



HAL
open science

**CARACTÉRISATION DES PEUPELEMENTS
MACROZOOBENTHIQUES DE L'ESTUAIRE DE LA
LOIRE** Characterization of the Loire estuary
macrozoobenthic assemblages

B Robineau

► **To cite this version:**

B Robineau. CARACTÉRISATION DES PEUPELEMENTS MACROZOOBENTHIQUES DE L'ESTUAIRE DE LA LOIRE Characterization of the Loire estuary macrozoobenthic assemblages. Vie et Milieu / Life & Environment, 1987, pp.67-76. hal-03024970

HAL Id: hal-03024970

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03024970v1>

Submitted on 26 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.

CARACTÉRISATION DES PEUPELEMENTS MACROZOOBENTHIQUES DE L'ESTUAIRE DE LA LOIRE

*Characterization of the Loire estuary
macrozoobenthic assemblages*

B. ROBINEAU

*Laboratoire de Biologie Marine,
Faculté des Sciences, 2, rue de la Houssinière,
44072 Nantes Cedex 03, France*

ESTUAIRE
MACROZOOBENTHOS
RICHESSE ET STRUCTURE
STRATÉGIE ADAPTATIVE

RÉSUMÉ. — L'estuaire de la Loire est étudié du point de vue de la répartition macrozoobenthique. Une analyse des correspondances, les indices de richesse et de structure des peuplements conduisent à la détermination de noyaux spécifiques assimilés à des communautés ou faciès, s'ordonnant selon le gradient de salinité. Comparable à d'autres estuaires européens, cette caractérisation des peuplements se résout à des stratégies adaptatives spécifiques modélisables.

ESTUARY
MACROZOOBENTHOS
RICHNESS AND STRUCTURE
ADAPTATIVE STRATEGY

ABSTRACT. — A survey of the Loire estuary was carried out in order to describe the macrozoobenthos distribution. Along the salinity gradient, correspondence analysis, indices of richness and structure assemblages define "specific nodes" as communities or facies. Specific adaptative strategies can be compared with the pattern population characterizations of other european estuaries.

1. INTRODUCTION

Depuis une dizaine d'années, l'estuaire de la Loire, classé parmi les plus grands estuaires français, a fait l'objet de nombreux aménagements ayant pour conséquence la modification de son hydrologie et de sa sédimentologie. Le creusement du chenal de navigation a en effet provoqué une réorientation des courants, une remontée du front salin et une redistribution des sédiments à partir des dépôts de dragages (Mougani, 1982).

Ferronière (1899), Marchand (1972, 1978), Robineau et Marchand (1984) ont contribué à l'acquisition des connaissances de base utiles à cette étude dont le but est la caractérisation actuelle des peuplements macrozoobenthiques de l'estuaire. Divers indices de richesse et structure ainsi qu'une méthode d'analyse factorielle aideront à définir les unités spécifiques et à les cartographier, en relation avec les facteurs principaux du milieu.

La comparaison de ces résultats avec ceux des autres estuaires européens mettra en évidence l'intérêt d'une telle modélisation de l'organisation macrozoobenthique estuarienne.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les modalités d'échantillonnage ont été établies selon le compromis objectifs-contraintes défini par Frontier (1983).

Le plan d'échantillonnage choisi, de type aléatoire simple, couvre l'ensemble de l'estuaire en 87 stations exploitées en avril 1981 et septembre 1982.

Les prélèvements ont été effectués à la drague Charcot-Picard, dont la maniabilité dans ce type de milieu compense les problèmes de quantification qu'elle pose par ailleurs (à condition de considérer les résultats comme des estimateurs et non comme des valeurs réelles).

Sur les 10 à 30 l de sédiments dragués, 0,5 l sont conservés pour l'étude de la granulométrie et de la teneur en matière organique. Le restant du volume est mesuré et tamisé sur maille de 1 mm de côté.

Les sédiments séchés, tamisés, sont classés en 4 catégories, selon leur teneur en particules fines (FF), ($\varnothing < 63 \mu\text{m}$) :

- sables propres : $\text{FF} < 10\%$
- sables vaseux : $10\% \leq \text{FF} < 40\%$
- vases sableuses : $40\% \leq \text{FF} < 75\%$
- vases : $75\% \leq \text{FF}$

La matière organique des sédiments, exprimée en pourcentage, est obtenue par calcination, à 600°C pendant 2 h 30.

Différentes méthodes sont choisies pour l'étude des peuplements macrozoobenthiques.

La matrice espèce stations est décrite par une analyse des correspondances car selon Dajet (1979), Legendre et Legendre (1984), cette analyse convient aux tableaux de comptage contenant beaucoup de valeurs nulles. La dispersion des valeurs conduit à la transformation des fréquences en $\text{Log}(x + 1)$.

Les indices de diversité (H), équitabilité (E), d'importance-valeur et de fidélité — dont les formules sont données dans Dajet (op. cit.) et Le Moal (1981) — complètent la caractérisation des peuplements de l'estuaire.

3. PRÉSENTATION DU MILIEU

L'estuaire de la Loire se situe entre Nantes (PK = 54) et St-Nazaire (PK = 0), latitude $47^\circ 17' \text{N}$. Il se divise en une partie externe largement ouverte au milieu marin et une partie interne, en amont de St-Nazaire, comprenant trois secteurs morphologiques et trois domaines halins presque superposés en conditions moyennes de débit fluvial (fig. 1A). Celui-ci, ainsi que la courantologie, la salinité et la turbidité définissent les conditions hydrologiques de l'estuaire qui sont donc très fluctuantes bien que le débit fluvial marque saisonnièrement des crues et des étiages.

La salinité varie de plus en plus vers l'aval : par exemple, à St-Nazaire de 0 ‰ à 30 ‰, au Pellerin (PK = 38), de 0 ‰ à 2,5 ‰.

La turbidité constitue un système permanent de décantation-redispersion avec formation d'un bouchon vaseux et de crème de vase dont l'importance et l'emplacement dépendent des conditions hydrologiques.

Du point de vue sédimentaire, en amont de Cordemais et de Paimbœuf (PK = 25), quelques zones sédimentaires étroites subsistent entre les enrochements des berges et le chenal de navigation. Ce sont pour l'essentiel des vases avec quelques exceptions comme le banc de Pipy (PK = 19).

Entre Paimbœuf (PK = 12) et Cordemais (PK = 25), les vases sableuses et les vases sont prépondérantes et même en extension depuis les travaux d'aménagement de l'estuaire, au détriment des zones sableuses. L'ensemble reste cependant en mosaïque, chaque aire caractéristique étant peu étendue.

Enfin, l'estuaire externe est au contraire à dominante sableuse, les sédiments variant entre les sables grossiers et les sables fins vaseux. Ces derniers résultent de l'influence de l'estuaire interne qui reflue, par charriage et suspension, de fortes quantités de particules fines.

Les teneurs en matière organique (MO), exprimées en pourcentage se classent en 3 groupes formés sur l'histogramme des valeurs de ce paramètre :

- $\text{MO} < 5\%$
- $5\% \leq \text{MO} < 12\%$
- $12\% \leq \text{MO}$

Ceci correspond respectivement, d'après Hily (1984), aux sédiments normaux, déséquilibrés à pollués, et très pollués.

Les taux de matière organique les plus faibles concernent les sédiments sableux, d'autant moins riches qu'ils sont grossiers ou soumis à un fort hydrodynamisme.

Dans le secteur amont, les sédiments recouvrent toutes les catégories, selon l'hydrodynamisme et les pollutions.

Dans le secteur de transition, les teneurs dominantes sont comprises entre 5 et 12 %. Les sables vaseux sont pauvres, au contraire des zones d'accumulation des sédiments fins ou des zones soumises à une pollution.

Dans l'estuaire externe, la frange côtière très enrichie (très polluée) contraste avec le reste du secteur (normal).

L'estuaire de la Loire se caractérise donc par des conditions hydro-sédimentaires complexes, très fluctuantes, évolutives et de plus sujettes à pollutions, organiques et/ou minérales.

4. RÉSULTATS

4.1. Analyse des correspondances

Sur le total des stations, 27 sont azoïques. Il reste donc 60 stations qui sont mises en correspondance avec les 32 taxons recensés, assimilés pour plus de commodité d'usage à des espèces (Tabl. I).

Dans le plan des 3 premiers facteurs, mais 2 seulement sont présentés ici (axes 1 et 2), le nuage des points apparaît en forme de parabole, les points se succédant progressivement les uns aux autres (fig. 1B).

Ils forment un CONTINUUM arqué le long de l'axe 1. Cette organisation caractéristique est nom-

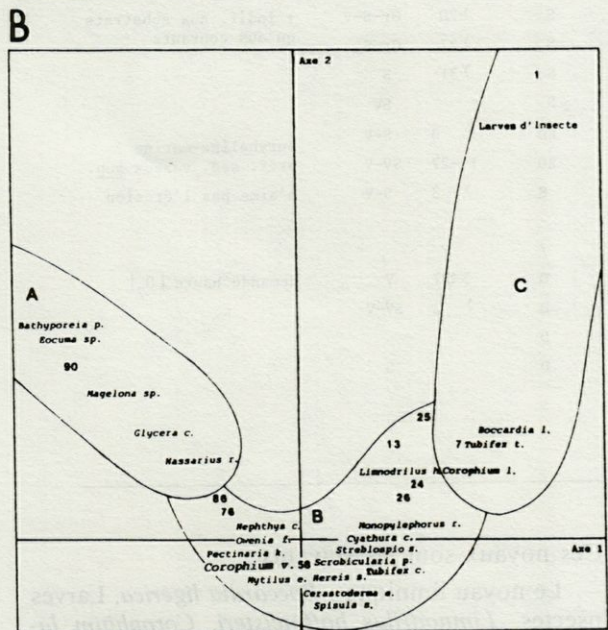
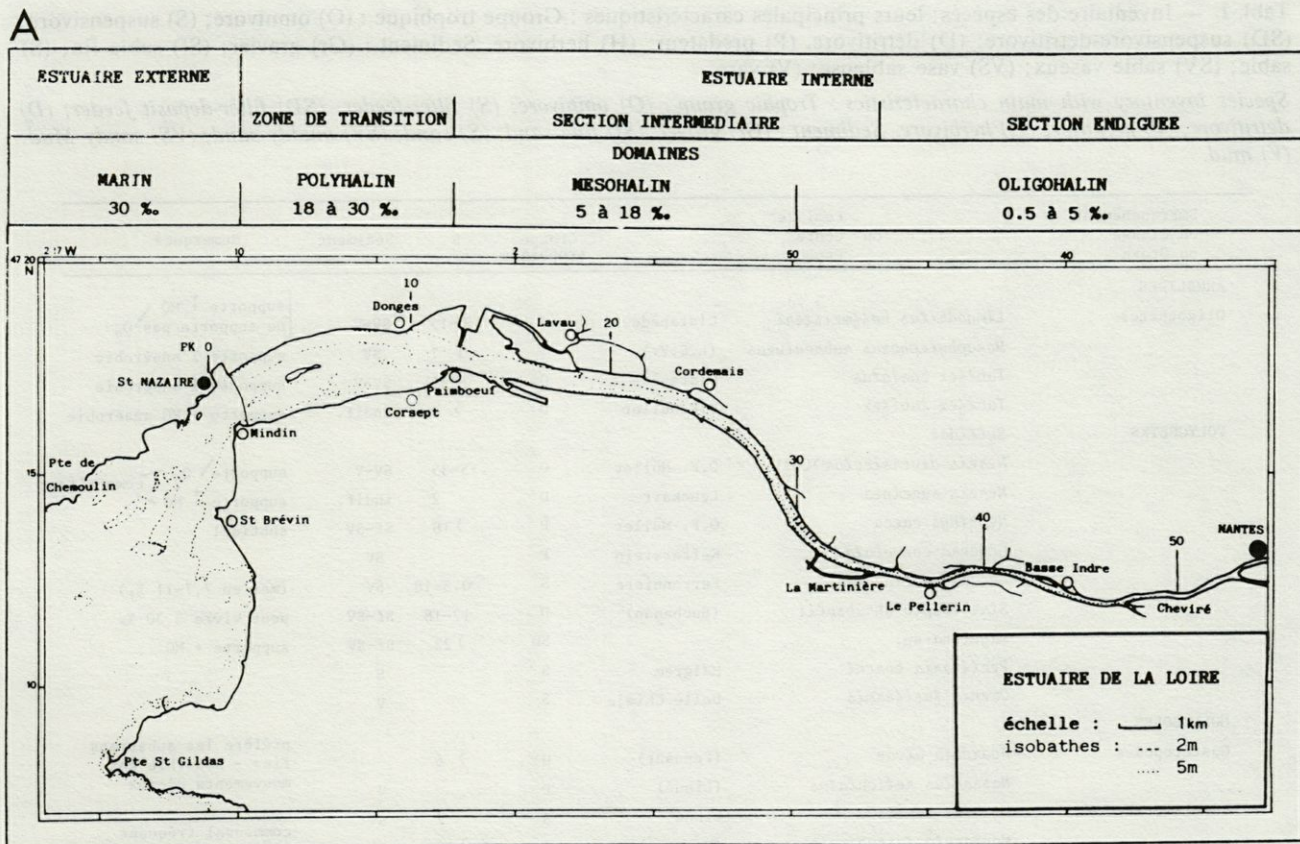


Fig. 1. — A, Estuaire de la Loire : secteurs morphologiques, domaines halins, points kilométriques. B, Analyse Factorielle des Correspondances sur 32 espèces et 60 stations.

A, The Loire estuary : morphological boundaries, salinity domains, kilometric points.
 B, Correspondence analysis for 32 species and 60 stations.

mée EFFET GUTTMAN. Dans ce cas, selon la théorie, 3 ensembles sont étroitement corrélés.

On peut individualiser ces ensembles en fonction de la biologie connue des espèces et des contributions absolues aux axes des points.

Sachant cela, mais en suivant le continuum des points, on trouve donc, de la gauche vers la droite,

les espèces d'origine marine, les espèces d'estuaire et les espèces d'origine limnique. Le groupe central est subdivisible selon ses affinités avec les autres groupes.

Ainsi de part et d'autre des espèces caractéristiques saumâtres, on distingue les espèces saumâtres à tendance marine et les espèces saumâtres à tendance limnique.

Tabl. I. — Inventaire des espèces; leurs principales caractéristiques : Groupe trophique : (O) omnivore; (S) suspensivore; (SD) suspensivore-détritivore; (D) détritivore. (P) prédateur; (H) herbivore. Sédiment : (Gr) gravier; (Sf) sable fin; (S) sable; (SV) sable vaseux; (VS) vase sableuse; (V) vase.

Species inventory with main characteristics : Trophic group : (O) omnivore; (S) filter-feeder; (SD) filter-deposit feeder; (D) detritivore; (P) predator; (H) herbivore. Sediment : (Gr) gravel; (Sf) fine sand; (S) sand; (SV) muddy sand; (VS) sandy Mud; (V) mud.

Embranchement ou Classe ou Ordre	Famille ou Genre Espèce	Groupe trophique	S ‰	Sédiment	Remarques	
ANNELIDES						
Oligochètes	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	Clarapède	0	0-15	SV-V	[supporte † MO ne supporte pas O ₂
	<i>Monophylephorus rubroniveus</i>	(L.E.V.)	0	?	SV	
	<i>Tubifex costatus</i>	Clarapède	0	1-35	SV-V	supporte l'anaérobie
	<i>Tubifex tubifex</i>	O.F.Müller	0	> 8	indif.	supporte † MO anaérobie
POLYCHETES						
<i>Syllidae</i>						
	<i>Nereis diversicolor</i>	O.F. Müller	0	5-35	SV-V	supporte O ₂ compétiteur
	<i>Nereis succinea</i>	Leuckart	D	2	indif.	supporte † MO
	<i>Nephtys caeca</i>	O.F. Müller	P	> 18	Sf-SV	subtidal
	<i>Glycera convoluta</i>	Kefferstein	P		SV	
	<i>Boccardia ligerica</i>	Ferronniere	S	0.5-18	SV	(max en 7,7-11 ‰)
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	(Buchanan)	D	12-18	Sf-SV	peut vivre à 30 ‰
	<i>Magelona sp.</i>		SD	> 23	Sf-SV	supporte + MO
	<i>Pectinaria koreni</i>	Malgrem	S		S	
	<i>Owenia fusiformis</i>	Delle Chiaje	S		V	
MOLLUSQUES						
Gastéropodes						
	<i>Hydrobia ulvae</i>	(Pennant)	H	> 6		préfère les substrats fins - sensible aux mouvements d'eaux
	<i>Nassarius reticulatus</i>	(Linné)	P		V	
Lamellibranches						
	<i>Mytilus edulis</i>	Linné	S	7	SV	commensal fréquent d' <i>Echinocardium cordatum</i>
	<i>Montacuta ferruginosa</i>	(Montagu)	S	> 30	S	
	<i>Cerastoderma edule</i>	Linné	S	> 20	Gr-S-V	+ indif. aux substrats qu'aux courants
	<i>Spisula solida</i>	(Linné)	S	> 27	Gr-S	
	<i>Donax vittatus</i>	(Da Costa)	S	> 31	S	
	<i>Tellina sp. (tenuis-fabula ?)</i>		S		SV	
	<i>Macoma balthica</i>	(Linné)	SD	> 3	S-V	
	<i>Scrobicularia plana</i>	(Da Costa)	SD	11-27	SV-V	euryhaline-marine préf. séd. vaseux sup.
	<i>Mya arenaria</i>	Linné	S	> 3	S-V	n'aime pas l'érosion
CRUSTACES						
Cumacés						
	<i>Eocuma sp.</i>		/			
Isopodes						
	<i>Cyathura carinata</i>	(Kroyer)	O	5-27	V	demande haute [O ₂]
Amphipodes						
	<i>Corophium volutator</i>	(Pallas)	D	> 2	SV-V	
	<i>Corophium lacustris</i>	(Vanhoffen)	D			
	<i>Bathyporeia pelagica</i>	(Bate)	D		S	
INSECTES						
Diptères						
	Larves indéterminées				V	

Les points-stations ont une distribution identique à celle des points-espèces. Leurs caractéristiques édaphiques n'expliquent pas du tout leur répartition.

Tout conduit à dire que l'axe 1 est celui de la salinité.

C'est le facteur déterminant de la répartition spatiale des espèces qui se regroupent donc en 5 noyaux spécifiques. Ce sont des groupes d'espèces de mêmes affinités. Parmi celles-ci, quelques unes sont fortement représentatives et donc indicatrices. Les autres sont accompagnatrices et plus ou moins fidèles à leur groupe.

Ces noyaux sont les suivants :

— Le noyau limnique : *Boccardia ligerica*, Larves d'Insectes, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Corophium lacustris*.

— Le noyau saumâtre se subdivise 2 fois :

• noyau saumâtre à tendance limnique : *Corophium volutator*, *Macoma balthica*, *Nereis diversicolor*

• noyau saumâtre typique ; *Corophium volutator*, *Limnodrilus hoffmeisteri*

• noyau saumâtre à tendance marine : *Corophium volutator*, *Cerastoderma edule*.

— Le noyau marin : *Donax vittatus*, *Bathyporeia pelagica*.

La notion de catégorie limnique, saumâtre, marine résulte de la combinaison après A.F.C. des espèces et du milieu (sédiments, secteurs halins) concrétisés par les stations de prélèvement

4.2. Richesse spécifique (S), abondance (A), diversité (H), équitabilité (E)

Les indices S, A, H, E, qui sont toujours utilisés ici comme des estimateurs, sont calculés par noyau spécifique (Tabl. II). A corrigé est calculé en omettant les espèces qui pullulent accidentellement. E est estimé en complément de H.

Le nombre moyen d'espèces par « noyau » est faible (inférieur ou égal à 5) mais augmente progressivement vers le milieu marin.

Les abondances varient énormément quand toutes les espèces sont prises en compte. Cependant, en données corrigées, les fluctuations sont moindres et révèlent un maximum en catégorie à tendance marine. Les écarts-types restent presque toujours (sauf dans le noyau limnique) supérieurs à la moyenne ce qui indique une répartition en agrégats des individus (par rapport à l'échelle d'échantillonnage).

Les indices de diversité et d'équitabilité sont faibles. Leur maximum concerne la catégorie à tendance limnique :

En résumé :

- La catégorie limnique est le siège de proliférations monospécifiques les plus intenses.
- La catégorie à tendance limnique est la plus diversifiée et la mieux équilibrée.
- La catégorie saumâtre est la plus densément peuplée.

— La catégorie à tendance marine est très proche de la catégorie saumâtre (un peu plus d'espèces, moins d'individus).

— La catégorie marine est la plus riche spécifiquement.

On distingue donc selon le gradient positif de salinité :

- un enrichissement en nombre d'espèces;
- des maxima d'abondance, diversité, équitabilité en catégorie saumâtre (au sens large).

4.3. Abondance (A), importance-value (IV), fidélité (F)

Seules les espèces les plus caractéristiques et présentes dans plusieurs peuplements sont représentées. Les profils spécifiques à travers l'estuaire, le long du gradient de salinité sont ainsi illustrés (Fig. 2).

Bien que les larves d'Insectes ne soient pas « leader » du noyau limnique, elles sont essentiellement fidèles à ce peuplement, n'apparaissant ailleurs qu'en faible proportion, dans le noyau saumâtre à tendance limnique.

Limnodrilus h. se répartit plus équitablement entre les 3 premiers groupes d'espèces et quelques individus sont trouvés dans le noyau saumâtre à tendance marine. C'est l'espèce répartie sur un nombre maximal de noyaux spécifiques (4) en ayant pour origine le peuplement limnique.

Nereis d. présente le même genre de spectre que les larves d'Insectes, mais il est centré sur le noyau saumâtre à tendance limnique.

Mya a. caractérise le peuplement saumâtre à tendance marine. Cette espèce apparaît aussi dans les 2 groupes précédents, comme *Macoma b.*, *Scrobicularia p.*, *Hydrobia u.* et *Nereis s.*

Tabl. II. — Caractéristiques générales des noyaux spécifiques : Richesse spécifique (S), Abondance (A), Diversité (H), Équitabilité (E) (le tableau I explicite les initiales des espèces citées).

General characteristics of the specific nodum : specific richness (S), Abundance (A), Diversity (H), Evenness (E) (Table I shows species initials used here).

Noyau	Espèce dominante en densité	S max/st	\bar{S}	\bar{A}	\bar{A} corrigé	H	E
limnique	B.l.	3	1.5 + 0.84	7968 + 19364	697 + 156	0.54	0.25
à tendance limnique	Mb.Nd	10	4.00 + 2.58	413 + 575	413 + 575	2.78	0.48
saumâtre	Cv	7	3.78 + 2.58	4279 + 10901	1113 + 1333	1.71	0.31
à tendance marine	Cv-Ce	8	4.17 + 2.55	2639 + 523	1098 + 1935	2.30	0.38
marin	Dv	8	5.00 + 3.00	699 + 760	699 + 760	2.30	0.32

0 ‰

↓
35 ‰

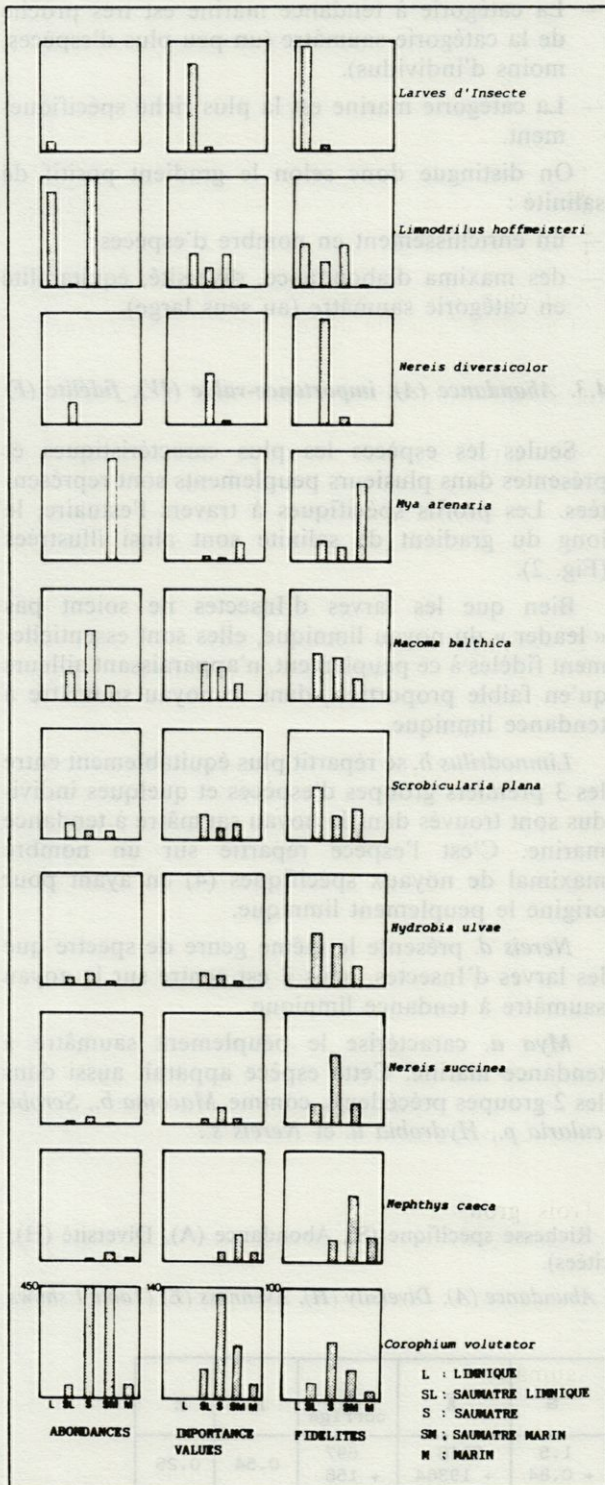


Fig. 2. — Comparaison par espèce entre noyaux spécifiques à l'aide des indices : abondance (ind/m²), importance-value et fidélité. (L = Limnique; SL = Saumâtre limnique; S = Saumâtre; SM = Saumâtre marin; M = marin).

Species comparison between specific nodum, with indices of abundance (ind/m²), importance value and fidelity. (L = Limnic; SL = Limnic brackish; S = Brackish; SM = Marine brackish; M = Marine).

Macoma b. et *Hydrobia u.* suivent la même évolution bien que les abondances et importance-values de *Hydrobia u.* soient beaucoup moins élevées. Leur préférendum est le noyau saumâtre-limnique.

Scrobicularia p. lui aussi montre un pic dans ce groupe, mais diminue plus sensiblement en milieu saumâtre typique.

Nereis s. est nettement centré sur ce noyau saumâtre quoique présent en petit nombre dans les groupes voisins.

Nephthys c. suit la même évolution avec un décalage vers le peuplement marin.

Enfin, *Corophium v.* est largement fidèle aux peuplements saumâtres et marin avec un optimum en milieu saumâtre typique. Il possède une gamme de répartition aussi large que *Limnodrilus h.* mais celle-ci est décallée vers le milieu marin.

En conséquence, les espèces principales ont un spectre étroit, souvent monomodal, avec des densités fortes (exemple : *Boccardia l.* non représentée ici). Ce sont des espèces spécialisées.

Viennent ensuite les espèces plus tolérantes et moins dominantes, exemple : *Macoma b.*. Leur spectre est plus large, parfois pluri-modal.

Enfin, les espèces indifférentes se développent dans la plupart des peuplements (*Limnodrilus h.*, *Corophium v.*) avec leur optimum là où elles sont le moins concurrencées par les espèces spécialisées. Ce sont les espèces qui ont le plus d'importance dans ce milieu benthique estuarien.

5. DISCUSSION

Il est nécessaire de souligner que les problèmes rencontrés dans l'analyse factorielle sur ce genre de données, particulières au milieu estuarien, proviennent de la rareté de certaines espèces et de la pauvreté spécifique de certaines stations. Ces points contribuent essentiellement aux axes principaux et gênent donc la définition des facteurs primordiaux.

Cependant, malgré ces imperfections, il apparaît que les espèces recensées et les stations de prélèvements se répartissent suivant le gradient de salinité, tous les autres facteurs explicatifs restant confondus et étroitement dépendants du premier.

Il est, par ailleurs, impossible de distinguer l'influence directe des facteurs édaphiques. La raison en est que d'une part, leur qualité et leur répartition sont elles-mêmes conséquentes de l'hydrodynamisme local (dont la salinité est en quelque sorte un paramètre représentatif) et d'autre part, que les espèces rencontrées sont pour la plupart tolérantes à leurs variations.

Les indices de richesse et de structure des peuplements confirment la détermination des noyaux spécifiques le long du gradient halin. Cependant, ils sont plus ou moins différenciables selon le degré de fidélité de leurs espèces non dominantes. Il y a en effet continuité biologique, les peuplements individualisés correspondant à des gradients successifs majeurs le long d'un continuum physico-chimique (Hily, 1976) — la salinité —.

Ainsi, les noyaux spécifiques des catégories limnique et marine se distinguent plus nettement que celui des catégories saumâtres liées entre elles.

Ces trois noyaux peuvent être cependant assimilés, par commodité, à des communautés :

- à *Boccardia ligERICA* et larves d'Insectes,
- à *Corophium volutator*,
- à *Donax vittatus* et *Bathyporeia pelagica*.

Par contre, les trois noyaux spécifiques saumâtres à *Corophium volutator* peuvent être reconsidérés sous la forme de faciès :

- Faciès à *Nereis diversicolor*, *Macoma balthica*,
- Faciès à *Macoma balthica*, *Limnodrilus hoffmeisteri*,
- Faciès à *Cerastoderma edule*.

Thorson (1957) précise dans sa définition de la communauté à *Macoma balthica* que "increasing amounts of silt lead to dominance of *Arenicola* and *Corophium* and often *Scrobicularia plana*".

Il s'agirait donc ici, de la communauté à *Macoma balthica* qui occuperait le milieu saumâtre bien qu'*Arenicola marina* soit absent ou très rare (cette espèce a été observée plus tard en faible densité au niveau du banc de Bilho).

Soit donc, le tableau III et la figure 3, qui, il faut le rappeler, ne sont qu'une image instantanée et biaisée de l'estuaire en perpétuelle évolution.

En milieu limnique, ce sont les perturbations exogènes et non les habitudes alimentaires qui provoquent l'exclusion de la plupart des espèces. En effet, il y a cohabitation des suspensivores, dépositivores, omnivores.

Les espèces très adaptées à ces conditions extrêmes de salinité ne rencontrent que peu de compétiteurs et deviennent donc très prolifiques, maximisant l'abondance (*Boccardia ligERICA*, *Corophium lacustris*, *Limnodrilus hoffmeisteri*).

Cela contribue à provoquer la disparition des populations entières ou réduire au minimum les espèces sensibles. C'est en partie pourquoi, en amont, les zones azoïques sont si importantes.

En milieu saumâtre, une sorte d'équilibre s'établit. Les conditions du milieu très fluctuantes sont influencées aussi bien par le fleuve que par la mer.

Il en résulte une diversité supérieure à celle de la communauté précédente : des espèces d'origines opposées s'y rencontrent. De même, l'importance-value montre que les espèces établissent entre elles

des rapports d'équilibre. De ce fait, les dominances éventuelles sont moins marquées et l'abondance devient plus limitée.

D'un point de vue trophique, 3 types alimentaires sont pratiquement représentés en égale importance : les suspensivores, les dépositivores, les omnivores.

Des différences cependant caractérisent chaque faciès.

Faciès saumâtre limnique : la diversité est la plus forte, l'abondance chute, les omnivores dominent. C'est aussi le faciès le moins spatialement étendu.

Faciès saumâtre typique : l'abondance est supérieure, mais la fidélité des espèces à ce groupe est minimale. Cette partie de l'estuaire dominante en superficie, représente tout-à-fait la zone de rencontre où se fait la succession des espèces antagonistes provenant du milieu marin et du milieu fluvial. Ici, se sont les suspensivores qui sont les plus abondants.

Faciès saumâtre marin : le nombre d'espèces augmente au détriment des densités. L'importance-value montre, ici surtout, une bonne répartition entre les espèces qui appartiennent principalement au groupe des suspensivores.

En milieu marin, les espèces rencontrées sont nouvelles, se rapprochant beaucoup plus de la communauté marine que de celle des estuaires, sauf *Corophium volutator* toujours présent. La richesse spécifique augmente mais l'abondance diminue et pour la première fois, le groupe trophique des prédateurs domine largement.

Ces résultats correspondent tout-à-fait aux travaux de Den Hartog (1971) et Wolff (1973) qui ont travaillé sur les estuaires du Rhin et du Scheldt (Pays-Bas).

Sous de proches latitudes, Michaelis (1981) a déterminé que la salinité est le principal facteur jouant sur la répartition de la faune des estuaires Ems et Weser (Mer des Wadden).

Trois groupes paucispécifiques mais riches en individus se succèdent le long de ces estuaires :

- limnique à *Tubifex costatus*, *Paranais litoralis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Monopylephorus irroratus* (S = 2.5);
- saumâtre limnique à *Tubifex costatus*, *Paranais litoralis*, *Assimineia grayana*, *Sphaeroma rugicauda* (S = 3.7);
- saumâtre typique à *Tubifex costatus*, *Nereis diversicolor*, *Corophium volutator* (S = 3.6);
- saumâtre marin à *Nereis diversicolor*, *Macoma balthica*, *Corophium volutator*, *Heteromastus filiformis*, *Mya arenaria*, *Corophium arenarium*, *Nephtys hombergii*, *Arenicola marina* (S = 6.2).
- marin.

Desprez (1981) et Desprez *et al.* (1983) ont montré par contre que l'estuaire de la Seine (France) est faunistiquement régi par de nombreux facteurs

Tabl. III. — Assimilation des noyaux spécifiques à des peuplements (communautés ou faciès) : leurs caractéristiques générales (le tableau I explicite les initiales des espèces citées).

Classification of specific nodum as communities or facies : their general characteristics (Table I shows species initials used here).

Catégorie	Communauté	Faciès	Secteur	Sédiment	Nombre d'espèces	Abondance	Diversité
limnique	<i>Boccardia ligERICA</i> + Larves d'Insectes		oligohalin	vases	très	très variable	très
			mésohalin	vases	faible	espèces proliférantes	faible
saumâtre	<i>(Macoma balthica)</i> <i>Corophium</i> <i>volutator</i>	<i>Nereis diversicolor</i>	mésohalin	.sables	↓	faible	faible
		<i>Macoma balthica</i>	polyhalin	.vases .vases sableuses			
		<i>Macoma balthica</i>	polyhalin	tous		très variable	faible
		<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	externe	types		à forte	
<i>Cerastoderma edule</i>	polyhalin externe	tous types	moyenne	faible			
marine	<i>Donax vittatus</i> <i>Bathyporeia pelagica</i>		externe	sables vases sableuses	faible	faible	faible

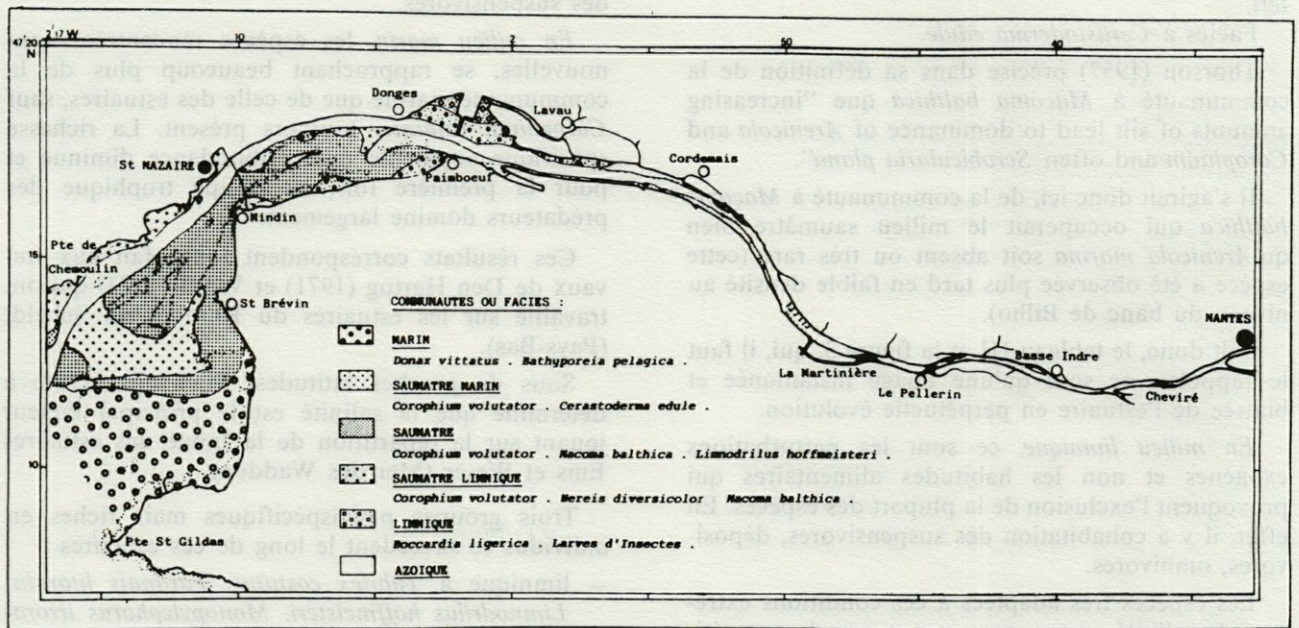


Fig. 3. — Répartition spatiale dans l'estuaire de la Loire des communautés ou faciès déterminés d'après A.F.C., selon le gradient halin.

Spatial distribution of the Loire estuary communities or facies ordinated by C.A. along the salinity gradient.

étroitement liés, dont dans l'ordre : le pourcentage de fines, le degré de saturation en eau du sédiment, la salinité et enfin la dissymétrie de la répartition des carbonates.

L'estuaire de la Seine serait ainsi plus proche des peuplements marins, sous l'influence directe des facteurs édaphiques. Cependant, l'auteur classe les espèces en trois entités qui rejoignent celles de la Loire :

- peuplement estuarien supérieur à *Tubifex costatus*, *Manayunkia aesturiana* ($S = 8$, $N = 10\ 000$ ind/m², $H = 1$);
- peuplement estuarien inférieur à *Bathyporeia pilosa*, *Corophium volutator*, *Macoma balthica* ($S = 31$, $N = 2\ 400$ ind/m², $H = 1.7$);
- peuplement marin à *Bathyporeia sarsi*, *Urothoe brevicornis* ($S = 47$, $N = 300$ ind/m², $H = 1.9$).

Plus au sud, enfin, Elkaim (1976, 1977) signale dans l'estuaire du Bou Regreg (Maroc) l'importance relative du facteur salinité parmi les conditions édaphiques, hydrodynamiques, etc... Il distingue, en effet :

- des peuplements saumâtres typiques à *Corophium volutator*; *Corophium orientale*; *Scrobicularia plana*; *Cerastoderma edule*;
- une unité marine à *Donax* — *Eocuma*.

De même qu'en Loire, cet auteur constate l'imbrication des groupes spécifiques mais aussi le comportement individualiste des espèces.

Par conséquent, la caractéristique commune de ces estuaires à large gamme de salinité (> 20 ‰), pourtant tous originaux, est le gradient de distribution spécifique en qualité, quantité, diversité qui s'établit parallèlement au gradient halin (Fig. 4A).

Qualitativement, les communautés et faciès se succèdent.

Quantitativement, la richesse spécifique reste toujours faible et fluctuante. L'abondance suit globalement un gradient inverse à celui de la salinité, avec cependant quelques nuances puisque le milieu saumâtre typique est aussi très favorable à l'accroissement des effectifs du benthos. La diversité enfin croît comme le gradient halin avec pourtant un maximum en saumâtre limnique et des valeurs

toujours faibles, indiquant le déséquilibre des peuplements.

La modélisation des aires de répartition spécifiques (Fig. 4B) conduit au classement des espèces principales selon leur tolérance aux variations de la salinité, qui constitue leur stratégie adaptative. Les espèces à large spatialité supportent des conditions variées de ce facteur. Elles sont euryèces et s'opposent aux sténoèces. Elles se subdivisent en :

- *sténoèces sensibles* (elles disparaîtront très vite en cas de variation de la salinité) : *Cerastoderma edule*, *Donax vittatus*, *Bathyporeia pelagica*;
- *sténoèces opportunistes* (elles prolifèrent dans des conditions de salinité extrêmes) : *Boccardia ligERICA*;
- *euryèces tolérantes* (elles sont stimulées par les fluctuations de la salinité et ce sont les plus nombreuses en estuaire) : *Nereis diversicolor*, *Nereis succinea*, *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria*, *Nephtys caeca*, *Cyathura carinata*;
- *euryèces indifférentes* (leurs abondances varient peu en fonction du gradient halin) : *Corophium volutator*, *Limnodrilus hoffmeisteri*.

Il faut noter la prédominance, parmi les espèces principales, des euryèces et plus particulièrement des

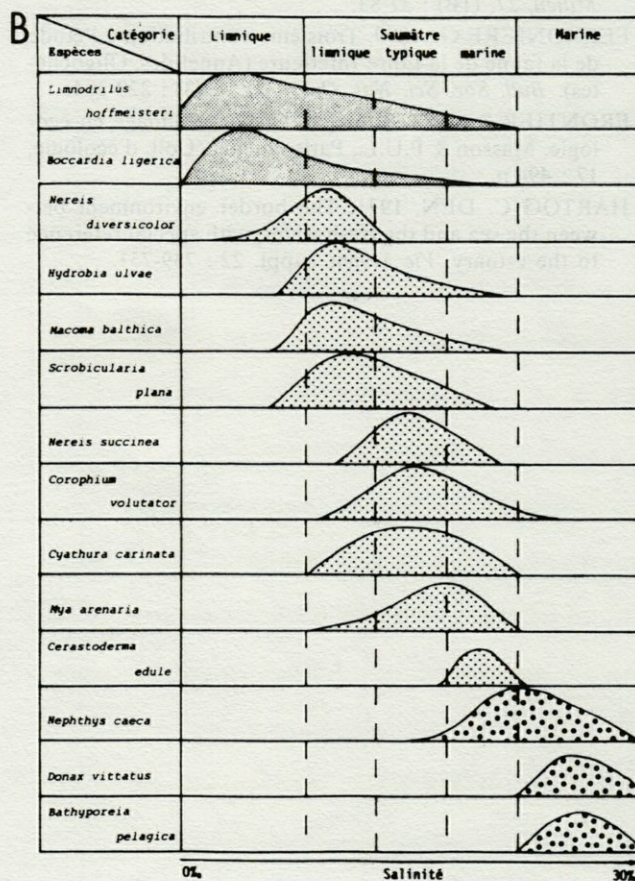
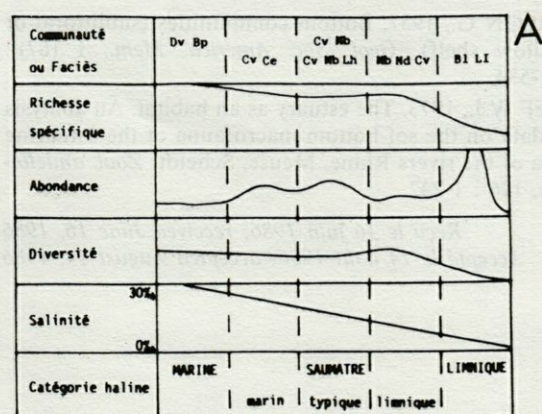


Fig. 4. — A, Réponse du macrozoobenthos au gradient de salinité (Le tableau I explicite les initiales des espèces citées).

B, Stratégie adaptative spécifique en fonction du gradient halin.

A, Macrozoobenthos responses to salinity gradient (Table I shows species initials used here).

B, Specific adaptative strategy in relation to the salinity gradient.

tolérantes, ce qui constitue bien entendu la caractéristique de tout milieu estuarien.

REMERCIEMENTS : Je remercie vivement M^{me} Marchand et M. Glémarec pour l'accueil et l'attention qu'ils ont bien voulu me témoigner, ainsi que M. F. Lardeux pour son aide dans le traitement informatique des données.

BIBLIOGRAPHIE

- DAJET J., 1979. Les modèles mathématiques en écologie. Collection d'écologie. Masson ed. : 172 p.
- DESPREZ M., 1981. Etude du macrozoobenthos intertidal de l'estuaire de la Seine. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. de Rouen : 186 p.
- DESPREZ M., BRULARD J.F., DUPONT J.P., SIMON S., SYLVAND B. et DUVAL P., 1983. Etude des biofaciès intertidaux de l'estuaire de la Seine. *C.R. Acad. Sc.*, 296 : 521-526.
- ELKAIM B., 1977. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. I. — Unités indicatrices infralittorales. *Vie Milieu*, 26 (1B) : 107-169.
- ELKAIM B., 1978. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. II. — Unités indicatrices supralittorales ou en position supralittorale. *Vie Milieu*, 27, (1B) : 27-83.
- FERRONIERE G., 1899. Troisième contribution à l'étude de la faune de la Loire Inférieure (Annélides, Oligochètes). *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest. Fr.*, 9 (3) : 229-294.
- FRONTIER S., 1983. Stratégie d'échantillonnage en écologie. Masson & P.U.L., Paris-Québec, Coll. d'écologie, 17 : 494 p.
- HARTOG C. DEN, 1971. The border environment between the sea and the fresh water, with special reference to the estuary. *Vie Milieu*, suppl. 22 : 739-751.
- HILY C., 1976. Ecologie benthique des pertuis charentais. Thèse Doct. 3^e cycle Océanologie biologique, Univ. Brest : 236 p.
- HILY C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest (vol. I). Thèse Doct. Etat. Univ. Brest : 359 p.
- LEGENDRE L. et LEGENDRE P., 1984. Ecologie numérique. 1. — Le traitement multiple des données écologiques. 2. — La structure des données écologiques. 2nd ed., Masson & P.U.L., Paris-Québec : 260 p. et 335 p.
- LE MOAL Y., 1981. Ecologie dynamique des plages touchées par la marée noire de l'Amoco Cadiz. Thèse Doct. 3^e cycle. Univ. Brest : 131 p.
- MARCHAND J., 1972. Bionomie benthique de l'estuaire de la Loire. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 36 (1) : 47-67.
- MARCHAND J., 1978. Contribution à l'étude des écosystèmes estuariens. 1977 : état de la faune benthique et des relations trophiques de l'estuaire de la Loire en cours d'aménagement. Colloques Internationaux du CNRS, n° 587. Second Colloque Franco-japonais de géographie « Ville et Ports » : 445-462.
- MICHAELIS H., 1981. Intertidal benthic animal communities of the Estuaries of the rivers Ems and Weser. *Mar. Zool.*, 4 : 158-188.
- MOUGANI B., 1982. Redistribution des sédiments consécutive à des travaux d'aménagement : dépôt de dragage sur le banc de Bilho dans l'estuaire de la Loire. Thèse Doct. 3^e cycle. Univ. Nantes, Géologie : 143 p.
- ROBINEAU B. ET MARCHAND J., 1984. Distribution des communautés macrozoobenthiques des substrats meubles de l'estuaire interne de la Loire (France). *J. Rech. Oceanogr.*, 9 (4) : 146-149.
- THORSON G., 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *Geol. Soc. America. Mem.*, 1 (67) : 461-534.
- WOLFF W.J., 1973. The estuary as an habitat. An analysis of data on the soft bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, Scheldt. *Zool. andelingen*, 126 : 1-242.

Reçu le 16 juin 1986; received June 16, 1986

Accepté le 14 août 1986; accepted August 14, 1986

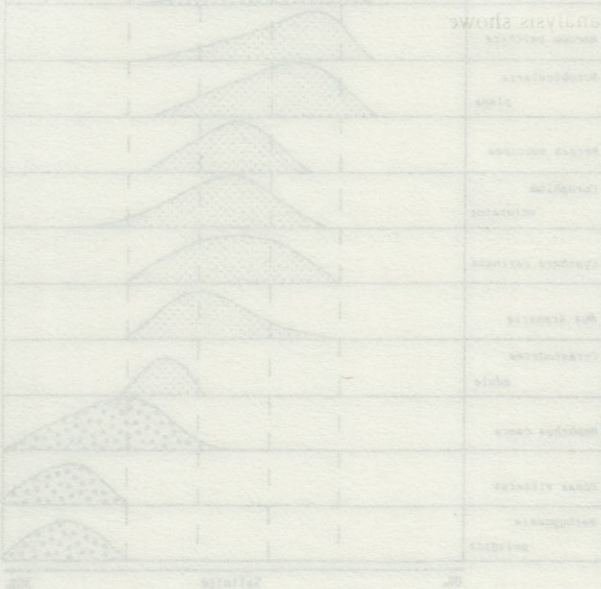


Fig. 4. — A. Réponse du macrozoobenthos au gradient de salinité (le tableau I expose les indices des espèces). B. Stratégie adaptative spécifique en fonction du gradient de salinité.