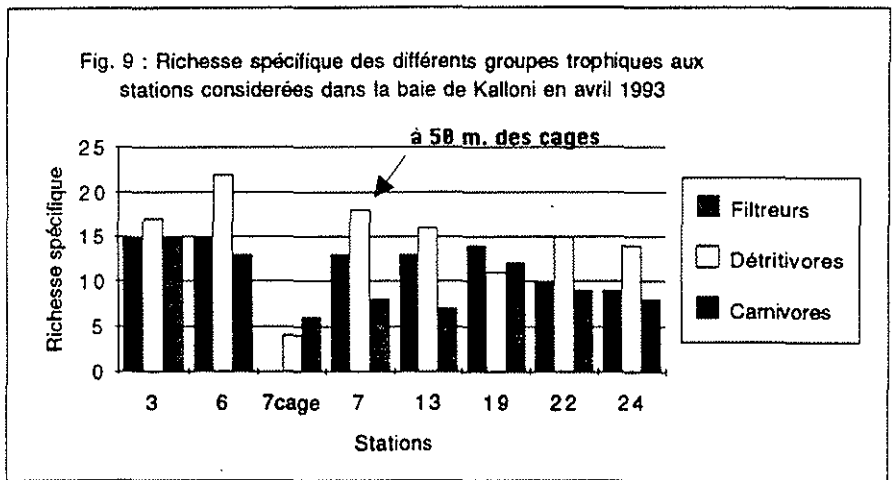


Fig. 9 : Richesse spécifique des différents groupes trophiques aux stations considérées dans la baie de Kalloni en avril 1993

Fig. 9 : Distribution by number of species of the main feeding groups in the bay of Kalloni, in april 1993

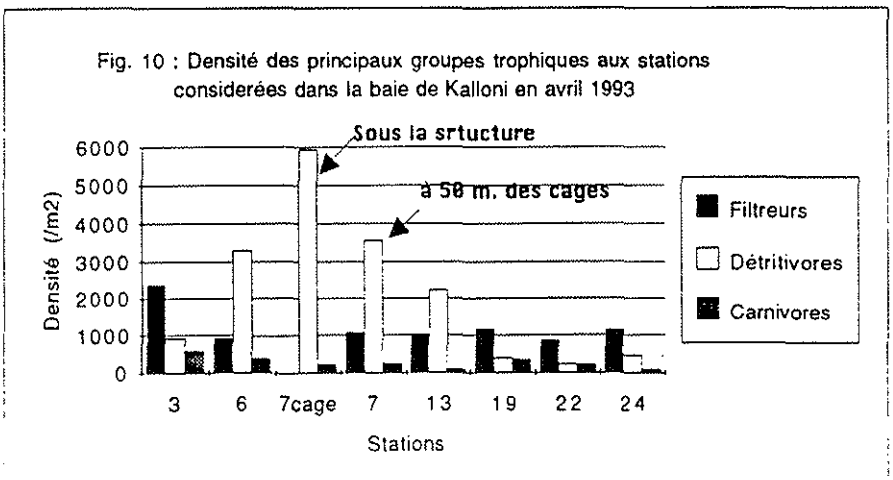


Fig. 10 : Densité des principaux groupes trophiques aux stations considérées dans la baie de Kalloni en avril 1993

Fig. 10 : Distribution by density (number of individuals per m²) of the main feeding groups in the bay of Kalloni, in april 1993

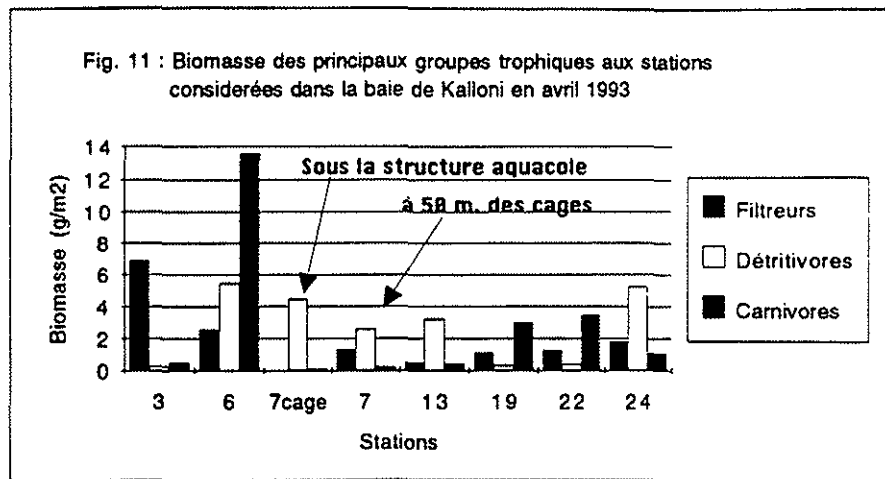


Fig. 11 : Biomasse des principaux groupes trophiques aux stations considérées dans la baie de Kalloni en avril 1993

Fig. 11 : Biomass distribution (dry weight in grammes per m²) of the main feeding groups in the bay of Kalloni, in april 1992

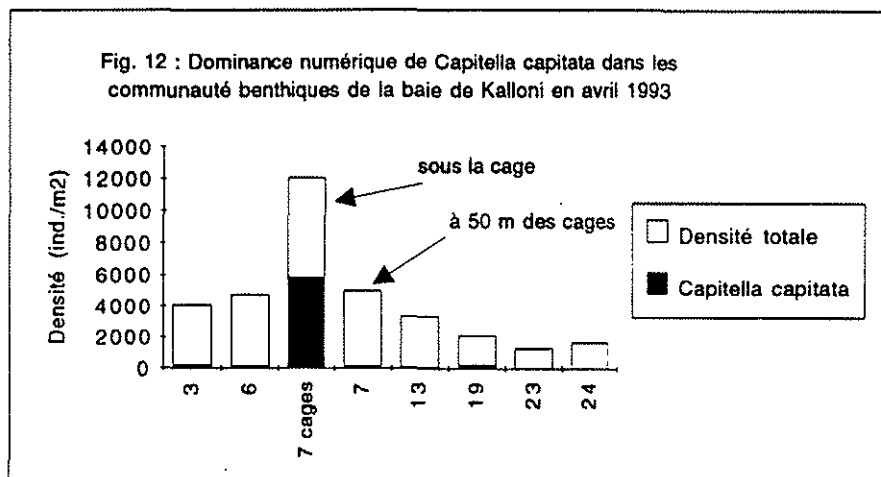


Fig. 12 : Dominance numérique de *Capitella capitata* dans les communautés benthiques de la baie de Kalloni en avril 1993

Fig. 12 : Dominance of *Capitella capitata*, in terms of numbers of individuals in benthic communities in the bay of Kalloni, in april 1993

nage. Lorsque la table se trouve en position interne dans la zone conchylicole, le "pic" des indicateurs d'engraissement organique et des détritivores est déplacé vers le milieu du chenal intertable, ce qui reflète l'effet du vannage limitrophe, par les courants, de la matière organique qui provient des tables voisines et qui s'accumule dans le chenal.

Une récente étude (Guelorget *et al.*, 1994) montrait que les peuplements de l'étang de Thau (hors des zones d'élevage) sont largement dominés, en terme de biomasse, par les pélecypodes filtreurs ; au contraire, sous les tables étudiées, les détritivores et/ou les carnivores dominent.

Dans la baie de Kalloni, l'apport exagéré de matière organique se traduit sous l'élevage par une diminution drastique de la richesse spécifique, avec un développement prononcé des détritivores aux dépens des autres groupes trophiques ; les espèces rencontrées (*C. capitata*, *M. fuliginosus*) sont indicatrices ou "sentinelles" d'un engraissement organique du sédiment sous les cages ; Tsutsumi *et al.* (1990) ont également observé cette prolifération de *C. capitata* sous une ferme piscicole au Japon.

Cependant la bathymétrie (18 m de profondeur) et l'hydrodynamisme importants (Millet, 1991) qui règnent au niveau de la ferme piscicole de Kalloni font que la matière organique est rapidement dispersée vers la passe par les courants : à 50 m des cages (station 7), la proportion des principaux groupes trophiques (détritivores, suspensivores et carnivores) est déjà plus équilibrée.

Le changement de la structure trophique des peuplements face aux élevages intensifs étudiés dans l'étang de Thau et la baie de Kalloni semble similaire à la réaction des peuplements face aux émissaires urbains, portuaires ou industriels (Reish, 1972/1986 ; Glémarec & Hily, 1981 ; Hily, 1983, 1985 ; Planas & Mora, 1987 ; Mora *et al.*, 1989 ; Fallesen, 1990) ainsi Hily (1983) répartit 5 groupes trophiques en rade de Brest sur un gradient de pollution organique, avec développement des déposivores (comme *C. capitata*) face à l'excès de matière organique. La prolifération de *C. capitata* dans des zones d'engraissement organique est rapportée par de nombreux auteurs (Bonvicini Pagliai & Cognetti, 1982 ; Bellan, 1984 ; Castelo & Mora, 1984 ; Hily *et*

al., 1986 ; Planas & Mora, 1986 ; Roper *et al.*, 1989 ; Ros & Cardell, 1990 ; Tsutsumi, 1990 ; ...). La forte représentation des carnivores sous les élevages aquacoles de Thau et de Kalloni confirme la tolérance (ou l'indifférence) des prédateurs face à l'excès de matière organique (Glémarec *et al.*, 1980 ; Pearson *et al.*, 1982).

CONCLUSION

Dans les deux sites étudiés, l'impact d'un élevage intensif de mollusques ou de poissons se traduit au niveau des peuplements benthiques de substrat meuble (*sensu-stricto*) par un appauvrissement de la richesse spécifique et un développement prononcé d'espèces indicatrices d'enrichissement organique, notamment *C. capitata*. Au niveau trophique, un changement s'opère au dépens des filtreurs (suspensivores ou *suspension-feeders*). La réaction des peuplements benthiques apparaît universelle face à l'enrichissement organique d'un sédiment meuble en milieu littoral.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BELLAN, G., 1984. Indicateurs et indices biologiques dans le domaine marin. *Bull. Ecol.*, 15 : 13-20.

BELLAN, G., BELLAN-SANTINI, D. & PICARD, J., 1980. Mise en évidence de modèles éco-biologiques dans des zones soumises à perturbations par matières organiques. *Oceanol. Acta*, 3 : 383-390.

BONVICINI PAGLIAI, A. M. & COGNETTI, G., 1982. Ecology of polychaetes in the Orbetello lagoon (Tuscany). *Boll. Zool.*, 49 : 51-60.

DUTRIEUX, E., 1993. Inventaire des moyens de mesure de la qualité des plans d'eau lagunaires : les indicateurs biologiques benthiques. Rapport IARE, 133 pp.

FALLESEN, G., 1990. How sewage discharge, terrestrial run-off and oxygen deficiencies affect the bottom fauna in Arhus Bay, Denmark. In : Marine eutrophication and population dynamics, Ed. COLOMBO, *et al.* : 25th European Marine Biology Symposium (p. 29-33).

GEHANT, P. & JEANNERET, H., 1984. La macrofaune benthique de l'étang de Thau : approche biocoénotique. Thèse USTL, Montpellier.

GLÉMAREC, M. & HILY, C., 1981. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. *OEcol. Applic.*, 2 : 139-150.

GLÉMAREC, M., HILY, C., HUSSENOT, E., LE GALL, C. & LE MOAL, Y., 1980. Recherches sur les indicateurs biologiques en milieu sédimentaire marin. In : Colloque "Recherches sur les indicateurs biologiques", A.F.I.E., Grenoble, XI-80.

GUELORGET, O. & PERTHUISOT, J.P., 1992. Paralic ecosystems. Biological organization and functioning. *Vie Milieu*, Numéro spécial Lagunes, 42 : 215-251.

HILY, C., 1985. Ecologie de la macrofaune benthique dans les sédiments du port de Brest pollués par la matière organique. *Océanis*, 11 : 263-276.

HILY, C., 1983. Modifications de la structure écologique d'un peuplement de *Melinna Palmata* (Annélide-Polychète) soumis aux effluents

urbains et industriels en rade de Brest. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 59 : 37-56.

HILY, H., LE BRIS, H. & GLÉMAREC, M., 1986. Impacts biologiques des émissaires urbains sur les écosystèmes benthiques. *Océanis*, 12 : 419-426.

LEFEBVRE, A., 1993. Dynamique spatiale et temporelle d'un écosystème paralic méditerranéen : la baie de Kalloni- Hydrologie et Phytoplancton. Mémoire H.P.H.E., Montpellier., 36 pp.

MORA, J., PLANAS, M. & SILVA R., 1988. Impacto de la contaminación organica en la ensenada de Lourizan (Proyecto ESCORP). I El medio físico y la macrofauna bentónica. *Cah. Biol. Mar.*, 30 : 181-199.

PEARSON, T.H. & ROSENBERG, R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 16 : 229-311.

PERES, J.M. & PICARD, J., 1964. Nouveau manuel de la bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Recl. Trav. St. mar. Endoume*, 31 (47) : 1-137.

PLANAS, M. & MORA, J., 1987. Estado de conocimientos actual del bentos en zonas orgánicamente enriquecidas. *Thalassas*, 5 : 125-134.

PLANAS, M. & MORA, J., 1988. Impacto de la contaminación organica en la ensenada de Lourizan (Proyecto ESCORP). III Aspectos cuantitativos de la dinamica poblacional del macrobentos. *Thalassas*, 6 : 15-22.

QIAN, P.Y. & CHIA, F.S., 1989. Effects of food concentration on larval growth and development of two polychaetes worms, *Capitella capitata* (Fabricius) and *Polydora ligni* (Webster). 48 *Bull. Mar. Sci.* : 477-484.

REISH, D.J., 1986. Benthic invertebrates as indicators of marine pollution : 35 years of study. In : IEE Oceans conference Proceedings, Washington, D.C. : 885-888

RODRIGUEZ CASTELO, E. & MORA, J., 1984. Introducción al estudio de una dinamica de poblaciones bentónicas en fangos infralitorales orgánicamente enriquecidos. (Ria de Pontevedra, NW Spain). In : *Cuadernos da Area de ciencias marinas*, Seminario de Estudios Galegos, 1 : 291-302.

ROPER, D.S., SMITH D.G. & READ, G.B., 1989. Benthos associated with two New Zealand coasta outfalls. *N.Z.Jl.Mar. Freshwat. Res.*, 23 : 295-309.

ROS, J. & CARDELL, M.J., 1990. Seasonal distribution pattern of polychaetes from a heavily polluted coastal area (Barcelona, NE Spain, NW Mediterranean). In : Marine eutrophication and population dynamics, Ed. Colombo, *et al.* : 25th European Marine Biology Symposium (p. 101-110).

SANDERS, H.L., 1968. Marine benthic diversity : a comparative study. *The Am. Nat.*, 102, (925) : 243-282.

TSUTSUMI, H., 1990. Population persistence of *Capitella sp.* (*Polychaeta, Capitellidae*) on a mud flat subject to environmental disturbance by organic enrichment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 63 : 147-156.

TSUTSUMI, H., KIKUCHI, T., TANAKA, M., HIGASHI, T., IMASAKA, K. & MIYAZAKI, M., 1991. Benthic faunal succession in a cove organically polluted by fish farming. *Mar. Poll. Bull.*, 23 : 233-238.



