



HAL
open science

**STRUCTURE ET MISE EN PLACE DES
PEUPELEMENTS MACROPHYTIQUES DE
SUBSTRATS DURS D'UNE TABLE CONCHYLICOLE
DE L'ÉTANG DE THAU (HÉRAULT, FRANCE)**

N Lamy, M Lauret, O Guelorget

► **To cite this version:**

N Lamy, M Lauret, O Guelorget. STRUCTURE ET MISE EN PLACE DES PEUPELEMENTS MACROPHYTIQUES DE SUBSTRATS DURS D'UNE TABLE CONCHYLICOLE DE L'ÉTANG DE THAU (HÉRAULT, FRANCE). Vie et Milieu / Life & Environment, 1998, pp.171-181. hal-03172880

HAL Id: hal-03172880

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03172880v1>

Submitted on 18 Mar 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.

STRUCTURE ET MISE EN PLACE DES PEUPELEMENTS MACROPHYTIQUES DE SUBSTRATS DURS D'UNE TABLE CONCHYLICOLE DE L'ÉTANG DE THAU (HÉRAULT, FRANCE)

*Structure and establishment of macrophyte stands
on hard substrata breeding table in the Thau Lagoon (Hérault, France)*

N. LAMY*, M. LAURET**, O. GUELORGET*

* Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, UMR 5556, Université de Montpellier II,
place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France

** Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Montpellier II,
place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France

MACROPHYTOFOULING
TABLE CONCHYLICOLE
CONFINEMENT
COMPÉTITIONS INTERSPÉCIFIQUES
ÉTANG DE THAU

RÉSUMÉ. – Cette étude qualitative et quantitative concerne les peuplements macrophytiques qui colonisent les substrats durs d'une table conchylicole de l'étang de Thau (France, Hérault). Les résultats montrent un développement opportuniste du macrophytofouling, notamment sur le plan temporel. Cependant, au sein de la table apparaît une certaine organisation bathymétrique, caractérisée par une variation entre les peuplements superficiels, et profonds, et une organisation horizontale qui est marquée par une variation entre les zones centrale et périphérique. Cette organisation est sous l'influence prédominante de l'hydrodynamisme, de la profondeur et des compétitions interspécifiques.

MACROPHYTOFOULING
OYSTER CULTURE
CONFINEMENT
INTERSPECIFIC COMPETITIONS
THAU LAGOON

ABSTRACT. – The present study deals with the settling of macrophytic populations on the hard substrates of an oyster breeding table in the "étang de Thau" (France, Hérault). The colonization was followed over a 19 month period through the quantitative and qualitative study of the biofouling collected on plates suspended inside the table. There is an opportunistic development of the populations in time. The results show furthermore, that there is an existing bathymetric organization inside the table, characterized by a variation between populations in the surface and on the bottom, and a variation between central and peripheral zones. This biological organization is under control of the hydrodynamism, the depth and interspecific competitions.

INTRODUCTION

Les résultats présentés ici visent à mettre en évidence l'organisation biologique d'une table conchylicole, à l'aide de l'étude des peuplements macrophytiques. Ce travail s'intègre dans le programme pluridisciplinaire OXYTHAU-PNOC (coordonné par l'IFREMER) dont l'objectif est la compréhension du fonctionnement des secteurs conchylicoles de l'étang de Thau (Hérault, France). Ces zones d'élevage couvrent environ 1/5 de la surface totale de l'étang (c'est-à-dire 1 500 ha), avec 2 800 tables. Nous présentons ici les résultats concernant les macroalgues d'une table conchylicole.

Le macrophytobenthos de substrat dur de l'étang de Thau a été très peu étudié jusqu'à présent. La raison principale est que les sédiments

naturels de l'étang sont de type meuble (essentiellement vaseux ou sablo-vaseux) et que les substrats durs sont rares. Des études précises des peuplements phytobenthiques de substrat meuble de l'étang ont été réalisées par Dubois et Lauret (1991), Gerbal (1994), Gerbal et Verlaque (1995). L'essor de la conchyliculture de Thau a permis, entre les parcs, le développement d'un peuplement à *Gracilaria bursa-pastoris*, *Gracilaria sp.* et *Sargassum muticum*, riche en espèces (Gerbal 1994; Gerbal et Verlaque 1995), dont certaines sont exotiques, introduites avec le naissain d'Huîtres, telle *S. muticum* (Boudouresque *et al.* 1985; Ben Maiz 1986; Ben Maiz *et al.* 1988; Verlaque 1994; Gerbal 1994). Mais les substrats durs induits par les élevages eux-mêmes (structures fixes, telles cordes, piliers, et valves des coquillages, concernant aussi bien les Huîtres en élevage que les coquilles vides naturellement accumulées sur les

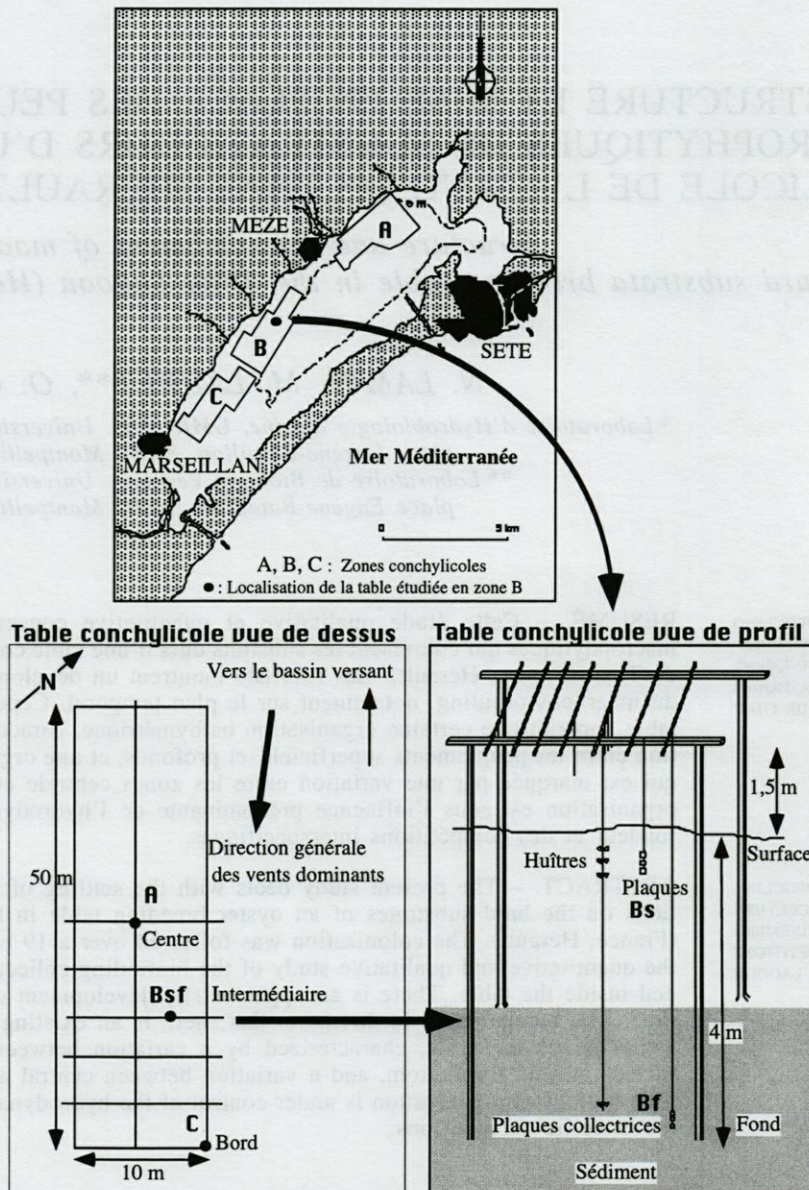


Fig. 1. – Présentation de l'étang de Thau et localisation de la table conchylicole et des stations d'étude.
Thau lagoon and situation of study stations.

sédiments meubles superficiels) ont également favorisé l'expansion du biofouling (ou salissure biologique). De nombreuses questions se posaient. Ainsi, l'écosystème « Table conchylicole » (Mazouni 1995) influe-t-il sur le recrutement, la fixation et la dynamique des macroalgues du biofouling? Nous présentons ici la liste des espèces qui se sont installées sur des collecteurs immergés à différentes stations et profondeurs d'une table conchylicole et leur répartition. Les données issues de cette étude, et celles concernant la macrofaune invertébrée (Lamy 1996), forment un support pour tenter de comprendre le développement spatio-temporel du fouling des élevages de l'étang de Thau.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Echantillonnage : Les peuplements macrophytiques de substrat dur sont étudiés par colonisation de surfaces collectrices vierges (Flassch et Girin 1971 ; Castric-Fey 1974 ; Guelorget *et al.* 1977), immergées à la même date, et suivies sur une période de 19 mois, d'avril 1992 à novembre 1993 (correspondant à la durée générale d'immersion des Huîtres qui est de l'ordre de 18 mois pour atteindre la taille commerciale).

Les collecteurs sont des plaques carrées en fibrociment inerte mesurant 15 cm de côté, soit 0,045 m² en prenant les 2 faces, c'est-à-dire la surface minimale à partir de laquelle on est assuré de recenser la quasi-totalité des espèces (Lamy 1992, 1996). Quatre séries de

15 plaques collectrices sont immergées et suspendues en quatre stations d'une table conchylicole choisie à l'intérieur de la zone conchylicole B de l'étang de Thau (Fig. 1), dans un secteur sélectionné pour le programme pluridisciplinaire OXYTHAU.

La table, chargée en jeunes Huîtres immergées depuis 4 mois (hiver 1992), avec un fouling réduit, mesure 50 m sur 10 m. Les stations de collecte sont disposées selon 2 radiales (Fig. 1). La première radiale, horizontale, à environ 50 cm sous la surface, orientée WNW-ESE dans le sens approximatif des vents dominants, comporte 3 stations, au centre (A), en position intermédiaire (Bs) et au bord de la table (C). La seconde radiale, verticale, située à l'aplomb de la station Bs, comporte également une station (Bf) située approximativement à mi-hauteur, entre le fond et les dernières Huîtres suspendues.

Quatre prélèvements mensuels, sur une période de 19 mois (15 mois d'étude excluant août et octobre 1992 et 1993, en raison de problèmes techniques), sont effectués et traités au laboratoire, les espèces présentes sont identifiées, la richesse et la diversité spécifiques sont évaluées. La biomasse spécifique (ou générique) est déterminée après passage à l'étuve, à 70 °C, jusqu'à stabilisation du poids (perte en eau).

Traitement des données : Plusieurs méthodes sont choisies. L'indice de diversité de Shannon, qui fournit des indications sur la stabilité du milieu, et l'équitabilité, qui traduit la répartition plus ou moins équitable des espèces (Daget 1976; Amanieu *et al.* 1977, 1980), ont été calculés à partir des biomasses (Amanieu *et al.* 1980; Oshurkov 1992; Oshurkov et Ivanjushina 1994). Ces indices globaux permettent de comparer et de caractériser les peuplements végétaux à chaque station.

La recherche des ressemblances entre les relevés (matrices de similarité) est réalisée à l'aide du coefficient de Jaccard (1900, 1908), appliqué sur les données de présence-absence des espèces, et des coefficients de similarité de Steinhaus (Motyca 1947) ou du χ^2 (Roux et Reyssac 1975) sur les données quantitatives. Ces coefficients ne tiennent pas compte de la double absence d'une espèce à deux stations, ou à 2 dates, comme indicatrice de ressemblance.

La classification des stations, des dates ou des espèces est réalisée grâce à un groupement flexible (Lance et William 1967), appliqué sur une matrice de similarité, qui tend à préserver les groupes d'objets les plus homogènes. Ces groupes sont ceux qui figurent sur les graphiques de l'analyse en coordonnées principales.

L'analyse en coordonnées principales des similarités (Ferraris 1983; Legendre et Legendre 1984; Aliaume 1990) visualise en espace réduit la structure spatiale ou temporelle des données. Celles-ci sont représentées sous la forme d'un nuage de points projetés sur des plans formés par des axes principaux. Une signification est donnée à ces axes.

Le calcul des indices de similarités, les groupements et l'analyse en coordonnées principales ont été réalisés par le progiciel «R» de Legendre et Vaudor. Ils concernent 13 espèces parmi les plus représentatives du macrobiofouling végétal (c'est-à-dire les plus fréquentes et/ou abondantes, ou encore présentant une signification écologique précise).

Tabl. I. – Liste des végétaux recensés sur les collecteurs immergés au sein d'une table conchylicole de l'étang de Thau.

Macrophytic species from biofouling on oysters in Thau lagoon.

ULVOPHYCEES

Bryopsis plumosa (Hudson) C. Agardh
Chaetomorpha linum (Müller) Kützing
Cladophora sp.p.
Codium fragile (Suringar) Hariot
Enteromorpha sp.p.
Ulva rigida C. Agardh

FUCOPHYCEES

Colpomenia sinuosa (Martens) Derbés & Solier
Cutleria multifida (Smith) Greville
Dictyota dichotoma (Hudson) Lamouroux
Dictyota linearis (Agardh) Greville
Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis
Ectocarpus siliculosus (Dillwyn) Lyngbye
Hincksia sp.p.
Sargassum muticum (Yendo) Fensholt
Scytosiphon lomentaria (Lyngbye) Link

RHODOPHYCEES

Ceramium flaccidum (Kützing) Ardisson
Ceramium secundatum Lyngbye
Chylocladia verticillata (Lighfoot) Bliding
Dasya hutchinsiae Harvey in Hooker
Gracilaria gracilis (Stackhouse) Steentoft *et al.*
Grateloupia doryphora (Montagne) Howe
Laurencia species (obtus?)
Lomentaria clavellosa (Turner) Gaillon
Lomentaria clavellosa (Turner) Gaillon var. *conferta* (Meneghini) Feldmann
Lomentaria firma (J. Agardh) Kylin
Lomentaria hakodatensis Yendo
Nitophyllum punctatum (Stackhouse) Greville
Osmundea truncata (Kützing) Nam & Maggs
Polysiphonia denutata (Dillwyn) Kützing
Polysiphonia flocculosa Kützing
Polysiphonia mottei Lauret
Polysiphonia sertularioides (Grateloup) J. Agardh
Pterothamnion plumula (Ellis) Nägeli

DIATOMÉES

Licmophora sp.
Navicula sp.

PHANEROGAMES (fixées)

Zostera noltii Hornemann

RÉSULTATS

Composition et diversité de la flore

A l'issue des 19 mois d'étude, 35 espèces algales et une phanérogame ont été déterminées (Tabl. I). La plupart des espèces citées appartiennent à des genres déjà signalés dans la littérature comme faisant partie d'un fouling (Gayral 1966; Bellan-Santini et Desrosiers 1976; Cheah et Chua 1979; Terry et Picken 1985; Medelgi 1988; Perra *et al.* 1990; Boudouresque et Ribera 1994).

Lors de notre expérience, la colonisation des collecteurs a débuté en avril, au cours d'une période où le recrutement des espèces printanières (tant animales que végétales) est favorisé. La séquence d'installation initiale de la flore fut alors la suivante : Diatomées coloniales (*Navicula*, *Licmophora*...), Fucophycées *Scytosiphon lomentaria*, *Hincksia* sp., *Cutleria multifida*. Ces 3 der-

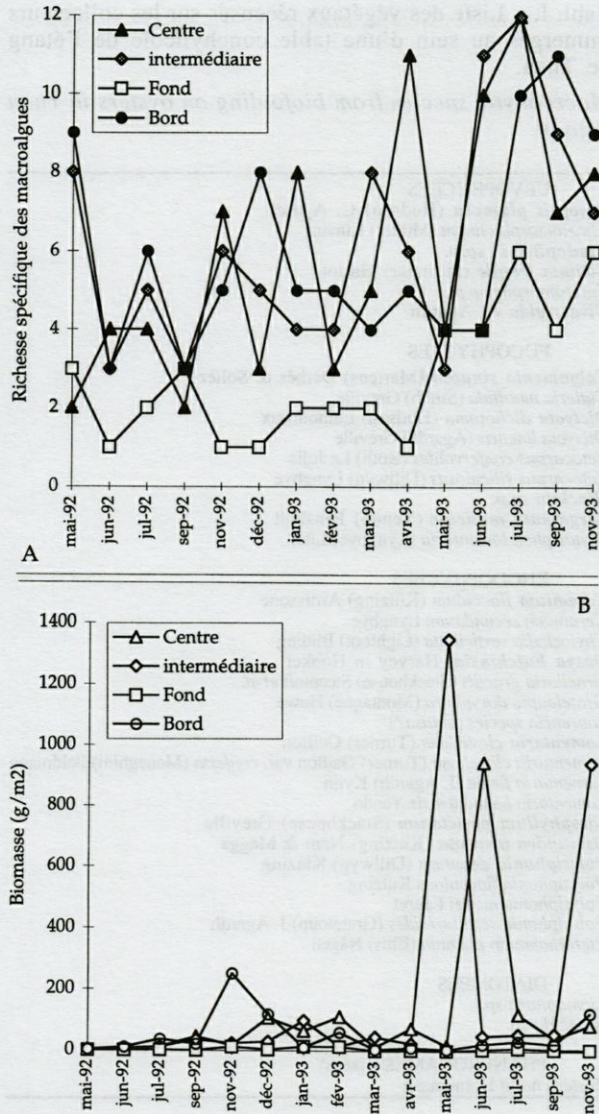


Fig. 2. – A. Richesse spécifique des macroalgues. B. Biomasse totale des macroalgues.

A. Specific richness of macroflora. B. Total biomass of macroflora.

nières espèces n'apparaissent plus après le 2^e mois d'immersion. Elles peuvent être considérées soit comme des pionnières, soit comme des espèces peu compétitives.

Les espèces les plus fréquemment rencontrées qui se fixent ensuite sont les Rhodophytes *Ceramium flaccidum*, *Dasya hutchinsiae*, *Osmundea truncata*, *Lomentaria hakodatensis*; les Fucophytes *Colpomenia sinuosa*, *Dictyota linearis*, *Sargassum muticum*; les Chlorophytes *Bryopsis plumosa* et les 3 espèces indéterminées de *Cladophora*. La communauté la mieux installée dans les eaux superficielles est composée des espèces suivantes : *Bryopsis plumosa*, *D. hutchinsiae*, *O. truncata*, *L. hakodatensis*. Dans les eaux du fond,

la communauté est essentiellement représentée par *D. hutchinsiae*.

La tendance générale de fixation conduit à des peuplements macrophytiques plus riches au cours des derniers mois d'immersion des collecteurs, avec un maximum de 12 espèces par collecteur (Fig. 2A). Le nombre et le degré croissant des épibioses dans le temps explique cette augmentation de la richesse spécifique (les épiphytes sont *Ceramium flaccidum*, *C. secundatum*, *Chaetomorpha linum*, *Colpomenia sinuosa*, *D. hutchinsiae*, *Dictyota linearis*, *Lomentaria firma*, *L. hakodatensis*, *Polysiphonia flocculosa*, *Ulva rigida*). La biomasse totale varie entre quelques grammes et 1,4 kg/m² (soit 6,2 g par collecteur). Les espèces dominantes (avec une biomasse supérieure à 1g/m²) sont identifiées en fonction de la station, du temps de colonisation (maturation du peuplement) et de la saison (Tabl. II). Les plus fortes variations de biomasse apparaissent en 1993, au printemps, au centre, et en novembre, à la station intermédiaire superficielle (Fig. 2B). Ceci s'explique par la dominance pondérale exercée respectivement par *Sargassum muticum* et *Codium fragile*, qui entraîne un déséquilibre dans le peuplement. Les biomasses maximales ont été mesurées au centre et en position intermédiaire de surface, c'est-à-dire aux stations les plus abritées de l'action abrasive des vagues et de la houle. Les espèces les plus vulnérables à l'arrachage (*Chyllocladia verticillata*, *Codium fragile*, *Colpomenia sinuosa*, *Nitophyllum punctatum*) et les algues habituellement rencontrées dans les stations en mode battu (*Bryopsis plumosa*) sont respectivement plus abondantes au centre et à la périphérie de la table. Pour l'ensemble des stations, les valeurs de la diversité sont faibles et varient entre 0 et 2,68 bits (Fig. 3A). Cependant, les biomasses sont généralement assez bien réparties entre les espèces, puisque les valeurs de l'équitabilité sont souvent supérieures à 0,5 (Fig. 3B). Les valeurs des paramètres (biomasses, Ish et E) les plus faibles ont été obtenues la première année de colonisation dans la station profonde. La profondeur de la table, impliquant l'atténuation de la lumière (même sur 4 m, les cordes et le fouling jouent un rôle d'écran, en particulier en été avec le développement des Sargasses et des Cladophores) et surtout la sédimentation croissante (biodéposition), a donc une influence sur la colonisation des surfaces par les macroalgues, qui est tardive. Seule *D. hutchinsiae*, recrutée en automne 1993, parvient à s'installer au fond, mais ses frondes couvertes de fines particules de vase apparaissent souvent en mauvais état. Aussi, le biotope « profond » n'est pas favorable au phytofouling. Cependant, l'envasement des plaques (et l'apport d'ammonium et de phosphates) a permis la germination, en mai 1993, d'une espèce macrophytobenthique pionnière, *Zostera noltii*.

Tabl. II. – Maxima saisonniers de biomasses spécifiques enregistrés dans les quatre stations.
Seasonal maxima of specific biomasses recorded in the four stations.

Bmax (g/m ²)	Macroalgues (espèces dominantes)	A	Bs	Bf	C
		Centre	Intermédiaire		Bordure
		surface	surface	fond	surface
Printemps 1992	<i>Colpomenia sinuosa</i>	3,85	0,42	0,03	0,4
	<i>Cutleria multifida</i>		0,72		10,4
	<i>Hincksia sp.p.</i>		1,71		1,08
	<i>Polysiphonia sp.p.</i>	2,22			
Été 1992	<i>Colpomenia sinuosa</i>		1,13		
	<i>Osmundea trunacata</i>		2,24		
	<i>Polysiphonia flocculosa</i>		5,62		18,6
Automne 1992	<i>Dasya hutchinsiae</i>	24,5	11,4	30,2	18,6
	<i>Lomentaria clavellosa</i>	3,81	2,24		
	<i>Osmundea trunacata</i>	6,22	16,6		134
	<i>Polysiphonia denutata</i>	21,6	1,16		9,82
	<i>Sargassum muticum</i>	2,59	0,16		105
Hiver 1992	<i>Bryopsis plumosa</i>	0,45	3,5		33,5
	<i>Codium fragile</i>		10,3		
	<i>Dasya hutchinsiae</i>	97,3	8,9	13,8	11,2
	<i>Lomentaria sp.p.</i>	4,99	1,6	0,08	0,96
	<i>Osmundea trunacata</i>	37,3	39,6		11
	<i>Sargassum muticum</i>	85	62,9		61,1
Printemps 1993	<i>Dasya hutchinsiae</i>	7,7		2,14	
	<i>Dictyota sp.p.</i>	8,79		0,05	1,63
	<i>Lomentaria hakodatensis</i>	42,2	1,16		0,09
	<i>Osmundea trunacata</i>	14,2	34,8		0,7
	<i>Sargassum muticum</i>	911	1312	4,35	17,2
Été 1993	<i>Cladophora sp.p.</i>	18,8	5,97	0,09	
	<i>Dasya hutchinsiae</i>	0,54	2,29	7,81	0,5
	<i>Lomentaria hakodatensis</i>	21,9	6,04	0,02	3,73
	<i>Osmundea trunacata</i>	6,48	8,54	0,05	0,25
	<i>Sargassum muticum</i>	41,1			0,49
Automne 1993	<i>Codium fragile</i>	24,3	937		
	<i>Dasya hutchinsiae</i>	3,86	4,34	3,72	10,4
	<i>Dictyota sp.p.</i>	14,2	43,9	0,3	7,98
	<i>Lomentaria hakodatensis</i>	8,26	0,52		2,76
	<i>Osmundea trunacata</i>	4,62	2,67	0,12	21,5
	<i>Sargassum muticum</i>	35,2			69,3

Organisation spatio-temporelle du peuplement macrophytobenthique

Du point de vue spatial (Fig. 4 A, B), l'analyse en coordonnées principales des stations montre que celles-ci sont totalement discriminées entre elles par 3 axes représentant 100 % de l'inertie totale des données (aucune information n'est perdue, ce qui est rare). Trois facteurs écologiques apparaissent donc prédominants.

L'axe 1 oppose de façon significative la « bordure » de la table ostréicole et le « fond » aux deux autres stations, plus confinées en raison de leur éloignement relatif par rapport au chenal inter-tables et du ralentissement centripète des courants horizontaux par le « rideau » de cordes d'élevage (Grenz 1989). En effet, d'après le rapport OXY-THAU (Anonyme 1995), le coefficient de freinage sous les tables est d'environ 67 ± 3 %.

L'axe 2 a tendance à séparer les espèces les plus « volumineuses » (*Sargassum muticum*, *Osmundea truncata*, *Nitophyllum punctatum*, *Ulva rigida*) de celles présentant une surface, un poids et un volume moindres (*Lomentaria hakodatensis*, les 4 espèces de *Polysiphonia*). Nous pouvons supposer ici l'influence de la compétition interspécifique pour l'occupation de l'espace. Par ex, la base fixatrice des *Codium fragile* (à maturité) peut recouvrir la totalité du substrat et empêcher la colonisation d'autres espèces. La compétition Algues-Ascidies est parfois illustrée par la dissymétrie de la colonisation des deux faces d'une même plaque, avec les *Ciona* sur l'une et les algues sur l'autre (Lamy 1992). Les sargasses, en constituant une canopée très dense et opaque, sont susceptibles d'empêcher le recrutement de certaines espèces à l'époque où celles-ci sont fertiles (Boudouresque et Ribera 1994). *Sargassum muticum* peut ainsi être considérée comme une « keys-

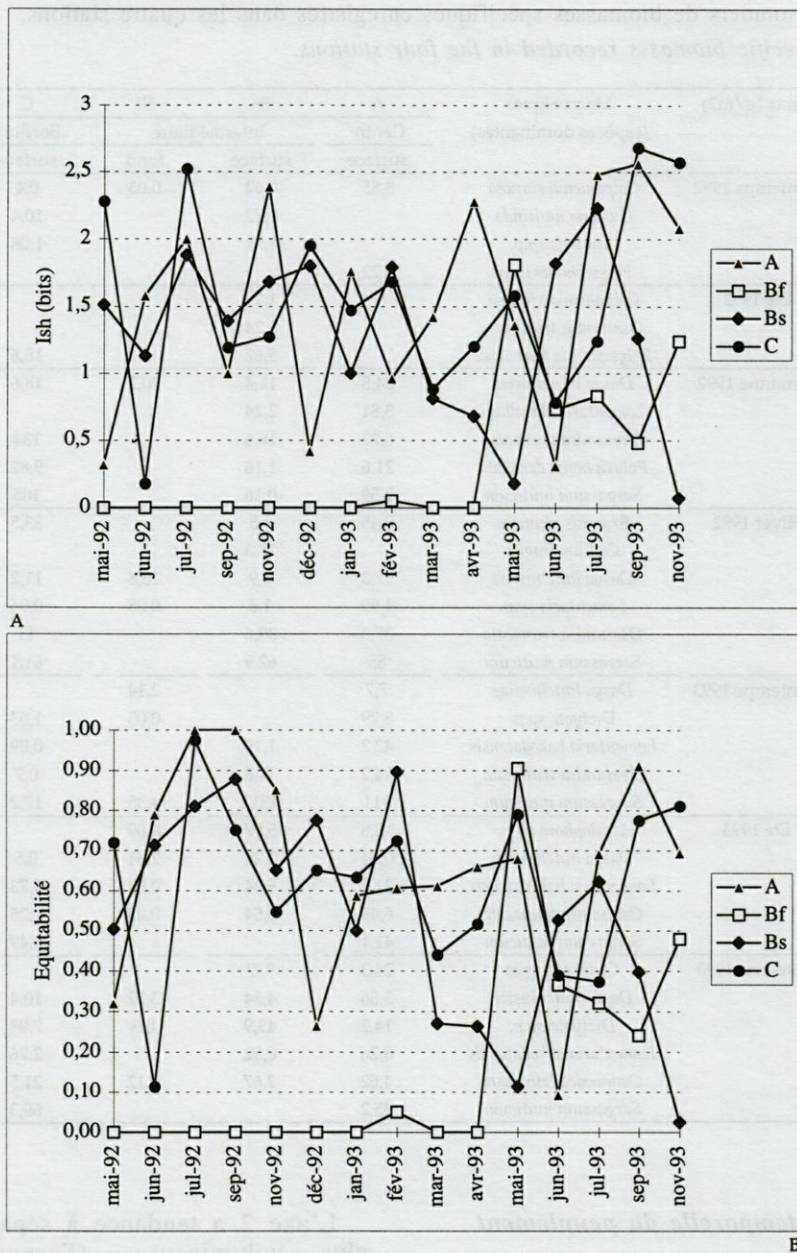


Fig. 3. – A, Indice de diversité de Shannon calculé avec les biomasses ; B, Equitabilité calculée avec les biomasses. A, Shannon diversity index calculated after biomasses macroflora ; B, Equitability calculated after macroflora biomasses.

tone species», une espèce « clé de voûte » (Rue-ness 1989; Verlaque 1994).

Sur l'axe 3 apparaît une forte corrélation négative avec *Dasya hutchinsiae*. Cette Algue rouge est la seule espèce assez régulièrement présente sur les collecteurs immergés au niveau du fond. Ce qui tend à montrer l'influence de la profondeur sur l'organisation spatiale des communautés algales.

Du point de vue temporel (Fig. 5) en terme qualitatif de présence-absence (Fig. 5 a, b, c et

d), l'analyse a mis en évidence une hétérogénéité de structure des peuplements, qui croît faiblement de la bordure au centre (2 à 3 discontinuités dans les eaux de surface), mais qui double en direction du fond (7 discontinuités). Les ruptures, ou discontinuités (traduites graphiquement par le « passage » d'un groupe à l'autre), correspondent aux départs ou aux arrivées des espèces. Elles sont particulièrement nombreuses au printemps et à l'automne, au moment des recrutements massifs des spores algales, en particulier en 1993, à la suite d'abondantes pluies (excès de 50 % par rap-

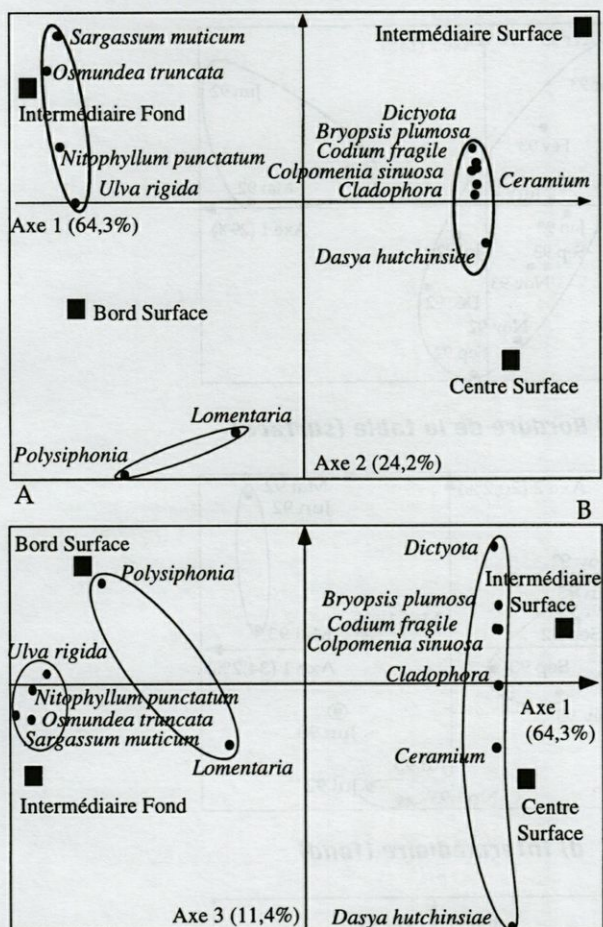


Fig. 4. – A, Ordination en coordonnées principales des 4 stations et des 13 taxons végétaux exprimées en terme de biomasse macrophytique et montrant leur position dans le plan factoriel 1-2. B, Ordination en coordonnées principales des 4 stations et des 13 taxons végétaux exprimées en terme de biomasse macrophytique et montrant leur position dans le plan factoriel 1-3.

A, Ordination of species and stations with macroflora biomasses (I-II). B, Ordination of species and stations with macroflora biomasses (I-III).

port à la moyenne de 1961 à 1990) et, consécutivement, d'un gain en sels nutritifs. Un axe de maturation très net apparaît au centre et, en dehors de mai 1993, en position intermédiaire de surface. Il n'existe pas en bordure et au fond. Ceci démontre l'existence d'un gradient de maturation au sein de la table ostréicole, induisant des peuplements immatures (juvéniles et/ou perturbés) à la périphérie et au fond, matures au centre. En terme quantitatif (Fig. 5 e, f), les discontinuités observées sont encore plus nombreuses et elles correspondent à des variations mensuelles de la biomasse qui s'expliquent par de nombreux facteurs.

Du point de vue bio-associatif (Fig. 6), l'analyse permet de déterminer les espèces co-occur-

rentes, ainsi que la communauté la mieux installée aux niveaux considérés de la table conchylicole. Les résultats confirment les observations réalisées à partir de la composition de la flore. Les espèces les mieux installées sont celles qui se fixent (Tabl. II) au printemps ou à l'automne. En surface, *Osmundea truncata*, *Sargassum muticum*, *Dasya hutchinsiae*, les trois espèces de *Lomentaria* et *Bryopsis plumosa* apparaissent corrélées positivement avec l'axe 1.

Au niveau du fond, *D. hutchinsiae*, recrutée en automne, est l'espèce la mieux installée, puisqu'elle présente les corrélations les plus fortes avec les axes 1 (positivement) et 3 (négativement). Elle ne caractérise pas la station profonde, car elle colonise aussi les niveaux superficiels, mais elle est l'algue qui tolérerait le mieux les contraintes environnementales liées à la profondeur (atténuation de la lumière, envasement).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Du point de vue temporel, l'installation et l'abondance des macroalgues sur les substrats durs dépendent de nombreux facteurs : période(s) de recrutement, prédation (broutage ou ingestion des spores), âge des frondes et nature des surfaces pour les épibioses (Seed et Boaden 1977), mobilité des spores (Davis *et al.* 1989), compétition spatiale inter ou intra-spécifique (Santelices et Martinez 1988), cycle biologique, hydrodynamisme, paramètres physicochimiques (durée d'ensoleillement, pénétration lumineuse, oxygénation, température, concentration des éléments nutritifs...) (Lüning 1990; Gerbal et Verlaque 1995; Mazouni 1995), action abrasive des vagues et des courants, localisation de la table ostréicole. Tous ces facteurs interagissent entre eux et cela explique l'opportunisme observé dans le développement du macrophytofouling, notamment sur le plan temporel.

Par contre, une certaine organisation apparaît dans l'espace d'une table conchylicole. Elle est surtout de nature bathymétrique, marquée par l'opposition entre les peuplements superficiels et profonds. Dans une moindre mesure, cette organisation est aussi horizontale, avec l'opposition des zones centrale et périphérique. Trois facteurs écologiques sont prédominants sur les autres. Ce sont l'hydrodynamisme, la profondeur (lumière et turbidité) et la compétition spatiale.

La liaison entre l'axe 1 et l'hydrodynamisme (Fig. 4) peut s'expliquer grâce au transport horizontal des spores algales et des éléments nutritifs par les courants, en accord avec la définition du confinement (Guelorget et Perthuisot 1983, 1992). En effet, le renouvellement de la masse d'eau joue

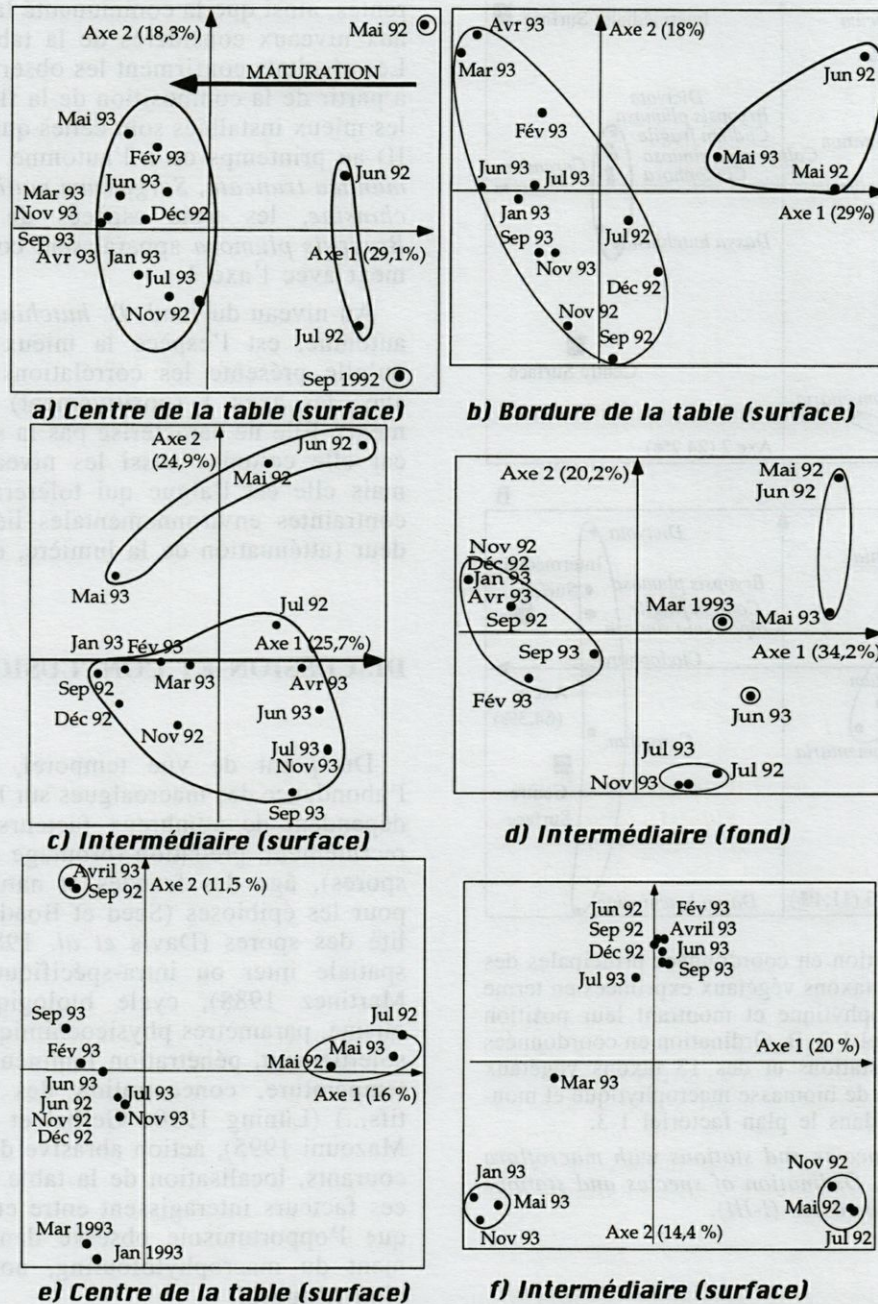


Fig. 5. – Ordination en coordonnées principales des mois, d'après les données qualitatives (a, b, c, d) et pondérales (e, f) des macroalgues, au seuil de dissimilarité de 0,7.

Temporal community structures with qualitative values (a, b, c, d) and macroflora biomasses (e, f) (dissimilarity 0,7).

un rôle primordial dans l'apport des sels nutritifs et des spores algales en tout point de la table. De fait, les spores d'origine extérieure aux tables, sont soumises à la prédation exercée par les suspensivores (Huîtres et épibiontes, telles les Ascidies *Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*) et les brouteurs (le Gastéropode *Akera bullata*, l'Oursin *Paracentrotus lividus*), qui croît depuis la bordure, en direction du centre de la table. Ensuite, l'ori-

gine des spores peut être intérieure à la table, une fois les macroalgues installées (elles ne l'étaient pas encore sur les jeunes Huîtres immergées en hiver), mais la colonisation algale est initiée dès le départ et suit une séquence chronologique. Au voisinage de la station du fond, les courants circulent sans entraves, mais les contraintes environnementales liées à la profondeur jouent sur l'abondance et la nature des spores, ainsi que des

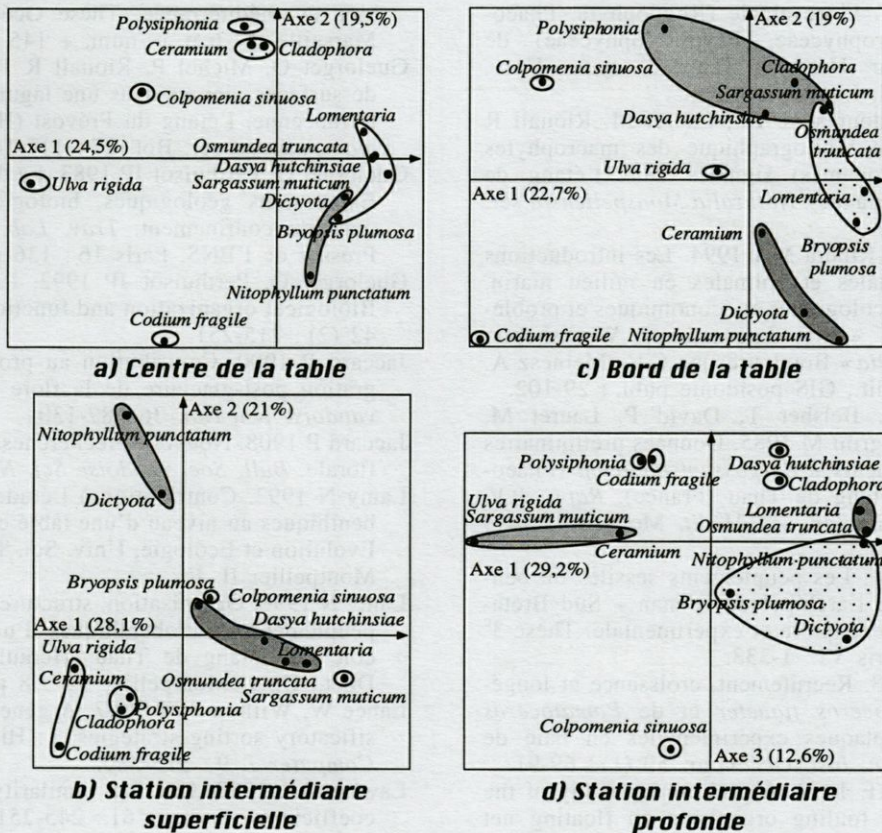


Fig. 6. – Analyse bio-associative des peuplements macrophytiques.
 Bio-associative community structures at the stations.

éléments nutritifs. Ainsi, sur l'axe 3, apparaît une liaison avec la profondeur à cause de *Dasya hutchinsiae*, seule espèce dont la présence est notée régulièrement au fond. Il peut s'agir d'une tolérance plus grande vis-à-vis de l'atténuation de la lumière ou bien de la sédimentation essentiellement en matière organique, qui croissent en direction du fond.

L'association entre l'axe 2 et l'espace disponible peut être mise en évidence par l'opposition entre des groupes d'espèces de « volume » distinct.

En fait, le confinement, en prenant en compte l'hydrodynamisme et la profondeur est susceptible de jouer un rôle direct pour les ressources trophiques et spatiales des macrophytes et, par là, dans la colonisation des substrats. Il peut être défini ici comme le temps de renouvellement des spores et des particules nutritives, en tous points de la table. Ce temps est plus court à la périphérie de la table, en raison du contact immédiat avec le chenal et/ou la lagune ouverte. Les peuplements y sont alors immatures (juvéniles et/ou perturbés). Au contraire, les peuplements plus « confinés » du centre apparaissent matures, en étant moins perturbés dans leur développement spatial et temporel.

REMERCIEMENTS – Ce travail s'intègre au programme OXYTHAU, sous la responsabilité de M. Jean-Marc Deslous-Paoli (IFREMER). Nous remercions MM. Bertrand Bibent et Yvan Vergne pour leur aide sur le terrain.

RÉFÉRENCES

- Aliaume C 1990. Ichthyofaune des herbiers à *Thalassia* du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe. Thèse Biomath, Univ. Paris VII : 1-226.
- Amanieu M, Ferraris J, Guelorget O 1980. Structure des communautés et stratégies adaptatives en milieu lagunaire. *Océanis* 5 (5) : 833-861.
- Amanieu M, Guelorget O, Michel P 1977. Richesse et diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. *Vie Milieu* 27 (1B) : 85-109.
- Anonyme 1995. Le bassin de Thau : relations milieu-ressources dans les secteurs conchylicoles. Importance des mécanismes d'échanges verticaux. 1991-1995. Rapport IFREMER, Sète, Fr., 22 p.
- Bellan-Santini D, Desrosiers G 1976. Distribution du benthos de substrat dur dans un golfe soumis à de multiples pollutions (golfe de Fos). III^e Journées Etud. Pollutions, Split, C.I.E.S.M. : 153-157.

- Ben Maiz N 1986. Flore algale (Rhodophyta, Phaeophyceae, Chlorophyceae, Bryopsidophyceae) de l'étang de Thau (Hérault). Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, Luminy : 1-354.
- Ben Maiz N, Boudouresque CF, Lauret M, Riouall R 1988. Inventaire bibliographique des macrophytes (algues, phanérogames) signalés dans l'étang de Thau (Hérault, France). *Naturalia Monspeliensia* sér. Bot. 52 : 74-84.
- Boudouresque CF, Ribera MA 1994. Les introductions d'espèces végétales et animales en milieu marin. Conséquences écologiques et économiques et problèmes législatifs. «First International Workshopon *Caulerpa taxifolia*» Boudouresque C.F., Meinesz A. & Gravez V. edit., GIS posidonie publ. : 29-102.
- Boudouresque CF, Belsher T, David P, Lauret M, Riouall R, Pellegrini M 1985. Données préliminaires sur les peuplements à *Sargassum muticum* (Phaeophyceae) de l'étang de Thau (France). *Rapp. P.V. Commiss. intl. Explor. sci. Médit.* Monaco 29 (4) : 57-60.
- Castric-Fey A 1974. Les peuplements sessiles du benthos rocheux de l'archipel de Glénan - Sud Bretagne. Ecologie descriptive et expérimentale. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI : 1-333.
- Castric-Fey A 1983. Recrutement, croissance et longévité de *Pomatoceros tiqueter* et de *Pomatoceros lamarckii* sur plaques expérimentales en baie de Concarneau. *Ann. Inst. Océanogr.* 59 (1) : 69-91.
- Cheah SH, Chua TE 1979. A preliminary study of the tropical marine fouling organisms on floating net cages. *Malays. Nat. J.* 33 (1) : 39-48.
- Daget J 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, Fr., VIII + 172 p.
- Davis AR, Targett NM, McConnell OJ, Young CM 1989. Epibiosis of marine algae and benthic invertebrate : natural products chemistry and other mechanisms inhibiting settlement and overgrowth. *Bioorganic Marine Chemistry* 3 : 85-114.
- Dubois A, Lauret M 1991. Macroflore benthique. In Jouffre et Amanieu eds. *Rapp. synthèse ECOTHAU*. Lab. Hydrobiol. Marine et Continentale, Univ. Montpellier II : 115-118.
- Ferraris J 1983. Choix d'une mesure de proximité et d'une macrofaune benthique d'un étang saumâtre méditerranéen (étang du Prévost, France) et à la microflore de Montréal (Quebec). Thèse Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier : 1-280.
- Flassch JP, Girin M 1971. I. Les peuplements sessiles de substrats durs artificiels dans la région de Banyuls sur mer, 77 p. II - Les Annélides Polychètes, 146 p. III. Les kamptozoaires-bryozoaires, 44 p. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris.
- Gayral P 1966. Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Notions fondamentales sur l'écologie, la biologie et la systématique des algues marines. Doin, Paris : 1-632.
- Gerbal M 1994. Analyse spatio-temporelle des peuplements phytobenthiques de substrat meuble de l'étang de Thau (Hérault, France). Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, 241 p.
- Gerbal M, Verlaque M 1995. Macrophytobenthos de substrat meuble de l'étang de Thau (France, Méditerranée) et facteurs environnementaux associés. *Oceanologica Acta* 18 (5) : 557-571.
- Grenz C 1989. Quantification et destinée de la biodéposition en zones de production conchylicole intensive en méditerranée. Thèse Océanol., Univ. Aix-Marseille II : 6 p. n. num. + 145 p. + annexes.
- Guelorget O, Michel P, Riouall R 1977. Colonisation de surfaces vierges dans une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). *Naturalia monspeliensia* sér. Bot. 27 : 117-149.
- Guelorget O, Perthuisot JP 1983. Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol. de l'ENS*. Presses de l'ENS, Paris 16 : 136 p.
- Guelorget O, Perthuisot JP 1992. Paralic ecosystems. Biological organization and functioning. *Vie Milieu* 42 (2) : 215-251.
- Jaccard P 1900. Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine. *Bull. Soc. vaudoise Sci. Nat.* 36 : 87-130.
- Jaccard P 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. vaudoise Sci. Nat.* 44 : 223-270.
- Lamy N 1992. Contribution à l'étude des peuplements benthiques au niveau d'une table conchylicole. DEA Evolution et Ecologie, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier II, Fr.
- Lamy N 1996. Organisation, structure et dynamique des peuplements macrobenthiques d'une table conchylicole de l'étang de Thau (Hérault, France). Thèse Doct., Univ. Montpellier II, 298 p. + annexes.
- Lance W, William WT 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. I : Hierarchical system. *Computer J.* 9 : 373-380.
- Lawlor, LR 1980. Overlap, similarity and competition coefficients. *Ecology* 61 : 245-251.
- Legendre L, Legendre P 1984. Ecologie numérique. 2^e édition. Coll. d'Ecologie, 13, Masson, Paris et Presses Univ. Laval, Quebec, VIII + 335 p.
- Lüning K 1990. Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology, Wiley & Son publ., New York : i-xii, 1-527.
- Mazouni N 1995. Influence des élevages ostréicoles sur le fonctionnement d'un écosystème lagunaire méditerranéen. Etude in situ de l'influence des filtreurs (coquillages et épibiontes) sur les flux de matières particulaire et dissoute. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, 168 p. + annexes.
- Medelgi A 1988. Influence de la densité d'élevage sur la croissance de l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans l'étang de Thau. *Mém. I.N.A.T.*, section Halieutique, Univ. Tunis, 138 p.
- Motyca J 1947. O zadaniach i methodach badan geobotanicznych. Sur les buts et les méthodes des recherches géobotaniques. *Ann. Univ. Marie Curie. Sklodowska Sect. C, suppl. I, viii + 168 p.*
- Oshurkov VV 1992. Succession and climax in some fouling communities. *Biofouling* 6 : 1-12.
- Oshurkov VV, Ivanjushina EA 1994. Structure and distribution of some fouling communities of Bering Island (Commander islands). *Biofouling* 8 : 35-45.
- Perera M, Ballesteros M, Turon X 1990. Estudio de los organismos epibiontes en un cultivo de bivalvos marinos del delta del Ebro. *Cah. Biol. Mar.* 31 : 385-399.
- Roux M, Reyssac J 1975. Essai d'application au phytoplancton marin de méthodes statistiques utilisées en phytosociologie terrestre. *Ann. Inst. océanogr.* 51 : 89-97.
- Rueness SJ 1989. *Sargassum muticum* and other introduced japanese macroalgae : biological pollution of European coasts. *Mar. Pollut. Bull.*, 20, 173-176.

Santelices B, Martinez E 1988. Effects of filter-feeders and grazers on algal settlement and growth in mussel beds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 118 : 281-306.

Seed R, Boaden PJS 1977. Epifaunal ecology of intertidal algae. *In* : Biology of benthic organisms. Keegan B.F., Ceidigh P.O., Boaden J.P.S., Eds. Pergamon Press, Oxford : 541-548.

Terry LA, Picken GB 1985. Algal fouling in the North Sea. *J. Phycol.* 21 suppl. : 14.

Verlaque M 1994. Inventaire des plantes introduites en Méditerranée : origines et répercussions sur l'environnement et les activités humaines. *Oceanologica Acta* 17 (1) : 1-23.

Reçu le 9 juillet 1997; Received July 9, 1997
Accepté le 30 janvier 1998; Accepted January 30, 1998