



HAL
open science

BIODIVERSITÉ DES FONDS DE MAERL EN BRETAGNE : APPROCHE FONCTIONNELLE ET IMPACTS ANTHROPIQUES

J Grall, M Glémarec

► **To cite this version:**

J Grall, M Glémarec. BIODIVERSITÉ DES FONDS DE MAERL EN BRETAGNE : APPROCHE FONCTIONNELLE ET IMPACTS ANTHROPIQUES. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1997, pp.339-349. hal-03103852

HAL Id: hal-03103852

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03103852v1>

Submitted on 8 Jan 2021

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.

BIODIVERSITÉ DES FONDS DE MAERL EN BRETAGNE : APPROCHE FONCTIONNELLE ET IMPACTS ANTHROPIQUES

*Biodiversity of Maerl beds in Brittany : functional approach
and anthropogenic impacts*

J. GRALL, M. GLÉMAREC

*Université de Bretagne Occidentale, Institut Européen d'études Marines
Ecologie Benthique, UMR 6539 du CNRS
Place Copernic – Technopole Brest-Iroise, 29280 Plouzané, France
E mail : Jacques.Grall@univ-brest.fr*

COMPLEXITÉ ARCHITECTURALE
BANCS DE MAERL
BIODIVERSITÉ SPÉCIFIQUE
BIODIVERSITÉ FONCTIONNELLE
MACROBENTHOS
LITHOTHAMNIÉES

RÉSUMÉ. – La complexité architecturale de l'habitat est un facteur physique qui peut expliquer la forte diversité spécifique des fonds de maerl, en outre ceux-ci sont aussi caractérisés par une diversité fonctionnelle élevée. La structure physique de l'habitat offre un refuge à de nombreux prédateurs, et les interactions biotiques basées sur la prédation, la perturbation, la compétition... empêchent toute monopolisation des ressources par quelques espèces dominantes. La comparaison des structures benthiques installées en rade de Brest sur les fonds sédimentaires homogènes par rapport à celles du maerl, fournit une première explication à cette diversité élevée. L'examen des fonds de maerl, perturbés par des actions anthropiques (eutrophisation dans le bassin nord de la rade de Brest, turbidité par exploitation directe aux Glénan), permet d'évoquer les liens existant entre diversité spécifique et fonctionnelle.

ARCHITECTURAL COMPLEXITY
MAERL BEDS
FUNCTIONAL BIODIVERSITY
SPECIFIC BIODIVERSITY
MACROBENTHOS
CORALLINE ALGAE

ABSTRACT. – In maerl beds, architectural complexity is a physical factor which can explain the high specific diversity, and these habitats are moreover characterized by a high functional diversity. The physical structure of this habitat consists in providing refuges for a lot of predators and biotic interactions founded on predation, disturbance, competition... prevent any resources monopolisation by only a few dominating species. Comparison of macrobenthic structures on homogeneous muddy bottoms and maerl beds in the Bay of Brest gives a first explanation to this high diversity. A second comparison between Control and Impacted maerl beds stations (eutrophication in the northern basin of the Bay of Brest, turbidity by direct exploitation of coralline algae in Glenan) suggests the existing links between specific and functional diversities.

Problème

Le terme de maerl désigne des accumulations d'algues Corallinacées non fixées vivantes ou mortes. Ces algues, dont la croissance est très lente, participent ainsi à la construction d'habitats géographiquement bien localisés dans l'étage infralittoral des mers tempérées. Dans ce milieu littoral très productif, les fonds de maerl hébergent une flore et une faune très diversifiée, mais cette forte diversité taxonomique est aussi fonctionnelle. Le problème posé est de rechercher les causes possibles d'une telle biodiversité spécifique et fonctionnelle.

La biodiversité fonctionnelle peut se référer à la structure de l'habitat. En effet, un fond de maerl offre une complexité architecturale remarquable. Cette composante physique est liée au caractère arbusculaire des thalles du maerl, les espaces entre ces structures biogéniques vivantes ou mortes servent de refuges aux animaux mobiles qui peuvent échapper ainsi à la prédation épibenthique. Les thalles de maerl servent de substrat solide pour les épibiontes et la production épiphytique sous forme de fragments est transférée par les herbivores et détritivores au sein de ce milieu cavitaire. En Bretagne, ces habitats sont situés très peu profondément (3 à 10 m) et les courants de marée y maintiennent une circulation interne permettant

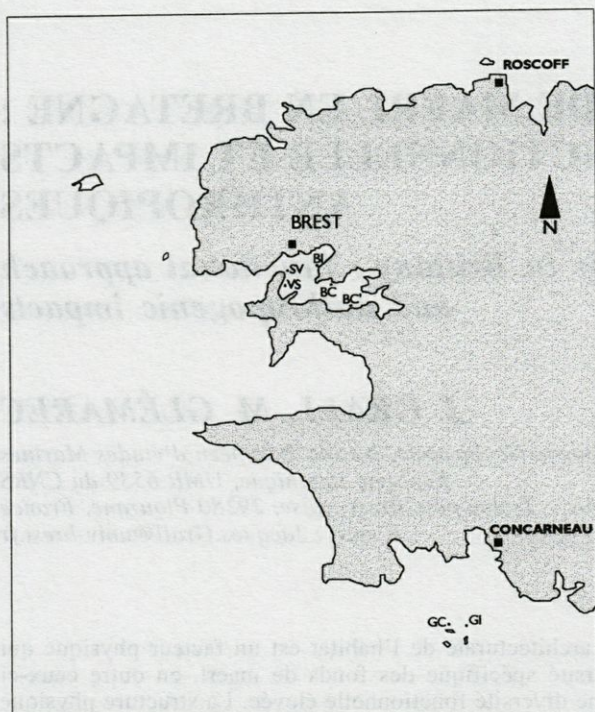


Fig. 1. – Localisation des sites étudiés en rade de Brest (B) et aux Glénan (G). C : station de contrôle, I : station impactée. SV : sables fins envasés, VS : vases sableuses, BC : maerl de Rozegat, BC' : maerl de Loumergat.

Sampling stations within the bay of Brest (B) and the Glénan archipelago (G). C : control site, I : impacted site. SV : muddy sands, VS : sandy muds, BC : maerl bank of Rozegat, BC' : maerl bank of Loumergat.

aux animaux résidents de vivre en profondeur dans le sédiment. Par leur activité incessante, ces animaux fouisseurs et perturbateurs évitent ainsi une stratification physico-chimique (Aller 1982) et le colmatage des cavités, ce qui limiterait alors les espaces disponibles pour cette faune. Nous aurions, dans cette complexité de la structure physique de l'habitat une première explication à cette forte diversité fonctionnelle, puisque ce milieu héberge le plus grand nombre de groupes trophiques : herbivores, suspensivores, détritivores, carnivores et nécrophages...

Le deuxième aspect de la diversité est d'évaluer le nombre d'espèces à l'intérieur de chaque groupe trophique (diversité spécifique). Dans un tel habitat complexe, la présence de nombreux prédateurs et perturbateurs maintiendrait les espèces à des niveaux de densité inférieurs au seuil où apparaît l'exclusion compétitive. Ce concept de Gause (1934) a été largement évoqué en milieu intertidal rocheux tout d'abord (Paine 1966 par ex.), puis en milieu abyssal par Dayton et Hessler (1972). Dans un peuplement de maerl, les interactions biotiques basées sur la prédation, la perturbation, la compétition..., sont nombreuses, si

bien qu'aucune espèce n'a la possibilité de monopoliser les deux ressources essentielles, l'habitat et la nourriture. Cet habitat complexe est utilisé de multiples façons (support, abri, refuges...), le maerl lui-même et les algues épiphytiques peuvent être consommés de façon très diverse, par les diverses espèces d'herbivores, de brouteurs, de mangeurs de débris végétaux.

Dans cette phase préliminaire d'exploitation des résultats, nous tentons de répondre à ces deux aspects de la diversité en examinant les peuplements de maerl situés dans des conditions écologiques différentes et deux comparaisons sont ainsi présentées :

- la comparaison du peuplement d'un banc de maerl, habitat hétérogène par rapport aux peuplements de sédiment homogène les plus proches sur le plan édaphique et géographique, ceux des sables envasés et des vases sableuses en rade de Brest ;

- la comparaison des peuplements de bancs de maerl en situation normale par rapport aux mêmes peuplements sous l'influence d'un impact anthropique. En rade de Brest, l'impact se traduit par une eutrophisation générale avec augmentation de la couverture végétale. En baie de Concarneau, le banc de maerl des Glénan subit une exploitation directe, avec une destruction totale du biotope et une turbidité plus élevée pour les stations voisines.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Les sites

En rade de Brest, les bancs de maerl sont essentiellement composés de *Lithothamnion corallioides* (P. & H. Crouan) P. & H. Crouan, dont les thalles sont finement ramifiés. Aux Glénan, il s'agit surtout de *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin à l'architecture plus grossière avec des thalles arbusculaires épais, parfois arrondis. Chaque espèce est représentée par des formes différentes et, dans cette phase préliminaire d'exploitation, nous n'avons pas tenté d'évaluer la complexité de l'habitat sous forme d'une expression numérique comme l'ont fait Gee et Warwick (1994).

En rade de Brest (Fig. 1), les sables envasés et les vases sableuses des stations SV et VS sont situés dans l'anse de Roscanvel entre 3 et 5 m de profondeur, à l'abri de toute atteinte anthropique notable (Grall & Glémarec 1997). Les bancs de maerl de référence sont ceux de Rozegat (BC) et de Loumergat (BC'), dans le bassin sud de la rade à une profondeur moyenne de 3 à 5 m. Le banc de Rozegat est utilisé comme contrôle (BC) par rapport au banc du bassin nord ou banc de Plougastel (BI) situé à la même profondeur, face à l'agglomération et à l'ensemble portuaire de Brest, responsables de perturbations (Grall et Glémarec 1997).

Dans l'ensemble des stations de la rade, les températures sur le fond oscillent au cours de l'année entre 9° et 18°. La station BC située dans l'axe du Chenal de l'Aulne peut subir une dessalure hivernale qui peut atteindre 30 PSU sur le fond, ce qui correspond toujours à des conditions euhalines. Dans le bassin nord (BI), ces conditions sont très peu différentes.

Le banc des Glénan a fait l'objet d'une intense exploitation dans les 40 dernières années. Le site d'exploitation est aujourd'hui très limité, c'est en quelque sorte un puits d'extraction, le banc ayant 10 m d'épaisseur à cet endroit (Augris & Berthou 1986). Tout autour de ce site, façonné de cratères, toute forme de vie macrofaunique a disparu. Nous avons donc choisi 2 stations (Fig. 1) à profondeur équivalente (10 m) : la première GI, la plus proche du site d'extraction où des peuplements macrofauniques existent ; la deuxième GC, plus éloignée, à proximité immédiate des massifs rocheux des Glénan, où l'exploitation n'a jamais été effective. Les conditions hydrodynamiques sont typiquement marines et infralittorales.

2. Obtention des données

Pour éviter toute variation liée à une possible cause temporelle, les comparaisons entre les peuplements de la rade de Brest sur sédiments envasés et fonds de maerl sont faites sur des données automnales (novembre). L'estimation des atteintes anthropiques est obtenue à partir de données printanières (mai 1996), ceci sur les 2 sites de Brest et des Glénan.

Les échantillons biologiques sont réalisés à la benne Smith-McIntyre (0,1 m²). Six replicats sont effectués à chaque station, ce qui représente une surface échantillonnée de 0,6 m². Les contenus des bennes sont tamisés sur une maille de 1 mm et les reliquats sont préservés au formol à 4%. Les identifications se font au laboratoire après coloration au rose bengale. Les espèces sont déterminées sauf pour les groupes de Nématodes et Némertes. Les animaux sont comptés, puis pesés après séchage à 60° durant 24 heures. Les biomasses (B) sont exprimées en g de poids organique sec (POS) par m².

L'estimation de la richesse spécifique S représente le cumul des espèces recueillies dans les six bennes réalisées par station. L'abondance A est exprimée par m².

Pour l'analyse granulométrique du sédiment, un prélèvement supplémentaire est réalisé : 100 g de sédiment sont séchés à 80 °C pendant 24 h au maximum, puis lavés à l'eau douce sur un tamis de 63 µm. Le refus est tamisé sur une colonne de 14 tamis (de 63 à 10 000 µm). En tenant compte des 3 fractions : pélites, sables et graviers, il est possible de placer chaque prélèvement sur le diagramme de Shepard (1954).

3. Traitement des données biologiques

Les analyses factorielles des correspondances (AFC Hill 1974) sont réalisées sur les abondances des espèces pour aider à l'interprétation des comparaisons entre stations et visualiser les associations spatiales d'espèces, ceci sur les données non transformées. Seules les espèces dont le pourcentage de contribution est

supérieur à 1% sont prises en compte dans l'interprétation. C'est la distance moyenne du Chi² qui est utilisée comme coefficient de similitude (Le Bris 1988). Les groupes trophiques sont représentés par la projection de leur barycentre. L'examen de la diversité fonctionnelle suppose en effet la reconnaissance de types écologiques basés sur le comportement trophique des espèces, ce qui inclut la source de nourriture, mais aussi le mode de nutrition. Afin de mieux cerner l'approche de cette diversité fonctionnelle, au sein d'un herbier de *Zostera marina*, Hily et Bouteille (1996) croisent 3 critères : la source alimentaire, le type comportemental et le microhabitat où l'espèce exerce l'essentiel de son activité trophique. Sans aller aussi loin dans la caractérisation très précise de ces niches trophiques, nous adoptons la classification de ces auteurs en nous aidant des données trouvées dans la littérature, tout en l'amendant et en tenant compte de la spécificité de l'habitat étudié.

Les premiers groupes trophiques, consommant de grosses particules alimentaires, sont appelés macrophages, parmi lesquels il est possible de reconnaître :

- les prédateurs ou carnivores (C), chassant des proies mobiles ou sessiles,
- les nécrophages (N), mangeurs de chair morte,
- les herbivores (H), broutant des algues dont le maerl,

— les détritivores (Dt), animaux vagiles consommant les débris essentiellement d'origine végétale et transférant ces débris au sein de l'habitat.

Les groupes suivants sont dits microphages. Ce sont des animaux essentiellement sédentaires :

- les suspensivores (S) ou sestonophages sont liés aux apports de la couche d'eau sus-jacente,
- les brouteurs (µB), se nourrissent des microphytes, bactéries et débris colonisant les surfaces solides (maerl et coquilles),
- les dépositives de surface (Ds) utilisent ce même triple ensemble de ressources, déposées à la surface sédimentaire,
- les dépositives de subsurface ou limivores (L) consomment ces mêmes ressources mais enfouies au sein de la carcasse sédimentaire.

L'indice de diversité (H') de Shannon (Shannon et Weaver, 1949) est calculé. Le modèle DIMO (Quinghong, 1995) visualise, en une seule expression graphique, la richesse spécifique log₂ (S), l'indice de Shannon H', la régularité (de Pielou (1966) H'/log (s) et l'indice Q de Quinghong où Q = H'/sin (a). Il est défini comme la longueur du vecteur du point-station à l'origine. Ceci permet donc d'évaluer laquelle (ou lesquelles) de ces caractéristiques traduit mieux l'impact sur la structure.

RÉSULTATS

1. Données granulométriques

Si l'on se réfère à la classification des catégories granulométriques d'après la définition de

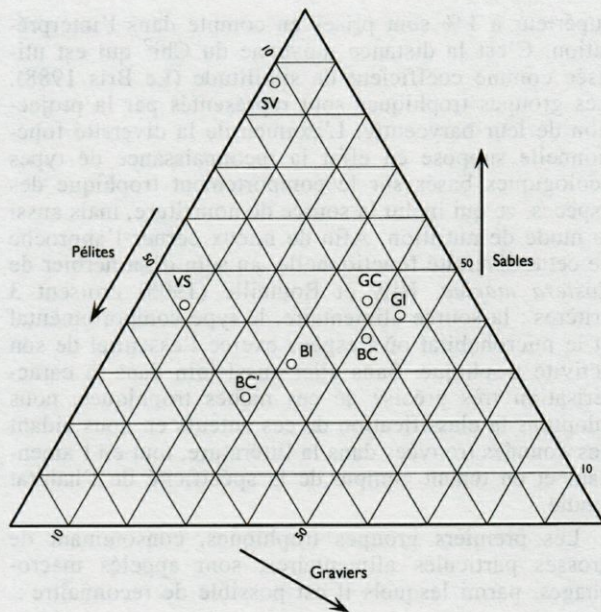


Fig. 2. – Utilisation du diagramme de Shepard pour caractériser les stations, selon les trois fractions granulométriques : graviers, sables et pélites. SV : sables fins envasés, VS : vases sableuses, BC : maerl de Rozegat, BC' : maerl de Loumergat.

Shepard diagram used to characterize the sampling stations, in function of three granulometric fractions : gravels, sands and fine particles. SV : muddy sands, VS : sandy muds, BC : maerl bank of Rozegat, BC' : maerl bank of Loumergat.

Shepard (1954), le diagramme triangulaire (Fig. 2) permet de distinguer :

- les sables envasés SV (entre 10 et 30 % de pélites) et les vases sableuses VS (entre 30 et 80 % de pélites), avec un taux de graviers toujours inférieur à 10 % (5 % le plus souvent);

- les fonds de maerl de la rade de Brest. Ce sont des sédiments mixtes où les 3 fractions granulométriques peuvent apparaître de façon équivalente. Le site de Loumergat (BC') montre cependant une fraction fine plus importante (46 %).

- les fonds de maerl des Gléan. Ce sont des sables graveleux où les sables et les graviers sont en proportions équivalentes et où la fraction fine est inférieure à 20 %.

Dans ces deux cas de maerl, à fraction sableuse égale (32 % pour Brest, 44 % pour les Gléan), la différence entre la station de contrôle et la station impactée apparaît dans l'accroissement de la fraction fine par rapport à la fraction grossière : de 24 à 36 % en rade de Brest, de 13 à 18 % aux Gléan.

Ainsi est précisée grossièrement la part des facteurs édaphiques dans la variation attendue des peuplements benthiques installés sur les fonds homogènes (sables fins envasés et vases sableuses)

et les fonds hétérogènes (maerl) d'une part, entre les stations de maerl en situation de contrôle (C) et situation impactée (I) d'autre part.

2. Comparaison des peuplements des fonds homogènes et hétérogènes en rade de Brest

L'AFC réalisée sur les 2 stations SV et VS et sur les 2 stations de maerl BC et BC' (Fig. 3a) révèle que les 2 premiers axes représentent respectivement 50,5 et 32,6 % de la variance totale. Les 2 stations de sédiment homogène, dont la contribution à l'axe 1 est de 70 %, sont situées dans la partie négative de cet axe. Elles sont caractérisées par des espèces vasicoles ou sabulicoles-vasicoles au sens de Glémarec (1969), comme les Polychètes *Chaetozone setosa*, *Clymene oerstedii*, *Marphysa belli*, *Melinna palmata*, *Notomastus latericeus*, *Prionospio malmgreni*, *Scalibregma inflatum*; les Bivalves *Abra alba*, *Lucinoma borealis*, *Thyasira flexuosa*; les Amphipodes *Aora typica*, *Dexamine spinosa*, *Microdeutopus damnionensis*... La partie positive du même axe isole les 2 stations de maerl (contribution de 28 % à cet axe) avec une faune qui peut être dite caractéristique de tels fonds hétérogènes : les Polychètes *Eunice harassii*, *Nematoneis unicornis*, *Pista cristata*; le Bivalve *Parvicardium exiguum*; les Crustacés *Melita gladiosa*, *Maera grossimana*, *Pisidia longicornis*. L'axe 1 sépare donc très nettement les peuplements des sédiments homogènes avec dominance de Polychètes sédentaires et de Bivalves Lucinidés dépositives de surface, de ceux des sédiments hétérogènes avec des Polychètes errantes carnivores, des Bivalves suspensivores et des Amphipodes détritivores. L'axe 2 permet de séparer les 2 stations de maerl. La station de Rozegat (BC) est caractérisée par tout un ensemble d'espèces d'Amphipodes détritivores tandis que la station de Loumergat (BC') voit la dominance de Polychètes Eunicidés carnivores et de suspensivores.

Aux mêmes stations, une AFC identique est réalisée sur les groupes trophiques représentés par leur barycentre (Fig. 3b), elle apporte les enseignements suivants :

L'axe 1 (61,6 % de la variance) isole dans sa partie positive, c'est-à-dire ici dans les stations de sédiments homogènes, les dépositives de subsurface ou limivores (L) et ceux de surface (Ds). Dans la partie négative au contraire, apparaissent les détritivores (Dt), les carnivores (C) et les suspensivores (S), caractéristiques des stations de maerl. Les microbrouleurs (μ B) herbivores (H) et nécrophages (N) sont également situés dans cette partie négative de l'axe, mais leur contribution à l'axe n'est pas statistiquement significative.

Cette différence entre sédiments homogènes et hétérogènes est donc mise en évidence par les

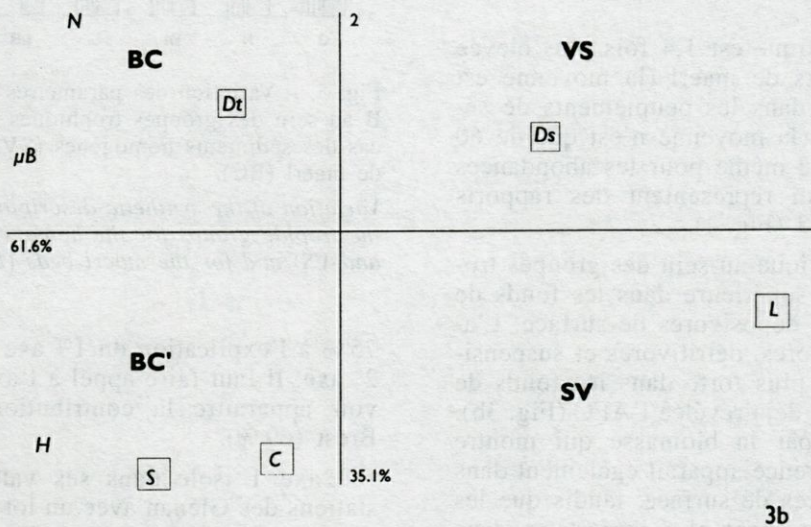
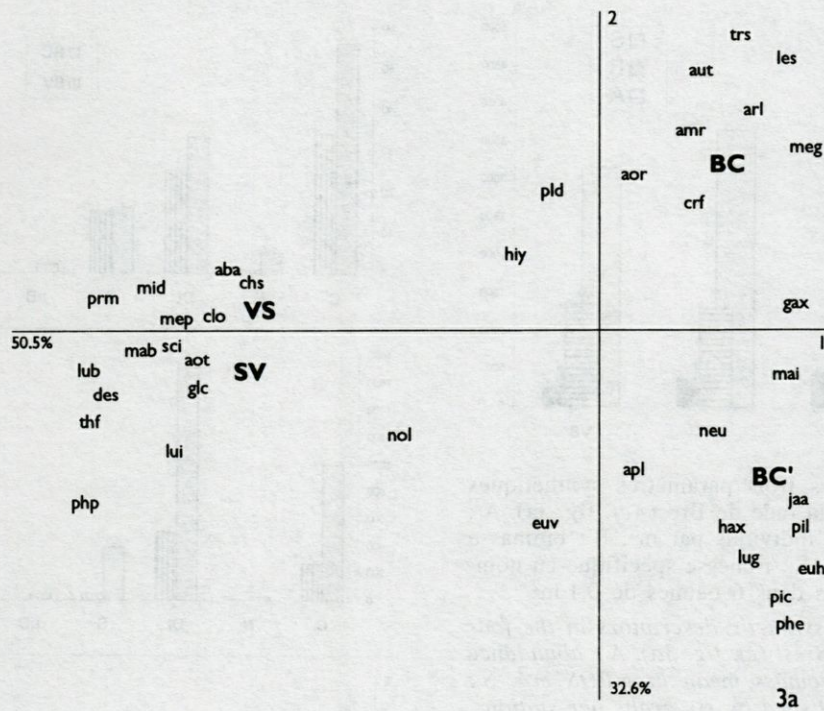


Fig. 3. – a, Plan 1 et 2 de l'analyse de correspondance (AFC) réalisée sur l'ensemble des espèces échantillonnées dans les 4 stations de la rade de Brest. SV : sables fins envasés, VS : vases sableuses, BC : maerl de Rozegat, BC' : maerl de Loumergat. Seules sont indiquées les abréviations des espèces (cf. Annexe) qui représentent plus de 1 % de la variance. b, Plan 1 et 2 de l'AFC réalisée sur les groupes trophiques dans les 4 stations de la rade de Brest (cf. fig. 3a). C : carnivores, Ds : déposivores de surface, Dt : détritivores, L : limivores, N : nécrophages, S : suspensivores, μB : microbrouteurs.

a, Axes 1 and 2 of the factorial correspondence analysis (AFC) performed on all the species sampled in the four stations of the bay of Brest. SV : muddy sands, VS : Sandy muds, BC : marl bank of Rozegat, BC' : maerl bank of Loumergat. Only representative species are represented. b, Axes 1 and 2 of the factorial correspondence analysis (AFC) performed on the trophic groups of the four stations of the bay of Brest (cf. fig. 3a). C : carnivorous, Ds : surface deposit feeders, Dt : detritic feeders, L : subsurface deposit feeders, N : scavengers, S : suspension feeders, μB : micrograzers.

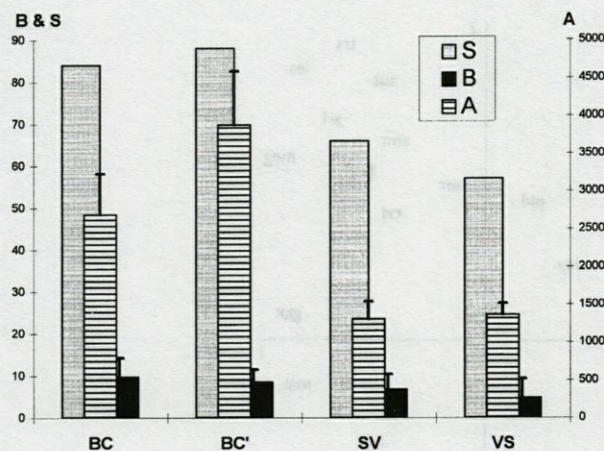


Fig. 4. — Variation des trois paramètres synthétiques dans les 4 stations de la rade de Brest (cf. fig. 3a). A : moyenne du nombre d'individus par m^2 , B : biomasse exprimée en g.POS m^2 , S : richesse spécifique en nombre d'espèces recensées dans 6 bennes de $0,1 m^2$.

Variation of the three synthetic descriptors in the four stations of the bay of Brest (cf. fig. 3a). A : abundance (mean per m^2), B : biomass mean in g.POS m^2 , S : specific richness established by six grabs per station.

axes 1 des 2 AFC. Cette validation statistique peut être confortée par l'examen des paramètres synthétiques, S, A, B, réalisé d'abord sur l'ensemble des peuplements, puis sur les différents groupes trophiques.

La richesse spécifique est 1,4 fois plus élevée dans les peuplements de maerl (la moyenne est de 86 espèces) que dans les peuplements de sédiments homogènes (la moyenne n'est que de 60 espèces), il en est de même pour les abondances et les biomasses qui représentent des rapports respectifs de 2,4 et 2 (Fig. 4).

La richesse spécifique au sein des groupes trophiques (Fig. 5) est supérieure dans les fonds de maerl, sauf pour les déposivores de surface. L'abondance des carnivores, détritivores et suspensivores est nettement plus forte dans les fonds de maerl comme l'avait déjà révélée l'AFC (Fig. 3b). Ceci est confirmé par la biomasse qui montre aussi que cette différence apparaît également dans le cas des déposivores de surface, tandis que les limivores sont inversement plus importants dans les sédiments homogènes. Quant aux microbrouleurs, ils sont naturellement absents de ce type de fond.

3. Comparaison des peuplements des fonds de maerl dans les stations de contrôle et d'impact

Les 3 premiers axes de l'AFC (Fig. 6a) représentent respectivement 24,8, 16,3 et 10,3 % de la variance. Les 2 stations des Glénan contribuent à

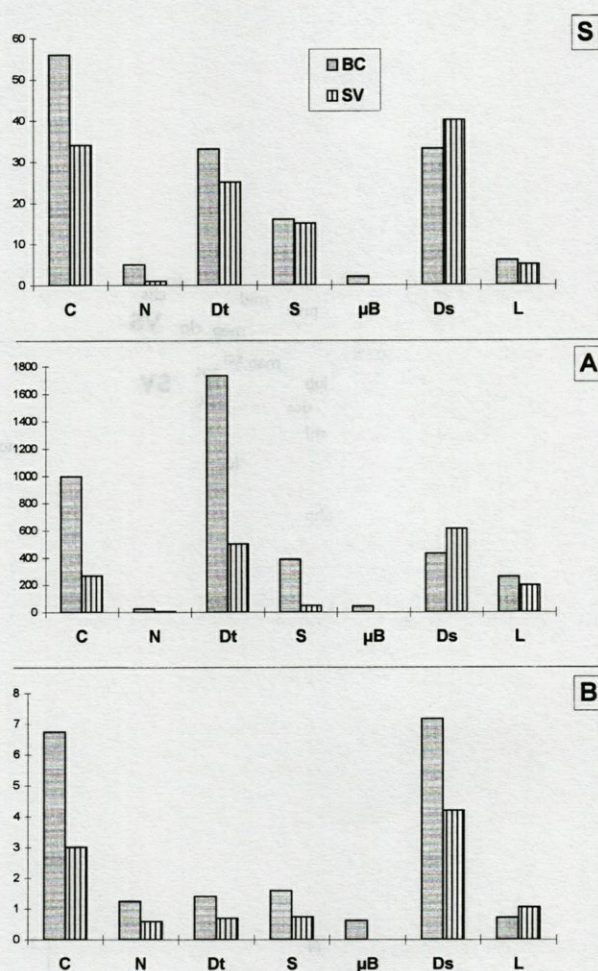


Fig. 5. — Variation des paramètres synthétiques S, A et B au sein des groupes trophiques (cf. Fig. 3b) dans le cas des sédiments homogènes (SV et VS) et des fonds de maerl (BC).

Variation of the synthetic descriptors S, A and B within the trophic groups for the homogeneous sediments (SV and VS) and for the maerl beds (BC and BC').

75 % à l'explication du 1^{er} axe et à 73 % celle du 2^e axe. Il faut faire appel à l'axe 3 (Fig. 6b) pour voir apparaître la contribution des stations de Brest (69 %).

L'axe 1 isole dans ses valeurs négatives les stations des Glénan avec un lot d'espèces composé des Polychètes : *Capitella capitata*, *Glycera capitata*, *Harmothoe sp.*, *Lumbrineris impatiens*, *Owenia fusiformis*, *Prionospio malmgreni*, *Spio filicornis*; les Crustacés *Urothoe elegans*, *Ampelisca typica*; le Bivalve *Venus fasciata*; le Gastropode *Bittium reticulatum*; le Phoronidien *Phoronis psammophila*, l'Oursin *Echinocyamus pusillus*.

Dans les valeurs positives de cet axe, les stations de Brest sont caractérisées par un petit nombre d'espèces parmi lesquelles les Polychètes *Audouinia tentaculata* et *Nematoneis unicornis*;

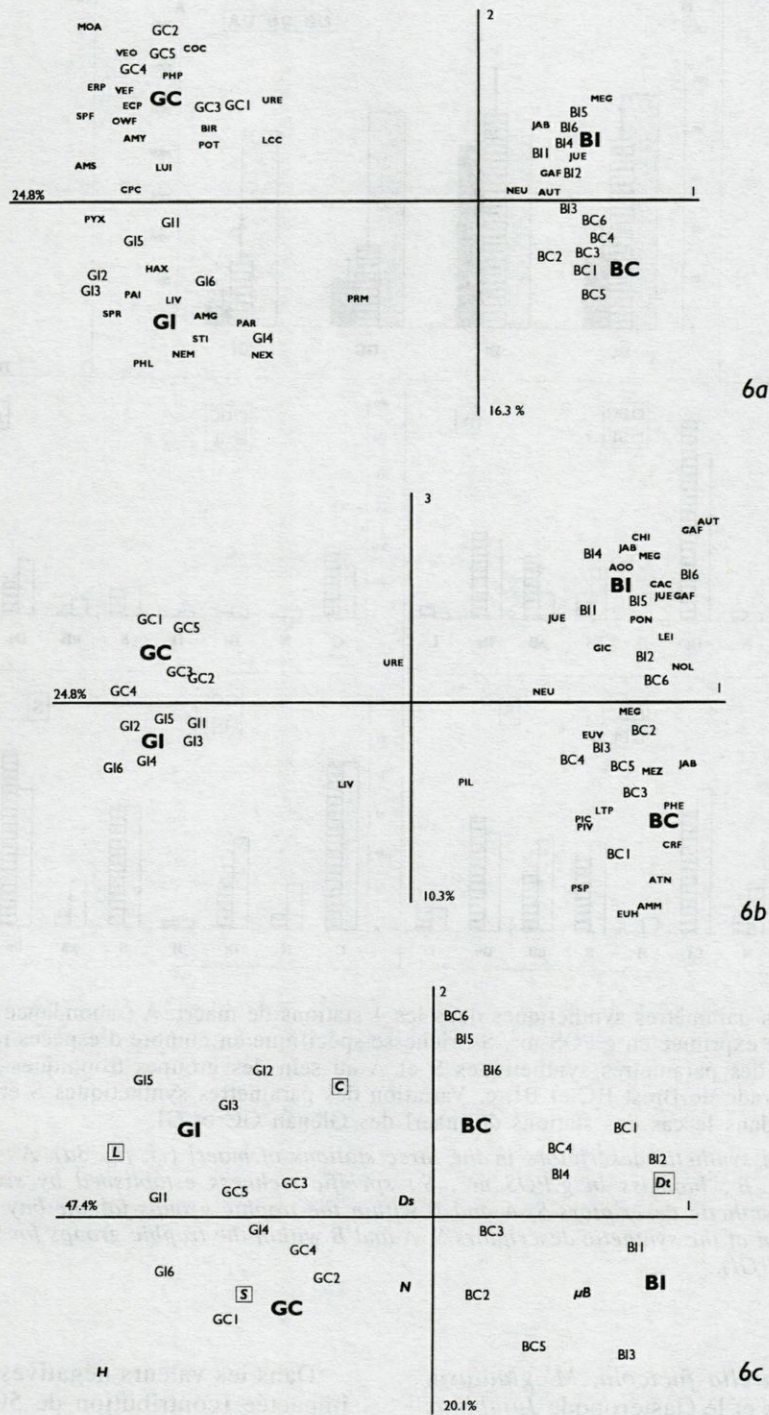


Fig. 6. – a, Plan 1 et 2 de l’AFC réalisée sur l’ensemble des espèces échantillonnées dans les 4 stations de maerl. BC : Brest contrôle, BI : Brest impactée, GC : Glénan contrôle, GI : Glénan impactée. b, Plan 1 et 3 de l’AFC (cf. fig. 6a) permettant de séparer les 2 stations de maerl de la rade de Brest. c, Plan 1 et 2 de l’AFC réalisée sur les groupes trophiques dans les stations de maerl. C : carnivores, Ds : dépositivores de surface, Dt : détritivores, L : limivores, N : nécrophages, S : suspensivores, μB : microbrouleurs. Les groupes dont la contribution est significative sont encadrés.

a, Axes 1 and 2 of the factorial correspondence analysis (AFC) performed on all the species sampled in the four stations of maerl. BC : Brest control, BI : Brest impacted, GC : Glenan control, GI : Glenan impacted. b, Axes 1 and 3 of the AFC (cf fig. 6a) allowing separation of the bay of Brest maerl grounds. c, Axes 1 and 2 of the factorial correspondence analysis (AFC) performed on the trophic groups of the four stations of maerl (cf. fig. 6a). C : carnivorous, Ds : surface deposit feeders, Dt : detritic feeders, L : subsurface deposit feeders, N : scavengers, S : suspension feeders, μB : micrograzers. Representative trophic groups are framed.

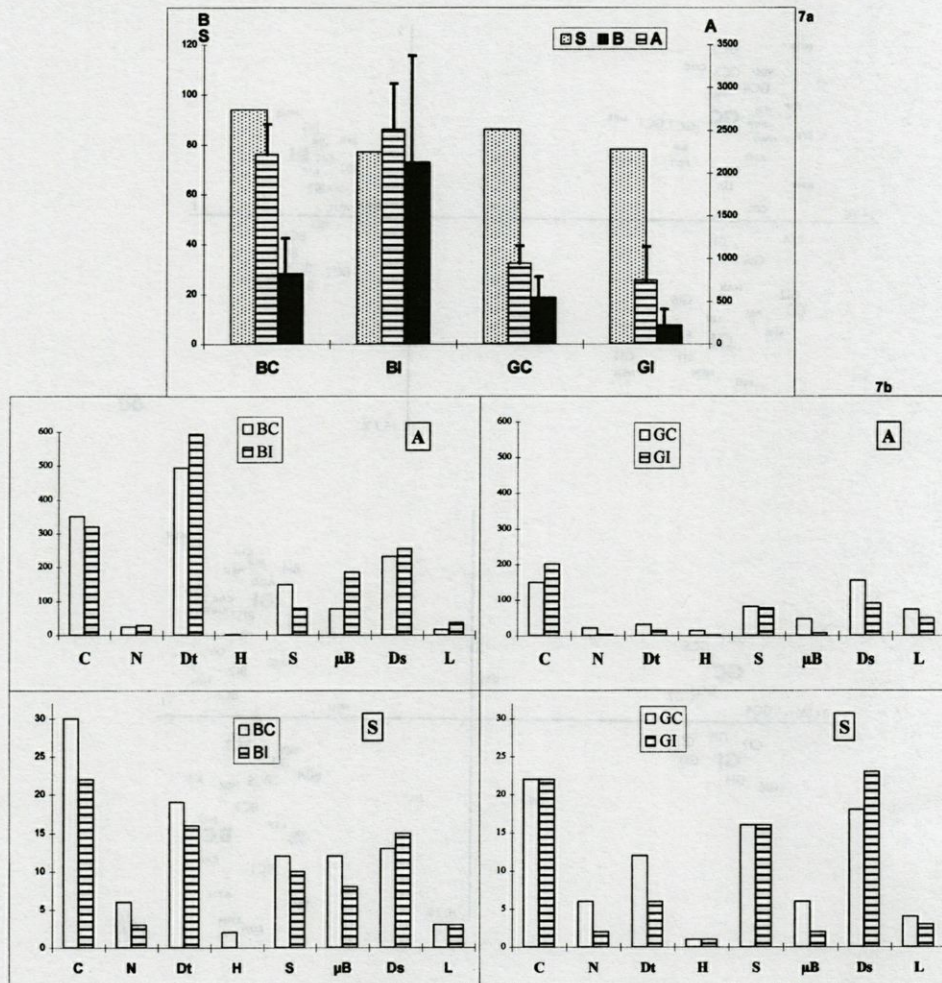


Fig. 7. - a, variation des paramètres synthétiques dans les 4 stations de maerl. A : abondance en nombre d'individus par $0,6 \text{ m}^2$, B : biomasse exprimée en g.POS m^2 , S : richesse spécifique en nombre d'espèces recensées dans 6 bennes de $0,1 \text{ m}^2$. b, Variation des paramètres synthétiques S et A au sein des groupes trophiques (cf. fig. 3b) dans les 2 stations de maerl de la rade de Brest BC et BI. c, Variation des paramètres synthétiques S et A au sein des groupes trophiques (cf. fig. 3b) dans le cas des stations de maerl des Glénan GC et GI.

a, Variation of the three synthetic descriptors in the three stations of maerl (cf. fig. 3a). A : abundance (number of individuals per $0,6 \text{ m}^2$), B : biomass in g.POS m^2 , S : specific richness established by six grabs per station. b, Variation of the three synthetic descriptors S, A and B within the trophic groups for the bay of Brest maerl stations (BC and BI). c, Variation of the synthetic descriptors S, A and B within the trophic groups for the Glénan archipelago maerl stations (GC and GI).

les Crustacés *Gammarella fucicola*, *M. gladiosa*, *Janiropsis brevicornis* et le Gastéropode *Jujubinus exasperatus*. Cet axe 1 montre donc les différences entre les deux sites de maerl. Avec les 2 axes suivants, il est possible de séparer au sein de chaque site les stations de contrôle et celles impactées. Aux Glénan (Fig. 6a) la station de contrôle (valeurs positives de l'axe 2) est caractérisée par les Bivalves : *Modiolus adriaticus*, *Venus ovata*, *V. fasciata*; les Crustacés *Conilera cylindracea*, *U. elegans*, *Eurydice pulchra*; les Mollusques *Bittium reticulatum*, *Lepidochiton cancellatus*; les Polychètes *S. filicornis*, *Glycera capitata*, l'Oursin *Echinocyamus pusillus*.

Dans les valeurs négatives de l'axe 2, la station impactée (contribution de 50%) s'identifie grâce aux espèces suivantes : les Polychètes *Ampharete grubei*, *Paradoneis armata*, *Prionospio malmgreni*, *Sthenelais minor*; les Crustacés *Photis longicauda*, *Sphaeroma rugicaudata*, *Liocarcinus pusillus*; le Mollusque *Parvicardium minimum*.

L'axe 3 permet donc d'isoler la station de référence de Brest (BC), avec une contribution de 36%, dans les valeurs négatives de l'axe (Fig. 6b) par rapport à la station impactée (BI) dans les valeurs positives (contribution de 33%). Celle-ci est identifiée par les Polychètes, *Audouinia tentaculata*, *Aonides oxycephala*, *Capitella capitata*,

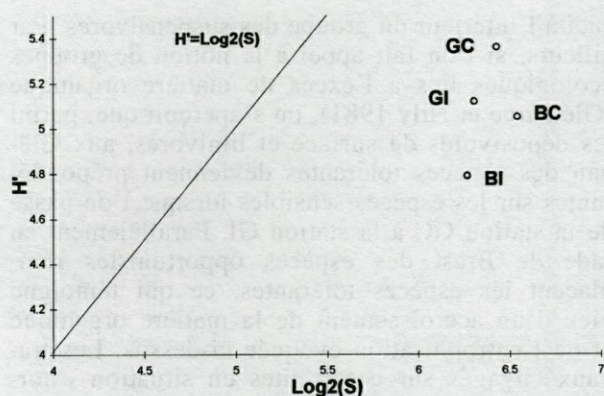


Fig. 8. — Représentation simultanée, pour les 4 stations de maerl, de la richesse spécifique $\log_2(S)$, de l'indice de Shannon H' et de la régularité a . L'indice Q est défini comme la longueur du vecteur du point-station à l'origine. Cet indice est inférieur dans le cas des stations impactées.

Simultaneous representation of the specific richness $\log_2(S)$, of the Shannon index H' and of the evenness a . Q index is defined as the vector length from the origin to the point of the station. Note that this index is lower on the impacted grounds.

Notomastus latericeus, Polymnia nebulosa; par les Amphipodes, Cheirocratus intermedius, Gammarella fucicola, Leucothoe incisa, Melita gladiosa; les Gastéropodes Gibbula cineraria, Jujubinus exasperatus.

La station de référence (BC) isole très nettement les Polychètes, *Eunice vittata*, *Eunice harassii*, *Pista cristata*; les Crustacés *Pisidia longicornis*, *Athanas nitescens*, *Pseudoprotella phasma*, *Janiropsis breviremis*; le Mollusque *Crepidula fornicata*, le Sipunculien *Phascolosoma elongatum*.

L'AFC sur les groupes trophiques (Fig. 6c), révèle que l'axe 1 représente 47,4 % de la variance. Il oppose le site de Brest caractérisé par les détritivores au site des Glénan caractérisé par les limivores et suspensivores. L'axe 2 (20,1 % de la variance) est défini par les microbrouleurs et les herbivores dans les valeurs négatives de l'axe (station GC), opposés aux carnivores dans les valeurs positives de cet axe (station GI).

L'examen des paramètres synthétiques (Fig. 7a) révèle que la richesse spécifique n'est pas différente entre les quatre stations de maerl avec une valeur moyenne de 83 espèces, récoltées dans 6 bennes de 0,1 m². Sur chaque site les stations impactées montrent une baisse de cette richesse spécifique de l'ordre de 10 % aux Glénan, contre 20 % en rade de Brest. Sur ce site, l'impact se traduit par une augmentation des 2 autres paramètres : l'abondance (11 %) et la biomasse (60 %). Aux Glénan, l'impact se traduit de façon inverse par une baisse de 20 % pour l'abondance et de 50 % pour la biomasse. Il est à noter que sur ce

site, les abondances sont réduites des 2/3 par rapport à celles de la rade de Brest.

Les différences existant entre stations de contrôle et impactées sont aussi mises en évidence par l'analyse des groupes trophiques réalisée au travers des 2 descripteurs S et A⁽¹⁾. Sur le site impacté de Brest (Fig. 7b), la richesse spécifique est moindre dans l'ensemble des groupes trophiques, à l'exception de celui des déposivores de surface. La tendance est inversée pour l'abondance avec l'accroissement des 2 groupes détritivores et microbrouleurs, comme l'avait déjà montré l'AFC (Fig. 6c).

Sur le site des Glénan, les différences avec la station de contrôle semblent moindres. Comme en rade de Brest, la baisse de la richesse spécifique affecte tous les groupes, sauf les déposivores de surface. Les carnivores ne varient pas en richesse spécifique, cependant leur abondance croît. La tendance est inverse pour les herbivores et les microbrouleurs (Fig. 6c).

Le modèle DIMO (Fig. 8) illustre aussi de façon très claire, lorsque l'on passe des stations de contrôle aux stations impactées, la baisse conjointe de la diversité spécifique $\log_2(S)$, de l'indice Q , de la diversité H' et de la régularité (angle α). Les peuplements des Glénan restent cependant les mieux structurés avec une régularité supérieure à ceux de la rade de Brest et plus proche de la régularité maximale, c'est-à-dire $H' = \log_2(S)$.

DISCUSSION

Les fonds de maerl sont caractérisés par une forte diversité spécifique comme en témoigne la liste des 200 espèces recensées sur les 2 sites. Les groupes taxonomiques les mieux représentés sont les Polychètes (76 espèces) et les Crustacés (67 espèces) parmi lesquels 41 sont des Amphipodes. Les Bivalves (26 espèces) et les Gastéropodes (23 espèces) participent également à cette diversité spécifique.

Cette diversité est d'abord fonctionnelle puisque 8 groupes trophiques peuvent coexister et il nous appartient de discuter ici les enseignements des 2 types de comparaisons effectuées. La première — celle entre fonds homogènes et fonds hétérogènes — montre que 2 groupes trophiques sont absents des fonds homogènes, les microbrouleurs et les herbivores. Dans les fonds de maerl, les groupes trophiques représentés par plus de 5 espèces sont au nombre de 6, contre 4 dans les fonds homogènes.

La diversité spécifique totale est également plus élevée dans les fonds de maerl, mais c'est là aussi que les prédateurs sont les plus abondants,

ainsi que les nécrophages, les détritivores, les suspensivores et les microbrouleurs. Il y a donc une relation entre diversité spécifique et diversité fonctionnelle qui apparaît aussi grâce au deuxième type de comparaison. A la station de contrôle aux Glénan, 6 groupes trophiques présentent plus de 5 espèces contre 4 à la station impactée et les carnivores y sont plus abondants à cette station. En rade de Brest, la diversité fonctionnelle est peu différente entre les 2 stations, au vu du nombre d'espèces, par contre l'abondance des détritivores et des microbrouleurs témoignent bien d'un accroissement des sources de nourriture végétale (production épiphytique et de diatomées). Ce sont là les premiers signes de l'eutrophisation. En effet, la méthode des indices biotiques utilisée en rade de Brest (Grall et Glémarec 1997) montre un état de déséquilibre du bassin nord de la rade lié au complexe portuaire et urbain de l'agglomération brestoise et aux apports du bassin versant de l'Elorn. Dans la station de contrôle, l'augmentation de la richesse spécifique au sein des carnivores est suivie de celle des autres groupes (nécrophages, détritivores, suspensivores et microbrouleurs). Cette caractéristique des fonds de maerl, qui abritent et protègent les prédateurs d'un super-prédateur épibenthique potentiel (Poissons par exemple), illustre donc le principe de Gause (1934). Les carnivores contrôlent les autres groupes en les maintenant en dessous de leur seuil d'exclusion compétitive. De nombreuses espèces, notamment de détritivores et de microbrouleurs, peuvent ainsi coexister sans proliférer, utilisant les ressources de façon complémentaire. La complexité de l'habitat contribue donc à la diversité fonctionnelle du système, mais celle-ci est très liée à la diversité spécifique. Un cas comparable de complexité architecturale a été décrit dans un herbier de Zostères où la réduction expérimentale de la pression d'un Poisson épibenthique montre le véritable effet structurant de cette complexité (Mattila 1995). Cet effet structurant serait d'éviter l'exclusion compétitive. Selon Mc Coy et Bell (1991), la structure de l'habitat est un facteur écologique dont l'importance a été minimisée jusqu'ici par rapport à d'autres facteurs d'ordre biotique comme la compétition et la prédation. Les résultats présentés ici montrent que tous ces facteurs sont très liés entre eux.

Au-delà des critères de diversité, les AFC révèlent aussi que des changements plus subtils sont intervenus au sein des peuplements; ils sont à mettre en relation avec les changements des facteurs environnementaux (matière organique, taux de pérites, turbidité...). Sans développer ici cet aspect, il est intéressant de noter des changements d'espèces au sein des groupes trophiques. Aux Glénan, par exemple, *Venus fasciata* et *Modiolus adriaticus* de la station de contrôle sont remplacés par *Corbula gibba* et *Parvicardium minimum*, espèces connues dans les milieux à forte turbidité,

ceci à l'intérieur du groupe des suspensivores. Par ailleurs, si l'on fait appel à la notion de groupes écologiques liés à l'excès de matière organique (Glémarec et Hily 1981), on s'aperçoit que, parmi les déposivores de surface et limivores, aux Glénan des espèces tolérantes deviennent prépondérantes sur les espèces sensibles lorsque l'on passe de la station GC à la station GI. Parallèlement en rade de Brest des espèces opportunistes remplacent les espèces tolérantes, ce qui témoigne bien d'un accroissement de la matière organique et de l'eutrophisation évoquée ci-dessus. Les travaux engagés sur ces 2 sites en situation « normale » ou d'impact anthropique se poursuivant sur deux années, avec une fréquence trimestrielle, il est clair que seule une étude incluant les variations saisonnières de la production végétale (épiphytes et diatomées) permettra de mieux cerner le rôle de la complexité de l'habitat dans le maintien d'interactions biotiques nombreuses, qui devraient expliquer la diversité spécifique et fonctionnelle de ces fonds de maerl.

REMERCIEMENTS – Ce travail s'intègre dans le programme MAST III BIOMAERL sous le contrat MAS3-CT95-0020, coordonné par P.G. MOORE. Les auteurs remercient très sincèrement les équipages du N.O. Côte d'Aquitaine et le CNRS-INSU. Cet article a bénéficié des critiques constructives de deux référés anonymes, qu'ils trouvent ici l'expression de notre gratitude.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLER R.C. 1982. The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. In *Animal Sediment-Relations* edited by P.M. McCall et J.J.S. Tverz, Plenum, New York : 53-101.
- AUGRIS C., BERTHOU P. 1986. Etude d'un site d'exploitation de maerl au nord des îles de Glénan. Rapp. Int. IFREMER, 29 p. et annexes.
- DAYTON P.K., HESSLER R.R. 1972. Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep-Sea Res.* **19** : 199-208.
- GAUSE G.F. 1934. *The struggle of existence*. Williams and Wilkins, Baltimore. Reprinted 1964. Hafnor, New York.
- GEE J.M., WARWICK R.M. 1994. Metazoan community structure in relation to fractal dimensions of marine macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **103** : 141-150.
- GLÉMAREC M. 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse Doct. Etat, Paris, 167 p.
- GLÉMAREC M., HILY C. 1981. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. *Acta Oecologica, Oecol. Applic.* **2** (2) : 139-150.

- GRALL J., GLÉMAREC M. 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the bay of Brest. In 25th Annual symposium of the Estuarine and Coastal Sciences Association. Dublin Sept. 1996. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* **44** (supplément A), sous presse.
- HILL M.O. 1974. Correspondence analysis : a neglected multivariate method. *Appl. Statist.* **23** : 340-354.
- HUSTON M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* **113** : 81-101.
- HILY C., BOUTEILLE M. 1996. Role de l'espèce *Zostera marina* dans la structure et la diversité des peuplements sédimentaires intertidaux. Communication orale au colloque Biodiversité en milieu dispersif, 18-20 nov. 1996, MNHM Paris.
- LE BRIS H. 1988. Fonctionnement des écosystèmes benthiques au contact des estuaires : la rade de Lorient et la baie de Vilaine. Thèse Doct. Univ. Bretagne Occidentale, Spécialité : Océanologie Biologique, Brest, 273 p.
- MATTILA J. 1995. Does habitat complexity give refuge against fish predation? Some evidence from two field experiments. In Proceedings of the 28th European Marine Biology Symposium, Olsen & Olsen, Frederborg : 261-268.
- MC COY E.D., BELL S.S. 1991. Habitat structure : the evolution and diversification of a complex topic. In Habitat Structure, eds Bell S.S., Mc Coy E.D. & Mushinsky M.R., Chapman & Hall : 1-20.
- PAINE R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* **100** : 65-75.
- PIELOU E.C. 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity : its use and measure. *Am. Nat.* **100** : 463-465.
- QUINGHONG L. 1995. A model for species diversity monitoring at community level and its application. Environmental Monitoring and Assessment 34 : 271-287, Klüver Academic Publishers, Netherlands.
- SEBENS K.P. 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. In Habitat Structure. Edited by Bell S.S., Mc Coy E.D. & Mushinsky M.R., Chapman & Hall : 211-234.
- SHANNON C., WEAVER W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana Illinois Press, 177 p.
- SHEPARD F.P. 1954. Nomenclature based on sand-silt-clay ratios. *J. Sediment. Petrol.* **24** : 151-158.

Reçu le 11 mars 1997; received March 11, 1997
Accepté le 12 juin 1997; accepted June 12, 1997