



HAL
open science

DONNÉES PRÉLIMINAIRES SUR L'ORGANISATION TROPHIQUE D'UN PEUPLEMENT BENTHIQUE MARIN

Guy Bachelet

► **To cite this version:**

Guy Bachelet. DONNÉES PRÉLIMINAIRES SUR L'ORGANISATION TROPHIQUE D'UN PEUPLEMENT BENTHIQUE MARIN. Vie et Milieu / Life & Environment, 1981, 31, pp.205 - 213. hal-03010354

HAL Id: hal-03010354

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03010354v1>

Submitted on 17 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

DONNÉES PRÉLIMINAIRES SUR L'ORGANISATION TROPHIQUE D'UN PEUPEMENT BENTHIQUE MARIN

Guy BACHELET

Institut de Biologie marine
Université de Bordeaux I, 33120 ARCACHON

ORGANISATION TROPHIQUE
BENTHOS
ÉVOLUTION SAISONNIÈRE

RÉSUMÉ. — L'auteur décrit l'organisation trophique d'un peuplement côtier d'invertébrés benthiques au sein d'une communauté à *Abra alba* établie sur des fonds de sables fins à l'embouchure de l'estuaire de la Gironde. Globalement, le peuplement présente une dominance de dépositivores de surface et d'espèces à régime mixte dépositivore/suspensivore, ainsi qu'une carence en suspensivores stricts. Cette structure paraît liée à la turbidité du milieu et à la nature envasée du substrat. Au cours de l'année, de nettes fluctuations de dominance numérique sont mises en évidence. Cette dominance, qui intéresse alternativement trois groupes trophiques (dépositivores de surface, suspensivores/dépositivores, carnivores), correspond à diverses phases successives de recrutement. Plusieurs hypothèses sont formulées pour expliquer l'évolution annuelle observée.

TROPHIC ORGANIZATION
BENTHOS
SEASONAL EVOLUTION

ABSTRACT. — Trophic organization of a coastal benthic invertebrate assemblage is described in an *Abra alba* community established on muddy fine sands in the Gironde estuary inlet. On the whole, the structure of the community is characterized by a dominance of surface deposit feeders and a mixed group composed of deposit/suspension feeders, and a deficiency in true suspension feeders. This structure appears to be connected with turbidity and the muddy state of the substratum. In the course of the year, strong fluctuations in numerical dominance occur. This dominance concerns three trophic groups (surface deposit feeders, suspension/deposit feeders, carnivores) and is involved by successive recruitment phases. Several hypothesis are formulated to explain the observed yearly evolution.

INTRODUCTION

L'approche dynamique de l'étude des communautés benthiques marines en milieu estuarien ou lagunaire et en zone côtière permet de mettre en évidence l'existence de fluctuations temporelles de forte amplitude au sein des peuplements. Les phénomènes saisonniers liés à la reproduction et au recrutement (incorporation massive puis mortalité subséquente des recrues) sont reconnus jouer un rôle primordial dans ces pulsions périodiques (Thorson, 1966; Pérès, 1971; Massé, 1972; Boesch *et al.*, 1976; Glémarec, 1979). A cette dynamique saisonnière de la structure des communautés benthiques, vient se superposer une variabilité à plus long terme où, aux

fluctuations régulières et prévisibles (reproduction, mortalité), s'ajoutent des perturbations aperiodiques de type mésologique (Pérès, 1971; Massé, 1972; Santos et Bloom, 1980). L'existence de variations saisonnières de forte amplitude au sein des peuplements benthiques implique un problème de disponibilité et de répartition des ressources trophiques. Dans les zones côtières et estuariennes, il est généralement admis que ces ressources sont excédentaires et ne constituent donc pas un facteur limitant à l'expansion des populations. Une double question se pose alors : de forts recrutements de juvéniles ou des afflux saisonniers d'espèces migratrices impliquent-ils une perturbation de l'organisation trophique du système benthique, et, dans l'affirmative, s'agit-il d'une rupture passagère ou persistante des relations trophiques ?

Ces problèmes sont abordés au travers d'échantillonnages préliminaires effectués durant une année au large de l'estuaire de la Gironde, dans le cadre d'une étude d'impact de travaux de dragages sur le milieu biologique.

MÉTHODES

Les peuplements étudiés sont situés sur la bande côtière du plateau continental Sud-Gascogne, face à l'embouchure de l'estuaire de la Gironde. Après une cartographie préalable de cette zone (Cornet, 1979), 4 stations ont été sélectionnées (Fig. 1), localisées par 16 à 39 m de profondeur, dans la zone de circulation des eaux estuariennes de la Gironde dont le panache turbide se dirige vers le Pertuis de Maumusson au nord et dont une partie est reprise par le courant de dérive littorale nord-sud (Castaing *et al.*, 1979). Le sédiment est constitué par des sables fins plus ou moins envasés, les « sables gris » (Lagardère, 1972), de médiane comprise entre 70 et 360 μm .

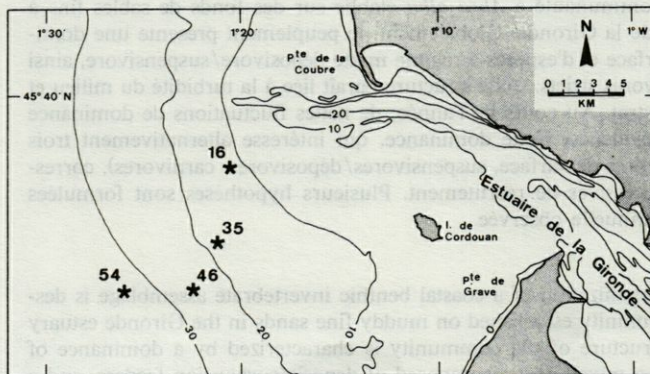


Fig. 1. — Localisation des stations d'échantillonnage.
Location of the sampling stations.

L'échantillonnage a été effectué à la benne B.S.A. (Bouchet, 1971) (4 prélèvements de 0,25 m² chacun par station) et au moyen d'une drague quantitative de type Sanders (taille de l'échantillon variable : 5 à 50 m²). La maille de tamisage utilisée était de 1 mm. Les résultats présentés ont été obtenus lors de 7 missions (mai, juin, août, octobre, novembre 1979, avril et juin 1980) réalisées à bord du navire « Gardour » du Port Autonome de Bordeaux, et correspondent aux valeurs moyennes établies sur l'ensemble des 4 stations.

RÉSULTATS

1. Structure et dynamique saisonnière des peuplements

Les peuplements étudiés appartiennent dans leur ensemble à la « *Syndosmya* (= *Abra*) community » (Thorsen, 1957) établie sur fonds vaseux ou mixtes en zone

côtière, et plus particulièrement, au faciès d'envasement à *Ophiura texturata* et *Pharus legumen* de la communauté des sables fins infralittoraux à *Venus striatula* et *Macra corallina* (Glémarec, 1973). Ils sont la continuité des peuplements de sables de remise en suspension et sables de charriage à *Tellina fabula* et *Diastylis bradyi* décrits par Lagardère (1972) au nord de la Gironde. Les apports d'éléments fins (pélites) et de matière organique par les eaux estuariennes provoquent la prolifération de certaines espèces sabulicoles tolérantes (*Diopatra neapolitana*, *Ampharete grubei*, *Magelona papillicornis*, *Pharus legumen*) ou ubiquistes (*Glycera convoluta*, *Abra alba*, *Owenia fusiformis*, *Ophiura texturata*), auxquelles se joignent des *Capitella f. capitata* qui témoignent généralement de la présence de détritiques organiques.

L'évolution annuelle des peuplements est caractérisée par une variation saisonnière de forte amplitude des paramètres de structure de la communauté (en accord avec Watling (1975), une signification particulière a été attribuée aux termes « structure » et « organisation ». Bien qu'interdépendants, ces termes constituent en effet des concepts distincts. La structure est une description de l'arrangement des éléments constitutifs d'une communauté (individus) en catégories distinctes (espèces ou groupements d'espèces), alors que l'organisation est une évaluation des relations fonctionnelles entre ces catégories. Selon ces définitions, la diversité et la dominance sont des mesures de la structure, les flux d'énergie et les relations trophiques sont des mesures de l'organisation. Les effectifs subissent une fluctuation marquée : malgré l'absence d'échantillonnages hivernaux dans la séquence des prélèvements, l'amplitude des variations peut être évaluée selon un rapport voisin de 1 en hiver à 5 en été (Fig. 2 a), en fonction de données antérieures obtenues par Cornet (1979). Les densités atteignent leur valeur maximale en juin (6077 individus.m² à la station 46) à la suite du recrutement des juvéniles et d'une augmentation du nombre d'espèces présentes (109 en août 1979 contre 74 en avril 1980). Cet accroissement de la richesse spécifique (Fig. 2b) est provoqué par l'arrivée d'espèces migratrices, notamment des Amphipodes suprabenthiques, par l'apparition d'espèces annuelles et par celle d'un faciès à épifaune (*Ectopleura dumortieri* et *Electra pilosa*) riche en espèces associées (Lagardère et Tardy, 1980). Les densités retournent à leur niveau minimal au printemps, par suite des mortalités hivernales.

La dominance numérique, mesurée par l'indice de Mc Naughton (1967), est toujours relativement forte (52 à 69%) compte tenu de la richesse spécifique, avec des maxima atteignant 90% (station 54, juin 1980). La diversité spécifique est également élevée (indice de Shannon = 2.68 à 3.62), subissant des variations inverses à celles de l'indice de dominance.

2. Organisation trophique des peuplements

Les critères de classement d'une espèce dans un groupe trophique donné ont trait autant aux caractéris-

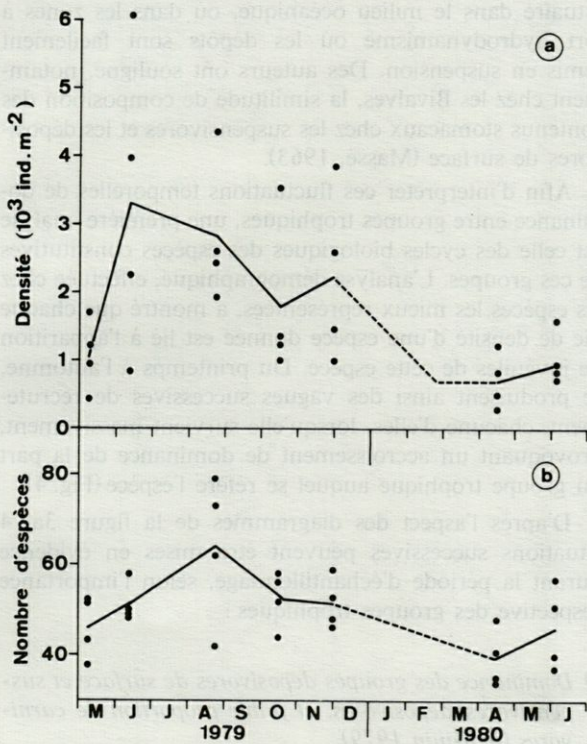


Fig. 2. - Évolution saisonnière de la densité (a) et de la richesse spécifique (b). Chaque point représente la valeur moyenne par station. La courbe passe par les valeurs moyennes des 4 stations.

Seasonal evolution of density (a) and species richness (b). Each point represents the average value for each station. The curve follows the average values of the 4 stations.

tiques de l'espèce elle-même (morphologie des organes collecteurs de la nourriture, mode d'utilisation de ces organes) qu'à celles de la nourriture (nature, origine, position par rapport à l'interface eau-sédiment). Basée sur ces critères, la classification établie par Blegvad (1914) et généralisée à divers types de fonds par Hunt (1925) a été, à la suite de ces auteurs, largement appliquée *in extenso* ou avec de légères modifications. Selon la nomenclature de Hunt, 4 groupes trophiques fondamentaux peuvent ainsi être individualisés en substrat meuble : 1) les filtreurs ou suspensivores; 2) les mangeurs de dépôts, triant (sélectifs) ou non (limivores) leur nourriture; 3) les herbivores ou brouteurs de végétaux; 4) les carnivores *sensu lato* (prédateurs, nécrophages et omnivores). La répartition par groupe trophique des espèces inventoriées dans cette étude a été effectuée d'après diverses données de la littérature (Tabl. I). Bien que les fonctions attribuées aux diverses espèces procèdent de travaux effectués ailleurs, sur des sites éloignés, il a été admis que les sources de nourriture étaient identiques à celles servant de support à ces travaux et que les espèces exploitaient ces ressources de la même manière. La classification de Hunt a été modifiée par l'absence d'herbivores et par la scission, d'une part des « carnivores » en carnivores stricts et en omnivores, des mangeurs de dépôts d'autre part en deux groupes, selon la position

Espèces	Phylum	\bar{N}	Groupe trophique	Sources
1. <i>Abra alba</i> (Wood)	MOL	411.5	DS	1,5
2. <i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	POL	312.4	S/DS	4,7
3. <i>Ophiura texturata</i> Lamarck	ECH	174.6	C	6
4. <i>Magelona papillicornis</i> Müller	POL	170.4	DS	7
5. <i>Capitella f. capitata</i> (Fabricius)	POL	152.2	DSS	7
6. <i>Ampharete grubei</i> Malmgren	POL	99.8	DS	7
7. <i>Lagis koreni</i> (Malmgren)	POL	46.6	DSS	7
8. <i>Diopatra neapolitana</i> Delle Chiaje	POL	35.4	O	7
9. <i>Glycera convoluta</i> Keferstein	POL	31.8	C	7
10. <i>Diastylis bradyi</i> Norman	CUM	27.0	DS	1,3
11. <i>Nephtys hombergii</i> Aud. et M. Edw.	POL	26.4	C	7
12. <i>Acrocnida brachiata</i> (Montagu)	ECH	23.7	C	-
13. <i>Diplocirrus glaucus</i> Haase	POL	18.2	DS	7
14. Actinies indét.		15.5	C	1
<i>Ampelisca spinimana</i> Chevreux	AMP	15.5	S/DS	1,2,3
16. <i>Philine aperta</i> L.	MOL	13.6	C	3,4
<i>Phaxas pellucidus</i> (Pennant)	MOL	13.6	S	1
18. <i>Schistomysis</i> sp.	MYS	9.5	S/DS	8
19. <i>Pharus legumen</i> (L.)	MOL	9.3	S	-
20. <i>Spiophanes bombyx</i> (Claparède)	POL	9.0	DS	7
21. <i>Mysella bidentata</i> (Montagu)	MOL	8.9	S	6
22. <i>Maetra corallina</i> (L.)	MOL	8.5	S	1
23. <i>Lanice conchilega</i> (Pallas)	POL	8.1	DS	7
24. <i>Stylarioides monilifer</i> Delle Chiaje	POL	7.8	DS	7
25. <i>Fabulina fabula</i> (Gmelin)	MOL	7.4	DS	1,5
26. Némertes indét.		5.9	C	1
<i>Philocheras trispinosus</i> (Hailstone)	DEC	5.9	C	1
28. <i>Bodotria scorioides</i> (Montagu)	CUM	5.5	DS	1,3
29. <i>Asterias rubens</i> L.	ECH	4.9	C	1
30. <i>Pariambus typicus</i> (Kröyer)	AMP	4.7	DS	-

Tabl. I. - Densité moyenne (\bar{N}) par m² des 30 premières espèces classées par ordre d'abondance. Groupes trophiques : voir légende fig. 3. Phylums : AMP = Amphipodes, CUM = Cumacés, DEC = décapodes, ECH = Echinodermes, MOL = Mollusques, MYS = Mysidacés, POL = Polychètes. Sources bibliographiques : 1, HUNT (1925); 2, ENEQUIST (1949); 3, MASSÉ (1963); 4, BAGGE (1969); 5, POHLO (1969); 6, WOLFF (1973); 7, FAUCHALD et JUMARS (1979); 8, MAURER *et al.* (1979).

Average density (\bar{N}) per m² of the 30 first ranked species. Trophic groups : see legend figure 3. Phylums : AMP = Amphipoda, CUM = Cumacea, DEC = Decapoda, ECH = Echinodermata, MOL = Mollusca, MYS = Mysidacea, POL = Polychaeta.

des dépôts par rapport à la surface du sédiment. 5 groupes trophiques ont donc été retenus :

a) les suspensivores, qui filtrent le matériel en suspension (plancton et matière particulaire) dans la colonne d'eau sus-jacente au sédiment; il s'agit essentiellement de Bivalves (*Montacutidae*, *Solenidae*, *Macluridae*, *Veneridae*);

b) les mangeurs de dépôts de surface, ou « dépositivores » selon un néologisme utilisé par Glémarec (1979), qui se nourrissent à l'interface eau-sédiment en collectant des particules organiques déposées, des bactéries, des débris végétaux, des Diatomées benthiques, etc; ce groupe renferme des Polychètes (*Neanthes*, *Spionidae*, *Magelona*, *Stylarioides*, *Diplocirrus*, *Ampharete*, *Lanice*), des Mollusques (*Nucula*, *Fabulina*, *Abra*), les Cumacés et la plupart des Amphipodes;

c) les dépositives de subsurface, vivant enfouis dans le substrat en ingérant des détritiques non vivants, des microorganismes et la méiofaune; ce sont les *Capitellidae*, *Lagis*, *Echinocardium*, divers Amphipodes (*Lysianassidae*, *Harpinia*, *Stenothoe*). La séparation réalisée entre ce groupe et le précédent repose sur une distinction entre dépôts de surface et dépôts subsuperficiels, en raison de la dégradation plus avancée de la matière organique à l'intérieur du sédiment et des phénomènes plus généraux liés à la bioturbation (Rhoads *et al.*, 1978);

d) les carnivores, regroupant carnivores stricts et nécrophages: Actinies, Némertes, Décapodes, Astérides, Ophiurides, la plupart des Polychètes errantes, divers Gastropodes. Ce groupe comprend uniquement les prédateurs invertébrés benthiques ou suprabenthiques, l'ichtyofaune prédatrice faisant l'objet d'autres travaux (Sorbe, 1981).

e) les omnivores, représentés principalement par l'Annélide *Diopatra neapolitana*.

Deux groupes trophiques regroupent l'essentiel des espèces: les dépositives de surface (55 espèces) et les carnivores (57 espèces). Les suspensives ne regroupent que 19 espèces, les dépositives de subsurface 14, les omnivores 4. Outre les 5 groupes principaux, il convient de distinguer un groupe d'espèces capables de se nourrir indifféremment de suspensions et de dépôts de surface, riche de 12 unités, dont les mieux représentées sont les Amphipodes *Ampeliscidae*, les Mysidacés et la Polychète tubicole *Owenia fusiformis*.

Six espèces exercent une dominance numérique proche de 75% (Tabl. I). Hormis l'Ophiure prédatrice *Ophiura texturata*, il s'agit essentiellement d'espèces dépositives: *Abra alba*, *Magelona papillicornis*, *Ampharete grubei* (dépositives de surface), *Capitella f. capitata* (dépositives de subsurface) et *Owenia fusiformis* (filtreur-dépositives). Les *Abra* et *Owenia* constituent à elles seules 41% en moyenne du peuplement.

3. Évolution saisonnière de l'organisation trophique

L'évolution saisonnière des effectifs de chaque groupe trophique, en pourcentage de la densité totale, fait ressortir des changements temporels de dominance (Fig. 3a). La dominance numérique est partagée successivement entre 3 groupes: les dépositives de surface de mai à novembre 1979, les carnivores en avril 1980, et le type mixte suspensive/dépositives de surface en juin 1980. Confondus en une même entité, les dépositives de surface et les suspensives apparaissent, à quelque époque que ce soit, prépondérants sur l'ensemble des autres groupes. Ce regroupement arbitraire, réalisé par ailleurs par Arntz et Brunswig (1976), semble cependant légitime du fait qu'à l'interface eau-sédiment, beaucoup d'espèces ne font probablement pas une discrimination nette entre matériel en suspension et matériel récemment sédimenté, en particulier dans un environnement turbide tel que celui constitué par le débouché d'un

estuaire dans le milieu océanique, ou dans les zones à fort hydrodynamisme où les dépôts sont facilement remis en suspension. Des auteurs ont souligné, notamment chez les Bivalves, la similitude de composition des contenus stomacaux chez les suspensives et les dépositives de surface (Massé, 1963).

Afin d'interpréter ces fluctuations temporelles de dominance entre groupes trophiques, une première analyse est celle des cycles biologiques des espèces constitutives de ces groupes. L'analyse démographique, effectuée chez les espèces les mieux représentées, a montré que chaque pic de densité d'une espèce donnée est lié à l'apparition de juvéniles de cette espèce. Du printemps à l'automne, se produisent ainsi des vagues successives de recrutement, chacune d'elles, lorsqu'elle survient massivement, provoquant un accroissement de dominance de la part du groupe trophique auquel se réfère l'espèce (Fig. 4).

D'après l'aspect des diagrammes de la figure 3a, 4 situations successives peuvent être mises en évidence durant la période d'échantillonnage, selon l'importance respective des groupes trophiques:

1) Dominance des groupes dépositives de surface et suspensives/dépositives, et faible proportion de carnivores (mai-juin 1979).

La situation en mai 1979, où aucun recrutement net n'est décelable, constitue le point de départ de notre analyse. Le peuplement est caractérisé par une forte proportion de dépositives de surface stricts et de suspensives/dépositives (*Owenia*) dominant nettement les autres groupes, en particulier les carnivores et les dépositives de subsurface, malgré l'abondance des *Capitella*. L'importance respective des divers groupes reste pratiquement inchangée en juin, bien que les populations de dépositives de surface soient rajeunies grâce à de fortes installations de jeunes *Abra alba* et *Owenia fusiformis*. Ce rajeunissement n'altère cependant pas l'équilibre trophique de la communauté benthique, l'apparition des juvéniles de ces espèces compensant la disparition progressive des adultes.

2) Déclin relatif du groupe suspensives/dépositives de surface et rôle accru des carnivores (août-novembre 1979).

Après l'installation printanière des jeunes *Abra* et *Owenia*, le recrutement d'un grand nombre d'espèces se produit en août. C'est le cas en particulier des *Ophiura texturata*, dont la population passe d'un effectif de 30 individus/m² en juin à 540 en août. Joint à un recrutement plus modeste d'autres espèces du même groupe trophique (*Philocheles*, *Philine*), cet afflux de jeunes Ophiures provoque un accroissement très net de la proportion de carnivores. Bien que subissant durant la fin de l'été et l'automne de fortes mortalités chez les espèces déjà installées, le taux de carnivores reste important grâce au recrutement d'autres espèces en novembre (*Acrocera*, *Glycera*, *Nephtys*).

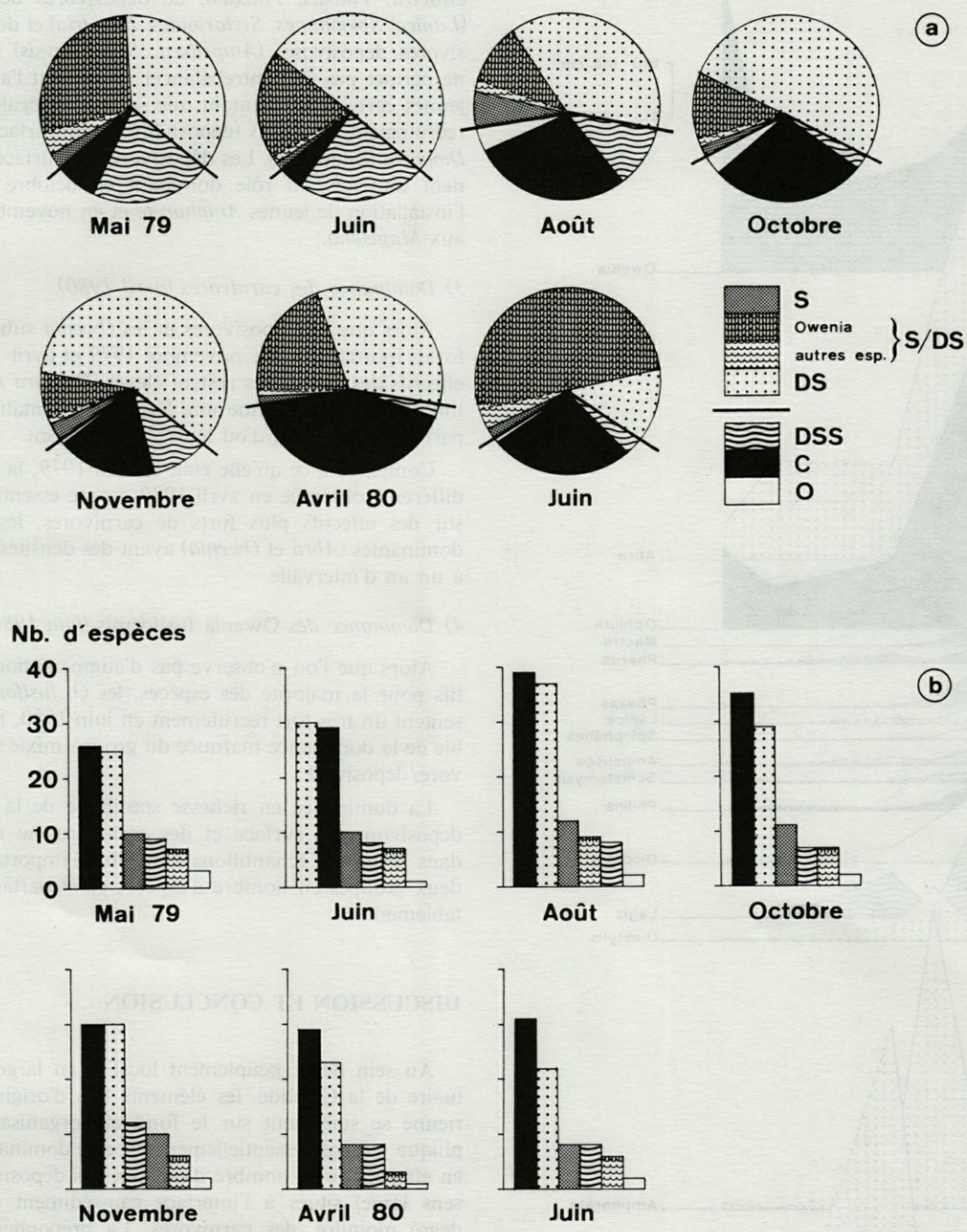


Fig. 3. - Évolution saisonnière : a) des effectifs de chaque groupe trophique, en pourcentage de l'effectif total ; b) des histogrammes du nombre d'espèces par groupe trophique. Abréviations des groupes trophiques : C = carnivores, DS = déposivores de surface, DSS = déposivores de subsurface, O = omnivores, S = suspensivores.

Seasonal evolution : a) of the number of individuals in each trophic group, in percentage of total number of individuals ; b) of the histograms of the number of species in each trophic group. Trophic groups abbreviations : C = carnivores, DS = surface deposit-feeders, DSS = subsurface deposit-feeders, O = omnivores, S = suspension-feeders.

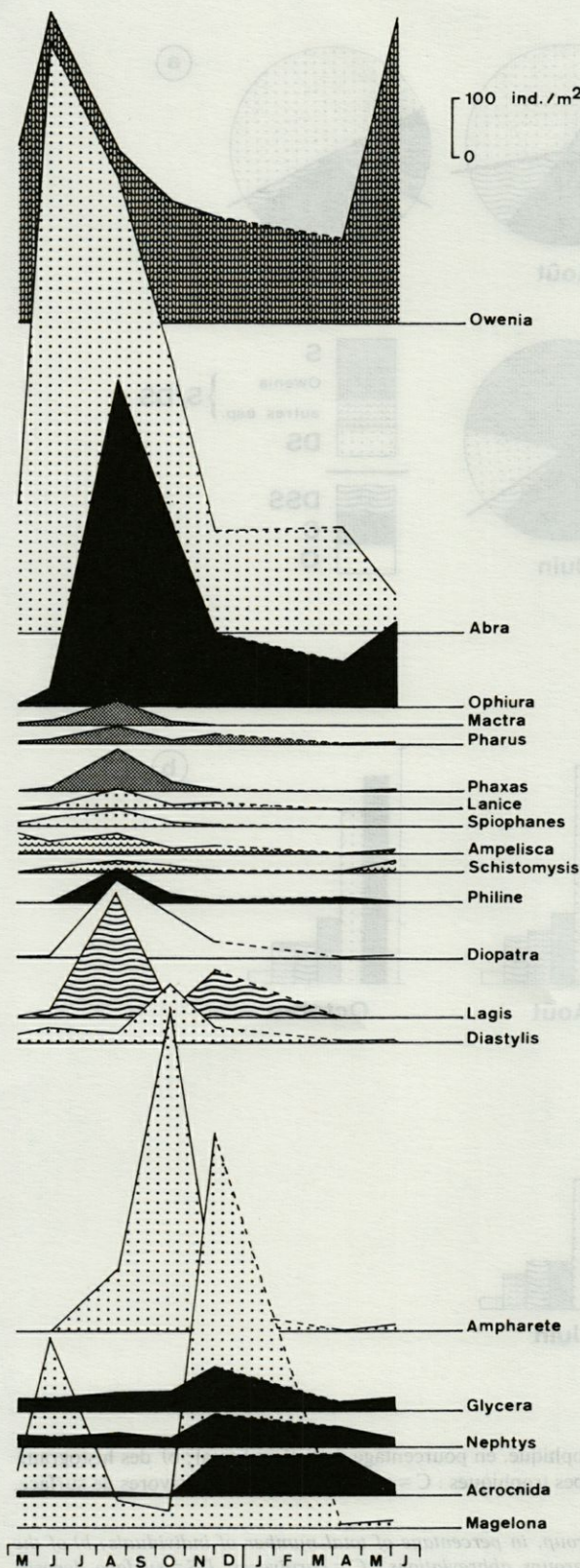


Fig. 4. - Variations numériques saisonnières des principales espèces. mêmes symboles qu'à la figure 3.

Seasonal numerical variations of the main species. Same symbolism as in figure 3.

L'installation modérée de juvéniles de suspensivores (*Mactra*, *Pharus*, *Phaxas*), de déposivores de surface (*Lanice*, *Spiophanes*, *Stylarioides*, *Bodotria*) et de suspensivores/déposivores (*Ampelisca*, *Schistomysis*) en août, ne permet pas de contrebalancer totalement l'apport de jeunes carnivores, d'autant que se produit également le recrutement des *Lagis* (déposivore de subsurface) et des *Diopatra* (omnivore). Les déposivores de surface reprennent toutefois un rôle dominant en octobre grâce à l'installation de jeunes *Ampharete* et en novembre grâce aux *Magelona*.

3) Dominance des carnivores (avril 1980).

Alors que les déposivores et les *Owenia* subissent de fortes mortalités entre novembre 1979 et avril 1980, les effectifs des carnivores restent élevés (*Ophiura texturata* mis à part), avec même une légère augmentation de la part des *Acrocnida*, d'où leur rôle dominant.

Comparée à ce qu'elle était en mai 1979, la situation différente observée en avril 1980 repose essentiellement sur des effectifs plus forts de carnivores, les espèces dominantes (*Abra* et *Owenia*) ayant des densités voisines à un an d'intervalle.

4) Dominance des *Owenia fusiformis* (juin 1980).

Alors que l'on n'observe pas d'augmentation d'effectifs pour la majorité des espèces, les *O. fusiformis* présentent un très fort recrutement en juin 1980, responsable de la dominance marquée du groupe mixte suspensivore/déposivore.

La dominance en richesse spécifique de la part des déposivores de surface et des carnivores se manifeste dans tous les échantillons (Fig. 3b), l'importance des deux groupes en nombre d'espèces étant partagée équitablement.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Au sein de ce peuplement localisé au large de l'estuaire de la Gironde, les éléments fins d'origine estuarienne se stabilisent sur le fond et l'organisation trophique y repose essentiellement sur une dominance, tant en effectifs qu'en nombre d'espèces, des déposivores (au sens large) situés à l'interface eau-sédiment et, à un degré moindre, des carnivores. La prépondérance en mangeurs de dépôts est généralement une constante des peuplements benthiques des eaux côtières et lagunaires placées sous l'influence d'apports sédimentaires continentaux (Bage, 1969; Pearson, 1971; Rosenberg, 1973; Wolff, 1973; Aller et Dodge, 1974; Maurer et al., 1979) ou des zones intertidales (Watling, 1975; Whitlatch, 1977). Cette dominance s'oppose, dans le cas présent, à une pauvreté en suspensivores stricts et en déposivores de subsurface.

L'abondance des déposivores et la carence en suspensivores sur les fonds étudiés résultent de la combinaison de 2 facteurs : turbidité et nature du substrat. La turbi-

dité des eaux au débouché de la Gironde est à l'origine d'une insuffisance de l'échelon primaire du réseau trophique, phénomène mis en évidence d'une manière accrue dans l'estuaire proprement dit (Arzul, 1977), et qui, malgré la dilution dans le milieu marin, est certainement l'une des causes primordiales de la pauvreté du peuplement benthique en suspensivores (faible approvisionnement planctonique, colmatage des organes de la nutrition et de la respiration).

En ce qui concerne l'influence de la nature du substrat, on s'accorde en général à reconnaître une relation fonctionnelle entre la présence de certains groupes trophiques et le sédiment, les suspensivores dominant dans les sédiments sableux, et les dépositives étant mieux représentés en milieu envasé (Sanders, 1958; Rhoads et Young, 1970; Levinton, 1972). Dans le cas présent, la teneur du sédiment en pélites est assez faible (moins de 6%), mais il s'agit d'une valeur globale, obtenue à partir de l'analyse des 20 premiers cm de substrat. Sur quelques échantillons analysés plus finement, le pourcentage de particules fines à l'interface apparaît en fait beaucoup plus élevé, de l'ordre de 20 à 35%, valeur suffisante pour supporter de fortes populations de dépositives. Le faible taux d'envasement du sédiment en profondeur explique la pauvreté en dépositives de subsurface (à l'exception des échantillons de mai et juin 1979 riches en *Capitella f. capitata*, mais cette espèce, en raison de sa faible pénétration, n'exploite pas une tranche importante de substrat) et montre que l'organisation trophique repose surtout sur l'utilisation de la couche de surface, contrairement à des sables plus envasés où apparaissent des genres comme *Clymene*.

Lors d'études quantitatives, les auteurs n'ont généralement pas tenu compte du facteur temps, car il s'agissait pour eux d'établir une cartographie des peuplements d'après les proportions relatives des divers groupes trophiques (Bagge, 1969; Pearson, 1971; O'Connor, 1972; Rosenberg, 1973; Wolff, 1973; Jones, 1973). Par contre, Maurer *et al.* (1979) ont mis en évidence une remarquable constance saisonnière des dépositives, groupe dominant en Baie de Delaware. Pearson et Rosenberg (1978) ont d'autre part étudié sur une période de 10 ans l'influence d'un accroissement du taux de matière organique sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique dans un fjord écossais. L'étude de la dynamique du peuplement ne revêt qu'un caractère préliminaire dans ce travail, en raison de l'absence de prélèvements hivernaux et d'une vérification pluriannuelle des phénomènes. Il a été néanmoins possible de mettre en évidence une alternance de dominance entre les dépositives de surface, les *Owenia* au sein du groupe mixte suspensivore/dépositif et les carnivores, résultant d'une succession d'espèces par apport de vagues successives de juvéniles. Ces diverses phases de recrutement, survenant le plus souvent massivement, perturbent les relations trophiques au sein du système benthique et provoquent une compétition momentanément accrue entre certains groupes trophiques qui conduit à une modification sensible et durable, à l'échelle annuelle, de la structure des peuplements. La disparition

des dépositives de subsurface au profit des carnivores entre les 2 printemps consécutifs paraît significative à cet égard.

L'existence d'une telle compétition inter-groupes trophiques viendrait cependant à l'encontre des travaux de Mc Naughton (1978) selon lequel les communautés animales sont organisées en blocs d'espèces interagissant à l'intérieur d'un même bloc, mais ayant peu d'interactions avec les espèces d'autres groupes. Cet auteur suggère que ces blocs représentent des « guildes » (Root, 1967) d'espèces utilisant des ressources similaires et qu'ils sont faiblement connectés avec d'autres guildes exploitant d'autres types de ressources. Une illustration de cette compétition intra-gilde est fournie, dans le cas présent, par le remplacement des dépositives de surface par les *Owenia fusiformis* qui, possédant la double potentialité suspensivore/dépositif de surface, peuvent privilégier l'un ou l'autre mode de collecte de la nourriture selon les circonstances. La part prépondérante prise par les *O. fusiformis* au printemps 1980 est en liaison directe avec le recrutement exceptionnel de cette espèce. Si l'on sait que l'époque de reproduction chez les Polychètes se trouve sous le contrôle direct de la quantité de nourriture disponible et indirect de la température (Bhaud, 1981), il est néanmoins permis d'avancer que les phénomènes de compétition au sein du groupe dépositif (au sens large) aboutissent à une succession à long terme des espèces de ce groupe, avec rotation d'une année à l'autre, les *O. fusiformis* ayant déjà dominé les peuplements en 1978 (Cornet, 1979) avant d'être remplacés par les *Abra alba* en 1979.

La divergence au niveau des interprétations possibles quant à la dynamique des peuplements (compétition inter- et/ou intra-guildes) est parallèle à celle observée au niveau du régime alimentaire de certaines espèces. En effet, d'une part on ne peut exclure une différence de régime entre post-larves et adultes de la même espèce, et d'autre part il peut exister une modification temporelle des régimes selon la nourriture disponible. Selon Pearson et Rosenberg (1978), la capacité de beaucoup d'espèces à varier leurs méthodes d'alimentation pour s'adapter à des changements dans la nourriture potentielle serait l'un des mécanismes homéostatiques fondamentaux pour la stabilité d'une communauté. L'absence de connaissance certaine sur les régimes alimentaires peut conduire à des erreurs dans le regroupement des espèces. On pourrait multiplier les exemples d'espèces pour lesquels les opinions des auteurs divergent. C'est ainsi que, parmi les espèces présentes dans cette étude, *Ophiura texturata* (classée ici dans les carnivores) est considérée comme carnivore et dépositif par Bagge (1969), les Mysidacés (dépositives/suspensivores) comme suspensivores, dépositives et carnivores par Arntz et Brunswig (1976). La plupart des dépositives peuvent par ailleurs être des carnivores potentiels en tant que prédateurs indiscriminants des populations de juvéniles ou du méiobenthos. Un classement des espèces par guildes, tel celui effectué par Fauchald et Jumars (1979) pour les Annélides, s'avère ainsi encore aléatoire pour la plupart des phylums.

REMERCIEMENTS. — L'auteur remercie M. Cornet, J.P. Lissalde et J.C. Sorbe pour leur assistance lors du travail en mer, L. Amoureux et J.C. Dauvin qui ont bien voulu déterminer certains exemplaires d'Annélides et d'Amphipodes. Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat avec le Port Autonome de Bordeaux.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLER, R.C. et R.E. DODGE, 1974. Animal-sediment relations in a tropical lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *J. Mar. Res.*, **32** (2) : 209-232.
- ARNTZ, W.E. et D. BRUNSWIG, 1976. Studies on structure and dynamics of macrobenthos in the western Baltic carried out by the joint research programme « Interaction sea-sea bottom » (SFB 95-Kiel). In *Proceed. 10 th European Symposium on Marine Biology*, 2 : 17-42. G. PERSOONE et E. JASPERS, Eds., Universa Press, Wetteren.
- ARZUL, G., 1977. Production primaire. In *Étude écologique de l'estuaire de la Gironde, Rapport final CNEXO/EDF*, 180-219.
- BAGGE P., 1969. Effects of pollution on estuarine ecosystems. I. Effects of effluents from wood-processing industries on the hydrography, bottom and fauna of Saltkällefjord (W. Sweden). *Merentutkimuslait. Julk. / Havsforskningsinst. Skr.*, **228** : 3-118.
- BHAUD, M., 1981. Mise en évidence des principaux facteurs écologiques de la reproduction des Polychètes : étude de synthèse. *Océanis (Doc. océanogr.)*, **6** (3) : 251-276.
- BLEGVAD, H., 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. *Rep. Dan. Biol. stn.*, **22** : 41-78.
- BOESCH, D.F., M.L. WASS et R.W. VIRNSTEIN, 1976. The dynamics of estuarine benthic communities. In *Estuarine Processes*, 1 : 177-196. M. WILEY, Ed., Academic Press, New York.
- BOUCHET, J.M., 1971. Réunion du groupe Benthos sur les engins de prélèvement. *Bulletin de liaison de l'U.O.F.*, **5** : 10-13.
- CASTAING, P., G.P. ALLEN, M. HOUDART et Y. MOIGN, 1979. Étude par télédétection de la dispersion en mer des eaux estuariennes issues de la Gironde et du Pertuis de Mau-musson. *Oceanol. Acta*, **2** (4) : 459-469.
- CORNET M., 1979. Étude biosédimentaire au large de l'embouchure de la Gironde (décembre 1977-novembre 1978). *Rapport de contrat PAB/Université de Bordeaux I*, 81 p.
- ENEQUIST, P., 1949. Studies on the soft-bottom Amphipods of the Skagerak. *Zool. Bidr. Upps.*, **28** : 297-492.
- FAUCHALD, K. et P.A. JUMARS, 1979. The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **17** : 193-284.
- GLEMAREC, M., 1973. The benthic communities of the european north Atlantic continental shelf. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **11** : 263-289.
- GLEMAREC, M., 1979. Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau. *Vie Milieu*, **28-29** (1 AB) : 1-20.
- HUNT, O.D., 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **13** (3) : 560-599.
- JONES, D.J., 1973. Variation in the trophic structure and species composition of some invertebrate communities in polluted kelp forests in the North Sea. *Mar. Biol.*, **20** (4) : 351-365.
- LAGARDÈRE, F., 1972. Les fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron. Cartographie bionomique. III. Les peuplements benthiques. *Téthys*, **3** (3) : 507-537.
- LAGARDÈRE, F. et J. TARDY, 1980. Un faciès d'épifaune nouveau : le faciès à *Ectopleura dumortieri* (van Beneden) et *Electra pilosa* (Linné). Faune associée, cartographie et évolution saisonnière. *Cah. Biol. Mar.*, **21** (3) : 265-278.
- LEVINTON, J., 1972. Stability and trophic structure in deposit-feeding and suspension-feeding communities. *Am. Nat.*, **106** : 472-486.
- Mc NAUGHTON, S.J., 1967. Relationships among functional properties of Californian grasslands. *Nature*, **216** (5111) : 168-169.
- Mc NAUGHTON, S.J., 1978. Stability and diversity of ecological communities. *Nature*, **274** : 251-253.
- MASSÉ, H., 1963. Quelques données sur l'économie alimentaire d'une biocoenose infralittorale. *Reel. Trav. Stn. Mar. Endoume*, **47** (31) : 153-166.
- MASSÉ, H., 1972. Quantitative investigations of sand-bottom macrofauna along the Mediterranean north-west coast. *Mar. Biol.*, **15** : 209-220.
- MAURER, D., L. WATLING, W. LEATHEM et P. KINNER, 1979. Seasonal changes in feeding types of estuarine benthic invertebrates from Delaware Bay. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **36** (2) : 125-155.
- O'CONNOR, J.S., 1972. The benthic macrofauna of Moriches Bay, New York. *Biol. Bull., Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, **142** (1) : 84-102.
- PEARSON T.H., 1971. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. 2. Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups. *Vie Milieu*, suppl. **22** (1) : 53-91.
- PEARSON, T.H. et R. ROSENBERG, 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **16** : 229-311.
- PÈRES, J.M., 1971. Considérations sur la dynamique des communautés benthiques. *Thalassia Jugosl.*, **7** (1) : 247-277.
- POHLO, R., 1969. Confusion concerning deposit feeding in the Tellinacea. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, **38** : 361-364.
- RHOADS, D.C., P.L. MC CALL et J.Y. YINGST, 1978. Disturbance and production on the estuarine seafloor. *Am. Scient.*, **66** : 477-486.
- RHOADS, D.C. et D.K. YOUNG, 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, **28** (2) : 150-177.
- ROOT R.B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, **37** (4) : 317-350.
- ROSENBERG, R., 1973. Succession in benthic macrofauna in a Swedish fjord subsequent to the closure of a sulphite pulp mill. *Oikos*, **24** (2) : 244-258.
- SANDERS, H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I.; Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, **3** (3) : 245-258.
- SANTOS, S.L. et S.A. BLOOM, 1980. Stability in an annually defaunated estuarine soft-bottom community. *Oecologia*, **46** (3) : 290-294.
- SORBE J.C., 1981. Rôle du benthos dans le régime alimentaire des poissons démersaux du secteur Sud-Gascogne. *Kieler Meeresforsch., Sonderheft* **5** : 479-489.
- THORSON, G., 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In *Treatise on marine ecology and paleoecology*, vol. 1, J.W. HEDGPETH, Ed., Geol. Soc. Am. Mem., **67** : 461-534.

- THORSON, G., 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine bottom communities. *Neth. J. Sea Res.*, **3** (2): 267-293.
- WATLING L., 1975. Analysis of structural variations in a shallow estuarine deposit-feeding community. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **19** (3): 275-313.
- WHITLATCH, R.B., 1977. Seasonal changes in the community structure of the macrobenthos inhabiting the intertidal sand and mud flats of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Biol. Bull., Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, **152** (2): 275-294.
- WOLFF, W.J., 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the Rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zool. Verh. (Leiden)*, **126**: 1-242.