



HAL
open science

Peut-on estimer le nombre total d'espèces d'un peuplement macrobenthique? Application aux peuplements de substrat meuble de la Manche

F. Gentil, Jean-Claude Dauvin

► To cite this version:

F. Gentil, Jean-Claude Dauvin. Peut-on estimer le nombre total d'espèces d'un peuplement macrobenthique? Application aux peuplements de substrat meuble de la Manche. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1988, pp.207-212. hal-03031547

HAL Id: hal-03031547

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03031547v1>

Submitted on 30 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.

PEUT-ON ESTIMER LE NOMBRE TOTAL D'ESPECES D'UN PEUPEMENT MACROBENTHIQUE ? Application aux peuplements de substrat meuble de la Manche

*Is it possible to estimate the total species number of a macrobenthic community ?
Application to several soft-bottom communities from the English Channel*

F. GENTIL et J.-C. DAUVIN

Université P. et M. Curie et L.P. 4601-CNRS
Station Biologique, 29211 Roscoff, France

COURBES AIRE-ESPECES
MACROZOOBENTHOS
MANCHE

RÉSUMÉ — A partir des données acquises en plusieurs stations de suivi sur des peuplements macrozoobenthiques sublittoraux de sédiments meubles en Manche, la relation entre le nombre cumulé d'espèces et les surfaces échantillonnées est discutée. Il apparaît que l'aire minimale d'échantillonnage habituellement admise ne peut pas être déterminée malgré un nombre important de prélèvements. Nous préconisons la construction d'une courbe cumulative aire-espèces utile en excluant les espèces rares dont la fréquence de capture est inférieure à 10 %. Un lissage de la courbe d'après les probabilités de capture des espèces assure l'objectivité d'une courbe unique. Le nombre total d'espèces dans chaque peuplement est estimé par extrapolation à partir des données issues de suivis temporels. Il illustre la forte diversité spécifique des peuplements macrobenthiques en Manche qui hébergent un grand nombre d'espèces « rares ».

SPECIES-AREA CURVES
MACROZOOBENTHOS
ENGLISH CHANNEL

ABSTRACT — The relationship between macrozoobenthic species number and sampling area is considered from soft-bottom subtidal communities in English Channel. The analysis of the cumulative species-area curve as used by previous workers to define the minimal sampling area is not convincing; large data demonstrate high species diversity with many rare species. Helpful estimation is obtained by exclusion of the rarer species and by construction of a corrected species-area curve. Extrapolations are made in order to predict total number of species present on each community.

INTRODUCTION

La notion habituellement utilisée pour définir l'aire minimale d'échantillonnage d'un peuplement correspond à l'idée selon laquelle un peuplement comporte - au moment de l'étude - un nombre fini d'espèces que l'on peut estimer entièrement en prélevant une surface relativement réduite par rapport à celle du peuplement.

Plusieurs études menées sur les aspects quantitatifs de peuplements sublittoraux de sédiments meubles en Manche (Dauvin, 1984; Gentil *et al.*, 1986) permettent de discuter la relation aire-espèces

selon différents critères : construction de la courbe aire-espèces, définition et valeur de l'aire minimale à un temps donné ou au cours d'un suivi, estimation du nombre total d'espèces d'un peuplement.

MATERIEL ET METHODES

1. Sites d'étude et échantillonnage

Trois stations ont été étudiées régulièrement pendant plusieurs années consécutives; leurs repérages ont été effectués grâce à un positionnement par

alignements ou par système de radionavigation « DECCA », sans mouillage du navire :

- Baie de Morlaix, sables fins peu envasés à *Abra alba* - *Hyalinoecia bilineata* de la Pierre Noire (PN) par 17 m de profondeur (Dauvin, 1984);
- Baie de Morlaix, vases sableuses à *Abra alba* - *Melinna palmata* de la Rivière de Morlaix (RM) par 10 m de profondeur (Dauvin, 1984);
- Baie de Seine, sables fins envasés à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* proches de l'estuaire de la Seine (A) par 10 m de profondeur (Station A : Gentil *et al.*, 1986).

Chaque série d'échantillonnage correspond à 10 prélèvements unitaires effectués au hasard avec une benne Smith-Mc Intyre dont la surface d'échantillonnage est de 0,1 m². Un tamis à ouvertures circulaires de 1 mm de diamètre a été utilisé.

D'autre part, une série de 32 échantillons avec la même benne a été effectuée en octobre 1984 à la station PN avec un tamisage sur mailles circulaires de 2 mm.

Pour tous ces travaux, chaque échantillon est traité séparément avec des déterminations jusqu'au niveau spécifique dans la quasi-totalité des cas.

2. Courbes aire-espèces

Les courbes aire-espèces en coordonnées arithmétiques et semi-logarithmiques ont été construites selon les méthodes classiques (Gounot, 1969) utilisées par ex. par Holme (1953), Ursin (1960) pour des peuplements macrobenthiques. Une technique de lissage à partir des probabilités de capture des espèces sur l'ensemble des prélèvements (Hawkins & Hartnoll, 1980) a été appliquée aux constructions des courbes permettant de juger de la forme d'une courbe unique et objective.

RESULTATS ET DISCUSSION

1. Construction et interprétation de la courbe aire-espèces

La forme des courbes cumulatives (fig. 1 A) dépend de l'ordre de cumul des 32 échantillons que l'on peut par ex. ranger selon l'ordre de récolte (courbe a), le nombre décroissant (b) ou croissant (c) d'espèces par échantillon. Aucune de ces 3 courbes ne tend vers l'horizontale malgré la surface totale échantillonnée (3,2 m²).

La courbe lissée (d) constituée à partir de la méthode probabiliste (Hawkins & Hartnoll, 1980) ne montre pas non plus de palier.

La surface échantillonnée ne permet donc pas de recenser le nombre total d'espèces présentes dans le peuplement, ni de définir l'aire minimale générale-

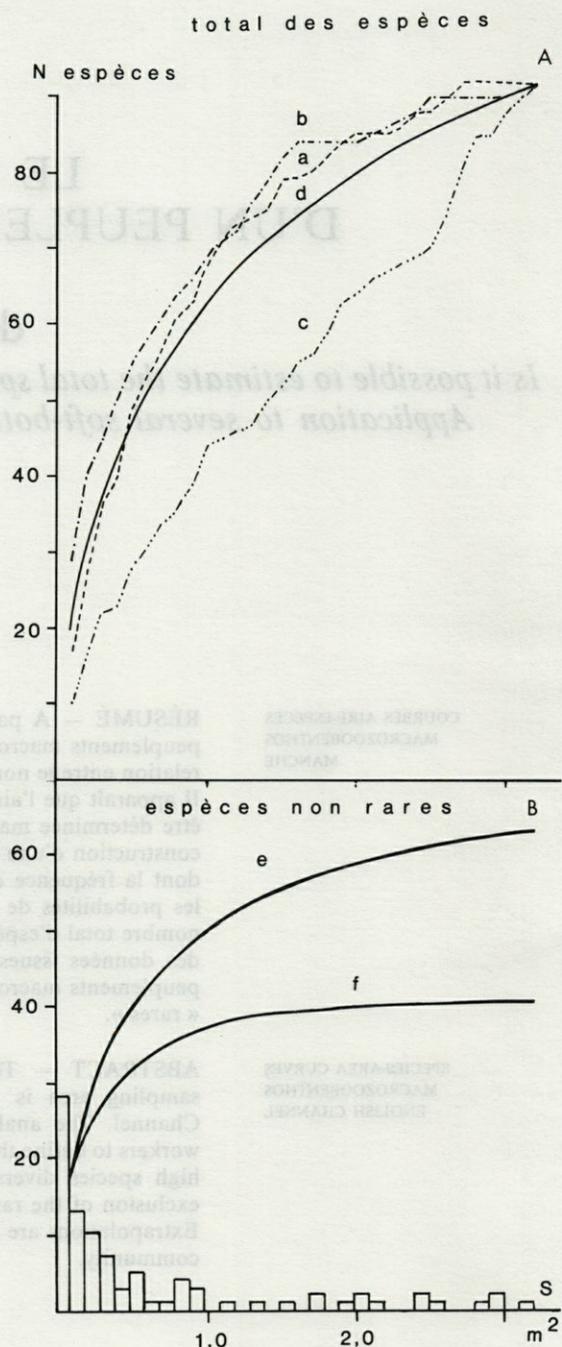


Fig. 1. — A, PN. Courbes cumulatives aire-espèces construites selon : a, l'ordre chronologique des prélèvements ; b, le nombre décroissant d'espèces dans chaque prélèvement; c, le nombre croissant; d, la méthode des probabilités de Hawkins & Hartnoll, 1980. B, PN. Histogramme de fréquence des espèces et courbes cumulatives aire-espèces non rares : e, espèces présentes plus d'une fois et f espèces présentes plus de 3 fois au cours des 32 échantillons.

A, station PN : cumulative species-area curves constructed according to : a, chronological sampling order, b, the decreasing species number in the samples, c, the increasing species number and d, the Hawkins & Hartnoll (1980) probability method. B, PN : species frequencies histogram and cumulative common species-area : species collected more than e, one time, f, three times during the sampling.

ment admise au sens des phytosociologues (Gounot, 1969). Dans le cas des peuplements prospectés l'effort d'échantillonnage serait par conséquent trop important pour aboutir à l'estimation de la richesse spécifique totale du peuplement. L'étude de l'évolution temporelle d'un peuplement exige, après la sélection d'une station représentative, une estimation de l'effort d'échantillonnage à reproduire tout au long du suivi temporel en considérant 3 conditions fondamentales :

- 1) fournir une information suffisante sur la probabilité de capture des espèces; la qualité d'estimation de la fréquence des espèces s'améliore avec l'accroissement du nombre de prélèvements pour une surface unitaire d'échantillonnage adaptée à la récolte des organismes étudiés;
- 2) permettre d'estimer avec une précision acceptable les densités du peuplement et des principales espèces (recherche de l'aire minimale quantitative non développée ici);
- 3) demeurer compatible avec les possibilités pratiques de dépouillement. 1) et 2) sont antagonistes de 3) qui est l'élément limitant pour le choix.

L'histogramme des fréquences des espèces (fig. 1B) montre que sur les 91 espèces récoltées en 32 coups de benne, 28 espèces (30,8 %) n'ont été recueillies qu'une seule fois et 51 (56 %) moins de 4 fois (fréquence inférieure à 10 %). Les courbes aire-espèces construites sans ces espèces rares (figure 1B) marquent alors une inflexion d'autant plus nette que l'on considère les espèces les plus fréquentes (Tabl. I). Ainsi on ajoute seulement 1 espèce lorsque l'on double l'effort d'échantillonnage entre 1,6 et 3,2 m² (courbe f de la figure 1B).

La recherche de l'aire minimale consiste, une fois les espèces les plus fréquentes récoltées, à poursuivre l'effort d'échantillonnage pour capturer des espèces essentiellement rares. Y a-t-il avantage à considérer ces espèces pour délimiter l'aire minimale ? Il faut noter que la plupart des méthodes d'analyse de données impose une simplification de la matrice de départ par élimination des espèces les moins fréquentes (Legendre & Legendre, 1979; Dauvin & Ibanez, 1986).

Tabl. I. — Accroissement du nombre d'espèces en fonction de l'augmentation de l'aire d'échantillonnage : station PN, 32 prélèvements de 0,1 m² en octobre 1984.

Relationship between species number and sampling area : PN station, 32 × 0.1 m² in October 1984.

Accroissement de la surface d'échantillonnage	Accroissement du nombre d'espèces et pourcentage (%)		
	courbe totale (ensemble des espèces)	courbe sans les espèces récoltées une seule fois	courbe sans les espèces récoltées moins de 4 fois
0,5 à 1,0 m ²	16,0 (17,6)	10,7 (17,0)	5,3 (13,3)
1,5 à 2,0 m ²	7,3 (8,0)	3,3 (5,2)	0,8 (2,0)
2,5 à 3,0 m ²	4,3 (4,7)	1,4 (2,2)	0,2 (0,5)
Nombre total d'espèces (3,2 m ²)	91	63	40

2. Importance et signification des espèces rares

Considérons la station PN (Baie de Morlaix) suivie depuis plusieurs années en répétant régulièrement le même effort d'échantillonnage (séries de 1m² correspondant à 10 échantillons de 0,1 m²).

Le nombre d'espèces cumulées à l'intérieur de chaque série de 1m² montre des variations saisonnières habituelles en climat tempéré (Buchanan *et al.*, 1978; Bachelet, 1981; Dauvin, 1984;...). Dans chaque série, la quantité d'espèces récoltées une seule fois suit globalement l'évolution temporelle de la richesse spécifique totale (fig. 2). La proportion

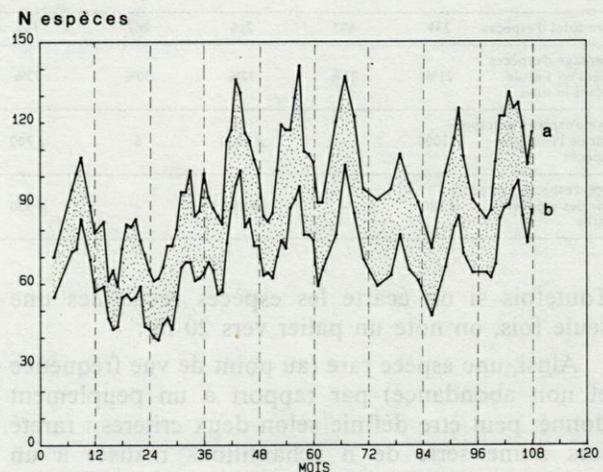


Fig. 2. — PN. Evolution de la richesse spécifique (avril 1977 à janvier 1986) : a, total des espèces et b, espèces récoltées plus d'une fois dans chaque série de 10 échantillons.

PN. Species richness changes during the survey (April 1977 - January 1986) : a, all the species and b, species collected more than one time in each 10 samples series.

d'espèces rares reste relativement constante avec des valeurs plus fortes durant l'été, en parallèle avec les augmentations de densité. Celles-ci peuvent être dûes à :

- des juvéniles d'espèces du peuplement habituellement dispersées à l'état adulte;
- l'établissement transitoire de juvéniles d'espèces d'autres peuplements;
- des migrations d'espèces (essentiellement des Crustacés).

D'autre part, on peut examiner les espèces récoltées une seule fois au cours de l'ensemble du suivi (fréquence de $(1/N) \times 100$ avec N nombre de séries de 1m²); elles sont en nombre élevé par rapport au total des espèces recueillies (histogramme des fréquences : fig.3). Cette proportion notable a pu être également observée en d'autres stations de suivi en Manche (Tabl. II). Si on établit la relation aire-espèces en cumulant toutes les espèces nouvellement rencontrées au cours du suivi PN (fig.3 : 52 séries de 1 m²), on obtient une courbe d'allure croissante.

Tabl. II. — Nombre total d'espèces recueillies durant les suivis PN, RM et A et nombre probable d'espèces sur la surface totale des peuplements estimé à partir de la relation semi-logarithmique aire-espèces.

Total species number collected during PN, RM and A surveys and extrapolated species number from the total area of each community (estimation from the relation between area logarithm and species number).

	Baie de Morlaix				Baie de Seine
	PN		RM		Station A
Superficie totale (km ²)	2,5		1,0		400
Période du suivi	1977-1982	1977-1985	1977-1982	1977-1986	1981-1983
Nombre de séries	52	71	25	42	18
Surface échantillonnée (en m ²)	52	71	25	42	18
Nombre total d'espèces	334	403	216	262	165
Pourcentage d'espèces récoltées en 1 seule série dans le suivi	21%	21%	32%	30%	23%
Nombre d'espèces extrapolé à partir de l'ensemble des espèces	# 1000	-	# 1000	6	# 700
Nombre d'espèces extrapolé à partir des espèces non-rares	# 480	-	# 380	-	# 320

Toutefois si on écarte les espèces recueillies une seule fois, on note un palier vers 20 m².

Ainsi, une espèce rare (au point de vue fréquence et non abondance) par rapport à un peuplement donné, peut être définie selon deux critères : rareté lors d'une série de n échantillons réalisés à un moment donné et rareté lors d'un suivi temporel de N séries régulièrement répétées. A partir de quelle limite considère-t-on une espèce comme « rare » ? Il paraît intéressant de choisir soit une fréquence de capture inférieure à 10 % des prélèvements, soit à l'extrême une seule récolte pour la série ou le suivi considéré.

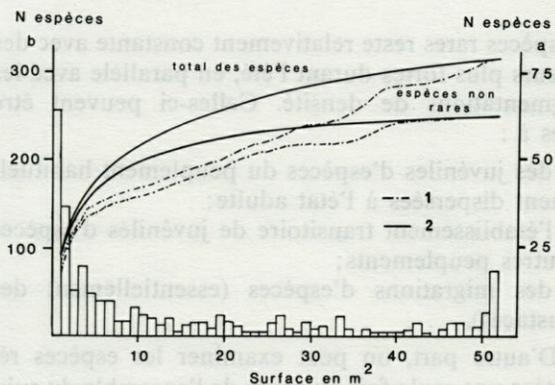


Fig. 3. — Suivi de 52 séries à PN : a, histogramme de fréquence des espèces et b, courbes aire-espèces pour le total des espèces et pour les espèces présentes plus d'une fois. 1 : ordre chronologique et 2, courbes des probabilités de capture.

PN survey (52 series) : a, species frequencies histogram and b, cumulative species-area curves considering all the species and the common species. 1 : chronological order and 2, probability curves.

Tabl. III. — Caractérisation des catégories d'espèces rares selon leur fréquence d'échantillonnage : F (pour une série de n échantillons) ou F' (pour un suivi de N séries).

Characterization of rare species types according to their sampling frequency : F (considering a series of n samples) or F' (considering a survey of N series).

	F = 1/n ou F < n/10	F > 1/n ou F ≥ n/10
F' = 1/N ou F' < N/10	type A : rares et accidentelles	type B : rares et sporadiques
F' > 1/N ou F' ≥ N/10	type C : rares et fidèles	type D : "non-rares"

Plusieurs types d'espèces rares peuvent être distinguées en examinant simultanément leur fréquence au cours d'une série et d'un suivi (Tabl. III).

Ainsi la figure 1 montre l'importance des espèces A et C tandis que la figure 2 illustre celle des espèces A et B. Il est possible d'écarter de la construction de courbes aire-espèces les espèces accidentelles (type A) et sporadiques (type B) dont la présence (ou l'absence) ne représente pas un élément significatif de décision pour définir l'effort minimum d'échantillonnage ou pour analyser le fonctionnement dynamique du système.

Ceci équivaut à ne plus envisager l'établissement d'une courbe aire-espèces avec l'obtention de la quasi-totalité des espèces du peuplement. Nous proposons de considérer à la fois la série ponctuelle et le suivi temporel afin de distinguer à l'intérieur du groupe des espèces rares, les espèces les plus négligeables et d'établir une courbe aire-espèces utile, en excluant les espèces rares.

3. Estimation du nombre total d'espèces

Hawkins & Hartnoll (1980) reprenant notamment les travaux d'Holme (1953), Ursin (1960), utilisent la relation linéaire entre le logarithme de la surface échantillonnée et le nombre cumulé d'espèces récoltées pour prédire le nombre maximum d'espèces que l'on peut espérer recenser sur la totalité de la surface du peuplement considéré homogène.

Procédant comme Hawkins & Hartnoll (1980) à partir des données issues des suivis (PN, RM et A), l'extrapolation des droites (fig. 4) permet d'estimer le nombre théorique maximum des espèces existant sur les surfaces occupées par chaque peuplement (tabl. II); la même extrapolation est effectuée sur les droites construites à partir des espèces récoltées plus d'une fois dans chaque suivi.

Il paraît raisonnable de situer le chiffre réel du nombre total d'espèces entre la valeur obtenue avec

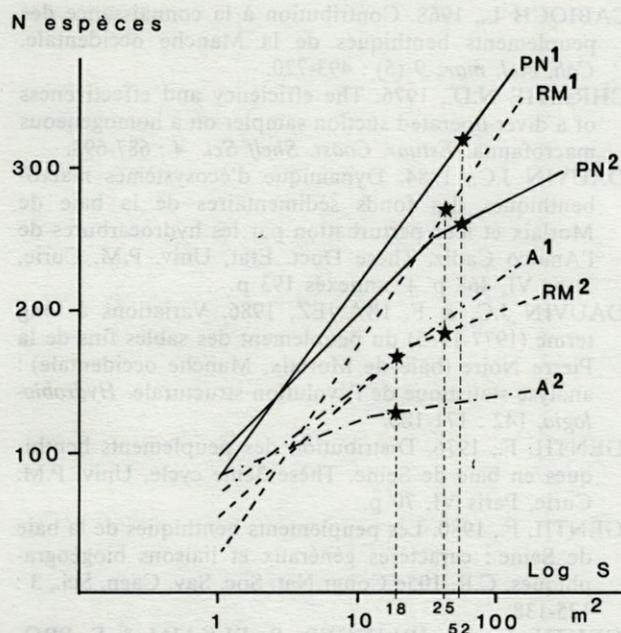


Fig. 4. — Relation entre le logarithme de la surface échantillonnée et le nombre cumulé d'espèces récoltées au cours des suivis : PN (Pierre Noire); RM (Rivière de Morlaix) et A (Baie de Seine). 1, all the species and 2, with the species present more than one time. The stars indicate the surface maximum échantillonnée pour chaque suivi.

Relationship between the logarithm of the sampling area and cumulative species number during the surveys : PN (Pierre Noire); RM (Rivière de Morlaix) and A (Baie de Seine). 1, all the species and 2, with the species present more than one time. The stars show the maximum sampling area for each survey.

l'ensemble des espèces et celle obtenue avec les espèces non-rares. Le nombre d'espèces rares est élevé (plus de 50 % des espèces récoltées) et entraîne certainement une surévaluation du nombre total d'espèces en raison des faibles surfaces échantillonnées par rapport à la superficie totale de chaque peuplement.

Ces résultats présentent une estimation plausible de la richesse spécifique des peuplements de macrofaune étudiés, et compatible avec les ordres de grandeur connus pour la Manche (inventaires de la Faune marine de Roscoff). Il apparaît que le peuplement de la Baie de Seine, même plus étendu, possède un nombre d'espèces moindre que les peuplements équivalents de la Baie de Morlaix. Ceci est en accord avec les données biogéographiques déjà acquises sur le gradient faunistique d'appauvrissement en Manche (Holme, 1966; Cabioch, 1968; Gentil 1976 et 1980).

Un suivi effectué sur plusieurs années intègre automatiquement une certaine évolution temporelle de la richesse spécifique en liaison avec l'établissement ou la disparition d'espèces. Cette dérive en fonction du temps n'est pas un obstacle à l'application de cette méthode; en effet, si l'on se réfère au

suiti PN (Dauvin, 1984), on observe qu'elle est essentiellement liée aux variations pluriannuelles de la densité des espèces caractéristiques du peuplement. Il pourrait en être autrement si les conditions de milieu au sein du peuplement changeaient notablement, le faisant évoluer vers un autre peuplement aux caractéristiques faunistiques différentes.

4. Comparaison de courbes aire-espèces

Il est possible en prenant l'exemple de plusieurs stations d'un peuplement analogue en Manche (baies de Morlaix et de Seine), de comparer les courbes aire-espèces constituées à partir d'un même effort d'échantillonnage (même échantillonneur, même surface cumulée), à un moment donné. Il suffit de ramener le cumul absolu des espèces en pourcentage par rapport au nombre total d'espèces récoltées (fig. 5, gauche). Cette manière permet ainsi de comparer les formes des courbes sans tenir compte des richesses spécifiques propres à chaque unité de peuplement (ou à chaque période d'échantillonnage). Si l'on élimine les espèces récoltées une seule fois au cours de la série, on obtient une allure des courbes plus satisfaisantes pour la détermination d'un palier (fig. 5, droite).

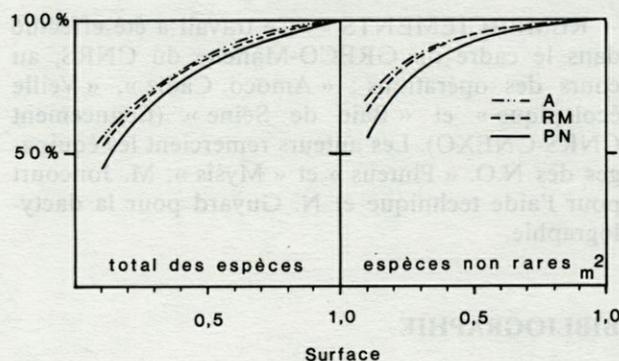


Fig. 5. — Comparaison des courbes lissées aire-espèces pour trois stations (PN : Pierre Noire; RM : Rivière de Morlaix et A : Baie de Seine).

Comparison between cumulative smoothed species-area curves for three stations (PN : Pierre Noire; RM : Rivière de Morlaix and A : Baie de Seine).

CONCLUSIONS

La détermination de l'effort d'échantillonnage pour l'étude du macrozoobenthos des sédiments meubles constitue une phase préalable à toute étude de suivi temporel. Cet effort devra en effet être conservé identique tout au long du suivi afin de ne pas y introduire une variabilité supplémentaire.

En Manche, les peuplements de sables fins envasés de la communauté à *Abra alba* ne permettent pas par leur diversité élevée, de suivre les procédés

habituels de recherche de l'aire minimale d'échantillonnage.

Après lissage de la courbe assurant l'objectivité indispensable (Hawkins & Hartnoll, 1980), nous préconisons comme d'autres auteurs (Christie, 1976) d'écarter les espèces les plus rares permettant ainsi la construction d'une *courbe aire-espèces utile* plus facile à interpréter. Cette sélection se fera sur le critère de constance des espèces au cours d'un échantillonnage ponctuel et devra être analysée *a posteriori* avec les échantillons du suivi.

La détermination de l'*aire minimale utile* devra toujours être recherchée en accord avec les objectifs envisagés et les possibilités pratiques de dépouillement.

L'utilisation de l'*aire minimale utile* et l'estimation du nombre total d'espèces vivant dans le peuplement sont deux problèmes distincts que l'on peut parfois confondre dans certains cas d'appauvrissement faunistique (milieux estuariens, zone des marées, ...). La diversité de la macrofaune benthique en Manche est trop élevée pour confondre ces deux points. Ceci montre que les peuplements de cette région caractérisée par un régime mégatidal et de faibles variations climatiques accueillent une quantité importante d'espèces peu abondantes et dispersées, apparaissant rarement dans les échantillons.

REMERCIEMENTS — Ce travail a été effectué dans le cadre du GRECO-Manche du CNRS, au cours des opérations : « Amoco Cadiz », « Veille écologique » et « Baie de Seine » (financement CNRS-CNEXO). Les auteurs remercient les équipages des N.O. « Pluteus » et « Mysis », M. Joncourt pour l'aide technique et N. Guyard pour la dactylographie.

BIBLIOGRAPHIE

- BACHELET G., 1981. Données préliminaires sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique marin. *Vie Milieu*, 31 (3/4) : 205-213.
- BUCHANAN J.B., H. SHEADER & P.F. KINGSTON, 1978. Sources of variability in the benthic macrofauna off the south Northumberland coast, 1971-1976. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 58 (1) : 191-209.
- CABIOCH L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. biol. mar.*, 9 (5) : 493-720.
- CHRISTIE N.D., 1976. The efficiency and effectiveness of a diver-operated suction sampler on a homogeneous macrofauna. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 4 : 687-693.
- DAUVIN J.C., 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse Doct. Etat, Univ. P.M. Curie, Paris VI, 468 p + annexes 193 p.
- DAUVIN J.C. & F. IBANEZ, 1986. Variations à long terme (1977-1985) du peuplement des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Manche occidentale) : analyse statistique de l'évolution structurale. *Hydrobiologia*, 142 : 171-186.
- GENTIL F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Thèse 3ème cycle, Univ. P.M. Curie, Paris VI, 70 p.
- GENTIL F., 1980. Les peuplements benthiques de la baie de Seine : caractères généraux et liaisons biogéographiques. C.R. 105e Congr. Nat. Soc. Sav. Caen, Sci., 3 : 125-138.
- GENTIL F., J.P. IRLINGER, B. ELKAIM & F. PRO-NIEWSKI, 1986. Premières données sur la dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasés à *Abra alba* de la baie de Seine orientale. IFREMER, Actes colloques, 4 : 409-420.
- GOUNOT M., 1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson et Cie, Paris, 314 p.
- HAWKINS S.J. & R.G. HARTNOLL, 1980. A study of the small-scale relationship between species number and area on a rocky shore. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 10 : 210-214.
- HOLME N.A., 1953. The biomass of the bottom fauna in the English Channel off Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 32 : 1-49.
- HOLME N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. II. Part II. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 46 : 401-493.
- LEGENDRE L. & P. LEGENDRE, 1979. Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec, 197 p.
- URSIN E., 1960. A quantitative investigation of the echinoderm fauna of the central North Sea. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-og. Havund.*, n.s., 2 (24) : 1 - 204.

Reçu le 20 octobre 1987; received October 20, 1987

Accepté le 1 décembre 1987; accepted December 1, 1987.