

N° d'ordre : 2939

THESE

Présentée à

L'UNIVERSITE BORDEAUX I

ECOLE DOCTORALE SCIENCES DU VIVANT, GEOSCIENCES, SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

par **M. Hugues BLANCHET**

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPECIALITE : **OCEANOGRAPHIE**

STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DES PEUPELEMENTS

BENTHIQUES DU BASSIN D'ARCACHON

Soutenu le : 16 décembre 2004

Après avis de :

M. Jean Claude DAUVIN, Professeur, Université Lille 1
M. Paul TETT, Professeur, Napier University (Ecosse)

Rapporteur
Rapporteur

Devant la commission d'examen formée de :

M. Guy BACHELET, Directeur de Recherche CNRS, Université Bordeaux 1
M. Pierre CHARDY, Professeur, Université Bordeaux 1
M. Jean Claude DAUVIN, Professeur, Université Lille 1
M. Xavier de MONTAUDOUIN, Maître de Conférences, Université Bordeaux 1
M. Pierre-Guy SAURIAU, Chargé de Recherche CNRS, CREMA L'Houmeau
M. Paul TETT, Professeur, Napier University (Ecosse)
M. Pierre CAPDEVILLE, Directeur adjoint du SIBA, Arcachon

Président
Directeur de Thèse
Rapporteur
Directeur de Thèse
Examineur
Rapporteur
Invité

Remerciements

*Je tiens tout d'abord à exprimer ma profonde reconnaissance à mes deux directeurs de thèse :
Pierre Chardy et Xavier de Montaudouïn sans qui ce travail n'existerait tout simplement
pas.*

Plus particulièrement, je tiens à remercier **Pierre Chardy** pour sa disponibilité, son accessibilité et pour son investissement dans ce travail et ce, malgré un emploi du temps digne d'un ministre. Je vous suis bien sûr très reconnaissant de m'avoir patiemment initié à certains aspects de cette science, autrefois obscure pour moi, qu'est la modélisation. Mais je n'oublie pas non plus vos constants encouragements et votre soutien en particulier dans les situations difficiles.

Il m'est très difficile d'exprimer en quelques lignes ma profonde gratitude pour mon co-directeur de thèse, **Xavier de Montaudouïn**, sans qui rien de tout cela ne serait arrivé. C'est avec un grand plaisir que je rédige pour la troisième fois des remerciements à votre intention, même si le vocabulaire commence à me faire défaut... Au cours des 5-6 années que j'ai passé à travailler sous votre direction (ou co-direction), force est de constater que je ne suis pas encore parvenu à sonder toute l'étendue de vos qualités tant professionnelles qu'humaines. Je ne sais toujours pas comment vous remercier pour tout ce que vous aurez fait pour moi (je ne ferais pas de liste, ça me donnerait le vertige) ; ce que je sais c'est que, pour ma part, je n'ai contribué significativement qu'à l'extension de vos cheveux blancs, autant dire que ma dette envers vous est énorme et que ces quelques lignes ne suffiront pas à l'éponger...

*Je souhaite également exprimer tous mes remerciements au Syndicat Mixte du Bassin
d'Arcachon qui fut mon employeur, dans le cadre d'une convention CIFRE, et le soutien
financier de ce travail, au travers du Contrat de Plan Etat - Région 2000-2006.*

Je tiens en particulier à remercier **M. Bézian**, en tant que président du SIBA ainsi que **M. Guérin**, Directeur général, pour la confiance qu'il nous a accordé. Je tiens également à remercier **M. Capdeville**, Directeur adjoint du SIBA qui a accepté de participer à mon jury de thèse. Enfin, je remercie **M. Smeding** ainsi que l'équipe chargée du Système d'Information Géographique pour leur précieuse collaboration. Un grand merci également à **Florent Ducamp** pour sa (très) précieuse aide sur le SIG.

De même, je souhaite exprimer ma reconnaissance envers les rapporteurs de ce travail et les membres du jury.

Je remercie M. le professeur **Jean-Claude Dauvin** pour avoir accepté d'être rapporteur de cette thèse et d'avoir grandement contribué, par ses remarques et commentaires sur la première version du manuscrit, à améliorer le document final. Enfin, je souhaite le remercier pour ses conseils lors de notre entrevue à la Station Marine de Wimereux.

Je remercie également M. le professeur **Paul Tett**, pour avoir accepté d'être rapporteur de cette thèse bien qu'elle soit en grande partie rédigée en français. Je lui sais gré de ces conseils et réflexions sur la thèse et d'avoir su se faire comprendre en anglais lors de la soutenance.

Je tiens à exprimer mes chaleureux remerciements à **M. Guy Bachelet**, non seulement pour avoir accepté de présider ce jury de thèse, mais également et surtout pour son aide précieuse dans l'identification des organismes, pour le très précieux travail de fond qu'il a réalisé et réalise au laboratoire tant au niveau de la bibliographie sur les différents taxons, que sur la collecte de données ou de références bibliographiques mais aussi la tenue et la mise à jour des listes taxonomiques, autant de données non publiées auquel il m'a donné accès et qui me furent fort utiles dans le cadre de ce travail. Finalement, je souhaitais vous remercier pour votre accessibilité et votre chaleur humaine sans parler de ces 'rafraîchissantes' expéditions estuaire de la Gironde.

Je souhaite également remercier **M. Pierre-Guy Sauriau**, pour avoir accepté d'être membre de ce jury, pour les remarques et questions de fond qu'il a soulevées et, plus particulièrement, pour vos éclaircissements concernant l'usage des isotopes stables.

Le dépouillement des échantillons fut un long sacerdoce pour un certain nombre d'étudiant(e)s, fous ou mal renseignés...

Parmi ceux-là, les plus atteints furent certainement (par ordre d'apparition) :

David, qui, non content d'être franco-allemand et d'aimer à l'excès les pommes de terre, fût un compagnon des plus agréables dont je garde un excellent souvenir.

Aurélien, qui est sans doute celui qui a le plus souffert, tant moralement (écouter Valérie Durier sur Europe 2 fût une véritable épreuve...) que physiquement (son doigt s'en souvient encore), attaché à la table et courbé devant la cuvette pleine de zostères (la petite : la plus traître !...).

Cédric, qui a connu les joies du domaine subtidal, avec sa sympathique faune, certes moins abondante mais assez diversifiée avec, notamment, nombre de nos chers amis amphipodes, confirmant le vieil adage « un bon amphipode est un amphipode mort ».

Nicolas, le plus fous de tous, puisque, non content de la suite du domaine subtidal, il s'est également attelé à la méiofaune. Je crois savoir qu'il coule aujourd'hui des jours plus heureux dans une maison de repos où il dispose d'une infirmière à domicile...

La liste ne serait pas complète si j'oubliais **Sébastien Lancelevée**, **Carole Escaravage**, **Nicolas Mercier** et **Peggy Rouillon**, autant de jeunes gens qui vinrent gaspiller leur jeunesse devant des cuvettes remplis d'animaux bizarres.

Sans votre précieuse aide, je serais encore penché sur ma cuvette de tri à l'heure qu'il est. Je vous remercie donc pour l'énorme boulot que vous avez accompli, pour votre bonne humeur et pour tout le reste...

Nous ne nous serions pas sorti(e)s de la détermination des crustacés sans la précieuse aide de M. **Jean-Claude Sorbe**. Merci de votre aide, de vos conseils et de votre disponibilité mais également pour la petite expédition d'Aveiro.

La campagne d'échantillonnage a également laissé des traces indélébiles dans ma mémoire...

A cette occasion j'en profite pour remercier ceux qui y ont participé...

Tout d'abord, je me dois de citer **Pascal Lebleu** qui nous a assisté au cours de la quasi-intégralité des sorties sur le terrain, bien que je ne sois pas vraiment sûr de savoir qui assistait qui... Homme de confiance et main secourable dans les situations périlleuses (on sait maintenant ce que signifie le terme « thixotropie »). Je te remercie pour tout ce que tu as fait pour nous, tant au niveau technique (superbe traîneau à vase, magnifiques poignets à tamis, installation de hôte et j'en passe...) qu'au niveau physique (« traînage » dudit 'superbe traîneau à vase', tamisage à l'aide desdites 'magnifiques poignets à tamis' et tout le kilométrage accumulé dans la vase...) sans oublier ton côté humain (i-né-bran-la-ble bonne humeur, petits remontants,...). Au fait, j'allais oublier : merci de nous avoir ramenés sains et saufs de l'Île aux oiseaux...

Je remercie également **Pascal Marracco** pour nous avoir amené, par monts et par vaux, au plus près de nos stations d'échantillonnage au péril de son frêle esquif : Planula 'je ne sais plus son numéro'. Je tiens à te faire remarquer que tu n'as pas tellement râlé, en définitif...

Je n'oublie pas non plus les plongeurs de V.S.M. : **Christophe**, **Jean-Louis** et **Pierre-Jean**, qui se sont chargés (dans la bonne humeur) de prélever les échantillons à des profondeurs

allant parfois jusqu'à plusieurs dizaines de centimètres d'eau dont la température (en °C) ne dépassait que rarement l'épaisseur de leurs combinaisons (en mm).

Au cours de ce travail, nombre de données ont été obtenues grâce à la collaboration de différentes équipes de l'UMR 5805.

La 'microbiological team' du LOB : Au sein de laquelle je souhaite en particulier remercier **Aude**, 'cnidaires woman' depuis peu, pour avoir réalisé le travail de dénombrement bactérien et également pour m'avoir expliqué la technique en détail. Sois gentille avec tes nouvelles amies les méduses, elles sont certainement attachantes bien qu'elles piquent un peu lorsqu'elles ne sont pas rasées. Je tiens également à remercier **Michèle Capdepuuy** pour avoir dirigé ce travail et proposé une technique intéressante pour le réaliser, mais également pour vos conseils et remarques concernant aussi bien la microbio que les choix à réaliser en matière de Post-Doc, ATER, etc... Merci également pour vous être investie pour nous tous dans les commissions diverses et variées auxquels les béotiens que nous sommes ne comprennent rien. Merci également à **Florence Jude**, en particulier, pour les références bibliographiques et le soutien moral dans la dernière (mais longue !) ligne droite. J'en profite également pour remercier **Natalie Raymond** et **Line Bourasseau** avec qui j'ai eu l'occasion de travailler en DEA.

La 'méiofaune team', composée d'un seul homme : **Michel Parra**. Je te remercie d'avoir su séparer le bon grain de l'ivraie, c'est-à-dire la méiofaune du sédiment. Je garde également un excellent souvenir de nos plongées avec maître **Calou**, même si je suis sûr que tu as la trouille et que celle-ci te fait voir des homards partout. A quand la prochaine ?

Les équipes du DGO, notamment **Henri Etcheber** et **Olivier Weber** pour nous avoir proposé des solutions plus qu'efficaces à nos problèmes d'analyse des sédiments. J'en profite pour remercier les personnes qui ont travaillé sur nos échantillons de sédiments : **G. Chabaud** et **Patricia Parachou**.

Je tiens également à remercier l'IFREMER d'Arcachon et en particulier **Isabelle Auby**, **Danièle Maurer** et **Gilles Trut** pour toute l'aide qu'ils m'ont apportée (SIG, Biblio, conseils, chiffres...) mais également pour leur ACCUEIL.

J'en profite également pour remercier les autres membres du LOB qui m'ont soit apporter des conseils, du soutien moral, des cours, des supports de cours ou tout ça à la fois : **Benôit Sautour**, **Yolanda del Amo** et **Pierre Laborde**.

Un grand merci également à Messieurs **Cazaux** et **Labourg** pour leur aide, références biblio et pour avoir partagé leur connaissance quasi-encyclopédique du Bassin.

Finally, the editing, the re-reading of the manuscript and its impression constituted as many steps as I apprehended since the beginning of my thesis. These tests were all made quite bearable, notably thanks to :

Françoise Truong, qui a pris l'initiative de relire mon manuscrit et d'y réaliser une chasse aux fautes des plus efficaces. Merci beaucoup de m'avoir enlevé cette épine du pied surtout pendant cette période éprouvante... sans parler des ordres de mission, réservations d'avions etc...

Valérie, merci d'avoir (par deux fois !) accepté de m'aider à imprimer et relier le manuscrit et d'avoir supporté stoïquement ma mauvaise humeur quand les choses n'allaient pas droit.

Je ne remercie pas **Corine** pour avoir prétexté d'un mauvais état de santé fictif pour échapper à cette galère.

Puisque j'en suis arrivé là, j'en profite pour avoir une petite pensée pour les étudiants, thésards et récents docteurs du LOB qui ont assumé la lourde tâche de me supporter pendant un certain nombre d'années...

Céline 'j'aime pas l'mauve', toi qui a tout vu et qui a tout connu de mon parcours initiatique au sein du LOB. J'ai beaucoup apprécié ta petite vengeance, MON erreur a été de sous-estimer l'étendue de tes talents de couturière et de ton imagination (car tout ceci n'est que PURE IMAGINATION) en terme de roman photo. J'aurais cependant bientôt le plaisir de te faire prendre conscience de TON erreur... A ce sujet-là, j'espère que tu porteras ton superbe bob et tes bottes mimi matty[©] le jour de ton mariage... Je suis sûr que nous aurons l'occasion de poursuivre cette petite *vendetta* pendant bien des années encore...

Corine 'High frequency girl', à qui je souhaite beaucoup de succès dans son projet d'épicerie 7/7, 24/24. Ca c'est de la haute fréquence ! J'allais presque oublier de te remercier pour le thé bien chaud lorsque j'étais enrhumé, à part ça je ne vois vraiment pas de quoi je pourrais te remercier...

Laure 'Faut pas m'faire ch... girl', merci d'avoir essayer avant moi la plupart des plâtres administratifs. Je me tiens toujours à ta disposition pour te donner une bonne leçon de bille, c'est quand tu veux.

Maud 'Spartine des prés', merci pour ton sourire email diamant, ta bonne humeur et pour avoir fait office de radio sur le long chemin Arcachon > Bordeaux. En revanche, mon estomac ne te remercie pas et garde toujours une dent contre ton *crumble* au chocolat.

Je tiens également à remercier **Valérie** 'One Hand' pour ne jamais avoir failli à préparer une bonne tasse de café *frais* pour ses chers collègues durant les périodes estivales. J'ai hâte de lire certaines annexes de ta thèse, en particulier, je me demande s'il y aura des interactions entre les différents facteurs étudiés et, si oui, lesquels...

La liste est encore très longue et je ne peux parler de tout le monde sans écrire un chapitre supplémentaire à cette thèse mais je n'oublie pas **Dorothee** (merci encore pour ton accueil à Wimereux !!!), **Marc**, **Delphine**, **Arash**, **Véro** 'prochaine sur la liste', **Marie Céline**, **Damien**, **Cécile** (bonne chance pour ton étude sur l'utilisation des distorsions de l'espace-temps par les palourdes), **Géraldine** 'j'aime pas ton short Lara Croft', **Magalie** 'qui n'est pas dense', **Rija**...

Je tiens également à remercier tout le personnel de la Station Marine/Aquarium qui ont contribué à rendre mon séjour parmi eux plus qu'agréable :

Michel, pour ton aide en matière d'informatique, bien sûr, mais également pour tes réflexions intéressantes sur l'adaptation des bipèdes en domaine intertidal vaseux, ...

Marie, Micheline et Monique, pour le ménage et la cuisine, bien sûr, mais aussi pour leur sourire du matin et la vaisselle (un GRAND merci, pour ça !) et le linge vaseux.

Henri, pour ton aide à bord du *Planula* et m'avoir prêté tes outils et ton masque, et tes palmes *etc...*

Agnès, pour être parfois passée par des moyens détournés pour m'obtenir de la biblio rapidement.

Finalement, ces remerciements ne pourraient être clos si j'oubliais toute ma famille et mes ami(e)s pour m'avoir soutenu/supporté pendant ces années...

En premier lieu, bien sûr, je voudrais remercier mes parents pour m'avoir toujours poussé à « aller de l'avant » sans jamais me contraindre ni me bousculer.

Je tiens également à remercier mes beaux parents pour leur aide plus qu'appréciable (linge, courses, repassage, chat, jardin, travaux divers et j'en passe...) dans les périodes difficiles de la rédaction.

Finalement, un grand merci à Mamizelle pour son inénarrable rire et à mes tontons et tatas pour (entre autres) m'avoir accompagné sur le Bassin et pour s'être intéressés à mon travail.

Enfin je remercie Fabienne pour avoir accepté de me supporter pendant ces quelques années, celles qui les ont précédées et celles qui viennent...

Puisque cela m'est permis, je voudrais dédier cette thèse à mon grand père, Papy Freddy, qui faisait tous ses calculs de tête et sans calculatrice... Je crains de ne pas avoir hérité de cette aptitude-là....

Avant Propos

Cette thèse s'inscrit dans le cadre du Programme National Environnement Côtier, Chantier Littoral Atlantique.

Elle a été financée par le Syndicat Mixte du Bassin d'Arcachon (S.I.B.A.) dans le cadre du Contrat Plan Etat - Région 2000 - 2006 et ses deux volets :

- Restauration de l'hydraulique ;
- Nettoyage du Domaine Public Maritime.

La bourse de thèse a été obtenue sous forme d'une Convention Industrielle de Formation par la Recherche (C.I.F.R.E.) entre le Syndicat Mixte du Bassin d'Arcachon (S.I.B.A.), l'Association Nationale de la Recherche Technique (A.N.R.T.) et le Laboratoire d'Océanographie Biologique d'Arcachon (L.O.B.).

Sommaire

INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1 : MATÉRIEL ET MÉTHODES	4
1. SITE D'ÉTUDE	5
1.1. SITUATION ACTUELLE	5
1.1.1. Situation géographique et morphologie	5
1.1.2. Influences marines et continentales	5
1.1.3. La zone subtidale	6
1.1.4. La zone intertidale	7
1.2. EVOLUTION RÉCENTE DE LA ZONE D'ÉTUDE	7
1.2.1. Formation de la lagune	7
1.2.2. Evolution récente et situation actuelle	8
2. MÉTHODOLOGIE	13
2.1. STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE	13
2.2. RÉALISATION DE L'ÉCHANTILLONNAGE ET TRAITEMENT DES ÉCHANTILLONS	16
2.2.1. Macrofaune	16
2.2.2. Caractérisation du sédiment	17
2.2.3. Caractérisation de la végétation	18
2.2.4. Méiofaune	18
2.2.5. Numération de la flore bactérienne métaboliquement active	19
2.3. ANALYSE DES DONNÉES	20
2.3.1. Définitions des termes : Assemblages, Peuplements et Faciès	20
2.3.2. Identification et caractérisation des assemblages de macrofaune : analyses multivariées	21
2.3.3. Etude et comparaison des assemblages de macrofaune	24
2.3.4. Répartition de la méiofaune et des bactéries du sédiment en relation avec la macrofaune benthique	29
2.4. MODÉLISATION DU RÉSEAU TROPHIQUE BENTHIQUE PAR ANALYSE INVERSE	30
2.4.1. Applications de l'analyse inverse à l'étude des réseaux trophiques	30
2.4.2. Principes généraux de l'analyse	31
2.4.3. Indices dérivés de la modélisation du système benthique	38
CHAPITRE 2 : STRUCTURE DES PEUPELEMENTS MACROZOOBENTHIQUES DU BASSIN D'ARCACHON	40
INTRODUCTION	41
1. JUSTIFICATION D'UNE ANALYSE SÉPARÉE ENTRE LES DOMAINES SUBTIDAL ET INTERTIDAL	41
1.1. CLASSIFICATION ASCENDANTE HIÉRARCHIQUE DE L'ENSEMBLE DES STATIONS	41
1.2. CONCLUSIONS	43
2. ÉTUDE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DU DOMAINE SUBTIDAL	45
2.1. RÉSUMÉ DÉTAILLÉ	45
2.2. SUBTIDAL MACROZOOBENTHIC COMMUNITIES: CHARACTERISTICS, STRUCTURING FACTORS AND RECENT EVOLUTION IN A COASTAL LAGOON (ARCACHON BAY, FRANCE)	50
3. ÉTUDE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DU DOMAINE INTERTIDAL	73
3.1. ANALYSES MULTIVARIÉES	73
3.1.1. Classification Ascendante Hiérarchique (CAH)	73
3.1.2. Analyse Factorielle des Correspondances	74
3.1.3. Analyse Factorielle Discriminante	76
3.2. CARACTÉRISATION DES PEUPELEMENTS DE MACROFAUNE BENTHIQUE ET DE LEURS FACIÈS	79
3.2.1. Affinités qualitatives entre les assemblages	79

3.2.2. Peuplements et faciès de la macrofaune du domaine intertidal	79
3.2.3. Caractéristiques quantitatives des assemblages	80
3.2.4. Description et organisation des peuplements et faciès de la macrofaune benthique intertidale	81
3.3. IMPORTANCE DES STRUCTURES D'ORIGINE BIOLOGIQUE POUR LA MACROFAUNE BENTHIQUE	107
4. LES PEUPELEMENTS DE MACROFAUNE BENTHIQUE DU BASSIN D'ARCACHON : COMPARAISON DES DOMAINES SUBTIDAL ET INTERTIDAL	112
4.1. ABONDANCES	112
4.2. DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE	112
4.3. BIOMASSES	113
5. CONTRIBUTION À L'INVENTAIRE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DU BASSIN D'ARCACHON	116
5.1. ESPÈCES COLLECTÉES AU COURS DE L'ÉTUDE	116
5.2. CAS DES ESPÈCES INTRODUITES	117
5. SYNTHÈSE ET CONCLUSION : ORGANISATION DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DANS LE BASSIN D'ARCACHON	121

CHAPITRE 3 : CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DE LA RÉPARTITION DE LA MÉIOFAUNE ET DES BACTÉRIES DANS LES SÉDIMENTS DU BASSIN D'ARCACHON. RELATIONS AVEC LA MACROFAUNE BENTHIQUE.

INTRODUCTION	126
1. GÉNÉRALITÉS SUR L'ABONDANCE ET LA BIOMASSE BACTÉRIENNES DANS LES SÉDIMENTS DU BASSIN D'ARCACHON	128
2. GÉNÉRALITÉS SUR L'ABONDANCE ET LA BIOMASSE DE LA MÉIOFAUNE DANS LES SÉDIMENTS DU BASSIN D'ARCACHON	130
3. DONNÉES SUR LES RELATIONS ENTRE LES BACTÉRIES, LA MÉIOFAUNE, LA MACROFAUNE ET LES CARACTÉRISTIQUES DU SÉDIMENT	131
3.1. RÉSULTATS DE L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES MULTIPLES	131
3.2. RELATIONS ENTRE MACROFAUNE, BACTÉRIES ET MÉIOFAUNE DANS LES SÉDIMENTS DU BASSIN D'ARCACHON	133
4. DISCUSSION	136
5. CONCLUSIONS	138

CHAPITRE 4 : ÉTUDE DU RÉSEAU TROPHIQUE BENTHIQUE PAR ANALYSE INVERSE

INTRODUCTION	140
1. RAPPEL DES HYPOTHÈSES DE DÉPART ET DU PRINCIPE DE RÉOLUTION	141
2. PARAMÉTRISATION DU MODÈLE	142
2.1. RAPPEL SUR LES PARAMETRES	142
2.2. DETERMINATION DES VALEURS INITIALES DES PARAMETRES	142
2.2.1. Bactéries (X_2)	142
2.2.2. Dépositivores (X_3)	146
2.2.3. Suspensivores (X_4)	149
2.2.5. Méiofaune (X_5)	152
2.2.6. Carnivores (X_6)	154
2.2.7. Huîtres cultivées (X_7)	157
2.2.8. Huîtres sauvages (X_8)	159
3. RÉSULTATS	161
3.1. RÉSULTATS DU MODÈLE À L'ÉQUILIBRE	161
3.2. UTILISATION DES DÉTRITUS ET DU PHYTOBENTHOS PAR LE BENTHOS, RÉSULTANTE DES FLUX TROPHIQUES	169
4. DISCUSSION	170
4.1. LIMITES DE L'APPROCHE UTILISÉE	170

4.2. RECYCLAGE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE AU SEIN DU SYSTÈME BENTHIQUE ET UTILISATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE PAR LE BENTHOS	177
4.3. FONCTIONNEMENT COMPARÉ DES DEUX SYSTÈMES	182
DISCUSSION GÉNÉRALE	186
ORGANISATION SPATIALE DES PEUPEMENTS BENTHIQUES – PRINCIPAUX FACTEURS STRUCTURANTS	187
STRUCTURE TROPHIQUE DES PEUPEMENTS, IMPACT DU BENTHOS SUR L'ECOSYSTEME	190
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	193
BIBLIOGRAPHIE	196
ANNEXES	221
ANNEXE 1	222
HETEROGENEITY OF MACROZOOBENTHIC ASSEMBLAGES WITHIN A <i>ZOSTERA NOLTII</i> SEAGRASS BED: DIVERSITY, ABUNDANCE, BIOMASS AND STRUCTURING FACTORS.	222
ANNEXE 2	223
LISTE DES TAXONS RÉCOLTÉS AU COURS DE L'ÉTUDE.	223
ANNEXE 3	224
LISTE DES VALEURS INITIALES ET AJUSTÉES DES PARAMÈTRES UTILISÉS DANS LES DEUX MODÈLES (INTERTIDAL ET SUBTIDAL).	224

INTRODUCTION

Les zones côtières sont des zones d'interfaces entre le domaine océanique et le domaine continental. En tant que telles, elles constituent un milieu de transition et d'échanges entre ces deux domaines. L'activité humaine, qui tend à se concentrer à proximité des côtes, engendre directement ou indirectement des perturbations de ces milieux. Les perturbations directes sont liées à l'exploitation de ces zones (pêche industrielle, aquaculture intensive (Héral, 1993) souvent corrélée à l'introduction volontaire ou involontaire d'espèces invasives (Blanchard, 1997), extraction de granulats (Boyd *et al.*, 2003)), à l'aménagement du milieu (endiguements, poldérisations (Komatsu, 1997)) et à sa fréquentation croissante (tourisme). De manière indirecte, l'activité humaine génère des apports chroniques de polluants véhiculés par les fleuves, rivières et rejets divers ; ces polluants (métaux lourds, matière organique, sels nutritifs, herbicides, fongicides) transitent et peuvent s'accumuler dans ces zones et engendrer des dysfonctionnements, en particulier au niveau des zones où les échanges avec le domaine océanique sont restreints (Tett *et al.*, 2003). Ces pollutions peuvent également résulter d'événements ponctuels de type catastrophique (pollution par les hydrocarbures (Dauvin, 1984)).

L'explosion démographique humaine récente s'accompagne de l'intensification et de la modification des pratiques agricoles, d'une urbanisation parfois incontrôlée et d'une industrialisation des franges littorales. L'intensification des échanges mondiaux entraîne également un accroissement du trafic maritime et des risques qui lui sont associés (marées noires, dégazages, introductions d'espèces *via* les eaux de ballast). En conséquence, les écosystèmes en général et les écosystèmes côtiers en particulier subissent une déstabilisation accrue résultant d'une pression anthropique croissante. La perturbation de ces écosystèmes a des répercussions sociales et économiques importantes qui engendrent de multiples conflits d'usages. Ces zones nécessitent donc une gestion intégrant les aspects juridiques, socio-économiques et écologiques (Dauvin, 2002).

Afin de détecter l'impact écologique d'une perturbation, il est nécessaire de distinguer la variabilité naturelle à différentes échelles de temps (variations saisonnières, variations interannuelles cycliques (Gray & Christie, 1983)) des variations liées à la perturbation de l'écosystème. Dans ce cadre, la macrofaune benthique se révèle comme un bon témoin des variations de l'environnement (Dauvin, 1993). Par la longévité, la sédentarité et la dynamique des espèces qui la composent, la macrofaune benthique intègre ces variations et permet d'obtenir un signal relativement clair, susceptible de détecter une perturbation du système (Glémarec & Hily, 1981 ; Dauvin, 1993). La première étape nécessaire à l'utilisation de la macrofaune benthique comme outil de diagnostic de la qualité du milieu consiste à réaliser un état de référence du système avant d'engager un suivi temporel des

peuplements. Le caractère urgent de l'établissement de tels états de référence pour la façade du Golfe de Gascogne s'est fait sentir récemment suite au naufrage, le 19 novembre 2002, du pétrolier *Prestige*. En effet, un certain nombre d'états de références ont été réalisés sur les côtes françaises de l'Atlantique, de la Manche et de la Mer du Nord (**figure A**). Par rapport à cette carte, la répartition de « l'effort d'échantillonnage » apparaît déséquilibrée avec une moindre connaissance des systèmes benthiques au sud de la Bretagne (**figure A**). Dans ce cadre, le Bassin d'Arcachon présente une situation particulière : l'implantation ancienne (1867) de la Station Marine d'Arcachon a permis la réalisation, dès le XIX^{ème} siècle, d'études consacrées à la faune de la lagune. Cependant, ces travaux consistaient principalement en la signalisation d'espèces « rares ou curieuses » (Auby, 1993). Au cours de la première moitié du XX^{ème} siècle, des études ont été consacrées à divers biotopes particuliers, mais ces travaux ne sont pas directement exploitables dans la mesure où les différents auteurs se sont concentrés sur l'aspect qualitatif des peuplements et sur les espèces de grande taille. Les premières études quantitatives et qualitatives ont été réalisées sur les plages sableuses de la lagune par Salvat (1962, 1967) et Renaud-Debyser & Salvat (1963), mais ces études n'intégraient pas les annélides. En domaine subtidal, Bouchet (1968) a réalisé à partir de dragages une étude exhaustive du benthos. Cependant cet auteur n'a retenu que les espèces relativement faciles à déterminer (Bouchet, 1968) et représentant une certaine abondance, ou très caractéristiques d'un substrat pour en dresser une cartographie. Enfin, cette étude ne présentait pas d'aspects quantitatifs. De même, Amanieu (1967) s'est intéressé à la macrofaune de la slikke et du schorre, mais sans fournir de données quantitatives. Les seules études à la fois quantitatives et qualitatives concernant l'ensemble de la macrofaune benthique du Bassin d'Arcachon sont plus récentes (Labourg, 1980 ; Auby, 1991 ; Bachelet & Dauvin, 1993 ; Bachelet *et al.*, 1996). Cependant, celles-ci restent ponctuelles dans l'espace et concernent en général un nombre limité d'habitats. Finalement, l'hétérogénéité des méthodes d'échantillonnage utilisées par les différents auteurs rend difficile une synthèse globale.

Après une description du site d'étude, de la méthodologie développée et des analyses de données réalisées (*Chapitre 1*), un premier volet de l'étude (*Chapitre 2*) a été consacré à la macrofaune benthique du Bassin d'Arcachon avec deux objectifs principaux :

- 1) réaliser un état des lieux de la macrofaune benthique à l'échelle du Bassin d'Arcachon à partir d'une méthodologie identique quel que soit l'habitat considéré. Une stratégie d'échantillonnage stratifié prenant en compte l'hétérogénéité du milieu, en particulier les habitats non inclus dans les études précédentes, a été adoptée. Cet état des lieux rassemble des

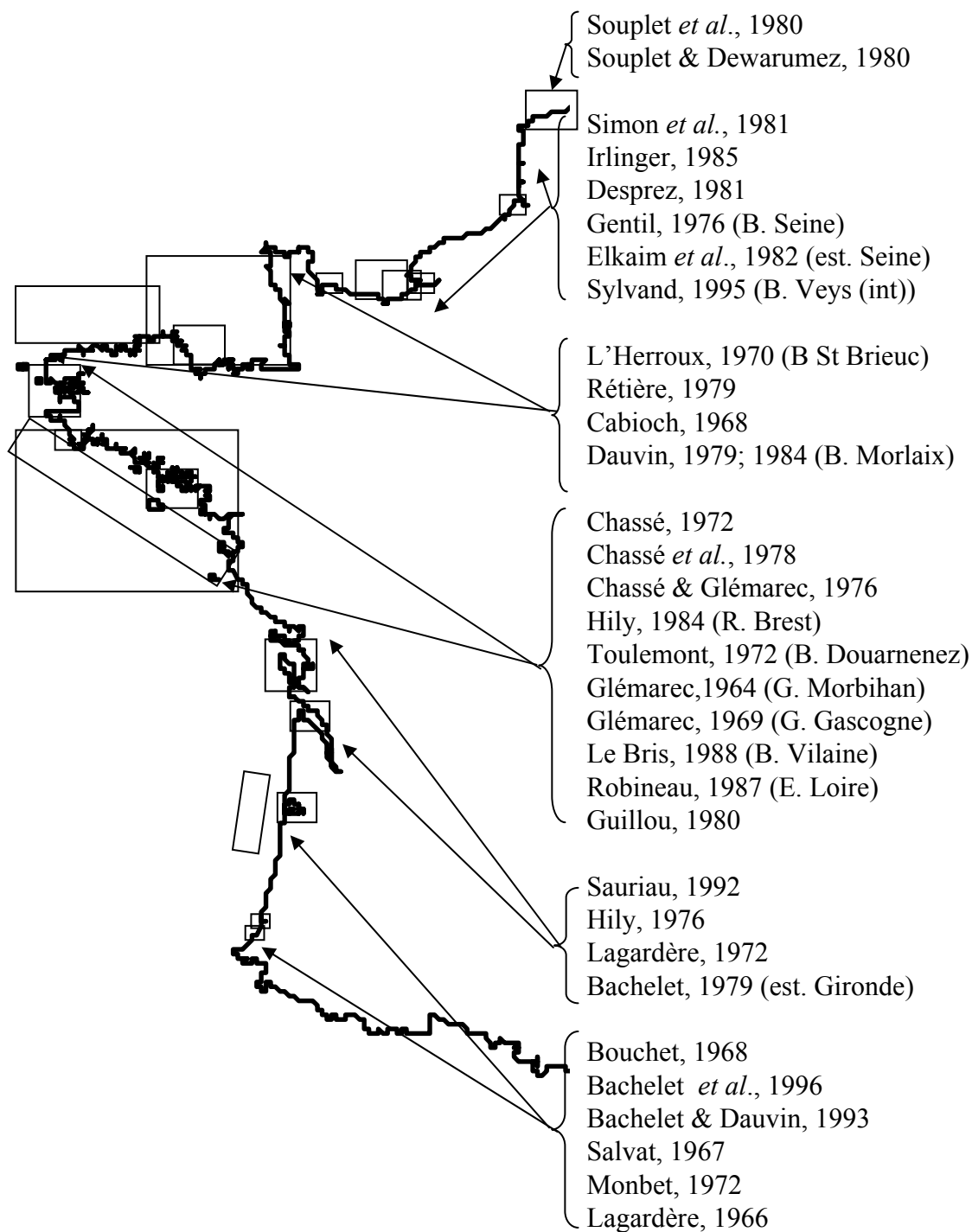


Figure A : Répartition de « l'effort d'échantillonnage » de la macrofaune benthique le long de la façade Atlantique, Manche et Mer du Nord française. La liste n'est pas exhaustive.

données géoréférencées à caractère qualitatif et quantitatif dans un Système d'Information Géographique afin de pouvoir être exploitées dans le cadre d'éventuels suivis.

2) identifier les principaux peuplements macrozoobenthiques, décrire leur structure et leur organisation spatiale au sein de la lagune. La mise en relation de l'organisation des peuplements benthiques avec les principaux facteurs du milieu permet d'identifier les variables environnementales structurant les peuplements. Les comparaisons avec les études quantitatives fournissent un certain nombre d'indices sur l'évolution récente de la lagune.

Le *Chapitre 3* étend le champ d'investigation à deux autres composantes du benthos : les bactéries du sédiment et la méiofaune, sur une cinquantaine de stations réparties dans l'ensemble des strates. Cette étude, purement quantitative, vise à analyser les relations entre les compartiments « Macrofaune », « Méiofaune » et « Bactéries » et à prendre en compte ces deux unités fonctionnelles supplémentaires dans un modèle de fonctionnement proposé dans le chapitre suivant (*Chapitre 4*).

Le fonctionnement de l'écosystème benthique, à travers l'utilisation d'un modèle à l'état stable, fait l'objet de ce dernier chapitre. L'objectif répond à deux préoccupations : obtenir une vision synthétique des connaissances existant sur un écosystème (Pace *et al.*, 1984 ; Leguerrier *et al.*, 2003) et établir un bilan des flux d'énergie entre les compartiments biotiques intégrant les espèces exploitées par l'homme (Chardy, 1987 ; Leguerrier *et al.*, 2004). Deux modèles sont présentés : un modèle subtidal et un modèle intertidal. Pour ce dernier, la composante « espèce exploitée » est particulièrement développée à travers les suspensivores, et particulièrement les huîtres cultivées.

La spécificité de cette étude tient 1) au caractère unique de l'écosystème : seule lagune de la côte atlantique française, plus grand herbier d'Europe, premier centre européen de captage d'huîtres, mais aussi l'une des plus grandes concentrations de bateaux de plaisance maritime dans le monde, une urbanisation en croissance exponentielle ; et 2) à la méthodologie : toutes les composantes du compartiment benthique, macrofaune, méiofaune et bactéries ont été obtenues à travers une stratégie d'échantillonnage homogène.

Chapitre 1 : Matériel et Méthodes

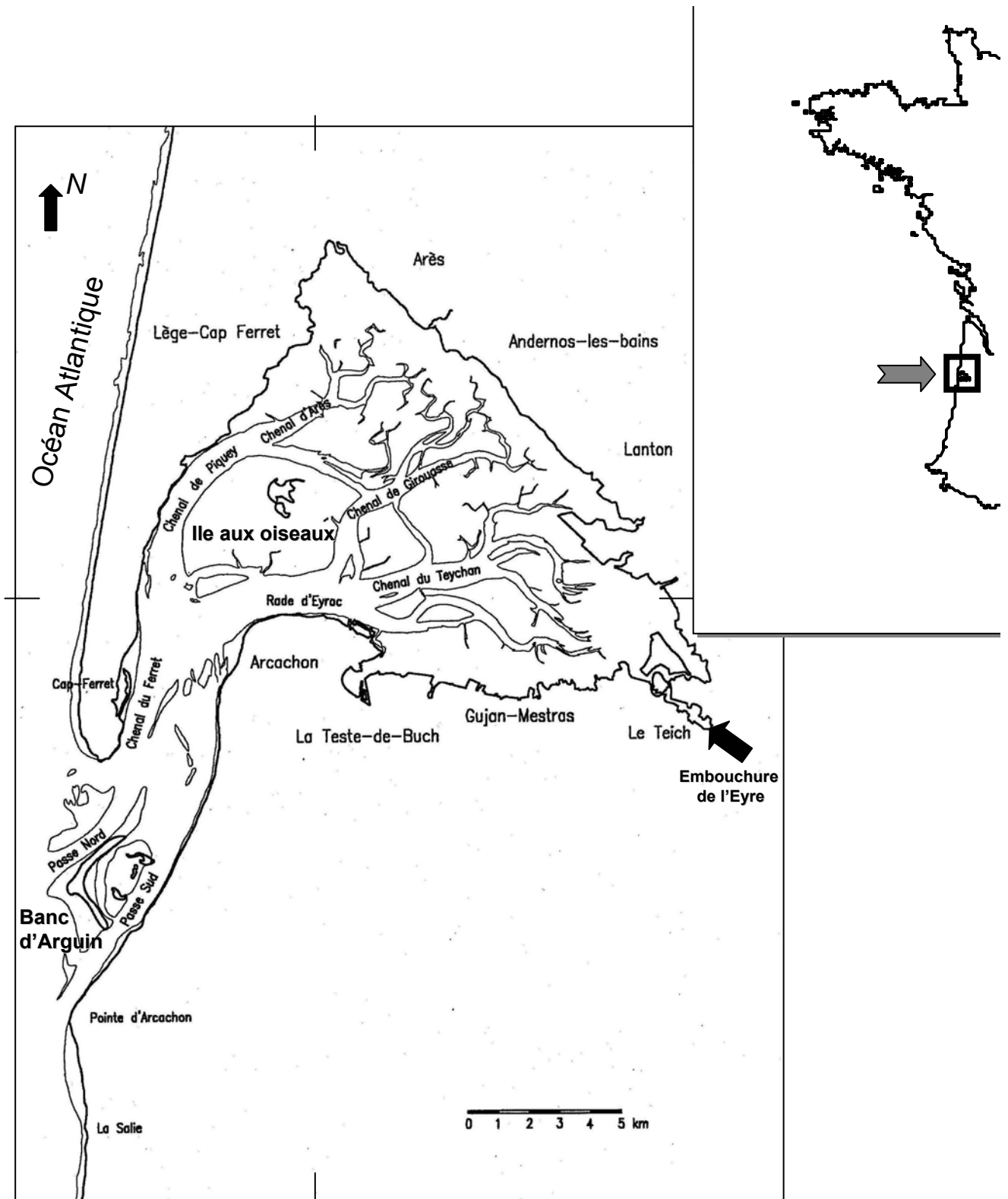


Figure 1.1. : Situation générale et carte typologique du Bassin d'Arcachon
 (source : IFREMER)

1. SITE D'ETUDE

1.1. Situation actuelle

1.1.1. Situation géographique et morphologie

Le Bassin d'Arcachon (44°40'N, 1°10'W) se situe sur le rivage du Golfe de Gascogne (**figure 1.1.**). Il représente la seule indentation majeure sur les 230 km de la Côte Aquitaine. Le Bassin se présente comme un plan d'eau de forme triangulaire relié à l'Océan Atlantique dans sa partie sud-ouest par un bras (les « passes ») de 2 à 3 km de large sur une vingtaine de kilomètres de long. Sa superficie totale (passes comprises) est d'environ 180 km² dont quelque 110 km² émergent lors des basses mers. Les estrans sont entrecoupés par un réseau de chenaux occupant une surface approximative de 70 km² (passes comprises).

1.1.2. Influences marines et continentales

Le Bassin d'Arcachon est considéré comme une lagune soumise à un régime mésotidal à macrotidal (Gassiat, 1989). Le marnage oscille entre 0,90 m et 4,90 m. Il varie en fonction du site mais aussi en fonction des conditions météorologiques ; les variations de la pression atmosphérique et l'action de vents favorables peuvent entraîner ponctuellement une surcote de l'ordre de + 50 cm (en cas de dépression) ou bien une décote (-0,25 m en conditions anticycloniques) affectant son amplitude. Comme sur l'ensemble des côtes océaniques de France, la marée est de type semi-diurne (*i.e.* deux phases de flot et deux phases de jusant en un peu moins de 25 h). Au niveau des passes, le volume d'eau oscillant en période de vives eaux est de l'ordre de 370 à 400.10⁶ m³ contre 130 à 200.10⁶ m³ en période de mortes eaux. Ces valeurs peuvent être comparées au volume d'eau contenu dans la lagune *sensu stricto* (*i.e.* passes non comprises) à basse mer (vives eaux) qui a été estimé à 270.10⁶ m³ par Auby (1991). Lors des pleines mers moyennes, le volume d'eau est de l'ordre de 460.10⁶ m³ (Auby, 1991).

Si la composante océanique, à travers l'influence de la marée, est forte au niveau de la lagune, cette dernière est également soumise à des apports d'eaux douces estimés à 1,25.10⁹ m³ par an soit environ 3,45.10⁶ m³ par jour (IFREMER, 1997). Ces apports sont dus aux cours d'eau (83%) et, dans une moindre mesure, aux précipitations (11%) et au ruissellement direct de la nappe phréatique (moins de 6%). Ils proviennent principalement (4/5^{ème}) du delta de l'Eyre (angle Sud-Est) et de l'angle Nord (1/5^{ème}) (**figure 1.1.**). Ces volumes sont très faibles en comparaison des volumes d'eaux océaniques qui transitent à chaque marée au travers des passes. Cependant, les faibles profondeurs des chenaux secondaires et terminaux dans la partie Est du Bassin, la circulation

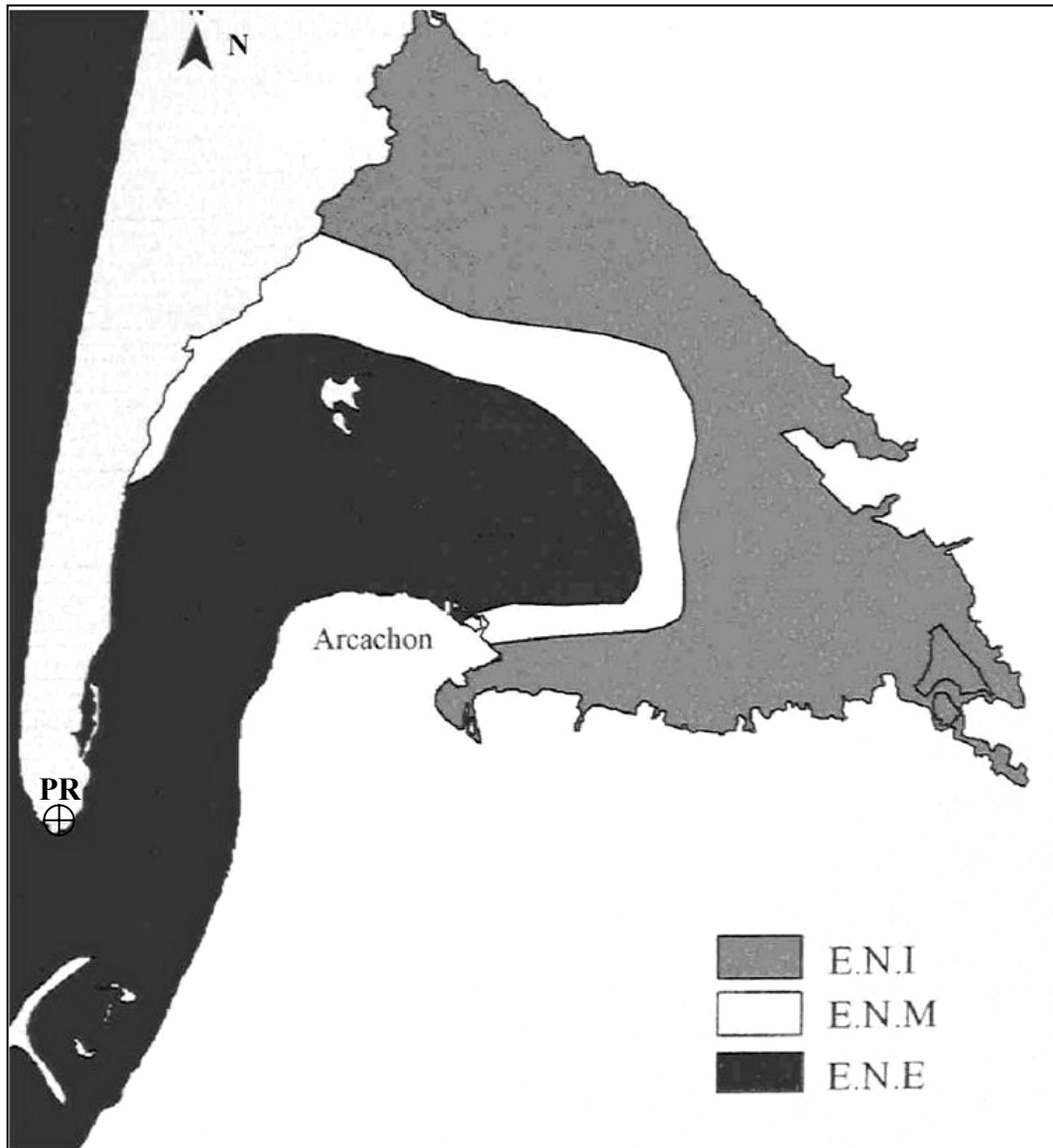


Figure 1.2. : Répartition des principales masses d'eau à pleine mer dans le Bassin d'Arcachon (d'après Bouchet, 1968) (source : I.F.R.E.MER)

E.N.I. : Eaux Néritiques Internes
 E.N.M. : Eaux Néritiques Moyennes
 E.N.E. : Eaux Néritiques Externes

PR

⊕ : situation du point de référence utilisé pour calculer la distance à l'océan

interne des eaux au sein de la lagune ainsi que la présence d'un seuil à l'entrée des passes ne laissent pénétrer dans la baie que la partie superficielle de la tranche d'eau du large, entraînant une stratification horizontale des eaux. Ainsi, Bouchet (1968) a identifié trois masses d'eau, caractérisées par des salinités et des températures différentes, se succédant selon un axe orienté Est-Ouest (**figure 1.2.**) et séparées par des fronts halins (Bouchet, 1993) :

- ✓ les eaux néritiques externes (ENE) dont la salinité varie peu annuellement (34-35) et dont l'amplitude thermique annuelle moyenne est de 13°C (9 à 22 °C) ;
- ✓ les eaux néritiques moyennes (ENM), de volume variable, avec une salinité variant de 27 à 33 et une amplitude thermique annuelle moyenne de 17°C (6 à 23 °C) ;
- ✓ les eaux néritiques internes (ENI), soumises à des variations importantes de salinité (22 à 32) et dont les températures sont comprises entre 1 et 25 °C selon la saison (amplitude thermique moyenne, 24°C).

Ces masses d'eau se déplacent au gré des marées vers l'ouest au jusant et vers l'est avec le flot. La **figure 1.2.** indique la position moyenne de ces masses d'eau à marée haute au cours d'une année moyenne.

1.1.3. La zone subtidale

Cette zone est constituée par les chenaux (47 km²) et les passes (24 km²). La profondeur maximale, atteinte dans les chenaux principaux et les passes, est de 20 m et diminue de l'aval vers l'amont.

Trois principaux groupes de chenaux peuvent être distingués :

Les chenaux principaux sont représentés par les chenaux d'Eyrac et du Piquey (**figure 1.1.**). Le premier constitue aujourd'hui le principal axe hydraulique du Bassin d'Arcachon. La répartition des volumes oscillant est de l'ordre de 2/3 pour celui d'Eyrac et 1/3 pour le chenal du Piquey (SOGREAH, 2001). Les mesures et les modèles de circulation montrent que les vitesses de courant y sont régulièrement élevées ($> 1\text{m.s}^{-1}$) (SOGREAH, 2001).

Le groupe des chenaux transversaux rassemble ceux dont l'orientation est perpendiculaire à l'axe principal de circulation des courants de marée (**figure 1.1.**). Il s'agit principalement des chenaux du Courbey, de l'Ile et du Courant. Dans ces zones, l'hydrodynamisme est complexe mais la résultante des courants de marée y est faible, voire quasiment nulle. En conséquence, la sédimentation y est élevée et les sédiments vaseux.

Les chenaux secondaires se situent dans le prolongement des chenaux principaux dans leur partie Est. La profondeur de ces chenaux ne dépasse pas 10 m et décroît vers l'amont.

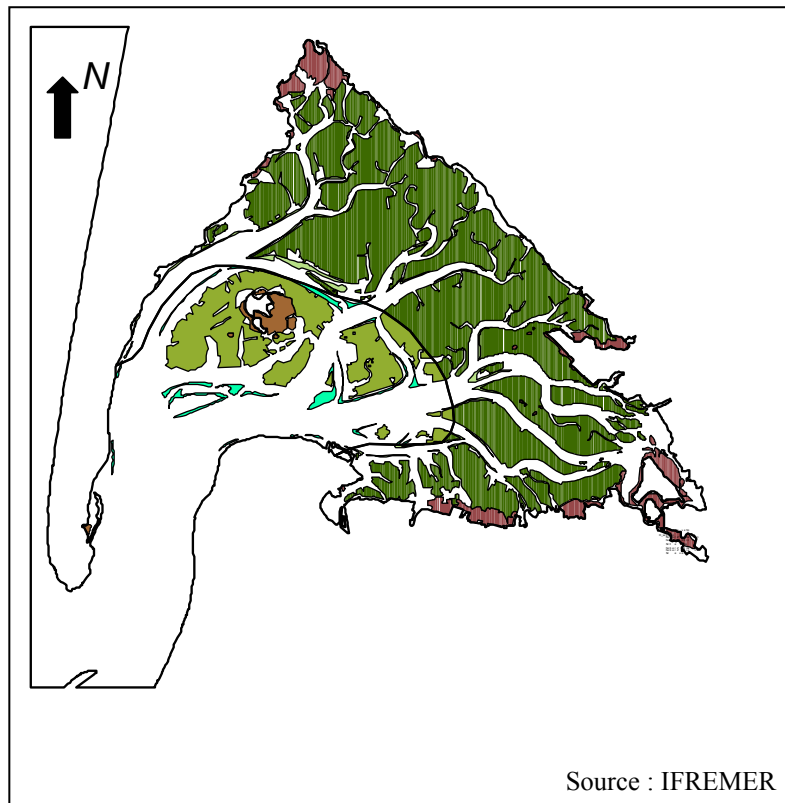


Figure 1.3. : Répartition des herbiers à phanérogames dans le Bassin d’Arcachon
 (d’après Auby, 1991)
 (source : IFREMER)

- Zostera noltii* (zone océanique)
- Zostera noltii* (zone interne)
- Zostera marina* (zone océanique)
- Zostera marina* (zone interne)
- Végétation du schorre (zone océanique)
- Végétation du schorre (zone interne)

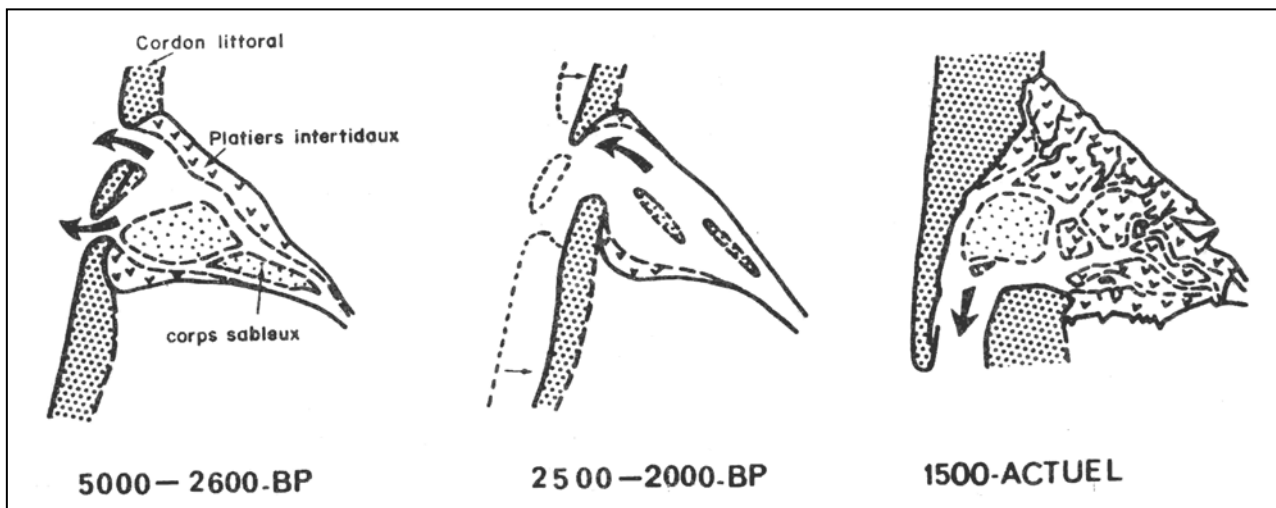
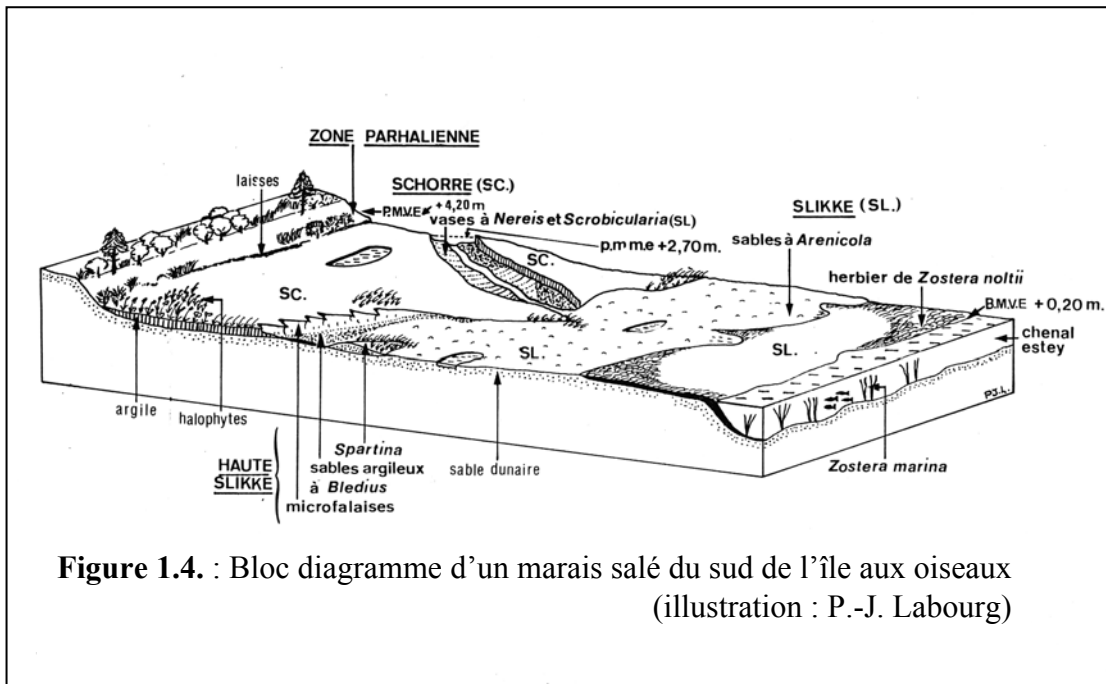
1.1.4. La zone intertidale

La zone intertidale est particulièrement étendue dans le Bassin d'Arcachon. Elle couvre environ 110 km² soit quasiment les deux tiers de la surface totale du Bassin. Bien que largement influencée par les masses d'eau surnageantes, la zone intertidale subit également en période d'émersion les conditions atmosphériques. Ainsi, les températures de l'eau des ENE et ENM fluctuent annuellement entre 9 et 22°C, et 6 et 23°C, respectivement (Bouchet, 1968) tandis que les températures des sédiments de surface fluctuent entre -1 et 32°C, et -3 et 43°C, respectivement (de Montaudouin *et al.*, 2003). La grande majorité de la surface intertidale est occupée par un herbier à *Zostera noltii* (**figure 1.3.**). Cette angiosperme marine de petite taille (quelques millimètres de large pour moins de 40 cm de long) recouvre en effet une surface d'environ 70 km². Auby (1991) considère cet herbier comme le plus vaste des côtes européennes. Il peut être interrompu par des sédiments nus, sables à arénicoles ou vases à scrobiculaires (**figure 1.4.**). Le bas niveau des estrans est en partie consacré à une activité ostréicole importante. La partie supérieure est parfois bordée d'un schorre (7,67 km² en 1988, (Sorriano-Sierra, 1992)).

1.2. Evolution récente de la zone d'étude

1.2.1. Formation de la lagune

Le Bassin d'Arcachon constitue l'ancien delta de la Leyre (**figure 1.1.**) (Faugères *et al.*, 1986). Au cours de l'Holocène supérieur (- 5000 BP), l'estuaire s'est progressivement comblé engendrant une séquence de transition d'un milieu estuarien vers un milieu lagunaire ouvert puis fermé (**figure 1.5.**). L'évolution de cet ensemble est liée aux fluctuations du niveau marin et à l'édification progressive, sous l'influence de la dérive littorale Nord-Sud, d'une flèche sableuse (actuelle flèche du Cap Ferret). La forte migration de cette flèche vers le sud a entraîné un changement de l'ancien axe des chenaux, originellement orientés SE-NO, vers une orientation actuelle NE-SO. En parallèle, le débit de la Leyre a nettement diminué, limitant les apports terrigènes et l'influence estuarienne. Cependant, Gayet *et al.* (1986) ont montré un accroissement récent (fin du XVIII^{ème} siècle) des apports estuariens ayant constitué l'actuel delta de la Leyre. Cet accroissement du débit fluvial serait lié à la réalisation d'un réseau de drainage des marécages à partir de cette époque (Gayet *et al.*, 1986).



1.2.2. Evolution récente et situation actuelle

a. Principaux aménagements de la lagune

Les abords du bassin d'Arcachon ont été partiellement aménagés par l'homme. En particulier une partie des marais maritimes fut consacrée à la fin du XVIII^{ème} siècle à la création de marais salants et de réservoirs à poissons. L'historique, le fonctionnement et l'aspect écologique de ces marais aménagés ont été étudiés par Labourg (1975, 1976, 1980). Ces réservoirs à poissons ont progressivement été abandonnés, l'absence d'entretien entraînant l'altération de leur structure et de leur fonctionnement. Ces zones ont ensuite connu une eutrophisation progressive avec des crises dystrophiques occasionnelles (Labourg, 1975) accompagnées de mortalités importantes.

Avec l'urbanisation de la ville d'Arcachon (~1850), d'autres aménagements, dont l'objectif était la défense des côtes contre l'érosion, ont été réalisés à partir de 1860-70 jusqu'à l'entre-deux guerres. C'est à la fin du XIX^{ème} siècle que l'ostréiculture proprement dite s'est établie dans le Bassin d'Arcachon (*cf* paragraphe suivant), entraînant l'aménagement d'une partie de la slikke. Cette nouvelle activité florissante et le développement de la ville d'Arcachon entraînent une croissance notable de la population. La croissance s'est maintenue jusqu'à la fin de la seconde guerre mondiale. A partir du début des années 1960, la croissance de la population s'est encore accélérée (+ 59% entre 1962 et 1990), accompagnée d'une augmentation considérable de l'urbanisation (+68%). En 2000, la population sédentaire des dix communes riveraines du Bassin d'Arcachon dépasse 100 000 habitants (la population en 1800 était dix fois moindre). La population quintuple en période estivale (460 000 personnes) (IFREMER, 1997). L'augmentation de la pression anthropique s'est traduite par une pollution liée aux rejets urbains. De plus, l'accroissement de l'activité de l'usine de fabrication de pâte à papier (Cellulose du Pin puis SMURFIT) depuis sa création en 1926-28 a entraîné une pollution d'origine industrielle *via* les rejets de celle-ci dans la Leyre. Enfin, l'intensification des pratiques agricoles sur le bassin versant (maïsiculture) est également à l'origine d'une pollution par les fertilisants. Devant la dégradation de la situation et les multiples conflits qu'elle engendrait, la construction d'un réseau d'assainissement raccordant toutes les communes du pourtour du Bassin d'Arcachon fut envisagée puis mise en chantier à partir de 1967. Le réseau fût raccordé à la papeterie en 1971. Après traitement en station d'épuration, les eaux sont rejetées en mer par une conduite située au sud du Bassin d'Arcachon. La mise en place, précoce, de ce réseau est très certainement à l'origine de la bonne qualité actuelle de l'environnement de la lagune.

b. Bref historique de la conchyliculture arcachonnaise

Ostréiculture

L'huître plate (*Ostrea edulis*) du Bassin d'Arcachon et de l'estuaire de la Gironde était vraisemblablement pêchée dès le IV^{ème} siècle mais les premières mentions précises de l'huître du Pays-de-Buch sont beaucoup plus récentes (XVI^{ème} siècle) (IFREMER, 1997). Cette espèce (localement dénommée « gravette » lorsqu'échouée sur l'estran) formait des bancs naturels dans les chenaux et sur les bordures des estrans. Elle fut menacée par une surexploitation destructive dont les premiers signes (interdictions temporaires de pêche) sont perceptibles par les historiens au cours de la deuxième moitié du XVIII^{ème} siècle. Cette surexploitation des gisements naturels s'amplifia au cours du XIX^{ème} siècle pour se terminer par l'interdiction de cette pêche en 1903. Devant les menaces pesant sur l'avenir de l'exploitation de cette espèce, les premiers essais de mise en culture eurent lieu dans la deuxième partie du XIX^{ème} siècle. Après les premiers tâtonnements, la culture de l'huître plate connut son âge d'or dans les années 1870. Elle consistait principalement au captage et à la vente du naissain. En parallèle (1870), des huîtres creuses du Portugal (*Crassostrea angulata*) étaient importées dans le Bassin d'Arcachon pour les besoins du commerce. A la faveur de la première guerre mondiale, cette espèce plus robuste s'est installée durablement dans la zone, menaçant de remplacer la « gravette ». Dans les années 1920, une maladie de cause incertaine décime le stock d'huîtres plates autochtones, diminuant fortement la culture de cette huître en faveur de l'huître creuse. La culture des deux espèces fut une particularité de l'ostréiculture locale à partir de ces années jusqu'à la fin des années 60. En effet, les années 1967, 1968 et 1970-71 voient se succéder trois épizooties majeures qui mirent pratiquement fin à la culture d'*Ostrea edulis* et de *Crassostrea angulata*. Au cours de ces années furent introduites des huîtres creuses (*Crassostrea gigas*) originaires de Colombie Britannique et du Japon. Ces huîtres, grâce à leur croissance plus rapide que l'huître portugaise, supplantèrent rapidement cette dernière. La culture de *Crassostrea gigas* s'est maintenue jusqu'à aujourd'hui malgré une très grave crise survenue dans les années 1977 à 1980. Cette crise s'est manifestée par des malformations de la coquille, la quasi-absence de captage de naissain (malformation des larves) et l'inhibition de la croissance du nanoplancton dont se nourrissent les larves véligères. Ces perturbations ont été engendrées par la présence de tributylétain (TBT) relargué dans le milieu par les peintures antisalissures appliquées sur les coques des bateaux. Le rétablissement de l'ostréiculture put s'effectuer après les mesures d'interdiction d'utilisation de ces peintures sur les embarcations de moins de 25 m en 1982. L'ostréiculture se manifeste, dans le Bassin d'Arcachon comme ailleurs, par des successions de périodes de crises et de périodes relativement fastes, de rareté du produit et de surabondances en fonction des facteurs du milieu et des actions d'origine anthropique (surexploitation, pollutions) et des conditions du

marché. D'un point de vue biologique, le développement de l'ostréiculture dans la lagune s'est accompagné de l'introduction d'un cortège d'espèces exotiques *via* les transferts d'huîtres entre bassins ostréicoles. Cette activité permet à environ 450 - 500 entreprises artisanales d'exister. Elles exploitent environ 600 ha de concessions ostréicoles pour la croissance et le captage des huîtres. Les parcs dédiés à la croissance des huîtres sont principalement situés dans la partie océanique du Bassin (eaux néritiques externes et moyennes), de nombreux parcs ayant été abandonnés dans la partie orientale. Nombre de ces parcs abandonnés en l'état sont aujourd'hui occupés par des bancs d'huîtres « sauvages ». La production annuelle d'huîtres creuses est estimée à environ 10 000 t (poids frais (PF)).

Vénériculture

L'introduction de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* dans le Bassin d'Arcachon est assez récente. Elle fut implantée de façon expérimentale en 1980 pour des tentatives d'élevage (Robert & Deltreil, 1990). Ces tentatives d'exploitation furent un échec et l'activité d'élevage de cette espèce fut abandonnée au début des années 1990. L'espèce s'est pourtant bien accommodée au milieu dans lequel elle semble trouver des conditions favorables à son développement à tel point que Auby (1993) signale déjà sa tendance à supplanter l'espèce locale *Ruditapes decussatus*. La palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* fait aujourd'hui principalement l'objet d'une petite pêche et quelques professionnels exploitent également les gisements. Le stock présent dans la partie intertidale du Bassin d'Arcachon a été récemment estimé à environ 8 095 t (\pm 1 046 t) (PF) (Caill-Milly *et al.*, 2003).

c. Evénements et menaces écologiques

Introductions et extinctions d'espèces

Les activités anthropiques ont contribué à l'introduction d'un cortège d'espèces allochtones sur les côtes Atlantique européennes. Le Bassin d'Arcachon, où l'activité ostréicole est intense, constitue l'une des zones majeures d'introduction d'espèces sur la façade atlantique (Gouletquer *et al.*, 2002). Ces introductions ont été soit volontaires, à des fins commerciales (huîtres creuses, palourdes japonaises), soit accidentelles, en général comme espèces « accompagnatrices » des huîtres lors des transferts entre bassins ostréicoles. Ces espèces appartiennent à divers embranchements, du crustacé copépode *Stenhelia latioferculata* (originaire du Japon) (Castel *et al.*, 1996) aux macroalgues et phanérogames (*Sargassum muticum*, *Spartina anglica*), en passant par les mollusques (*Crepidula fornicata* (de Montaudouin *et al.*, 2001), *Cyclope neritea* (Bachelet *et al.*, 1980)) ou les tuniciers (*Styela clava*).

Développements de macroalgues : Eutrophisation ?

Le bassin versant du Bassin d'Arcachon s'étend sur environ 4140 km². Environ un quart de celui-ci peut être considéré comme contribuant indirectement aux apports de nutriments vers la lagune à travers les lacs et étangs côtiers. Depuis les années 1970, l'agriculture intensive (principalement celle du maïs) s'est accrue sur le bassin versant. En 1970, l'agriculture était responsable de 50% du flux annuel d'azote vers le Bassin d'Arcachon ; actuellement celle-ci est responsable de 66% de ces apports. Le flux annuel de phosphore reste assez stable (25 à 30 t.an⁻¹). Les effluents urbains ont fortement décliné par rapport aux années 1970 (de 127 t d'azote.an⁻¹ à 40 t d'azote.an⁻¹) en raison de la mise en place progressive du réseau actuel d'assainissement (Castel *et al.*, 1996). La majorité des apports d'eaux douces est issue de la Leyre dont les concentrations en nutriments ont augmenté au cours des années. Ainsi, les concentrations en nutriments dans la partie interne du Bassin d'Arcachon ont clairement augmenté (d'un facteur 2 entre 1977-1981 et 1990-93). Un tel accroissement devrait avoir stimulé la production primaire et donc l'eutrophisation de la lagune (Castel *et al.*, 1996). Cependant, les études réalisées depuis 1976 montrent que le stock de phytoplancton reste à un niveau relativement bas et stable d'année en année (le niveau de base de concentration en Chlorophylle *a* est de l'ordre de 2 µg.L⁻¹ avec des blooms n'excédant pas 15 µg.L⁻¹). Il en est de même pour les herbiers à *Zostera noltii* et *Zostera marina* dont les surfaces restent constantes (Auby, 1993 ; de Montaudouin & Lebleu, 2002c).

Le seul changement notable dans les producteurs primaires est le développement, à partir des années 1980, d'algues vertes filamenteuses du genre *Enteromorpha* (*Enteromorpha clathrata*) dont la prolifération se limitait à la période printanière. A partir de 1988 une nouvelle espèce se développe : l'algue verte *Monostroma obscurum*. Son développement ne se limite pas à la période printanière mais elle perdure en quantité non négligeable en automne et en hiver. Les années 1990 et 1991 sont marquées par une véritable explosion de *Monostroma obscurum* (IFREMER, 1994). Bien qu'aucune relation de cause à effet n'ait pu être mise en évidence, le développement de cette algue a coïncidé avec l'accroissement des apports de nutriments. Au printemps 1993, la biomasse maximale de *Monostroma* a été atteinte, soit entre 18 000 et 21 000 tonnes (poids frais). Cette algue a principalement colonisé la partie interne du Bassin d'Arcachon où elle s'est répartie dans les chenaux aussi bien que sur les estrans. La densité maximale était de l'ordre de 6 kg (PF).m⁻² ce qui est comparable à d'autres blooms de macroalgues (étang du Prévost, *Ulva* : 5 kg.m⁻² ; Baie de St Briec, *Ulva* : 8 kg.m⁻²) mais plus faible que ceux observés par exemple dans la lagune de Venise (30 kg.m⁻²) (Castel *et al.*, 1996).

Depuis ces dernières années, les phénomènes de prolifération de *Monostroma obscurum* sont nettement plus limités en comparaison des événements du début des années 1990. Cependant le développement d'algues vertes reste un phénomène chronique même si son ampleur a nettement diminué. Les raisons de cette « accalmie » sont inconnues.

2. METHODOLOGIE

2.1. Stratégie d'échantillonnage

L'objectif d'une stratégie d'échantillonnage est de parvenir, à travers l'échantillonnage, à une estimation la plus précise possible des paramètres étudiés et de leur variabilité (dans notre cas : biomasses, abondances et richesses spécifiques) en prenant en compte les connaissances préalables du milieu et les contraintes logistiques (temps, matériel, ressources...).

Le Bassin d'Arcachon n'est pas un milieu homogène (Bouchet, 1968; Auby, 1991; Gassiat, 1989), ce qui a un impact significatif sur la composition et l'abondance des peuplements macrobenthiques (Salvat, 1967 ; Labourg, 1980; Auby, 1991; Bachelet & Dauvin, 1993; Bachelet *et al.*, 1996). Dans un tel contexte, un échantillonnage de type « aléatoire simple » (répartition aléatoire des échantillons sur une surface) ou de type « systématique » (répartition des échantillons à équidistance les uns des autres) peut entraîner la non-représentation d'habitats de faible surface mais dont l'importance écologique est connue ou supposée. C'est par exemple le cas des herbiers à *Zostera marina*, des récifs intertidaux d'huîtres sauvages, des fonds à crépidules ou des fonds coquilliers détritiques. C'est pourquoi, une stratégie d'échantillonnage stratifié (Cochran, 1977) prenant en compte l'hétérogénéité du milieu a été adoptée. Cette stratégie a consisté à diviser le Bassin d'Arcachon en habitats homogènes ou « strates », ayant la propriété de ne jamais se superposer et dont la mise bout à bout représente l'intégralité de la surface étudiée (dans notre cas, le Bassin d'Arcachon, à l'exception des zones de schorre et des marais aménagés). Cette division en strates « homogènes » a été effectuée sur la base des travaux antérieurs menés sur la macrofaune de la lagune (Bouchet, 1968, Bachelet & Dauvin, 1993; Bachelet *et al.*, 1996; Auby, 1991 ; Salvat, 1967, Amanieu, 1967 ; Labourg *et al.*, 1985) ainsi que sur la sédimentologie et l'hydrologie de la lagune (Bouchet, 1968, 1995). En conséquence, la stratification spatiale du Bassin d'Arcachon a été établie à partir de sept critères de stratification :

- le niveau de marée (subtidal ou intertidal),
- les unités biosédimentaires définies par Bouchet (1968) pour les chenaux,
- la présence/absence d'herbiers à zostère naine (*Zostera noltii*) sur les estrans ou à zostère marine (*Zostera marina*) dans les chenaux (Auby, 1991),
- la présence/absence de parcs à huîtres sur les estrans,
- la présence/absence de bancs d'huîtres « sauvages » sur les estrans,

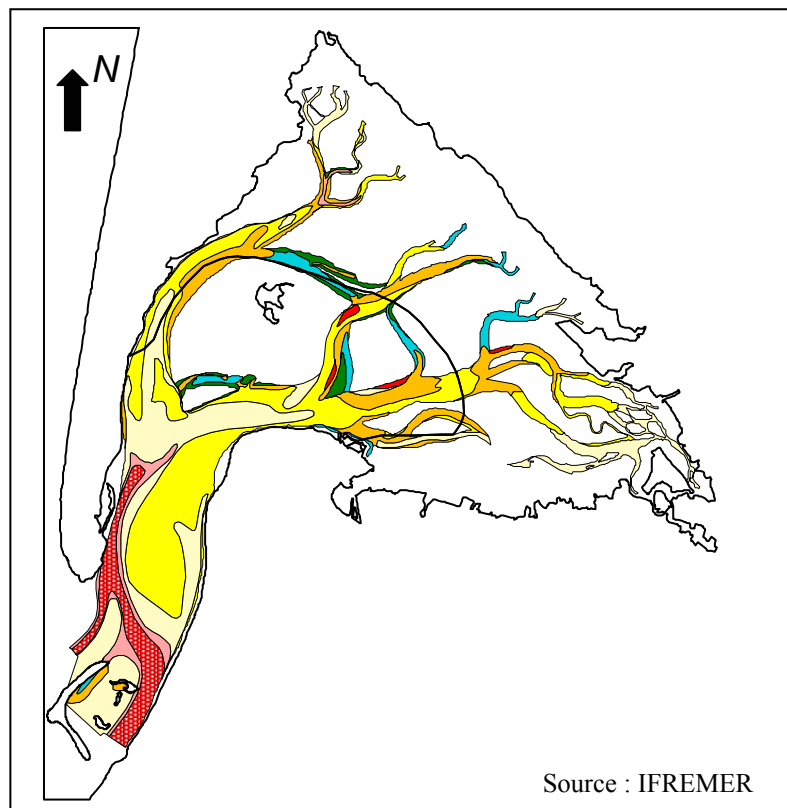










Figure 1.6. : Distribution des unités biosédimentaires dans les chenaux du Bassin d’Arcachon
 (d’après Bouchet, 1995)
 (source : IFREMER)

-  Gravier et cailloux
-  Sables grossiers et fins graviers
-  Sables moyens
-  Sables fins dunaires
-  Sables fins terrigènes
-  Sables vaseux
-  Fonds coquilliers détritiques
-  Herbier à *Zostera marina*

- l'influence des principales masses d'eaux (océanique (ENE¹) et interne (influencée par les apports d'eau douce) (ENM+ENI²)) définies par Bouchet (1968),
- la présence/absence du gastéropode introduit *Crepidula fornicata* (de Montaudouin *et al.*, 2001).

L'utilisation d'un Système d'Information Géographique (SIG) a permis le découpage (**figures 1.3. et 1.6.**) et le calcul des surfaces de chaque strate (**tableau 1.1.**) à partir des données fournies par l'IFREMER d'Arcachon. Au total, 23 strates ont ainsi été individualisées (**tableau 1.1.**). Un échantillonnage comptant 182 stations réparties dans les différentes strates, a été réalisé. L'allocation du nombre de stations au sein des différentes strates a été effectuée à proportion de la surface représentée par chaque strate avec un minimum de 3 stations pour les strates de plus petite surface. Au sein de chaque strate, les stations ont été réparties de façon systématique, c'est-à-dire en essayant de couvrir de façon homogène l'ensemble de la strate (répartition des stations à équidistance le long de transects pour les strates de grandes tailles et peu morcelées, répartition dans le plus grand nombre possible de « taches » pour les strates très morcelées). Une carte de la répartition des stations a été réalisée (**figure 1.7.**).

¹ ENE : Eaux Néritiques Externes

² ENM : Eaux Néritiques Moyennes ; ENI : Eaux Néritiques Internes

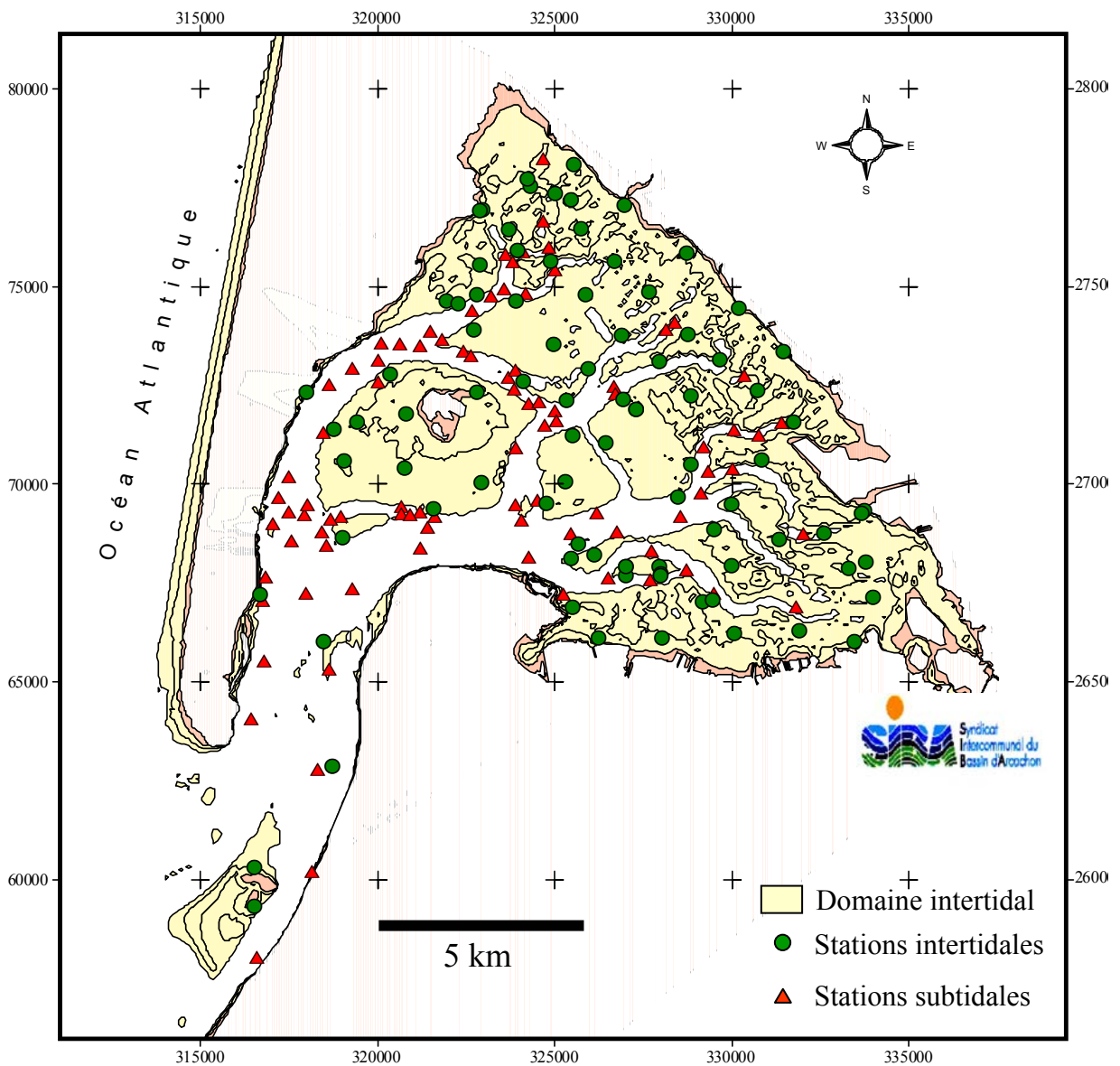


Figure 1.7. Localisation des 182 stations d'échantillonnage à l'échelle du Bassin d'Arcachon

Tableau 1.1. : Surfaces absolues et relatives des strates définies au début de l'étude avec le nombre de stations affectées *a priori* à chaque strate.

Strates	Surface (km ²)	% de la surface totale	Nbe minimal de stations	+ affectation proportionnelle	= Nbe de stations
SUBTIDAL	70,4	40,7	45	44	89
Sables + ou - envasés internes	2,9	1,69	3	2	5
Sables + ou - envasés océaniques	1,4	0,79	3	2	5
Sables fins terrigènes océaniques	5,3	3,07	3	3	6
Sables fins terrigènes internes	5,3	3,09	3	3	6
Sables fins dunaires océaniques	17,1	9,90	3	11	14
Sables fins dunaires internes	6,0	3,46	3	4	7
Sables moyens dunaires océaniques	15,3	8,85	3	10	13
sables moyens dunaires internes	4,9	2,83	3	2	5
Sables grossiers océaniques	7,4	4,29	3	5	8
Sables grossiers internes	0,3	0,17	3	0	3
Fonds coquilliers océaniques	0,4	0,23	3	0	3
Fonds coquilliers internes	0,1	0,04	3	0	3
Fonds à <i>C. fornicata</i> internes	0,2	0,12	3	0	3
Herbiers à <i>Z. marina</i> océaniques	1,9	1,10	3	1	4
Herbiers à <i>Z. marina</i> internes	1,9	1,09	3	1	4
INTERTIDAL	102,4	59	27	66	93
Herbiers à <i>Z. noltii</i> océaniques	12,4	7,16	3	8	11
Herbiers à <i>Z. noltii</i> internes	56,0	32,39	3	35	39
Sable des plages océaniques	9,0	5,21	3	6	9
Sables des plages internes	3,0	1,74	3	2	5
Sables deltaïques internes	2,9	1,68	3	2	5
Sables terrigènes envasés internes	2,5	1,45	3	2	5
Parcs à huîtres océaniques	9,1	5,29	3	5	8
Parcs à huîtres internes et récifs d'huîtres	7,5	4,36	3	4	7
Surface totale des strates (km²)	172,8				
+ Schorre	7				
Surface totale (km²)	179,8				
Nombre de strates	23				
Nombre total de stations	182				
Surface échantillonnée (m ²)	16,38				

2.2. Réalisation de l'échantillonnage et traitement des échantillons

L'échantillonnage a été effectué lors de campagnes combinant des prélèvements effectués en plongée dans les chenaux et à pied en zone intertidale. Les prélèvements ont été réalisés en fonction des conditions de marée (pleine mer / basse mer, coefficients). L'échantillonnage s'est déroulé entre l'automne et le printemps (2001-2002) afin d'éviter la principale période (estivale) de recrutement benthique qui aurait surestimé l'abondance moyenne sans grand effet sur la biomasse. L'ensemble des prélèvements a été collecté lors de deux campagnes, la première (29 stations en zone subtidale) s'est déroulée du 25 septembre au 29 octobre 2001 et la seconde sur la période du 26 mars 2002 au 10 juin 2002 (144 stations). Les prélèvements dans les concessions ostréicoles (11 stations) ont été réalisés ultérieurement, en mars 2003. Chaque sortie a mobilisé entre 3 et 6 personnes. Les positions des stations ont été validées par GPS (Global Positioning System, WGS 84). En zone subtidale, la profondeur et l'heure du prélèvement ont été également enregistrées. Ces données ont permis d'établir la profondeur de chaque station, après correction de la profondeur enregistrée en fonction du décalage par rapport à la marée calculée grâce au site internet du SHOM. En domaine intertidal, le niveau hypsométrique des stations a été relevé sur la carte issue des relevés bathymétriques effectués par l'IFREMER (L'Yavanc, 1999).

2.2.1. Macrofaune

La taille de l'engin d'échantillonnage devait répondre à deux critères : (1) être la même pour toutes les stations et (2) respecter les contraintes du tri, particulièrement importantes dans les zones d'herbiers où l'enchevêtrement des racines et rhizomes ainsi que les débris de phanérogames entraînent des phases de tri particulièrement longues. Les échantillons ont donc été prélevés soit à la benne Ekman (15 cm x 15 cm sur 20 cm de profondeur) lors des plongées soit à l'aide d'un carottier métallique de dimensions identiques lors des sorties à pied.

Afin de privilégier la variation intra-strate sans négliger totalement la variation intra-station, deux échantillons constitués de 2 bennes (ou 2 carottiers) chacun ont été collectés dans chaque station. Cette stratégie ne permet pas d'évaluer pleinement la variation intra-station, supposée faible par rapport à la variation intra-strate, mais permet de détecter d'éventuelles anomalies d'échantillonnage en cas d'écart trop important entre deux échantillons. La surface totale échantillonnée au sein de chaque station est donc de $0,09 \text{ m}^2$, c'est-à-dire la somme des deux échantillons prélevés (dont la surface unitaire équivaut à $0,045 \text{ m}^2$ (somme de deux bennes ou de 2 carottiers)).

Lors des prélèvements en plongée, les plongeurs manœuvrant la benne ont été équipés d'un sac plastique afin d'y placer celle-ci et d'éviter au maximum les pertes de matériel biologique au cours

de la remontée. Le sédiment ainsi récolté a été tamisé sur maille de 1 mm et le refus de tamis conservé dans une solution de formol à 4%.

Au laboratoire, les échantillons ont été colorés au rose Bengale. La macrofaune a été triée, identifiée au niveau du plus petit taxon possible et comptée.

La biomasse a été déterminée après dessiccation à l'étuve (60°C) jusqu'à l'obtention d'un poids sec stable (en général, après 48 h). Puis les échantillons séchés ont été calcinés pendant 2 heures à 550°C afin de déduire leur poids sec sans cendres (pssc). Une première partie des échantillons triés a servi à l'établissement de poids secs sans cendres moyens pour les espèces de petites tailles ou à l'établissement de relations d'allométrie pour les espèces de relativement grande taille (bivalves et certains gastéropodes, principalement). Par la suite, les biomasses moyennes individuelles et les relations d'allométries établies ont été utilisées.

Les biomasses et les abondances par station ont été calculées à partir de la somme des deux échantillons réalisés dans chaque station (surface de 0,09 m²) puis ramenées au m².

2.2.2. Caractérisation du sédiment

Les trois premiers centimètres du sédiment ont été récoltés sur le terrain et congelés. Après décongélation, les sables moyens des zones océaniques ont été traités sur colonne humide de tamis (63µm à 2000 µm, avec une raison de 2), tandis que les sédiments envasés ont fait l'objet du traitement suivant : un aliquot de sédiment homogénéisé a été tamisé sur un tamis de vide de maille 500 µm afin de retirer les particules les plus grossières (débris végétaux, gros débris coquilliers). La granulométrie du sédiment a ensuite été déterminée par l'utilisation d'un diffractomètre laser *Malvern Master Sizer*. Cet appareil utilise les propriétés de diffraction d'un laser par une particule. La diffraction mesurée par les capteurs de l'appareil permet d'une part de mesurer la taille des particules et, d'autre part, de les compter. Cette méthode semi-automatisée a permis de traiter un grand nombre d'échantillons. L'ensemble des échantillons a été traité au sein du Département de Géologie et d'Océanographie (UMR 5805, Université Bordeaux 1-CNRS) par G. Chabaud sous la direction de O. Weber.

Les classes granulométriques suivantes, basées sur la classification de Buchanan (1984), ont été utilisées : pélites (taille des particules <63 µm), sables très fins (taille des particules comprise entre 63 µm et 125 µm), sables fins (taille des particules comprise entre 125 µm et 250 µm), sables moyens (taille des particules comprise entre 250 µm et 500 µm) et sables grossiers (taille des particules supérieure à 500µm). La teneur des sédiments en chacune de ces classes granulométriques a permis de qualifier les différents sédiments.

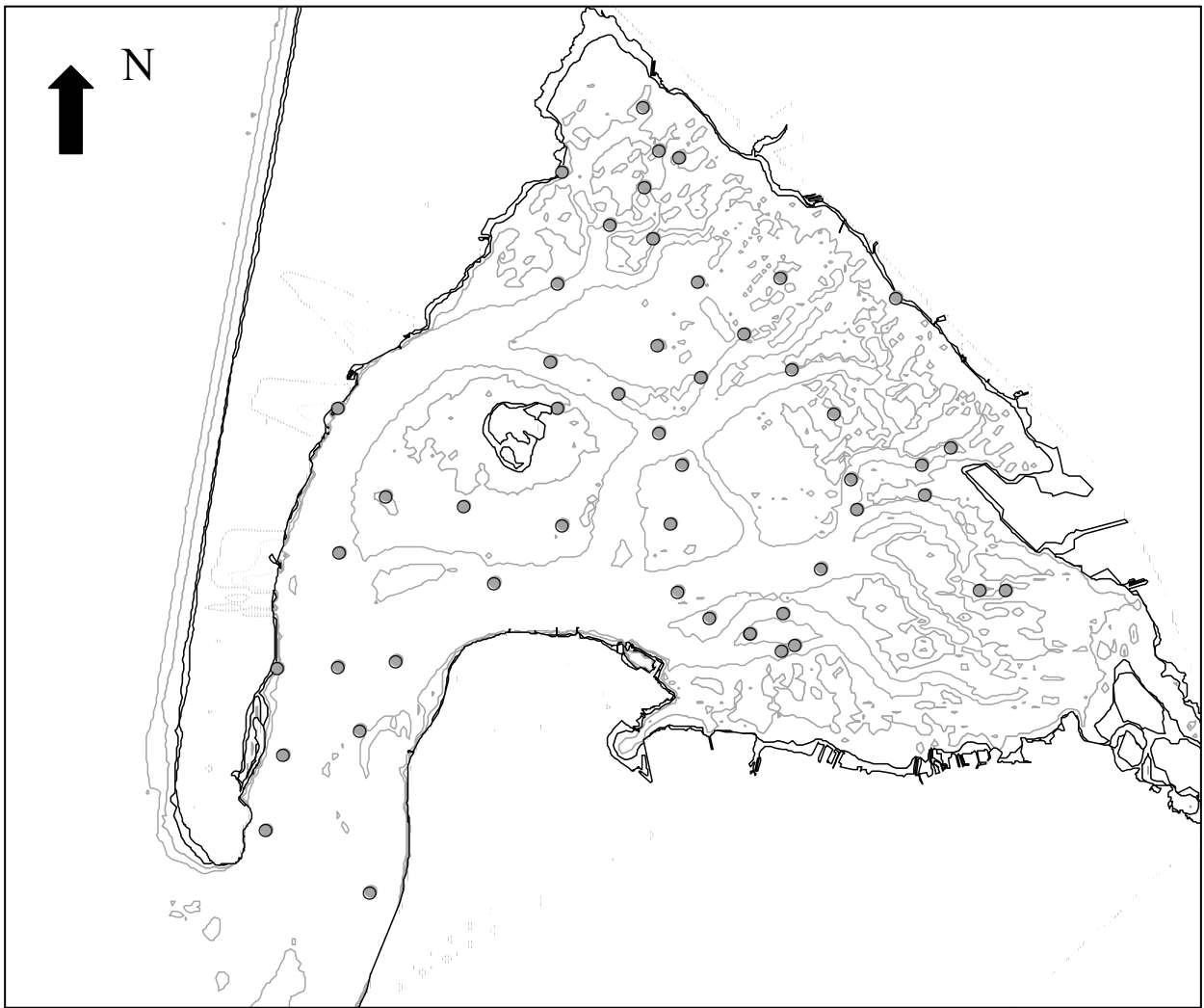


Figure 1.8. : Distribution des 50 stations dont la méiofaune et les bactéries du sédiment ont été analysées.

La teneur en carbone organique des sédiments a été déterminée. Les échantillons subissent une première étape de décarbonatation à l'acide chlorhydrique 2N avant analyse. L'analyse est réalisée ensuite par un analyseur LECO CS 125 ; elle est basée sur la détermination du CO₂ sur une cellule infra-rouge constituée d'un filament porté à une température de 850°C. La calibration est réalisée sur des anneaux d'acier dont la teneur en carbone est connue. Un creuset contenant l'échantillon à analyser, auquel sont ajoutés deux accélérateurs favorisant la combustion dans un four à induction, est brûlé à 1500°C dans un courant d'oxygène. Le gaz de combustion est purifié avant analyse par passage au travers de pièges à humidité (anhydride de magnésium) et à halogènes (produits LECO France). Les teneurs en carbone sont alors évaluées par spectrophotométrie I.R., l'intensité du rayonnement obtenu étant proportionnelle à la concentration en carbone. Ces analyses ont été réalisées par le Département de Géologie et d'Océanographie (UMR 5805, Université Bordeaux 1-CNRS) par P. Parachou sous la direction d'H. Etcheber.

2.2.3. Caractérisation de la végétation

Les stations échantillonnées dans les herbiers à phanérogames du Bassin ont été également caractérisées par la biomasse des feuilles et des parties souterraines. Cette végétation a été récoltée en même temps que la macrofaune. Les fragments végétaux ont été séparés des organismes de la macrofaune lors du tri. Les biomasses respectives des parties aériennes et souterraines ont été obtenues après dessiccation à l'étuve (60°C) jusqu'à l'obtention d'un poids sec constant.

2.2.4. Méiofaune

En même temps que la macrofaune, un échantillonnage de la méiofaune a été réalisé. Parmi les échantillons collectés, la méiofaune de 50 stations choisies aléatoirement au sein des principales strates définies précédemment a été étudiée (**Figure 1.8.**).

Les échantillons consistaient en deux carottes de sédiment de 3 cm de profondeur sur 2,7 cm de diamètre. Le sédiment ainsi prélevé a été conservé dans une solution de formol à 4%.

Au laboratoire, les échantillons ont été tamisés sur 1 mm et collectés sur un tamis de 63 µm. La méiofaune récoltée sur le tamis de 63 µm a été séparée du sédiment en fonction de la différence de densité entre les organismes de la méiofaune et les particules du sédiment (de Jonge & Bowman, 1977). Cette séparation a été effectuée par centrifugation après adjonction d'une solution colloïdale de silice LUDOX HS 40 dilué à 50% (densité = 1,15).

La méiofaune a été identifiée au niveau de l'embranchement et dénombrée sous loupe binoculaire. Suivant les recommandations de Fricke (1979) et Koop & Griffith (1982), les abondances ont été augmentées de 10% afin de prendre en compte les individus perdus lors de l'extraction. La

biomasse de méiofaune a ensuite été calculée à partir des données de poids individuels moyens par embranchement relevés dans la littérature (Widbom, 1984 ; Jean, 1994 ; Danovaro *et al.*, 2002).

2.2.5. Numération de la flore bactérienne métaboliquement active

La numération de la flore bactérienne métaboliquement active des sédiments des 50 stations évoquées précédemment (**Figure 1.8.**) a été réalisée. Pour cela, deux échantillons de sédiment de volume similaire à celui utilisé pour la méiofaune (3 cm de profondeur sur 2,7 cm de diamètre) ont été collectés sur le terrain puis ramenés au laboratoire. Ces échantillons ont été congelés (-20°C) en attendant d'être traités.

Pour l'analyse, les échantillons de sédiment ont été décongelés. A l'aide d'une seringue stérile tronquée, 5 prélèvements de 0,1 mL ont été effectués sur la carotte décongelée. Ces aliquots ont ensuite été homogénéisés dans une solution de Tryptone - sel stérile puis mis en présence de 1 mL de Tween 80 (ou polysorbate 80, 30 mL.L⁻¹) afin de permettre une désorption des bactéries sur les particules sédimentaires. Le Tween 80 est un tensioactif non ionique ayant la propriété de fluidifier et émulsionner la solution dans laquelle il est ajouté. Après homogénéisation, l'ensemble a été laissé en contact pendant 5 minutes puis le mélange a été passé au vortex sous agitation maximale pendant 5 minutes afin de désorber les bactéries des particules. L'élimination des particules sédimentaires de ce mélange a été ensuite effectuée par filtration sur une membrane de nitrate de cellulose de porosité 8 µm. Cependant, la charge en particules étant très importante, une dilution au 10^{ème} a été effectuée afin d'éviter le colmatage du filtre. Le filtrat contenant les bactéries a été récupéré et filtré sur une membrane en polyester noir de porosité 0,2 µm. Ce filtre a ensuite été mis en contact avec un tampon de cellulose (Labelling Pad, Chemunex) imprégné de 600 µl de solution de marquage. Cette solution est une dilution au 100^{ème} du substrat de viabilité (ChemChrome V6, Chemunex) dans un tampon (ChemSol B16, Chemunex) préfiltré sur 0,2 µm. Le substrat de viabilité utilisé est un précurseur de la fluorescéine. Ce substrat pénètre à l'intérieur de la cellule de façon passive. Les bactéries métaboliquement actives possèdent des estérases qui réalisent une coupure enzymatique du substrat libérant la fluorescéine à l'intérieur de la cellule. Sous l'action d'un faisceau lumineux de longueur d'onde 480 nm, la fluorescéine, excitée, émet un faisceau lumineux de longueur d'onde 515 nm. Cette émission lumineuse permet la visualisation et le comptage des bactéries métaboliquement actives au microscope à épifluorescence (Objectif à immersion, × 100). Cinquante champs ont été observés et un dénombrement a été effectué selon la formule suivante (Bousseau, 1997) :

$$C = \frac{SF \times NT}{SM \times VE \times NC}$$

avec :

C : Nombre d'unités cellulaires/mL ;

SF : Surface utile de la membrane de filtration (201 mm²) ;

NT : Nombre total d'unités cellulaires dénombrées ;

NC : champs examinés (50) ;

SM : Surface du champ analysé (0,02 mm²) ;

VE : Volume filtré en mL.

L'ensemble de ce travail a été effectué sur nos échantillons par Aude Andouche sous la direction de Michèle Capdepuy (service microbiologie du L.O.B.).

2.3. Analyse des données

2.3.1. Définitions des termes : Assemblages, Peuplements et Faciès

Le terme d'assemblage, directement issu de l'anglais, désigne dans cette étude, un ensemble d'espèces caractérisant un groupe de stations présentant une forte homogénéité faunistique. Il est donc le résultat d'une partition ou d'une ordination et est pris dans un sens statistique. C'est donc le terme le plus neutre. La signification de ces assemblages en termes de peuplement et/ou de faciès est discutée dans l'étude.

Le peuplement désigne un groupement d'organismes, en général restreint à un même groupe systématique ou, par extension et dans notre cas, à une fraction de la faune. Il correspond, par sa composition faunistique, le nombre d'espèces et d'individus qui le compose, à certaines conditions moyennes du milieu. Il s'agit du plus haut niveau d'organisation hiérarchique de la macrofaune considéré dans cette étude. La composition faunistique des peuplements résulte de l'impact des principaux facteurs biotiques et abiotiques structurant le macrobenthos.

Au niveau hiérarchique inférieur, les peuplements peuvent présenter un certain nombre de faciès en fonction des variations locales des conditions environnementales. Dans ces conditions précises, un nombre limité d'espèces peuvent présenter des modifications d'abondances par rapport au peuplement moyen (Pérès, 1961). Les faciès correspondent donc à différents aspects d'un même peuplement. Ils présentent des modifications partielles du peuplement en termes de composition faunistique mais également en termes d'abondance et/ou de densité d'espèces en un point donné.

Les peuplements et les faciès associés ont été identifiés à partir de l'analyse multivariée de leur composition faunistique selon la méthode présentée dans les paragraphes suivants. Dans le manuscrit, les peuplements sont distingués par des lettres et les faciès d'un même peuplement sont affectés d'un chiffre supplémentaire (ex : H1, H2 et H3 représentent trois faciès différents d'un même peuplement H).

2.3.2. Identification et caractérisation des assemblages de macrofaune : analyses multivariées

Afin (1) d'identifier les différents assemblages de macrofaune benthique et de les caractériser (2) par un cortège d'espèces caractéristiques et (3) par leur habitat, trois niveaux d'analyses multivariées ont été utilisés lors de cette étude : une Classification Ascendante Hiérarchique, une Analyse des Correspondances et une Analyse Factorielle Discriminante. La Classification Ascendante Hiérarchique a permis tout d'abord de regrouper les différentes stations en un certain nombre de classes (ou groupes). Une Analyse Factorielle des Correspondances a été appliquée dans le but d'ordonner les stations (identifiées par leur groupe) et les espèces dans un même espace factoriel réduit à un petit nombre de dimensions afin d'identifier les principales espèces contribuant à la séparation des différents groupes de stations. Enfin, une Analyse Factorielle Discriminante a été utilisée afin de discerner les principaux facteurs environnementaux impliqués dans la différenciation des groupes (classes) de stations.

Les deux premières analyses ont été réalisées sur les matrices d'abondance stations \times espèces. Les données d'abondances ont été préalablement transformées en $\text{Log}_{10}(x+1)$ pour atténuer les phénomènes de forte dominance. Les abondances utilisées correspondaient à la somme des deux échantillons prélevés dans chaque station. Les espèces rares, c'est-à-dire celles qui apparaissaient dans moins de quatre stations, ont été retirées de la matrice.

a. Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) et Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)

Ces deux analyses ont été menées sur les mêmes matrices d'abondance station \times espèces. Ces deux méthodes sont basées sur la détermination d'une distance entre paires de stations ou d'espèces calculée à partir de la matrice originelle (stations \times espèces). En écologie, il existe plusieurs distances utilisables afin de quantifier la similarité/dissimilarité entre deux relevés écologiques (ex : Legendre & Legendre, 1984a). En principe, une Classification Ascendante Hiérarchique peut être menée à partir du calcul de l'une ou l'autre de ces distances. Cependant, en Analyse des Correspondances, les distances entre stations et entre espèces sont basées sur la distance du χ^2 . En conséquence, nous avons utilisé cette même distance pour réaliser la Classification Ascendante

Hiérarchique des stations. A partir du calcul de ces distances, les stations ont pu être regroupées selon le critère de Ward (1963). Cette méthode d'agglomération, adaptée aux distances quadratiques telles que la distance du χ^2 , consiste à choisir successivement (pour $n-1$ groupes puis $n-2$ groupes,...) le meilleur regroupement possible au sens d'une inertie intra-groupe minimale (Ward, 1963). En pratique, le calcul des distances du χ^2 et la classification hiérarchique selon l'algorithme de Ward ont été effectués à l'aide du logiciel R (Ihaka & Gentleman, 1996) en utilisant les bibliothèques *vegan*, *mva* et *pastecs* (Grosjean & Ibanez, 2002).

Une Analyse Factorielle des Correspondances a ensuite été conduite à partir de la même matrice. Cette méthode permet d'ordonner les stations et les espèces dans un même espace factoriel. Elle est particulièrement adaptée à l'étude des tableaux de contingences dans lesquels figurent une majorité de zéros (Legendre & Legendre, 1984b). La distance du χ^2 utilisée par l'AFC présente l'avantage de ne pas considérer la co-absence comme une ressemblance. Par ailleurs, la propriété du χ^2 est de mettre en relief les différences relatives entre stations et entre espèces du fait de la double pondération de chaque terme de la distance par la somme des lignes et la somme des colonnes.

$$d^2(j, j') = \sum_{i=1}^m \frac{1}{f_i} \left(\frac{f_{ij}}{f_j} - \frac{f_{ij'}}{f_{j'}} \right)^2$$

avec :

$d^2(j, j')$ = distance entre les stations 'j' et 'j'';

m = nombre total d'espèces dans la matrice;

f_i = somme des fréquences de l'espèce 'i';

f_{ij} = fréquence de l'espèce 'i' dans la station 'j';

f_j = somme des fréquences de toutes les espèces dans la station 'j'.

Les différences absolues étant gommées, les affinités calculées relèvent de la notion de « profil faunistique », ignorant tout décalage quantitatif.

Cette méthode d'ordination a permis d'une part, de visionner la dispersion des groupes de stations en fonction des principaux axes factoriels retenus par l'analyse, et d'autre part, d'identifier les espèces contribuant le plus à la position des ces groupes dans l'espace défini par ces axes. Les espèces « contributives » de chaque axe ont été définies de la manière suivante : la contribution relative de chaque espèce à l'inertie de chacun des axes retenus a été examinée. Une espèce a été considérée comme « contributive » si sa contribution relative à l'inertie de l'axe considéré était supérieure ou égale au double de la contribution relative moyenne de chaque espèce. En d'autres termes, parmi le nombre total N d'espèces dans la matrice, seules sont considérées « contributives »

celles dont la contribution à l'inertie de l'axe considéré (en %) est supérieure à $2 \times (100/N)$. Ces espèces contributives ont été considérées par la suite, comme caractéristiques de tel ou tel groupe de stations en fonction de leur présence dans les stations du groupe. Les Analyses de Correspondances ont été réalisées à l'aide du logiciel *Statistica 6.0.*

b. Analyse Factorielle Discriminante (AFD)

Les groupes (classes) de stations identifiés par partition de la CAH sont considérés comme représentant autant d'assemblages distincts. Les espèces de la macrofaune caractéristiques de ces assemblages ont été révélées par l'AFC. L'étape suivante a consisté à tenter de discriminer ces assemblages en fonction d'un certain nombre de facteurs environnementaux et d'identifier parmi eux les principaux facteurs susceptibles d'expliquer la distribution des peuplements et faciès au sein du Bassin d'Arcachon.

L'Analyse Factorielle Discriminante réalise une ordination sous contrainte (Legendre & Gallagher, 2001 ; Anderson & Willis, 2003) qui permet de décrire les liaisons entre un caractère à expliquer (les groupes de stations) et des caractères explicatifs (paramètres environnementaux mesurés). Cette analyse a donc été réalisée à partir de matrices « stations (regroupées en classes) \times variables environnementales ». Les variables environnementales utilisées dans ces analyses étaient : la teneur du sédiment selon chaque grande classe granulométrique, la profondeur (en mètres), le couvert végétal éventuel (en g (poids sec).m⁻²)) et la distance à l'océan (en kilomètres)³. L'AFD consiste à déterminer les combinaisons linéaires de ces variables environnementales (fonctions discriminantes) qui discriminent le mieux les différentes classes (groupes) de stations. La meilleure discrimination est celle qui maximise le rapport entre la variance inter-classe (distribution des points (stations) de chaque classe autour du centre de gravité de leur classe) et la variance totale. Les stations classées peuvent être représentées dans l'espace formé par les différentes fonctions discriminantes. Le degré de liaison d'une variable environnementale avec les différentes fonctions discriminantes (ou axes discriminants) est évalué à travers l'étude du coefficient de corrélation canonique entre cette variable et l'axe discriminant. Ces analyses ont été réalisées avec *Statistica 6.0.*

³ Mesurée par rapport à un point situé sur la pointe du Cap Ferret et utilisé comme point de référence pour mesurer la distance par rapport à l'océan. Sa position est indiquée sur la **figure 1.2.**

2.3.3. Etude et comparaison des assemblages de macrofaune

a. Diversité spécifique

En écologie, la mesure de la diversité est une préoccupation constante des écologues et fait donc l'objet d'une littérature considérable où de nombreux indices plus ou moins utilisés et/ou plus ou moins complexes à calculer et/ou à interpréter ont été proposés (Pielou, 1975 ; Warwick & Clarke, 1995 ; Heip *et al.*, 1998 ; Gray, 2000 ; Uglan *et al.*, 2003). Afin de décrire et de comparer les assemblages de macrofaune que nous avons identifiés, nous avons sélectionné un nombre restreint d'indices de mesure de la diversité spécifique en fonction d'un certain nombre de critères parmi lesquels la simplicité d'utilisation, d'interprétation et leur universalité ont été déterminantes.

Le nombre d'espèces par station a été déterminé sur l'ensemble des deux échantillons réalisés dans chaque station. Cette valeur traduit la **densité spécifique (ou abondance d'espèces)** du peuplement ou du faciès de macrofaune, c'est-à-dire le nombre d'espèces récoltées sur 0,09 m². La densité d'espèces est en effet fortement dépendante de la taille de l'engin d'échantillonnage, c'est-à-dire de la surface échantillonnée. La comparaison des densités spécifiques moyennes renseigne sur l'organisation des différents assemblages. Cependant, cette valeur ne traduit pas forcément la richesse en espèce d'un peuplement ou d'un faciès. En effet, la majorité des espèces étant rare, des assemblages dont la faune est très diversifiée peuvent apparaître relativement pauvres si cette diversité est évaluée à travers les seules densités spécifiques moyennes. L'utilisation de ce seul indice est donc insuffisante. La **richesse spécifique totale** a donc été également prise en compte. Elle correspond au nombre total d'espèces collectées sur l'ensemble des stations d'un peuplement ou d'un faciès. Cependant, le nombre de stations échantillonnées est disproportionné en fonction de l'assemblage considéré ; en d'autres termes, l'effort d'échantillonnage de la diversité de chaque assemblage est différent. La richesse spécifique totale varie en fonction du nombre de stations échantillonnées dans l'assemblage et/ou de la surface totale échantillonnée au sein de l'aire occupée par le peuplement ou le faciès (He & Legendre, 1996). Afin de remédier à ce biais, nous avons utilisé des **courbes aires – espèces cumulées** (ex : Uglan *et al.*, 2003). Ces courbes représentent l'effort d'échantillonnage, quantifié en nombre de stations (équivalent à une surface) en abscisses et, en ordonnées, le nombre cumulé d'espèces récoltées. La représentation simultanée des différents assemblages sur une même figure renseigne visuellement sur la richesse spécifique totale potentielle de chaque peuplement ou faciès en fonction de la pente et de l'allure des différentes courbes et permet surtout de comparer *a priori* la richesse spécifique de deux assemblages pour un même effort d'échantillonnage. Dans ce type de représentation, l'ordre des stations selon l'axe des abscisses peut être une source de biais. Afin d'y remédier, chaque point de la courbe représente la

moyenne de l'ensemble des permutations possibles entre les différentes stations d'un même peuplement. Ces courbes ont été obtenues en utilisant le logiciel PRIMER (Plymouth Laboratory) (Clarke & Warwick, 1994).

L'indice H' de diversité de Shannon ainsi que **l'indice J' d'équitabilité** de Piélou (1975), largement utilisés en écologie marine, ont été calculés à la fois sur les données de biomasse et d'abondance. Ces deux indices ont été calculés de la manière suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^N p_i \cdot \text{Log}_2(p_i)$$

avec :

H' , indice de Shannon ;

p_i , proportion (en abondance ou en biomasse) de l'espèce 'i' (p_i variant sur une échelle de 0 à 1) ;

N , nombre total d'espèces.

L'indice de Shannon intègre le nombre d'espèces ainsi que la proportion d'individus par espèce. La valeur de l'indice augmente quand le nombre d'espèces s'accroît et/ou lorsqu'il y a équirépartition du nombre d'individus par espèce.

$$J' = \frac{H'}{\text{Log}_2(N)}$$

avec :

J' , indice d'équitabilité.

Cet indice rend compte de l'équirépartition des individus par espèce. J' varie entre 0 (une seule espèce dans le peuplement) et 1 (le nombre d'individus par espèce est toujours le même).

b. Caractérisation et affinités entre assemblages

La partition des stations en différents groupes de stations réalisée par CAH en fonction de la distance du χ^2 prend en compte les fréquences relatives de chaque espèce. De plus, les affinités entre stations sont pondérées par la somme des abondances de chaque station. Afin de comparer l'affinité des différents peuplements et faciès identifiés (groupes de stations) sur une base strictement spécifique (données de présence/absence), **le coefficient de similarité de Jaccard** a été utilisé (Legendre & Legendre, 1984b). Celui-ci a été calculé sur les données de présence/absence d'espèces sur l'ensemble de l'assemblage (*i.e.* l'union de toutes les stations relevant d'un même assemblage). Ce coefficient de similarité a été transformé en coefficient de dissimilarité/distance de la façon suivante :

$$D_{ij} = 1 - S_7$$

avec

D_{ij} , distance entre l'assemblage 'i' et l'assemblage 'j' ;

S_7 , coefficient de similarité de Jaccard (Legendre & Legendre, 1984b).

Soit :

$$D_{ij} = 1 - \frac{a}{(a + b + c)}$$

avec

a , nombre d'espèces communes à 'i' et à 'j' ;

b , nombre d'espèces présentes uniquement dans 'i' ;

c , nombre d'espèces présentes uniquement dans 'j'.

Les indices de constance et de fidélité des espèces (Dajoz, 1971) par rapport à chaque assemblage ont été calculés afin de préciser l'importance de chacune dans la composition faunistique moyenne de chaque assemblage. Ces indices ont été calculés de la façon suivante :

L'indice C_{ij} de constance d'une espèce 'i' pour l'assemblage 'j' permet de qualifier une espèce 'i' comme « commune » ou « constante » dans un groupe 'j' donné de stations.

$$C_{ij} = (n_{ij} / n_j) \times 100$$

avec

n_{ij} = nombre de stations du groupe 'j' où l'espèce 'i' est présente

n_j = nombre total de stations dans le groupe 'j'

Les termes d'espèce « commune » ou « constante » ont été définis selon la règle proposée par Bachelet & Dauvin (1993) ; à savoir :

Si $C_{ij} > 50\%$, l'espèce est qualifiée de « constante », si $25\% < C_{ij} \leq 50\%$, l'espèce est considérée comme « commune ».

L'indice de fidélité F_{ij} traduit l'affinité d'une espèce 'i' pour les stations d'un assemblage 'j' par rapport aux autres assemblages (j+1, j+2, ...).

$$F_{ij} = \left[\frac{C_{ij}}{\sum_{j=1}^k C_{ij}} \right] \times 100$$

avec :

C_{ij} = constance de l'espèce i dans l'assemblage j

k = nombre total d'assemblages (j varie de 2 à k)

De la même manière que pour l'indice de constance, nous avons utilisé les mêmes seuils que Bachelet & Dauvin (1993) pour qualifier les espèces :

- espèce « préférante » de l'assemblage 'j' ($66,7\% < F_{ij} \leq 90\%$)
- espèce « élective » de l'assemblage 'j' ($90\% < F_{ij} < 100\%$)
- espèce « exclusive » de l'assemblage 'j' ($F_{ij} = 100\%$)

c. Type de répartition spatiale des espèces

La répartition spatiale des espèces à l'échelle de chaque assemblage a été étudiée. En particulier, le type de dispersion des espèces (distribution aléatoire, contagieuse ou régulière) a été précisé à partir de l'indice de Fisher (Elliot, 1971) :

$$I_{ij} = \frac{s_{ij}^2}{m_{ij}}$$

avec

I_{ij} , indice de dispersion de Fisher de l'espèce 'i' dans l'assemblage 'j' ;

s_{ij}^2 , variance de l'abondance de l'espèce 'i' dans l'assemblage 'j' ;

m_{ij} , moyenne de l'abondance de l'espèce 'i' dans l'assemblage 'j'.

La valeur de cet indice peut être testée à partir de la distribution du t de Student (pour $alpha = 0,05$), le nombre d'observations (nombre de stations par assemblage) étant peu élevé, avec :

$$D_j = t_{(0,05;d.d.l.)} \cdot \sqrt{\left(\frac{2n_j}{(n_j - 1)^2}\right)}$$

avec

D_j , valeur critique de l'indice de dispersion de Fisher dans l'assemblage 'j' ;

n_j , nombre d'observations (nombre de stations) réalisées pour l'assemblage 'j' ;

$t_{(0,05;d.d.l.)}$, valeur du t de Student pour $alpha = 0,05$ et $n-1$ degrés de libertés ($d.d.l.$).

- si $D_j > |I_{ij} - 1|$, l'espèce 'i' est distribuée aléatoirement dans les échantillons de 'j' ;
- si $D_j < |I_{ij} - 1|$ et si $(I - 1) > 0$, l'espèce 'i' est distribuée de manière contagieuse (agrégée) dans les échantillons de 'j' ;
- si $D_j < |I_{ij} - 1|$ et si $(I - 1) < 0$, l'espèce 'i' est distribuée de façon régulière dans les échantillons de 'j'.

d. Regroupement des espèces en groupes trophiques

L'étude des peuplements et faciès à travers leur organisation trophique constitue une approche complémentaire à celle basée sur l'étude de leur profil spécifique. Elle permet en particulier d'aborder les relations entre la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques. Cette démarche consiste à regrouper les espèces en unités fonctionnelles en se basant sur leur régime alimentaire. Cette approche s'accompagne de difficultés non négligeables. En effet il n'existe pas toujours d'informations spécifiques sur le régime trophique de chaque espèce ce qui entraîne un risque d'erreur en généralisant la stratégie d'une espèce à l'ensemble du taxon auquel elle appartient. De plus, les informations recueillies dans la littérature sont parfois contradictoires. Ces contradictions peuvent être liées à des méthodologies différentes mais elles reflètent surtout la relative flexibilité du régime trophique des organismes. Il existe en effet des variations dans le mode alimentaire d'une même espèce en fonction des populations considérées et/ou des variations des conditions environnementales qu'elles subissent (Wildish, 1984) et/ou l'âge des individus (Matić-Skoko *et al.*, 2004). En raison des limites de ce type d'approche, les différentes espèces ont été regroupées en un nombre très limité de groupes trophiques en se basant sur les données issues de la littérature, en particulier sur des travaux de Fauchald & Jumars (1979), Whitlatch (1980), Sauriau *et al.* (1989) et ceux de Hily & Bouteille (1999). Ainsi, trois principaux groupes trophiques ont été retenus : les suspensivores, les carnivores et les déposivores. Ce dernier groupe a été subdivisé en trois catégories en fonction du microhabitat dans lequel les espèces puisent leur nourriture, de la nature des particules ingérées (plutôt végétale ou mixte) et de la sélectivité des organismes.

- Les suspensivores regroupent les organismes se nourrissant des particules en suspension dans la tranche d'eau plus ou moins proche du sédiment, qu'elles soient vivantes ou mortes. Ce groupe rassemble principalement les bivalves filtreurs comme *Crassostrea gigas*, *Cerastoderma edule*, *Ruditapes philippinarum* mais aussi le gastéropode *Crepidula fornicata* ;
- Les carnivores forment un groupe hétérogène rassemblant les prédateurs (ex : *Nephtys hombergii*), les nécrophages (ex : *Nassarius reticulatus*) et certains organismes généralement considérés comme omnivores (ex : *Carcinus maenas*) ; tous ces organismes se nourrissent principalement d'autres animaux ;
- Les déposivores ont été subdivisés en trois sous groupes : les déposivores non sélectifs (déposivores de subsurface) qui ingèrent le sédiment en profondeur dans lequel ils prélèvent la matière organique (microorganismes, détritiques) (ex : *Capitella capitata*, *Phylo foetida*, *Echinocardium cordatum*) ; les déposivores de surface, plus sélectifs, se nourrissent de particules de matière organique, support de bactéries qui se déposent à la surface du sédiment (ex : *Melinna palmata*, *Aphelochaeta marioni*), certains de ces organismes sont également capables d'alterner leur

mode d'alimentation (ex : Spionidae). Enfin, un troisième groupe rassemble les « brouteurs ». Il est principalement composé par des microbrouteurs (ex : *Hydrobia ulvae*, *Rissoa* spp.) exploitant les biofilms formés par les bactéries et les algues microphytobenthiques à la surface du sédiment, des feuilles de phanérogames, des macroalgues ou des substrats durs. Des organismes de plus grande taille, plutôt herbivores ont également été inclus dans ce groupe (ex : *Littorina littorea*, *Gibbula umbilicalis*).

e. Traitements statistiques

L'Analyse de Variance (ANOVA) à un facteur a été utilisée afin de comparer les abondances, biomasses et indices de diversité des différents assemblages identifiés. Au préalable, l'homogénéité des variances a été vérifiée à partir du test C de Cochran (Sokal & Rohlf, 1981). En cas de non-homogénéité des variances, les données ont été transformées en $\text{Log}_{10}(x+1)$. L'analyse de variance étant peu sensible à la non-normalité des données, cette condition n'a pas été testée. Les moyennes des variables dépendantes de chaque unité de peuplement ont été comparées *a posteriori* par le test de comparaison de moyenne de Tukey. Dans le cas où l'hypothèse d'homogénéité des variances n'était pas respectée, un test non-paramétrique de comparaison pour échantillons indépendants de Kruskal-Wallis a été utilisé (Scherrer, 1984), suivi, le cas échéant d'un test (non paramétrique) de comparaison multiple pour échantillons à effectifs inégaux. Les traitements statistiques ont été effectués à l'aide du logiciel *Statistica 6.0.*

2.3.4. Répartition de la méiofaune et des bactéries du sédiment en relation avec la macrofaune benthique

Afin d'étudier la distribution de la méiofaune et des bactéries dans les sédiments des 50 stations étudiées (**figure 1.8.**), nous avons utilisé une Analyse Factorielle des Correspondances Multiples (AFCM). L'AFCM permet d'étudier des variables à la fois quantitatives (abondances, biomasses) et qualitatives (médiane granulométrique du sédiment). Cette analyse met en évidence, quand elle existe, une relation non linéaire entre ces deux types de variables. Chaque variable est découpée en classes équilibrées et codées en modalités dont le nombre doit être proche. Cette analyse a été appliquée dans le but (1) de mettre en relation la distribution de ces différents organismes avec les caractéristiques du sédiment et (2) d'identifier d'éventuelles correspondances entre le mode de répartition de ces organismes et certaines caractéristiques de la macrofaune (abondance, densité d'espèces et biomasses des dépositivores).

Dans cette étude, les variables ont été divisées en 5 modalités d'effectif égal à 10, et classées de 1 pour les valeurs les plus faibles, à 5 pour les valeurs les plus élevées. Les variables étudiées ont été la teneur en carbone organique particulaire (cop), la médiane granulométrique du sédiment (Md), la teneur en pélites (Pel), l'abondance de la méiofaune (meio) et l'abondance des bactéries (bact). Afin d'illustrer une éventuelle correspondance entre cet ensemble de variables et certaines caractéristiques de la macrofaune, des variables supplémentaires (ou variables illustratives), qui ne participent pas à la détermination des axes, ont été rajoutées : l'identité des peuplements et/ou faciès correspondants aux stations étudiées (H1, H2, ...), l'abondance de la macrofaune, la densité d'espèces et la biomasse des dépositores de la macrofaune.

2.4. Modélisation du réseau trophique benthique par analyse inverse

A partir des données qualitatives et quantitatives récoltées sur le terrain, une approche quantitative des relations trophiques au sein du benthos a été réalisée. Cette approche systémique a consisté à intégrer les résultats concernant la structure des peuplements benthiques ainsi que la méiofaune et les bactéries actives, dans deux réseaux trophiques distincts correspondant respectivement aux domaines subtidal et intertidal du Bassin d'Arcachon. Cette analyse séparée des deux domaines se justifie par les différences 1) d'ordre qualitatif, la composition faunistique des peuplements et faciès de macrofaune des deux domaines étant différente entre les deux domaines, comme il sera montré au cours du chapitre 2 ; 2) d'ordre quantitatif, les abondances et les biomasses différant entre les deux domaines et 3) d'ordre fonctionnel, la nature et l'abondance des productions primaires, bases du réseau trophique étant différentes selon le domaine considéré. Une estimation séparée des flux de matière/énergie au sein de chacun des réseaux trophiques, intertidal et subtidal, a donc été réalisée. L'utilisation d'une méthode inverse a été retenue en raison de la nature des informations disponibles (mesures de biomasses et paramètres physiologiques issus de la littérature) et de l'absence d'informations sur les variations temporelles.

2.4.1. Applications de l'analyse inverse à l'étude des réseaux trophiques

Un réseau trophique est un diagramme décrivant les transferts de matière ou d'énergie entre les espèces d'une communauté (Pimm, 1982). Les espèces sont rassemblées en compartiments ou unités fonctionnelles sur la base de leur comportement alimentaire et/ou de leur taille individuelle. Les flux reliant chaque compartiment peuvent être décrits sous la forme d'un système d'équations traduisant les fonctions physiologiques majeures : consommation, respiration et production. La méthode la plus directe consiste à mesurer sur le terrain les biomasses de chaque compartiment et à extraire de la littérature les valeurs des taux physiologiques (paramètres) pour calculer les flux. La

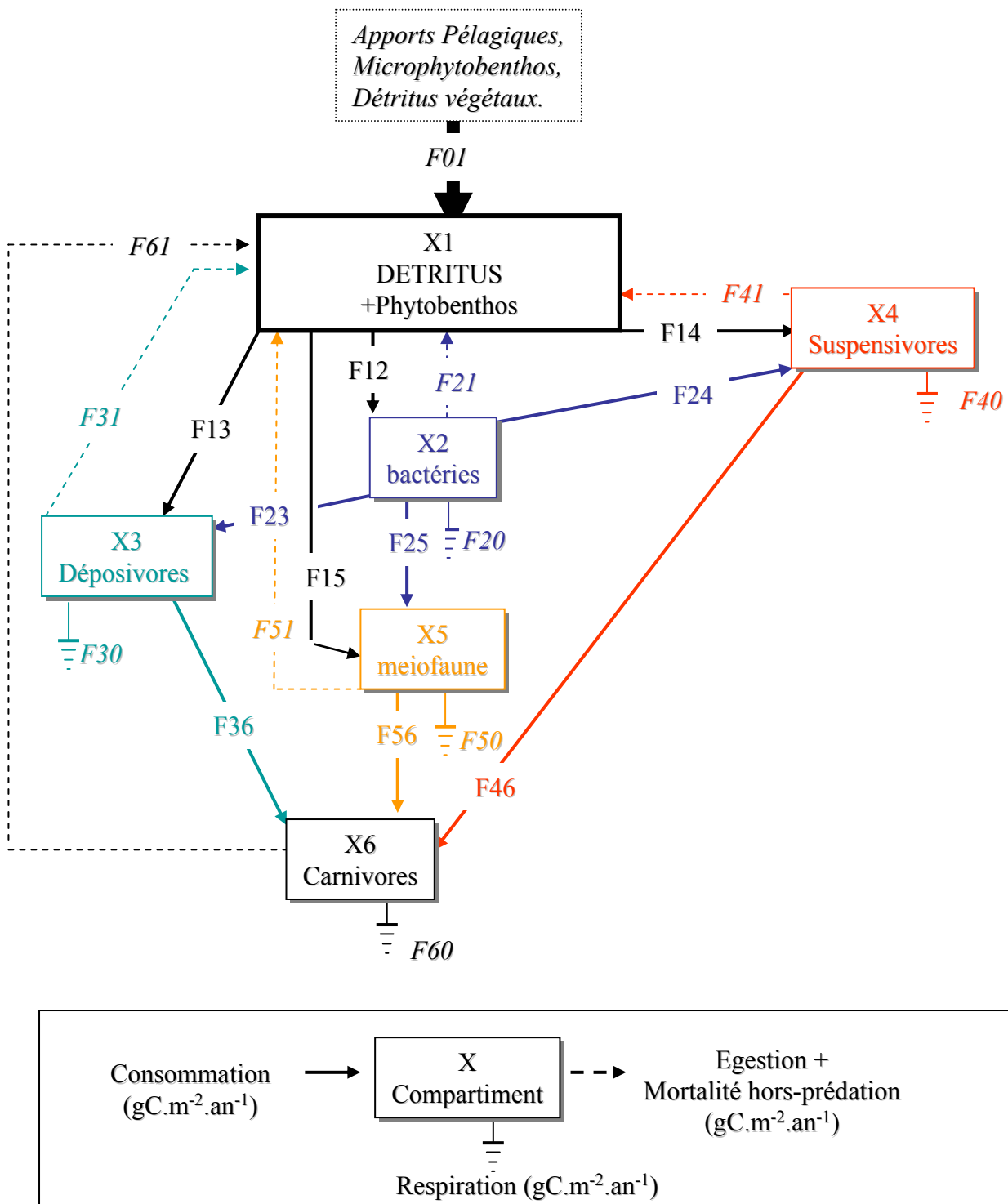


Figure 1.9. : Diagramme schématique des flux d'énergie/matière au sein du benthos. Les biomasses X_i sont en g C.m⁻², les flux F_{ij} (flux entre le compartiment 'i' et le compartiment 'j') sont en g C.m⁻².an⁻¹.

littérature présente un grand nombre d'applications de ce type (Baird & Ulanowicz, 1989, 1993 ; Pearson & Rosenberg, 1992 ; Heymans & Baird, 1995 ; Johnson *et al.*, 1995) qui fournissent une vision globale du fonctionnement d'un peuplement. La difficulté demeure la mise en forme d'un bilan équilibré qui respecte la conservation de la masse.

Le problème peut se ramener à l'ajustement des paramètres (taux physiologiques) par un système d'équations simultanées. Or les réseaux trophiques sont des systèmes « sous-déterminés » dont le nombre de paramètres inconnus est supérieur au nombre d'équations, ceci devant conduire à une infinité de solutions. Les techniques inverses permettent de résoudre des systèmes sous-déterminés dès lors que les inconnues (paramètres) sont contraintes (par des seuils ou des fonctions de répartition). La série des modèles ECOPATH I, II, III (Polovina, 1984) illustre, dans ses principes, l'application d'une inversion à l'étude d'un réseau trophique dans le domaine de l'halieutique. La méthode ne permet d'estimer qu'une seule inconnue par équation, ce qui néanmoins permet, par itérations successives, d'obtenir un réseau trophique complet.

L'analyse inverse au sens strict, destinée à résoudre un système sous-dimensionné, a été introduite par Vézina et Platt (1988) pour l'étude des réseaux trophiques pélagiques de la Manche et de la mer Celtique. D'autres applications ont été réalisées sur différents types d'écosystèmes marins (Jackson & Eldridge, 1992 ; Chardy *et al.*, 1993 ; Eldridge & Jackson, 1993 ; Niquil, 1998 ; Leguerrier *et al.*, 2004). Ces études fournissent des bilans de matière équilibrés, ajustés aux observations (biomasses) et représentent les connaissances *a priori* des processus biologiques.

2.4.2. Principes généraux de l'analyse

a. Définition du modèle conceptuel

La première étape a consisté à bâtir un diagramme de flux de matière/énergie représentant la structure du réseau trophique benthique. Un réseau trophique est classiquement représenté par une structure en compartiments (ou boîtes) où chaque compartiment correspond à une unité fonctionnelle. Ces unités fonctionnelles rassemblent les organismes partageant des caractéristiques fonctionnelles communes. Dans le cas présent, il s'agit de caractéristiques liées au régime alimentaire dominant ou préférentiel des différentes espèces pour la macrofaune et de caractéristiques de taille individuelle pour les bactéries benthiques et la méiofaune. La structure générale du modèle reprend les principales unités fonctionnelles du benthos proposées par Chardy (1993) et est présentée sur la **figure 1.9.**

Flux entrant : F01

Le flux (*F01*) correspond à la quantité de matière organique nécessaire au fonctionnement du système benthique. Il représente la sédimentation nette de détritiques pélagiques (phytoplancton, pelotes fécales, matière organique allochtone) utilisée par les organismes benthiques et à la production nette phytobenthique utilisée par le benthos. L'ensemble de cette matière organique entre dans le système étudié (**figure 1.9.**) à travers le compartiment *X1*, « *Détritus + Phytobenthos* ». Ce flux constitue l'un des paramètres les moins bien connus du système : en fournir une estimation par la méthode inverse constitue l'un des objectifs de l'étude.

Compartiment détritiques + Phytobenthos (X1, Détritiques + Phytobenthos)

Le compartiment *X1* est constitué par la matière organique utilisable par les organismes benthiques. Il s'agit d'un réservoir passif recevant le flux externe *F01* et le carbone organique recyclé au sein du système. La matière organique représentée par ce compartiment est issue de la production pélagique primaire et secondaire pélagique mais également de la production primaire et secondaire benthique (microphytobenthos, débris de macroalgues ou de phanérogames, cadavres et fèces des organismes benthiques). Les Détritiques (« détritiques + phytobenthos ») constituent une source trophique sur laquelle se nourrissent les Dépositivores (*F13*), les Bactéries (*F12*), la Méiofaune (*F15*) et les Suspensivores (*F14*). Il s'agit d'un compartiment uniquement transitoire et non d'une unité fonctionnelle. Il n'est donc pas défini par une biomasse et ne génère aucune fonction physiologique.

Compartiment bactérien (X2, Bactéries)

L'ensemble des bactéries hétérotrophes aérobies benthiques, qu'elles soient libres ou attachées aux particules est rassemblé dans ce compartiment. Ces bactéries tirent l'intégralité de leur source trophique du compartiment détritique (*F12*). C'est généralement le compartiment le moins bien connu du réseau trophique. Sa connaissance repose, dans cette étude, sur la biomasse des bactéries métaboliquement actives. Les paramètres fonctionnels (P/B, P/R) extraits de la littérature présentent de larges variations. Néanmoins, dans un contexte de réseau trophique, abandonner un compartiment par manque de données est pire que de faire des estimations même grossières de celui-ci (Christensen & Pauly, 1992).

Compartiment des Dépositivores (X3, Dépositivores)

Il réunit les organismes de la macrofaune dont le régime alimentaire consiste principalement à consommer les détritiques déposés sur le fond (*F13*) et les bactéries (*F23*) qui y sont attachées. Dans le modèle utilisé pour cette étude, aucune distinction n'a été effectuée entre les dépositivores non-

sélectifs (« dépositives de subsurface ») et les organismes plus sélectifs (« dépositives de surface »).

Compartiment des Suspensivores (X4, Suspensivores et X7 et X8 dans la version « intertidale »)

Il est principalement constitué par des bivalves filtreurs se nourrissant à l'interface eau-sédiment. Leur nutrition est basée non seulement sur le phytoplancton mais également sur les cellules microphytobentiques remises en suspension, les débris d'autres origines et les bactéries (Prieur, 1981). Plusieurs auteurs ont montré que les proportions de l'une ou l'autre de ces sources de matière organique varient en fonction de l'espèce considérée (ex : Kang *et al.*, 1999), du stade de développement et de la disponibilité de ces sources (Sauriau & Kang, 2000). Ces travaux ont motivé l'utilisation d'un compartiment « *Débris + Phytobenthos* » unique. Dans la version intertidale du réseau trophique, deux compartiments supplémentaires de suspensivores ont été individualisés : un compartiment représentant les huîtres « cultivées » *Crassostrea gigas* et l'autre incluant les huîtres « sauvages » (également constitués de l'espèce *C. gigas*) formant des récifs dans les concessions ostréicoles abandonnées et en bordure de certains chenaux.

Compartiment de la Méiofaune (X5, Méiofaune)

Ce compartiment est homogène par la taille puisqu'il rassemble l'ensemble des organismes passant à travers un tamis de 1 mm mais retenus par un tamis de 63 µm de vide de maille. Un certain nombre de caractéristiques contribuent à considérer la méiofaune comme un groupe écologiquement cohérent (Giere, 1993). La méiofaune présente en effet un spectre de taille défini, la séparant nettement de la macrofaune et de la méiofaune temporaire (Warwick, 1984). De plus, ces organismes présentent des modes de développement relativement similaires dont l'une des caractéristiques principales est l'absence de phase larvaire pélagique (développement holobenthique).

Si la méiofaune semble effectivement constituer une composante distincte du benthos, homogène en termes de taille ou de mode de développement, elle ne constitue pas un ensemble homogène vis-à-vis du comportement alimentaire (Giere, 1993). Les sources de nourriture de ces organismes sont en effet susceptibles de varier entre deux taxa phylogéniquement très proches (Giere, 1993) et ne peuvent donc pas être déterminées en se fondant sur les seuls critères taxonomiques dont nous disposons (les organismes de la méiofaune ont été déterminés au niveau de l'embranchement). La plupart des organismes de la méiofaune se nourrissent cependant de débris, de bactéries et de microphytobenthos (Admiraal *et al.*, 1983 ; Bouvy, 1988 ; Meyer-Reil & Faubel, 1980 ; Escaravage *et al.*, 1989) ; une fraction plus ou moins importante est composée de carnivores se nourrissant au

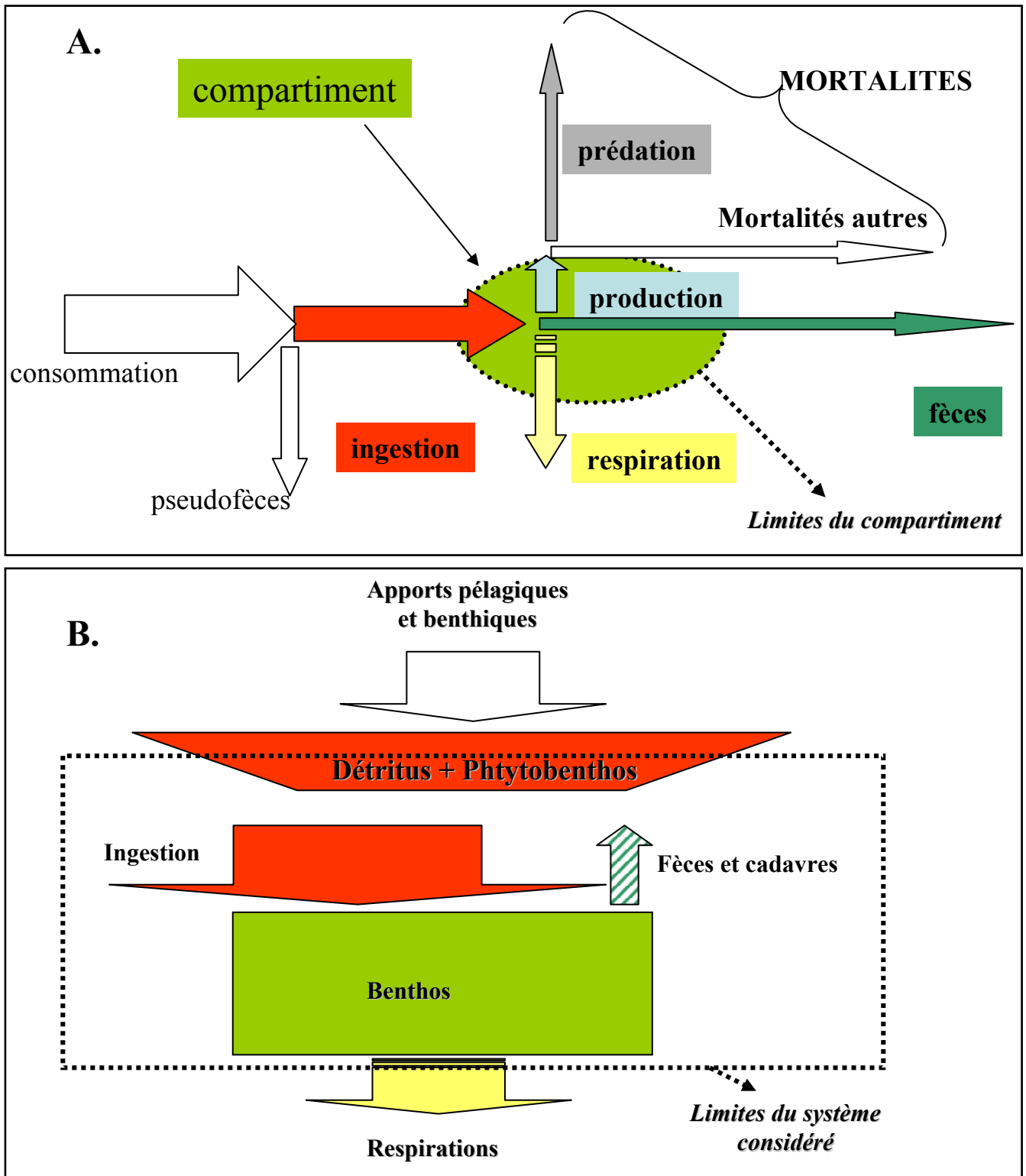


Figure 1.10. : Représentations schématiques des limites du système considéré : (A : au niveau d'un compartiment ; B : au niveau du système benthique).
 Sous la condition d'un état stable du système et aux limites de celui-ci, la somme des respirations s'équilibre avec les apports au système, originaires de la production primaire et secondaire pélagique et/ou de la production primaire benthique.

sein de leur propre compartiment. La méiofaune est donc souvent incluse dans un « réseau trophique miniature » (*small food web*) étroitement lié au complexe trophique détritique (Tenore & Rice, 1980). Celui-ci est connecté aux compartiments « *Détritus + Phytobenthos* » (X1) et au compartiment « Bactéries » (X2). En l'absence de données plus précises, la boucle « d'auto-prédation » représentant la prédation des taxa carnivores de la méiofaune sur elle-même et représentée dans certains modèles benthiques (ex : Chardy *et al.*, 1993) n'a pas été intégrée dans l'évaluation des paramètres globaux.

Compartiment des Carnivores (X6, Carnivores)

Le compartiment Carnivore est relativement hétérogène puisqu'il inclut les organismes nécrophages et omnivores aussi bien que des prédateurs. Ce compartiment n'inclut que les carnivores invertébrés benthiques, la biomasse des carnivores de plus grande taille (poissons benthiques, avifaune prédatrice) n'ayant fait l'objet d'aucune étude quantitative dans le Bassin d'Arcachon.

b. Equation générale des flux – Etat stable

Hypothèses de départ

Le modèle présenté est un modèle à l'état stable. Il représente une situation moyenne des biomasses et des flux à l'échelle d'une année. Les variations des biomasses et des flux au cours du temps ne sont pas considérées ($dX/dt=0$). L'hypothèse d'un état stationnaire implique que l'ensemble des entrées s'équilibre avec l'ensemble des sorties à l'échelle du système comme à l'échelle de chaque compartiment (hypothèse de conservation de la masse) (**figure 1.10.**). L'entrée d'énergie dans le système est représentée par le flux $F01$. Celui-ci doit donc s'équilibrer avec la somme des sorties du système, à savoir la somme des respirations des compartiments biotiques à laquelle s'ajoutent, le cas échéant (modèle intertidal), des sorties de matière d'origine anthropique (exploitation des huîtres).

Equation générale des flux

L'hypothèse de l'état stable est traduite par l'équation générale suivante :

$$dX_i / dt = \sum F_{ji} - \sum F_{ip} = 0$$

avec :

$\sum F_{ij}$, somme des flux provenant des compartiments 'j' vers 'i' (consommation de 'i') (somme des entrées) ;

$\sum F_{ip}$, somme des flux provenant du compartiment 'i' vers les autres compartiments (mortalités par prédation⁴, mortalités hors prédation et égestion (fèces)) et vers les sorties du système (respiration, exploitation par l'homme (pour les huîtres cultivées seulement), prédation par les carnivores non échantillonnés (pour les huîtres sauvages seulement, la taille de ces dernières les prévenant vraisemblablement de la prédation par la petite macrofaune)).

A l'échelle d'un compartiment, l'état stable se traduit par l'équilibre des processus :

$$\text{Ingestion} - (\text{Fèces} + \text{Mortalités par Prédation} + \text{Mortalités hors prédation} + \text{Respiration}) = 0$$

Soit :

$$dX_i / dt = \sum_{j=1}^m (I_j \cdot X_i \cdot C_{ji} \cdot (1 - E_i)) - (M_i + R_i) \cdot X_i - \sum_{p=1}^n (I_p \cdot X_i \cdot C_{ip}) = 0$$

avec :

$j = 1 \dots m$, ensemble des m « proies » disponibles pour 'i' ;

$p = 1 \dots n$, ensemble des n « prédateurs » de 'i' ;

I_j , taux annuel d'ingestion de 'i', exprimé en g C.(g C de 'i')⁻¹.an⁻¹ ;

X_i , biomasse du compartiment 'i', en g C.m⁻² ;

C_{ji} , préférence trophique de 'i' pour la proie 'j' (part de 'j' dans la consommation de 'i'), sans unité ;

E_i , taux d'égestion de 'i', proportion d'énergie non assimilée rejetée par 'i' après l'ingestion (fèces), $(1-E_i)$ représente donc le taux d'assimilation de 'i' ;

M_i , taux annuel de mortalité hors prédation de 'i', exprimé en g C.(g C de 'i')⁻¹.an⁻¹ ;

R_i , taux annuel de respiration de 'i', exprimé en g C.(g C de 'i')⁻¹.an⁻¹.

⁴ Le terme de prédation est ici utilisé au sens très large et signifie simplement « consommation par un autre compartiment » quel que soit le mode de consommation.

Le premier terme de l'équation représente la somme des entrées par ingestion du compartiment 'i' à laquelle est retranchée la fraction non assimilée (E_i). Le second terme représente la fraction d'énergie perdue pour le compartiment 'i' sous forme de mortalité hors prédation et sous forme de respiration. Le troisième terme représente la somme des consommations du compartiment 'i' par les consommateurs de 'i'. Les valeurs initiales des paramètres sont issues de la littérature. Les biomasses X_i ont été obtenues à partir des données acquises sur le terrain.

Au niveau de l'ensemble du système benthique tel que nous l'avons représenté, le flux de carbone externe (F_{OI}) nécessaire au fonctionnement du système benthique est égal à la somme des sorties du système benthique, c'est-à-dire la somme des respirations des différents compartiments biotiques du système (**figure 1.10.**).

Estimation des valeurs initiales des paramètres du modèle

La biomasse X_i représente la quantité moyenne annuelle de matière (en g C.m⁻²)⁵ sur la zone considérée. Les valeurs de biomasses ont été calculées à partir des données mesurées sur les échantillons prélevés. Les biomasses de chaque compartiment sont fixées et donc non soumises à un ajustement.

La production annuelle P_i est le produit de la biomasse X_i du compartiment 'i' par le rapport 'Production annuelle / Biomasse moyenne annuelle' (P/B). Les valeurs de P/B sont soit issues de la littérature, soit déduites des données collectées en se basant sur les relations empiriques entre la biomasse individuelle moyenne d'un taxon et sa production (Schwinghammer *et al.*, 1983 ; Brey, 1990). La détermination de la production annuelle de chaque compartiment permet de déduire les valeurs d'un certain nombre d'autres taux physiologiques.

Le taux annuel de respiration R_i (respiration/biomasse) a pu être déduit à partir des valeurs de production P_i en se basant sur la relation empirique établie par Schwinghammer *et al.* (1983) :

$$\text{Log}_{10}(R) = 0,367 + 0,993.\text{Log}_{10}(P_i)$$

avec :

R , respiration moyenne annuelle, exprimée en Kcal.m⁻².an⁻¹ ;

P_i , production moyenne annuelle, exprimée en Kcal.m⁻².an⁻¹.

La production, originellement exprimée en gramme de carbone a été transformée en Kcal en utilisant la relation :

$$1 \text{ g C} = 11,4 \text{ Kcal (Platt \& Irwin, 1973)}$$

⁵ En considérant que 1 g de poids sec sans cendres équivaut à 0,4 g de carbone (Steele, 1974)

Le taux annuel d'ingestion, représentant la quantité de matière ingérée par unité de biomasse du compartiment, a été calculée à partir des valeurs des autres paramètres grâce à l'équation (**figure 1.9.**) :

$$I_i = (P_i + R_i) + (I_i \cdot E_i)$$

soit :

$$I_i = \frac{(P_i + R_i)}{(1 - E_i)}$$

avec :

R_i , taux de respiration moyenne annuelle du compartiment 'i' ;

P_i , production moyenne annuelle du compartiment 'i' ;

E_i , taux d'égestion de 'i'.

Le taux d'égestion (E_i) exprime le pourcentage de l'ingestion non assimilé par les organismes. Il inclut la production de fèces. Il traduit également, lorsqu'il est élevé, la non-sélectivité des organismes (dépositivores non sélectifs). Les valeurs de ces paramètres ont été évaluées en se basant sur les valeurs d'efficacité d'absorption relevées dans la littérature en considérant que :

$$\text{Efficacité d'assimilation} = 1 - \text{taux d'égestion } (E_i)$$

La production de la source non assimilée par le niveau trophique supérieur vient alimenter le compartiment détritique (XI).

Les paramètres de préférence trophique (C_{ji}) des différents compartiments sont issus des données de la littérature. Il traduit la composition du régime alimentaire de chaque compartiment. La somme des C_{ji} pour un compartiment 'i' est égale à 1.

Le taux annuel de mortalité hors prédation M_i représente la fraction de la production du compartiment 'i' qui n'est pas consommée par le(s) compartiment(s) d'échelon trophique supérieur. Elle représente la « mortalité naturelle » entraînée par les maladies et les conditions environnementales difficiles. Dans le modèle, cette fraction est dirigée vers le compartiment « Détritus » (XI). Le taux annuel de mortalité hors prédation (Mortalité hors prédation/ Biomasse) a été calculé en considérant que cette mortalité représente 20% de la production pour la plupart des

compartiments, 40% pour les bactéries actives du sédiment et seulement 10% pour les huîtres cultivées.

c. Technique d'inversion

Il existe plusieurs techniques d'inversion sous contraintes dont le principe de base est de résoudre un système sous-déterminé qui respecte la conservation de la masse et satisfait au mieux les contraintes biologiques. La méthode inverse utilisée dans ce travail est l'inversion totale proposée par Tarantola et Valette (1982) dont Mercier (1986) donne une présentation détaillée.

Ces auteurs retiennent la solution qui minimise la fonction :

$$S^2 = \sum_i \frac{(b_i - B_i)^2}{\sigma_i^2} + \sum_y \frac{(p_{ij} - P_{ij})^2}{\sigma_{ij}^2}$$

b_i et B_i étant, respectivement, les biomasses mesurées et ajustées et p_{ij} et P_{ij} les valeurs respectives des paramètres mesurés et ajustés.

L'incertitude sur les biomasses et les paramètres est donnée par les variances σ_i^2 et σ_{ij}^2 , calculées ou fixées *a priori*. La confiance accordée *a priori* aux valeurs des paramètres extraits de la littérature, dont on ne connaît pas la distribution statistique, est donc traduite par une valeur de variance affectée à chaque paramètre. L'ensemble « valeur initiale et variance » constitue la contrainte du paramètre inconnu. Les paramètres les mieux connus, dont la variance est faible, seront donc dominants dans la procédure d'ajustement et permettront une meilleure estimation des paramètres les plus mal connus, dont la variance est élevée.

L'algorithme de calcul a été programmé sous MATLAB par Pierre Chardy.

2.4.3. Indices dérivés de la modélisation du système benthique

Il existe un certain nombre d'indices permettant d'analyser les flux de matière/énergie et de caractériser les modèles à l'état stable (ex : débits du système, longueur moyenne d'une unité de flux entrant ou sortant, efficacité de recyclage, ascendance, redondance (Baird & Ulanowicz, 1993)). Parmi ces différents indices, quatre ont été retenus et sont présentés dans cette section.

a. Efficacité écotrophique

L'efficacité écotrophique représente la part d'énergie produite par un compartiment 'i' transférée aux consommateurs du niveau trophique supérieur. Pour un compartiment 'i', l'efficacité écotrophique EE_i est égale à :

$EE_i = \text{Somme des consommations exercées sur 'i' / Production de 'i', exprimé en pourcentage.}$

b. Débits d'énergie/matière

Le débit d'énergie (*throughflow*) représente la quantité d'énergie/matière passant à travers chaque compartiment (Dame & Patten, 1981). Elle correspond à la somme des flux d'énergie/matière sortant (ou entrant, puisque, à l'équilibre, la somme des entrées est égale à la somme des sorties) du compartiment considéré. Elle peut s'exprimer en valeur absolue ($\text{g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) ou être rapportée à la somme de tous les débits (*total throughflow*). Le calcul des débits d'énergie de chaque compartiment témoigne de l'activité trophique du compartiment et la somme de ces débits témoigne de l'activité globale du système considéré. Dans les paragraphes suivants, nous avons exprimé alternativement le débit d'énergie comme le pourcentage d'énergie circulant dans le compartiment par rapport à la somme des différents débits d'énergie/matière des compartiments biotiques du système (le débit du compartiment « détritits + phytobenthos » n'a pas été pris en compte) afin de les comparer au sein d'un même modèle (intertidal ou subtidal) et en valeur absolue afin de comparer les modèles intertidaux et subtidaux entre eux.

c. Demande énergétique du benthos

Elle est égale à la somme des flux liés à la respiration des différents compartiments biotiques du système, c'est-à-dire le flux *F01*. Elle peut être considérée en valeur absolue ($\text{g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$). La demande énergétique des différents compartiments benthiques (en pourcentage comme en valeur absolue) peut être analysée et comparée à celle d'autres systèmes.

d. Flux nets

Ils ont été déduits des résultats des modèles à l'équilibre. Le flux net entre un compartiment 'i' et le compartiment « Détritits + Phytobenthos » (*X5*) est égal à la différence entre l'ingestion de « Détritits + Phytobenthos » par 'i' et la production de fèces et la mortalité hors-prédation de 'i'. La direction et la valeur du flux net renseignent sur le mode de circulation de la matière/énergie au sein du système. Aux flux nets est associée la notion de recyclage de matière (somme de matière/énergie issue du système benthique retournant dans le compartiment détritique).

**CHAPITRE 2 : Structure des peuplements
macrozoobenthiques du Bassin d'Arcachon**

INTRODUCTION

Ce chapitre est consacré à l'étude de la structure des peuplements de macrofaune benthique du Bassin d'Arcachon. Les objectifs poursuivis étaient (1) d'identifier les principaux peuplements et faciès de macrofaune benthique au sein de la lagune, (2) d'en fournir une description en termes de cortège d'espèces associées, d'abondances, de biomasses et de diversité et (3) d'identifier les principaux facteurs environnementaux susceptibles d'expliquer la répartition des peuplements et celle de leurs différents faciès au sein du Bassin d'Arcachon.

La majorité des monographies concernant les peuplements benthiques s'est focalisée soit sur le domaine intertidal (Chassé, 1972 ; Desprez, 1981 ; Sylvand, 1995), soit sur le domaine subtidal (Gentil, 1976 ; Hily, 1976 ; Rétière, 1979 ; Guillou, 1980 ; Dauvin, 1984 ; Irlinger, 1985). Le facteur « immersion » a en effet toujours été considéré comme un processus structurant majeur des peuplements benthiques, justifiant une séparation *a priori* de ces deux domaines (Bachelet & Dauvin, 1993 ; Bachelet *et al.*, 1996). Notre première préoccupation a donc été de vérifier, à partir de la base de données totale (182 stations), si une telle division était justifiée, du moins pour le Bassin d'Arcachon.

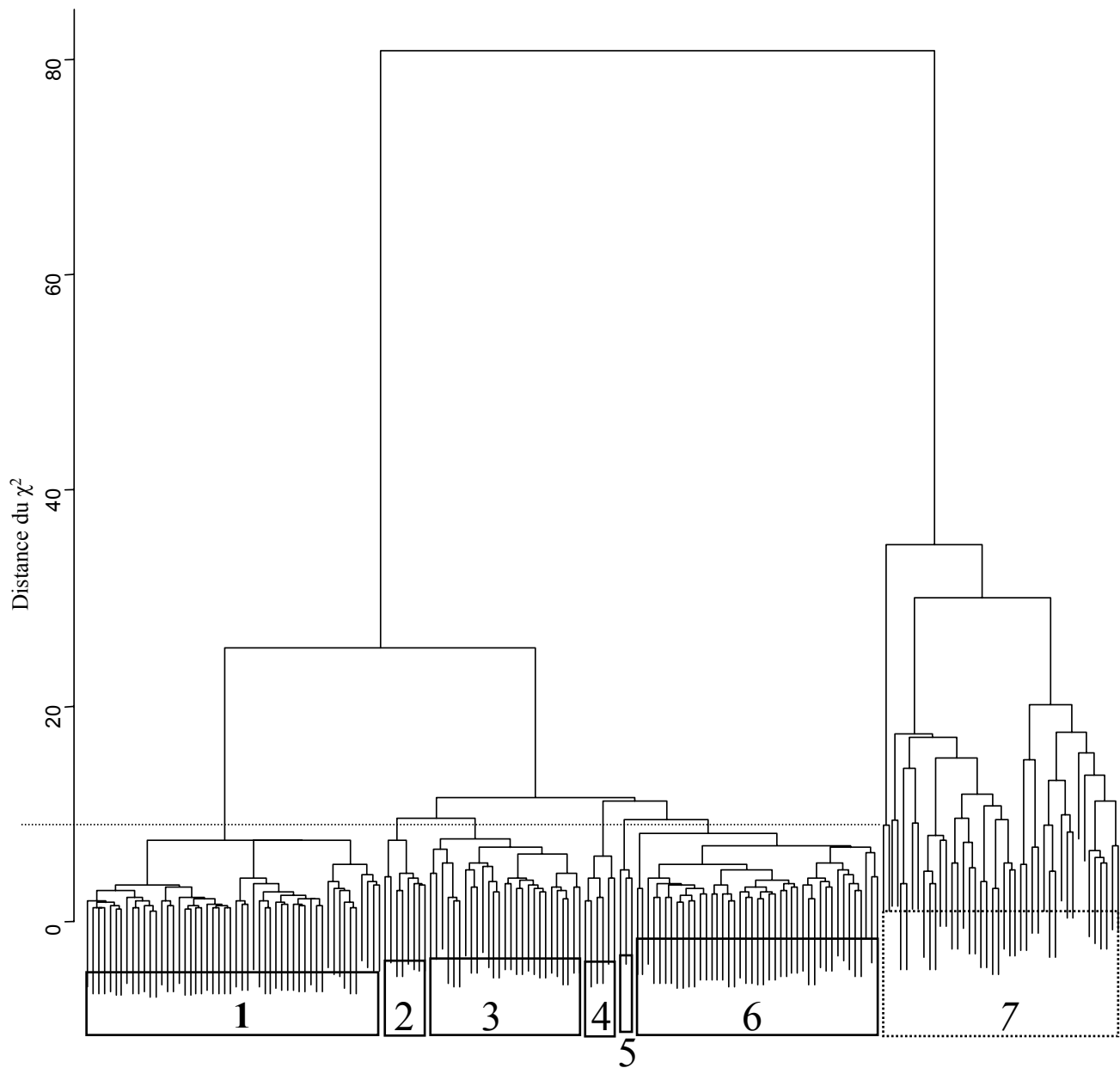
Après avoir argumenté sur le bien fondé de cette séparation dans la première partie de ce chapitre, le domaine subtidal puis le domaine intertidal ont donc été traités respectivement dans la deuxième et la troisième partie. Enfin, les différences fondamentales entre le macrobenthos des deux domaines ont été soulignées.

1. JUSTIFICATION D'UNE ANALYSE SEPARÉE ENTRE LES DOMAINES SUBTIDAL ET INTERTIDAL

1.1. Classification Ascendante Hiérarchique de l'ensemble des stations

Les 182 stations ont été classifiées en se basant sur la structure du dendrogramme (**figure 2.1.**) issu de la Classification Ascendante Hiérarchique des stations selon le critère du χ^2 . Après élimination des taxons n'apparaissant que dans 3 stations ou moins, la matrice analysée regroupait 160 espèces sur un total de 293 taxons identifiés dans l'ensemble des stations.

Cette Classification isole tout d'abord 6 ensembles de stations qui se regroupent à un bas niveau d'agglomération (ensembles 1, 2, 3, 4, 5 et 6) (**figure 2.1.**). Ils s'opposent à un 7^{ème} ensemble de stations (« ensemble » 7) (**figure 2.1.**) qui s'agglomèrent à un niveau plus élevé (**figure 2.1.**). Ce haut niveau d'agglomération révèle une plus grande hétérogénéité de la composition faunistique de ces différentes stations. Parmi les 6 ensembles de stations clairement définis par la CAH, la plupart



INT.	52	4	0	6	0	19	12	93
SUB.	0	4	27	0	3	24	31	89
Total	52	8	27	6	3	43	43	182

..... Ligne de partition de l'arbre

Figure 2.1. : Dendrogramme issu de la Classification Ascendante Hiérarchique (distance du χ^2 ; méthode de Ward) effectuée sur l'ensemble des 182 stations. La partition réalisée isole 7 ensembles de stations distincts, l'ensemble 7 étant visiblement plus hétérogène. Pour chaque ensemble, le nombre de stations intertidales et/ou subtidales est indiqué dans le tableau situé sous le dendrogramme : INT. : nombre de station intertidales ; SUB. : nombre de stations subtidales ; Total : nombre total de stations.

(4 ensembles sur 6) se distingue franchement selon le seul critère de l'étagement, notamment de la distinction entre domaine intertidal et domaine subtidal

Ces quatre ensembles sont les suivants (**figure 2.1.**) :

- l'ensemble 1, qui correspond à l'intégralité des 49 stations échantillonnées dans l'herbier à *Zostera noltii* (stations des strates 'Herbiers à *Zostera noltii*' internes et océaniques) ainsi qu'à trois autres stations échantillonnées au niveau d'estrans vaseux ('Sables terrigènes envasés internes' (**tableau 1.1.**)) ;
- l'ensemble 3 comprend 27 stations, toutes échantillonnées en domaine subtidal appartenant à l'origine à plusieurs strates : 'Sables fins dunaires océaniques', 'Sables fins terrigènes' océaniques et internes, 'Sables moyens océaniques', 'Sables vaseux océaniques', 'Fonds coquilliers' internes et océaniques et 'Herbiers à *Zostera marina* océaniques' (**tableau 1.1.**) ;
- l'ensemble 4, strictement intertidal, regroupe 6 stations correspondant aux quatre stations échantillonnées dans les récifs d'huîtres « sauvages » ainsi qu'à deux autres stations situées à proximité de parcs à huîtres, soit une partie des stations de la strate des 'parcs à huîtres et récifs d'huîtres « sauvages »' (**tableau 1.1.**) ;
- l'ensemble 5 est strictement subtidal, il regroupe une station de 'sables vaseux internes' et 2 stations des 'herbiers à *Zostera marina* océaniques' (**tableau 1.1.**), toutes échantillonnées au niveau d'un des chenaux transversaux de la lagune (Chenal de l'Ile).

Toutefois, deux autres ensembles, également bien définis par la CAH, regroupent des stations situées dans les deux domaines : intertidal et subtidal (**figure 2.1.**). Il s'agit de :

- l'ensemble 2, qui regroupe 8 stations de la zone la plus interne de la lagune. Ces stations correspondent aux 'sables deltaïques' intertidaux (**tableau 1.1.**) et à des stations subtidales très peu profondes situées sur des 'sables moyens internes' (**tableau 1.1.**) à l'extrémité interne des chenaux ;
- L'ensemble 6 inclut 43 stations correspondant à différentes strates intertidales et subtidales. Il convient cependant de souligner que l'extension de cet ensemble en zone intertidale est limitée aux plus bas niveaux des estrans, zone de transition entre domaine subtidal et intertidal. Cette zone de transition n'est pas clairement délimitée dans la mesure où les conditions climatiques locales entraînent régulièrement des décotes ou des surcotes du niveau de marée, en plus des variations liées aux coefficients de marée.

Le dernier ensemble, hétérogène, est composé de stations à forte contrainte hydrodynamique et appartenant en majorité (31 stations sur 43) au domaine subtidal. Elles sont toutes caractérisées par

des substrats sableux dont la teneur en particules fines est très faible. Les stations intertidales rattachées à cet ensemble représentent surtout les bancs de sables et bas d'estrans instables dont la position par rapport au niveau de basse mer évolue au gré de leur déplacement (dunes hydrauliques).

1.2. Conclusions

A partir de la structure du dendrogramme (**figure 2.1.**) se dessine déjà nettement l'existence d'au moins 6 peuplements principaux, correspondant aux 6 ensembles de stations bien définis par la CAH (ensembles 1, 2, 3, 4, 5 et 6). La plupart de ces peuplements se distinguent les uns des autres selon leur position par rapport à la marée. L'ensemble 7, quant à lui, présente une plus grande hétérogénéité de composition faunistique et la distinction de peuplements en son sein nécessite une analyse plus fine réalisable à partir d'une matrice plus réduite. De même, au sein des 6 premiers ensembles, le dendrogramme fait apparaître une organisation secondaire des principaux peuplements en différents faciès (**figure 2.1.**). Ces faciès représentent autant d'aspects différents d'un même peuplement en réponse aux variations locales de certains facteurs environnementaux, la position en domaine subtidal ou intertidal apparaissant comme un des principaux facteurs structurant le macrobenthos à l'échelle de la lagune. Ces résultats préliminaires vont dans le sens de la grande majorité des études consacrées au macrobenthos qui se concentrent en général sur la macrofaune benthique d'un seul domaine : subtidal ou intertidal.

D'après le concept d'étagement en mer à marée développé par Glémarec (1973), les principaux processus physico-chimiques affectant le macrobenthos varient en ordre d'importance selon le niveau tidal considéré. En particulier, la durée d'émersion permet de définir au sein de la zone intertidale les étages supralittoral, médiolittoral et infralittoral (Glémarec, 1997a). Ce facteur, prédominant en domaine intertidal, est sans objet en domaine subtidal où d'autres facteurs vont devenir déterminants dans la structuration des peuplements benthiques. L'étude séparée de l'organisation de la macrofaune selon l'un ou l'autre des deux domaines se justifie donc également lorsqu'une discrimination et une hiérarchisation entre les différents processus biotiques et abiotiques structurant la macrofaune sont recherchées. Cette étude préliminaire permet de nuancer l'impact du caractère intertidal ou subtidal dans certaines conditions, en particulier au niveau des zones de transitions entre les deux domaines, correspondant à une étroite frange infralittorale.

Finalement, ces différents arguments : importance du caractère tidal dans la structuration du macrobenthos de la lagune, nécessité d'une analyse plus fine de l'organisation des peuplements de macrofaune, recherche des facteurs environnementaux responsables de l'organisation secondaire de

ces peuplements en faciès et le souci de comparaison avec la plupart des études existant sur la macrofaune justifient la description et l'analyse séparées des deux domaines entreprises dans la suite de ce chapitre. Il sera également montré que des différences d'ordre quantitatif (abondances, biomasses) justifient également le découpage effectué.

Enfin, dans le Chapitre 1 (paragraphe 2.4.), le choix d'élaborer un modèle de réseau trophique par domaine (subtidal / intertidal) a été argumenté et constitue une raison supplémentaire, en amont, d'étudier la structure du macrobenthos selon la même logique.

2. ETUDE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DU DOMAINE SUBTIDAL

Dans le Bassin d'Arcachon, le domaine subtidal est représenté par l'ensemble des chenaux et des passes. Il représente une surface approximative d'environ 70 km², soit un peu plus du tiers de la surface totale de la lagune. La macrofaune benthique a été échantillonnée dans 89 stations distribuées dans les différents chenaux de la lagune. Le travail effectué à ce niveau a été relaté dans un article soumis à la revue *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (juillet 2004). Cet article est reproduit ici avec au préalable un résumé détaillé en français et un tableau récapitulatif des différents peuplements et faciès identifiés en milieu subtidal (**tableau 2.1.**).

2.1. Résumé détaillé

Le benthos, et la macrofaune en particulier, sont considérés comme de bons témoins des modifications de l'environnement (Dauvin, 1993). En effet, les peuplements de la macrofaune intègrent les variations du milieu, et leur aspect (composition, biomasses, abondances, diversité) au moment de l'observation est la résultante de ces conditions (Hily, 1983). L'évolution de la macrofaune benthique a été particulièrement bien étudiée à la suite de perturbations sévères de l'environnement ou de pollutions catastrophiques : pollution par les hydrocarbures (Dauvin, 2000), crises dystrophiques sévères (Lardicci *et al.*, 1997), importantes contaminations par les métaux (Warwick, 2001) ou invasions spectaculaires par une espèce allochtone (Chauvaud *et al.*, 2000). Cependant, les études portant sur des écosystèmes moins perturbés sont moins nombreuses (Beukema *et al.*, 2000 ; 2002 ; Böstrom *et al.*, 2002).

Ce type d'étude nécessite une bonne connaissance préalable des peuplements benthiques, c'est-à-dire un état de référence qui doit être à la fois qualitatif et quantitatif. C'est dans ce cadre que la macrofaune benthique des chenaux du Bassin d'Arcachon a été étudiée à travers un échantillonnage effectué selon 89 stations distribuées dans la zone subtidale de la lagune et choisies selon une stratégie d'échantillonnage stratifiée. Ce travail s'inscrit aussi dans la suite d'une précédente étude quantitative réalisée en 1988 par Bachelet *et al.* (1996) au cours de laquelle la macrofaune a été échantillonnée dans 14 stations. Les objectifs de la présente étude consistaient tout d'abord à identifier et décrire les différents peuplements de la macrofaune benthique des chenaux et leurs différents faciès à l'échelle de la lagune en incluant certains habitats non échantillonnés lors de l'étude réalisée par Bachelet *et al.* (1996), à savoir les herbiers à *Zostera marina*, les fonds à crépidules *Crepidula fornicata* et les fonds coquilliers. Dans un deuxième temps, nous avons tenté d'identifier les principaux facteurs responsables de la structuration spatiale des peuplements et des faciès de la macrofaune benthique. Enfin, la situation actuelle (2001) des assemblages benthiques a

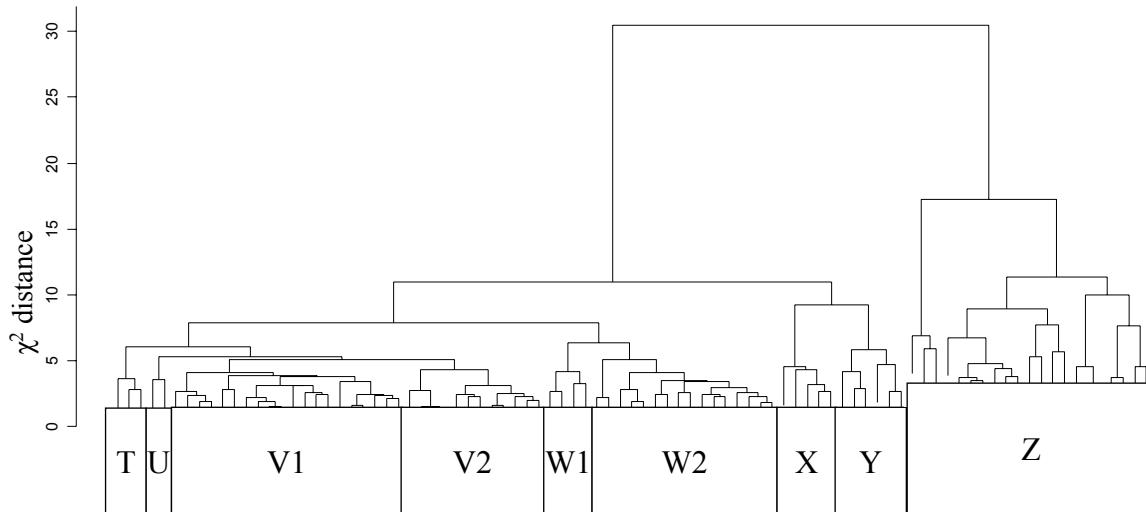


Figure 2: Hierarchical tree issued from the Cluster Analysis showing the groups of stations deduced from the tree structure.

été comparée à la situation de 1988 afin de détecter d'éventuelles différences renseignant sur une tendance évolutive récente de la lagune.

La méthodologie utilisée est détaillée dans le chapitre 1 (Matériel et Méthodes). Les assemblages de macrofaune ont été identifiés à partir de la partition du dendrogramme issu de la Classification Ascendante Hiérarchique (méthode de Ward) basé sur la distance du χ^2 entre les stations. Les principales espèces caractéristiques des différents assemblages ont été déterminées à partir de l'ordination des stations et des espèces obtenue par une Analyse Factorielle des Correspondances. Enfin, l'importance de la qualité du sédiment, de la position des stations dans le gradient lagunaire (salinité/température) et de la profondeur dans la structuration du macrobenthos a été étudiée à l'aide d'une Analyse Factorielle Discriminante (cf Chapitre 1, section 2.3.).

Au total, 229 taxons différents ont été identifiés dans les 89 stations échantillonnées au cours de cette étude (**figure 1.7.**). La CAH (**figure 2 de la publication**) a permis d'isoler, au sein des sédiments meubles des chenaux du Bassin d'Arcachon, 9 groupes de stations. La structure du dendrogramme fait apparaître une organisation de la macrofaune benthique selon deux niveaux permettant d'identifier 7 peuplements de macrofaune (T, U, V, W, X, Y et Z) dont 2 (peuplements V et W) présentent 2 faciès : V1 - V2 et W1 - W2. Chacun de ces 9 ensembles caractérise des groupes de stations d'effectifs différents. L'ensemble des caractéristiques des différents peuplements et faciès est résumé dans le **tableau 2.1.**

Le peuplement T rassemble 3 stations principalement caractérisées (espèces contributives et constantes) par les annélides polychètes *Nephtys cirrosa*, *Paradoneis armata* et *Aphelochaeta marioni*. Les densités d'espèces, les abondances de la macrofaune et les biomasses y sont, en moyenne, faibles (11 espèces par station, 607 ind.m⁻² et 1,6 g (pssc).m⁻² pour la densité d'espèces, l'abondance et la biomasse, respectivement). Ce peuplement est associé aux sables moyens propres situés dans la partie moyenne des chenaux de la zone sous influence océanique (Eaux Néritiques Externes).

La densité moyenne d'espèces et l'abondance de la macrofaune du peuplement U (2 stations) sont similaires à celles du précédent peuplement (**tableau 2.1.**). La biomasse y est plus élevée (7,2 g (pssc).m⁻²), principalement du fait de la présence de l'échinoderme *Echinocardium cordatum*. Le sédiment est composé de sables fins et moyens propres.

Le peuplement des sables hétérogènes plus ou moins envasés occupe une surface importante (**figure 6 de la publication**) et se subdivise en deux faciès : V1 et V2.

La majorité des 20 stations du faciès V1 (représentatif du peuplement de base) est située dans la partie interne des chenaux, sur des sédiments sableux dont la teneur en particules fines est variable (1 à 18 %). Il est caractérisé par les annélides polychètes *Paradoneis armata*, *Scoloplos armiger*,

Aphelochaeta marioni et *Poecilochaetus serpens* (**tableau 2.1.**). La densité d'espèces (20 espèces par station, en moyenne) et l'abondance de la macrofaune (1364 ind.m⁻²) y sont supérieures à celles des deux peuplements précédents. Les biomasses sont du même ordre, c'est-à-dire faibles.

Les stations du faciès V2 sont constituées de sables ou de vases avec une teneur en particules fines relativement élevée (19% en moyenne). De plus, parmi les 12 stations représentatives de ce faciès du peuplement V, quatre correspondent à une zone d'herbier à grande zostère (*Zostera marina*) et quatre autres à des fonds coquilliers (coquilles d'huîtres agglomérées par des tubes de *Sabellaria spinulosa*). Les caractéristiques marquantes de ce faciès sont la forte densité d'espèces (30 espèces, en moyenne) par station et la relative abondance de la faune (3191 ind.m⁻²) (**tableau 2.1.**) en particulier par rapport à V1 dont il représente un faciès à forte diversité spécifique.

Le peuplement des sables vaseux et vases sableuses présente également deux faciès : W1 et W2.

Le faciès W1 du peuplement W n'est représenté que dans 4 stations, toutes situées dans le chenal de l'Île, sur des substrats vaseux. La présence de *Zostera marina* dans trois des stations de ce groupe ne modifie pas la composition faunistique. La macrofaune est abondante mais pauvre en espèces (**tableau 2.1.**).

Le peuplement W2 (16 stations) représente les fonds envasés situés dans la partie médiane et interne des chenaux. La composition faunistique du peuplement est assez proche (4 espèces caractéristiques en commun) du précédent mais est nettement plus riche en espèces (24 espèces par station, en moyenne) (**tableau 2.1.**). Il représente le peuplement de base dont W1 est un faciès appauvri lié à l'accroissement local de la sédimentation organique au niveau des chenaux transversaux. Certaines des stations représentatives de ce peuplement sont situées dans des herbiers à *Zostera marina* et sur des fonds à *Crepidula fornicata*.

Le peuplement X est caractérisé par des sédiments dont la fraction grossière (>500 µm) est élevée. La macrofaune y est dominée par l'annélide polychète *Goniada emerita*. Comme dans les autres zones de sables moyens propres, les biomasses, abondances et densités d'espèces sont relativement faibles (**tableau 2.1.**). Ce peuplement se répartit dans l'ensemble de la lagune.

Le peuplement Y caractérise bien les sédiments sableux propres situés très en amont des chenaux, dans leur partie la plus interne. La densité d'espèces y est particulièrement faible (6 espèces par station, en moyenne) (**tableau 2.1.**).

Enfin, le peuplement Z rassemble un grand nombre de stations (21) associées à des sables moyens propres de la partie océanique de la lagune. Ces sables sont caractérisés par deux espèces : *Nephtys cirrosa* et *Urothoe pulchella*. Les caractéristiques quantitatives de la faune sont similaires à celles des autres peuplements des sables moyens propres ; la biomasse peut cependant être (très localement) importante due à la présence de moules (*Mytilus edulis*) agrégées.

Tableau 2.1. Synthèse des principales caractéristiques des 7 peuplements de macrofaunes et de leurs faciès identifiés au sein du domaine subtidal du Bassin d'Arcachon. (S : densité d'espèces ; N moy. : abondance de la macrofaune ; B moy. : biomasse moyenne de la macrofaune). * biomasse sans *Mytilus edulis*.

	S (par 0,09 m ²)	N moy. (ind.m ⁻²)	B moy. (g (pssc).m ⁻²)	Principales espèces caractéristiques
PEUPLEMENT DES SABLES MOYENS				
T 3 stations	11	607	1,6	<i>Nephtys cirrosa</i> , <i>Paradoneis armata</i> , <i>Aphelochaeta marioni</i>
PEUPLEMENT DES SABLES FINS				
U 2 stations	13	< 700	7,2	<i>Urothoe pulchella</i> , <i>Diogenes pugilator</i>
PEUPLEMENT DES SABLES HETEROGENES PLUS OU MOINS ENVASES				
faciès sableux : V1 20 stations	20	1364	3,3	<i>Paradoneis armata</i> , <i>Scoloplos armiger</i> , <i>Aphelochaeta marioni</i> , <i>Poecilochaetus serpens</i>
faciès vaseux : V2 12 stations	30	3191	15,2	<i>Mediomastus fragilis</i> , <i>Euclymene collaris</i> , <i>Paradoneis armata</i> , <i>Scoloplos armiger</i> , <i>Abludomelita obtusata</i>
PEUPLEMENT DES SABLES VASEUX ET VASES SABLEUSES				
faciès de base : W2 16 stations	24	2522	9,9	<i>Gammarus locusta</i> , <i>Melinna palmata</i> , <i>Nephtys homborgii</i> , <i>Notomastus latericeus</i> , <i>Tubificoides benedeni</i> , <i>Ruditapes philippinarum</i> , <i>Melita palmata</i> , <i>Aphelochaeta marioni</i>
faciès très ensasé : W1 4 stations	13	1258	5,9	<i>Gammarus locusta</i> , <i>Melinna palmata</i> , <i>Nephtys homborgii</i> , <i>Notomastus latericeus</i>
PEUPLEMENT DES SABLES MOYENS A GROSSIERS				
X 5 stations	12	673	1,8	<i>Goniada emerita</i> , <i>Scoloplos armiger</i> , <i>Tubificoides benedeni</i> , <i>Ruditapes philippinarum</i>
PEUPLEMENT DES SABLES DELTAIQUES				
Y 6 stations	6	237	1,9	<i>Scoloplos armiger</i> , <i>Aphelochaeta marioni</i> , <i>Cereus pedunculatus</i>
PEUPLEMENT DES SABLES INSTABLES OCEANIQUES				
Z 21 stations	6	300	7,6 (3,3)*	<i>Nephtys cirrosa</i> , <i>Urothoe pulchella</i>

L'Analyse Factorielle Discriminante indique que les peuplements identifiés s'organisent spatialement en fonction de gradients sédimentaires d'une part, et du gradient de température/salinité définis par Bouchet (1968), d'autre part (**figure 4 de la publication**). La profondeur ne joue pas de rôle prépondérant dans l'organisation spatiale des peuplements, celle-ci restant relativement faible dans la lagune (les stations échantillonnées les plus profondes n'étaient situées qu'à 18 m de profondeur). Cette étude confirme les conclusions de Bachelet *et al.* (1996) sur l'organisation spatiale des peuplements selon ce double gradient : un gradient de type estuarien (salinité/température) et un gradient de type baie marine où la macrofaune est principalement organisée selon le critère sédimentaire. Finalement, l'analyse des échantillons prélevés dans les herbiers à *Zostera marina*, les fonds à crépidules et les fonds coquilliers détritiques révèle que ces

structures n'ont pas d'influence majeure sur la composition faunistique de la petite macrofaune (principalement endogée) à l'échelle considérée (ensemble du domaine subtidal).

Par rapport aux données issues des travaux de Bachelet *et al.* (1996) réalisés en 1988, certaines tendances pouvant être reliées à des évolutions locales récentes de la lagune ont pu être observées (**figure 6 de la publication**). Tout d'abord, le peuplement Z, correspondant au groupe A1 de Bachelet *et al.* (1996) pénètre un peu plus avant dans le chenal du Piquey (principal chenal Nord Est). Cette évolution pourrait être liée aux conséquences du dragage des bancs de sables à l'entrée de ce chenal en 1983. Deuxièmement, le peuplement (C2) caractérisant les zones intermédiaires de la lagune selon Bachelet *et al.* (1996) peut être séparé en deux faciès distincts en fonction de la teneur en particules fines du sédiment (V1 plutôt sableux et V2, plus vaseux). De plus, le faciès V1 remplacerait le groupe A2 de Bachelet *et al.* (1996) très répandu dans les chenaux. Si la médiane du sédiment et la profondeur moyenne n'ont pas varié, la gamme de variation des teneurs en particules fines s'est élargie (1,3 à 4,5 % en 1988 contre 1,0 à 18 % en 2002). Cette variation relative des teneurs en particules fines est corrélée avec une faune plus abondante (150 à 787 ind.m⁻² en 1988 contre 400 à 3945 ind.m⁻², en 2002). Enfin, au niveau du chenal de l'Ile, l'un des principaux chenaux transversaux de la lagune, la macrofaune est fortement modifiée (C2 en 1988 ; W1 en 2002) : en particulier, le nouveau faciès est plus pauvre en espèces et la macrofaune y est très différente, révélant la tendance, déjà supposée, d'un envasement rapide de ce chenal où les algues vertes s'accumulent.

En conclusion, la présente étude a permis, d'une part, de préciser les connaissances acquises sur la macrofaune des chenaux du Bassin d'Arcachon par rapport aux travaux précédents et, d'autre part, d'étudier l'influence de certains habitats (herbiers à grandes zostères, fonds à crépidules et fonds coquilliers) sur la petite macrofaune. De plus, cette étude met en évidence une tendance évolutive de certains peuplements benthiques à l'échelle de 15 ans.

2.2. Subtidal macrozoobenthic communities: characteristics, structuring factors and recent evolution in a coastal lagoon (Arcachon Bay, France)

Article soumis à la revue *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. (19 juillet 2004)

Authors : Hugues Blanchet, Xavier de Montaudouin and Pierre Chardy

Laboratoire d'Océanographie Biologique, UMR 5805 Université Bordeaux 1 - CNRS, 2 rue du Pr Jolyet, 33120 Arcachon, France.

Tel: (33) (0)5 56 22 39 04

Fax: (33) (0)5 56 83 51 04

e-mail: h.blanchet@epoc.u-bordeaux1.fr

Abstract

Evolution of coastal environments with moderate anthropic pressure is difficult to assess because it implies to characterize and survey communities. Fourteen years after a preliminary sampling campaign in Arcachon Bay (South western France), macrozoobenthic communities were sampled again through 89 stations distributed in the subtidal area of the lagoon. A total of 226 taxa were recovered. Use of Cluster Analysis and Correspondence Analysis permitted to identify and describe nine different benthic communities in the soft substratum of the tidal channels. Multiple Discriminant Analysis allowed to highlight the main environmental factors influencing the distribution of communities, *i.e.* both sedimentary and salinity/temperature gradients occurring in the bay. Depth was a minor structuring factor. At the scale of the lagoon, biogenic structures such as *Zostera marina* beds, *Crepidula fornicata*-dominated bottoms or dead oyster shells bottoms did not display any particular assemblage of infauna. Comparison with previous quantitative datas from a 1988 survey provided more precision on the distribution of benthic organisms and revealed an evolutive pattern at a 14-years scale. These modifications reflected a general increase of silt and clay content in the sediment correlated to a more abundant macrofauna. This trend was enhanced in transverse channels with reduced hydrodynamics and led to muddy areas invaded by green macroalgae. These observations confirmed surveys of macrobenthic communities as useful tools to assess coastal ecosystem evolution even in moderately disturbed environments.

Keywords: macrofauna; community composition; temporal evolution; benthic surveys; diversity; coastal lagoons; Arcachon Bay

Introduction

Surveys of macrozoobenthic communities are useful tools to assess short- and long-term evolution of marine ecosystems. In particular, these studies are used to discriminate between natural and man-induced disturbances. However, most surveys have been conducted in areas undergoing rather catastrophic events such as oil spills (e.g. Dauvin, 2000), dystrophic crises (e.g. Lardicci *et al.*, 1997), metal contamination (e.g. Warwick, 2001) or major invasion by introduced species (e.g. Chauvaud *et al.*, 2000). Long-term studies in less damaged benthic ecosystems are still scarcer (Beukema *et al.*, 2000; Beukema *et al.*, 2002; Boström *et al.*, 2002) probably because fundings are more difficult to find for less-spectacular events. Finally, the need of baseline databases in order to assess evolution in ecosystems has long been recognized as a prerequisite for such studies. Accordingly, a study of Arcachon Bay's (France) benthic macrofauna was conducted through 89

stations distributed within the subtidal area in order to update old or fragmentary data (Bouchet, 1968; Bachelet *et al.*, 1996). The only quantitative dataset dates from 1988 (Bachelet *et al.*, 1996), but was restricted to a limited number of stations (14) in muddy and sandy channels. In the present study, a higher sampling effort allowed to include *Zostera marina* beds, *Crepidula fornicata* bottoms and oyster shell bottoms. The aims of this study were (1) to describe the main subtidal communities in the lagoon and update former available data; (2) to identify the main physical parameters affecting community distribution in the lagoon; (3) to assess macrozoobenthic community change since the 1988's study, and consequently to test macrozoobenthos as a tool to detect environmental modifications.

Material and methods

Study area

Arcachon Bay (44°40' N, 1°10' W) is a macrotidal coastal lagoon situated on the South Western coast of France (Figure 1) [tidal range=0.9 to 4.9 m depending on site and tide coefficient (Gassiat, 1989)]. This 180-km² lagoon opens in the Atlantic Ocean by a narrow channel (2-3 km wide and about 12 km long). In the inner lagoon (156 km²), tidal channels (41 km²) penetrate between large intertidal areas (115 km²). The majority of these tidal flats (60%, *i.e.* 70 km²) is covered by *Zostera noltii* meadows.

The lagoon receives freshwater inputs from its North Eastern and Southern parts and mostly by the river Leyre situated in the South Eastern end of the bay. The balance between marine and continental water inputs and the slow renewal of water by tide induces salinity and temperature gradients. These gradients were studied by Bouchet (1968) who identified three main water masses along a West-East axis: the most oceanic waters display a narrower range of annual variation of both salinity (34-35) and temperature (9-21 °C) than the most internal waters (annual variations 22-32 and 1-25 °C for salinity and temperature, respectively). Intermediate waters display intermediate range of salinity (27-33) and temperature (6-23 °C)

Readers are invited to refer to the work of Castel *et al.* (1996) for a more complete description of the site.

Sampling procedure

Macrofauna was sampled with a stratified sampling strategy as defined by Cochran (1977). Samples were obtained by scuba divers manipulating an Eckman grab. Each sample consisted in two grab content (sampled area = 0.045 m² = 2 × (15 cm × 15 cm)). Two samples were taken at each station and placed in a plastic bag to prevent loss during ascent. Sediment was sieved through a 1 mm-mesh; the remaining fraction was fixed in 4% formalin and stained with Rose Bengal. An additional grab sample was taken for grain size analysis of the upper 3 cm sediment layer. At each station, depth was recorded by divers and subsequently corrected by tide effect.

In the laboratory, macrofauna was sorted, identified to the species level whenever possible and counted. Macrofauna biomass was obtained as ash-free dry weight (AFDW) after dessication (60°C, 48 H) and calcination (550°C, 2 H).

Sediment grain size was determined using a laser-diffractometer Malvern Master Sizer.

Data analysis

Three levels of multivariate analyses were applied: classification by Cluster Analysis (1), ordination by Correspondence Analysis (2) and Discriminant Analysis (3). These analyses were used (1) to

classify stations according to their species composition into homogeneous groups; (2) to ordinate these stations in a reduced space together with their species composition in order to identify the main species contributing to the identified groups; and (3) to identify the main environmental factors discriminating between the identified groups.

Original data consisted in a 'stations × species' matrix which was obtained after removing rare species. Species were considered rare when they occurred in less than two stations. Data have been $\log_{10}(x + 1)$ transformed.

A Cluster Analysis was performed on the matrix of χ^2 distance between stations using functions "decostand()" and "dist()" from the R package (Ihaka & Gentleman, 1996). This distance is equivalent to that used in the Correspondence Analysis (Legendre & Gallagher, 2001). Ward's agglomeration method was used to calculate distance between clusters (Ward, 1963). The aim of this analysis was to identify different groups of stations on the basis of faunal similarity.

A Correspondence Analysis was then performed on the same original matrix (89 stations×107 species). This method allowed to represent both stations and species in a reduced space and was recommended for matrix with many zeros (Legendre & Legendre, 1984). Moreover, this method was consistent with Cluster Analysis because faunistic affinities are based on the same metric (χ^2 distance). A particular attention was devoted to the identification of the 'contributive' species. A species was termed 'contributive' when its contribution to the dimension's inertia was at least twice the mean theoretical contribution of a species. Considering that the 107 species of the matrix contributed to 100% inertia, a 'contributive' species inertia should arbitrarily be over $(100/107) \times 2 = 1.9\%$.

Then, a Multiple Discriminant Analysis was performed on the basis of environmental parameters in order to identify the main ecological factors structuring the groups defined by Cluster and Correspondence Analyses. Measured factors were depth, sediment silt and clay content, very fine sand content, fine sand content, medium sand content, coarse sand content and distance to the ocean. This distance was obtained using the linear distance between stations and a reference point (Figure 1) located at the entrance of the lagoon.

Faunal assemblages were described using constancy and fidelity indices defined by Dajoz (1971). Species were termed 'constant' when they occurred in more than half of the stations of the group and 'common' when occurring in between 50% and 25% of stations.

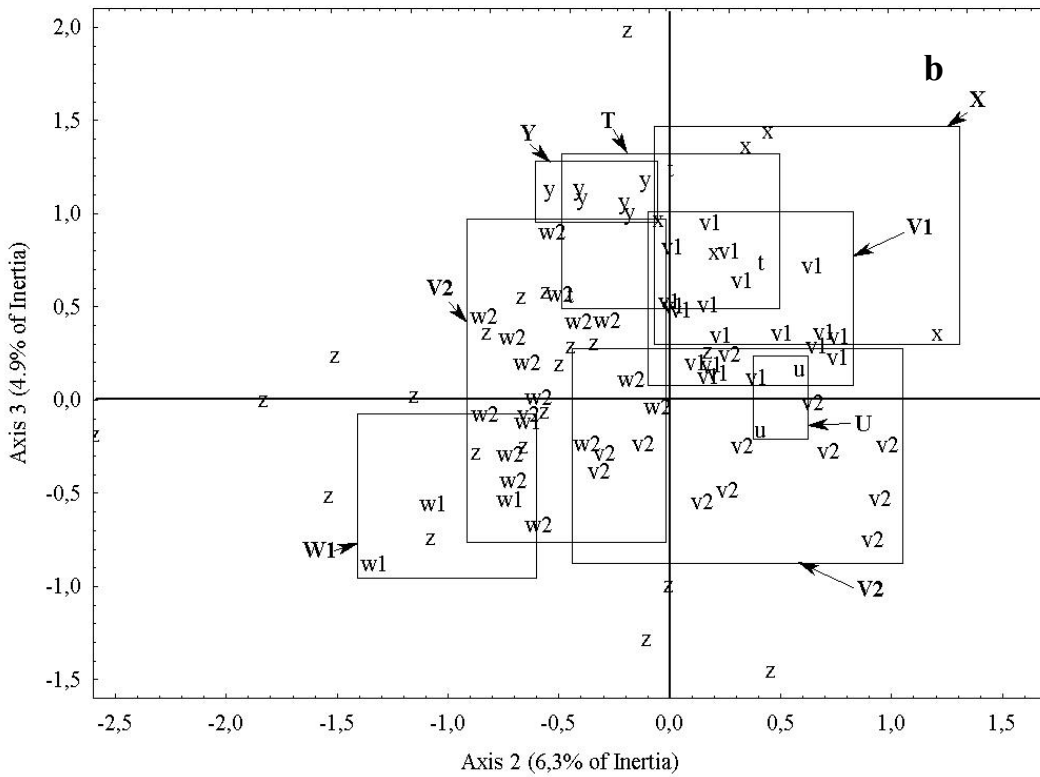
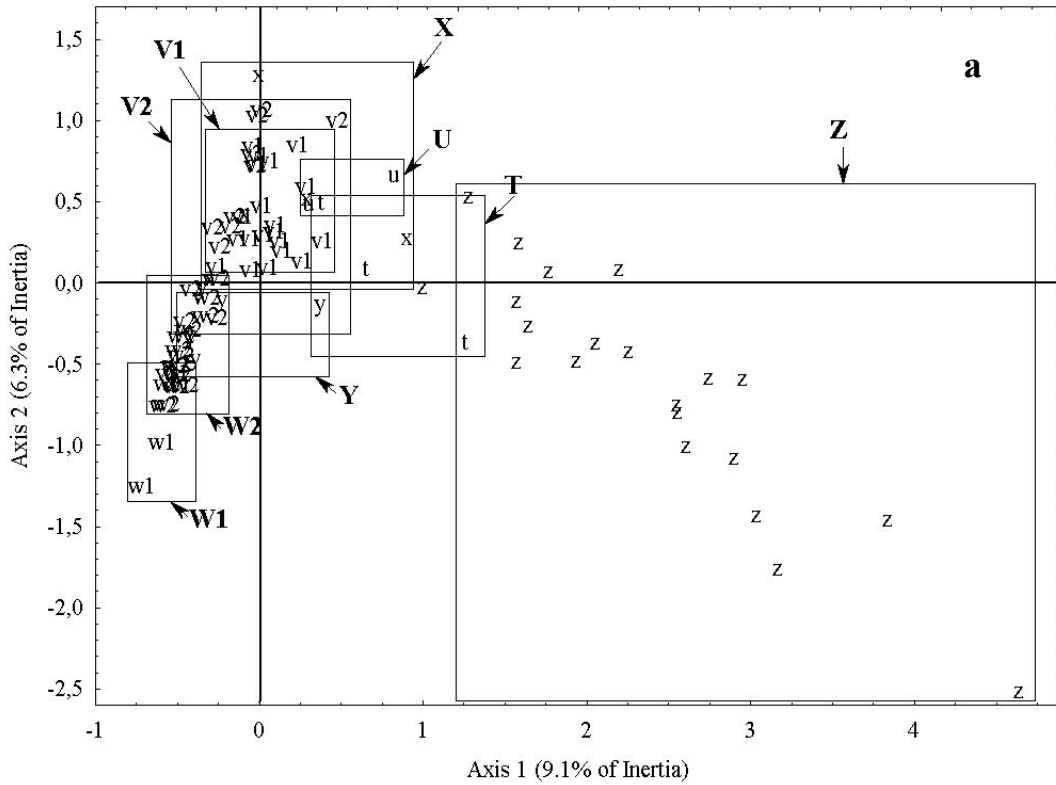


Figure 3: Ordination of stations of each group (T, U, V1, V2, W1, W2, X, Y and Z) by Correspondence Analysis.

Results

A total of 226 taxa were identified during this study. Removal of rare species from the data matrix resulted in the removal of 52% of taxa but, when considering abundance, the analysed matrix represented 72% of total abundance.

Cluster Analysis

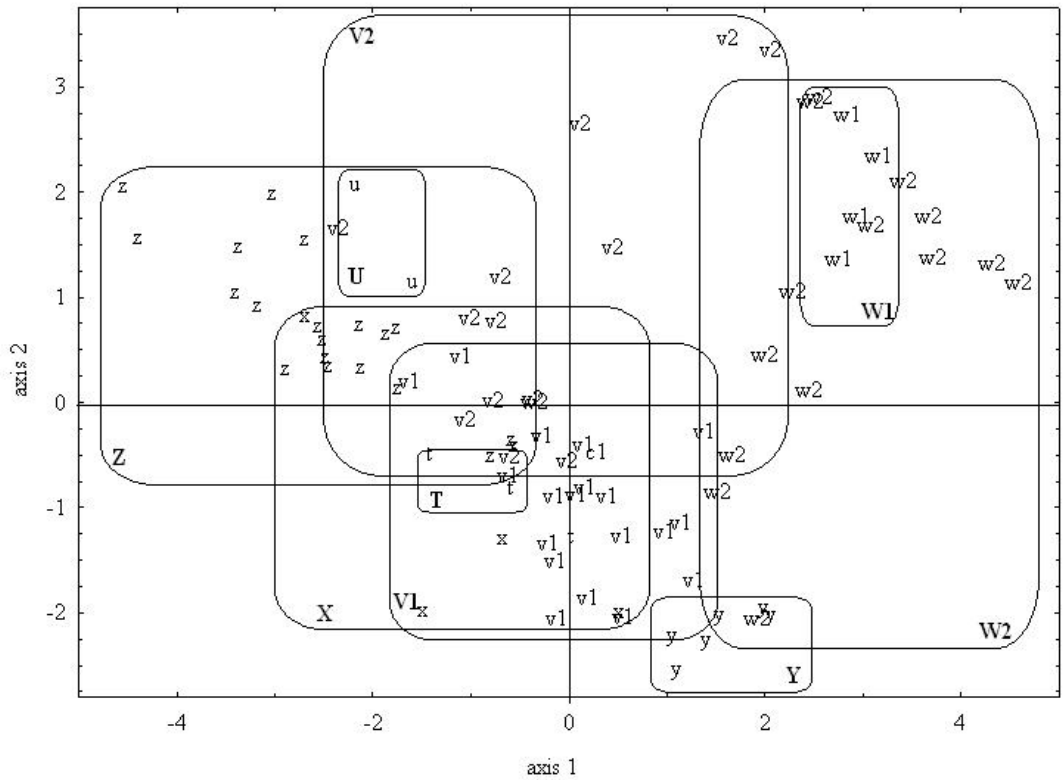
Cluster Analysis applied on the χ^2 distance matrix between stations allowed to separate 9 groups based on their faunistic affinities (figure 2). These groups were termed T (3 stations), U (2 stations), V1 (20 stations), V2 (12 stations), W1 (4 stations), W2 (16 stations), X (5 stations), Y (6 stations) and Z (21 stations). The latter group showed a relative heterogeneity and joined together at rather high distance (figure 2) compared to stations from other groups. However, they were all gathered in a single group because they were clearly separated by the Cluster Analysis from the other stations (figure 2). Groups X and Y belonged to two subgroups of a main hood of the dendrogram which separated these two groups from groups T, U, V1, V2, W1 and W2. Groups V1 and V2 as well as groups W1 and W2 constituted two subgroups of larger groups.

Correspondence Analysis

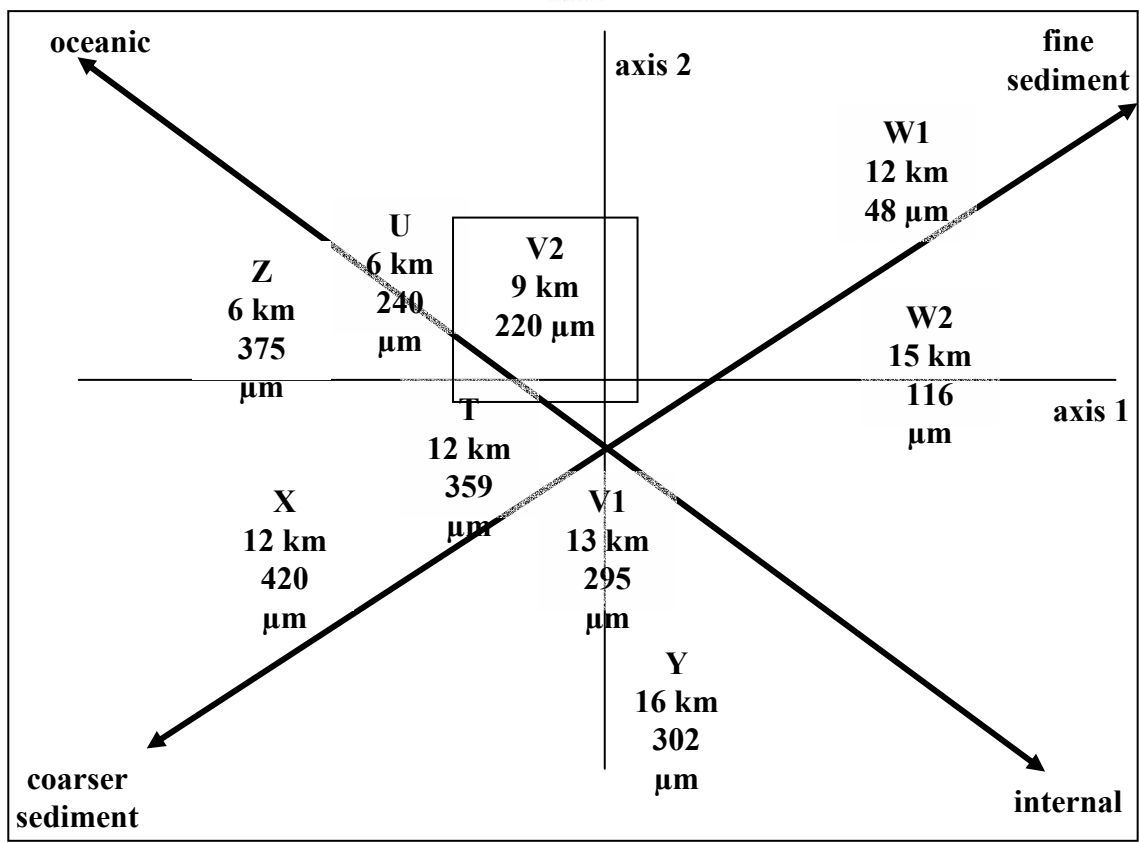
The first three axes of the Correspondence Analysis extracted 20.3% of the total inertia. According to the high number of variables, the low value of total inertia extracted by the first axis was not surprising.

The first axis (figure 3) accounted for 9.1% of total inertia. This axis mainly separated stations of groups Z, T and U (positive values) from stations of the other groups (figure 3). Stations from group Z formed a gradient in the space of the first two axes. Species showing the main contribution to the first axis are listed in table 1.

Stations from other groups were arranged in a vertical gradient along the second axis and were not characterized by any species showing significant contribution to the negative values of the first axis (table 1). The second axis represented 6.3% of total inertia and allowed to discriminate stations of groups U, V1 and X along positive values from stations of groups W1, W2, Y and, to a lesser extent, group Z which were located in the negative part of the axis (figure 3). The third axis (4.9% of inertia) separated groups X, V1, T and Y (positive part of the axis) from groups W1 and V2 (negative values).



a



b

Figure 4: (a) 2D plot of stations of each group (a, b, c1, c2, d1, d2, e, f and g) in axis 1 × axis 2 of Multiple Discriminant Analysis. Only groups of stations discriminated by either of the two dimensions are highlighted. (b) Position of groups' centroids along the oceanic-internal and fine sediment-coarser sediment gradients. Mean values of distance to ocean (km) and sediment median grain-size (µm) are given under each group's name.

Multiple Discriminant Analysis

From the results of the Multiple Discriminant Analysis on the environmental parameters the first four discriminant functions were significant (p levels <0.001 for discriminant functions 1 to 3 and $p <0.05$ for discriminant function 4) and contributed to 95% of the total separation of groups.

The first two discriminant functions were correlated to the same parameters, namely “distance to ocean”, “silt & clay”, “very fine sands” and “medium sands” contents (table 2). However the first axis (representing the first discriminant function) opposed stations of groups W1, W2 and Y geographically situated more than 10 km away from the oceanic waters (canonical correlation coefficient of ‘distance to ocean’, $R_c=0.73$) with high silt and clay and very fine sand content ($>10\%$ and $>3\%$, respectively) to stations of groups Z, U, X and T (figure 4a) situated near the entrance of the lagoon (usually less than 13 km from oceanic waters) where the sediment is clean ($<4\%$ silt & clay; $<3\%$ very fine sands) and mainly composed of medium sands ($>37\%$) (table 3). In contrast, the second discriminant function was negatively correlated to both distance to ocean ($R_c=-0.63$) and medium sand content ($R_c=-0.48$) and positively correlated to silt and clay ($R_c=0.62$) and very fine sand content ($R_c=0.63$) (table 2). Consequently this axis opposed stations of groups Y, T, V1, and X situated in the internal part of the bay (figure 1) on sandy bottoms (mainly on medium sands) from stations of groups U and W1 which were located at short (group U, 5-7 km) and intermediate (group W1, 12 km) distances from oceanic waters and situated on finer sediments (fine sands for stations of group U, mud to very fine sands for that of group W1) (table 3). The last two discriminant functions only represented 13% of total discrimination and provided no additional information. Finally, depth ranged from almost 0 to about 20 m but was not a discriminating factor and did not contribute in the separation of groups.

Figure 4 (b) gives a simplified view of the results of the Discriminant Analysis. According to this figure, the nine groups can be discriminated by two main gradients, the sediment grain-size and the oceanic/ internal situation. Looking clockwise at this figure, the following groups can be identified. Group Z represented medium sands in the oceanic part of the lagoon. In the same part of the lagoon, group U characterized fine sands. Group V2 was situated at a greater distance than the latter groups and was characterized by finer sediments (fine sands to muddy sands). Group W1 was situated at the same (intermediate) distance from ocean but sediments were mainly constituted by silt & clays. Stations of group W2 were located in the inner part of the lagoon on fine sediments. The most internal group (group Y) was situated on medium sands, stations of group V1 were also situated in the internal part of the lagoon but on finer sands. Group T was located at intermediate distance from ocean and on medium sands. Finally, group X was situated in every parts of the bay but sediment was coarser in this group.

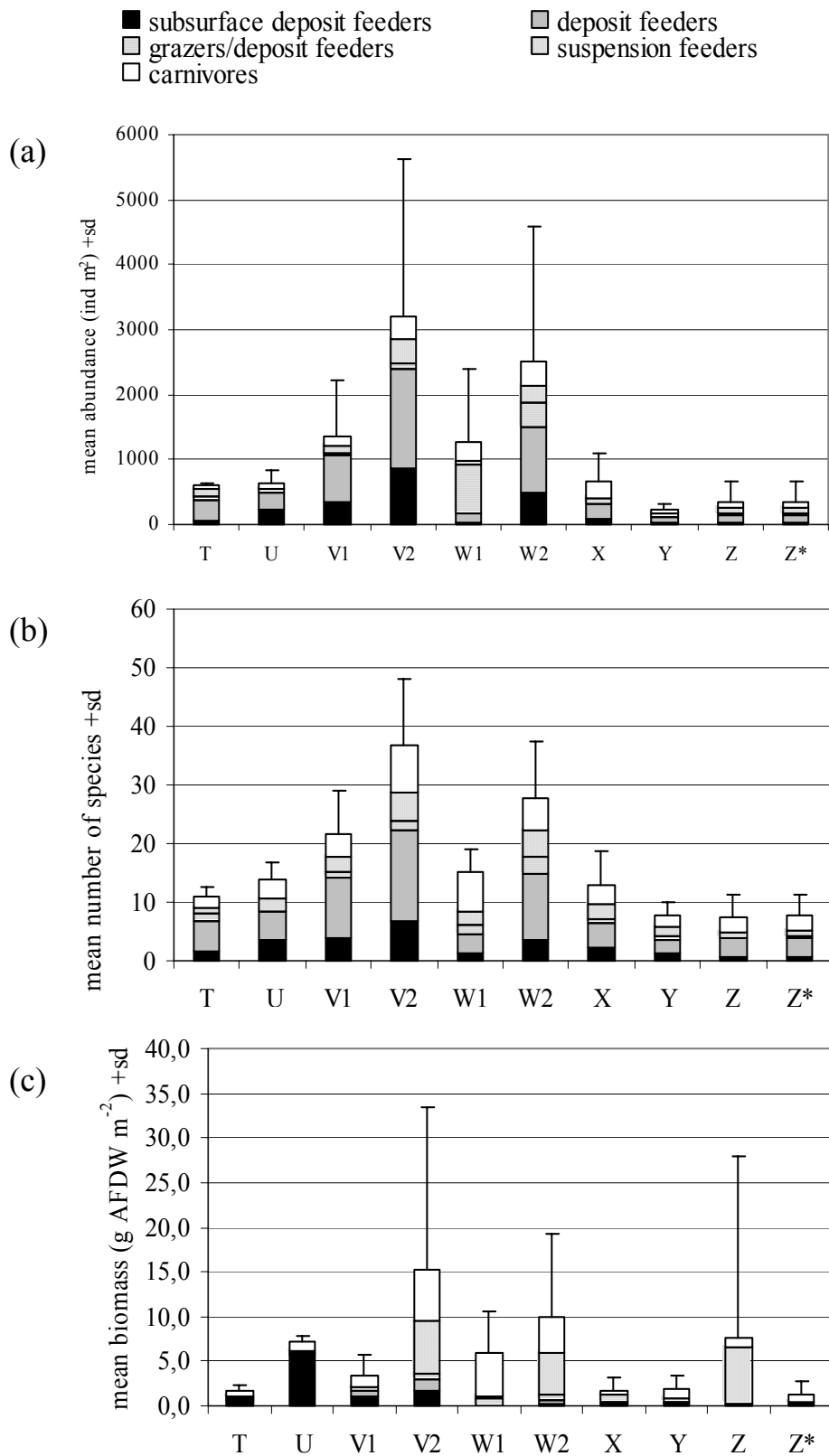


Figure 5: (a) Mean abundance (+ standard deviation) per group of stations; (b) mean species richness (+ standard deviation) per group of stations; (c) mean biomass per group of stations (+ standard deviation). Z* corresponds to assemblage Z without *Mytilus edulis* biomass.

Description of faunal assemblages

For each faunal assemblage (group), characteristic species were identified. Species were considered as characteristic when they belonged to the contributive species identified by Correspondence Analysis (Table 1) and when they were constant (constancy index > 50%) in stations of the group.

Group T gathered 3 stations. Among contributive species, *Nephtys cirrosa*, *Paradoneis armata*, *Aphelochaeta marioni* and a Polyplacophora species were constant in the samples and characterized this group of stations. Fauna was dominated by the phoronid *Phoronis psammophila*, an undetermined Terebellidae and *Aphelochaeta marioni*. Overall abundance was low (607 ± 23 individuals m^{-2}) and dominated by annelids. Fauna showed low diversity with a total of 21 species gathered in 3 stations. The mean species richness was low (11 ± 2) (figure 5). Mean biomass was low (1.6 g AFDW m^{-2}). This assemblage was spatially restricted in one of the main channel (figure 1) on clean (silt & clay content < 4%) medium sands (median grain size ranging from 340 to 394 μm) at medium distance from the entrance of the lagoon.

The two stations of group U were characterized by *Urothoe pulchella* and *Diogenes pugilator*, which were present in both stations. Dominating species were the polychaetes *Magelona mirabilis*, *Phylo foetida*, *Heteromastus filiformis*, *Mediomastus fragilis* and the amphipod *Urothoe pulchella*. Abundance was low and similar to that of group T (< 700 individuals m^{-2}) (figure 5). Mean species richness was low (13 ± 1). Biomass was higher (figure 5) than in the latter group (7.2 ± 0.6 g AFDW m^{-2}) due to the presence of large echinoderms (*Echinocardium cordatum*) that represented half of the total biomass. The two stations of this group were situated in the oceanic part of the lagoon, at the convergence of the two main channels. Sediment consisted of clean sands composed of 50% fine sands and 50% medium sands.

The polychaetes *Paradoneis armata*, *Scoloplos armiger*, *Aphelochaeta marioni* and *Poecilochaetus serpens* were characteristics of the fauna of group V1. These polychaete species were dominant in terms of abundance (1364 ± 848 individuals m^{-2}). A total of 121 species were found in the 20 stations of this group. The mean species richness was 20 (± 7) (figure 5). Biomass was low (3.3 ± 2.3 g AFDW m^{-2}). Stations of this group were characterized by sandy substratum (187 to 402 μm) with a silt & clay content that may locally reach 17%. Most stations of this group were situated in the inner part of channels (figure 1) except two stations situated at the entrance of the main channel. The twelve stations of group V2 were characterized by the four contributive and constant polychaete species: *Mediomastus fragilis*, *Paradoneis armata*, *Scoloplos armiger*, *Pseudopolydora* spp. and *Abludomelita obtusata*. Species dominating the abundance were mainly polychaetes;

Mediomastus fragilis, *Euchymene collaris*, *Prionospio malmgreni*, *Spio decoratus*, *Aonides oxycephala*. Mean abundance was higher (3191 ± 2423 individuals m^{-2}) (figure 5) than in the other groups with high variability between stations. *Sabellaria spinulosa*, *Pomatoceros triqueter* and *Zeuxo holdichi* were not present in every station but showed marked preference for the stations of this group. A total of 149 species were recorded in the samples of this group. These stations ranked among the most species-rich with a mean species richness of $30 (\pm 12)$ (figure 5). Biomass was high (15.2 g AFDW $m^{-2} \pm 18.2$) with large predators (*Atelecyclus undecimdentatus*) or suspension feeders (*Crepidula fornicata* and *Mytilus edulis*). This assemblage was recovered in different type of bottoms ranging from sandy mud to clean medium sands. It was also characterized by spatial heterogeneity due either to the presence of *Zostera marina* beds (4 stations) or dead oysters shells aggregated by *Sabellaria spinulosa* tubes (4 stations). This assemblage was restricted to the southwestern part of the lagoon.

Group W1 (4 Stations) samples gathered the following contributive and constant species: *Gammarus locusta*, *Melinna palmata*, *Nephtys hombergii*, *Notomastus latericeus*. The amphipod *G. locusta* was the only dominant species and represented 20% of total abundance (1258 ± 1134 individuals m^{-2}). Crustaceans were the dominant taxa in terms of abundance in this group. Moreover, many species of shrimps (*Processa* spp., *Philocheras* spp., *Hippolyte* spp.) showed affinities for this group. Mean species richness was low (13 ± 3) (figure 5). A total of 39 species were recorded in the 4 stations of this group. Biomass was rather high (5.9 g AFDW $m^{-2} \pm 4.7$) (figure 5). This assemblage was restricted to one of the transverse channel where sediment consisted in sandy mud. Three of these stations were situated in a *Zostera marina* bed.

Most characteristic species belonging to group W2 were similar to that of the latter group (*Notomastus latericeus*, *Gammarus locusta* and *Melinna palmata*). The others were: *Tubificoides benedeni*, *Ruditapes philippinarum*, *Melita palmata* and *Aphelochaeta marioni*. Most of these species, together with Nemertinea and *Heteromastus filiformis*, were dominant. Abundance was high (2522 ± 2051 individuals m^{-2}) (figure 5). A total of 129 species were found in the sixteen stations of this group. The mean species richness was high (24 ± 6) in comparison with other groups. *Microdeutopus anomalus* as well as *Palaemon* spp., *Clibanarius erythropus* or *Gibbula cineraria* ranked among species showing particular affinity with this group of stations. Biomass was relatively high (9.9 g AFDW $m^{-2} \pm 9.4$). Biomass mainly varied according to the presence/absence of dense aggregation of the introduced gastropod *Crepidula fornicata* in two stations of this group. Stations of this group were located in the median and internal parts of the lagoon (figure 1), sediment consisted of muddy sands to sandy muds containing at least 7% silt & clays (mean

content=52%). This group also gathered 6 stations characterized by spatial heterogeneity: 4 stations were situated in *Zostera marina* beds and 2 consisted in *Crepidula fornicata*-bottoms.

Goniadia emerita, *Scoloplos armiger*, *Tubificoides benedeni* and *Ruditapes philippinarum* were typical species of the five stations of group X. Moreover, the polychaete *Goniadia emerita* represented more than 40% of total abundance (673 ± 428 individuals m^{-2}) and was exclusively (87%) found in the stations of this group. Mean species richness was low (12 ± 5) as well as biomass (1.8 g AFDW $m^{-2} \pm 1.5$). This group characterized stations situated on clean sediments ranging from medium to coarse sands; the coarse sand (>500 μm) fraction was higher than in other groups (18 to 60%). This assemblage was patchily distributed in the various parts of the different main channels.

Scoloplos armiger, *Aphelochaeta marioni* and *Cereus pedunculatus* were the three contributive and constant species of the 6 stations of group Y. Abundance and biomass were very low (237 ± 76 individuals m^{-2} and 1.9 ± 1.5 g AFDW m^{-2} , respectively) and there was no dominant species. Diversity was also very low (6 species ± 2) in the 6 stations of the group. *Cereus pedunculatus* and *Ophelia rathkei* were exclusively found in this group. This assemblage characterized the clean medium sands situated in the most internal extremities of channels where local increased hydrodynamics occurred due to freshwater inputs.

Group Z was only characterized by two constant and contributive species: *Nephtys cirrosa* and *Urothoe pulchella*. Other contributive species, like *Ophelia neglecta*, *Tellina tenuis*, *Bathyporeia elegans*, *Gastrosaccus spinifer*, *Hippomedon denticulatus*, *Lekanesphaeroma monodi*, *Paracentromedon crenulatus* and *Diogenes pugilator* were only common. Fauna was apparently heterogeneous in this group of stations. However, some parameters were similar in these stations: abundance and diversity were very low (~ 300 individuals m^{-2} and 6 species ± 2 , respectively). Biomass was highly variable between stations (7.6 g AFDW $m^{-2} \pm 20.4$) due to the presence of *Mytilus edulis* patches. When excluding this bivalve, biomass was very low (1.3 g AFDW m^{-2}) reflecting the scarcity of the fauna.

Discussion

Structuring factors

Multiple Discriminant Analysis allowed us to highlight the main environmental factors structuring the subtidal communities at the scale of the lagoon. Sediment characteristics and distance to oceanic waters were the two main structuring factors (table 2) rather than depth. In particular, groups of stations were separated according to their sediments silt and clay content and to their position (oceanic for groups Z and U; intermediate for groups T, V2 and W1 or internal for groups V1, W2 and Y) in the lagoon. Nevertheless, the interaction of both factors is complex, as shown by the apparent contradiction between first and second discriminant functions (figure 4 and table 3). It was due to the fact that clean sediments (with a silt and clay content <5%) were situated in both most oceanic and most internal parts of the lagoon. This indicates that strong hydronamic conditions occur in both oceanic and inner parts of the bay. Distance to oceanic waters is correlated to the salinity/temperature gradient that occurs in the lagoon. In particular, three distinct water masses **succeeding** along that distance were identified by Bouchet (1968). These waters were characterized by rather oceanic conditions (salinity 35-35, annual temperatures 9-21 °C) in the western part of the lagoon and higher fluctuating temperature and brackish conditions in the eastern part of the lagoon (22-32, 1-25 °C), which is under the influence of freshwater inputs. Between these two main water masses, intermediate conditions occurred in a third water mass (salinity, temperature). These water masses move in relation to tides and, to a lesser extent, to river discharge. Consequently, groups characterized by a similar kind of sediment (clean medium sands) harbour very different faunal communities and share no species in common (table 4) according to salinity/temperature conditions. Thus, neither of these two parameters was sufficient to explain the observed succession of subtidal benthic assemblages in Arcachon Bay. These conclusions are in good accordance with that of Bachelet *et al.* (1996) who stated that “in a bionomic sense, Arcachon Bay thus appears to be intermediate between an estuary and a bay” considering that, at the scale of a typical estuary, subtidal communities are arranged according to the salinity gradient (Wolff, 1973; Rybarczyk & Elkaim, 2003; Ysebaert *et al.*, 2003) and that, in a bay, as on open continental shelf, benthic communities are primarily distributed according to sedimentary gradients (Dauvin *et al.*, 2004). With regard to the historical evolution of the area, it appears that Arcachon Bay, which was the ancient estuary of the Leyre estuary progressively filled in by marine and estuarine deposits during the last 5000 years (Faugères *et al.*, 1986), has retained a part of its estuarine past.

Use of a stratified sampling strategy also permits to draw some observations concerning the impact of biogenic structures on the macrobenthic communities at the scale of the lagoon. Four kinds of biogenic structure likeable to modify the structure of benthic communities have been taken into

account in the present study. These biogenic structures were either induced by angiosperms (*Zostera marina* beds) or by the presence of ecosystem engineer organisms (Jones *et al.*, 1994) such as *Crepidula fornicata*, *Sabellaria spinulosa* (which may aggregate dead oyster shells) or *Mytilus edulis* patches. Stations situated in *Zostera marina* eelgrass beds clustered (figure 2) in the three groups V2, W1 and W2. Bottoms occupied by dense populations of the invasive allochthonous species *Crepidula fornicata* and by dead oyster shells aggregated by *S. spinulosa* tubes were found in group W2 stations. The comparison of species profile, studied through Correspondence Analysis and Cluster Analysis, showed (figures 2 and 3) that, at the scale of the lagoon, communities were not drastically modified by the presence of these structures. The composition of macrobenthic infauna, species richness and abundances (estimated after removing these stations from their group) were not different (< 10% variation when removed) to that of stations situated on the same kind of sediments and at comparable distance from oceanic waters. If these biological structures do not affect the composition of the infaunal macrobenthos, the stimulation of motile species of megafauna is evident when dredging trawls are used (unpublished data) and confirmed the observations of structural importance of such biogenic structures for the diversity, abundance and maintenance of such species (Edgar, 1999a; b). Moreover, stations sampled in these sites ranked among the main productive (considering biomass) areas of the lagoon (groups V2, W1 and W2; and group Z, when considering patches of mussels). Trophic structure was evidently impacted by the presence of *Crepidula fornicata* and *Mytilus edulis* which were responsible for the high amount of suspension feeders biomass in their respective groups of stations. Hily and Bouteille (1999) showed that the trophic structure of benthic communities was modified by the presence of *Zostera marina*. Our study showed the existence of such a pattern in the stations sampled in the seagrass beds which were characterized by the enhancement of the relative abundance and biomass of grazers/deposit feeders (e.g. *Rissoa* spp., *Gibbula cineraria*). As well, de Montaudouin and Sauriau (1999) showed that the presence of *Crepidula fornicata* in Marennes-Oléron bay (France) modified macrobenthic assemblages but had no significant effects on abundance and biomass of infauna. In conclusion, assessing the impact of biogenic structures on the fauna is mainly a matter of study scale (Hewitt *et al.*, 1998; Ghertsos *et al.*, 2000; Edgar & Barrett, 2002).

Evolution of the ecosystem

Surveys of macrobenthic communities have currently been conducted to estimate the impact and restoration following a major pollution event (Fallesen, 1992; Lardicci *et al.*, 1997; Dauvin, 2000; Stark *et al.*, 2003). Long-term surveys in ecosystems undergoing a moderate anthropic alteration are much scarcer. However such works can inform on evolutive trends under anthropic and/or climatic

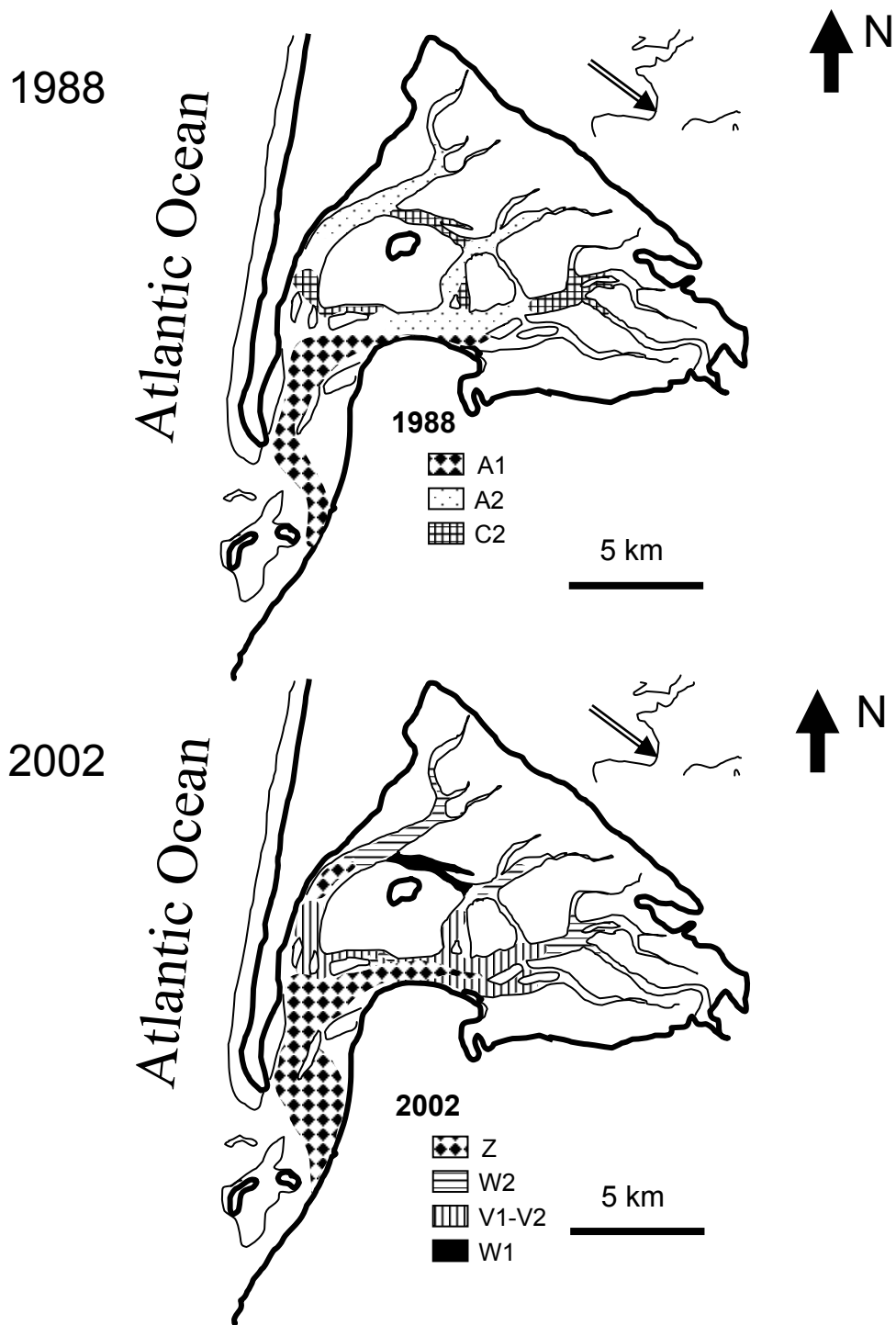


Figure 6: Comparative maps of the distribution of main benthic assemblages between (a) the present study (2002) and (b) a previous study (1988) (redrawn from Bachelet *et al.* (1996)).

pressure. Concerning Arcachon Bay, the only reliable data comparable to ours are issued from a 1988 study with 14 sampling sites in subtidal sediment without biogenic structures (Bachelet *et al.*, 1996). Comparison of results shows a relative stability of the communities but also some differences which can be correlated to a global evolution (figure 6). Firstly, the more oceanic and medium sand assemblage identified in 1988 (group A1) was retrieved in 2002 (group Z) with the same characteristic species but has spatially spread in the North Eastern major channel (figure 6). This evolution can be correlated to the dredging of sand banks at the entrance of this channel conducted in 1983, allowing stronger current and marine influence to occur in this zone. Consequently, a different fauna has progressively settled in this zone. Secondly, station group C2 in 1988 characterized intermediate water masses with a wide range of sediments. In 2002, a similar faunal assemblage was found, but the higher number of investigated stations permitted to separate C2 in two groups correlated with grain size (V1 for sandy bottoms and V2 for muddy bottoms). However, compared to 1988, V1 replaced the ancient widespread A2 assemblage (figure 6). Median grain-size and depth did not vary, but the silt and clay content range slightly increased (1.3–4.5% vs 1.0–18.0%), attracting a more abundant macrofauna (150 to 787 ind.m⁻² vs 400 to 3945 individuals m⁻²). Moreover, in transverse channels with decreasing hydrodynamics, bottom became muddy, hypoxic and invaded by green macroalgae. Here, the fauna assemblage changed completely (from C2 in 1988 to W1 in 2002). In conclusion, macrofaunal assemblages comparison allowed to detect moderate natural and anthropic-related changes in the lagoon, at a 14-years scale.

Acknowledgements. Authors are indebted to P. Lebleu for his highly valuable help during the whole sampling period. We would also wish to thank the scuba-divers team from V.S.M. namely: Christophe, Jean-Louis and Pierre-Jean. We are very grateful to O. Weber and G. Chabaud from the Geology and Oceanography Department (UMR 5805, University Bordeaux 1 / CNRS) for the use of the Malvern Master Sizer device. IFREMER DEL Arcachon and the SIBA also kindly allowed us to access their respective GIS databases what was particularly useful for the present study. We also wish to thank D. Flinspach, C. Douence and N. Lavesque for their highly appreciated help in the collecting and sorting of samples. We would also like to thank our sailor, P. Marraco. Finally, we are obliged to G. Bachelet for his kind help during identification and his wise advices. This study was financially supported by the ‘Syndicat Mixte du Bassin d’Arcachon’ (SIBA). This work is part of Hugues Blanchet’s PhD thesis financed by the ‘Association Nationale pour la Recherche et la Technologie’ and by the SIBA.

References

- Bachelet, G., de Montaudouin, X. & Dauvin, J.-C. 1996 The quantitative distribution of subtidal macrozoobenthic assemblages in Arcachon Bay in relation to environmental factors: a multivariate analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42, 371-391.
- Beukema, J.-J., Essink, K. & Dekker, R. 2000 Long-term observations on the dynamics of three species of polychaetes living on tidal flats of the Wadden Sea: the role of weather and predator-prey interactions. *Journal of Animal Ecology* 69, 31-44.
- Beukema, J.-J., Cadée, G.C. & Dekker, R. 2002 Zoobenthic biomass limited by phytoplankton abundance: evidence from parallel changes in two long-term data series in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 48, 111-125.
- Boström, C., Bonsdorff, E., Kangas, P. & Norkko, A. 2002 Long-term changes of a brackish-water eelgrass (*Zostera marina* L.) community indicate effects of coastal eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55, 795-804.
- Bouchet, J.M. 1968 Etude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon. Ph.D. Thesis, University of Bordeaux 1, 306 pp.
- Castel, J., Caumette, P. & Herbert, R. 1996 Eutrophication gradients in coastal lagoons as exemplified by the Bassin d'Arcachon and the Etang du Prévost. *Hydrobiologia* 329, 9-28.
- Chauvaud, L., Jean, F., Ragueneau, O. & Thouzeau, G. 2000 Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. *Marine Ecology Progress Series* 200, 35-48.
- Cochran, W.G. 1977 Sampling techniques. J. Wiley & sons, New York, 428 pp.
- Dajoz, R., 1971. Précis d'écologie. Dunod, Paris, 434 pp.
- Dauvin, J.-C. 2000 The muddy fine sand *Abra alba-Melinna palmata* community of the Bay of Morlaix twenty years after the *Amoco Cadiz* oil spill. *Marine Pollution Bulletin* 40, 528-536.
- Dauvin, J.-C., Thiébaud, E., Gesteira, J.L.G., Ghertsos, K., Gentil, F., Ropert, M. & Sylvand, B. 2004 Spatial structure of a subtidal macrobenthic community in the Bay of Veys (western Bay of Seine, English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, In press.
- de Montaudouin, X. & Sauriau, P.-G. 1999 The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79, 1069-1077.
- Edgar, G.J. 1999a Experimental analysis of structural versus trophic importance of seagrass beds. I. Effects on macrofaunal and meiofaunal invertebrates. *Vie Milieu* 49, 239-248.

- Edgar, G.J. 1999b Experimental analysis of structural versus trophic importance of seagrass beds. II. Effects on fishes, decapods and cephalopods. *Vie Milieu* 49, 249-260.
- Edgar, G.J. & Barrett, N.S. 2002 Benthic macrofauna in Tasmanian estuaries: scales of distribution and relationships with environmental variables. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 270, 1-24.
- Fallesen, G. 1992 How sewage discharge, terrestrial run-off and oxygen deficiencies affect the bottom fauna in Aarhus Bay, Denmark, Marine eutrophication and population dynamics, 25th EMBS, pp. 29-33.
- Faugères, J.-C., Cuignon, R., Féliès, H. & Gayet, J. 1986 Caractères et facteurs d'un comblement littoral à l'holocène supérieur: passage d'un domaine estuarien à un domaine lagunaire (Bassin d'Arcachon, France). *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, Bordeaux 39, 95-116.
- Gassiat, L. 1989 Hydrodynamique et évolution sédimentaire d'un système lagune-flèche littorale. Le Bassin d'Arcachon et la flèche du Cap Ferret. Ph.D. Thesis, Bordeaux 1, 228 pp.
- Ghertsos, K., Luczak, C., Dewarumez, J.M. & Dauvin, J.-C. 2000 Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of fine-sand communities from the English Channel and the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 57, 1481-1487.
- Hewitt, J.E., Thrush, S.F., Cummings, V.J. & Turner, S.F. 1998 The effect of changing sampling scales on our ability to detect effects of large-scale processes on communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 227, 251-264.
- Hily, C. & Bouteille, M. 1999 Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 322, 1121-1131.
- Ihaka, R. & Gentleman, R. 1996 R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5, 299-314.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. 1994 Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Lardicci, C., Rossi, F. & Castelli, A. 1997 Analysis of macrozoobenthic community structure after severe dystrophic crises in a mediterranean coastal lagoon. *Marine Pollution Bulletin* 34, 536-547.
- Legendre, L. & Legendre, P. 1984 *Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques*. Masson & Presse de l'Université du Québec, Paris, 335 pp.

- Legendre, P. & Gallagher, E.D. 2001 Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271-280.
- Rybarczyk, H. & Elkaim, B. 2003 An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 775-791.
- Stark, J.S., Snape, I. & Riddle, M.J. 2003 The effects of petroleum hydrocarbon and heavy metal contamination of marine sediments on recruitment of Antarctic soft-sediment assemblages: a field experimental investigation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 283, 21-50.
- Ward, J.H. 1963 Hierarchical grouping to optimize and objective function. *Journal of American Statistical Association* 58, 236-244.
- Warwick, R.M. 2001 Evidence for the effects of metal contamination on the intertidal macrobenthic assemblages of the Fal estuary. *Marine Pollution Bulletin* 42, 145-148.
- Wolff, W.J. 1973 The estuary as a habitat: an analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zoologische Verhandelingen* 126, 1-242.
- Ysebaert, T., Herman, P.M.J., Meire, P., Craeymeersch, J., Verbeek, H. & Heip, C.H.R. 2003 Large-scale spatial patterns in estuaries: estuarine macrobenthic communities in the Schelde estuary, NW Europe. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57, 335-355.

Table 1: list of contributive species to the first three axes of the Correspondence Analysis. Concerning axis 1, brackets indicate non-contributive species harbouring low contribution to inertia

axis 1 (negative values)	% inertia	axis 1 (positive values)	% inertia
<i>(Tubificoides benedeni)</i>	(1.2)	<i>Nephtys cirrosa</i>	13.6
<i>(Gammarus locusta)</i>	(1.0)	<i>Bathyporeia elegans</i>	13.4
<i>(Melinna palmata)</i>	(1.0)	<i>Ophelia neglecta</i>	11.9
		<i>Urothoe pulchella</i>	10.5
		<i>Hippodemon denticulatus</i>	8.3
		<i>Lekanesphaera monodi</i>	3.9
		<i>Tellina tenuis</i>	3.8
		<i>Paracentromedon crenulatus</i>	3.7
		<i>Gastrosaccus spinifer</i>	3.6
		<i>Diogenes pugilator</i>	2.1
axis 2 (negative values)	% inertia	axis 2 (positive values)	% inertia
<i>Ophelia neglecta</i>	5.3	<i>Mediomastus fragilis</i>	5.8
<i>Gammarus locusta</i>	4.3	<i>Paradoneis armata</i>	3.7
<i>Microdeutopus anomalus</i>	2.6	<i>Megamphopus cornutus</i>	3.3
<i>Tubificoides benedeni</i>	2.5	<i>Sabellaria spinulosa</i>	3.3
<i>Nephtys cirrosa</i>	2.1	<i>Pomatoceros triqueter</i>	3.1
<i>Notomastus latericeus</i>	2.0	<i>Poecilochaetus serpens</i>	2.8
<i>Nephtys hombergii</i>	1.9	<i>Syllis</i> sp.	2.4
<i>Melinna palmata</i>	1.9	<i>Modiolus modiolus</i>	2.3
		<i>Goniadia emerita</i>	2.0
		<i>Scoloplos armiger</i>	2.0
		<i>Urothoe grimaldii</i>	1.8
axis 3 (negative values)	% inertia	axis 3 (positive values)	% inertia
<i>Abludomelita obtusata</i>	8.1	<i>Aphelochaeta marioni</i>	8.7
<i>Modiolus modiolus</i>	4.9	<i>Goniada emerita</i>	4.3
<i>Pinnotheres pisum</i>	3.5	Polyplacophora	4.2
<i>Pseudopolydora</i> spp.	2.4	<i>Travisia forbesii</i>	4.1
		<i>Cereus pedunculatus</i>	3.9
		Terebellidae	3.7
		<i>Melita palmata</i>	3.0
		<i>Ruditapes philippinarum</i>	2.4
		<i>Scoloplos armiger</i>	1.9

Table 2: results of the Multiple Discriminant Analysis. Main correlated factors are indicated by bold characters.

Discriminant function	1	2	3	4
Percent explained	58	24	10	3
Canonical R	0.88	0.77	0.60	0.45
Chi-Square	266.25	145.374	73.36	37.19
df	56	42	30	20
p-level	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.05

Correlation of variables with canonical root				
depth	-0.27	0	-0.13	0.17
distance to ocean	0.73	-0.63	-0.05	0.25
% silt & clay	0.62	0.62	-0.38	-0.16
% very fine sands	0.55	0.63	-0.11	0.2
% fine sands	0.09	0.01	0.8	0.28
% medium sands	-0.51	-0.48	0.12	0
% coarse sands	-0.33	-0.27	-0.75	0.06

Table 3: Minimum, maximum and mean values of abiotic environmental factors for the different groups of stations

Groups		depth (m)	distance to ocean (km)	median grain- size (μm)	% silt & clay	% very fine sands	% fine sands	% medium sands	% coarse sands
group T	min	4	10	340	1	0	8	67	9
	max	7	13	394	4	1	17	71	24
	mean	6	12	359	2	0	13	69	15
group U	min	4	5	220	2	1	45	49	0
	max	5	7	260	3	3	47	50	1
	mean	4	6	240	3	2	46	49	0
group V1	min	1	8	187	1	0	2	31	0
	max	12	16	402	18	6	56	80	31
	mean	4	13	295	5	1	22	64	7
group V2	min	0	4	21	1	0	1	2	0
	max	10	12	405	80	17	71	95	33
	mean	3	9	220	19	6	26	43	4
group W1	min	0	12	19	67	9	4	1	0
	max	4	12	117	95	17	12	3	0
	mean	2	12	48	75	12	9	2	0
group W2	min	0	10	18	6	1	3	1	0
	max	6	18	352	88	19	43	74	18
	mean	2	15	116	51	11	17	22	2
group X	min	2	6	348	1	0	1	37	18
	max	8	16	517	5	1	12	76	60
	mean	5	12	420	3	0	5	59	34
group Y	min	0	15	149	1	0	5	19	0
	max	1	18	369	21	2	43	80	24
	mean	0	16	302	9	1	17	61	10
group Z	min	0	2	267	0	0	2	50	0
	max	18	11	468	4	1	22	91	47
	mean	6	6	373	1	0	7	74	18

Table 4: Mean abundance (individuals m⁻² ± standard deviation (sd)) of species which were constant in at least one station group. Species which were only ‘common’ in other groups are noted ‘c’; species encountered in stations of the other groups have been noted ‘-’. Mean and standard deviation is not given in those cases.

main axis	Species	T		U		V1		V2		W1		W2		X		Y		Z	
		n	sd	n	sd	n	sd	n	sd	n	sd	n	sd	n	sd	n	sd	n	sd
1	<i>Tellina tenuis</i>					-		-											c
1	<i>Nephtys cirrosa</i>	37	26			-		-						-					24 24
1	<i>Ophelia neglecta</i>	c																	c
1	<i>Bathyporia elegans</i>					-													c
1	<i>Diogenes pugilator</i>			22		-		-											c
1	<i>Gastrosaccus spinifer</i>					-		-						-					c
1	<i>Hippomedon denticulatus</i>					-													c
1	<i>Lekanesphaera monodi</i>	c		c		-		-											c
1	<i>Paracentromedon crenulatus</i>	c																	c
1	<i>Urothoe pulchella</i>	c		44	31	c		-						-		-			26 32
1	<i>Modiolus modiolus</i>					-		c											-
2	<i>Goniada emerita</i>							-						191	145				
2	<i>Mediomastus fragilis</i>			c		c		198	257				-	-					-
2	<i>Paradoneis armata</i>	56	62	c		85	80	96	20				c	c		-			-
2	<i>Poecilochaetus serpens</i>					98	166	c					-						
2	<i>Pomatoceros triqueter</i>							c						-					
2	<i>Sabellaria spinulosa</i>							c											
2	<i>Scoloplos armiger</i>			c		46	38	32	3				c	22	27	13	15		
2	<i>Syllis sp.</i>							-						-					
2	<i>Megamphopus cornutus</i>					-		c					-	-					
2	<i>Urothoe grimaldii</i>					c		-						-		-			-
2	<i>Melinna palmata</i>					-		c		28	33	84	244						
2	<i>Nephtys hombergii</i>					-		c		56	27	c				c			-

Chapitre 2 : Structure des peuplements macrozoobenthiques

2	<i>Notomastus latericeus</i>		-	c	11	13	63	63	-							
2	<i>Tubificoides benedeni</i>		-	c			193	369	22	27	c					
2	<i>Gammarus locusta</i>		c	-	686	956	207	620	-				-			
2	<i>Microdeutopus anomalus</i>		-				c									
2	und. Polyplacophora	26	28	c	-		-		c				-			
3	<i>Ruditapes philippinarum</i>		c	-			23	23	40	66	c					
3	und. Terebellidae	126	105	c	-		-						-			
3	<i>Aphelochaeta marioni</i>	70	103	194	349	-	c	104	25	c		33	23			
3	<i>Travisia forbesii</i>		-										-			
3	<i>Melita palmata</i>		-				c		-							
3	<i>Cereus pedunculatus</i>		-				c					26	22			
3	<i>Pseudopolydora</i> spp.			24	28	c		-								
3	<i>Abludomelita obtusata</i>		-	103	25			-					-			
3	<i>Pinnotheres pisum</i>		c	-	-			-					-			
	<i>Glycera</i> sp.	c	11	16	36	52	39	27	c	38	26	22	22	31	18	-
	<i>Magelona mirabilis</i>		72	55	-		-									
	<i>Platynereis dumerilii</i>	c			c		45	47	56	22	42	35		-		
	<i>Echinocardium cordatum</i>		28	8	-		c									
	und. Nemertinea		22		43	41	61	61	28	11	193	316	c	-		c 17
	<i>Euclymene collaris</i>	c	22	31	-		124	137								
	<i>Prionospio malmgreni</i>				c		128	93			30	26	-			
	<i>Spio decoratus</i>	-			42	40	151	214			c		c			-
	<i>Perioculodes longimanus</i>		22	31	23	19	c				16	18	c	-		
	<i>Nassarius reticulatus</i>				22	23	18	15			c		-	-		-
	<i>Aonides oxycephala</i>		22	31	-		143	275			c		-			
	<i>Heteromastus filiformis</i>	15	13	56	79	80	117	97	147	11	13	125	27	-	-	-
	<i>Scolelepis squamata</i>	15	13									-				-
	<i>Apherusa ovalipes</i>	15	13			c		c			c		-			-
	<i>Phoronis psammophila</i>	104	96			27	44	c				-		-		-

Chapitre 2 : Structure des peuplements macrozoobenthiques

und. Syllidae	c	-	42	57			c												
<i>Zeuxo holdichi</i>		-	35	49			-												
<i>Acanthocardia aculeata</i>		-	-			c	33	37	-										
<i>Ampelisca brevicornis</i>		36	48	c		17	21	c											
<i>Phtisica marina</i>		32	48	c		42	5	56	7										
<i>Abra alba</i>		-	108	272		c		c											
<i>Euclymene oerstedii</i>		-	50	75				-											
<i>Owenia fusiformis</i>		22	31	-	17	18													
und. Ophiurid		22	31	-	16	18		c											
<i>Hydrobia ulvae</i>	c	-						c			24	28							
<i>Loripes lacteus</i>					-		28	33	c										
<i>Mactra glauca</i>		11	16	-	-														
<i>Montacuta ferruginosa</i>		11	16	-															
<i>Phylofoetida</i>	c	72	12	19	26	c			-	-									
<i>Sigalion mathildae</i>		11	16																
<i>Apseudes latreillii</i>		11	16	c	c														
<i>Hippolyte longirostris</i>							75	129	-										
<i>Liocarcinus arcuatus</i>							-	17	21	-									
<i>Asterias rubens</i>				-	-		11	13											
und. Anthozoan		22	31		-				-	c	-	-							
Total abundance		607	23	622	204	1364	848	3191	2423	1258	1134	2522	2051	673	428	237	76	336	332

Figure legends

Figure 1 : Map of Arcachon Bay showing the distribution of sampling stations and their related group (T, U, V1, V2, W1, W2, X, Y and Z) identified by Cluster Analysis.

Figure 2: Hierarchical tree issued from the Cluster Analysis showing the groups of stations deduced from the tree structure.

Figure 3: Ordination of stations of each group (T, U, V1, V2, W1, W2, X, Y and Z) by Correspondence Analysis.

Figure 4: (a) 2D plot of stations of each group (a, b, c1, c2, d1, d2, e, f and g) in axis 1 × axis 2 of Multiple Discriminant Analysis. Only groups of stations discriminated by either of the two dimensions are highlighted. (b) Position of groups' centroids along the oceanic-internal and fine sediment-coarser sediment gradients. Mean values of distance to ocean (km) and sediment median grain-size (μm) are given under each group's name.

Figure 5: (a) Mean abundance per group of stations + standard deviation; (b) mean species richness per group of stations + standard deviation; (c) mean annual production per group of stations + standard deviation; (d) mean biomass per group of stations + standard deviation.

Figure 6: Comparative maps of distribution of main benthic assemblages between present study (2002) and previous study (1988) (redrawn from Bachelet *et al.* (1996)).

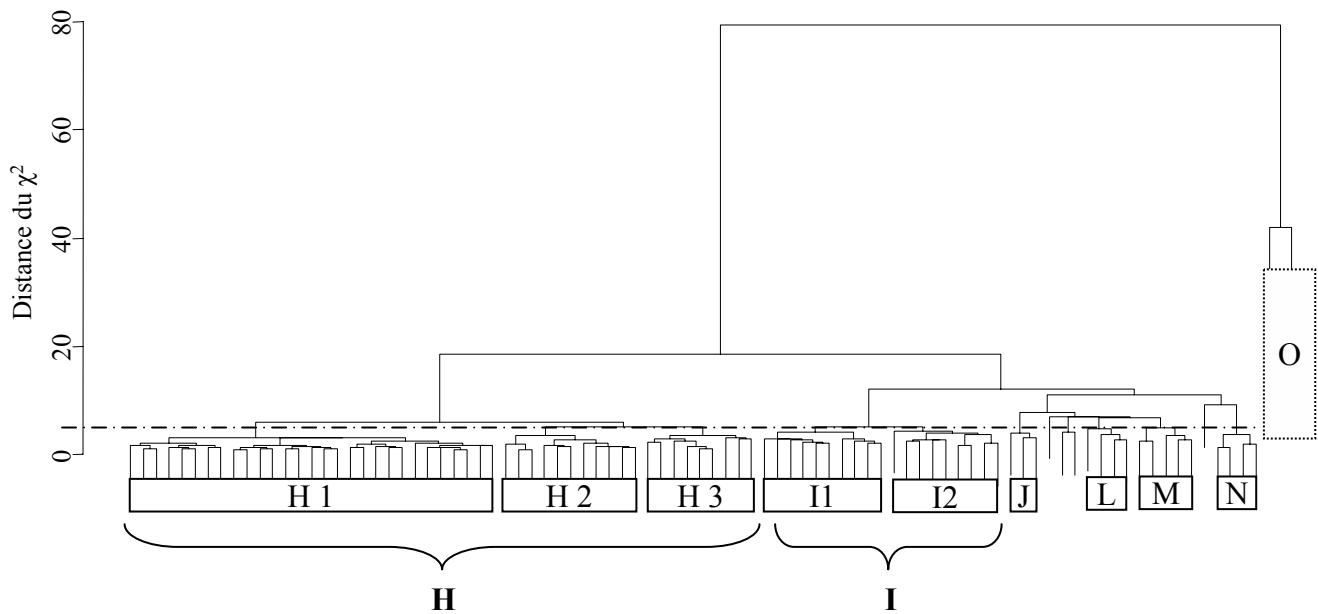


Figure 2.2. Dendrogramme issu de la Classification Ascendante Hiérarchique (méthode de Ward) des stations intertidales basé sur la distance du χ^2 .

Le regroupement des stations a été obtenu par partition de l'arbre à une même distance, matérialisée sur la figure par une ligne en tirets. Quatres stations ne répondant pas à ce critère n'ont été intégrées à aucun groupe. Seul le groupe O, apparemment hétérogène mais bien individualisé a été constitué sans tenir compte de la partition initiale.

----- Ligne de partition de l'arbre

3. ETUDE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DU DOMAINE INTERTIDAL

Le domaine intertidal est particulièrement étendu dans le Bassin d'Arcachon. Il représente en effet près des deux tiers de la surface de la lagune. En plus de la surface relative qu'il occupe, ce domaine revêt une importance toute particulière dans le Bassin d'Arcachon. C'est en effet dans cette zone que s'établit un herbier à *Zostera noltii* particulièrement extensif. Les herbiers constitués par cette phanérogame marine de petite taille occupent près de 70 km², surface qui équivaut, à elle seule, à celle de l'ensemble des chenaux. Les herbiers de phanérogames sont réputés pour la diversité et l'abondance de la faune associée. La macrofaune de l'herbier à *Zostera noltii* a fait l'objet d'une étude spécifique décrite dans un article paru dans la revue *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (**annexe I**).

C'est également dans la zone intertidale que sont installées les concessions ostréicoles en activité mais également celles qui ont été abandonnées et dont une partie est aujourd'hui couverte d'huîtres « sauvages » (*Crassostrea gigas*). Ces dernières forment parfois de véritables récifs intertidaux dont le développement est préoccupant (de Montaudouin *et al.*, 2002b).

3.1. Analyses multivariées

Au total, 197 taxons ont été identifiés dans les 93 stations échantillonnées dans le domaine intertidal du Bassin d'Arcachon. La majorité de ces taxons (80) était constituée d'annélides, 61 taxons appartenaient au phylum des crustacés et 39 au phylum des mollusques. Dix sept autres espèces appartenaient à divers autres phyla, minoritaires (Echinodermes, Insectes, Urocordés, Spongiaires...).

3.1.1. Classification Ascendante Hiérarchique (CAH)

La classification des stations en fonction de leurs compositions faunistiques a été réalisée par Classification Ascendante Hiérarchique sur une matrice rassemblant 93 stations et 102 espèces après élimination de 95 espèces rares, n'apparaissant que dans, au plus, 3 stations. Les différentes stations ont été regroupées en peuplements et faciès à partir de la structure du dendrogramme (**figure 2.2.**). Celui-ci a permis d'identifier 7 peuplements dénommés H, I, J, L, M, N et O. Le premier niveau de séparation isole nettement le peuplement O par rapport à l'ensemble des autres peuplements. Cet ensemble se subdivise ensuite en deux autres sous-ensembles : un premier peuplement H au sein duquel trois faciès H1, H2 et H3 sont identifiables et un autre sous-ensemble plus hétérogène constitué par les peuplements I, J, L,

M et N. Deux faciès (I1 et I2) se distinguent au sein du peuplement I (**figure 2.2**). L'ensemble de ces peuplements et faciès a été isolé en effectuant une partition de l'arbre à une même distance d'agrégation. Cette règle n'a pas été respectée pour le peuplement O. Les stations composant ce peuplement s'agrègent à un niveau élevé, révélant une hétérogénéité importante. Cependant, l'isolation très nette de ce peuplement par rapport à l'ensemble des autres peuplements a motivé cette décision. Les peuplements et faciès identifiés sont représentés dans un nombre variable de stations. Le faciès H1 est représenté par 30 stations, H2 compte 11 stations et H3, 8 stations. Les faciès I1 et I2 sont représentés dans 10 et 9 stations, respectivement. Les autres peuplements correspondent à un nombre plus faible de stations (J : 3 stations, L : 4 stations, M : 5 stations, N : 4 stations et O : 5 stations). Enfin, 4 stations ne se regroupaient pas en un ensemble homogène et n'ont donc pas été intégrées dans un peuplement.

3.1.2. Analyse Factorielle des Correspondances

L'Analyse des Correspondances présentée ici ne prend pas en compte les 5 stations du peuplement O dont la très forte contribution à l'inertie totale du nuage de points originel ne permettait pas de dégager d'axes séparant les autres peuplements. L'analyse a donc été réalisée sur une matrice réduite rassemblant 101 taxons et 88 stations.

Les trois premiers axes de l'Analyse des Correspondances ont été retenus. L'ensemble de ces trois axes extrait 29,4% de l'inertie du nuage de points. Le premier axe extrait 11,5% de l'inertie du nuage. Les stations de la plupart des peuplements sont organisées autour de celui-ci (**figure 2.3.a**). Celles-ci sont arrangées selon un gradient assez net observable le long de cette première dimension : de la partie négative vers la partie positive de l'axe, les assemblages J, H1, M, H2 puis I (I1 puis I2) se succèdent avec un minimum de chevauchement. Les principales espèces contribuant à cette organisation des peuplements sont *Hydrobia ulvae*, pour la partie négative de l'axe, et, principalement, *Ampelisca brevicornis*, *Myriochele oculata*, *Siphonoecetes sabatieri*, *Euclymene collaris*, *Nephtys hombergii*, *Poecilochaetus serpens*, *Mediomastus fragilis*, *Clymenura clypeata* et *Prionospio malmgreni*, pour la partie positive de l'axe (**figure 2.3.b** et **tableau 2.2**).

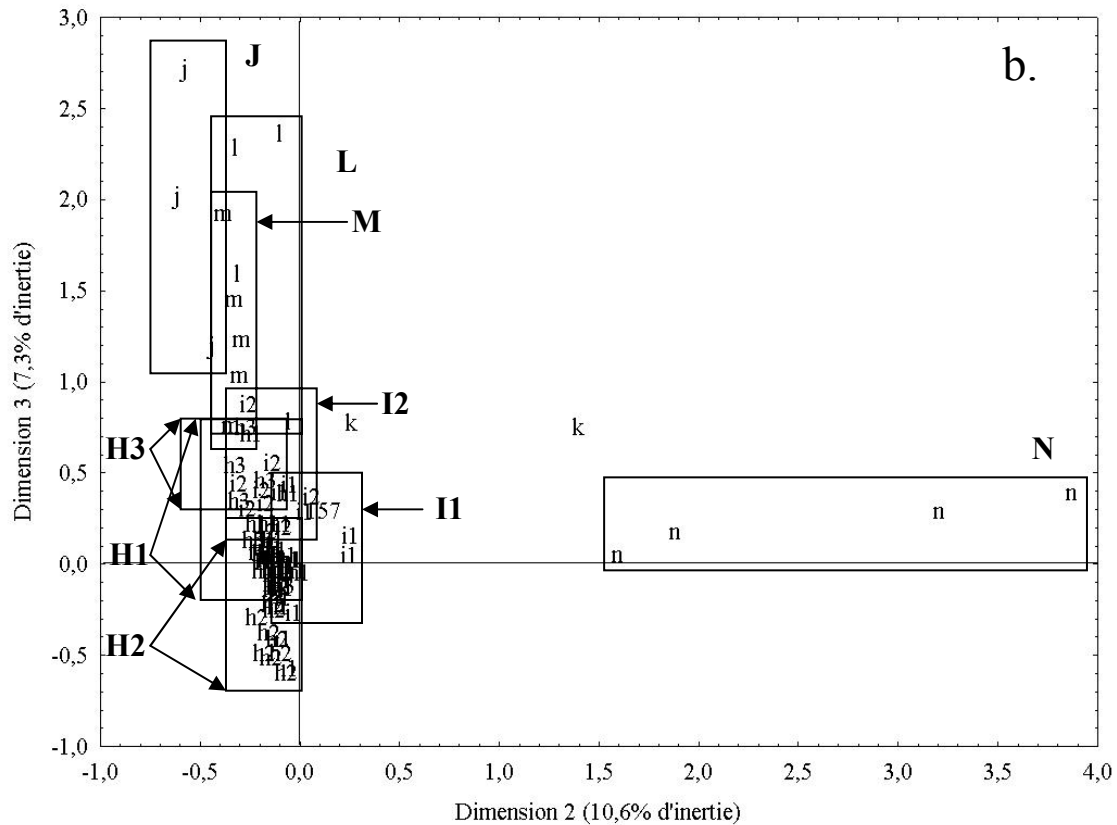
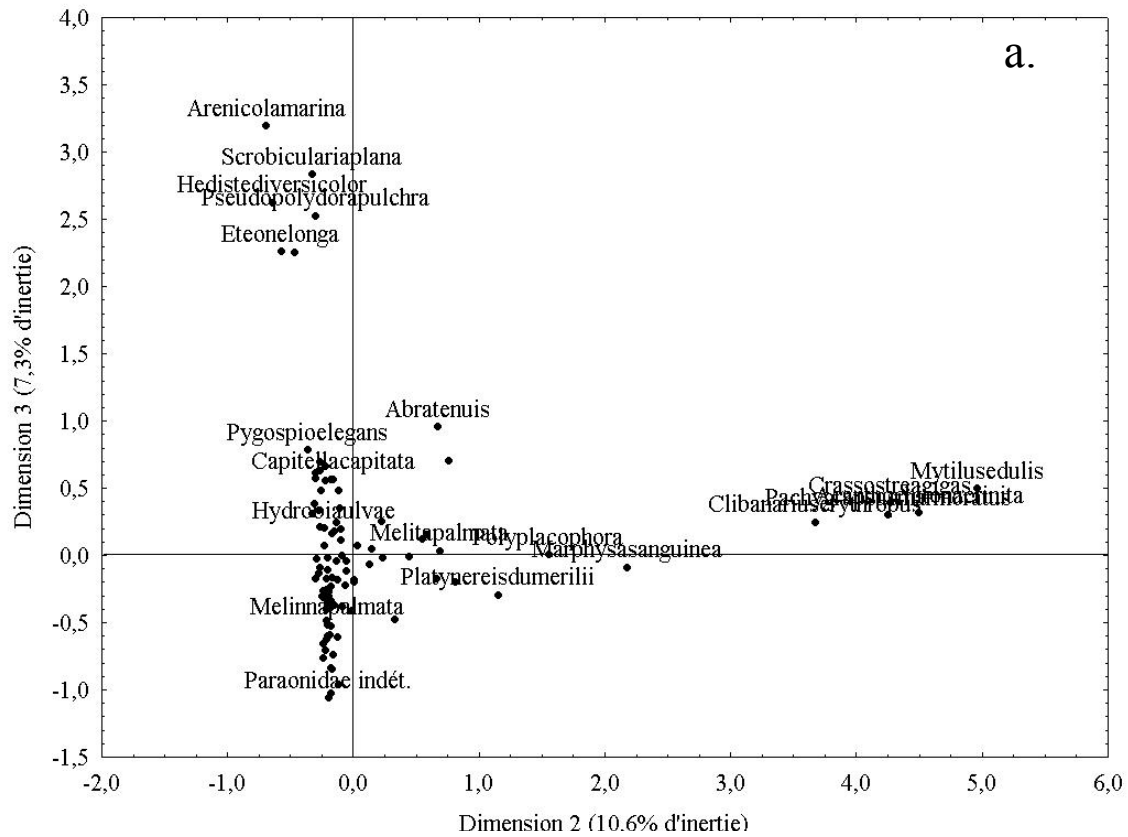


Figure 2.4. Représentation des espèces (a) et des stations (b) dans l'espace des dimensions 2 et 3 de l'Analyse Factorielle des Correspondances. Seules les espèces contributives ont été représentées sur la figure. L'espace représenté par les deux dimensions est le même et permet la représentation des espèces et des stations sur une même figure. Cependant, pour des raisons de clarté, les stations et les espèces sont présentées séparément. Les stations non regroupées par la CAH sont indiquées par la lettre "k".

Tableau 2.2. : Liste des principales espèces contribuant à l'inertie de chacun des axes de l'A.F.C.. Les espèces signalées entre parenthèses ne contribuent pas 'significativement' à l'inertie de l'axe.

axe 1 (coordonnées négatives)	% d'inertie	axe 1 (coordonnées positives)	% d'inertie
<i>Hydrobia ulvae</i>	7,2	<i>Ampelisca brevicornis</i>	11
<i>Littorina littorea</i>	2	<i>Myriochele oculata</i>	5,2
		<i>Siphonoecetes sabatieri</i>	4
		<i>Euclymene collaris</i>	3,8
		<i>Nephtys hombergii</i>	3,7
		<i>Poecilochaetus serpens</i>	3,2
		<i>Mediomastus fragilis</i>	3,1
		<i>Clymenura clypeata</i>	3,1
		<i>Prionospio malmgreni</i>	3,1
		<i>Spio decoratus</i>	2,8
		<i>Euclymene oerstedii</i>	2,8
		<i>Owenia fusiformis</i>	2,7
		<i>Phylo foetida</i>	2,5
		<i>Nassarius reticulatus</i>	2,2
		<i>Notomastus latericeus</i>	2
axe 2 (coordonnées négatives)	% d'inertie	axe 2 (coordonnées positives)	% d'inertie
<i>(Hydrobia ulvae)</i>	(1,1)	<i>Crassostrea gigas</i>	25,7
<i>(Pygospio elegans)</i>	(0,6)	<i>Mytilus edulis</i>	16,9
		<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	12,3
		<i>Acanthochitona crinita</i>	10,6
		<i>Clibanarius erythropus</i>	8,4
		<i>Marphysa sanguinea</i>	4,8
		<i>Polyplacophora</i>	3
		<i>Melita palmata</i>	2,2
		<i>Platynereis dumerilii</i>	2,2
axe 3 (coordonnées négatives)	% d'inertie	axe 3 (coordonnées positives)	% d'inertie
<i>Melinna palmata</i>	2,4	<i>Arenicola marina</i>	13,5
Paraonidae indéterminé	2,4	<i>Scoloplos armiger</i>	11
		<i>Pseudopolydora pulchra</i>	10
		<i>Scrobicularia plana</i>	7
		<i>Hediste diversicolor</i>	4,9
		<i>Pygospio elegans</i>	4,1
		<i>Eteone longa</i>	3,4
		Oligochaeta indéterminé	2,8
		<i>Abra tenuis</i>	2,7
		<i>Capitella capitata</i>	2,6

Le second axe extrait quasiment autant d'inertie que le premier axe (10,6%). Celui-ci met surtout en évidence le peuplement N ainsi que les espèces contribuant à la partie positive de cet axe (**tableau 2.3.**), principalement : *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Acanthochitona crinita*. Finalement, la troisième dimension (7,3% d'inertie extraite) sépare les stations des assemblages J, M et L, I2 et H3 de celles des faciès I1, H1 et H2 (**figure 2.4.a**). Les principales espèces contribuant à la séparation des ces stations sont indiquées dans le **tableau 2.2.** et sur la **figure 2.4.b**. Les espèces contribuant le plus au positionnement des stations dans la partie positive de l'axe 3 sont principalement, *Arenicola*

marina, *Scoloplos armiger*, *Pseudopolydora pulchra* et *Scrobicularia plana*. Les stations situées dans la partie négative de cet axe sont caractérisées par *Melinna palmata* et une espèce indéterminée de polychètes appartenant à la famille des Paraonidae (**tableau 2.2.**).

3.1.3. Analyse Factorielle Discriminante

La première fonction discriminante explique 57% de la variabilité intergroupe (**tableau 2.3.**). Les facteurs les mieux corrélés à cet axe sont la biomasse de *Zostera noltii* ($R_{\text{canonique}}=R_c=0,62$), le niveau hypsométrique ($R_c=0,52$) et la teneur en pélites ($R_c=0,50$). Cette fonction oppose donc les assemblages H1, H2 et, dans une moindre mesure, H3 et L aux autres assemblages (**figure 2.5.a**). Les stations des assemblages H1 et H2 se trouvent toutes dans l'herbier à *Zostera noltii*, sur des sédiments fins avec un taux moyen de particules fines (pélites) supérieur à 50% et sont situées à un niveau hypsométrique moyen supérieur à +2,0 m (**tableau 2.4.**). Les stations de l'assemblage H3 sont également majoritairement (6 stations sur 7) situées dans l'herbier à *Zostera noltii*, à un niveau hypsométrique comparable à celui des deux précédents groupes. Les stations représentatives du peuplement L sont caractérisées par un niveau hypsométrique élevé (supérieur à 2,0 m) et des sédiments fins (teneur moyenne en pélites = 50%) (**tableau 2.4.**). Cependant, ces stations sont dépourvues de végétation.

La seconde fonction discriminante (**tableau 2.3.**) explique 23% de la variabilité intergroupe. Elle oppose les stations des peuplements situés dans la partie interne de la lagune (peuplements J, M et L ; dont les distances au point de référence sont comprises entre 15,9 et 18,1 km) (**figure 2.5.a**) aux assemblages situés dans la partie plus océanique de la lagune (O, I2 et H2 ; distance par rapport au point de référence variant entre 2,9 et 14,4 km) (**tableau 2.4.**). Les stations de l'assemblage H2 sont également caractérisées par de plus fortes biomasses de zostères ($R_c=0,51$) que l'assemblage H3 (valeurs médianes, 391 g (ps).m⁻² contre 121 g (ps).m⁻² pour H2 et H3, respectivement) (**figure 2.5.a**).

La troisième fonction discriminante n'explique que 11% de la variabilité intergroupe (**tableau 2.3.**). Cet axe oppose le groupe N dont les sédiments présentent un important taux de sables fins (entre 22 et 82 %) (**figure 2.5.b**) aux groupes de stations représentatives des peuplements J, M et O dont les sédiments sont caractérisés par un taux de sables moyens toujours supérieur à 70 % (**tableau 2.4.**).

Les fonctions discriminantes 4, 5 et 6 n'expliquent qu'une faible partie de la discrimination ($\leq 4\%$) et n'ont donc pas été prises en compte (**tableau 2.3.**).

Tableau 2.3. : Résultats de l'Analyse Discriminante Multiple. Les colonnes en grisé indiquent les fonctions non prises en compte dans l'analyse du fait de leur très faible participation à la discrimination. * la distance à l'océan correspond à la distance des différentes stations par rapport au point de référence de la figure 1.2..

fonctions discriminantes	1	2	3	4	5	6
% de discrimination expliqué	57	23	11	4	3	1
R canonique	0,941	0,871	0,767	0,574	0,527	0,386
Chi ²	371,9	224,9	128,2	67,9	40,8	18,70
ddl	70	54	40	28	18	10
niveau de significativité	p< 0,001	p< 0,001	p< 0,001	p< 0,001	p< 0,01	p<0,05
Corrélations des variables aux fonctions discriminantes						
niveau tidal	0,52	-0,19	0,15	-0,41	-0,16	0,40
distance à l'océan*	0,36	-0,65	-0,13	0,56	0,28	-0,13
% pélites	0,50	0,21	-0,13	0,35	-0,51	-0,32
% sables fins	-0,15	0,12	-0,64	0,00	0,41	-0,01
% sables moyens	-0,42	-0,29	0,72	-0,22	0,13	0,17
% sables grossiers	-0,30	-0,32	0,40	-0,76	0,07	-0,11
biomasse de <i>Z. noltii</i>	0,62	0,51	0,24	-0,14	0,51	-0,11

Tableau 2.4. : Tableau synthétique des caractéristiques environnementales des différents assemblages.⁶

Assemblages		niv. (m)	dist. (km)	méd. (μm)	% pél,	% stf	% sf	% sm	% sg	B Zn
Peuplement H										
Faciès H1	max	2,9	18 334	269	87	33	28	68	6	610
	min	1,0	10 445	17	16	2	2	1	0	40
	med	2,4	15 666	25	74	14	6	4	0	246
Faciès H2	max	2,5	14 418	131	71	23	37	26	0	567
	min	1,5	8 654	24	23	15	8	6	0	265
	med	2,3	10 827	42	59	19	13	11	0	391
Faciès H3	max	2,5	17 556	169	72	26	60	35	7	224
	min	0,7	10 690	27	7	6	7	3	0	0
	med	2,0	15 175	54	51	18	18	8	0	121
Peuplement I										
Faciès I1	max	1,3	17 361	360	68	41	54	79	20	0
	min	0,5	9 983	12	3	0	5	1	0	0
	med	0,6	12 871	161	23	15	16	37	1	0
Faciès I2	max	1,6	11 156	355	45	12	49	79	18	0
	min	0,2	3 828	86	6	1	8	27	0	0
	med	0,6	9 084	256	14	7	21	62	2	0
Peuplement J										
	max	3,0	18 115	378	5	0	8	79	22	0
	min	1,0	17 747	341	1	0	6	73	12	0
	med	3,0	18 000	362	3	0	7	78	16	0
Peuplement L										
	max	2,7	18 207	350	69	20	9	73	19	0
	min	1,9	16 000	25	6	0	4	10	0	0
	med	2,6	17 428	46	56	12	7	21	3	0
Peuplement M										
	max	2,0	18 121	387	12	2	17	80	20	0
	min	0,4	15 950	301	1	0	2	70	9	0
	med	1,6	17 207	340	2	0	10	78	9	0
Peuplement N										
	max	1,5	13 985	175	46	34	82	14	3	0
	min	1,0	11 931	66	5	7	22	2	0	0
	med	1,2	12 388	145	11	20	58	5	2	0
Peuplement O										
	max	1,5	11 219	408	1	0	6	94	25	0
	min	0,5	2 922	326	0	0	1	74	4	0
	med	0,9	3 921	383	1	0	4	78	20	0

⁶ niveau hypsométrique (niv.), distance au point de référence (dist.) (cf figure 1.2.), médiane du sédiment (méd.), pélites (pél.), sables très fins (stf), sables fins (sf), sables moyens (sm), sables grossiers (sg), biomasse (g(ps).m⁻²) de *Zostera noltii* (B Zn).

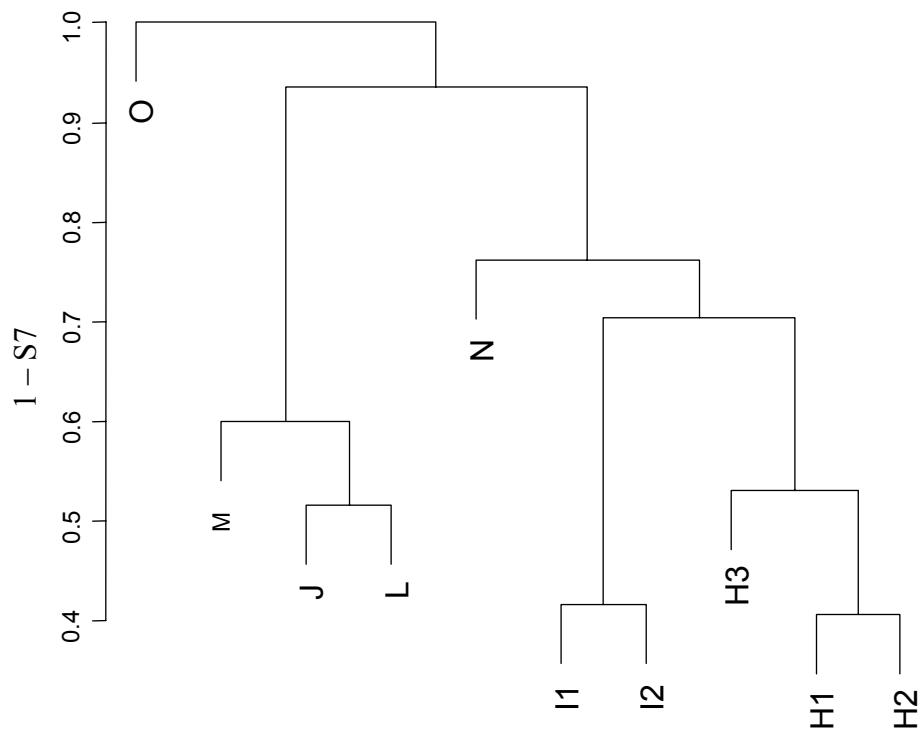


Figure 2.6. Classification Ascendante Hiérarchique (lien complet) des différents peuplements et faciès en fonction des espèces présente au sein des différents assemblages (données de présence/absence). La distance entre profils est estimé par la valeur $(1 - \text{coefficient de communauté de Jaccard } (S_7))$.

H (Peuplement des herbiers à *Z. noltii*)

H1 (faciès des herbiers à *Z. noltii* interne ou de haut niveau)

H2 (faciès des herbiers à *Z. noltii* océanique de niveau moyen)

H3 (faciès des herbiers à *Z. noltii* à faible végétation)

I (Peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux)

I1 (faciès des vases sableuses de bas niveau)

I2 (faciès des sables vaseux de bas niveau)

J (peuplement des sables à *A. marina*)

L (peuplement des vases à *S. plana*)

M (peuplement des sables deltaïques internes)

N (peuplement des récifs d'huîtres *C. gigas*)

O (peuplement des sables océaniques instables)

3.2. Caractérisation des peuplements de macrofaune benthique et de leurs faciès

3.2.1. Affinités qualitatives entre les assemblages

La structure du dendrogramme de la **figure 2.6.** montre que les peuplements, selon le critère du coefficient de similarité de Jaccard, peuvent être partitionnés en trois principaux ensembles. Le peuplement O ne possède que très peu d'espèces en commun avec les autres assemblages et forme donc un peuplement bien individualisé. Un second ensemble est formé par les peuplements M, J et L. Les faciès H1, H2 et H3 d'une part, et les faciès I1 et I2, d'autre part, forment deux sous-ensembles auxquels se rattache le peuplement N. La structure de ce dendrogramme diffère de celle produite par la CAH basée sur la distance du χ^2 par la position du peuplement N. Celui-ci possède davantage d'espèces en commun avec les peuplements H et I qu'avec les peuplements M, J et L.

3.2.2. Peuplements et faciès de la macrofaune du domaine intertidal

A partir de la structure des dendrogrammes issus de la CAH des stations selon le critère du χ^2 (**figure 2.2.**), de la classification des assemblages selon le coefficient de similarité de Jaccard (**figure 2.6.**) et de l'identification des facteurs environnementaux structurant le macrobenthos du domaine intertidal (**figure 2.5.** et **tableaux 2.3. & 2.4.**), les peuplements et leurs différents faciès sont précisés sur le tableau suivant (**tableau 2.5.**).

Tableau 2.5. : Liste des peuplements et faciès de la macrofaune du domaine intertidal.

Peuplements et faciès
PEUPLEMENT DES HERBIERS A <i>ZOSTERA NOLTII</i> (H)
- faciès océanique de niveau moyen (H2)
- faciès interne ou de haut niveau (H1)
- faciès à végétation peu développée (H3)
PEUPLEMENT DES SABLES VASEUX ET VASES SABLEUSES DES BAS NIVEAUX (I)
- faciès des sables vaseux (I2)
- faciès des vases sableuses (I1)
PEUPLEMENT DES SABLES DELTAÏQUES (M)
PEUPLEMENT DES SABLES OCEANIQUES INSTABLES (O)
PEUPLEMENT DES RECIFS D'HUITRES <i>CRASSOSTREA GIGAS</i> (N)
PEUPLEMENT DES SABLES A <i>ARENICOLA MARINA</i> (J)
PEUPLEMENT DES VASES A <i>SCROBICULARIA PLANA</i> (L)

Une cartographie des peuplements et faciès de la macrofaune intertidale est présentée sur la **figure 2.7.** Afin de faciliter la lecture du manuscrit, un document synthétique reprenant la dénomination et la localisation spatiale des différents peuplements et faciès est fourni sur un document adjoint au manuscrit.

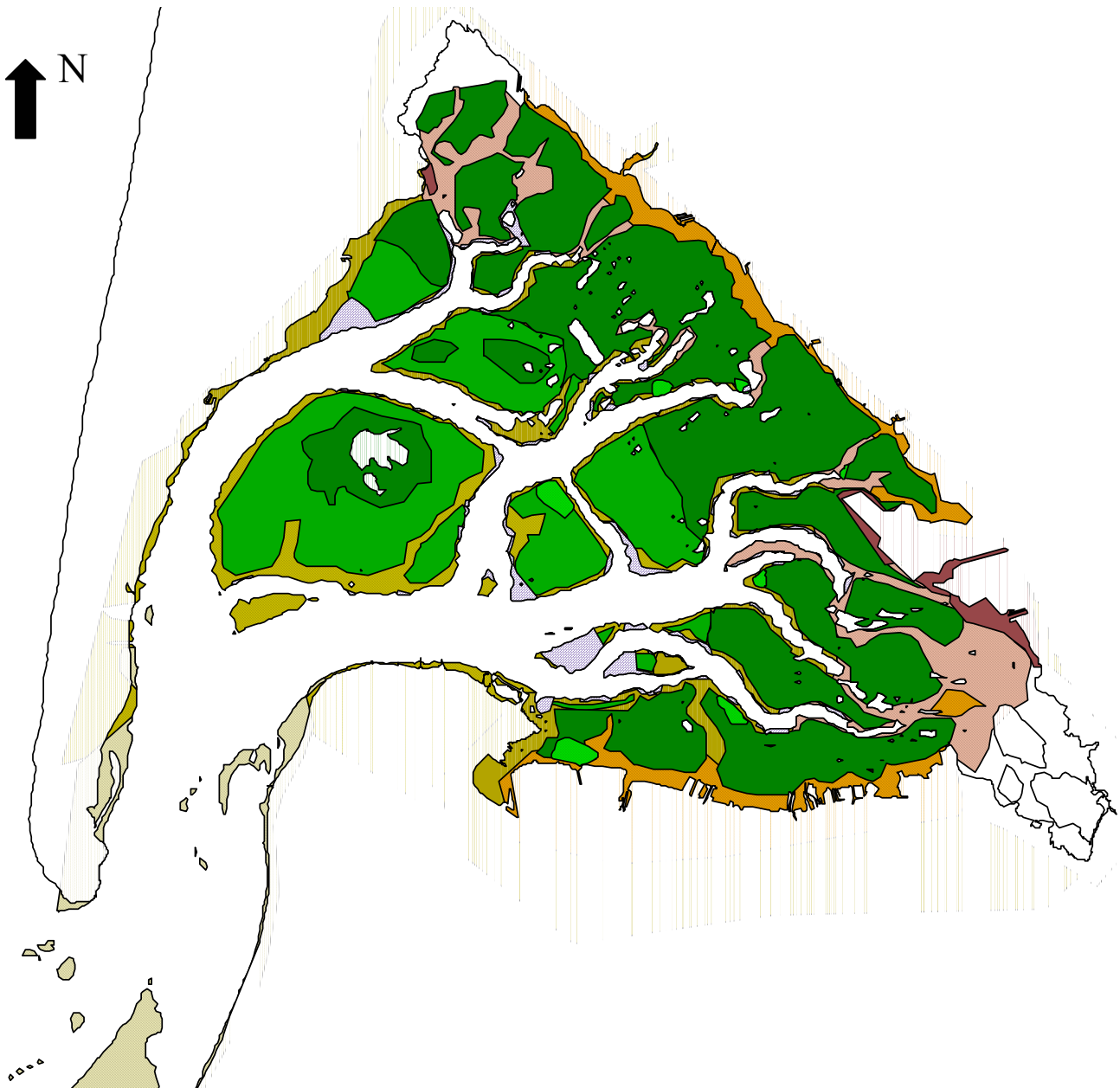


Figure 2.7. : Cartographie des peuplements benthiques et de leurs faciès identifiés en zone intertidale

Légende

H (peuplement des herbiers à *Z. noltii*)

- H1 (faciès interne ou de ht niveau)
- H2 (faciès océanique de niveau moyen)
- H3 (faciès à faible végétation)

J (peuplement des sables à *A. marina*)

M (peuplement sables deltaïques internes)

O (sables océaniques instables)

L (peuplement des vases à *Scrobicularia plana*)

I (peuplement des sables vaseux et vases sableuse des bas niveaux)

I2 (faciès des sables vaseux)

I1 (faciès des vases sableuses)

3.2.3. Caractéristiques quantitatives des assemblages

Selon l'assemblage considéré, les abondances varient entre 24 000 individus.m⁻² (faciès H1) et 100 ind.m⁻² (peuplement O). Trois niveaux d'abondances (**figure 2.8.**) peuvent être discernés au sein des différents assemblages : la macrofaune est très abondante (> 5 000 ind.m⁻², en moyenne) dans les stations des assemblages H1, H2 et N ; modérément abondante (entre 2 000 et 5 000 ind.m⁻², en moyenne) dans les stations des assemblages H3, I1, I2, J et L et faiblement abondante (< 500 ind.m⁻², en moyenne) au niveau des peuplements M et O (**figure 2.8.**).

En terme de biomasses (**figure 2.9.**), les plus fortes valeurs ont été mesurées dans le peuplement N (récifs d'huîtres), avec 205 g (pssc).m⁻². Des biomasses significativement plus faibles mais qui restent importantes ont été mesurées dans les faciès H1 et H2 ; elles sont, en moyenne, supérieures à 14 g (pssc).m⁻² (**figure 2.9.**). Enfin, l'ensemble des autres assemblages présente des biomasses plus faibles (généralement inférieures à 10 g (pssc).m⁻², en moyenne) (**figure 2.9.**). Celle-ci est particulièrement faible au niveau du peuplement des sables océaniques instables (O).

La densité d'espèces (nombre d'espèces par station (0,09m²)) diffère significativement entre les assemblages. Elle est importante au niveau des assemblages H2, N et I1 avec, en moyenne, 28 à 38 taxons par station (**figure 2.10.**). Des densités d'espèces plus modérées ont été retrouvées dans les faciès H1 et I2 (28 taxons par station, en moyenne) ; enfin, les densités d'espèces mesurées dans les autres assemblages (H3, J, L, M et O) sont nettement inférieures, avec en moyenne 5 à 19 espèces différentes par station (**figure 2.10.**).

L'analyse comparée des courbes aire – espèces cumulées (**figure 2.11.**) confirme l'existence de trois degrés de diversité. Cependant, elle indique une hiérarchisation légèrement différente des assemblages selon ce critère. En particulier, la richesse spécifique des peuplements est maximale au niveau de H2, I1 et N et les plus faibles richesses spécifiques sont représentées par les peuplements J, L, M et O. Le faciès H3, malgré une densité moyenne d'espèces nettement plus faible (19 espèces par station) que celle des deux faciès H1 et I2 à densité spécifique intermédiaire (28 espèces, en moyenne) est potentiellement aussi riche que ces deux assemblages (**figure 2.11.**).

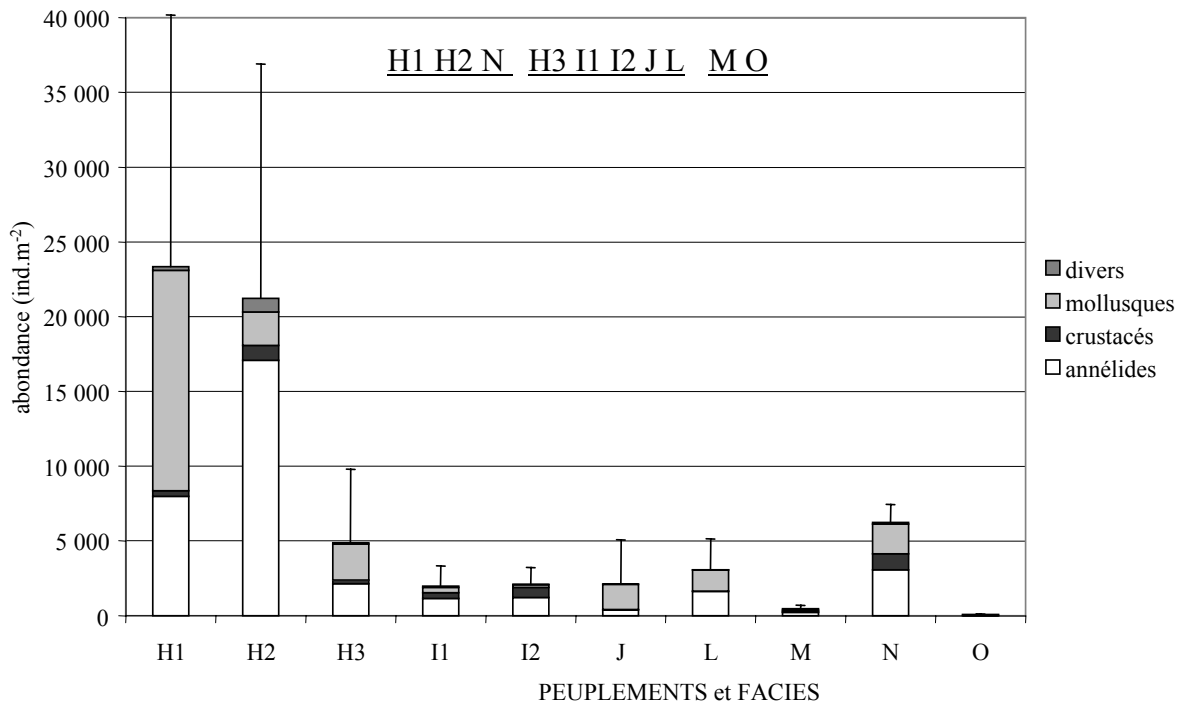


Figure 2.8. Abondances moyennes (individus.m⁻² ± écart-type) de la macrofaune en fonction des grands groupes zoologiques (mollusques, crustacés, annélides et divers) au sein des différents peuplements et faciès identifiés par la CAH.

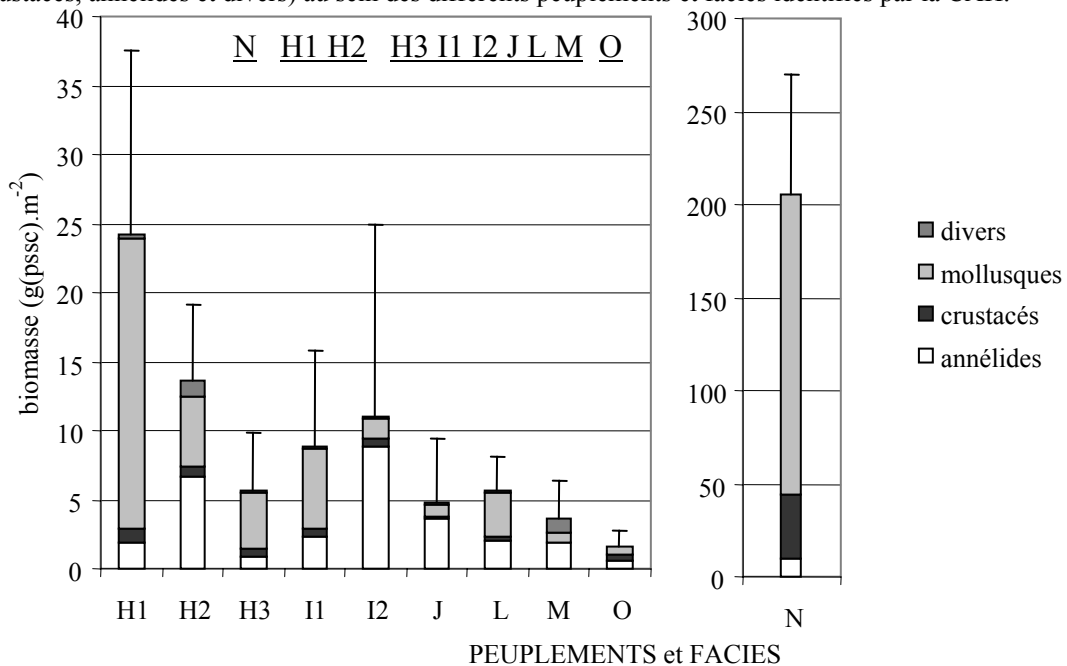


Figure 2.9. Biomasses moyennes (g (pssc).m⁻² ± écart-type) de la macrofaune en fonction des grands groupes zoologiques (mollusques, crustacés, annélides et divers) au sein des différents peuplements et faciès identifiés par la CAH. Par souci de clarté, les biomasses du peuplement N ont été représentées sur une échelle différente.

H (Peuplement des herbiers à *Z. noltii*)

H1 (faciès des herbiers à *Z. noltii* interne ou de haut niveau)

H2 (faciès des herbiers à *Z. noltii* océanique de niveau moyen)

H3 (faciès des herbiers à *Z. noltii* à faible végétation)

I (Peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux)

I1 (faciès des vases sableuses de bas niveau)

I2 (faciès des sables vaseux de bas niveau)

J (peuplement des sables à *A. marina*)

L (peuplement des vases à *S. plana*)

M (peuplement des sables deltaïques internes)

N (peuplement des récifs d'huîtres *C. gigas*)

O (peuplement des sables océaniques instables)

3.2.4. Description et organisation des peuplements et faciès de la macrofaune benthique intertidale

La macrofaune des différents assemblages est décrite à travers la définition d'espèces caractéristiques. Les espèces caractéristiques de chaque groupe ont été définies comme étant contributives et constantes dans les stations représentatives de l'assemblage considéré. Les caractéristiques de la faune de chaque assemblage sont décrites dans la présente section en relation avec les caractéristiques de l'environnement. La composition faunistique des différents peuplements et faciès du domaine intertidal est présentée sur le **tableau 2.6.**

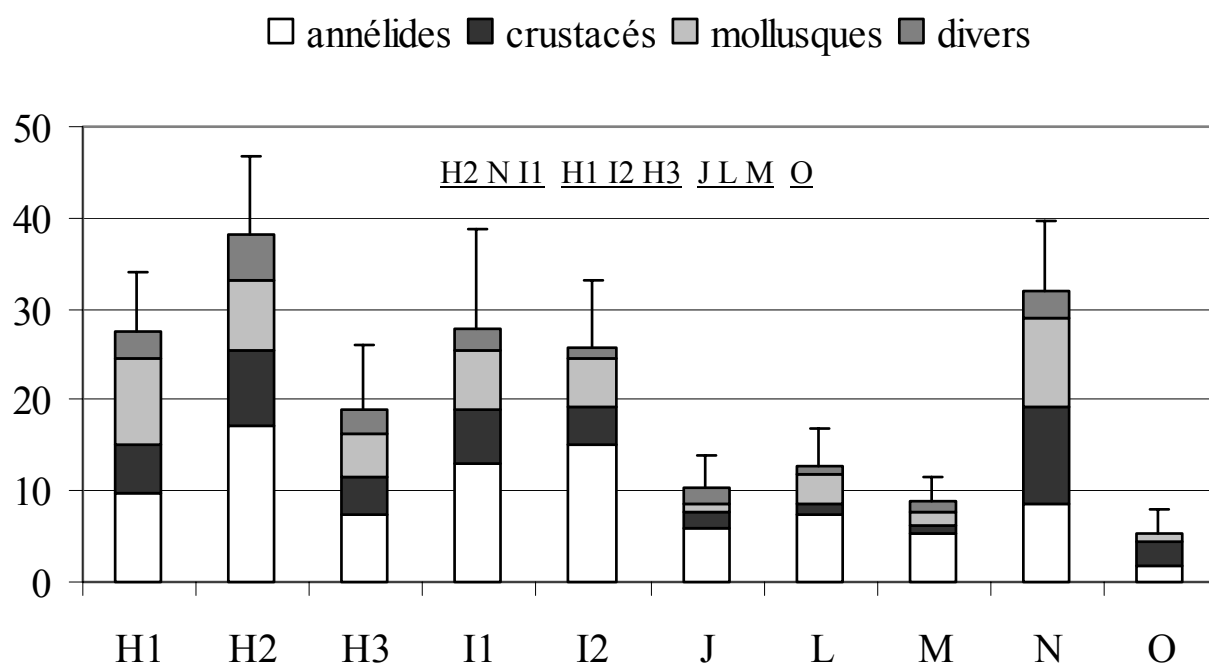


Figure 2.10. Densités moyennes d'espèces (nombre d'espèces par station (0,09 m²)) de la macrofaune au sein des stations des différents peuplements et faciès identifiés par la CAH.

H (Peuplement des herbiers à *Z. noltii*)

H1 (faciès des herbiers à *Z. noltii* interne ou de haut niveau)

H2 (faciès des herbiers à *Z. noltii* océanique de niveau moyen)

H3 (faciès des herbiers à *Z. noltii* à faible végétation)

I (Peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux)

I1 (faciès des vases sableuses de bas niveau)

I2 (faciès des sables vaseux de bas niveau)

J (peuplement des sables à *A. marina*)

L (peuplement des vases à *S. plana*)

M (peuplement des sables deltaïques internes)

N (peuplement des récifs d'huîtres *C. gigas*)

O (peuplement des sables océaniques instables)

Tableau 2.6. : Rang d'abondances (r) et Abondances (n) des espèces (nombre d'individus par m² ± écart-type; *et*) de la macrofaune benthique constantes dans au moins un des différents assemblages identifiés par la Classification Ascendante Hiérarchique. L'abondance n'est donnée que pour les espèces *constantes* dans l'assemblage considéré. Dans le cas contraire, la mention "c" indique que l'espèce est seulement "commune " dans l'assemblage et "-" indique que l'espèce est peu commune ou rare dans l'assemblage considéré. Les espèces contributives sont indiquées en gras.

ASSEMBLAGES	Peuplement des herbiers à <i>Zostera noltii</i>									Peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux						Peuplement des sables à <i>Arenicola marina</i>			Peuplement des vases à <i>Scrobicularia plana</i>			Peuplement des sables deltaïques			Peuplement des récifs d'huîtres			Peuplement des sables océaniques instables								
	Faciès H1			Faciès H2			Faciès H3			Faciès I1			Faciès I2			J			L			M			N			O								
espèces	r	n	et	r	n	et	r	n	et	r	n	et	r	n	et	r	n	et	r	n	et	r	n	et	r	n	et	r	n	et	r	n	et	r	n	et
<i>Hydrobia ulvae</i>	1	13654	8941	4	567	1022	1	2206	5583	-	-	-	-	-	-	1	1652	2784	2	217	2106	c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tubificoides benedeni</i>	2	6438	10820	2	11744	15227	7	97	161	4	78	95	4	93	157	c	-	-	1	592	609	7	20	23	4	258	1221	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heteromastus filiformis</i>	3	698	673	1	2097	1305	3	478	450	2	126	104	3	147	120	-	-	-	c	-	-	-	-	-	2	428	334	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Abra ovata</i>	4	504	654	11	178	1621	4	133	191	-	-	-	15	16	19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Idotea chelipes</i>	5	140	130	18	44	413	5	124	242	c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aphelochaeta marioni</i>	6	126	268	10	222	173	c	-	-	1	243	651	c	-	-	c	-	-	c	-	-	c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nemertinea	7	108	132	8	264	171	c	-	-	9	41	41	c	-	-	8	7	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	31	25	-	-	-	-	-	-
<i>Bittium reticulatum</i>	8	107	232	7	276	407	-	-	-	c	-	-	c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	c	-	-	-	-	-	-	-	-
Oligochètes indéterminés	9	107	191	-	-	-	c	-	-	-	-	-	-	-	-	c	-	-	4	72	78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Littorina littorea</i>	10	99	157	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	347	295	-	-	-
<i>Rissoa labiosa</i>	11	93	147	c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Streblospio shrubsolii</i>	12	60	121	26	19	23	c	-	-	-	-	-	-	-	-	c	-	-	c	-	-	c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pyramidellidae	13	59	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Melita palmata</i>	14	57	89	c	-	-	-	-	-	c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	347	295	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i>	15	50	93	14	131	242	-	-	-	c	-	-	-	-	-	c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Notomastus latericeus</i>	16	48	90	c	-	-	-	-	-	14	11	127	5	81	72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	c	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Perioculodes longimanus</i>	17	39	59	c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	c	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Capitella capitata</i>	18	39	52	12	170	282	c	-	-	-	-	-	c	-	-	3	52	71	3	128	94	c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parvicardium exiguum</i>	19	31	45	19	44	44	-	-	-	12	29	36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glycera sp.</i>	20	29	34	16	89	77	c	-	-	10	34	28	17	12	13	c	-	-	-	-	-	4	33	28	14	39	37	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Chapitre 2 : Structure des peuplements macrozoobenthiques

<i>Gibbula umbilicalis</i>	21	27	28	25	20	26		-			-									6	144	92				
<i>Ruditapes philippinarum</i>	22	21	148		c		8	17	18		c		10	37	83				-	6	20	28		c		
<i>Carcinus maenas</i>	23	19	20	24	22	20		c			c			-					c				13	42	34	
<i>Nephtys hombergii</i>		-			c			-		13	24	24	12	25	20				-		-			-		
<i>Siphonocetes sabatieri</i>					-					6	66	62		c										-		
<i>Ampelisca brevicornis</i>					-			-		7	63	60	1	417	346									-		
<i>Prionospio malmgreni</i>		-			c						c		7	52	71									-		
<i>Nassarius reticulatus</i>		-			-			c		11	29	31	13	22	19								21	11	9	-
<i>Phylo foetida</i>											-		16	15	21						-					
<i>Spio decoratus</i>		-			c			-			c		6	53	53					5	22	18			-	
<i>Euclymene oerstedii</i>					c						c			c												
<i>Clymenura clypeata</i>		-		9	248	562		-		3	88	108		c												
<i>Myriochele oculata</i>		-			c			-			c		2	370	639											
<i>Euclymene collaris</i>											-		8	48	69											
<i>Owenia fusiformis</i>		-			c			-			c		9	38	50											
<i>Mediomastus fragilis</i>													11	35	36											
<i>Crassostrea gigas</i>																							1	1369	786	
<i>Mytilus edulis</i>																							5	186	190	
<i>Platynereis dumerilii</i>		-			c			-			c			-									7	142	191	
<i>Acanthochitona crinita</i>																							9	67	33	
<i>Marphysa sanguinea</i>		-			c						-			-									10	64	53	
<i>Clibanarius erythropus</i>		-									-												11	56	20	
<i>Polyplacophora indéterminé</i>		-			-			-			c			-									12	47	32	
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>		-																					22	11	99	
<i>Abra tenuis</i>		-			c			-			c						6	11	140				16	33	29	
<i>Pseudopolydora pulchra</i>		-									c			-							c					

a. Le peuplement des herbiers à *Zostera noltii* (peuplement H)

Les stations échantillonnées dans l'herbier à *Zostera noltii* forment un sous-ensemble bien individualisé par sa macrofaune (**figures 2.2. & 2.6.**), elles sont représentatives du peuplement des herbiers à *Zostera noltii* (peuplement H) qui s'étend sur la grande majorité (66%) du domaine intertidal (**figure 2.7.**). Certaines espèces sont en effet assez typiques de l'ensemble de ces herbiers dans lesquels elles sont à la fois constantes et préférantes, électives ou exclusives ; c'est le cas de *Rissoa labiosa*, *Littorina littorea*, *Idotea chelipes*, *Gibbula umbilicalis*, *Abra ovata* ainsi que des larves de chironomes. La majorité de ces espèces (sauf *Abra ovata*) est vraisemblablement liée à la présence de végétation épiphyte (macroalgues et surtout microalgues) des zostères, la plante elle-même étant considérée comme pas ou peu consommée par la macrofaune benthique (Kikuchi, 1980 ; van Monfrans *et al.*, 1984 ; Duffy *et al.*, 2003). Cependant, toutes les espèces communément retrouvées dans les différents faciès du peuplement de ces herbiers n'y sont pas strictement inféodées. La faune est en effet principalement composée d'espèces à régime trophique dépositore, communes dans les zones où le sédiment est riche en particules fines (polychètes des familles Capitellidae et Spionidae, *Hydrobia ulvae*, oligochètes,...). Cette faune y est particulièrement abondante (plusieurs milliers d'individus par m²) en corrélation avec la très forte teneur en matière organique du sédiment.

Malgré un noyau d'espèces communes (**figure 2.6.**), la macrofaune des herbiers n'est pas homogène, comme l'indique la Classification Ascendante Hiérarchique (**figure 2.2.**). Trois faciès du peuplement ont été distingués au niveau des herbiers : H1, H2 et H3. Ces différents faciès s'individualisent en fonction des conditions biotiques et abiotiques du milieu.

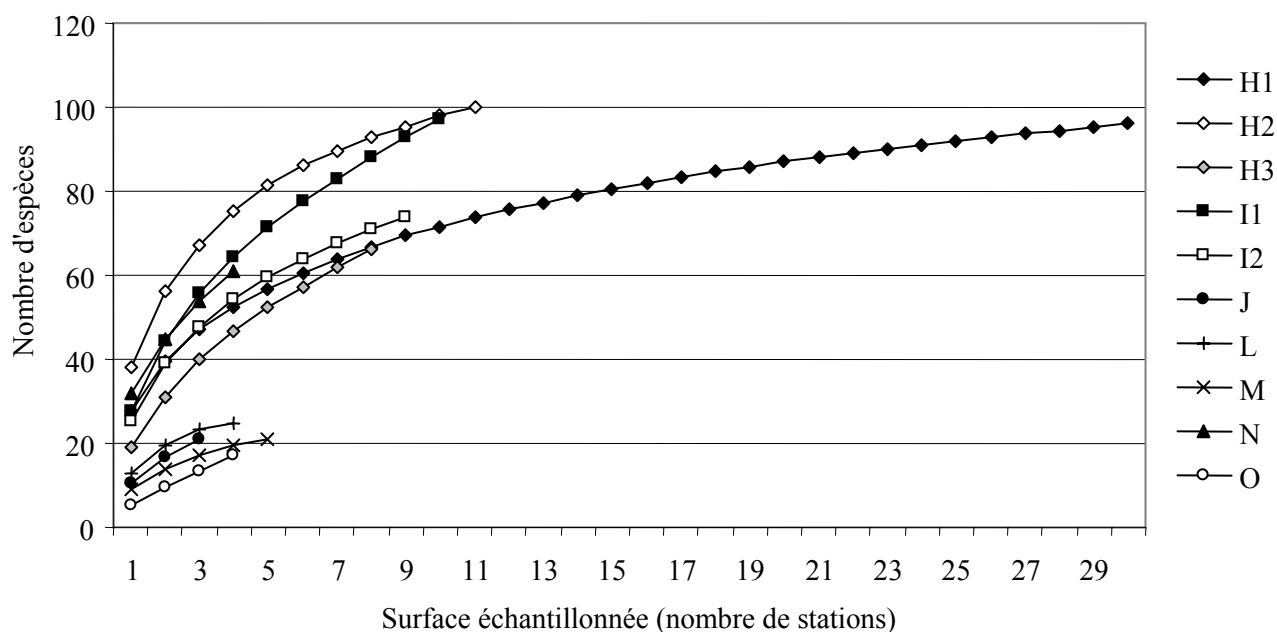


Figure 2.11. Courbes Aire – Espèces cumulées représentant, par peuplement ou faciès, la relation entre le nombre d’espèces cumulé en fonction du nombre de stations échantillonnées. Cette courbe a été obtenue après permutation des stations.

H (Peuplement des herbiers à *Z. noltii*)

H1 (faciès des herbiers à *Z. noltii* interne ou de haut niveau)

H2 (faciès des herbiers à *Z. noltii* océanique de niveau moyen)

H3 (faciès des herbiers à *Z. noltii* à faible végétation)

I (Peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux)

I1 (faciès des vases sableuses de bas niveau)

I2 (faciès des sables vaseux de bas niveau)

J (peuplement des sables à *A. marina*)

L (peuplement des vases à *S. plana*)

M (peuplement des sables deltaïques internes)

N (peuplement des récifs d’huîtres *C. gigas*)

O (peuplement des sables océaniques instables)

Rang	Densité d’espèces	Aire-Espèces cumulées
1	H1	I1
2	N	H2
3	I1	N
4	H1	I2
5	I2	H3-H1
6	H3	H1-H3
7	L	L
8	J	J
9	M	M
10	O	O

Le faciès des herbiers à *Zostera noltii* internes ou de haut niveau (faciès H1)

Ce faciès du peuplement des herbiers à *Zostera noltii* est représenté dans 30 stations (**figure 2.2.**) situées dans la partie interne de la lagune et sur les hauts niveaux (supérieurs à 2,5 m) de la partie océanique de l'herbier. L'abondance de la macrofaune y est maximale (23 344 ind.m⁻², en moyenne). Elle est dominée par deux espèces : le gastéropode *Hydrobia ulvae* et, dans une moindre mesure par l'oligochète *Tubificoides benedeni*. La biomasse y est également importante (24 g (pssc).m⁻², en moyenne) (**figure 2.9.**). Celle-ci est principalement liée à *Hydrobia ulvae* et *Ruditapes philippinarum* (palourde japonaise) qui représentent, à elles seules, plus de 70% de la biomasse totale. La densité d'espèces est modérée (28 espèces par station, en moyenne) (**figure 2.8.**).

Tableau 2.7. : Synthèse des principales caractéristiques du faciès H1. H' : indice de Shannon, J' : indice d'équitabilité. Les écart-types sont donnés entre parenthèses.

Faciès H1
(Faciès des herbiers à <i>Zostera noltii</i> internes ou de haut niveau)
30 stations
Espèces caractéristiques : <i>Hydrobia ulvae</i> , <i>Littorina littorea</i> , <i>Notomastus latericeus</i> , <i>Melita palmata</i> , <i>Capitella capitata</i> .
Espèces dominantes (Abondance) : <i>Hydrobia ulvae</i> (13654 ind.m ⁻²), <i>Tubificoides benedeni</i> (6438 ind.m ⁻²)
Ha' (abondance) : 1,6 (±0,7) / Ja' (abondance) : 0,3 (±0,1)
Espèces dominantes (Biomasse) : <i>Hydrobia ulvae</i> (37%), <i>Ruditapes philippinarum</i> (35%)
Hb' (biomasse) : 2,0 (±0,7) / Jb' (biomasse) : 0,4 (±0,1)
Abondance totale : 23344 (±16839) ind.m ⁻²
Biomasse totale : 24 g(pssc).m ⁻² (±13)
Densité spécifique moyenne (nombre total d'espèces) : 28 (±7) (96)
Type d'habitat : herbier à petites zostères, sédiment entre sables fins et vases, situé à plus de 10 km du point de référence. Ce faciès caractérise également les zones de haut niveau hypsométrique (supérieur au niveau de mi-marée (+ 2,5 m)).

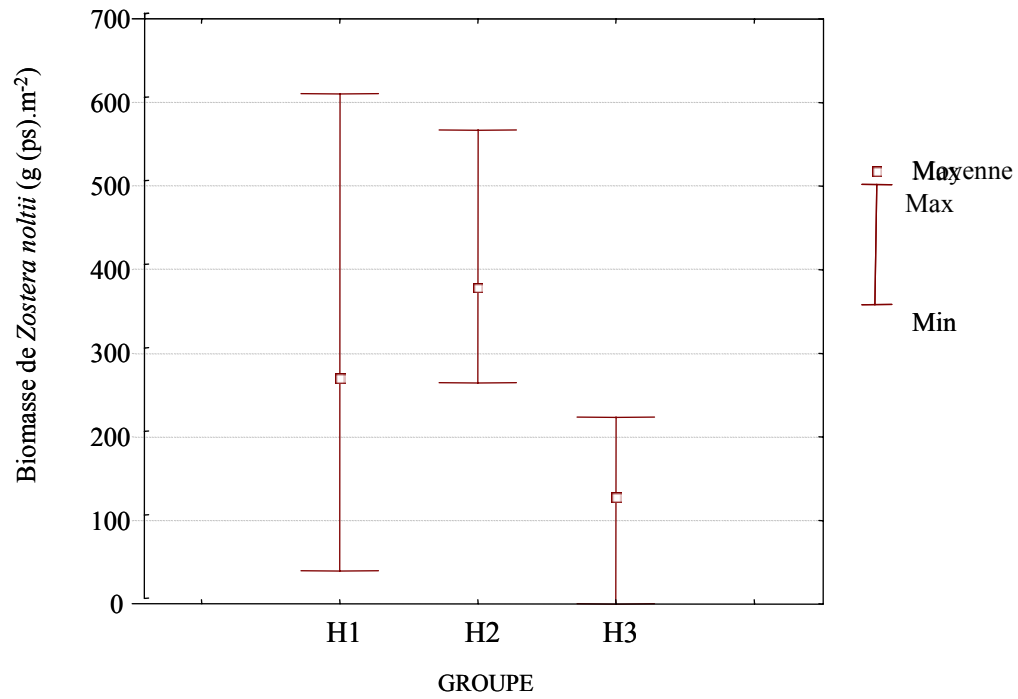


Figure 2.12. Biomasses moyennes (g (ps).m⁻²), maximale et minimale de *Zostera noltii* dans les stations des groupes H1, H2 et H3.

Le faciès des herbiers à *Zostera noltii* océaniques de niveau moyen (faciès H2)

Il caractérise la macrofaune des herbiers à *Zostera noltii* situés dans la partie océanique de la lagune (**figure 2.7.**), et en-dessous du niveau de mi-marée.

D'un point de vue qualitatif, il se distingue des deux autres faciès de l'herbier par la dominance numérique et pondérale des annélides (**tableau 2.8.**). Les trois principales espèces dominant l'abondance sont *Tubificoides benedeni*, *Heteromastus filiformis* et *Melinna palmata*. Ce faciès est en particulier caractérisé par la constance de trois espèces d'annélides polychètes : *Clymenura clypeata*, *Melinna palmata* et une espèce de Paraonidae, absentes ou peu communes dans les zones d'herbiers plus internes ou de haut niveau (faciès H1).

D'un point de vue quantitatif, ce faciès se distingue par une densité d'espèces élevée (38 espèces par station, en moyenne) par rapport aux autres faciès du peuplement des herbiers à *Z. noltii* (**figure 2.10.**). L'abondance est très élevée et du même ordre que celle du faciès H1 (21 229 ind.m⁻²). La biomasse de la macrofaune reste également élevée et comparable à celle du faciès des herbiers internes ou de haut niveau (H1) (**figure 2.9.**).

Tableau 2.8. : Synthèse des principales caractéristiques du faciès H2. H' : indice de Shannon, J' : indice d'équitabilité. Les écart-types sont donnés entre parenthèses.

Faciès H2
(Faciès des herbiers à <i>Zostera noltii</i> océaniques de niveau moyen)
11 stations
Espèces caractéristiques : <i>Clymenura clypeata</i> , <i>Hydrobia ulvae</i> , <i>Capitella capitata</i> , <i>Melinna palmata</i> , Paraonidae indéterminé
Espèces dominantes (Abondance) : <i>Tubificoides benedeni</i> (11744 ind.m ⁻²), <i>Heteromastus filiformis</i> (2097 ind.m ⁻²), <i>Melinna palmata</i> (1107 ind.m ⁻²)
Ha' (abondance) : 2,8 (±0,9) / Ja' (abondance) : 0,3 (±0,2)
Espèces dominantes (Biomasse) : <i>Glycera</i> spp. (11%), <i>Melinna palmata</i> (9%), <i>Heteromastus filiformis</i> (8%), <i>Tubificoides benedeni</i> (8%), <i>Cerastoderma edule</i> (8%), <i>Marphysa sanguinea</i> (5%), <i>Ruditapes philippinarum</i> (5%)
Hb' (biomasse) : 3,3 (±0,4) / Jb' (biomasse) : 0,6 (±0,1)
Abondance totale : 21229 (±15680) ind.m ⁻²
Biomasse totale : 14 g(pssc).m ⁻² (±5)
Densité spécifique moyenne (nombre total d'espèces) : 38 (±9) (100)
Type d'habitat : herbier à petites zostères, sédiment entre sables fins et vases, situés à moins de 14 km du point de référence. Herbier assez dense.

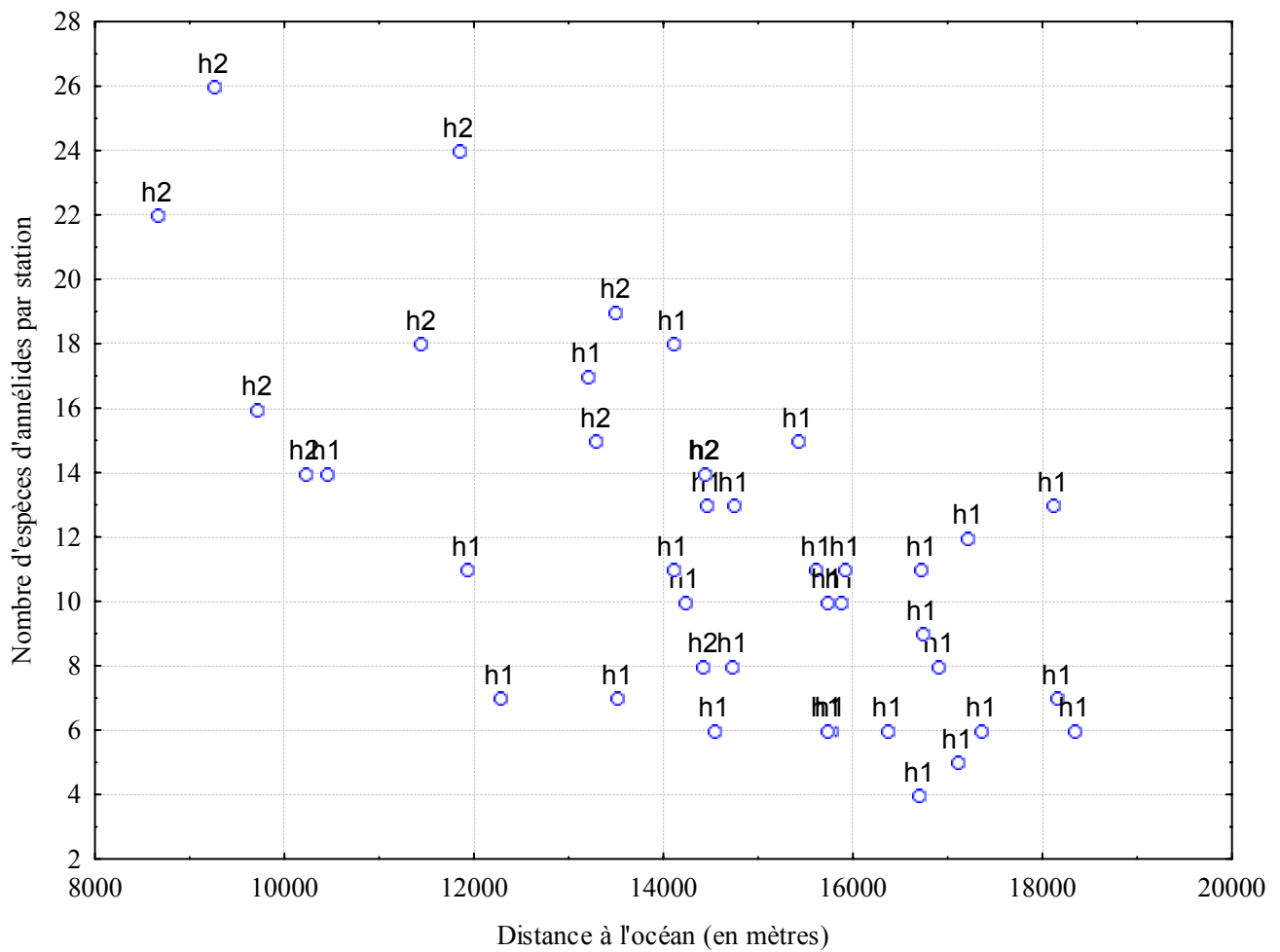


Figure 2.13. Diminution de la densité d'espèces d'annélides dans les herbiers à *Zostera noltii* (faciès H1 et H2) le long du gradient océan-continent.
 Corrélation de rang de Spearman $r = -0,6566$; $p < 0,05$.

Le faciès des herbiers à *Zostera noltii* à faible végétation (faciès H3)

Ce faciès caractérise les stations situées dans les zones d'herbier à petites zostères où la végétation est faible. En effet, les biomasses de feuilles et de parties souterraines sont statistiquement inférieures (ANOVA, $p < 0,05$) à celles mesurées dans les stations représentatives des deux autres faciès (H1 et H2) (**figure 2.12.**). De plus, une des stations représentative du faciès H3, située à un bas niveau hypsométrique (+0,7 m) sur des sédiments vaseux ($md=28\mu m$), est totalement dépourvue de végétation.

Les espèces caractéristiques des 8 stations du faciès H3 sont le gastéropode *Hydrobia ulvae* et deux annélides polychètes, *Melinna palmata* et *Pygospio elegans*. La macrofaune n'est que modérément abondante ($>4\ 000\ ind.m^{-2}$) et dominée par *H. ulvae* (45% de l'abondance) ainsi que par *Pygospio elegans* (25% de l'abondance). La biomasse est plus faible que dans les 2 faciès précédents (H1 et H2). Elle est surtout liée à la présence des bivalves suspensivores *Ruditapes philippinarum* et *Cerastoderma edule* mais aussi aux deux gastéropodes *Hydrobia ulvae* (13%) et *Nassarius reticulatus* (10%).

Tableau 2.9. : Synthèse des principales caractéristiques du faciès H3. H' : indice de Shannon, J' : indice d'équitabilité. Les écart-types sont donnés entre parenthèses.

Faciès H3
(Faciès des herbiers à <i>Zostera noltii</i> à faible végétation)
8 stations
Espèces caractéristiques : <i>Hydrobia ulvae</i> , <i>Melinna palmata</i> , <i>Pygospio elegans</i>
Espèces dominantes (Abondance) : <i>Hydrobia ulvae</i> (2206 ind.m ⁻²), <i>Pygospio elegans</i> (1249 ind.m ⁻²)
Ha' (abondance) : 2,3 (±0,9) / Ja' (abondance) : 0,6 (±0,2)
Espèces dominantes (biomasse) : <i>R. philippinarum</i> (20%), <i>H. ulvae</i> (13%), <i>N. reticulatus</i> (10%), <i>C. edule</i> (8%)
Hb' (biomasse) : 2,3 (±0,8) / Jb' (biomasse) : 0,5 (±0,2)
Abondance totale : 4872 (±4930) ind.m ⁻²
Biomasse totale : 6 g(pssc).m ⁻² (±4)
Densité spécifique moyenne (nombre total d'espèces) : 19 (±7) (66)
Type d'habitat : herbier à petite zostère moins dense mais aussi sédiment nu, sédiment entre sables fins et vases.

Organisation des faciès du peuplement des herbiers à *Zostera noltii*

Le premier gradient d'organisation du peuplement identifiable est le gradient océan-continent, corrélé à la position des stations dans le gradient de salinité et de température de la lagune (distance à l'océan, **tableaux 2.3. & 2.4.**). Les deux faciès H1 et H2 caractérisent respectivement la macrofaune des herbiers situés dans la partie interne et plus océanique de la lagune. De plus, la zone de délimitation entre ces deux peuplements présente une étroite proximité avec la limite moyenne entre les masses d'eaux néritiques moyennes et internes définies par Bouchet (1968) (**figure 2.7.**). Le faciès des herbiers océaniques (H2) présente une densité d'espèces et une richesse spécifique plus importante (38 espèces par station, en moyenne) que celui des herbiers internes (28 espèces par station, en moyenne) (**tableaux 2.7. & 2.8.**). Cette différence est principalement liée à la présence d'espèces d'annélides polychètes uniquement retrouvées dans l'herbier océanique (**tableau 2.6.**). Certaines stations situées en position océanique présentent cependant un faciès de type H1. Ces stations correspondent à des stations de haut niveau, situées au-dessus du niveau + 2,5 m, ce qui correspond au niveau de mi-marée dans le bassin d'Arcachon (Amanieu, 1967). A l'inverse, les stations situées au-dessous de ce niveau et dans la zone interne ne présentent pas un faciès de type H2 ou H3. Le faciès H1 caractérise donc bien le peuplement des herbiers à petites zostères situés dans la zone interne de la lagune et/ou à un niveau supérieur à celui de la mi-marée. Le faciès H2 caractérise quant à lui le peuplement des herbiers situés dans la zone plus océanique, au-dessous du niveau de mi-marée. Ainsi, dans la zone plus océanique de la lagune, l'élévation du niveau se traduirait dans ces herbiers par un changement dans la structure du peuplement ; en particulier par une réduction de la densité d'espèces ce qui est en accord avec les observations réalisées dans d'autres herbiers à *Zostera noltii* (Denis, 1983; Jacobs & Huisman, 1982 ; Jacobs *et al.*, 1983). De plus, la transition entre les deux faciès (H2 (océanique) vers H1 (interne)) s'accompagne d'une dominance numérique accrue des mollusques sur les annélides (**figure 2.8.**). Enfin, des herbiers océaniques (faciès H2) vers les herbiers internes (faciès H1), la diminution de la densité d'espèces est principalement liée à celle des annélides (**figures 2.10. & 2.13. et tableau 2.10.**). Un test de corrélation de rang de Spearman indique que ces deux variables sont en effet significativement anti-corrélées (**figure 2.13.**). Les mécanismes impliqués dans cette répartition des espèces sont vraisemblablement complexes et ne peuvent, à notre avis, être expliqués par la seule variabilité de la salinité/température entre les différentes masses d'eaux : les Eaux Néritiques Externes et

moyennes dans lesquelles se développe le faciès H2 et les Eaux Néritiques Internes, plus saumâtres, dans lesquelles se développe le faciès H1 (Bouchet, 1968). En effet, le principal groupe affecté est celui des annélides polychètes dont les espèces identifiées ici sont connues pour leur relative euryhalinité. Le développement larvaire des annélides polychètes du Bassin d'Arcachon a été étudié par Cazaux (1970). Cet auteur et ses collaborateurs ont également étudié la distribution spatiale de leurs larves dans le Bassin d'Arcachon (Cazaux, 1970 ; 1973 ; 1981 ; Marcano & Cazaux, 1994 ; Marcano, 1994 ; Mathivat, 1989). A partir de ces différents travaux et de ceux de Bouchet (1968, 1993), il semble que la présence de fronts halins (Bouchet, 1993) entre les trois différentes masses d'eaux de la lagune affectent l'abondance des larves de façon différente selon l'espèce et la masse d'eau considérées. Ce phénomène peut expliquer les différences observées dans les herbiers à petites zostères, cet ensemble constituant une vaste zone homogène selon les critères sédimentaires et de couvert végétal.

Les stations du faciès H3 se distinguent assez nettement de celles des deux autres faciès H1 et H2 (**tableau 2.6.**). En particulier, la macrofaune y est nettement moins dense (diminution d'un facteur 4 par rapport à H1 et H2). En comparaison des deux autres faciès (**tableau 2.6.**), l'abondance et/ou la constance de la majorité des espèces communes ou constantes dans les autres herbiers sont réduites à l'exception de l'annélide polychète *Pygospio elegans*. De plus, la densité d'espèces (nombre d'espèces par station) est significativement plus faible dans les stations du faciès H3 que dans les autres stations situées dans l'herbier (**figure 2.10.**) mais la courbe aire - espèces cumulées (**figure 2.11.**) montre que la richesse spécifique de ce faciès H3 n'est pas plus faible que celui de l'herbier interne (H1). La macrofaune est donc simplement plus rare mais potentiellement aussi riche que dans H1. Le mode de répartition des différentes espèces au sein du peuplement est en effet modifié par rapport aux faciès H1 et H2 dans lesquels la plupart des espèces présente un mode de répartition de type agrégatif (71% et 67% des espèces présentent une distribution contagieuse pour les faciès H1 et H2, respectivement) alors que pour le faciès H3, seules 45% des espèces présentent un tel mode de répartition. En cela ce faciès se rapproche des faciès du peuplement des sables vaseux et vases sableuses I1 et I2 où seulement la moitié des espèces présente une répartition contagieuse. En particulier, les espèces de la faune phytophile *a priori* inféodées à la présence de pousses de *Zostera noltii*, telles *Littorina littorea*, *Bittium reticulatum*, *Rissoa labiosa*, *Microdeutopus gryllotalpa*, *Gibbula umbilicalis*, *Gammarus locusta*, ou les larves de chironomides (Labourg, 1980), espèces abondantes et constantes dans les faciès H1 et H2, deviennent peu communes dans H3 (**tableau 2.6.**). Ce phénomène pourrait être directement

expliqué par la faiblesse (voire l'absence, dans une des stations) de la végétation dans les stations représentatives de ce faciès (**figure 2.12.** et **tableau 2.4.**).

En comparaison avec les travaux réalisés en 1988 par Auby (1991), notre étude confirme la disparition presque complète de la palourde autochtone *Ruditapes decussatus* et son remplacement rapide (en 20 ans) par l'espèce japonaise *Ruditapes philippinarum* introduite volontairement dans les années 1980 (Bertignac *et al.*, 2001).

Par rapport aux études réalisées sur d'autres herbiers à *Zostera noltii*, ceux du Bassin d'Arcachon semblent particulièrement riches en espèces et les abondances mesurées sont en général supérieures à celles retrouvées dans la littérature (**tableau 2.10.**). Toutefois, les biomasses mesurées dans le Bassin d'Arcachon se situent dans la moyenne, c'est-à-dire de l'ordre de 15 à 30 g (pssc).m⁻². Enfin, la dominance numérique des mollusques sur les annélides semble être une caractéristique commune aux herbiers des zones saumâtres (**tableau 2.10.**).

D'après Jacobs & Huisman (1982), les facteurs affectant, seuls ou en interaction, la macrofaune des herbiers à *Zostera* spp. incluent (1) la durée de vie de la plante (pérenne ou annuelle), (2) le niveau tidal ; (3) les caractéristiques structurelles de la végétation (quantité de feuilles et de rhizomes) ; (4) les caractéristiques structurelles de la végétation épiphyte ; (5) la présence/absence de tapis de macroalgues entre les feuilles de zostère et (6) les caractéristiques du sédiment. La présente étude montre que dans cette zone très étendue où la végétation est pérenne (Auby et Labourg, 1996), la salinité et/ou la stratification horizontale des eaux est un autre facteur clé structurant le macrozoobenthos. Ce facteur revêt une certaine importance dans ces herbiers qui s'étendent en général le long d'un large gradient de salinité.

Tableau 2.10. : Compilation de données quantitatives issues de la littérature concernant la macrofaune des herbiers à *Zostera noltii*. Le pourcentage de mollusques (% moll.) et le pourcentage d'annélides (% ann.) ont été calculés par rapport à l'abondance. Le type de végétation (Vég.) (a : annuelle, a-p : pérenne mais à fortes variations saisonnières, p : pérenne) et la salinité annuelle (Sal.) des sites sont précisés. (N : abondance (ind.m⁻²), B : biomasse (g (pssc).m⁻²; sauf (ps) : données en poids sec), S : densité moyenne d'espèces par station, Ech. : surface échantillonnée par station (m²), Maille : vide de maille du tamis utilisé (mm). (nd) : données non disponibles.

Sources Localisation Type de conditions	N (ind.m ⁻²)	B (g (pssc).m ⁻²)	S	Ech. (m ²)	Maille (mm)	% moll.	% ann.	Vég.	Sal.
Mer du Nord									
Reise <i>et al.</i> , 1994 Koenigshafen	51733	64,2	14	0,1	1	98	1,9	a	26-32
Asmus & Asmus, 1985 Koenigshafen	nd	30	nd	nd	nd	nd	nd	a	26-32
Reise, 1985 Koenigshafen	53097	nd	32	0,16	0,25 à 1	53	45	a	26-32
Jacobs <i>et al.</i> , 1983 Krabenkreek Haut niveau	17998	14,8	15	0,09	0,5	nd	nd	a-p	24-27
Jacobs <i>et al.</i> , 1983 Krabenkreek Bas niveau	22545	20,1	23	0,09	0,5	nd	nd	a-p	24-27
Manche									
Jacobs & Huisman, 1982 Roscoff Haut niveau sur vase	18810	nd	21	0,15	0,5	34	63	p	35
Jacobs & Huisman, 1982 Roscoff Haut niveau sur sables grossiers	7152	nd	16	0,15	0,5	6	91	p	35
Jacobs & Huisman, 1982 Roscoff Bas niveau sur sables fins	8462	nd	25	0,15	0,5	2	94	p	35
Atlantique									
Denis, 1983 Golfe du Morbihan Bassin d'Arcachon	7271	nd	16	0,021	1	63	10	p	25-36
Bachelet <i>et al.</i> , 2000	54000	7 à 15	26 à 46	0,04	0,5	80	12	p	34-35
Auby, 1991	23445	21	nd	0,067	1	3,5	92	p	27-33
Auby, 1991	34880	21	nd	0,067	1	3	86,4	p	34-35
Auby, 1991	24474	9	nd	0,067	1	19	76,5	p	27-33
Auby, 1991	11802	15	nd	0,067	1	93	5,5	p	27-33
Castel <i>et al.</i> , 1989	55825	22,3 (ps)	nd	0,067	0,5	1	93	p	27-33
Castel <i>et al.</i> , 1989	68012	18,6 (ps)	nd	0,067	0,5	30	43	p	27-33
Présente étude Faciès H1 Internes ou de haut niveau	23344	24	28	0,09	1	63	34	p	27-33
Présente étude Faciès H2 Océaniques de bas niveau	21229	14	38	0,09	1	11	81	p	34-35
Présente étude Faciès H3 Vegetation faible	4872	6	19	0,09	1	49	44	p	nd
Sprung, 1994 Ria Formosa	4300	16,4	24	0,22-0,26	1	nd	nd	p	35-36
Méditerranée / Adriatique									
True-Schlentz, 1965 Baie de Brusc (Mer Mediteranée)	3208	nd	27	0,27	1,8	48	35	p	nd
Sfriso <i>et al.</i> , 2001 Lagune de Venise (Mer Adriatique)	4018	36,9	30	0,12	1	68	22	p	28-34

b. Le peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux (Peuplement I)

Le peuplement I, caractéristique des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux, se subdivise en deux faciès : I1 et I2. Les zones occupées par ce peuplement sont caractérisées par des sédiments plus sableux que ceux de l'herbier à petites zostères (**tableau 2.4.**), par l'absence de végétation et, dans une certaine mesure, par la proximité des parcs à huîtres exploités. La faune exclusivement rencontrée dans ces zones est en effet plus typique des zones moins envasées (*Euclymene oerstedii*, *Euclymene collaris*, *Paradoneis armata*, *Ampelisca brevicornis*) et est absente de l'herbier à *Z. noltii*. Les caractéristiques quantitatives des deux faciès sont assez proches : les abondances sont modérées (< à 3000 ind.m⁻²) et les biomasses sont relativement élevées (en moyenne, 9 et 11 g (pssc).m⁻² pour I1 et I2, respectivement). L'abondance est dominée, dans les deux faciès, par les annélides. Les densités d'espèces sont importantes (en moyenne, 28 et 26 espèces par station pour les faciès I1 et I2, respectivement). Un gradient spatial et sédimentaire sépare les deux faciès : I1 est situé dans la partie plus interne de la lagune et sur des sédiments plus vaseux (valeur médiane, 161µm) que I2, situé en position plus océanique, sur des sédiments moins riches en particules fines (valeur médiane, 256 µm). Ces gradients environnementaux se retrouvent dans les différents faciès à travers la présence/absence d'espèces plutôt vasicoles comme *Melinna palmata* ou *Aphelochaeta marioni* (**tableaux 2.6., 2.11. & 2.12.**) en fonction de la teneur décroissante du sédiment en éléments fins en faveur des sables moyens (**tableau 2.4.**). Ce peuplement s'étend sur un peu plus de 15% du domaine intertidal (**figure 2.7.**).

Faciès des vases sableuses de bas niveau (Faciès I1)

Ce faciès a été retrouvé dans les stations de bas niveau (< +1,3 m), sur des sédiments fins (sables fins à vases) en position plutôt interne à intermédiaire (10 à 17 km du point de référence). Ce faciès du peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux est caractérisé par une densité d'espèces élevée (28 espèces). L'abondance de la macrofaune est modérée (~2 000 ind.m⁻²) et aucune espèce n'est particulièrement dominante en terme d'abondance (Ja'=0,8). En conséquence, la diversité spécifique (Ha'=3,8) est maximale dans les stations représentatives de ce faciès. La biomasse moyenne est relativement élevée (9 g(pssc).m⁻²), celle-ci étant surtout liée à la présence de nécrophages et de carnivores (*Nassarius reticulatus* ; *Nephtys hombergii*, *Carcinus maenas*, *Glycera* spp.).

Tableau 2.11. : Synthèse des principales caractéristiques du faciès I1. H' : indice de Shannon, J' : indice d'équitabilité. Les écart-types sont donnés entre parenthèses.

Faciès I1
(Faciès des vases sableuses des bas niveaux)
10 stations
Espèces caractéristiques : <i>Ampelisca brevicornis</i> , <i>Clymenura clypeata</i> , <i>Nassarius reticulatus</i> , <i>Nephtys hombergii</i> , <i>Notomastus latericeus</i> , <i>Siphonoecetes sabatieri</i> , <i>Melinna palmata</i>
Espèces dominantes (Abondance) : aucune
Ha' (abondance) : 3,8 (±0,8) / Ja' (abondance) : 0,8 (±0,1)
Espèces dominantes (biomasse) : <i>Nassarius reticulatus</i> (12%), <i>Nephtys hombergii</i> (9%), <i>Carcinus maenas</i> (8%), <i>Glycera</i> spp. (8%), <i>Paphia aurea</i> (7%), <i>Ruditapes philippinarum</i> (7%)
Hb' (biomasse) : 2,8 (±0,8) / Jb' (biomasse) : 0,6 (±0,1)
Abondance totale : 1982 (±1363) ind.m ⁻²
Biomasse totale : 9 g(pssc).m ⁻² (±7)
Densité spécifique moyenne (nombre total d'espèces) : 28 (±11) (97)
Type d'habitat : sédiments fins ; des sables fins et vases, situés entre 10 et 17 km du point de référence. Niveau tidal inférieur à +1,3 m.

Faciès des sables vaseux de bas niveau (Faciès I2)

Comme I1, ce faciès a été retrouvé dans les stations de bas niveau hypsométrique. Il s'établit sur des substrats sableux à sablo-vaseux ayant une teneur en particules fines toujours supérieure à 5%. Les 9 stations du faciès I2 présentent une faune très proche de celle du faciès précédent (I1), tant au niveau de leurs espèces caractéristiques (4 espèces en commun) que de leurs caractéristiques quantitatives (abondance, biomasse, densité spécifique moyenne et diversité). Ce faciès diffère du précédent par la constance des espèces de polychètes suivantes : *Euclymene collaris*, *Mediomastus fragilis*, *Myriochele oculata*, *Owenia fusiformis*, *Phylo foetida* et *Prionospio malmgreni* et par l'absence de *Melinna palmata*.

Tableau 2.9. : Synthèse des principales caractéristiques du faciès I2. H' : indice de Shannon, J' : indice d'équitabilité. Les Ecart-types sont donnés entre parenthèses.

Faciès I2
(Faciès des sables vaseux de bas niveau)
9 stations
Espèces caractéristiques : <i>Ampelisca brevicornis</i> , <i>Euclymene collaris</i> , <i>Mediomastus fragilis</i> , <i>Myriochele oculata</i> , <i>Nassarius reticulatus</i> , <i>Nephtys hombergii</i> , <i>Notomastus latericeus</i> , <i>Owenia fusiformis</i> , <i>Phylo foetida</i> , <i>Prionospio malmgreni</i> , <i>Spio decoratus</i>
Espèces dominantes (Abondance) : aucune
Ha' (abondance) : 3,4 (±0,5) / Ja' (abondance) : 0,7 (±0,1)
Espèces dominantes (biomasse) : <i>Nephtys hombergii</i> (20%), <i>Nassarius reticulatus</i> (14%), <i>Glycera</i> spp. (11%), <i>Ampelisca brevicornis</i> (10%)
Hb' (biomasse) : 2,5 (±0,9) / Jb' (biomasse) : 0,6 (±0,2)
Abondance totale : 2088 (±1146) ind.m ⁻²
Biomasse totale : 11 g(pssc).m ⁻² (±14)
Densité spécifique moyenne (nombre total d'espèces) : 26 (±7) (74)
Type d'habitat : stations de bas niveau (< +1,6 m), sables vaseux et sables moyens avec une teneur en pélites toujours supérieure à 5%. Situation plutôt océanique, à moins de 11 km du point de référence.

Ce faciès peut être rapproché des « groupes C, D et E » précédemment décrits par Bachelet et Dauvin (1993) dans leur étude sur la macrofaune des sables intertidaux du Bassin d'Arcachon (**tableau 2.13.**). Il rassemble en effet les espèces typiques de ces trois peuplements : *Mediomastus fragilis*, *Notomastus latericeus*, *Prionospio malmgreni*, *Scoloplos armiger* ainsi

qu'*Ampelisca brevicornis*. Les densités modérées ($\sim 2\,000$ ind.m⁻²) de la macrofaune sont comparables à celles observées par ces auteurs. Ceux-ci considèrent ces 3 assemblages comme représentatifs des peuplements : « intermédiaires de bas niveau » (« groupe C ») ; « marins des niveaux moyens » (« groupe D ») et « marins des bas niveaux » (« groupe E »). Notre étude montre la même tendance pour ce faciès. En effet, les stations caractérisées par celui-ci sont en situation plutôt intermédiaires et océaniques soit entre 4 et 11 km du point de référence (**tableau 2.4**).

Les courbes aire – espèces cumulées montrent que ces peuplements sont, avec le faciès H2 du peuplement des herbiers à *Z. noltii* et le peuplement N, les assemblages les plus diversifiés de la zone intertidale ce qui est une caractéristique des peuplements intertidaux des bas niveaux des estrans de mode abrité (Eleftheriou & McIntyre, 1976 ; McLachlan, 1983) (**tableau 2.13**). La teneur croissante en particules fines dans le faciès I1 semble stimuler la diversité spécifique.

Tableau 2.13. Densités moyennes d'espèces (S) abondances (N) et biomasses (B, en g (poids sec).m⁻²) mesurées au sein de peuplements comparables aux faciès I1 et I2. ps = poids sec ; pssc = poids sec sans cendres. Ech. : surface d'échantillonnage, Maille : maille de tamis utilisée (en mm).

Sources	S	Ech. (m ²)	Maille (mm)	N (ind.m ⁻²)	B (g (ps) .m ⁻²)
Eleftheriou & Nicholson (1975) Estran abrité	36	0,25	0,5	2824	18,8
McLachlan (1983) Estran abrité	30	nd	nd	1710	6,2
Bachelet & Dauvin (1993) Estrans sableux abrités	18	1	1	9639	22,8
Reise <i>et al.</i> (1994) Estran vaseux abrité	14	0,1	1	1735	113,8 (dont plus de 65 g dus à <i>Mya arenaria</i>) (pssc)
Auby (1991) Parcs à huîtres	30	0,16	1	11627 à 13377	2,8 – 3,0
Castel <i>et al.</i> (1989) Parcs à huîtres	nd	0,16	0,5	2955 à 11650	9 – 5 (pssc)
Bachelet & Dauvin (1993) Peuplement intermédiaire des bas niveaux à <i>Eunice vittata-Tubificoides benedeni</i>	38	1	1	610	19,6
Bachelet & Dauvin (1993) Peuplement marin des niveaux moyens à <i>Ruditapes decussatus-Goniadia emerita</i>	36	1	1	3726	12,8
Bachelet & Dauvin (1993) Peuplement marin des bas niveaux à <i>Echinocardium cordatum-Magelona mirabilis-Aonides oxycephala</i>	46	1	1	1565	2,3
Présente étude Peuplement I1	28	0,09	1	1982	9,0 (pssc)
Présente étude Peuplement I2	26	0,09	1	2088	11,0 (pssc)

c. Les peuplements de la partie interne de la lagune (Peuplements J, L et M)

Ces trois peuplements sont situés dans la partie la plus interne de la lagune (**figure 2.7.**). Ils sont caractérisés par une faune bien adaptée aux zones à salinité variable (*Hediste diversicolor*, *Arenicola marina*, *Abra tenuis*, *Scrobicularia plana*) (Wolff, 1973 ; Bachelet & Dauvin, 1993) (**tableau 2.6.**). Ces différents peuplements ont également en commun leur relative pauvreté en espèces et leurs biomasses faibles à modérées. Ils se différencient principalement en fonction de l'environnement sédimentaire. Les sables sont caractérisés par le peuplement J (Peuplement des sables à arénicoles) dans les hauts niveaux et par le peuplement M (Peuplement des sables deltaïques) dans les bas niveaux. Ces deux peuplements caractérisent les zones dont le sédiment est appauvri en particules fines par des écoulements locaux d'eau saumâtre. Les substrats vaseux dépourvus de végétation sont, quant à eux, occupés par un peuplement marqué par le bivalve *Scrobicularia plana* typique de ces zones (« vases à scrobiculaires », Amanieu (1967)).

Ces différents peuplements à caractère estuarien, sont restreints à une étroite frange interne (**figure 2.7.**) et occupent, à eux trois, moins de 10% de la surface du domaine intertidal.

Le peuplement des sables à *Arenicola marina* (Peuplement J)

Ce peuplement n'a été retrouvé que dans les parties les plus internes de la lagune, sur des sables moyens situés soit au niveau hypsométrique + 1,0 m soit sur la partie supérieure de l'estran (+ 3,0 m). La teneur du sédiment en pélites est faible.

La faune de ce peuplement est relativement pauvre en espèces (10 espèces en moyenne) malgré une abondance moyenne ($\sim 2\,000$ ind.m⁻²), dominée (80%, en moyenne) par *Hydrobia ulvae*. Ce peuplement est également caractérisé par les annélides polychètes *Arenicola marina*, *Capitella capitata*, *Eteone longa*, *Hediste diversicolor* et *Pygospio elegans*. La biomasse est relativement faible et fonction de l'abondance d'*Arenicola marina*. Ce peuplement est assez comparable au « peuplement interne des niveaux moyens » décrit par Bachelet et Dauvin (1993). Ce type de peuplement correspond également à celui décrit par Amanieu (1967) comme « sables à arénicoles ». Les sables à arénicoles échantillonnés dans cette étude sont situés dans la partie interne de la lagune, comme le montre la présence d'*Hediste diversicolor*, typique de conditions saumâtres. Ces sables à arénicoles peuvent cependant être également retrouvés en position plus océanique, en particulier autour de l'île aux Oiseaux (Amanieu, 1967 ; Labourg *et al.*, 1985). Il est cependant aussi possible que dans ces zones sous influence océanique, l'assemblage faunistique soit différent.

Tableau 2.14. : Synthèse des principales caractéristiques du peuplement J. H' : indice de Shannon, J' : indice d'équitabilité. Les écart-types sont donnés entre parenthèses.

Peuplement J
(Peuplement des sables à <i>Arenicola marina</i>)
3 stations
Espèces caractéristiques : <i>Hydrobia ulvae</i> , <i>Arenicola marina</i> , <i>Capitella capitata</i> , <i>Eteone longa</i> , <i>Hediste diversicolor</i> , <i>Pygospio elegans</i>
Espèces dominantes (Abondance) : <i>Hydrobia ulvae</i> (1652 ind.m ⁻²) Ha' (abondance) : 2,1 (±0,7) / Ja' (abondance) : 0,6 (±0,4)
Espèces dominantes (biomasse) : <i>Arenicola marina</i> (59%) Hb' (biomasse) : 1,4 (±0,3) / Jb' (biomasse) : 0,4 (±0,1)
Abondance totale : 2111 (±2956) ind.m ⁻²
Biomasse totale : 5 g(pssc).m ⁻² (±5)
Densité spécifique moyenne (nombre total d'espèces) : 10 (±4) (21)
Type d'habitat : sables moyens propres, situés à un niveau variable soit +1 m, soit +3 m, dans une situation très interne (+ de 17 km), teneur en SG > 12%.

Les biomasses mesurées dans les stations du peuplement des sables à arénicoles sont nettement plus faibles que celles mesurées par Bachelet & Dauvin (1993) dans le Bassin d'Arcachon ou celles rapportées par Reise *et al.* (1994) (**tableau 2.15.**). Les faibles valeurs de biomasses d' *Arenicola marina* peuvent être liées aux faibles teneurs en pélites des sédiments échantillonnés ou à la saison d'échantillonnage.

Tableau 2.15. Densités d'espèces (S) abondances (N) et biomasses (B, en g (poids sec).m⁻²) mesurées au sein de peuplements comparables aux peuplements J. *H. ulvae* = *Hydrobia ulvae*, ps = poids sec, pssc = poids sec sans cendres. Ech. : surface d'échantillonnage, Maille : maille de tamis utilisée (en mm).

Source	S	Ech. (m ²)	Maille (mm)	N (ind.m ⁻²)	B (g .m ⁻²) (pssc)
Reise <i>et al.</i> (1994) Sables à arénicoles (haut niveau)	14	0,1	1	21606 (1443 sans <i>H. ulvae</i>)	46,8 (pssc)
Reise <i>et al.</i> (1994) Sables à arénicoles (niveau intermédiaire)	14	0,1	1	1000 (959 sans <i>H. ulvae</i>)	42,2 (pssc)
Bachelet & Dauvin (1993) Peuplement interne des niveaux moyens à <i>Cerastoderma edule</i> - <i>Arenicola marina</i> - <i>Hediste diversicolor</i>	19	1	1	11549 (323 sans <i>H. ulvae</i>)	23,8
Présente étude Peuplement J	10	0,09	1	2111 (environ 500 sans <i>H. ulvae</i>)	5,0 (pssc)

Le peuplement des vases à *Scrobicularia plana* (Peuplement L)

Comme pour le peuplement des sables à *A. marina*, ce peuplement n'a été retrouvé que dans la partie la plus interne de la lagune. Il s'établit sur des sédiments plutôt vaseux, dépourvus de végétation. Amanieu (1967) qualifie ce type de peuplement de « vases à *Scrobicularia plana* ». Cependant, l'analyse granulométrique du sédiment de surface des stations, montre que ce type de peuplement peut également être retrouvé dans des zones nettement plus sableuses mais dont la teneur en pélites est supérieure à 5%.

Les 4 stations représentatives de ce peuplement se distinguent également par une faune assez peu diversifiée (13 espèces en moyenne). Celle-ci est modérément abondante (~3 000 ind.m⁻²) et dominée par deux espèces *Tubificoides benedeni* et *Hydrobia ulvae*. Ce peuplement est caractérisé par 3 mollusques : *Hydrobia ulvae*, *Abra tenuis* et *Scrobicularia plana*. Cette dernière espèce est responsable de plus du quart de la biomasse (6 g(pssc).m⁻²). Toutes les espèces caractéristiques de ce peuplement (*Scrobicularia plana*, *Abra tenuis*, *Hydrobia ulvae*, *Capitella capitata* et *Tubificoides benedeni*) sont principalement dépositives. Elles représentent la majorité des espèces présentes et dominent les abondances et la biomasse (figure 2.9.).

Tableau 2.16. : Synthèse des principales caractéristiques du peuplement L. H' : indice de Shannon, J' : indice d'équitabilité. Les écart-types sont donnés entre parenthèses.

Peuplement L
(Peuplement des « vases » à <i>Scrobicularia plana</i>)
4 stations
Espèces caractéristiques : <i>Hydrobia ulvae</i> , <i>Abra tenuis</i> , <i>Scrobicularia plana</i>
Espèces dominantes (Abondance) : <i>Tubificoides benedeni</i> (592 ind.m ⁻²), <i>Hydrobia ulvae</i> (217 ind.m ⁻²)
Ha' (abondance) : 2,2 (±0,9) / Ja' (abondance) : 0,6 (±0,2)
Espèces dominantes (Biomasse) : <i>Scrobicularia plana</i> (28%), <i>H. ulvae</i> (18%), <i>S. armiger</i> (14%)
Hb' (biomasse) : 1,8 (±0,6) / Jb' (biomasse) : 0,5 (±0,1)
Abondance totale : 3081 (±2060) ind.m ⁻²
Biomasse totale : 6 g(pssc).m ⁻² (±2)
Densité spécifique moyenne (nombre total d'espèces) : 13 (±4) (25)
Type d'habitat : peuplement interne (+ de 16 km), situées à + de 2 m, surtout sur sédiments vaseux mais également dans certaines zones sableuses.

Le peuplement des sables deltaïques (Peuplement M)

Ce peuplement a été retrouvé dans la partie la plus interne de la lagune, au niveau des sables deltaïques identifiés par Bouchet (1993). Ils sont situés principalement à l'embouchure de la Leyre ou à l'amont des chenaux où se déversent les ruisseaux et crastes. Ces sables deltaïques correspondent à des sables moyens propres, les écoulements d'eau douce lors des basses mers induisant des courants suffisamment importants pour empêcher la sédimentation de la matière organique. Le peuplement est caractérisé par deux espèces de polychètes : *Spio decoratus* et *Scoloplos armiger*. La faune est pauvre en espèces (9 espèces par station, en moyenne) et peu abondante (moins de 500 ind.m⁻², en moyenne). La biomasse est également faible (4 g (pssc).m⁻²).

Tableau 2.17. : Synthèse des principales caractéristiques du peuplement M. H' : indice de Shannon, J' : indice d'équitabilité. Les écart-types sont donnés entre parenthèses.

Peuplement M
(Peuplement des sables deltaïques)
5 stations
Espèces caractéristiques : <i>Spio decoratus</i> , <i>Scoloplos armiger</i>
Espèces dominantes (Abondance) : aucune en particulier
Ha' (abondance) : 2,7 (±0,4) / Ja' (abondance) : 0,9 (±0,1)
Espèces dominantes (biomasses) : <i>Cereus pedunculatus</i> (43%), <i>Scoloplos armiger</i> (16%)
Hb' (biomasse) : 1,5 (±0,6) / Jb' (biomasse) : 0,5 (±0,1)
Abondance totale : 458 (±248) ind.m ⁻²
Biomasse totale : 4 g(pssc).m ⁻² (±3)
Densité spécifique moyenne : 9 (±3) (21)
Type d'habitat : assez interne (+ de 15,9 km du point de référence), sables moyens propres, niveau hypsométrique < 2 m.

d. Le peuplement des récifs d'huîtres « sauvages » (Peuplement N)

Ce peuplement est bien caractérisé par l'Analyse de Correspondance. Il définit la macrofaune associée aux récifs intertidaux d'huîtres sauvages (*Crassostrea gigas*). La faune y est assez abondante ($\sim 6\,000$ ind.m⁻²) et très diversifiée (32 espèces par station, en moyenne). Elle consiste en une agglomération d'huîtres sauvages auxquelles sont fixées des moules (*Mytilus edulis*) et une épifaune fixée composée de polyplacophores (*Acanthochitona crinita* et au moins une autre espèce non déterminée), de cirripèdes (*Elminius modestus*) et de tuniciers. Les cavités induites par les agrégats d'huîtres sont exploitées par des décapodes de taille importante (principalement *Pachygrapsus marmoratus*). En conséquence, la biomasse est particulièrement élevée, atteignant, en moyenne, 205 g (pssc).m⁻². Elle est non seulement liée à la présence des huîtres, qui représentent en moyenne 69% de celle-ci, mais également à la présence de décapodes prédateurs (*P. marmoratus*, 16% de la biomasse). La faune phytophile (*Gibbula umbilicalis*, *Platynereis dumerilii*, *Gammarus locusta*) est également bien représentée. Ces espèces exploitent vraisemblablement les algues fixées sur les coquilles des huîtres. Les sédiments sous-jacents consistent en des sables fins envasés (médiane du sédiment comprise entre 66 et 175 μm) avec une teneur en pélites supérieure à 5%.

Tableau 2.18. : Synthèse des principales caractéristiques du peuplement N. H' : indice de Shannon, J' : indice d'équitabilité. Les écart-types sont donnés entre parenthèses.

Peuplement N
(Peuplement des récifs d'huîtres)
4 stations
Espèces caractéristiques : <i>Nassarius reticulatus</i> , <i>Acanthochitona crinita</i> , <i>Clibanarius erythropus</i> , <i>Crassostrea gigas</i> , <i>Marphysa sanguinea</i> , <i>Melita palmata</i> , <i>Mytilus edulis</i> , <i>Pachygrapsus marmoratus</i> , <i>Platynereis dumerilii</i> , Polyplacophora indéterminé, <i>Abra tenuis</i>
Espèces dominantes (Abondance) : <i>Crassostrea gigas</i> (1369 ind.m ⁻²), <i>Heteromastus filiformis</i> (428 ind.m ⁻²), <i>Melita palmata</i> (347 ind.m ⁻²), <i>Tubificoides benedeni</i> (258 ind.m ⁻²)
Ha' (abondance) : 3,0 ($\pm 0,4$) / Ja' (abondance) : 0,3 ($\pm 0,1$)
Espèces dominantes (biomasse) : <i>Crassostrea gigas</i> (69%)
Hb' (biomasse) : 1,5 ($\pm 0,6$) / Jb' (biomasse) : 0,6 ($\pm 0,1$)
Abondance totale : 6233 (± 2207) ind.m ⁻²
Biomasse totale : 205 g (pssc).m ⁻² (± 65)
Densité spécifique moyenne (nombre total d'espèces) : 32 (± 8) (61)
Type d'habitat : récifs d'huîtres, position moyenne (10-11 km).

Les paramètres quantitatifs de la macrofaune de ces récifs d'huîtres sont comparables à ceux trouvés par Dame (1979) en Caroline du Sud dans les récifs intertidaux d'huîtres (*Crassostrea virginica*). Cet auteur rapporte des abondances de macrofaune qui, bien que plus faibles que les nôtres, restent du même ordre de grandeur (2476 - 4077 ind.m⁻² (Dame, 1979) vs 3988 – 9245 ind.m⁻²). Les biomasses de macrofaune mesurées par cet auteur sont tout à fait comparables aux nôtres (de l'ordre de 250 à 130 g (ps).m⁻²).

Il semblerait que des biomasses supérieures soient atteintes dans certaines moulières intertidales (Asmus, 1987 ; Reise *et al.*, 1994). Cependant, ces auteurs considèrent que les biomasses qu'ils ont mesurées sont nettement plus importantes que celles relevées dans la littérature (Asmus, 1987). En effet, les moulières représenteraient plutôt des biomasses de l'ordre de 100 à 500 g (pssc).m⁻² (Asmus, 1987), valeurs plus comparables à celles que nous avons mesurées (**tableau 2.19**).

Tableau 2.19. Densités d'espèces (S) abondances (N) et biomasses (B, en g (poids sec).m⁻²) mesurées au sein de peuplements comparables au peuplement N. ps = poids sec, pssc = poids sec sans cendres. Ech. : surface d'échantillonnage, Maille : maille de tamis utilisée (en mm).

Source	S	Ech. (m ²)	Maille (mm)	N (ind.m ⁻²)	B (g.m ⁻²)
Dame (1979) Récif d'huîtres <i>Crassostrea virginica</i>	19	1	1	3015	Environ 250 à 130 g (ps).m ⁻²
Reise et al. (1994) Moulière intertidale	14	0,1	1	4270	1264 + 55 g (pssc).m ⁻²
Asmus (1987) Moulière intertidale	nd	0,05	0,5	nd	1208 + 35 g (pssc).m ⁻²

e. Le peuplement des sables océaniques instables (Peuplement O)

Ce type de peuplement est caractéristique des estrans situés dans la partie la plus océanique de la lagune où le sédiment consiste en des sables moyens (médiane du sédiment comprise entre 326 et 408 μm) avec une teneur en pélites très faible (moins de 1%). Le peuplement n'est caractérisé que par une seule espèce de polychète : *Nephtys cirrosa* en raison de la faible densité de la faune. La macrofaune est en effet remarquable par sa (relative) rareté ($\sim 100 \text{ ind.m}^{-2}$) et sa pauvreté en espèces (5 espèces par station, en moyenne). Les biomasses sont faibles (2 g (pssc). m^{-2}).

Selon Allen & Moore (1987), *Nephtys cirrosa* est typique des plages où le sédiment est instable. En effet, les zones où sont situées les stations représentatives de ce peuplement subissent l'influence de courants importants qui conditionnent ce peuplement à caractère marin. L'amphipode *Urothoe pulchella* et le mysidacé *Gastrosaccus spinifer* sont également communes dans les stations représentatives du peuplement.

Tableau 2.20. : Synthèse des principales caractéristiques du peuplement O. H' : indice de Shannon, J' : indice d'équitabilité. Les écart-types sont donnés entre parenthèses.

Peuplement O	
(Peuplement des sables océaniques instables)	
5 stations	
Espèces caractéristiques : <i>Nephtys cirrosa</i>	
Ha' (abondance) : 2,1 ($\pm 0,7$) / Ja' (abondance) : 0,9 ($\pm 0,1$)	
Espèce dominantes (biomasse) : <i>Nephtys cirrosa</i> (33%), <i>Ophelia neglecta</i> (23%)	
Hb' (biomasse) : 0,7 ($\pm 0,5$) / Jb' (biomasse) : 0,3 ($\pm 0,1$)	
Abondance totale : 100 (± 39) ind.m^{-2}	
Biomasse totale : 2 g(pssc). m^{-2} (± 1)	
Richesse spécifique moyenne (nombre total d'espèces) : 5 (± 3) (17)	
Type d'habitat : sables moyens propres, océaniques.	

Le peuplement O ne possède que très peu d'espèces en commun avec les autres peuplements intertidaux identifiés dans la lagune. Les espèces qui le composent sont majoritairement (10 espèces sur 17) préférantes (3 espèces) voire exclusives (7 espèces) à celui-ci. Ce type de peuplement est assez caractéristique des plages de mode semi abrité et battu (Allen & Moore, 1987) (**tableau 2.21.**) où l'hydrodynamisme limite le dépôt de la matière organique (Renaud-

Debyser & Salvat, 1963 ; Bachelet & Dauvin, 1993) qui devient une ressource transitoire pour la faune (Menn, 2002). En conséquence, les biomasses et les abondances sont faibles.

Le peuplement décrit dans ce paragraphe semble assez proche du « peuplement marin de niveau moyen » des plages semi-abritées échantillonnées par Bachelet et Dauvin (1993) même si le présent peuplement s'en distingue par son oligospécificité (17 espèces récoltées dans 5 stations contre 43 espèces récoltées dans les 3 stations échantillonnées par ces auteurs). Cependant, la surface échantillonnée différant d'un facteur 7 entre les deux études (0,45 m² (5 × 0,09 m²) pour notre étude contre 3 m² dans l'étude réalisée par Bachelet & Dauvin (1993)), il est difficile de comparer les deux valeurs. L'effort d'échantillonnage réalisé ici atteint ses limites pour l'étude de ce type de peuplement à faible densité.

Tableau 2.21. Densités d'espèces (S) abondances (N) et biomasses (B, en g (poids sec).m⁻²) mesurées au sein de peuplements comparables au peuplement O. nd : donnée non disponible, Ech. : surface d'échantillonnage, Maille : maille de tamis utilisée (en mm).

Source	S	Ech. (m ²)	Maille (mm)	N (ind.m ⁻²)	B (g (ps).m ⁻²)
Eleftheriou & Nicholson (1975) Plage semi abritée	23,4	0,25	0,5	1331	2,8
Eleftheriou & Nicholson (1975) Plage battue	12,8	0,25	0,5	445	0,7
McLachlan (1983) Plage semi abritée	17	nd	nd	752	2,0
McLachlan (1983) Plage battue	11	nd	nd	400	2,3
Bachelet & Dauvin (1993) Plage semi abritée	36	1	1	1691	11,5
Menn (2002) Plage battue	nd	0,02	1	850	nd
Reise <i>et al.</i> (1994) Barre sableuse	14	0,1	1	420	20,5 (18,6 pour <i>Arenicola marina</i>) (pssc)
Brown & McLachlan (1990) d'après Bally (1981) Plage battue	11	nd	nd	400	2,3
Brown & McLachlan (1990) d'après Bally (1981) Plage semi-abritée	17	nd	nd	752	2
Présente étude Peuplement O	5	0,09	1	100	2 (pssc)

3.3. Importance des structures d'origine biologique pour la macrofaune benthique

A l'échelle du domaine intertidal, les peuplements et faciès benthiques s'organisent donc en fonction des gradients sédimentaires et hypsométriques mais également en fonction de leur position plus ou moins proche de l'embouchure de la lagune. Ces différents gradients considérés séparément ne suffisent pas à expliquer la distribution des espèces au niveau de la lagune, c'est donc leur interaction locale qui détermine la structure des peuplements benthiques. De plus, ces facteurs physiques et/ou chimiques peuvent être localement altérés par la présence de petites zostères (peuplement H) ou de récifs d'huîtres sauvages (peuplement N).

Au cours de cette étude sur la macrofaune benthique du domaine intertidal, deux types de structures biogéniques ont été étudiés : les herbiers formés par la petite zostère *Zostera noltii* et les récifs intertidaux formés par l'agrégation d'huîtres sauvages *Crassostrea gigas*. Ces deux espèces peuvent être considérées comme des « espèces ingénieurs » (*sensu* Jones *et al.*, 1994). En effet, elles interagissent avec leur environnement et le modifient par leur simple présence (ingénierie autogénique) et/ou par leur activité (ingénierie allogénique). D'après les résultats que nous avons obtenus, il semble que leurs activités influencent en effet la présence et le développement d'autres espèces. Il en résulterait deux types de peuplements présentant une certaine originalité (peuplements H et N) par rapport aux autres peuplements identifiés dans la zone intertidale. Chacune de ces deux espèces influence son environnement de façon différente de telle sorte que le peuplement de macrofaune y est différent.

La présence d'angiospermes marines telle *Zostera noltii* est reconnue comme un facteur important de structuration du milieu (Orth *et al.*, 1984 ; Boström & Bonsdorff, 1997 ; Hovel *et al.*, 2002). En particulier, ces espèces, lorsqu'elles forment des herbiers suffisamment denses sont susceptibles d'altérer directement ou indirectement la qualité du sédiment (Worcester, 1995), élément souvent déterminant pour le benthos (Edgar, 1999b). La présence d'un appareil racinaire et/ou rhizomal souterrain induit en général une stabilisation du sédiment, alors que la présence des organes aériens est connue pour réduire le courant et les turbulences qu'il induit (Fonseca & Fisher, 1986). Il en résulte une sédimentation accrue des particules fines dans les zones d'herbiers (Worcester, 1995). En conséquence, les sédiments recouverts par un herbier suffisamment dense sont plus fins que les sédiments adjacents, non végétalisés. Au niveau du Bassin d'Arcachon, les sédiments superficiels des herbiers à petites zostères que nous avons étudiés sont effectivement caractérisés par un taux de particules fines

très important, supérieur, en moyenne, à 50% (**tableau 2.4.**), même si cette teneur en particules fines peut être localement plus faible (jusqu'à 7% au minimum). Cependant, si ces observations semblent aller dans le sens généralement admis, il n'existe, à notre connaissance, aucune étude spécifique concernant l'effet de *Zostera noltii* sur l'hydrodynamisme. Cette plante se distingue en effet par certains aspects importants de la plupart des angiospermes marine étudiées dans la littérature comme *Posidonia oceanica*, *Zostera marina* ou *Thalassia testudinum* : les feuilles de *Zostera noltii* sont nettement moins longues et plus fines (10 à 40 cm de long pour 1 à 2 mm de largeur) que celles des autres espèces étudiées dont la taille est plutôt de l'ordre du mètre (ex : jusqu'à 1,20 m de long pour 2 à 12 mm de large, pour *Zostera marina*). De plus, la position de ces herbiers en zone intertidale et les faibles hauteurs d'eau qui les recouvrent les rendent vraisemblablement plus sensibles au clapot lors des périodes de mauvais temps (Auby, 1991).

Quoiqu'il en soit, le taux de matière organique est important dans les sédiments de l'herbier (teneur moyenne en carbone organique : 2,8%). Celui-ci est lié à la présence de particules fines mais également à celle de fragments de zostères mortes incorporés au sédiment. Cette matière organique représente une source potentielle de nourriture importante pour la macrofaune dépositrice (Edgar, 1999a). Cependant, la matière organique accumulée sous forme de débris de zostères est généralement considérée comme réfractaire pour la macrofaune et ne deviendrait disponible pour celle-ci qu'après plusieurs phases de décomposition (Fenchel, 1977), de durée variable selon la qualité du sédiment (Auby, 1991). Les organismes à régime trophique dépositrice sont, en conséquence, particulièrement bien représentés dans ces herbiers. Leurs abondances et leurs biomasses sont nettement plus importantes dans les herbiers normalement végétalisés (environ 8 à 12 g (pssc).m⁻² pour H1 et H2, respectivement) que dans les autres zones intertidales peu ou pas végétalisées (**figure 2.6.**) (Böstrom & Bonsdorff, 1997 ; True-Schlenz, 1965 ; Schneider & Mann, 1991a). De plus, la surface des feuilles de zostères est colonisée par des épiphytes. D'après Parriaud (1975) et Auby (1991), la flore épiphyte de *Zostera noltii* est principalement composée de diatomées. Celles-ci sont consommées par les organismes de la macrofaune, en particulier par la faune phytophile évoquée précédemment, et vraisemblablement par le gastéropode *Hydrobia ulvae* qui atteint son abondance maximale dans ces herbiers (le schorre n'étant pas considéré dans cette étude). La raréfaction de cette faune (ainsi que d'*Hydrobia ulvae*) en fonction de la diminution du couvert végétal observée dans le faciès H3 pourrait être directement expliquée par la diminution de cette ressource.

La macrofaune est donc stimulée (abondances fortes, densités d'espèces et biomasses élevées) dans les herbiers à *Zostera noltii* bien développés (H1 et H2) ; c'est, en effet, dans ces zones que la macrofaune est la plus dense (**figure 2.8.**) et parmi les plus riches en espèces (**figure 2.10.**) ; les biomasses y sont également plus importantes que dans les peuplements adjacents à l'exception des récifs d'huîtres (peuplement N) (**figure 2.9.**). Diverses hypothèses complémentaires ont été proposées afin d'expliquer la stimulation de la macrofaune observée dans les herbiers à phanérogames marines. Une de ces hypothèses concerne l'atténuation des phénomènes de compétition dans ces zones (Boström & Bonsdorff, 1997). D'un point de vue trophique, cette hypothèse paraît plausible en raison, d'une part de l'abondance de la matière organique détritique directement ou indirectement liée à la présence des zostères et, d'autre part de l'importance de la production primaire microphytobenthique (Penhale, 1977 ; Asmus & Asmus, 1985 ; Komatsu, 1997). En effet, d'après les quelques mesures de biomasses réalisées dans les herbiers à petites zostères du Bassin d'Arcachon réalisées par Auby (1991) et Escaravage *et al.* (1989), la production y serait de l'ordre de 140 g C.m⁻² (Auby *et al.*, en préparation), valeur élevée et comparable à celle des estrans vaseux intertidaux (Grøntved, 1960 ; Cadée & Hegeman, 1974 ; Blanchard, 1991). En outre, ces mesures ne prennent pas en compte la production des épiphytes des zostères. La compétition trophique entre les espèces détritivores/déposivores est donc vraisemblablement atténuée en raison de l'abondance et de la diversité de ces ressources trophiques non limitantes. Il semble aussi que la présence d'une structure biogénique, complexifiant la structure tridimensionnelle de l'habitat, permette l'établissement d'une épifaune mobile ou fixée et par l'augmentation de la « capacité d'accueil » de l'habitat, le sédiment étant déjà largement peuplé par l'endofaune (Ledoyer, 1962 ; Salita *et al.*, 2003). Cette complexité de la structure tridimensionnelle est réputée pour servir de refuge contre la prédation exercée par les carnivores (Schneider & Mann, 1991b ; Ray-Culp *et al.*, 1999). Les expériences menées par Reise (1977 ; 1978) sur les estrans de la mer des Wadden montrent en effet que la pression exercée par les prédateurs suprabenthiques (décapodes et poissons benthiques) sur la macrofaune des herbiers à *Zostera noltii* serait nettement plus faible en comparaison de celle exercée sur des zones dépourvues de végétation situées à un niveau plus bas. Les zones de bas niveau hypsométrique seraient plus accessibles par ces prédateurs et la présence des zostères (rhizomes et feuilles) fournirait un refuge aux organismes de la macrofaune. Ce phénomène pourrait, au moins en partie, expliquer les différences d'abondances et de biomasses constatées entre les estrans sablo-vaseux (I2) ou vaso-sableux (I1), et les herbiers à zostères H1 et H2 (**figures 2.8. & 2.9.**). Il peut cependant apparaître artificiel de discuter de l'effet structurant des herbiers sur la faune benthique en

comparant la macrofaune des herbiers à celle des zones dépourvues de végétation. En effet, comme le fait remarquer Connoly (1994), si la zone de comparaison est dépourvue de végétation, c'est que les conditions du milieu y sont défavorables pour le développement de cette végétation. Ces conditions du milieu sont tout aussi susceptibles d'affecter la macrofaune dans une mesure qui nous est inconnue. La simple comparaison des peuplements entre zone d'herbier et zone dépourvue de végétation ne permet donc que de formuler certaines hypothèses qui devraient être soumises à une série d'expérimentations menées sur le terrain (expériences d'arrachage ou herbiers artificiels (Connoly, 1994 ; Edgar, 1999 a&b)).

La macrofaune échantillonnée dans les récifs d'huîtres sauvages (peuplement N) présente des biomasses particulièrement importantes (de l'ordre de 200 g (pssc) .m⁻²) mais également une abondance et une densité d'espèces parmi les plus élevées de la zone intertidale. Les très fortes biomasses mesurées sont principalement liées à la présence des huîtres mais le reste de la macrofaune dans son ensemble présente des biomasses supérieures à celles de la plupart des autres peuplements décrits pour la zone intertidale du Bassin d'Arcachon. Comme pour les herbiers suffisamment denses, la formation de récifs d'huîtres sauvages semble stimuler la macrofaune (abondances, densité d'espèces et biomasses élevées). De plus, la majorité de la biomasse mesurée est le fait d'espèces colonisant la surface du sédiment et/ou des huîtres. La biomasse de l'endofaune est importante et du même ordre que celles mesurées dans les herbiers. Cette faune principalement composée de dépositivores pourrait bénéficier de l'apport de matière organique aisément assimilable issue de la production de fèces et de pseudofèces par les grands filtreurs. Ces bonnes conditions permettraient à cette faune d'atteindre une biomasse maximale du même ordre que celle mesurée dans les herbiers à *Z. noltii* (>10 g (pssc).m⁻²). A partir de ce seuil approximatif de biomasse atteint dans les sédiments, le reste de la biomasse se développerait en surface du sédiment, profitant de la complexification structurelle induite par les agglomérats d'huîtres. Cette complexité structurelle protégerait cette épifaune contre la prédation et les huîtres fourniraient un substrat dur nécessaire à l'épifaune fixée. Enfin, les macroalgues fixées aux coquilles des bivalves constitueraient une ressource trophique supplémentaire pour les organismes herbivores de la macrofaune.

En définitif, la présence des ces deux types de structure biogénique en milieu intertidal stimule la macrofaune benthique : elles induisent de fortes abondances, des densités d'espèces et des biomasses élevées. Les fortes biomasses de l'endofaune pourraient être principalement induites par l'abondance des ressources liées directement (apport de fèces et pseudofèces, production de débris de plantes) ou indirectement (accroissement de la sédimentation fine) par la présence et/ou l'activité de ces deux espèces ingénieurs. Le développement d'une épifaune

mobile ou fixée, protégée de la prédation par la complexité structurelle induite par la présence des huîtres ou des zostères lorsqu'elles sont en abondance suffisante, permettrait à la biomasse de se développer en surface du sédiment. La diversité des niches écologiques, résultant de la présence de ces espèces ingénieurs, permettrait le développement d'une macrofaune plus diversifiée que dans les zones dépourvues de ce type de structure. Cependant, au sein d'un même type d'habitat, les variations des conditions du milieu, comme le niveau hypsométrique et la position dans le gradient de salinité/température, induisent aussi des changements non négligeables dans la structure des peuplements et la hiérarchie des facteurs structurants. Ainsi un herbier à *Z. noltii* en position hypsométrique haute perd son côté « attractif » et la durée d'émersion devient le facteur structurant dominant (Cottet, 2004).

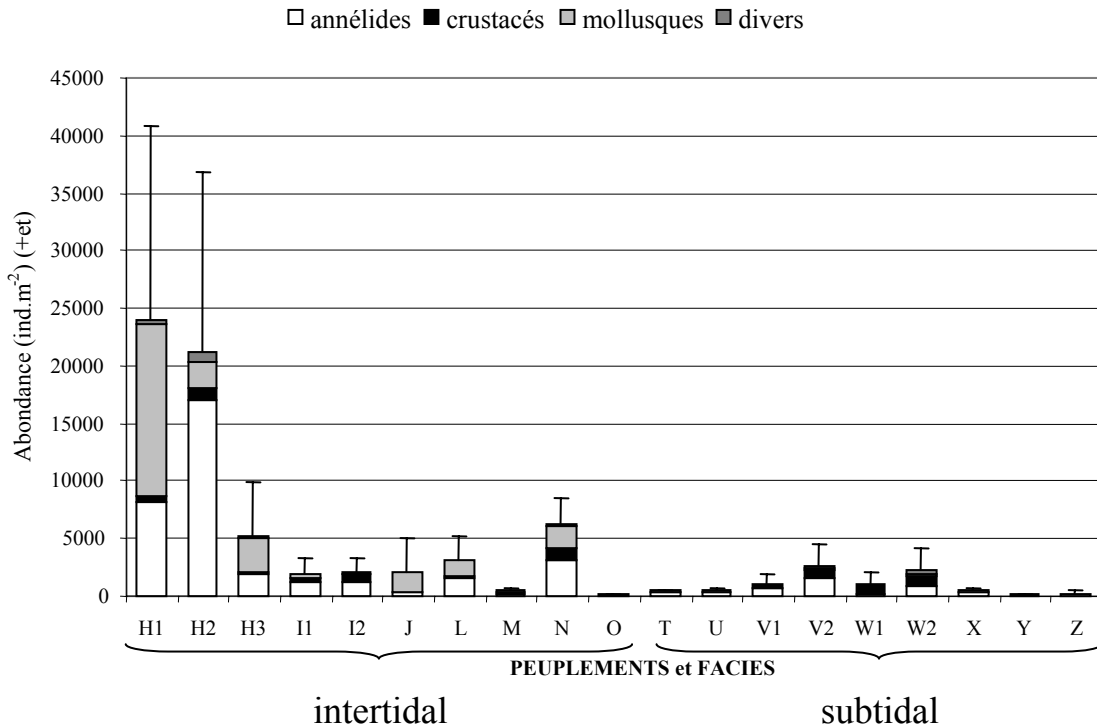


Figure 2.14. : Comparaison des abondances de la macrofaune (ind.m⁻² (+écart-type)) par grands groupes zoologiques (annelides, crustacés, mollusques et divers) en fonction des peuplements et faciès identifiés dans le domaine intertidal et subtidal.

H (Peuplement des herbiers à *Z. noltii*)

H1 (faciès des herbiers à *Z. noltii* interne ou de haut niveau)

H2 (faciès des herbiers à *Z. noltii* océanique de niveau moyen)

H3 (faciès des herbiers à *Z. noltii* à faible végétation)

I (Peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux)

I1 (faciès des vases sableuses de bas niveau)

I2 (faciès des sables vaseux de bas niveau)

J (peuplement des sables à *A. marina*)

L (peuplement des vases à *S. plana*)

M (peuplement des sables deltaïques internes)

N (peuplement des récifs d'huîtres *C. gigas*)

O (peuplement des sables océaniques instables)

T (peuplement des sables moyens)

U (peuplement des sables fins)

V (peuplement des sables hétérogènes plus ou moins envasés)

V1 (faciès sableux)

V2 (faciès vaseux)

W (peuplement des sables vaseux et vases sableuses)

W1 (faciès très envasé)

W2 (faciès de base)

X (peuplement des sables moyens à grossiers)

Y (peuplement des sables deltaïques)

Z (peuplement des sables instables océaniques)

4. LES PEUPEMENTS DE MACROFAUNE BENTHIQUE DU BASSIN D'ARCACHON : COMPARAISON DES DOMAINES SUBTIDAL ET INTERTIDAL

4.1. Abondances

L'abondance de la macrofaune est maximale en zone intertidale, en particulier dans les herbiers à *Zostera noltii* (faciès H1 et H2), où elle est, en moyenne, supérieure à 20 000 ind.m⁻² (**figure 2.14.**) et, dans une moindre mesure, au sein du peuplement des récifs d'huîtres (N). Des niveaux d'abondance intermédiaires, compris en moyenne entre 1 000 et 5 000 ind.m⁻², ont été mesurés au sein des peuplements intertidaux et subtidaux I, J, L, V et W. Les peuplements correspondant à des sables à faible teneur en pélites (O, M, Z, Y, X, U et T) sont caractérisés par des abondances nettement plus faibles, inférieures à 500 ind.m⁻² en moyenne (**figure 2.14.**).

La comparaison des deux cartes (**figures 2.15. & 2.16.**) montre clairement que les abondances ponctuelles de la macrofaune en domaine intertidal sont en général supérieures à celles du domaine subtidal.

4.2. Diversité spécifique

L'effort d'échantillonnage affecté à chacun des deux domaines, intertidal et subtidal, est très comparable avec 93 et 89 stations, respectivement. Au total, 197 et 229 taxons ont été récoltés dans les deux domaines respectifs. Le domaine subtidal apparaît donc légèrement plus riche en espèces que le domaine intertidal, principalement en crustacés. En effet, le nombre de taxons d'annélides et de mollusques récoltés est similaire dans les deux domaines (80 taxons d'annélides, 39 taxons de mollusques et 81 taxons d'annélides, 42 taxons de mollusques ont été récoltés dans les domaines intertidal et subtidal, respectivement) mais le nombre de taxons appartenant au phylum des crustacés est plus élevé en domaine subtidal (82 taxons) qu'en domaine intertidal (61 taxons).

Néanmoins, les plus importantes différences de densité d'espèces sont liées au peuplement (ou au faciès) considéré (**figures 2.17. & 2.18.**) et non au domaine (subtidal ou intertidal) considéré (**figures 2.19. & 2.20.**).

Les densités d'espèces les plus faibles sont observées au niveau des peuplements ou faciès caractérisés par des conditions extrêmes (**figures 2.17. & 2.18.**) :

- peuplements des sables instables océaniques subtidaux (Z) et intertidaux (O), caractérisés par des sables moyens propres en déplacement constant ;

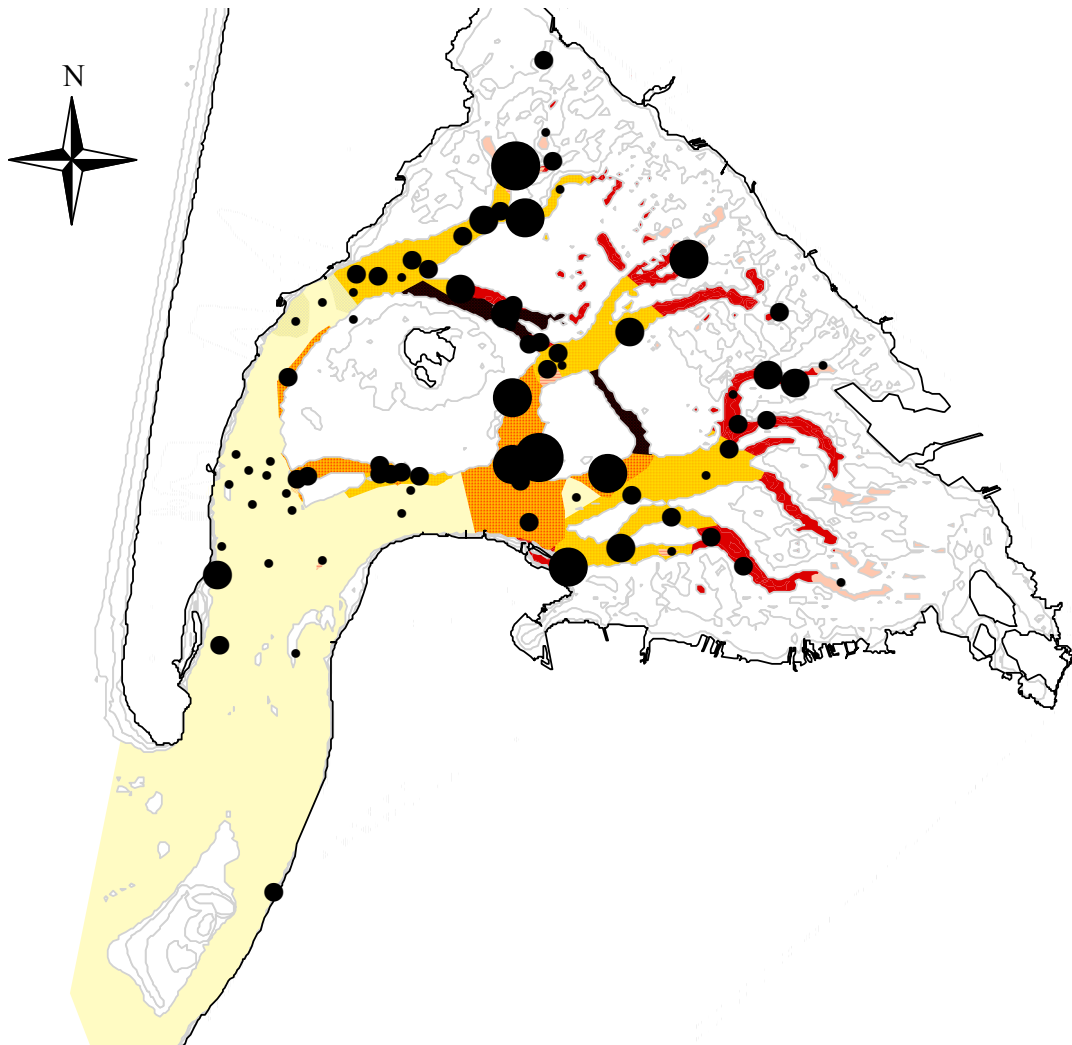
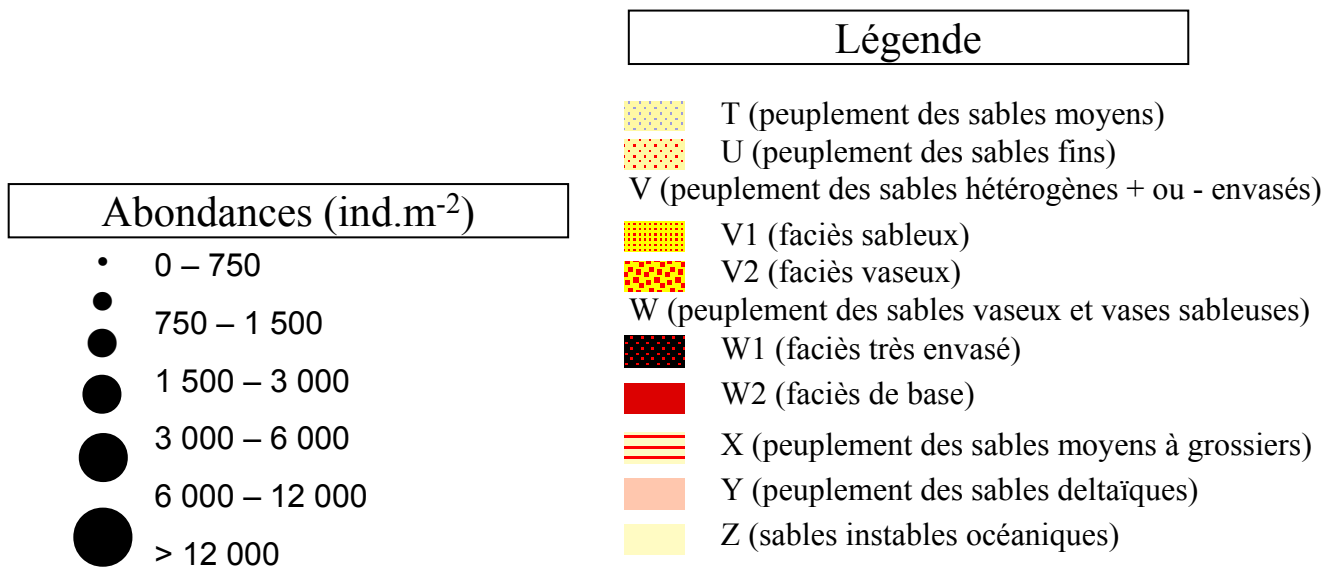


Figure 2.15. : Abondance de la macrofaune au sein des stations subtidales



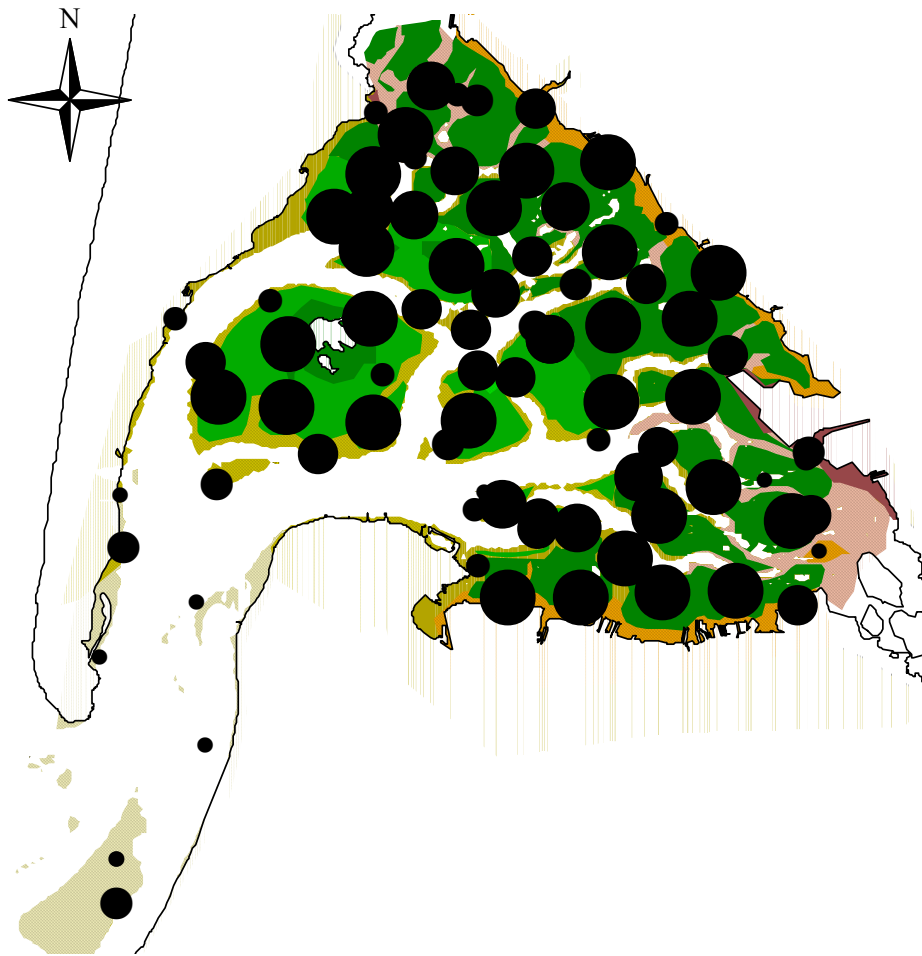


Figure 2.16. : Abondance de la macrofaune au sein des stations intertidales

Abondances (ind.m⁻²)

- 0 – 750
- 750 – 1 500
- 1 500 – 3 000
- 3 000 – 6 000
- 6 000 – 12 000
- > 12 000

Légende

- H (peuplement des herbiers à *Z. noltii*)
 - H1 (faciès interne ou de ht niveau)
 - H2 (faciès océanique de niveau moyen)
 - H3 (faciès à faible végétation)
- I (peuplement des sables vaseux et vases sableuse des bas niveaux)
 - I2 (faciès des sables vaseux)
 - I1 (faciès des vases sableuses)
- J (peuplement des sables à *A. marina*)
- M (peuplement sables deltaïques internes)
- O (sables océaniques instables)
- L (peuplement des vases à *Scrobicularia plana*)
- N (peuplement des récifs d'huîtres)

- peuplements des sables deltaïques subtidaux (Y) et intertidaux (M), caractérisés par des sables moyens propres soumis à des variations très fréquentes de salinité ;
- peuplement des sables à *Arenicola marina* (J), caractérisés par des sables moyens propres en zone à salinité variable ;
- peuplement des vases à *Scrobicularia plana* (L), caractérisés par des vases réduites, dépourvues de végétation et situées en zone à salinité variable.

4.3. Biomasses

Les biomasses par principaux groupes trophiques sont présentées sur la **figure 2.21.**

La biomasse des carnivores (**figure 2.21.a.**) est très variable au sein d'un même assemblage. Les biomasses élevées mesurées au niveau de certains d'entre eux sont souvent dues à la présence occasionnelle de quelques individus de relativement grande taille, notamment des crustacés décapodes. Ces espèces sont très mobiles et leur capture peut être considérée comme accidentelle. Ainsi, les biomasses représentées par les carnivores peuvent être considérées comme relativement similaires d'un peuplement/faciès à l'autre à l'exception notable du peuplement des récifs d'huîtres (N) où la biomasse des carnivores est constamment élevée.

La biomasse des suspensivores (**figure 2.21.b.**) est également fortement dépendante de la présence occasionnelle de quelques individus de relativement grande taille. Les fortes biomasses de suspensivores généralement observées dans les différents faciès de l'herbier à *Z. noltii* H3, H2 et surtout H1 sont dues à la présence régulière de *Ruditapes philippinarum* dans les échantillons. Les biomasses mesurées au niveau du peuplement des sables océaniques instables subtidaux (Z) sont élevées mais très variables. Elles sont dues à la présence très occasionnelle de *Mytilus edulis*. Cependant, la présence de bancs de moules très instables dans le temps et l'espace est connue dans les zones caractérisées par ce peuplement, certaines de ces moulières sont d'ailleurs exploitées (Auby, com. pers.). Les fortes biomasses mesurées dans les stations du faciès W2 sont en grande partie influencées par trois espèces : *Crepidula fornicata*, *Ruditapes philippinarum* et *Solen marginatus*. Celles-ci ont été échantillonnées alternativement et peuvent être considérées comme représentatives de la biomasse des suspensivores au sein du faciès. De même, la présence régulière de *Ruditapes philippinarum* dans les stations du faciès I1 est responsable de l'importance de la biomasse des suspensivores. En revanche, la biomasse des suspensivores du faciès V2 est presque intégralement liée à la présence d'une grande chaîne de crépidules dans une station du faciès et peut être considérée comme non représentative de leur biomasse.

□ H1 ◇ H2 ○ H3 △ I1 △ I2 ○ J □ L ○ M * N
 * O ■ V1 ▲ V2 — W1 ◆ W2 + X * Y ● Z

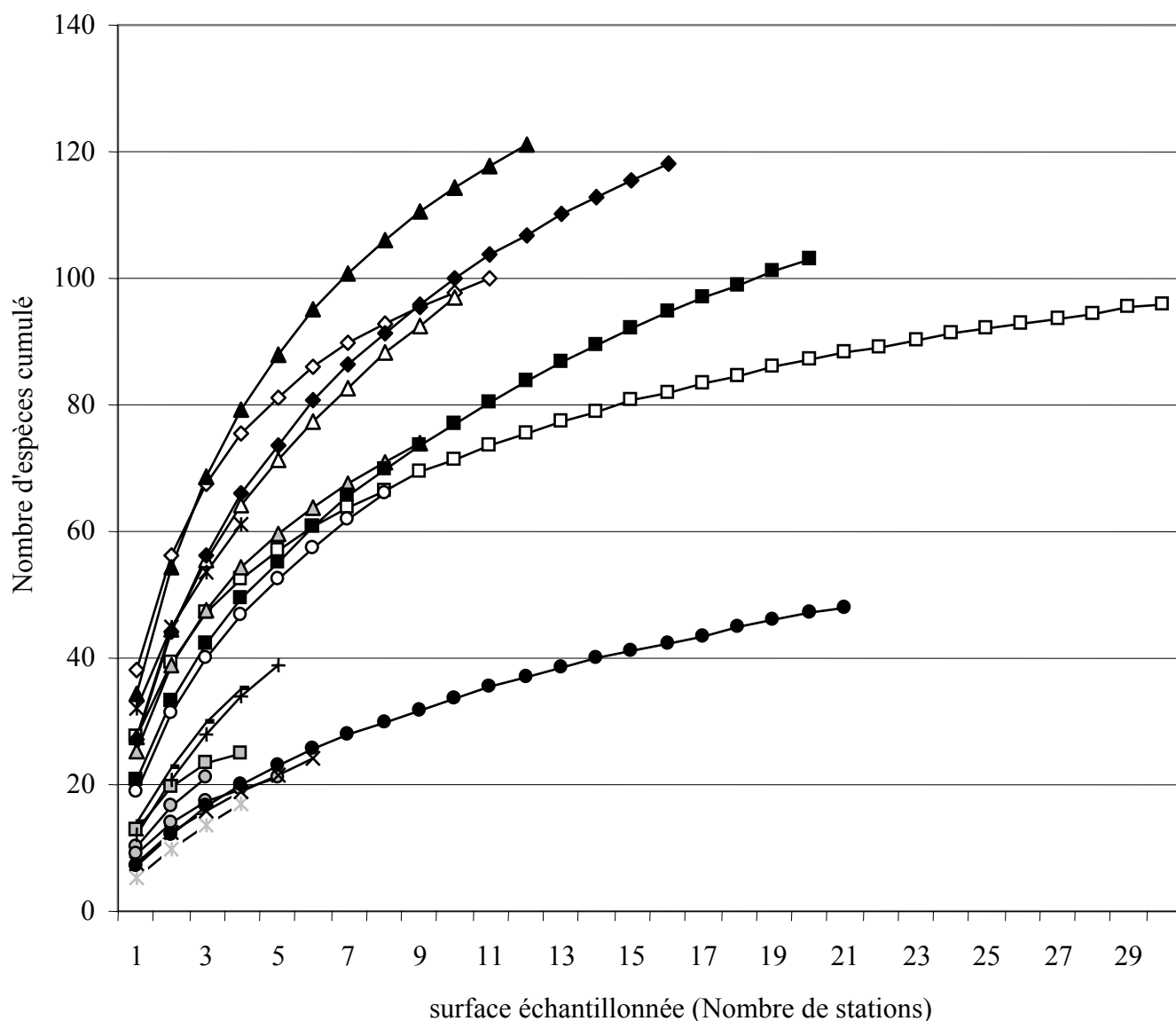


Figure 2.18. : Comparaison des courbes aire-espèces cumulées pour les différents peuplements et faciès identifiés dans le domaine intertidal (H1, H2, H3, I1, I2, J, L, M, N, O) et subtidal (T, U, V1, V2, W1, W2, X, Y et Z). Les accolades indiquent les 4 niveaux de richesse spécifique.

H (Peuplement des herbiers à *Z. noltii*)

H1 (faciès des herbiers à *Z. noltii* interne ou de haut niveau)

H2 (faciès des herbiers à *Z. noltii* océanique de niveau moyen)

H3 (faciès des herbiers à *Z. noltii* à faible végétation)

I (Peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux)

I1 (faciès des vases sableuses de bas niveau)

I2 (faciès des sables vaseux de bas niveau)

J (peuplement des sables à *A. marina*)

L (peuplement des vases à *S. plana*)

M (peuplement des sables deltaïques internes)

N (peuplement des récifs d'huîtres *C. gigas*)

O (peuplement des sables océaniques instables)

T (peuplement des sables moyens)

U (peuplement des sables fins)

V (peuplement des sables hétérogènes plus ou moins envasés)

V1 (faciès sableux)

V2 (faciès vaseux)

W (peuplement des sables vaseux et vases sableuses)

W1 (faciès très envasé)

W2 (faciès de base)

X (peuplement des sables moyens à grossiers)

Y (peuplement des sables deltaïques)

Z (peuplement des sables instables océaniques)

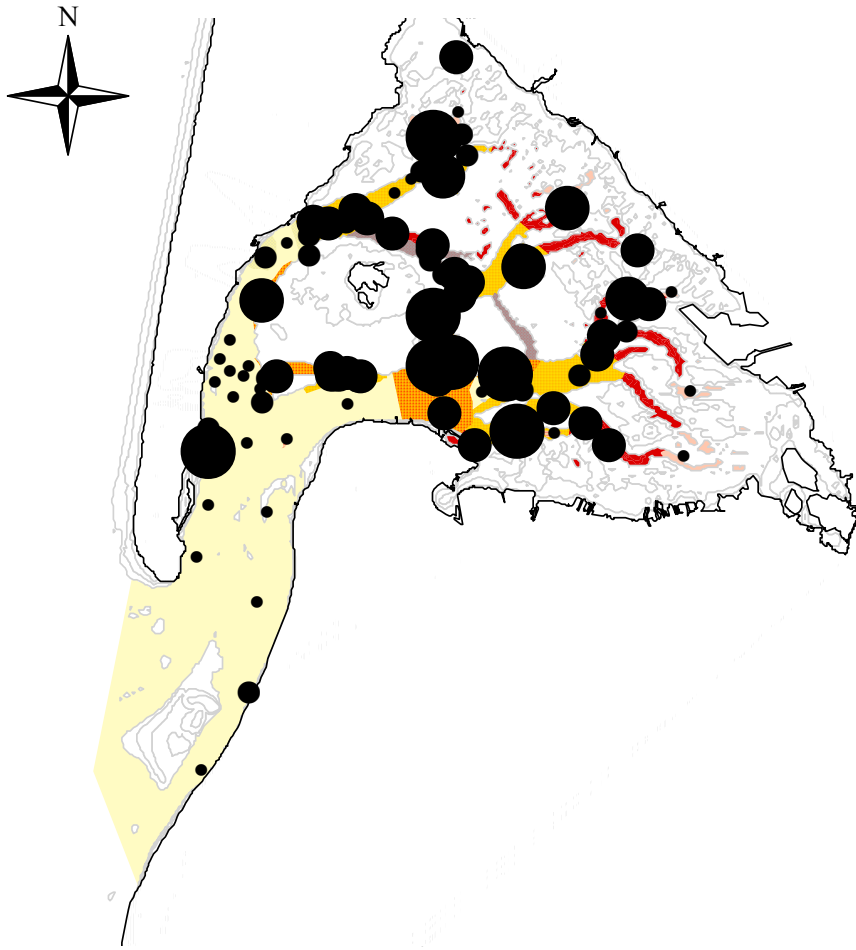
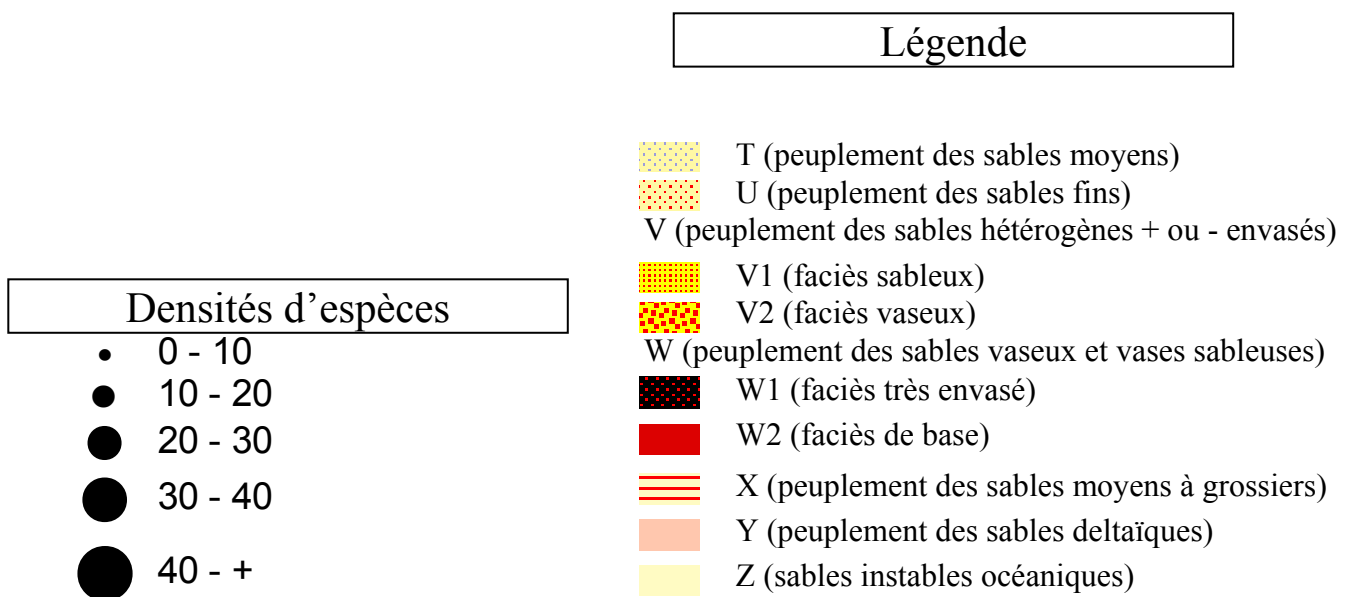


Figure 2.19. : Densités d'espèces de la macrofaune au sein des stations subtidales



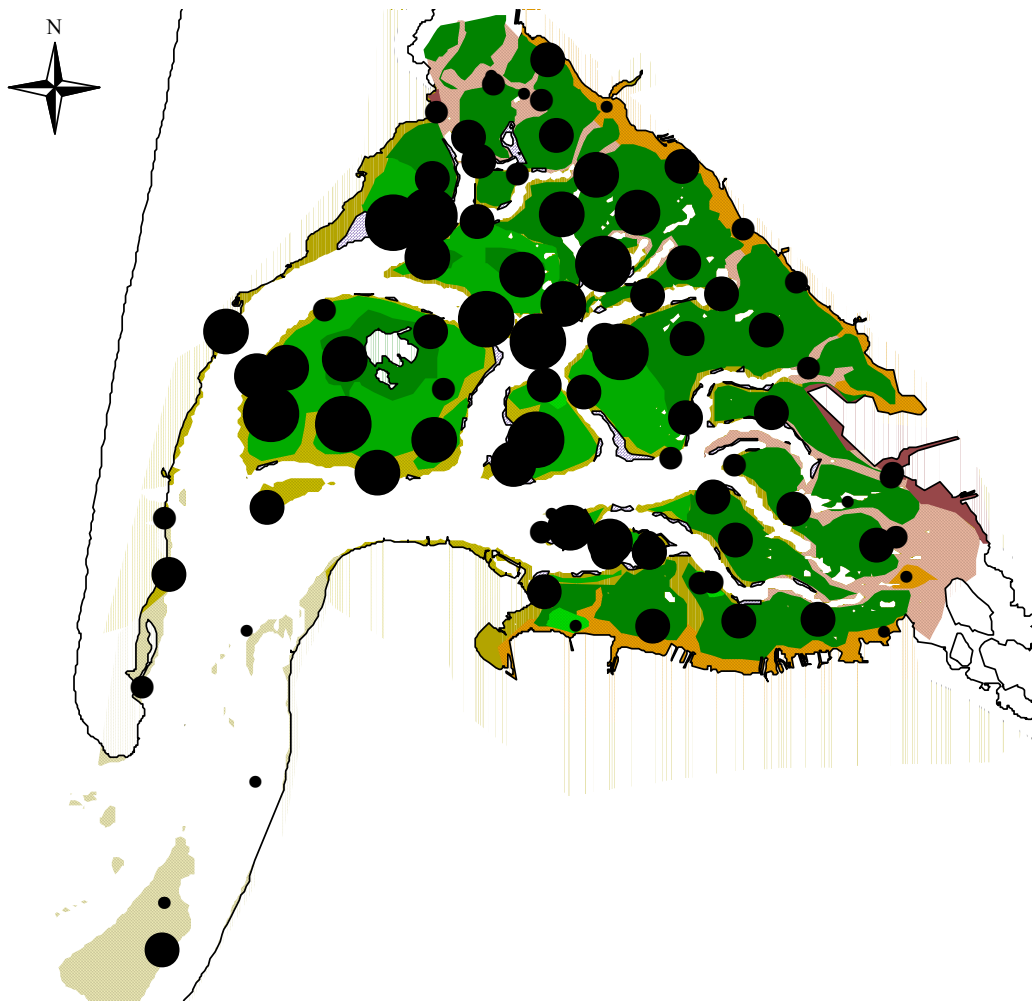


Figure 2.20. : Densités d'espèces de la macrofaune au sein des stations intertidales

Légende

H (peuplement des herbiers à *Z. noltii*)

■ H1 (faciès interne ou de ht niveau)

■ H2 (faciès océanique de niveau moyen)

■ H3 (faciès à faible végétation)

I (peuplement des sables vaseux et vases sableuse des bas niveaux)

■ I2 (faciès des sables vaseux)

■ I1 (faciès des vases sableuses)

■ J (peuplement des sables à *A. marina*)

■ M (peuplement sables deltaïques internes)

■ O (sables océaniques instables)

■ L (peuplement des vases à *Scrobicularia plana*)

■ N (peuplement des récifs d'huîtres)

Densités d'espèces

● 0 - 12

● 10 - 20

● 20 - 30

● 30 - 40

● 40 - +

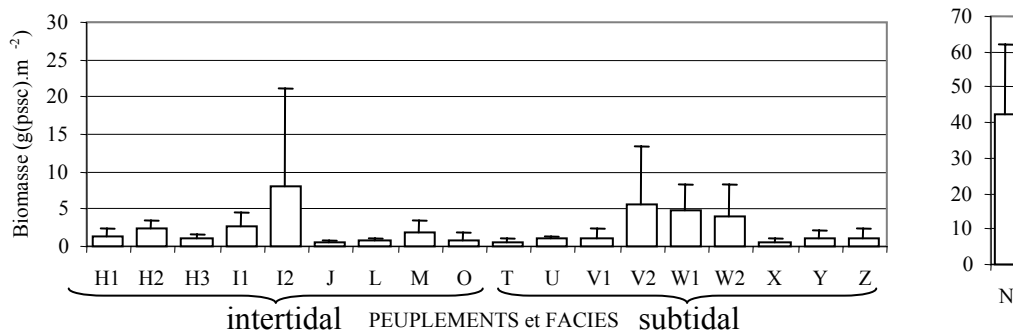
La méthode d'échantillonnage utilisée au cours de cette étude n'est pas optimale pour quantifier la biomasse des grands carnivores et celle représentée par les grands suspensivores. En revanche, la biomasse des déposivores (**figure 2.21.c.**) est plutôt liée à la présence d'espèces de petite taille, et est davantage représentative de la réalité. Elle est maximale au niveau des deux faciès principaux (H1 et H2) de l'herbier à *Zostera noltii*. Les biomasses les plus faibles ont été mesurées dans les peuplements caractérisant les zones sableuses M, O, T, X, Y et Z (biomasses moyennes inférieures à 1,1 g (pssc).m⁻²). Finalement, en pondérant ces biomasses par rapport à la surface occupée par chaque peuplement et faciès, il apparaît clairement que les biomasses de déposivores sont nettement plus élevées au niveau du domaine intertidal que du domaine subtidal (**figures 2.21.c.**). La présence des parcs à huîtres (dont la biomasse n'est pas prise en compte ici), des récifs d'huîtres sauvages et les fortes biomasses représentées par les palourdes japonaises en domaine intertidal participe également à la différence de biomasse entre les deux domaines (**figures 2.22. & 2.23.**).

4.4. Facteurs structurants

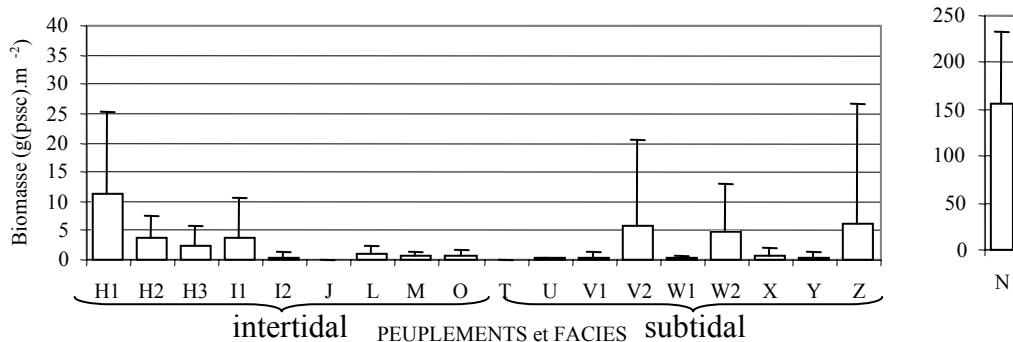
Les principaux facteurs environnementaux influençant la répartition du macrobenthos sont différents selon le domaine considéré. En particulier, l'effet structurant des herbiers à *Z. noltii* et des récifs d'huîtres sur la macrofaune intertidale est très net alors qu'en domaine subtidal, la présence d'herbiers à *Z. marina*, de denses populations de crépidules ou de fonds coquilliers détritiques n'est pas associée à des peuplements macrobenthiques particuliers. De même, le facteur bathymétrie au sens large n'a aucun effet sur la structure du macrozoobenthos subtidal alors qu'en domaine intertidal, l'élévation par rapport au niveau de marée est un des principaux facteurs structurant la macrofaune.

Toutefois, il convient de remarquer que, dans les conditions les plus extrêmes rencontrées dans la lagune (instabilité sédimentaire ou fluctuations de salinité importantes), certains peuplements identifiés dans les deux domaines présentent de fortes affinités qualitatives et quantitatives. Ils sont tous caractérisés par des abondances, densités d'espèces et biomasses faibles. C'est en particulier le cas des peuplements Z et O qui caractérisent les sables océaniques instables dont la position par rapport au zéro des basses mers évolue constamment au gré du déplacement de ces bancs de sables et dunes hydrauliques. De même, les peuplements des sables deltaïques Y et M se situent en continuité l'un de l'autre et partagent également de fortes affinités qualitatives (composition faunistique très proche) et quantitatives (abondances, biomasses et densité d'espèces très faibles).

a. Carnivores



b. Suspensivores



c. Dépositivores

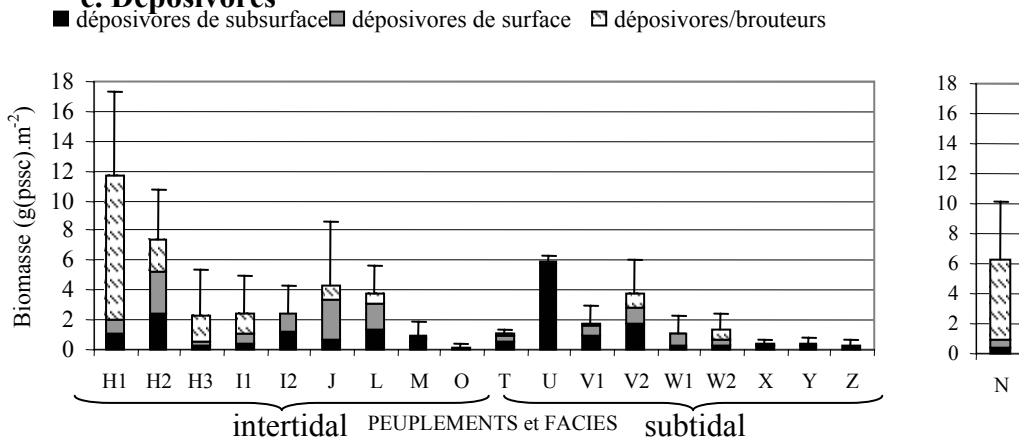


Figure 2.21. : Comparaison des biomasses de la macrofaune (g(pssc).m⁻² + écart-type) au sein des différents peuplements et faciès identifiés. Les biomasses sont réparties selon les principaux groupes trophiques (a. carnivores, b. suspensivores, c. dépositivores).

H (Peuplement des herbiers à *Z. noltii*)

H1 (faciès des herbiers à *Z. noltii* interne ou de haut niveau)

H2 (faciès des herbiers à *Z. noltii* océanique de niveau moyen)

H3 (faciès des herbiers à *Z. noltii* à faible végétation)

I (Peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux)

I1 (faciès des vases sableuses de bas niveau)

I2 (faciès des sables vaseux de bas niveau)

J (peuplement des sables à *A. marina*)

L (peuplement des vases à *S. plana*)

M (peuplement des sables deltaïques internes)

N (peuplement des récifs d'huîtres *C. gigas*)

O (peuplement des sables océaniques instables)

T (peuplement des sables moyens)

U (peuplement des sables fins)

V (peuplement des sables hétérogènes plus ou moins envasés)

V1 (faciès sableux)

V2 (faciès vaseux)

W (peuplement des sables vaseux et vases sableuses)

W1 (faciès très envasé)

W2 (faciès de base)

X (peuplement des sables moyens à grossiers)

Y (peuplement des sables deltaïques)

Z (peuplement des sables instables océaniques)

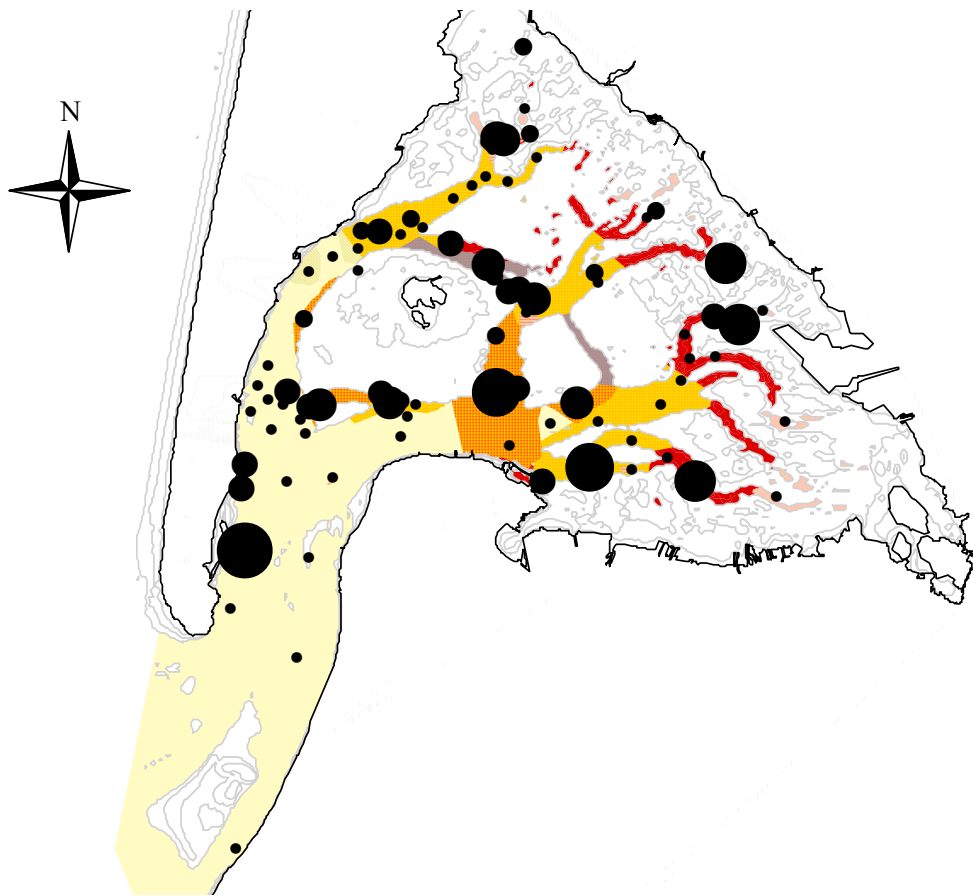
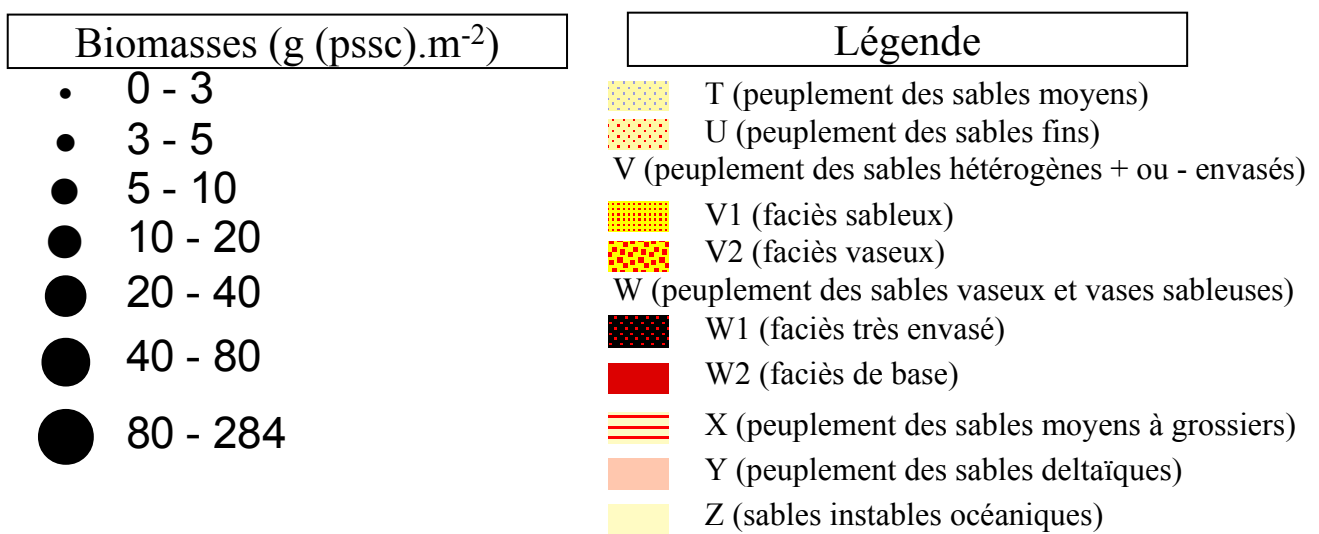


Figure 2.22. : Biomasses de la macrofaune au sein des stations subtidales



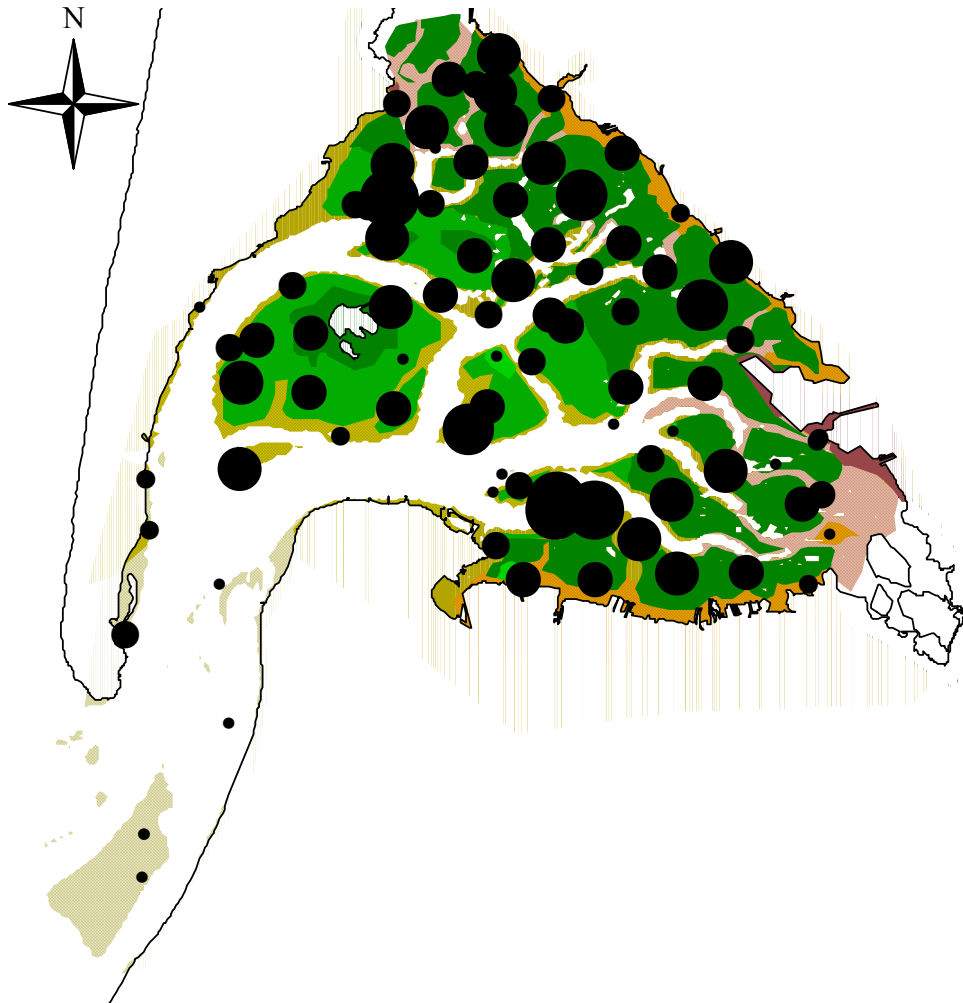
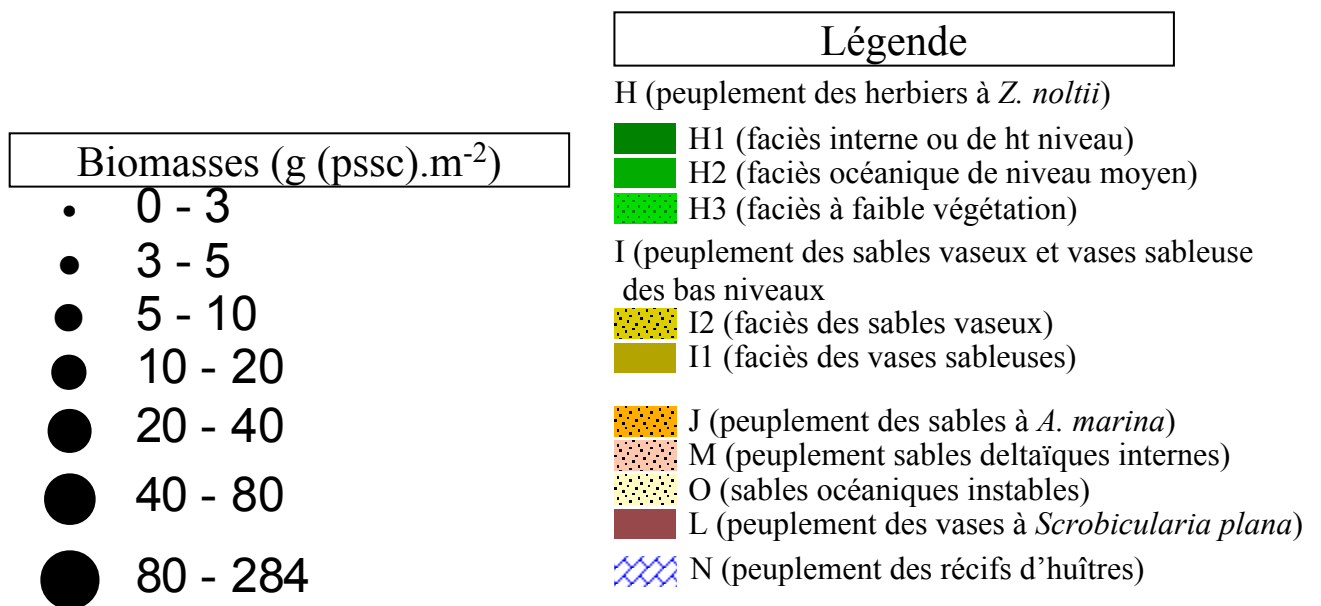


Figure 2.23. : Biomasses de la macrofaune au sein des stations intertidales



Le faciès (I1) des vases sableuses du peuplement intertidal (I) des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux est également assez proche du faciès de base (W2) du peuplement subtidal (W) des sables vaseux et vases sableuses des chenaux peu profonds. Ces différents faciès caractérisent les fonds des chenaux envasés peu profonds ainsi qu'une étroite zone de transition entre domaines intertidal et subtidal.

Finalement, les peuplements et faciès identifiés sont, pour la plupart, restreints à l'un ou l'autre des deux domaines et s'organisent en fonction de facteurs environnementaux distincts. En plus des différences qualitatives observées, des différences d'ordre quantitatif ont été mises en évidence, elles concernent en particulier les abondances et les biomasses. L'ensemble de ces divergences entre les deux domaines justifie le maintien de cette séparation dans le *Chapitre 4* consacré à l'étude du réseau trophique benthique.

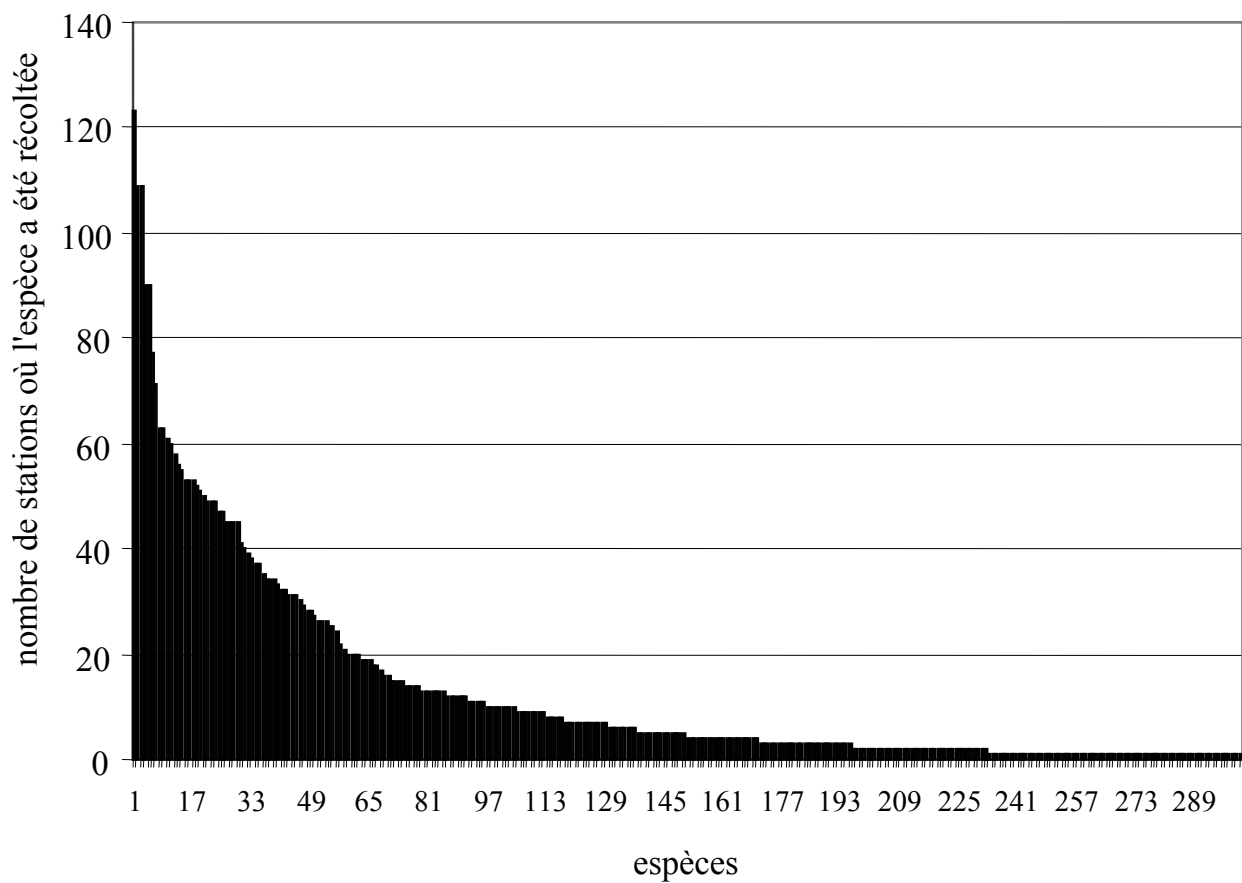


Figure 2.24. : Fréquence des 293 taxons (nombre de stations où l'espèce a été récoltée) par rapport aux 182 stations échantillonnées au cours de l'étude.

5. CONTRIBUTION A L'INVENTAIRE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DU BASSIN D'ARCACHON

5.1. Espèces collectées au cours de l'étude

Au total, environ 293 taxons différents ont été identifiés sur les 104 500 spécimens récoltés au cours de l'échantillonnage : 103 appartenaient au phylum des annélides, 107 à celui des arthropodes et 60 à celui des mollusques, les 23 autres taxons appartenaient à différents phylums. Un tableau placé en annexe (*annexe 2*) présente la liste complète des espèces récoltées.

La majorité des espèces échantillonnées s'est avérée rare. En effet, plus de 50% des espèces, tous phylums confondus, n'ont été retrouvées que dans 4 stations ou moins (**figure 2.24.**) ; 69 ne l'ont été que dans une unique station. La richesse biologique du Bassin d'Arcachon a été estimée par Auby (1993) et plus récemment par Bachelet (données non publiées) à partir d'une importante synthèse bibliographique. Ainsi, la richesse spécifique du macrobenthos est estimée à 994 espèces dont 232 annélides, 322 mollusques et 229 crustacés. En comparaison, la présente étude a permis de récolter entre 45 et 47 % des taxons annélides et crustacés connus et seulement 19% des taxons de mollusques.

Les espèces nouvelles pour la faune du Bassin d'Arcachon ont principalement été retrouvées dans des habitats jusqu'à présent non échantillonnés de manière quantitative : les herbiers à grandes zostères (*Maera grossimana*) et les récifs d'huîtres (*Colomastix pusilla*, *Thelepus setosus*). Les 2 espèces d'amphipodes nouvellement signalées, *Colomastix pusilla* et *Maera grossimana* sont communes dans les autres zones côtières de France métropolitaine et du Golfe de Gascogne situées au nord et au sud du Bassin d'Arcachon (Dauvin & Bellan-Santini, 2002 ; Bachelet *et al.*, 2003) en particulier dans les pertuis de la Baie de Marennes-Oléron (de Montaudouin & Sauriau, 2000). Les annélides polychètes *Travisia forbesii* et *Thelepus setosus* sont connues des zones côtières de la Manche (Dauvin *et al.*, 2003) et du Golfe de Gascogne (Bachelet, 2003 ; de Montaudouin & Sauriau, 2000).



Figure 2.25. : Localisation des stations dans lesquelles des espèces introduites ont été échantillonnées au cours de l'étude (situation 2001-02). La localisation de *Crepidula fornicata* n'est pas précisée, la distribution de cette espèce ayant été cartographiée par de Montaudouin *et al.* (2001) ; de même, la distribution de *Ruditapes philippinarum* a été cartographiée par Caill-Milly (2003). La distribution de *Styela clava* et *Cyclope neritea* n'est pas non plus indiquée, ces espèces étant largement réparties dans l'ensemble de la lagune.

Hemigrapsus penicillatus



Gibbula albida



intertidal



subtidal

5.2. Cas des espèces introduites

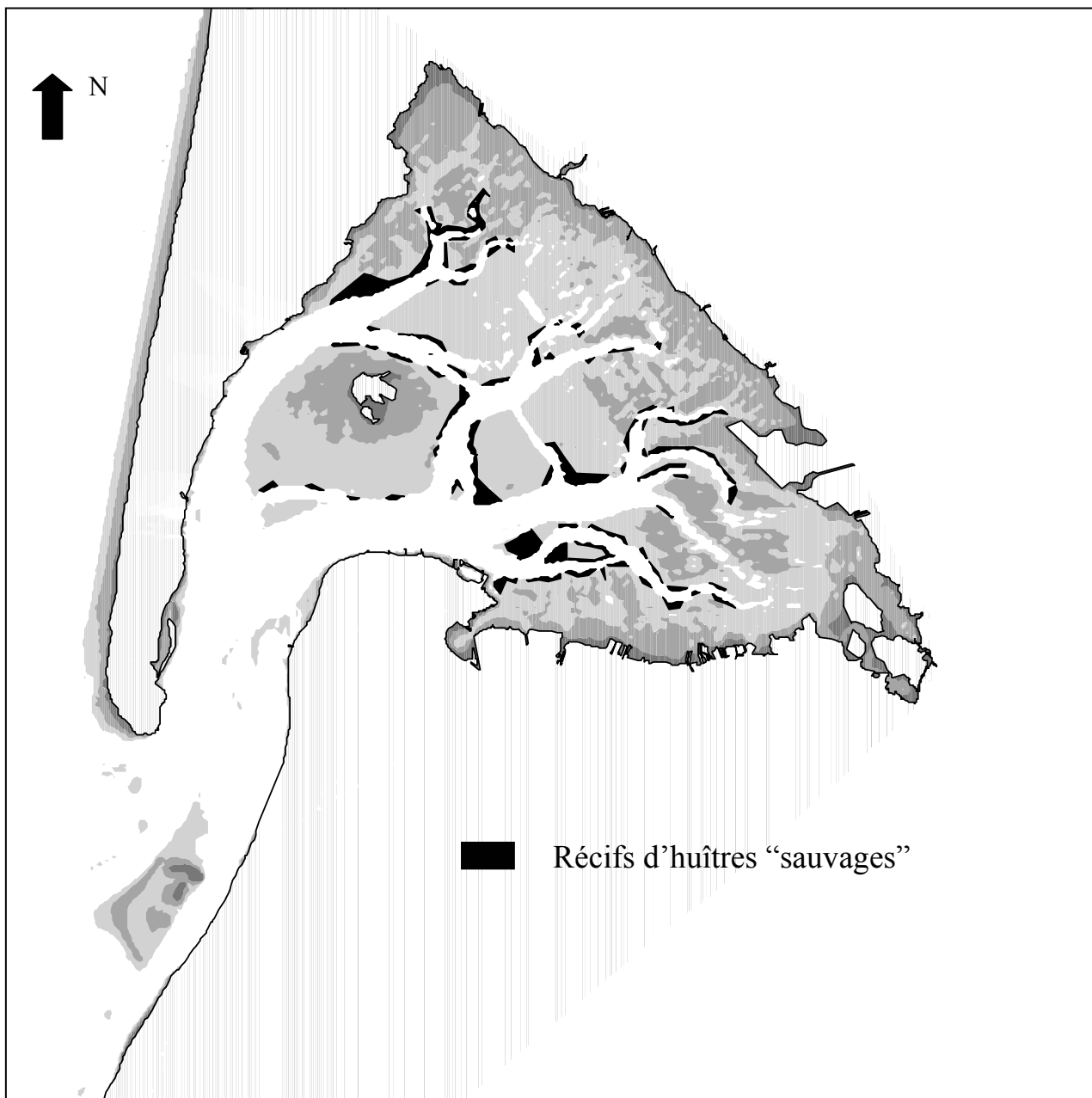
Parmi les espèces identifiées, 10 espèces sont d'origine allochtone, il s'agit de :

- *Elminius modestus* (balane du Pacifique), ce crustacé cirripède est originaire du Pacifique sud. Il aurait été introduit en Grande Bretagne lors de la deuxième guerre mondiale (Gruet & Baudet, 1997) date à partir de laquelle l'espèce se serait propagée vers le Nord puis le Sud des côtes Atlantiques françaises. Nous avons retrouvé cette espèce, en faible abondance (au maximum, équivalente à moins de 100 ind.m⁻²), au niveau des récifs d'huîtres. Notre stratégie d'échantillonnage ne prenait pas en compte les substrats durs où cette espèce peut devenir abondante (de Montaudouin *et al.*, 2001, 2003, 2004).
- *Corophium sextonae* : cette espèce serait originaire de Nouvelle Zélande (Eno *et al.*, 1997). Au cours de l'échantillonnage, elle a été retrouvée à 3 reprises, à deux occasions dans les zones où *Crepidula fornicata* forme des populations denses et à une reprise dans une station de fonds coquilliers détritiques. Les abondances étaient de l'ordre de 30 à 100 ind.m⁻². Le mode d'introduction de cette espèce n'est pas connu, il s'agit d'une espèce cryptogénique (Bachelet, com. pers.).
- *Hemigrapsus penicillatus* est un crabe de petite taille (largeur de carapace généralement inférieure à 20-30 mm), originaire du Pacifique Nord Ouest (Noël *et al.*, 1997). Signalée pour la première fois en 1994 en Baie de Marennes-Oléron, cette espèce se serait répandue très rapidement le long de la côte Atlantique comprise entre Fromentine (Sud de la Loire) et Laredo (Espagne). D'après Noël *et al.* (1997), cette espèce aurait été introduite dans les années 1990 mais les modalités de son introduction ne sont pas connues. Nous n'avons retrouvé cette espèce qu'à une seule occasion au cours de laquelle 11 individus ont été récoltés dans les récifs d'huîtres intertidaux (**figure 2.25.**). Si ces observations confirment le maintien de cette espèce dans le Bassin d'Arcachon, elle ne semble pas avoir envahi d'autres zones de la lagune. Cependant, les zones portuaires qu'elle semble affectionner (Labourg, com. pers.) n'ont pas été prospectées lors de la présente étude. Cette espèce étant généralement retrouvée sous les pierres en zone intertidale (Noël, 1997), il est probable que cette espèce trouve peu d'habitats adéquats à son développement dans le Bassin, les zones d'enrochements étant rares ; en cela, les récifs intertidaux d'huîtres « sauvages » constituent un habitat potentiel non négligeable pour cette espèce.

- *Gibbula albida* a été trouvée pour la première fois dans le Bassin d’Arcachon en 1986, dans les herbiers à *Zostera marina* (Bachelet *et al.*, 1990). Ces auteurs signalent également que cette espèce a été retrouvée l’année suivante au niveau des herbiers intertidaux à *Zostera noltii* du Nord de l’Ile aux Oiseaux. Ce gastéropode méditerranéen est connu en Mer Noire. Il se distribue le long des côtes septentrionales de la Méditerranée orientale, en mer Adriatique et en mer Tyrrhénienne (Bachelet *et al.*, 1990). Le transfert d’huîtres *Ostrea edulis* en provenance de l’étang de Thau vers le Bassin d’Arcachon est considéré comme une cause probable de l’introduction de cette espèce (Bachelet *et al.*, 1990). Nous avons retrouvé cette espèce à 9 reprises en quantités variables (équivalentes à 10–100 ind.m⁻²), principalement dans les herbiers à petites zostères mais également au niveau de certains parcs à huîtres et des herbiers à grande zostère ou à proximité de ceux-ci (**figure 2.25.**). La présente étude permet de préciser en partie sa répartition actuelle (2001-02) (**figure 2.25.**). Il semblerait que cette espèce se soit étendue au moins à l’ensemble de l’Ile aux Oiseaux et au-delà, vers le Nord et le Nord Est. Les densités restent modérées mais elles sont du même ordre que les deux espèces autochtones *Gibbula cineraria* (espèce plutôt subtidale) et *Gibbula umbilicalis* (espèce plutôt intertidale) avec lesquelles elle a été retrouvée en sympatrie.
- *Crepidula fornicata* (crépidule) aurait été introduite accidentellement sur les côtes françaises à la fin de la deuxième guerre mondiale ; cette espèce a par la suite envahi un grand nombre de sites de l’Atlantique Nord Est (Blanchard, 1997). Elle a été signalée dans le Bassin d’Arcachon en 1969 (Bachelet *et al.*, 1980) mais, contrairement à d’autres sites (baie de St Brieuc, baie du Mont St Michel, rade de Brest ou Marennes-Oléron), cette espèce n’a pas réussi à envahir le Bassin d’Arcachon (de Montaudouin *et al.*, 2001). D’après de Montaudouin *et al.* (2001), les raisons de cette « non-invasion » seraient corrélées à (1) la faible surface des fonds vaseux pour lesquels cette espèce montre une grande affinité, (2) la présence de larges herbiers à *Zostera marina* occupant ces zones vaseuses subtidales et (3) à l’interdiction de la pêche par des engins traînants qui contribuent fortement à la dispersion de cette espèce (Sauriau *et al.*, 1998). Le stock (poids frais) en place dans le Bassin d’Arcachon est de l’ordre de 155 tonnes (de Montaudouin *et al.*, 2001).
- *Cyclope neritea* (cyclonasse) est apparue en 1976 dans le Bassin d’Arcachon (Bachelet *et al.*, 1980, 1990). Depuis son apparition, cette espèce a progressivement envahi l’ensemble du Bassin où elle constitue une espèce constante des sables à

Arenicola marina et des sables à *Cerastoderma edule*. Nous avons retrouvé cette espèce dans 15 stations, principalement dans les zones de bas niveau intertidal où elle est commune et de façon moins systématique dans les herbiers à *Zostera noltii*. Les densités maximales observées étaient de l'ordre de 60 individus.m⁻². D'après Bachelet *et al.* (2004), cette espèce aurait été introduite à partir de plusieurs sites, vraisemblablement *via* les transferts d'huîtres entre les différents sites ostréicoles.

- *Crassostrea gigas* (huître japonaise) figure au premier rang des espèces introduites dans le Bassin d'Arcachon. A ce titre, elle peut être considérée comme invasive puisqu'elle constitue de véritables récifs dont le développement croissant n'est pas ou peu contrôlé (de Montaudouin *et al.*, 2002). Une campagne a été menée afin d'estimer la surface occupée par ces récifs et de quantifier le stock de ces huîtres « sauvages ». Cette campagne a consisté en une série d'observations réalisées à partir du bateau de la Station Marine lors des basses mers. Au cours de celles-ci, le recouvrement de la zone intertidale par ces récifs a été estimé et la position des récifs et leur extension reportées sur une carte à partir des positionnements GPS relevés à bord. A partir des prélèvements d'huîtres effectués dans les 4 stations de récifs (groupe N), le stock d'huîtres sauvages a été estimé. La surface occupée par les récifs d'huître a été estimée à environ 156,4 Ha (1,56 km²) (**figure 2.26.**). Le stock correspondant serait d'environ 233 t (poids sec sans cendres) soit environ 38 000 t (poids frais). Cette première estimation indique que le stock d'huîtres « sauvages » est équivalent à celui estimé pour les huîtres cultivées. Ces récifs se situent principalement dans la partie interne du Bassin d'Arcachon, en bordure des chenaux et au niveau d'anciennes concessions ostréicoles abandonnées. La plus grande partie du stock se situe donc dans la partie interne de la lagune, principalement le long de l'axe du chenal du Teychan (22 000 t) et de la partie amont du chenal du Piquey et le long du chenal d'Arès (11 000 t) (**figure 2.26.**).
- *Ruditapes philippinarum* (palourde japonaise) a été introduite volontairement en 1980 lorsque des ostréiculteurs arcachonnais se sont lancés dans son élevage sur estran (Robert & Deltreil, 1990). Cette tentative s'est soldée par un échec commercial mais l'espèce a trouvé dans le Bassin des conditions favorables à un bon développement et s'y est répandue très rapidement, notamment dans les herbiers à *Zostera noltii*. Cette espèce a, de toute évidence, remplacé la palourde autochtone *Ruditapes decussatus* (Bertignac *et al.*, 2001 ; Caill-Milly *et al.*, 2003). Il est même possible qu'elle atteigne aujourd'hui des abondances et des biomasses que la palourde autochtone n'a



	LINEAIRE (m)	SURFACE (Ha)	STOCK (t PF)
AXE PIQUEY	14369	45.4	10821
CHENAL ILE	2341	0.2	56
CHENAL EYRAC	3904	1.6	372
AXE MAPOUCHET	10956	13.0	3106
CHENAL COURANT	1562	4.3	1016
AXE TEYCHAN	43093	91.8	21867
TOTAL	76225	156.4	37237

Figure 2.26. : Répartition des récifs d'huîtres "sauvages" *Crassostrea gigas* dans le Bassin d'Arcachon et estimation des stocks (en tonnes (poids frais)) selon les principaux chenaux. (L'épaisseur des zones ne respecte pas l'échelle de la carte, seul le linéaire est correct.)

vraisemblablement jamais atteint. En effet, si on compare les données collectées dans les herbiers à *Z. noltii* en 1983 par Auby (1991) aux nôtres, il apparaît, d'une part, que *R. philippinarum* était absente des herbiers échantillonnés par cet auteur et, d'autre part, que les abondances de l'espèce autochtone *R. decussatus* y étaient faibles par rapport à celles que nous avons mesurées (3 à 18 ind.m⁻² contre plus de 20 ind.m⁻² en moyenne pour *R. philippinarum* actuellement). Aucun individu de *R. decussatus* n'a été récolté au cours de cette étude. Cette espèce ne représente plus aujourd'hui qu'un stock anecdotique comparé à celui représenté par *R. philippinarum* (8 095 t, en 2003) (Caill-Milly et al., 2003).

- *Styela clava*, cette ascidie est originaire du Pacifique. Elle aurait été remarquée pour la première fois sur les côtes françaises à Dieppe en 1968. En Atlantique, cette espèce se distribue du Bassin d'Arcachon aux côtes du Danemark (Gruet & Baudet, 1997). La technique d'échantillonnage utilisée n'est pas du tout adaptée à l'échantillonnage de cette espèce. Elle a cependant été récoltée dans une station de récifs d'huîtres où elle trouve un substrat dur propice à sa fixation. Cette espèce est très commune dans les parcs à huîtres autour des pignots ou des tables ostréicoles mais également sous les différentes jetées du Bassin.

Gouletquer *et al.* (2002) ont recensé 104 espèces introduites sur la côte Atlantique française. D'après une synthèse réalisée par Bachelet (données non publiées), on peut estimer qu'au moins cinquante espèces ont été introduites dans le Bassin d'Arcachon, parmi celles-ci, 30 relèvent de la macrofaune. Le Bassin d'Arcachon figure au rang des principaux sites d'introduction d'espèces en raison de l'intensité des activités ostréicoles (Gouletquer *et al.*, 2002). D'ailleurs, parmi les 9 espèces recensées ici, la moitié l'ont été *via* les échanges entre bassins ostréicoles et le vecteur d'introduction de 3 autres espèces n'est pas connu.

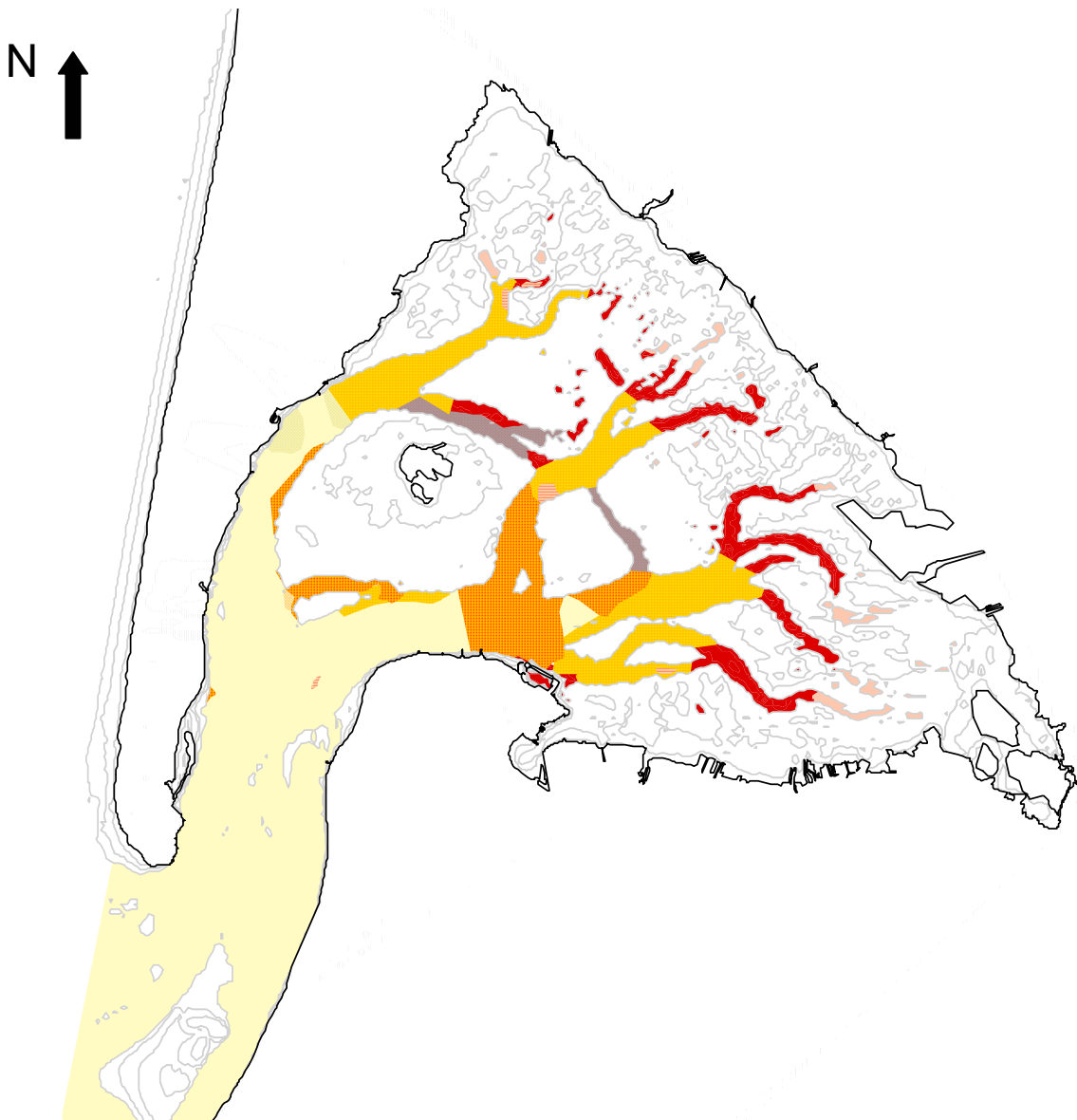












Figure 2.27. : Distribution des peuplements benthiques et de leurs faciès identifiés en domaine subtidal

Légende

- | | | | |
|---|--|---|--|
|  | T (peuplement des sables moyens) |  | W1 (faciès très envasé) |
|  | U (peuplement des sables fins) |  | W2 (faciès de base) |
|  | V (peuplement des sables hétérogène
s + ou - envasés) |  | X (peuplement des sables moyens à grossiers) |
|  | V1 (faciès sableux) |  | Y (peuplement des sables deltaïques) |
|  | V2 (faciès vaseux) |  | Z (sables instables océaniques) |

5. SYNTHÈSE ET CONCLUSION : ORGANISATION DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DANS LE BASSIN D'ARCAÇON

A partir des données analysées au cours de ce chapitre, nous allons résumer les traits principaux de l'organisation de la macrofaune benthique au sein de la lagune.

En domaine subtidal, le schéma dominant traduit la succession des peuplements de la partie océanique (« aval ») vers la partie interne (« amont ») selon l'ordre suivant : les peuplements (Z) des sables instables océaniques, puis le peuplement des sables hétérogènes plus ou moins envasés (faciès V2 puis faciès V1) et le peuplement des sables vaseux et vases sableuses (W2). Enfin, l'extrémité amont des chenaux est principalement caractérisée par le peuplement des sables deltaïques (Y) (**figure 2.27.**), ce dernier peuplement est également retrouvé en zone intertidale (M). En domaine intertidal, les peuplements et faciès se succèdent également selon le gradient océan-continent mais aussi en fonction du niveau tidal et du gradient sédimentaire (**figure 2.23.**).

La partie la plus océanique de la lagune consiste principalement en des sables moyens instables dont le peuplement (Z (subtidal) et O (intertidal)) est caractérisé par des espèces telles les polychètes *Nephtys cirrosa* ou *Ophelia neglecta*, des crustacés amphipodes très mobiles (ex : *Bathyporeia elegans*, *Urothoe pulchella*) et des espèces plutôt suprabenthiques comme *Gastrosaccus spinifer*. L'hydrodynamisme élevé limite drastiquement la sédimentation de particules fines organiques. Il en résulte un peuplement dont la richesse spécifique et l'abondance ($< 500 \text{ ind.m}^{-2}$) sont particulièrement faibles (**figures 2.15., 2.19. et 2.22.**). En domaine subtidal, la présence ponctuelle d'agglomérats de moules *Mytilus edulis* peut largement modifier l'assemblage de macrofaune suite à l'enrichissement du milieu en particules organiques. La structure devient relativement complexe en surface du sédiment et stimule les différents paramètres de l'assemblage (de Montaudouin, 2000). La localisation de ces moulières fluctue d'une année à l'autre, naturellement ou sous la pression de la pêche ou de travaux d'ensablement (de Montaudouin, 2000 ; de Montaudouin & Raigné, 2001 ; de Montaudouin *et al.*, 2003 ; de Montaudouin *et al.*, 2004).

Dans la partie intermédiaire de la lagune, la distinction entre domaine intertidal et domaine subtidal est plus nette.

En remontant le long des chenaux, la force des courants diminue progressivement et favorise localement une sédimentation fine. Ces zones, encore très largement sableuses, sont caractérisées par le faciès V2 du peuplement des sables hétérogènes plus ou moins envasés. En réponse à ces conditions plus favorables, la macrofaune et en particulier les déposivores

(Maldanidae, Capitellidae, Spionidae) sont stimulés en termes d'abondance ($> 1000 \text{ ind.m}^{-2}$) et de richesse spécifique (**figures 2.15. & 2.19.**). Il s'agit d'ailleurs du faciès le plus riche en espèces parmi ceux qui ont été identifiés dans l'ensemble de la lagune (**figure 2.18.**). L'accroissement de la sédimentation fine stimule aussi la biomasse qui demeure cependant fonction de la présence de quelques individus de grande taille (**figure 2.22.**). Dans certaines zones occupées par ce faciès, les débris coquilliers (thanathocénose) sont suffisamment larges ou abondants pour être colonisés par une épifaune fixée typiquement représentée par les polychètes *Sabellaria spinulosa* et *Pomatoceros triqueter*. Ce faciès regroupe également certains herbiers à *Zostera marina*. Cependant aucune espèce réellement endémique de ces herbiers ne caractérise la petite macrofaune qui semble seulement répondre à un accroissement de la sédimentation fine. Lorsque la teneur des sédiments en particules fines est plus faible, le faciès V1 succède à V2 (**figure 2.27.**). L'abondance de la macrofaune n'est pas réellement différente de celle de V2 et est toujours dominée par les espèces dépositives, en particulier par *Aphelochaeta* (= *Tharyx*) *marioni*, *Heteromastus filiformis*, *Poecilochaetus serpens*, *Paradoneis armata* et *Scoloplos armiger* (**figure 2.15.**). En revanche la densité d'espèce et la biomasse y sont plus faibles (**figures 2.18., 2.19. et 2.22.**) en raison du caractère plus sableux de ce faciès. Celui-ci (V1) représenterait le faciès de base du peuplement V et V2 un faciès plus riche en espèces, notamment en annélides dépositives, corrélé avec un caractère plus vaseux et/ou à la présence de *Zostera marina* ou de fonds coquilliers.

Concernant le domaine intertidal, les bords des chenaux sont occupés en grande partie par les parcs ostréicoles en activité. La présence des huîtres entraîne, *via* leur production de fèces et de pseudofèces, un enrichissement en particules fines des sables sous-jacents. Cela permet à un nouveau peuplement (faciès sableux (I2) du peuplement des sables vaseux et vases sableuses de bas niveau) nettement plus abondant, plus riche en espèces et dont la biomasse est nettement plus élevée de se développer et de succéder au peuplement des sables instables océaniques (O) (**figures 2.16., 2.20. et 2.23.**). Au dessus de celui-ci s'étend l'herbier à *Zostera noltii* dont la partie océanique située au dessous du niveau de mi-marée est occupée par le faciès H2 du peuplement des herbiers à petites zostères. A mesure de l'élévation du niveau hypsométrique ($> + 2,5 \text{ m}$) ce faciès H2 est remplacé par le faciès H1, marqué par une diversité spécifique plus faible (**figure 2.20.**).

Les fonds des chenaux envasés (dont W2 représente le faciès de base) se situent surtout dans la partie interne de la lagune (**figure 2.27.**). L'hydrodynamisme y est nettement réduit et le sédiment est très enrichi en particules fines. La plupart des espèces dominantes dans le peuplement précédent (V), plutôt psammophiles (ex : *Paradoneis armata*, *Poecilochaetus*

serpens, *Scoloplos armiger*, *Mediomastus fragilis*, *Euclymene oerstedii*, *Euclymene collaris*), ne parviennent pas à coloniser ces zones et disparaissent au profit d'un nouveau peuplement, très différent dans sa composition faunistique, au sein duquel seules quelques espèces communes dans V se maintiennent (*Heteromastus filiformis*, *Prionospio malmgreni* et *Aphelochaeta marioni*). Le nouveau peuplement est, en outre, caractérisé par des espèces nettement plus vasicoles comme *Melinna palmata*, *Tubificoides benedeni* et *Notomastus latericeus*. L'abondance de la macrofaune reste du même ordre que dans les sables précédemment décrits (**figure 2.15.**). La biomasse des dépositores reste également du même ordre mais la présence relativement régulière de chaînes de *Crepidula fornicata*, de palourdes (*Ruditapes philippinarum*) et de couteaux (*Solen marginatus*) induit une biomasse de suspensivores élevée. Les carnivores/omnivores sont également bien représentés en biomasse (**figure 2.21.**) en raison de la présence de décapodes (surtout *Carcinus maenas*) ou de nécrophages comme *Nassarius reticulatus*. Ce peuplement peut être modifié (faciès très envasé : W1), notamment dans les chenaux transversaux où le sédiment est particulièrement vaseux du fait de l'isolement de ces chenaux par rapport aux axes hydrauliques de la lagune (Gassiat, 1989 ; SO.GRE.A.H., 2001). Dans ces chenaux, la sédimentation fine se double du dépôt de macroalgues vertes (I.F.R.E.MER, 1994 ; de Montaudouin *et al.*, 2002). L'accumulation de ces divers dépôts et leur dégradation induit très vraisemblablement une hypoxie périodique dans ces zones. En conséquence, la macrofaune est particulièrement affectée ; les densités d'espèces sont faibles (par rapport à celles mesurées dans W2). L'abondance est due à la présence d'une seule espèce : *Gammarus locusta*. Elle désigne un complexe d'espèces (*cf.* Labourg *et al.*, 1971) souvent signalé dans les zones où la présence d'algues vertes est importante (ex : Bonsdorff, 1992 ; Norkko, 2000). Le reste de la macrofaune est composée de dépositores (*Heteromastus filiformis*, *Melinna palmata*, *Notomastus latericeus* ou *Platynereis dumerilii*) dont l'abondance reste limitée en regard de celle mesurée en W2 (sauf *P. dumerilii*, espèce réputée comme également herbivore (Fauchald & Jumars, 1979)). De façon surprenante, les espèces reconnues comme indicatrices de pollution organique telles les oligochètes (ex : *Tubificoides benedeni*) et *Capitella capitata* n'ont pas été retrouvées dans ces zones. Cependant, la constance de *Loripes lacteus*, bivalve connu pour entretenir une relation symbiotique avec les bactéries sulfato-réductrices (Donval *et al.*, 1989) peut révéler une tendance à l'hypoxie. La présence de *Zostera marina*, au niveau des deux faciès W2 et W1, ne modifie pas significativement la petite macrofaune.

En domaine intertidal, les bas niveaux des estrans deviennent plus vaseux vers la partie interne de la lagune. Le peuplement est légèrement modifié : le faciès des vases sableuses (I1)

succède au faciès des sables vaseux (I2). Ce nouvel assemblage s'y retrouve en continuité avec celui des sables vaseux et vases sableuses des chenaux (W2) dont il est très proche en terme de composition faunistique. Les niveaux plus élevés sont occupés par l'herbier à *Zostera noltii* dont le peuplement change d'aspect : le faciès H1 des herbiers internes succède au faciès H2 et caractérise l'ensemble des zones d'herbier, quelque soit le niveau hypsométrique. Dans sa partie supérieure et la plus interne, il peut être interrompu, dans les zones vaseuses dépourvues de végétation, par le peuplement à *Scrobicularia plana* et par le peuplement des sables à *Arenicola marina* dans les zones sableuses.

Dans la partie la plus interne des chenaux, au débouché des tributaires, le sédiment est localement composé de sables moyens avec une faible fraction de pélites. Les conditions du milieu sont très fluctuantes (température, salinité, émergence). En conséquence, la macrofaune est très pauvre en espèces (**figure 2.18. & 2.20.**), en abondance et en biomasse (**figure 2.15. & 2.22.**). Le peuplement se retrouve dans les zones très peu profondes (Y) et dans les bas niveaux de l'intertidal (M) (**figures 2.16., 2.20. et 2.13.**). Les espèces caractérisant ce peuplement sont peu abondantes et représentées par *Scoloplos armiger*, *Hydrobia ulvae* (en très faible abondance), *Spio decoratus* et *Cereus pedunculatus*.

**CHAPITRE 3 : Contribution à l'étude de la
répartition de la méiofaune et des bactéries
dans les sédiments du Bassin d'Arcachon.
Relations avec la macrofaune benthique.**

INTRODUCTION

Le chapitre précédent était entièrement consacré à l'étude des peuplements de la macrofaune benthique du Bassin d'Arcachon. La macrofaune est définie selon le critère de la taille individuelle des organismes et correspond généralement à la faune retenue par un tamis de vide de maille égal à 1 mm. Cette définition est généralement admise par les benthologues (Holme & McIntyre, 1971) bien que l'utilisation d'un tel tamis sous-estime l'abondance des juvéniles du macrobenthos ou 'méiofaune temporaire' (Bachelet, 1985 ; Bachelet & Dauvin, 1993). Cependant la biomasse de cette dernière est généralement considérée comme négligeable en regard de celle de la fraction retenue par un tamis de 1 mm de vide de maille. Si les organismes de la macrofaune représentent en général la majorité de la biomasse des sédiments marins, leur productivité (exprimée par le rapport production annuelle sur biomasse moyenne) est nettement plus faible que celle des organismes de plus petite taille, méiofaune et bactéries. D'après Chardy (1993) le rapport des P/B entre bactéries, méiofaune et macrofaune serait de l'ordre de 250 : 15 : 2. La productivité est inversement corrélée à la longévité des organismes (Léveque *et al.*, 1977 ; Robertson, 1979), la durée de vie des organismes étant elle-même inversement corrélée à la taille des organismes. De plus, les espèces de petite taille sont souvent susceptibles de produire plusieurs générations par an (multivoltinisme), ce qui a une conséquence directe sur la productivité de la population (Robertson, 1979). Des relations empiriques reliant le poids individuel des organismes et leur productivité ont été établies (Banse & Mosher, 1980 ; Schwinghammer *et al.*, 1986, Brey, 1990 ; Edgar, 1990) et permettent d'estimer la production d'une biocénose à partir des biomasses mesurées.

Les bactéries et la méiofaune assument un rôle essentiel dans le devenir du carbone organique en milieu marin et interagissent avec la macrofaune benthique, en particulier avec sa composante dépositrice, à travers le réseau trophique. Le ratio entre la production de la macrofaune dépositrice et celle de la méiofaune peut représenter un indicateur de la voie principale de biominéralisation du carbone organique dans les sédiments. Selon les conditions environnementales, la voie privilégiée (méiofaune ou macrofaune) pourrait être influencée et avoir des répercussions sur les niveaux trophiques supérieurs en particulier si l'on considère que la méiofaune constitue une impasse énergétique (Chardy, 1993).

La grande majorité des études d'écologie benthique ont tendance à se concentrer sur la macrofaune. Rares sont les études qui intègrent les autres compartiments benthiques comme les bactéries et la méiofaune (Koop & Griffith, 1982) et encore plus rares celles qui intègrent ces trois compartiments dans un même plan d'échantillonnage initial et ne font donc pas appel à des données bibliographiques. L'objet du présent chapitre est d'élargir l'étude, pour l'instant

intégralement consacrée à celle du macrozoobenthos, à l'ensemble du benthos en intégrant les données que nous avons collectées sur la méiofaune et sur les bactéries du sédiment. Dans ce chapitre, les objectifs poursuivis étaient les suivants : (1) Quantifier les deux compartiments, bactéries du sédiment et méiofaune en termes d'abondance, de biomasse et de production, (2) rechercher d'éventuelles corrélations entre les facteurs du milieu et l'abondance/biomasse de ces organismes et (3) comparer les valeurs estimées de productions et de biomasses de ces compartiments, en particulier le méiobenthos, par rapport à celle des assemblages macrozoobenthiques associés. Ce chapitre constitue également un préambule à celui consacré à la modélisation du réseau trophique benthique (*Chapitre 4*).

1. GENERALITES SUR L'ABONDANCE ET LA BIOMASSE BACTERIENNES DANS LES SEDIMENTS DU BASSIN D'ARCACHON

Des numérations de la flore bactérienne ont été réalisées sur 50 sédiments choisis aléatoirement au sein des principales strates déterminées initialement. Nous ne disposons cependant pas ou peu de mesures dans les sédiments correspondant à certains des assemblages de macrofaune identifiés (**tableau 3.1.**).

D'après les numérations réalisées sous microscope à épifluorescence, les concentrations bactériennes dans les sédiments du Bassin d'Arcachon variaient entre $8,4 \cdot 10^5$ et $546,7 \cdot 10^5$ cellules.mL⁻¹ selon les sédiments considérés. Ces concentrations, après intégration sur une profondeur de 1,5 cm et rapportées à une surface de 1 m², équivalent à des abondances comprises entre $1,25 \cdot 10^{10}$ et $82,01 \cdot 10^{10}$ cellules.m⁻². En considérant que la biomasse moyenne d'une bactérie est de l'ordre de $1 \cdot 10^{-13}$ gC.cellule⁻¹, ces abondances équivaldraient à des biomasses comprises entre 0,002 à 0,139 gC.m⁻² (**tableau 3.1.**)

Tableau 3.1. : biomasses bactériennes (bactéries métaboliquement actives) moyennes estimées dans les sédiments de surface en fonction des peuplements et faciès de macrofaune associés.

PEUPELEMENTS et FACIES	Biomasse bactérienne moyenne (g C.m ⁻²)	Nombre d'échantillons analysés
Domaine intertidal		
H1 herbiers à <i>Z. noltii</i> internes ou de haut niveau	0,12	9
H2 herbiers à <i>Z. noltii</i> océaniques de niveau moyen	0,10	5
H3 herbiers à <i>Z. noltii</i> à faible végétation	0,12	2
I1 sables vaseux de bas niveau	-	0
I2 vases sableuses de bas niveau	0,06	4
J sables à arénicoles	0,06	1
L vases à <i>S. plana</i>	-	1
M sables deltaïques internes	0,03	3
N récifs d'huîtres <i>C.gigas</i>	0,08	3
O sables océaniques instables	0,03	2
Domaine subtidal		
T sables moyens	-	0
U sables fins	-	0
V1 sables hétérogènes légèrement envasés	0,05	3
V2 sables hétérogènes envasés	-	0
W1 vases des chenaux très envasés	-	0
W2 sables vaseux et vases sableuses	0,10	5
X sables moyens à grossiers	0,03	2
Y sables deltaïques	0,05	4
Z sables instables océaniques	0,02	6

Ces valeurs sont très faibles par rapport aux concentrations et aux biomasses bactériennes généralement relevées dans la littérature. En général, ces concentrations dans les sédiments varient plutôt entre 0,09 et 152 .10⁸ cellules.mL⁻¹ (tableau 3.1.) soit des valeurs 10 à 100 fois supérieures à celles que nous avons mesurées (0,008 à 0,546 .10⁸ cellules.mL⁻¹) (**tableau 3.2.**).

Tableau 3.2. : Valeurs d'abondances et de biomasses bactériennes (bactéries totales) dans les sédiments marins obtenues par microscopie à épifluorescence (DAPI : 4'6-diamidino-2-phényl-indole ou AODC : Acridine Orange). (*) valeurs rapportées en nombre de bactéries par gramme de sédiment sec.

Abondance (cell.mL ⁻¹)	Biomasse (µg C.mL ⁻¹)	Type de sédiment	Technique	Références
47 – 152 .10 ⁸	0,32 – 1,05	Vases (8% de carbone)	DAPI	Cheng & Lopez, 1991
0,74 – 6,28 .10 ⁸	1,47 – 12,43	Sables fins à grossiers (102 à 500 µm)	DAPI	Lee & Patterson, 2002
0,09 – 3,38 .10 ⁸	0,02 – 5,6	Sables fins (238 µm)	AODC	Koop & Griffith, 1982
5,6 – 9,0 .10 ⁸	-	Sables moyens (310 – 325 µm)	DAPI	Goñi-Urriza <i>et al.</i> , 1999
1,5 – 53,1 .10 ⁸ (*)	25,6 - 497	Sables à Vases	DAPI	Luna <i>et al.</i> , 2002
0,01 – 0,55 .10 ⁸	0,002 – 0,05	Sables moyens à Vases	Substrat de viabilité	cette étude

Les différences constatées sont liées à la technique de numération employée. Les valeurs présentées dans le **tableau 3.1.** correspondent à des numérations réalisées sous microscope à épifluorescence à partir de marqueurs différents : DAPI ou Acridine Orange. Ces techniques permettent d'estimer la quantité totale de bactéries contenues dans le sédiment, quel que soit leur état (bactéries mortes ou dormantes). La technique utilisée ici permet de dénombrer uniquement les bactéries métaboliquement actives à travers la mise en évidence de leur activité enzymatique : les bactéries mortes ou dormantes ne sont pas mises en évidence par cette technique (Parthuisot *et al.*, 2000). La biomasse métaboliquement active ne représente qu'une minorité par rapport à celle mesurée par ces autres techniques. En effet, Luna *et al.* (2002) ont estimé que, dans les sédiments marins, la fraction de bactéries vivantes ne représentait que 26 à 30% des bactéries totales (estimée par la technique du DAPI). Ces auteurs estiment également qu'au sein de cette fraction vivante, 78 à 95% des cellules seraient inactives ou dormantes. Le facteur 100 observé entre les données de comptage de bactéries totales (DAPI, AODC) et les mesures effectuées dans les sédiments du Bassin s'explique donc par la différence de technique employée.

2. GENERALITES SUR L'ABONDANCE ET LA BIOMASSE DE LA MEIOFAUNE DANS LES SEDIMENTS DU BASSIN D'ARCACHON

De la même manière que pour la flore bactérienne, les mêmes 50 stations ont fait l'objet d'un dénombrement du méiobenthos.

Les abondances de la méiofaune mesurées dans les sédiments étudiés variaient d'un facteur 450 entre les plus faibles abondances (19 000 ind.m⁻²) et les plus fortes valeurs mesurées (environ 9 000 000 ind.m⁻²). La plupart des valeurs d'abondance se situaient entre 1 et 2 .10⁶ individus.m², ce qui est en parfait accord avec les valeurs d'abondances de ces organismes dans les sédiments côtiers (soit 10⁶ ind.m⁻²) (Coull & Bell, 1979). L'abondance est en général dominée par les nématodes qui représentent souvent plus de 70 % de l'abondance.

Tableau 3.3. : Valeurs de biomasses estimées de la méiofaune dans les sédiments analysés en fonction des peuplements et faciès de macrofaune.

PEUPELEMENTS et FACIES	Biomasse moyenne de méiofaune (g C.m ⁻²)	Nombre d'échantillons analysés
Domaine intertidal		
H1 herbiers à <i>Z. noltii</i> internes ou de haut niveau	2,1	9
H2 herbiers à <i>Z. noltii</i> océaniques de niveau moyen	2,8	5
H3 herbiers à <i>Z. noltii</i> à faible végétation	1,2	2
I1 sables vaseux de bas niveau	-	0
I2 vases sableuse de bas niveau	2,2	4
J sables à arénicoles	0,7	1
L vases à <i>S. plana</i>	-	1
M sables deltaïques internes	0,7	3
N récifs d'huîtres <i>C.gigas</i>	1,9	3
O sables océaniques instables	0,1	2
Domaine subtidal		
T sables moyens	-	0
U sables fins	-	0
V1 sables hétérogènes légèrement envasés	0,1	3
V2 sables hétérogènes envasés	-	0
W1 vases des chenaux très envasés	-	0
W2 sables vaseux et vases sableuses	1,3	5
X sables moyens à grossiers	0,7	2
Y sables deltaïques	0,6	4
Z sables instables océaniques	0,1	6

La biomasse représentée par la méiofaune est très variable. Elle atteignait une biomasse maximale équivalente à 4,9 gC.m⁻² et une valeur minimale de 0,013 gC.m⁻². La valeur

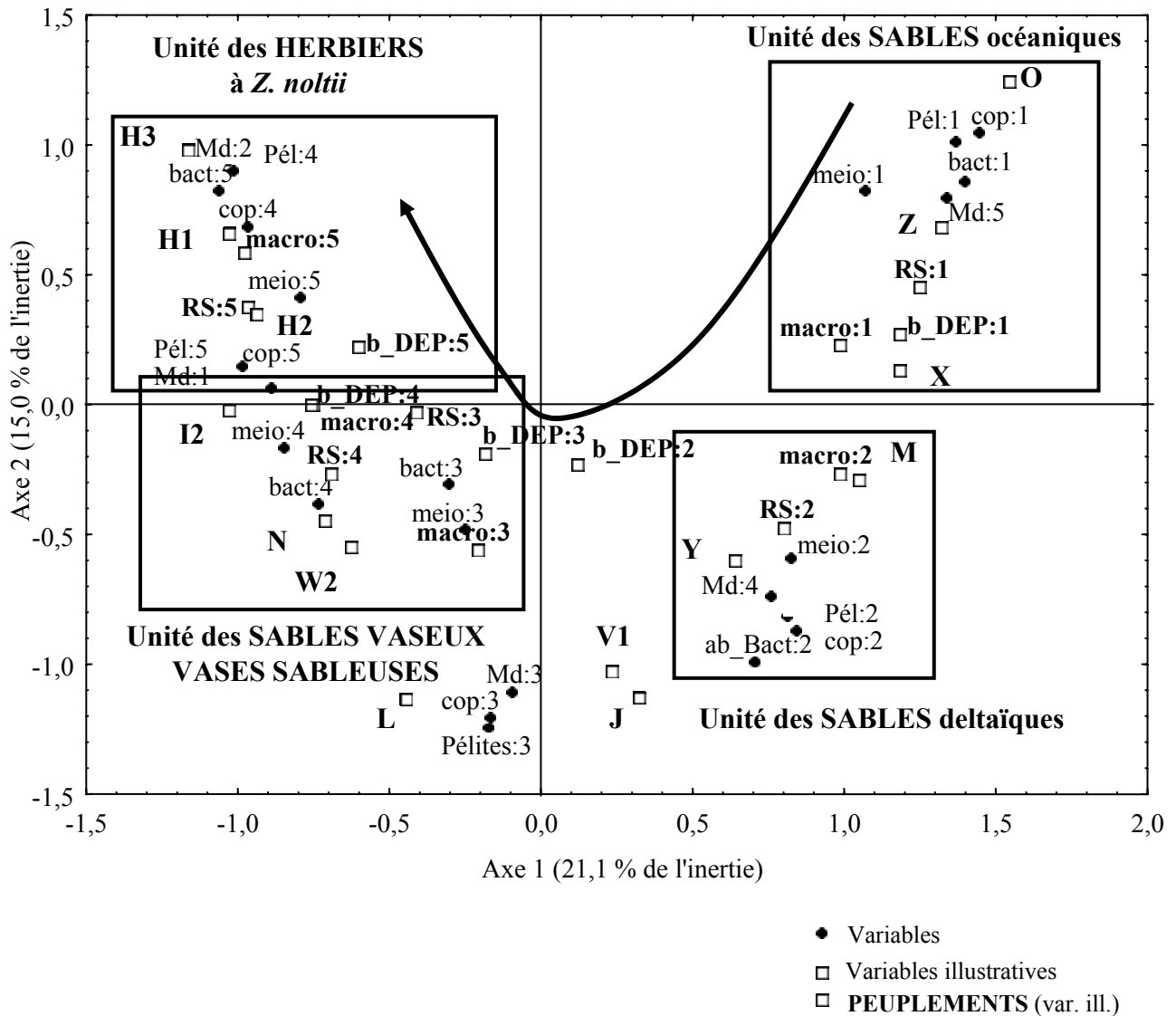


Figure 3.1 : Analyse Factorielle des Correspondances Multiples représentant les valeurs (faibles : 1 à fortes : 5) des variables qualifiant le sédiment (Md : médiane granulométrique, cop : teneur en carbone organique particulières et Pél : teneur en pélites) et celles qualifiant l'abondance de la méiofaune (meio) et celle des bactéries actives du sédiments (bact). Les variables illustratives (variables supplémentaires) sont l'abondance de la macrofaune (macro), la densité d'espèce (RS) et la biomasse des déposivores de la macrofaune (b_DEP), les peuplements ont également été placés en variable illustrative. Cette analyse permet de définir 4 grandes Unités partageant des affinités sédimentaires (cop, Md, Pél) et biologiques (macro, méio, bact, RS, b DEP, RS) :

- Unité des herbiers à *Zostera noltii*
- Unité des sables vaseux et vases sableuses
- Unité des sables deltaïques
- Unité des sables océaniques

médiane était plutôt de l'ordre de $0,75 \text{ gC.m}^{-2}$. Ces biomasses sont comparables à celles que nous avons pu relever dans la littérature (**tableaux 3.3. & 3.4.**).

Tableau 3.4. : Valeurs d'abondances et de biomasses de méiofaune dans quelques sédiments marins.

Abondance (ind.m ⁻²)	Biomasse (g C.m ⁻²)	Type de sédiment	Références
1,4 .10 ⁶	0,47	Sables	Castel <i>et al.</i> , 1989 ; Escaravage <i>et al.</i> , 1989
5,2 .10 ⁶	1,12	Parcs à huîtres	Castel <i>et al.</i> , 1989 ; Escaravage <i>et al.</i> , 1989
9,0 .10 ⁶	1,79	Herbiers à <i>Zostera noltii</i>	Castel <i>et al.</i> , 1989 ; Escaravage <i>et al.</i> , 1989
	0,24	Sables	Renaud-Debyser & Salvat, 1963
	2,9	Estran vaseux	Schwinghammer <i>et al.</i> , 1986
	0,73	Sables	Meyer-Reil & Faubel, 1980
	0,6	Sables envasés	Gerlach, 1978

3. DONNEES SUR LES RELATIONS ENTRE LES BACTERIES, LA MEIOFAUNE, LA MACROFAUNE ET LES CARACTERISTIQUES DU SEDIMENT

3.1. Résultats de l'Analyse Factorielle des Correspondances Multiples

L'Analyse Factorielle des Correspondances Multiples (AFCM) permet, d'une part, de mettre en relation les principales caractéristiques du sédiment (teneur en pélites, teneur en carbone organique particulaire, médiane du sédiment) et l'abondance des bactéries du sédiment et celle de la méiofaune et, d'autre part, d'illustrer leur correspondance avec certaines caractéristiques des assemblages de macrofaune benthique associées (abondance, densité d'espèces et biomasses des déposivores dans notre cas) (**figure 3.1.**).

Seuls les deux premiers axes de l'AFCM ont été utilisés. Ceux-ci extraient 37,1 % de l'inertie totale du nuage de points. Les valeurs de la plupart des variables sont arrangées selon un gradient matérialisé par la flèche de la **figure 3.1.**. Le long de ce gradient, il est possible de distinguer tout d'abord les sédiments les plus grossiers (pél : 1, Md : 5, cop : 1) auxquels sont associées les plus faibles abondances bactériennes (bact : 1) ainsi que les plus faibles abondances de méiofaune (meio : 1) (**figure 3.1.**). Cet ensemble de valeurs des paramètres biotiques (bactéries, méiofaune) et abiotiques du sédiment est à mettre en relation avec une macrofaune peu abondante (macro : 1) et pauvre en espèces (RS : 1). Celle-ci est également caractérisée (**figure 3.1.**) par les plus faibles biomasses de déposivores (b_DEP : 1). Cet ensemble de caractéristiques correspond avec celles des peuplements des sables moyens propres plutôt océaniques (O, X et Z) (**figure 3.1.**).

Suivant le sens du gradient indiqué sur la **figure 3.1.**, un deuxième ensemble peut être identifié. Au sein de celui-ci, les sédiments montrent une légère augmentation du taux de

carbone organique particulaire, étroitement corrélé à une teneur accrue en pélites (pél : 2 ; cop : 2, Md : 4). Ces sédiments sont caractérisés par une flore bactérienne un peu plus développée ainsi que par une méiofaune plus dense (bact : 2, meio : 2). La macrofaune associée est légèrement plus riche en espèces ainsi que légèrement plus abondante (RS : 2, macro : 2) mais la biomasse des dépositores reste faible (**figure 3.1.**). Cet ensemble est représentatif des peuplements macrozoobenthiques des sables deltaïques situés dans la partie interne de la lagune (Y et M).

Les valeurs intermédiaires de teneur en particules fines, en carbone organique particulaire et de médiane du sédiment ne sont pas typiquement associées aux caractéristiques de la méiofaune, de la flore bactérienne ou de la macrofaune (**figure 3.1.**). En position intermédiaire, en suivant le gradient, un troisième groupe est isolé par l'AFCM. Ce groupe est caractérisé par des abondances de bactéries et de méiofaune relativement élevées (bact : 3 et 4 ; meio : 3 et 4) et des sédiments envasés. Il correspond à trois assemblages dont la macrofaune est dense en espèces (RS : 4) et relativement abondante (macro 3). Ces assemblages supportent une biomasse de dépositores nettement supérieure à celles des deux précédents ensembles (b_DEP : 3 et 4). Ces peuplements ou ces faciès de macrofaune sont ceux correspondant aux récifs d'huîtres (N) et ceux correspondant aux sables vaseux et vases sableuses intertidales (I2) et subtidales (W2) (**figure 3.1.**).

Enfin, un dernier ensemble, situé dans la partie négative de l'axe 1 et dans la partie positive de l'axe 2, rassemble les valeurs les plus élevées de teneur en pélites et en carbone organique particulaire (pél : 4 et 5 ; cop : 4 et 5) typique des sédiments les plus fins (Md : 1 et 2) (**figure 3.1.**). Au sein de ces sédiments, les abondances des bactéries et de la méiofaune sont maximales (bact : 5 et meio : 5). Le peuplement macrozoobenthique associé correspond à celui des herbiers à *Zostera noltii* (H1, H2 et H3). Il est caractérisé (**figure 3.1.**) par la biomasse de dépositores (b_DEP : 5) la plus importante. La densité d'espèces au sein de celui-ci est élevée mais variable (RS : 5 et 3) en fonction du faciès considéré.

Les assemblages V1, J et L sont mal représentés par cette Analyse, les caractéristiques quantitatives de la macrofaune (abondances, biomasses et densités d'espèces) de ces assemblages étant plus proches de celles des sédiments plus envasés (densités d'espèces importantes, abondances et biomasses relativement élevées), comme I2 ou W2 mais les caractéristiques abiotiques et biotiques des sédiments correspondants sont plus proches de celles des sables que des vases (*i.e.* faibles abondances de la méiofaune et des bactéries).

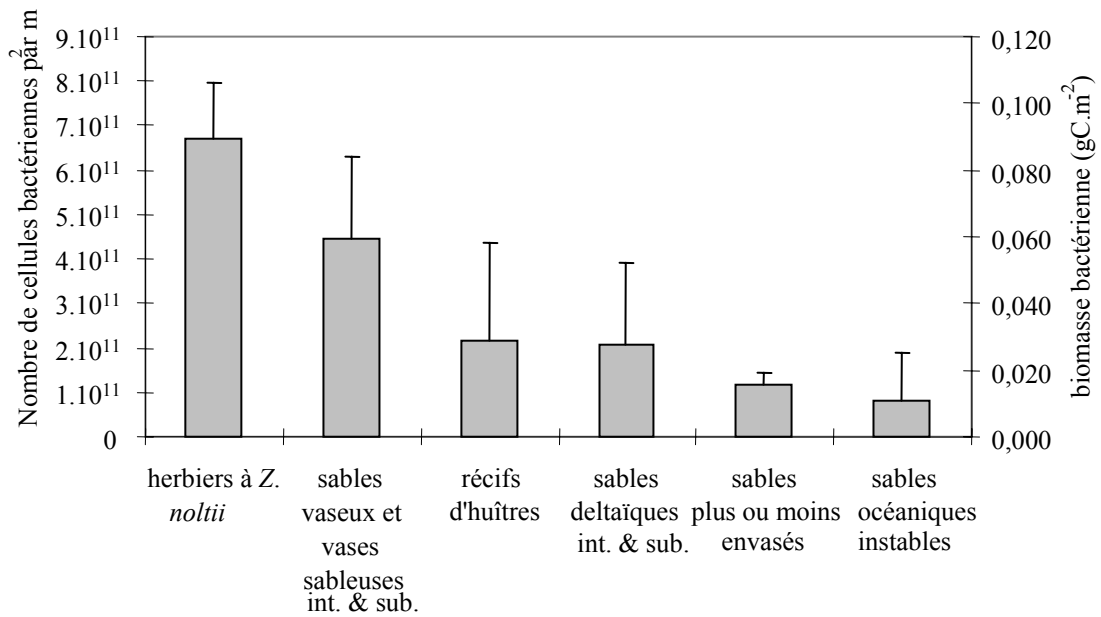


Figure 3.2. : Abondance (nbre de cellules bactériennes par m² + écart-type) et biomasse (gC.m⁻² + écart-type) des bactéries du sédiment en fonction des principaux peuplements macrozoobenthiques identifiés (int & sub : peuplements intertidaux et subtidaux).

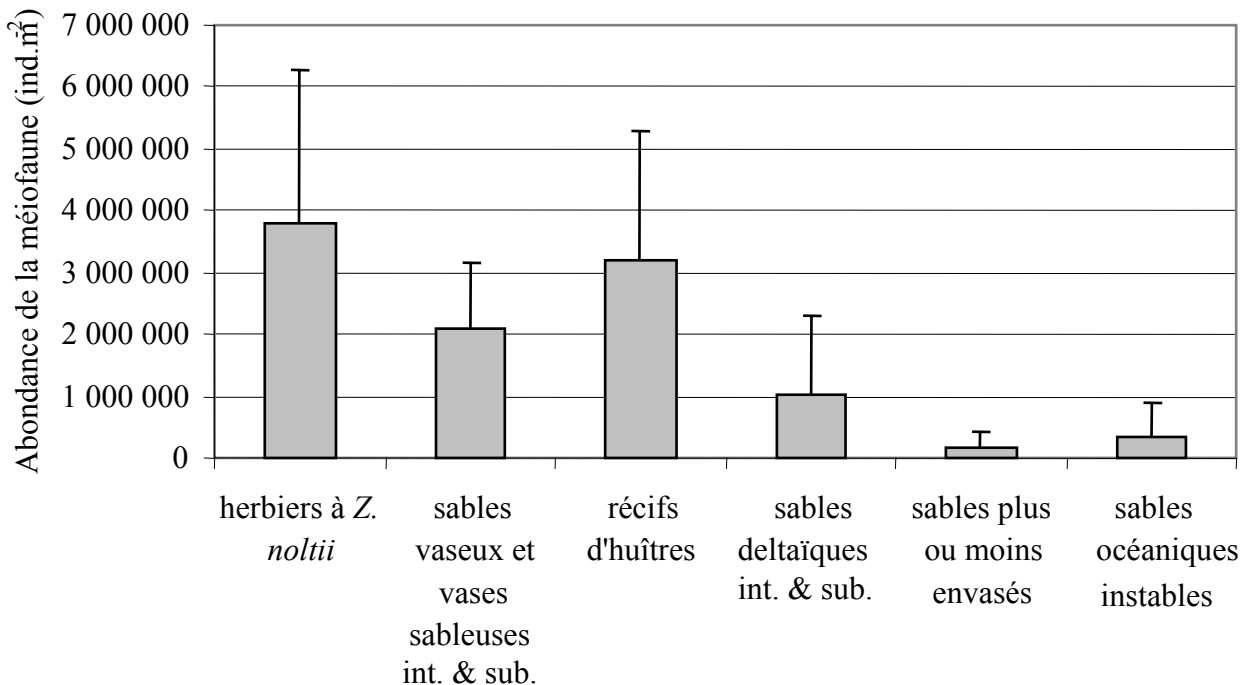


Figure 3.3. : Abondance (nombre d'individus par m² + écart-type) de la méiofaune au sein des principaux peuplements macrozoobenthiques identifiés (int & sub : peuplements intertidaux et subtidaux).

3.2. Relations entre macrofaune, bactéries et méiofaune dans les sédiments du Bassin d'Arcachon

L'AFCM a montré, d'une part, que l'abondance de la flore bactérienne et celle de la méiofaune sont étroitement liées à la teneur en carbone organique des sédiments, elle-même corrélée à la teneur en particules fines (pélites) des sédiments. D'autre part, elle indique également que l'ensemble de ces caractéristiques, à la fois abiotiques (teneurs en COP ou en pélites, médiane) et biotiques (abondances des bactéries et de la méiofaune) des sédiments correspondent avec certains peuplements ou faciès de macrofaune benthique identifiés précédemment. Tous ces caractères se succèdent selon le gradient de teneurs croissantes en particules fines (ou en carbone organique particulaire) des sédiments (**figure 3.1.**).

Ainsi, il est possible d'aborder certains aspects de la relation entre la macrofaune, la méiofaune, les bactéries et les caractéristiques du sédiment à travers une étude de leur répartition au sein des quatre grandes Unités identifiées par l'AFCM : les sables moyens océaniques, les sables deltaïques, les sables vaseux et vases sableuses et les herbiers à *Zostera noltii*. Chacune de ces quatre grandes Unités présente en son sein une certaine homogénéité du point de vue du type de sédiment et des paramètres quantitatifs de la macrofaune, de la méiofaune et des bactéries et se différencie des autres Unités par ces mêmes caractères.

Les sables océaniques instables, constituant la première de ces Unités, se distinguent par les plus faibles abondances de méiofaune et de bactéries. L'abondance de la méiofaune est en moyenne inférieure à 10^6 individus par m^2 (**figure 3.3.**) pour une biomasse moyenne de l'ordre de $0,13 \text{ gC.m}^{-2}$ (**figure 3.4.**). Ces sables sont les seuls sédiments où la méiofaune n'est pas dominée par les nématodes. En effet, ceux-ci ne représentent ici que 32% de l'abondance au profit des copépodes et nauplii qui représentent 47% de l'abondance alors que dans tous les autres sédiments étudiés ici, les nématodes sont toujours dominants (entre 73 et 85 % de l'abondance). Cette tendance est typique des sables relativement grossiers (Witte & Ziljstra, 1984). L'abondance et la biomasse des bactéries actives sont également minimales dans ces sables ($< 10^{11}$ bactéries. m^{-2} , soit une biomasse de l'ordre de $0,02 - 0,03 \text{ gC.m}^{-2}$) (**figures 3.2. & 3.4.**). La macrofaune associée est peu développée : très faibles abondances (190 ind.m^{-2} , en moyenne) et densités d'espèces (7, en moyenne). Seules quelques traces de carbone organique particulaire ont pu être mesurées dans ces sédiments (moins de 0,05%). Cette Unité possède de nombreuses caractéristiques communes avec les plages en érosion décrites par Menn (2002) : la matière organique ne s'accumule pas dans le sédiment, cette ressource trophique est très transitoire pour la faune et seuls les organismes les plus agiles de la méiofaune

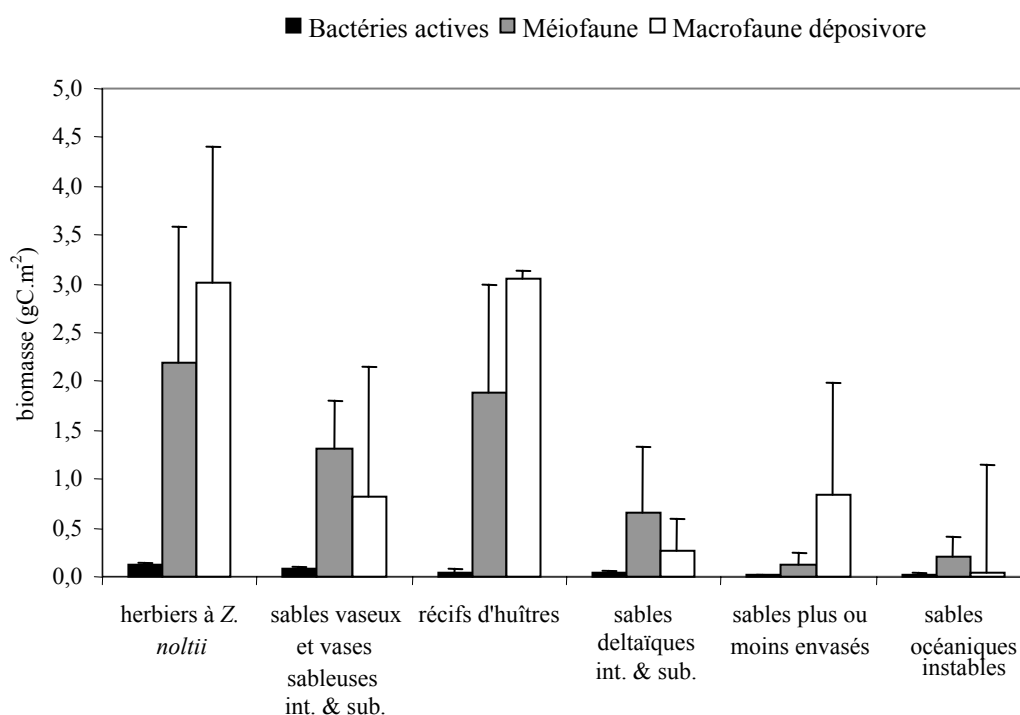


Figure 3.4. : Biomasses (gC.m^{-2} + écart-type) comparées des bactéries métaboliquement actives du sédiment, de la méiofaune et de la macrofaune dépositore associées aux principaux peuplements macrozoobenthiques identifiés. La biomasse bactérienne a été obtenue en utilisant un poids moyen équivalent à $1 \cdot 10^{-13} \text{ gC.cellule}^{-1}$, celle de la méiofaune a été obtenue à partir de données issues de la littérature (int & sub : peuplements intertidaux et subtidaux).

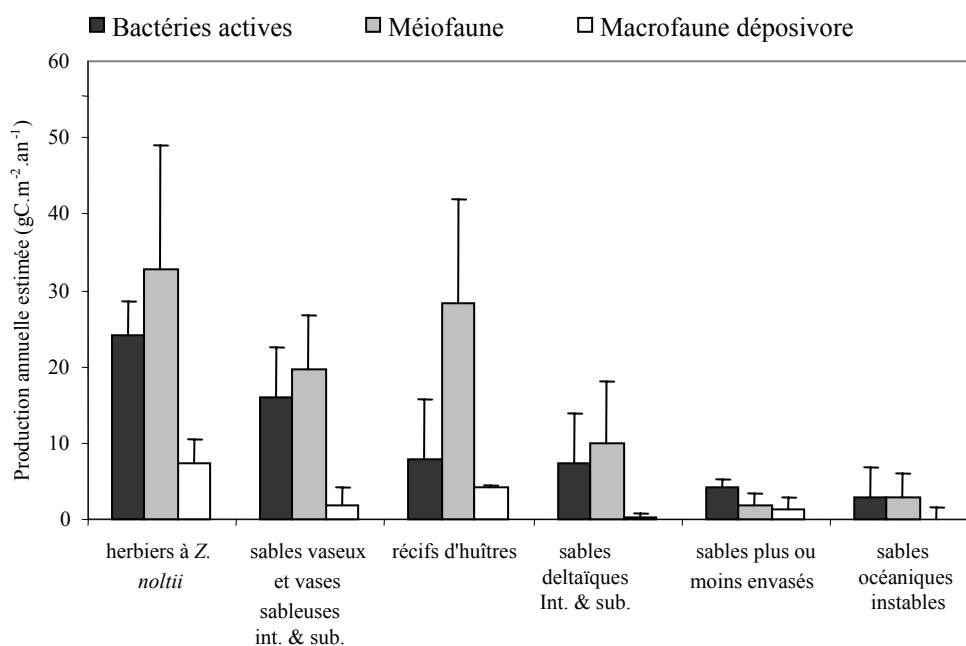


Figure 3.5. : Comparaison des productions annuelles estimées ($\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ + écart-type) des bactéries métaboliquement actives du sédiment, de la méiofaune et de la macrofaune dépositore associées aux principaux peuplements macrozoobenthiques identifiés. Ces estimations ont été réalisées en adoptant un P/B annuel de $212 \cdot \text{an}^{-1}$ et de $15 \cdot \text{an}^{-1}$ pour les bactéries et la méiofaune, respectivement. Pour les dépositores, un P/B a été calculé pour chaque peuplement en fonction de la distribution de la biomasse entre les différentes espèces et du P/B correspondant calculé selon la relation établie par Brey (1990) basée sur le poids individuel moyen de chaque espèce (int & sub : peuplements intertidaux et subtidaux).

(comme les copépodes et les nauplii) et de la macrofaune (amphipodes (*Urothoe* spp., *Bathyporeia* spp.), mysidacés (*Gastrosaccus spinifer*)) parviennent à se développer dans ces conditions (Menn, 2002). Les organismes plus lents, comme les nématodes, en particulier, ne trouvent pas ici les conditions suffisantes pour leur développement. Selon Menn (2002), ces zones seraient caractérisées par un « réseau trophique miniature » (*small food web*), dans lequel la méiofaune interagit avec les bactéries et les détritiques, bien diversifiés bien que peu abondants, et un « grand réseau trophique » (*large food web*) (rassemblant la macrofaune connectée à la mégafaune) peu développé en raison, d'une part, des conditions abiotiques difficiles de ce genre de milieu et, d'autre part, de la faible disponibilité de la matière organique détritique. Dans ces zones, la biomasse de la méiofaune est supérieure à celle des dépositores de la macrofaune selon un ratio moyen : dépositores de la macrofaune/méiofaune de 0,2 (**figure 3.4.**). En terme de production, la méiofaune domine de façon encore plus nette les dépositores de la macrofaune (ratio = 0,02) (**figure 3.5.**).

La deuxième Unité correspond principalement aux sables deltaïques. En comparaison des sables évoqués précédemment, l'abondance de la méiofaune (10^6 ind.m⁻²) et celle des bactéries ($2 \cdot 10^{11}$ bact.m⁻²) y sont stimulées (facteur multiplicatif d'environ 2,5) (**figures 3.2. et 3.3.**) en liaison avec une légère augmentation de la teneur en carbone organique particulaire du sédiment (0,18%). La macrofaune reste cependant peu développée avec toujours peu d'espèces (8 par station, en moyenne) et des abondances très faibles (250 ind.m⁻², en moyenne), de sorte qu'en terme de biomasse, la méiofaune domine toujours celle des dépositores de la macrofaune (ratio = 0,5). Contrairement aux sables océaniques, la méiofaune est largement dominée par les nématodes (73% de l'abondance). Dans ce type d'environnement, sous l'influence des apports d'eau douce, seul le « réseau trophique miniature » est stimulé par l'apport un peu plus important de matière organique alors que la macrofaune, plus sensible aux conditions de salinité, reste peu développée. La production du petit réseau trophique est en effet plus importante que celle de la macrofaune selon un ratio comparable à celui estimé précédemment (0,03) (**figure 3.5.**). Il est donc possible que, dans ces conditions, les organismes de la méiofaune et les bactéries soient plus compétitifs ou efficaces que la macrofaune par rapport à une source trophique détritique très limitée.

La troisième Unité correspond aux sables envasés et aux vases sableuses ainsi qu'aux récifs d'huîtres. Dans ces zones, le carbone organique particulaire s'accumule dans les sédiments (teneur en COP moyenne supérieure à 1,5%) et permet le développement d'une flore bactérienne plus abondante ($4,4 \cdot 10^{11}$ bact.m⁻²) et d'une méiofaune également dense ($2 \cdot 10^6$ ind.m⁻²) (**figures 3.2. & 3.3.**). La macrofaune associée est, cette fois, nettement stimulée : les

abondances sont en effet supérieures à 2000 ind.m⁻², la densité d'espèces est supérieure à 25 espèces par station et la biomasse atteint régulièrement plus de 1,5 gC.m⁻². Dans ces zones, l'ensemble des composantes du benthos est donc stimulé, l'abondance de la ressource et des conditions environnementales plus favorables permet à la macrofaune de développer et d'atteindre une biomasse équivalente ou supérieure (**figure 3.4.**) à celle de la méiofaune. En revanche, la production estimée de la méiofaune demeure supérieure à celle des dépositores mais il convient de noter que le ratio des productions est plus élevé dans ces zones (la production de la macrofaune dépositore équivaudrait à 10 – 15% de celle de la méiofaune contre moins de 3% dans les sables évoqués précédemment).

Au sein des herbiers à *Zostera noltii*, quatrième Unité, le sédiment présente une accumulation importante du carbone organique particulaire (teneur en COP de 2,4 %, en moyenne). Les abondances de la méiofaune et des bactéries y sont maximales (environ 4 .10⁶ ind.m⁻² pour la méiofaune et 6,8 .10¹¹ bact.m⁻² pour les bactéries) (**figures 3.2. & 3.3.**). L'abondance de la macrofaune est également très importante, supérieure à 15000 ind.m⁻² en moyenne. La présence des zostères est vraisemblablement un facteur structurant important pour la méiofaune. En particulier, le développement de l'appareil souterrain permet une stabilisation du sédiment et une meilleure oxygénation de celui-ci et le dense réseau de racines procure une protection contre la prédation par les prédateurs endobenthiques (Reise, 1985). Escaravage *et al.* (1989) ont montré que l'abondance de la méiofaune dans les herbiers du Bassin d'Arcachon était plus importante que dans les zones dépourvues de végétation y compris dans les zones de parcs à huîtres où le sédiment est enrichi par les fèces et pseudofèces produits par les huîtres en culture. Les dépositores de la macrofaune sont également très abondants dans ces herbiers de telle sorte que la biomasse y est presque trois fois plus importante que celle représentée par la méiofaune. La production de la méiofaune reste cependant supérieure à celle de la macrofaune mais le ratio est plus élevé que dans les zones moins envasées (0,25).

Tous les peuplements et faciès de macrofaune identifiés au cours du chapitre précédent ne sont cependant pas correctement représentés dans le gradient mis en évidence par l'AFCM. C'est en particulier le cas du faciès V1 (mais aussi des peuplements J et L, cependant seule une mesure a été effectuée sur les sédiments auxquels ils sont associés). Cela signifie que, si la méiofaune et les bactéries sont étroitement associées aux caractéristiques du sédiment, les relations entre qualité du sédiment et paramètres quantitatifs des assemblages de macrofaune (abondance, biomasse, densité d'espèces) sont parfois plus discutables.

4. DISCUSSION

Il existe une corrélation étroite entre l'abondance des bactéries métaboliquement actives et la teneur en carbone organique particulaire et en pélites du sédiment. Cette relation entre abondance bactérienne et teneur en particules organiques est toujours observée dans les sédiments marins étudiés avec d'autres techniques (Bianchi, 1973 ; Yamamoto & Lopez, 1985 ; Van Duyl *et al.*, 1992 ; Luna *et al.*, 2002). De même, l'abondance de la méiofaune, surtout liée à celle des nématodes, est également inversement corrélée à la médiane granulométrique des sédiments. Les teneurs en pélites et en carbone organique des sédiments sont en effet les principales variables expliquant la distribution du méiobenthos (Koop & Griffith, 1982, Castel, 1992, Escaravage *et al.*, 1989).

La plupart des peuplements de macrofaune sont également associés à certains types de sédiment. En particulier, de fortes abondances et biomasses de dépositores sont généralement typiques des sédiments vaseux où la teneur en carbone organique est importante. Ces organismes, par leur régime trophique, sont plus particulièrement susceptibles d'interagir avec la méiofaune et les bactéries du sédiment. Les interactions entre ces différents types d'organismes sont complexes (Giere, 1993) : la macrofaune dépositore peut, par exemple, stimuler localement l'abondance du méiobenthos à travers la construction de terriers (ex : Reise, 1985) ou de tubes (ex : Warwick *et al.*, 1986). La macrofaune peut également avoir un impact négatif sur le méiobenthos à cause de son activité bioturbatrice (ex : Watzin, 1986) et celle-ci peut également affecter les populations de dépositores de la macrofaune, en particulier les stades juvéniles (ex : Warwick, 1989). Les bactéries constituent quant à elles un chaînon particulièrement important dans la transformation de la matière organique détritique (Tenore *et al.*, 1989 ; Nowell *et al.*, 1989). Elles sont également utilisées comme source trophique par les organismes de la macrofaune (ex : Adams & Angelovic, 1970 ; Cheng & Lopez, 1991) et ceux de la méiofaune (Meyer-Reil & Faubel, 1980 ; Montagna *et al.*, 1983). Si, suivant McIntyre (1969), on considère que la macrofaune d'une part, et la méiofaune d'autre part, constituent deux réseaux trophiques relativement séparés : un « réseau trophique large » pour la macrofaune dont l'énergie serait plus facilement transmise aux échelons trophiques supérieurs *via* la mégafaune (Menn, 2002) et un « réseau trophique miniature » constitué par la méiofaune dont l'énergie resterait en grande partie confinée et minéralisée au sein de ce compartiment (McIntyre, 1969) ; la comparaison de la production des deux compartiments méiofaune et macrofaune dépositore au sein des différentes Unités (ou « états », sur la **figure 3.6.**) mises en relief par l'AFCM peut permettre de proposer des

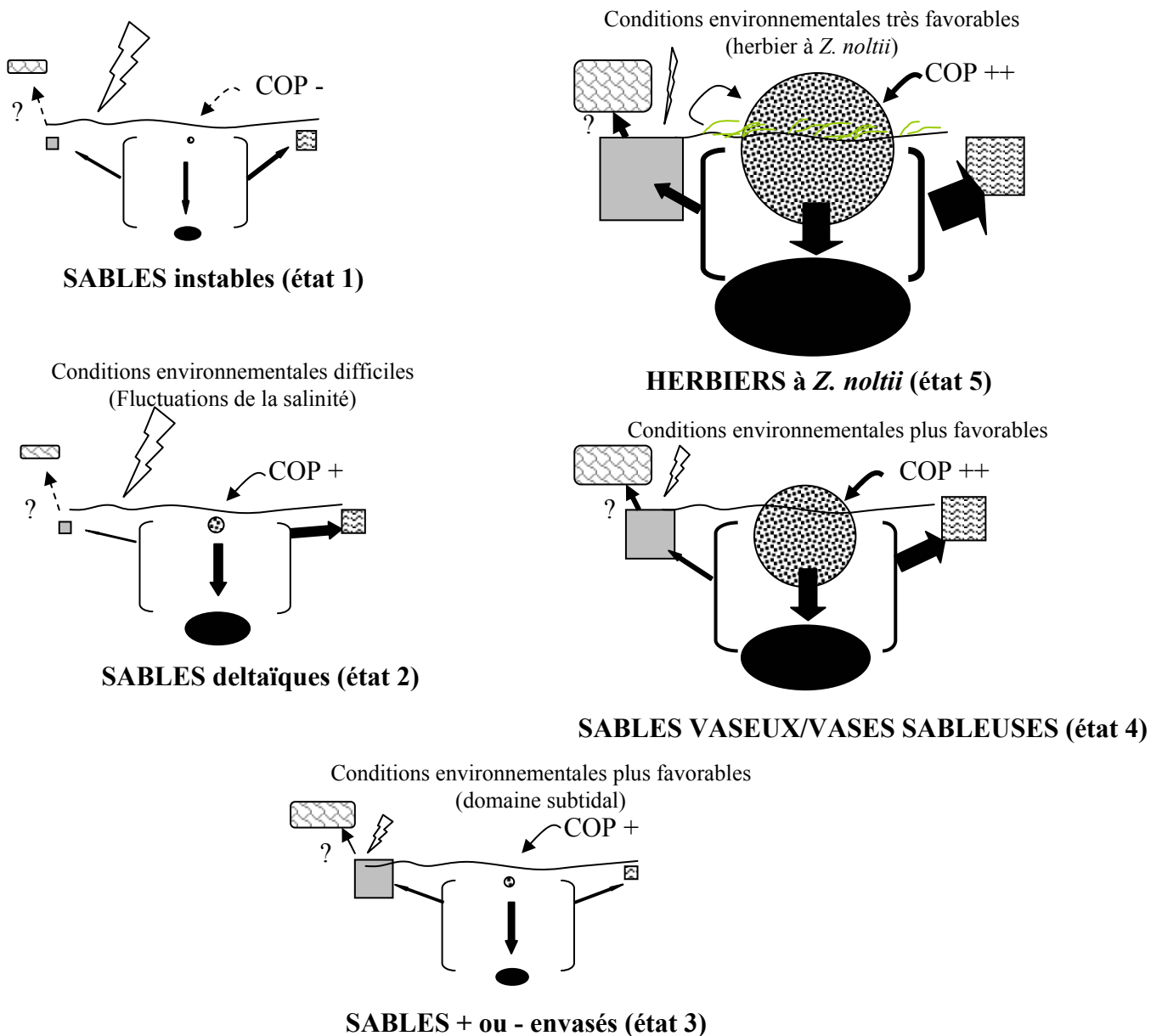
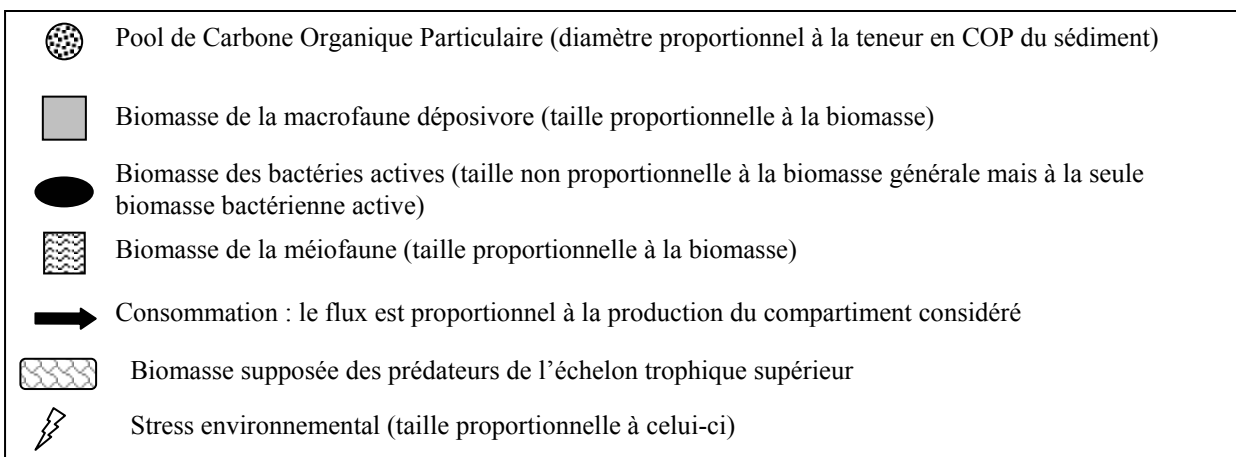


Figure 3.6. : Schéma récapitulatif des relations entre les différents compartiments du benthos (les tailles des compartiments sont proportionnelles à la biomasse à l'exception du compartiment bactérien).



hypothèses quant à la voie prédominante de minéralisation du carbone organique (réseau trophique « miniature » ou réseau trophique « large ») selon le milieu considéré.

Les quatre grandes unités identifiées par l'AFCM sont représentées schématiquement sur la **figure 3.6.** Les sédiments dont la méiofaune et les bactéries ont été analysés se répartissent en deux grands groupes. Un premier groupe est constitué des deux premières Unités identifiées par l'AFCM (sables instables et sables deltaïques) (**figure 3.1.**) : au sein de ces sables, la teneur en carbone organique particulaire est très faible et les conditions environnementales sont défavorables pour la macrofaune (**états 1 et 2, figure 3.6.**) qui est peu développée. En conséquence, la biomasse et la production sont largement dominées par la méiofaune et le « réseau trophique miniature » est responsable de la quasi-intégralité de la minéralisation du carbone organique. Ainsi, une légère augmentation de la sédimentation ou de la production microphytobenthique n'a d'effet stimulant que sur le méiobenthos et les bactéries (**état 2, figure 3.6.**). Cependant, lorsque les conditions environnementales deviennent moins adverses pour la macrofaune mais que l'apport de carbone organique reste faible (**état 3, figure 3.6.**), la macrofaune dépositore peut se développer. Dans ces conditions, elle atteint des biomasses supérieures à celle de la méiofaune (**figure 3.4. & 3.6.**). Elle représente alors un compétiteur trophique important pour la méiofaune et participe à une partie significative de la minéralisation du carbone organique (estimée à travers la valeur de sa production, relativement importante par rapport à celle de la méiofaune (65%)). Lorsque le taux de sédimentation s'accroît nettement, le carbone organique particulaire, souvent composé de débris végétaux réfractaires, s'accumule dans le sédiment (**état 4, figure 3.6.**). La méiofaune et la macrofaune dépositore exploitent cette ressource et atteignent des biomasses importantes, plus ou moins équivalentes pour les deux compartiments. Cependant, à biomasse égale, le turn-over plus important de la méiofaune induit une domination de celle-ci en termes de production (**figure 3.5. & 3.6.**). Cependant la macrofaune joue un rôle significatif dans la production totale (hors-bactéries) (10 à 15 %) et donc, dans la minéralisation du carbone organique particulaire. Dans les herbiers à *Zostera noltii* (**état 5**), l'accumulation de carbone organique particulaire est encore plus importante (**figure 3.6.**). De plus, l'ensemble méiofaune et macrofaune bénéficie de l'aspect structurant de l'herbier, ces deux compartiments atteignent donc des biomasses et productions maximales (**figure 3.5.**). Le « réseau trophique miniature » représente toujours la principale voie de minéralisation du carbone organique. Cependant, la contribution des dépositores représente une part croissante de celle-ci, elle équivaut à 25% de celle de la méiofaune.

5. CONCLUSIONS

Dans les sédiments étudiés, le flux de carbone organique serait principalement dirigé vers le « réseau trophique miniature » (*i.e.* bactéries vers méiofaune), en particulier dans les zones sableuses où les conditions environnementales sont défavorables pour la macrofaune. Dans des conditions plus favorables, les dépositores de la macrofaune, éléments du « *Large food web* » peuvent représenter une voie d'utilisation de la matière organique non négligeable. Contrairement à la macrofaune, la méiofaune et les bactéries sont étroitement dépendantes des caractéristiques purement granulométriques du sédiment dont les caractéristiques conditionnent fortement leur biomasse. En conséquence, selon le peuplement de macrofaune considéré, le ratio (en biomasse ou en production) entre les dépositores de la macrofaune et la méiofaune n'est pas stable. Selon la valeur de ce ratio, la voie d'utilisation du carbone organique sera plus ou moins entièrement dirigée vers le réseau trophique miniature, souvent considéré comme un cul-de-sac énergétique (Chardy, 1993). En conditions favorables pour la macrofaune, une part significative du carbone organique est intégrée au « réseau trophique large » et peut être transmise plus aisément aux échelons trophiques supérieurs (Menn, 2002). Cependant, les hypothèses présentées dans ce chapitre sont issues d'une vision très simplificatrices des interactions entre macrofaune et méiofaune, en particulier, la respiration n'est pas prise en compte dans l'estimation de l'utilisation du carbone organique par la macrofaune et la méiofaune. De plus, la part respective de bactéries ou de détritus, voire de microphytobenthos, dans la consommation n'est pas évaluée. Il apparaît en effet clairement que d'après les estimations, certes déterminées avec une grande part d'arbitraire (détermination des P/B), la production bactérienne n'est pas suffisante pour soutenir l'activité de la méiofaune et de la macrofaune dépositore. Ces différents composants et leurs interactions seront abordés dans le chapitre suivant dont l'objet est l'étude du réseau trophique benthique à travers une modélisation mathématique des flux. Enfin, la réalité du « réseau trophique miniature » comme cul-de-sac énergétique est contestable dans la mesure où il est connu que certains organismes de la macrofaune (ex : Reise, 1979 ; Watzin, 1986) et de la mégafaune (ex : juvéniles de poissons (Castel, 1992)) se nourrissent directement de la méiofaune.

**CHAPITRE 4 : Etude du réseau trophique
benthique par Analyse Inverse**

INTRODUCTION

Les chapitres précédents ont été consacrés à l'étude de la structure des peuplements macrozoobenthiques (*Chapitre 2*) et à la distribution des organismes de la méiofaune et des bactéries dans les différents types de sédiments du Bassin d'Arcachon (*Chapitre 3*).

Ces deux chapitres ont permis de décrire la structure et l'organisation du benthos à l'échelle de la lagune. Les différents organismes interagissent entre eux au sein des peuplements (prédation, compétition, favorisation) mais également à l'échelle de l'écosystème. Ainsi, certains peuplements comme ceux des récifs d'huîtres, peuvent avoir un impact significatif sur l'ensemble d'un écosystème à travers leur importante composante suspensivore (Dame & Patten, 1981 ; Newell & Shumway, 1993 ; Dame, 1996 ; Newell, 2004). La démarche engagée consiste à intégrer dans un réseau trophique l'ensemble des données collectées et traitées précédemment afin d'approcher de façon simplifiée le fonctionnement du système benthique et de préciser le rôles des principales unités fonctionnelles.

Le Bassin d'Arcachon, site ostréicole majeur, est susceptible d'être affecté par l'activité des huîtres. L'impact de ces filtreurs à l'échelle de l'écosystème et leur importance par rapport aux autres grandes composantes du système benthique (dépositores, autres suspensivores, méiofaune, bactéries hétérotrophes aérobies) a donc été estimé par la modélisation des flux trophiques au sein du benthos. Au cours des chapitres précédents, il a été montré que la plupart des peuplements des deux domaines, intertidal et subtidal, sont différents en termes de composition faunistique, d'abondance et de biomasse. Aussi, deux bilans séparés ont ici été réalisés : l'un pour le domaine subtidal et l'autre pour le domaine intertidal dont une grande partie de la surface est occupée par l'herbier à *Zostera noltii*, mais aussi par les parcs à huîtres exploités et les récifs d'huîtres « sauvages ». Le domaine intertidal a donc été traité par un réseau trophique plus complexe, intégrant deux compartiments supplémentaires, les huîtres cultivées et les huîtres « sauvages ».

Les objectifs de ce chapitre consistaient donc, d'une part à estimer la « demande » en énergie du benthos hétérotrophe et, d'autre part à quantifier les différents flux entre les principaux compartiments benthiques : bactéries benthiques, méiofaune et macrofaune. Enfin, cette démarche a également permis de comparer les bilans équilibrés obtenus avec ceux réalisés dans d'autres écosystèmes côtiers.

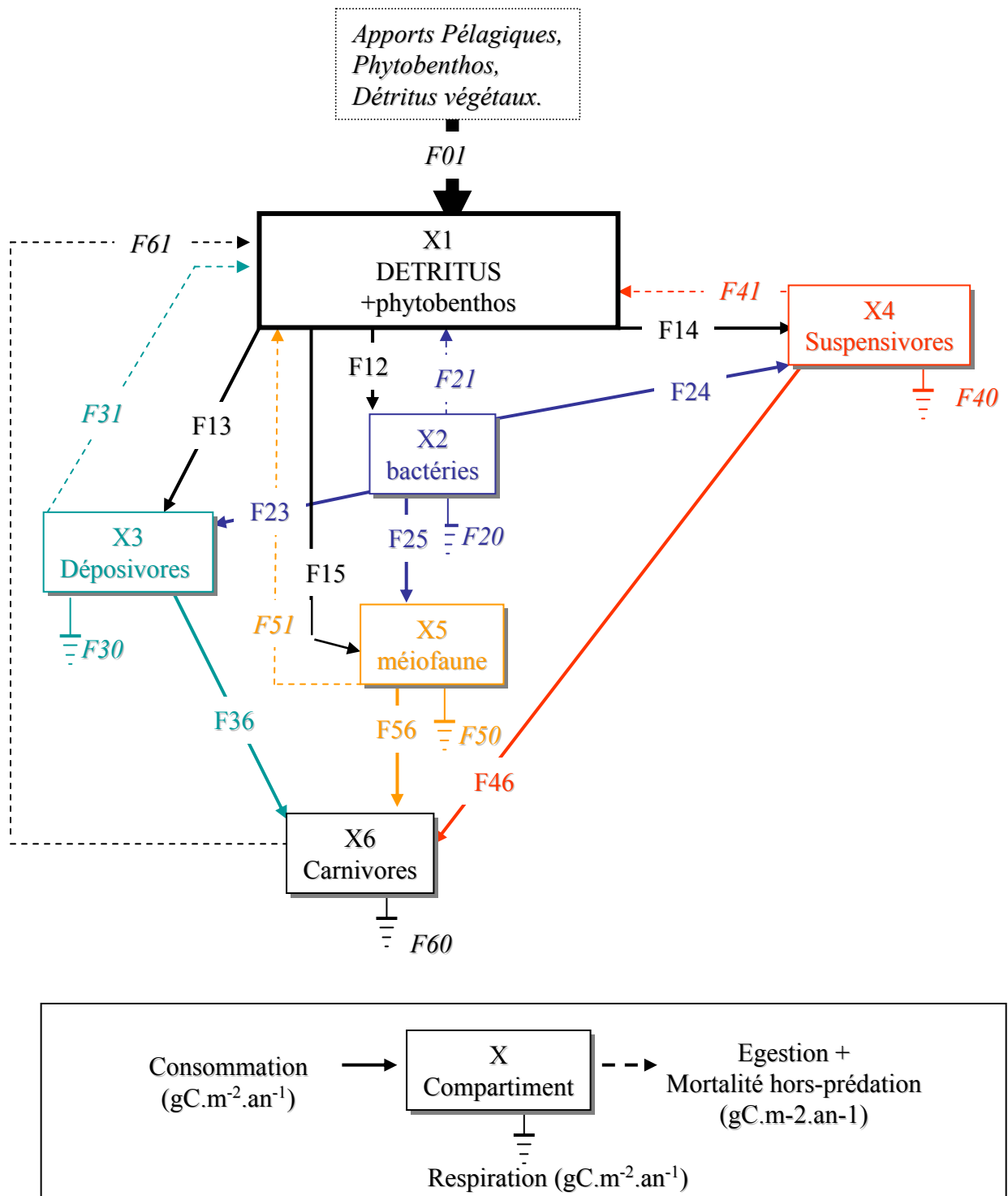


Figure 4.1. : Diagramme schématique des flux d'énergie/matière au sein du benthos. Les flux sont exprimés en $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ et les biomasses (X) en $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}$.

1. RAPPEL DES HYPOTHESES DE DEPART ET DU PRINCIPE DE RESOLUTION

Le modèle présenté décrit un état stable. Il représente une situation moyenne des biomasses et des flux à l'échelle d'une année et d'une zone. Les variations de biomasses et de flux au cours du temps ne sont pas prises en compte, la biomasse des compartiments est donc constante ($dX/dt = 0$). L'hypothèse de la conservation de la masse implique que l'ensemble des entrées d'énergie/matière dans le système s'équilibre avec l'ensemble des sorties à l'échelle du système comme à l'échelle de chaque compartiment. En pratique, l'entrée d'énergie est représentée par le flux F_{01} (**figures 4.1.**). L'ensemble des sorties d'énergie/matière consiste en la somme des respirations des différents compartiments biotiques ($\sum R_i$) auxquels s'ajoutent, le cas échéant (modèle intertidal), des sorties de matière d'origine anthropique (EXP , exploitation des huîtres cultivées). Les flux de matière et d'énergie sont exprimés en $g C.m^{-2}.an^{-1}$ et les biomasses en $g C.m^{-2}$.

En accord avec la structure du modèle proposée (**figures 4.1.**), les flux trophiques relient les compartiments donneurs et receveurs (F_{ij} : Flux du compartiment 'i' (donneur) vers le compartiment 'j' (receveur)). Chacun de ces flux, traduit sous la forme d'une équation mathématique, est le résultat du produit d'un taux physiologique (taux d'égestion, taux de respiration, taux de mortalité...) par une valeur de biomasse.

Les paramètres physiologiques (taux physiologiques et production) sont généralement estimés à partir de données extraites de la littérature ou de relations empiriques comportant une forte incertitude (Chardy, 1993). Ces paramètres doivent donc être ajustés aux données les mieux connues (biomasses et certains flux) selon la démarche classique de toute inversion.

Le principe de la méthode consiste à résoudre un système à p équations et q inconnues, q étant le nombre de paramètres écophysologiques à estimer. Le nombre q de paramètres à estimer étant nettement plus important que le nombre p d'équations du système, le système est dit 'sous-déterminé'. La résolution de systèmes sous-déterminés est rendue possible par l'utilisation de méthodes inverses (Vézina & Platt, 1988). Ces méthodes consistent à estimer la valeur des inconnues d'un système d'équations en les contraignant par les observations (biomasses), les intervalles admissibles des constantes écophysologiques et/ou les valeurs de flux mesurés. L'objectif est de trouver une solution respectant au mieux les observations et les contraintes biologiques. La résolution de ce système a été réalisée selon l'algorithme d'inversion totale développé par Tarantola & Valette (1982).

2. PARAMETRISATION DU MODELE

2.1. Rappel sur les paramètres

Les différents paramètres utilisés dans les deux modèles sont rappelés dans le **tableau 4.1.**

Tableau 4.1 : tableau synthétique des paramètres utilisés par le modèle (rappel)

Paramètres	Dénomination	unité
P_i	Productivité (P/B) du compartiment 'i'	an^{-1}
C_{ji}	Préférence trophique de la « proie » 'j' dans la consommation de 'i'	sans unité ($0 < C_{ji} \leq 1$)
E_i	Taux d'égestion de 'i' ou fraction de l'ingestion non assimilée par 'i'	sans unité ($0 \leq e_i < 1$)
M_i	Taux de mortalité hors prédation (M/B) de 'i' (maladie, conditions difficiles du milieu)	$\text{gC} \cdot (\text{gC de 'i'})^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$
R_i	Taux de respiration annuelle (R/B) de 'i'	$\text{gC} \cdot (\text{gC de 'i'})^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$
I_i	Taux d'Ingestion annuelle (I/B) de 'i'	$\text{gC} \cdot (\text{gC de 'i'})^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$

2.2. Détermination des valeurs initiales des paramètres

2.2.1. Bactéries (X_2)

a. Abondance et biomasse

Les concentrations bactériennes dans les sédiments du bassin d'Arcachon ont été déterminées à partir des comptages par microscopie à épifluorescence effectués par A. Andouche (Service Microbiologie du Laboratoire). Les principaux résultats ont été présentés dans la section précédente (*Chapitre 2*). Les concentrations estimées varient entre $8,4 \cdot 10^5$ et $546,7 \cdot 10^5$ cellules.mL⁻¹. Ces concentrations, après intégration sur une profondeur de 1,5 cm et rapportées à une surface de 1 m², équivalent à des abondances comprises entre $1,25 \cdot 10^{10}$ et $82,01 \cdot 10^{10}$ cellules.m⁻². Les valeurs d'abondances obtenues sont beaucoup plus faibles (2 ordres de grandeur) que les valeurs relevées dans la littérature (*cf tableau 3.2.*). Cette différence s'explique par la spécificité de la technique utilisée, qui, contrairement aux autres techniques de comptages des bactéries totales utilisant le DAPI ou l'Acridine Orange, ne dénombre que les bactéries métaboliquement actives (Parthuisot *et al.*, 2000) (*cf Chapitre 3*).

Les valeurs de biomasse individuelle des bactéries du sédiment rencontrées dans la littérature varient entre $6,3 \cdot 10^{-13}$ g C.cellule⁻¹ et $3,7 \cdot 10^{-15}$ g C.cellule⁻¹ (Koop & Griffith, 1982 ; Lee & Fuhrman, 1987 ; Norland, 1993 ; Cheng & Lopez, 1991; Yallop *et al.*, 2000 ; Lee &

Patterson, 2002 ; Luna *et al.*, 2002). Concernant les sédiments littoraux, plusieurs valeurs se situent autour de $1 \cdot 10^{-13}$ g C.cellule⁻¹, valeur déjà utilisée par Chardy & Dauvin (1992) dans le modèle benthique des sédiments de la Pierre Noire. Cette valeur a été retenue et a permis d'obtenir les biomasses bactériennes dans les 1,5 premiers centimètres des sédiments du Bassin d'Arcachon. Celles-ci varient entre 0,003 et 0,170 g C.m⁻².

Afin d'estimer une biomasse bactérienne moyenne représentative de l'ensemble de la lagune, une relation entre la biomasse bactérienne et la teneur en particules fines du sédiment a été développée à partir des données disponibles. En effet, dans les sédiments côtiers, plusieurs auteurs ont montré que l'abondance et la biomasse bactérienne est étroitement liées à la teneur en carbone organique des sédiments (Bianchi, 1973 ; Yamamoto & Lopez, 1985 ; Van Duyl *et al.*, 1992 ; Luna *et al.*, 2002). Cette teneur en carbone organique est elle-même fortement corrélée à la teneur en particules fines (pélites) du sédiment.

La relation est donnée par l'équation :

$$B_{bact} = 0,1152 + 0,0497 \text{Log}_{10}(f_{pel}) \quad (R^2 = 0,78 ; p < 0,001) \quad (n=50) \quad \mathbf{(1)}$$

avec

B_{bact} , la biomasse bactérienne en g C.m⁻² ;

f_{pel} , la teneur en pélide du sédiment (sur une échelle 0-1) ;

n, nombre de mesures effectuées.

A partir des teneurs en pélices mesurées dans chaque station, la biomasse bactérienne moyenne correspondant aux différents assemblages benthiques identifiés a donc pu être estimée à partir de cette relation. Une comparaison valeurs prédites / valeurs mesurées a été effectuée (**tableau 4.2.**).

Tableau 4.2. : biomasses bactériennes (bactéries métaboliquement actives) moyennes des sédiments de surface du Bassin d'Arcachon calculées à partir d'une biomasse bactérienne individuelle moyenne de $1 \cdot 10^{-13}$ g C.cellule⁻¹ et des comptages par microscopie à épifluorescence réalisés sur 50 échantillons de sédiments. Les valeurs de biomasses bactériennes actives ont été extrapolées à partir de la relation (1) établies à partir de ces données. Les valeurs entre parenthèses représentent les valeurs de biomasses directement estimées à partir des mesures effectuées sur certains sédiments (n=50). '*' aucune mesure disponible. L'écart-type lié aux mesures réalisées sur le terrain est également indiqué.

Peuplements et faciès	Biomasse bactérienne moyenne (g C.m ⁻²)	Écart-type	Surface relative (%)
H1 herbiers à <i>Z. noltii</i> internes ou de haut niveau	0,11 (0,12 ; n=9)	0,02	40,8
H2 herbiers à <i>Z. noltii</i> océaniques de niveau moyen	0,11 (0,10 ; n=5)	0,02	15,2
H3 herbiers à <i>Z. noltii</i> à faible végétation	0,10 (0,12 ; n=2)	0,002	10,4
I1 sables vaseux de bas niveau	0,08 (0,06 ; n=4)	0,04	8,5
I2 vases sableuses de bas niveau	0,08*		8,5
J sables à arénicoles	0,04 (0,06 ; n=1)	-	5,7
L vases à <i>S. plana</i>	0,09*		0,9
M sables deltaïques internes	0,04 (0,03 ; n=3)	0,02	2,8
N récifs d'huîtres <i>C.gigas</i>	0,07 (0,08 ; n=3)	0,04	1,4
O sables océaniques instables	0,01 (0,03 ; n=2)	0,001	5,7
Ensemble du domaine intertidal	0,10		100
T sables moyens	0,03*		2,2
U sables fins	0,04*		3
V1 sables hétérogènes légèrement envasés	0,05 (0,02 ; n=3)	0,005	16,4
V2 sables hétérogènes envasés	0,06*		15,8
W1 vases des chenaux très envasés	0,10*		4,5
W2 sables vaseux et vases sableuses	0,09 (0,08 ; n=5)	0,03	8,6
X sables moyens à grossiers	0,03 (0,01 ; n=2)	0,004	3,4
Y sables deltaïques	0,05 (0,05 ; n=4)	0,04	4,5
Z sables instables océaniques	0,02 (0,02 ; n=6)	0,02	41,7
Ensemble du domaine subtidal	0,05		100

b. Paramètres associés

Les valeurs de productivité bactérienne proposées par les différents auteurs sont très variables, Schwinghammer *et al.* (1986) proposent, d'après la relation d'allométrie qu'ils ont établie, un ratio P/B de 105 à 593 an⁻¹ pour les bactéries du sédiment. Ces auteurs considèrent que ce ratio n'est applicable qu'à la fraction active du compartiment bactérien et considèrent que celle-ci ne représenterait que 1 à 10% de la quantité totale de bactéries du sédiment (Schwinghammer *et al.*, 1986). Ils proposent une valeur de P/B annuel égal à 292 pour les bactéries actives du sédiment de la partie supérieure de la zone intertidale (Baie de Fundy, Canada). Plus récemment, Luna *et al.* (2002) ont montré, dans les sédiments côtiers (situés à 9 – 12 m de profondeur) de l'Adriatique, que la fraction réellement active des bactéries du sédiment représentait effectivement entre 1,6 et 4,8% de la quantité totale de bactéries.

D'après Lebaron *et al.* (2001), c'est cette fraction qui est responsable de la quasi-intégralité de la production bactérienne (entre 72 et 100 %). Cependant la fraction de bactéries actives n'est pas stable dans le temps et peut être stimulée par l'apport de nutriments (Luna *et al.*, 2002). En conclusion, il semble que la productivité bactérienne puisse être estimée en fonction de la relation allométrique proposée par Schwinghammer *et al.* (1986) à condition d'appliquer ce ratio à la fraction métaboliquement active des bactéries du sédiment. Cette relation serait donc bien adaptée aux données dont nous disposons.

A partir de la relation établie par ces auteurs et du poids individuel moyen d'une bactérie (estimé à $1 \cdot 10^{-13}$ g C.cellule⁻¹) :

$$P/B \text{ (an}^{-1}\text{)} = 0,696 \cdot B_{\text{ind}}^{-0,208}$$

avec :

B_{ind} , biomasse moyenne individuelle exprimée en Kcal.

Le P/B annuel des bactéries actives du sédiment serait de l'ordre de 212 an⁻¹.

$$P_2 = 212$$

Le rendement brut de production, appelé également efficacité de conversion du carbone consommé en biomasse ou rendement de croissance (Billen & Servais, 1989) correspond au rapport Production/Consommation. Ce rapport a été estimé à 0,5 par différents auteurs (Bratbak, 1987 ; Van Duyl & Koop, 1990). Cependant, Kroer (1993) indique que ce rapport est susceptible de varier entre 0,26 et 0,6 en fonction du rapport C/N du substrat utilisé par les bactéries. Finalement, Billen et Servais (1989) estiment qu'en mer ce rendement varie plutôt entre 0,1 et 0,3. Une valeur de 0,4, intermédiaire entre toutes ces différentes estimations, a été adoptée dans cette étude.

Le taux de consommation des bactéries a pu être calculé à partir de la relation :

$$\text{Consommation} = \text{Production} + \text{Respiration}$$

Le rendement de production étant estimé à 0,4 : Production/Consommation = 0,4

D'où :

$$R_2 = 1,5 \text{ an}^{-1}$$

$$\text{Et } I_2 = P_2 + R_2$$

$$\text{soit } I_2 = 530 \text{ an}^{-1}$$

Le taux de mortalité M_2 a été calculé en considérant un rapport mortalité « hors prédation »/production équivalent à 40%.

Ces valeurs ont été adoptées pour les deux versions intertidale et subtidale du modèle.

Tableau 4.3. : Valeurs initiales des paramètres du compartiment bactérien. * La biomasse X_i (gC.m^{-2}) n'est pas un paramètre du modèle, mais une donnée, elle n'est reportée dans ce tableau qu'à titre indicatif. Les taux sont en an^{-1} .

Bactéries	Valeurs initiales (intertidal)	Valeurs initiales (subtidal)
X_2^*	0,10*	0,05*
P_2	212	212
M_2	84,8	84,8
R_2	318	318
I_2	530	530

2.2.2. Dépositores (X_3)

a. Biomasse

La biomasse des dépositores est très différente selon l'assemblage considéré et est comprise entre $0,06 \text{ g C.m}^{-2}$ et $4,66 \text{ g C.m}^{-2}$. En moyenne, elle est beaucoup plus importante (d'un facteur 5) dans la zone intertidale que dans la zone subtidale (**tableau 4.4.**).

Tableau 4.4. : biomasses moyennes des dépositores (\pm écart-type) dans chaque peuplement ou faciès identifié et biomasse moyenne pondérée du compartiment.

Peuplements et faciès	Biomasse moyenne de dépositores (g C.m^{-2})	Surface relative (%)
H1 herbiers à <i>Z. noltii</i> internes ou de haut niveau	4,66	40,8
H2 herbiers à <i>Z. noltii</i> océaniques de niveau moyen	2,97	15,2
H3 herbiers à <i>Z. noltii</i> à faible végétation	0,90	10,4
I1 sables vaseux de bas niveau	0,97	8,5
I2 vases sableuses de bas niveau	0,98	8,5
J sables à arénicoles	1,72	5,7
L vases à <i>S. plana</i>	1,53	0,9
M sables deltaïques internes	0,36	2,8
N récifs d'huîtres <i>C.gigas</i>	2,51	1,4
O sables océaniques instables	0,06	5,7
Ensemble du domaine intertidal	2,77	100
T sables moyens	0,41	2,2
U sables fins	2,38	3
V1 sables hétérogènes légèrement envasés	0,68	16,4
V2 sables hétérogènes envasés	1,48	15,8
W1 vases des chenaux très envasés	0,34	4,5
W2 sables vaseux et vases sableuses	0,52	8,6
X sables moyens à grossiers	0,15	3,4
Y sables deltaïques	0,17	4,5
Z sables instables océaniques	0,11	41,7
Ensemble du domaine subtidal	0,54	100

Seuls 13 taxa constituent 90% de la biomasse des dépositives en milieu intertidal contre 23 en milieu subtidal. Les dépositives du milieu intertidal sont dominés (en biomasse) par des organismes de petite taille (plus de 50% de la biomasse pour *H. ulvae*) d'où une productivité importante ($2,4 \text{ an}^{-1}$) pour ce compartiment. En zone subtidale, ce sont, au contraire, des organismes de poids individuel plus important (ex : *Echinocardium cordatum*) qui sont responsables de la majorité de la biomasse et de la production de ce compartiment (**tableau 4.5.**).

Tableau 4.5. : Contribution des principaux taxa de la macrofaune à la biomasse (% Biom.) des dépositives de la zone intertidale et de la zone subtidale. Les valeurs de P/B indiquées sont basées sur le poids moyen individuel de chaque espèce et sur la relation proposée par Brey (1990) $P/B=f(\text{poids individuel moyen})$. Les valeurs pondérées de biomasse et de P/B sont indiquées en gras dans la partie supérieure du tableau. ((G) : Gastéropodes, (O) : Oligochètes, (P) : Polychètes, (I) : Isopodes, (B) : Bivalves, (E) : Echinodermes, (A) : Amphipodes).

<u>Zone intertidale</u>			<u>Zone subtidale</u>		
	Biomasse pondérée :	2,8 g C.m⁻²		Biomasse pondérée :	0,53 g C.m⁻²
	P/B pondéré :	2,4 an⁻¹		P/B pondéré	1,4 an⁻¹
Principaux taxa	% Biom.	P/B (an⁻¹)	Principaux taxa	% Biom.	P/B (an⁻¹)
<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	51,9	2,6	<i>Echinocardium cordatum</i> (E)	21	0,6
<i>Tubificoides benedeni</i> (O)	6,5	4,2	<i>Scoloplos armiger</i> (P)	12,6	1,2
<i>Heteromastus filiformis</i> (P)	4,9	2,7	<i>Phylo foetida</i> (P)	10,5	1,1
<i>Idotea chelipes</i> (I)	4,9	1,7	<i>Platynereis dumerilii</i> (P)	10,3	1,3
<i>Abra ovata</i> (B)	4	2,5	<i>Ophelia neglecta</i> (P)	7,4	0,9
<i>Gibbula umbilicalis</i> (G)	3,7	1	<i>Aonides oxycephala</i> (P)	5,3	1,8
<i>Bittium reticulatum</i> (G)	3,4	1,7	<i>Psammechinus miliaris</i> (E)	4,1	0,6
<i>Melinna palmata</i> (P)	3	2,3	<i>Poecilochetus serpens</i> (P)	3,5	2,2
<i>Arenicola marina</i> (P)	2,6	1	<i>Owenia fusiformis</i> (P)	2,4	1,3
<i>Scoloplos armiger</i> (P)	1,5	1,2	<i>Gammarus locusta</i> (A)	1,6	3,2
<i>Haminoea navicula</i> (G)	1,5	0,8	Terebellidae divers (P)	1,5	1,8
<i>Audouinia tentaculata</i> (P)	1,4	1,1	<i>Heteromastus filiformis</i> (P)	1,4	2,7
<i>Gibbula albida</i> (G)	1	0,9	<i>Nassarius incrassatus</i> (G)	1,2	1,5
			<i>Melinna palmata</i> (P)	1,2	2,3
			<i>Mediomastus fragilis</i> (P)	1,2	3
			8 autres espèces	5	
somme des taxa	90,3%		somme des taxa	90,2%	

b. Paramètres associés

Les valeurs de productivité (P/B) par domaine (intertidal/subtidal) ont été calculées en fonction de la composition faunistique pondérée du compartiment (**tableau 4.5.**).

Ce tableau (**tableau 4.5.**) indique que la composition spécifique du compartiment « dépositores » est très différente selon le domaine considéré (intertidal ou subtidal). En particulier, la biomasse du compartiment « dépositores » intertidal est majoritairement composée par des espèces opérant une certaine sélection de leur nourriture (Fauchald & Jumars, 1979 ; Whitlatch, 1980 ; Hily & Bouteille, 1999) : *Hydrobia ulvae*, *Idotea chelipes*, *Abra ovata*, *Gibbula umbilicalis*, *Bittium reticulatum*, *Melinna palmata*. Dans le domaine subtidal, les dépositores sont principalement représentés par des espèces non sélectives (Fauchald & Jumars, 1979 ; Whitlatch, 1980) : *Echinocardium cordatum*, *Scoloplos armiger*, *Phylo foetida*, *Ophelia neglecta*, *Poecilochaetus serpens*, *Heteromastus filiformis*, *Mediomastus fragilis*. D'un point de vue quantitatif, les dépositores non sélectifs représentent environ 50% de la biomasse des dépositores subtidaux, ils représentent seulement 19% de la biomasse des dépositores dans le domaine intertidal.

Les dépositores se nourrissent de matière organique détritique, dont une partie est difficilement assimilable, de microphytobenthos et/ou de bactéries associées aux détritits. L'efficacité d'absorption (et donc, le taux d'égestion) est fonction de la nature du substrat ingéré, la sélectivité des dépositores par rapport à leur nourriture va donc jouer un rôle important sur la valeur du taux d'égestion utilisé dans le modèle. Par exemple, Byren *et al.* (2002) ont montré une différence d'assimilation du carbone de diatomées d'un facteur 3 entre un amphipode (*Pontoporeia affinis*) dépositore de subsurface (non sélectifs) et une autre espèce d'amphipode dépositore de surface (*Pontoporeia femorata*). L'efficacité d'absorption est inférieure à 10% chez *Abra ovata* nourri à partir de détritits issus de phanérogames et de macroalgues marines (Charles *et al.*, 1996). Ces auteurs considèrent que ces valeurs sont représentatives de l'efficacité d'absorption de ce genre de détritits par les dépositores, elles sont en effet assez proches de celles avancées par Cammen (1980) pour *Nereis succinea* nourrie à partir de détritits de spartines. Les détritits d'autre origine et les bactéries seraient absorbés par le gastéropode *Bittium varium* avec une efficacité nettement supérieure, de l'ordre de 45-50% (Adams & Angelovic, 1970). A partir de toutes ces données nous avons utilisé des valeurs de taux d'égestion de 0,7 et de 0,9 pour les dépositores du domaine intertidal et du domaine subtidal, respectivement. La préférence trophique du compartiment « dépositore » a été estimée à 0,7 pour les détritits et 0,3 pour les bactéries dans les deux

versions du modèle. Les taux d'ingestion ont été calculés en fonction de ces valeurs (**tableau 4.6.**)

Tableau 4.6. : Valeurs initiales des paramètres du compartiment dépositore. * La biomasse X_i (gC.m^{-2}) n'est pas un paramètre du modèle mais une donnée, elle n'est reportée dans ce tableau qu'à titre indicatif. Les taux sont exprimés en an^{-1} . à l'exception des préférences trophiques (C_{ij}) et du taux d'égestion (E_i) sans unités.

Dépositores	Valeurs initiales (intertidal)	Valeurs initiales (subtidal)
X_3^*	2,77*	0,54*
P_3	2,4	1,4
C_{13}	0,7	0,7
C_{23}	0,3	0,3
E_3	0,7	0,9
M_3	0,48	0,28
R_3	5,52	3,26
I_3	26	47

2.2.3. Suspensivores (X_4)

a. Biomasse

La plupart des suspensivores sont des mollusques bivalves dont la taille (et le poids) individuelle peut être très importante par rapport à la plupart des autres organismes de la macrofaune. La faible surface de prélèvement ($0,09 \text{ m}^2$) n'est pas adaptée à un bon échantillonnage de ce compartiment. C'est pourquoi, lorsque des données étaient disponibles, les biomasses calculées à partir de notre échantillonnage ont été remplacées par des données issues d'autres études. En particulier, deux espèces ont été étudiées dans la Bassin d'Arcachon : la crépidule *Crepidula fornicata* et la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*. Les données concernant ces deux espèces ont été respectivement issues des travaux de de Montaudouin *et al.* (2001) et de ceux de Caill-Milly *et al.* (2003). Le stock de *Crepidula fornicata* dans le Bassin d'Arcachon est estimé à 155 tonnes (poids frais) (de Montaudouin *et al.*, 2001). A partir des relations allométriques établies pour cette espèce par de Montaudouin et Sauriau (1999), la biomasse (en carbone) ramenée au m^2 a pu être estimée à environ $0,02 \text{ g C.m}^{-2}$. L'extrapolation effectuée à partir des données collectées dans cette étude indique une biomasse de l'ordre de $0,16 \text{ g C.m}^{-2}$. Cette biomasse apparaît très faible en regard de celle de *Mytilus edulis* qui, d'après nos données, contribuerait à plus de 75% de la biomasse des suspensivores subtidaux.

Concernant *Ruditapes philippinarum*, le stock intertidal a été estimé à 8095 tonnes (poids frais) par Caill-Milly *et al.* (2003), ce stock correspondrait à une biomasse équivalente à 0,62 g C.m⁻² (rapporté à la surface de la zone intertidale) (**tableaux 4.7. & 4.8.**). Cette espèce domine les suspensivores intertidaux (les huîtres mises à part) dont elle représenterait plus de la moitié de la biomasse.

Tableau 4.7. : Biomasses moyennes des suspensivores (\pm écart-type) dans chaque peuplement et faciès identifié et biomasse moyenne pondérée des compartiments. * : les biomasses indiquées sont les biomasses de suspensivores hors palourdes (*R. philippinarum*) et hors huîtres (*C. gigas*). + : les biomasses indiquées sont les biomasses de suspensivores hors crépidules (*C. fornicata*).

Peuplements et faciès	Biomasse moyenne de suspensivores (g C.m ⁻²)	Surface relative (%)
H1 herbiers à <i>Z. noltii</i> internes ou de haut niveau	0,37*	40,8
H2 herbiers à <i>Z. noltii</i> océaniques de niveau moyen	1,06*	15,2
H3 herbiers à <i>Z. noltii</i> à faible végétation	0,29*	10,4
I1 sables vaseux de bas niveau	0,80*	8,5
I2 vases sableuses de bas niveau	0,11*	8,5
J sables à arénicoles	0,01*	5,7
L vases à <i>S. plana</i>	0,16*	0,9
M sables deltaïques internes	0,21*	2,8
N récifs d'huîtres <i>C. gigas</i>	3,02*	1,4
O sables océaniques instables	0,22*	5,7
Ensemble du domaine intertidal	0,48* + 0,62 (<i>R. philippinarum</i>)=1,10	100
T sables moyens	0,02 ⁺	2,2
U sables fins	0,09 ⁺	3
V1 sables hétérogènes légèrement envasés	0,20 ⁺	16,4
V2 sables hétérogènes envasés	0,70 ⁺	15,8
W1 vases des chenaux très envasés	0,12 ⁺	4,5
W2 sables vaseux et vases sableuses	0,88 ⁺	8,6
X sables moyens à grossiers	0,30 ⁺	3,4
Y sables deltaïques	0,19 ⁺	4,5
Z sables instables océaniques	2,53 ⁺	41,7
Ensemble du domaine subtidal	1,30⁺ + 0,02 (<i>C. fornicata</i>)=1,32	100

Tableau 4.8. : Contribution des principaux taxa de la macrofaune à la biomasse (% Biom.) des suspensivores de la zone intertidale et de la zone subtidale. Les valeurs de P/B indiquées sont basées sur le poids moyen individuel de chaque espèce et sur la relation proposée par Brey (1990) $P/B=f(\text{poids individuel moyen})$. Les valeurs pondérées de biomasse et de P/B sont indiquées en gras dans la partie supérieure du tableau. ((G) : Gastéropodes, (O) : Oligochètes, (P) : Polychètes, (I) : Isopodes, (B) : Bivalves, (D) : Décapodes, (A) : Amphipodes). * cette espèce, commensale de bivalves filtreurs, a été considérée comme suspensivore.

<u>Zone intertidale</u>			<u>Zone subtidale</u>		
Biomasse pondérée : 1,1 gC.m⁻²			Biomasse pondérée : 1,32 gC.m⁻²		
P/B pondéré : 1 an⁻¹			P/B pondéré : 0,7 an⁻¹		
Principaux taxons	% Biom.	P/B (an⁻¹)	Principaux taxons	% Biom.	P/B (an⁻¹)
<i>Ruditapes philippinarum</i> (B)	54,5	0,7	<i>Mytilus edulis</i> (B)	75,5	0,6
<i>Cerastoderma edule</i> (B)	15,2	0,9	<i>Ruditapes philippinarum</i> (B)	4,3	0,9
<i>Paphia aurea</i> (B)	8,1	0,8	<i>Crepidula fornicata</i> (G)	2,8	0,3
<i>Loripes lacteus</i> (B)	7	1,2	<i>Acanthocardia aculeata</i> (B)	2,3	0,5
<i>Mytilus edulis</i> (B)	3,8	0,8	<i>Solen marginatus</i> (B)	1,5	0,5
<i>Parvicardium exiguum</i> (B)	2,3	1,7	<i>Pinnotheres pisum</i> (D)*	1,0	1,5
			<i>Cerastoderma edule</i> (B)	0,8	0,9
			<i>Laevicardium crassum</i> (B)	0,8	
			<i>Loripes lacteus</i> (B)	0,7	1,2
somme des taxons	91%		somme des taxons	90%	

b. Paramètres associés

A partir de la contribution des différentes espèces à la production du compartiment, des P/B de 1 an⁻¹ pour les suspensivores intertidaux et de 0,7 an⁻¹ pour les suspensivores subtidaux ont été retenus comme valeurs initiales (**tableau 4.8.**).

Les suspensivores se nourrissent des particules en suspension à l'interface eau-sédiment. Ces particules sont composées de phytoplancton plus ou moins dégradé mais également de microphytobenthos ainsi que d'autres débris organiques remis en suspension par les courants de fonds. Les suspensivores tirent également une part de leur énergie de la consommation de bactéries attachées aux particules en suspension. Langdon et Newell (1990) ont estimé que les bactéries libres pouvaient seules contribuer à hauteur de 3,4 à 25,8 % aux besoins en carbone d'huîtres et de moules, respectivement. La contribution des bactéries attachées aux particules est donc vraisemblablement importante pour les filtreurs. De ce fait, nous avons utilisé des taux de préférence trophique de 0,3 et 0,7 pour les bactéries et les détritus, respectivement.

L'efficacité d'assimilation des suspensivores dépend de la nature et de la quantité des particules ingérées (Bayne *et al.*, 1993 ; Navarro *et al.*, 1992). Chez *Mytilus edulis*, Bayne *et*

al. (1993) trouvent une efficacité d'assimilation moyenne de l'ordre de 0,5 après 12 jours d'expérience et quelles que soient la quantité et la qualité du seston, une assimilation proche a été retrouvée chez *Cerastoderma edule* (Iglesias *et al.*, 1992). Chez *Ostrea edulis*, Langton et Gabbot (1974) trouvent un taux d'assimilation de l'ordre de 0,7 à 0,8 ; ces huîtres, soumises à différentes températures, montrent après acclimatation une efficacité d'assimilation à peu près constante. Concernant la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*, Sorokin et Giovanardi (1995) ont évalué le taux d'assimilation aux alentours de 0,5 – 0,6. D'après Dame (1996), Crosby propose une efficacité d'assimilation de 0,57 pour le carbone issu de bactéries. Nous avons donc choisi une valeur initiale de 0,5 pour le taux d'égestion. Par conséquent, les valeurs initiales des taux d'ingestion nécessaire aux besoins énergétiques des organismes sont de 6,7 an⁻¹ pour les suspensivores intertidaux et de 4,7 an⁻¹ pour les suspensivores subtidaux (**tableau 4.9**).

Tableau 4.9. : Valeurs initiales des paramètres du compartiment suspensivore. * La biomasse X_i (en gC.m⁻²) n'est pas un paramètre du modèle mais une donnée, elle n'est reportée dans ce tableau qu'à titre indicatif. Les taux sont exprimés en an⁻¹. à l'exception des préférences trophiques (C_{ij}) et du taux d'égestion (E_i) sans unités.

Suspensivores	Valeurs initiales (intertidal)	Valeurs initiales (subtidal)
X_4^*	1,1*	1,32*
P_4	1	0,7
C_{14}	0,7	0,7
C_{24}	0,3	0,3
E_4	0,5	0,5
M_4	0,2	0,14
R_4	2,33	1,63
I_4	6,7	4,7

2.2.5. Méiofaune (X₅)

a. Biomasse

La méiofaune de nos échantillons a été déterminée au niveau de l'embranchement par N. Lavesque (Service macrofaune benthique du laboratoire) (Lavesque, 2004).

Comme il a été montré dans la section précédente (*Chapitre 2*), l'abondance de la méiofaune dans les trois premiers centimètres du sédiment augmente lorsque la teneur en particules fines du sédiment est importante. La biomasse varie de la même manière que l'abondance, les valeurs calculées indiquent que la biomasse de la méiofaune dans les premiers centimètres du sédiment est comprise entre 0,01 et 4,9 g C.m⁻² (moyenne, 1,3 g C.m⁻²). Cependant, s'il existe également une corrélation positive entre la teneur en pélites et la biomasse de la méiofaune,

aucune relation simple du type « biomasse de méiofaune = f(teneur en pélites) » n'a pu être mise en évidence.

Tableau 4.10. : Biomasses moyennes de méiofaune (\pm écart-type) pour chaque peuplement et faciès identifiés et biomasse moyenne pondérée du compartiment. Les biomasses correspondantes aux peuplement ou faciès non-renseignés ont été extrapolées à partir des similitudes entre les types de sédiments. (n= nombre de stations échantillonnées pour la méiofaune).

Peuplements et faciès	Biomasse moyenne de la méiofaune (g C.m ⁻²)	n	Surface relative (%)
H1 herbiers à <i>Z. noltii</i> internes ou de haut niveau	2,1 (1,4)	9	40,8
H2 herbiers à <i>Z. noltii</i> océaniques de niveau moyen	2,8 (1,4)	5	15,2
H3 herbiers à <i>Z. noltii</i> à faible végétation	1,2 (0,2)	2	10,4
I1 sables vaseux de bas niveau	2,2 (2,6)	4	8,5
I2 vases sableuses de bas niveau	égal à I2	0	8,5
J sables à arénicoles	0,7 ()	1	5,7
L vases à <i>S. plana</i>	égal à H3	0	0,9
M sables deltaïques internes	0,7 (0,9)	3	2,8
N récifs d'huîtres <i>C.gigas</i>	1,9 (1,1)	3	1,4
O sables océaniques instables	0,1 (0,1)	2	5,7
Ensemble du domaine intertidal	1,88		100
T sables moyens	égal à V1	0	2,2
U sables fins	égal à V1	0	3
V1 sables hétérogènes légèrement envasés	0,1 (0,1)	3	16,4
V2 sables hétérogènes envasés	égal à V1	0	15,8
W1 vases des chenaux très envasés	égal à W2	0	4,5
W2 sables vaseux et vases sableuses	1,3 (0,5)	5	8,6
X sables moyens à grossiers	0,7 (0,8)	2	3,4
Y sables deltaïques	0,6 (0,6)	4	4,5
Z sables instables océaniques	0,1 (0,04)	6	41,7
Ensemble du domaine subtidal	0,29		100

b. Paramètres associés

L'utilisation d'une valeur de productivité unique pour les nématodes et, en conséquence, pour l'ensemble de la méiofaune a été discutée par Vranken et Heip (1986). Les valeurs relevées dans la littérature sont assez variables mais Chardy (1993) propose une valeur de P/B de l'ordre de 15 .an⁻¹ pour l'ensemble de la méiofaune, cette valeur est en accord avec la plupart des P/B relevés dans la littérature (Giere, 1993 ; Schwinghammer *et al.*, 1986 ; Koop & Griffith, 1982 ; Heip *et al.*, 1990). Nous avons donc retenu un P_3 égal à 15 comme valeur initiale de la productivité de la méiofaune, sachant que cette valeur ne tient pas compte d'une éventuelle autoprédation qui aurait pour effet de diminuer le P/B à l'échelle du compartiment. Les organismes de la méiofaune se nourrissent de détritits, bactéries et microphytobenthos. Certaines espèces sont carnivores. Nous avons considéré que l'ingestion de la méiofaune était composée à 30% par les bactéries et 70% par les détritits.

Un taux d'égestion de 0,6 a été retenu comme valeur initiale pour la méiofaune.

Le taux d'ingestion initial calculé est de 124 g C.(gC de 'méiofaune')⁻¹.an⁻¹ (an⁻¹).

Tableau 4.11. : Valeurs initiales des paramètres du compartiment méiofaune. * La biomasse X_i n'est pas un paramètre du modèle mais une donnée, elle n'est reportée dans ce tableau qu'à titre indicatif. Les taux sont exprimés en an⁻¹. à l'exception des préférences trophiques (C_{ij}) et du taux d'égestion (E_i) sans unités.

Méiofaune	Valeurs initiales (intertidal)	Valeurs initiales (subtidal)
X_5^*	1,88*	0,29*
P_5	15	15
C_{15}	0,7	0,7
C_{25}	0,3	0,3
E_5	0,6	0,6
M_5	3	3
R_5	34,5	34,5
I_5	124	124

2.2.6. Carnivores (X_6)

a. Biomasse

Les biomasses calculées sont à peu près équivalentes (1,05 et 0,84 g C.m⁻² pour les carnivores intertidaux et subtidaux, respectivement) dans les deux zones (**tableau 4.12.**).

Les taxa carnivores sont principalement constitués par des décapodes brachyours (*Carcinus maenas*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Atelecyclus undecimdentatus* et *Liocarcinus* spp.), des annélides polychètes (*Glycera* spp., *Nephtys* spp., Eunicidae). Le gastéropode nécrophage *Nassarius reticulatus* représente également une fraction importante des carnivores, en particulier dans le domaine subtidal où il est dominant en terme de biomasse (**tableau 4.13.**).

Tableau 4.12. : biomasses moyennes des carnivores (\pm écart-type) dans chaque peuplement et faciès identifié et biomasse pondérée pour l'ensemble intertidal et subtidal.

Peuplements et Faciès	Biomasse moyenne de carnivores (g C.m ⁻²)	Surface relative (%)
H1 herbiers à <i>Z. noltii</i> internes ou de haut niveau	0,49	40,8
H2 herbiers à <i>Z. noltii</i> océaniques de niveau moyen	0,98	15,2
H3 herbiers à <i>Z. noltii</i> à faible végétation	0,40	10,4
I1 sables vaseux de bas niveau	1,11	8,5
I2 vases sableuses de bas niveau	3,2	8,5
J sables à arénicoles	0,17	5,7
L vases à <i>S. plana</i>	0,34	0,9
M sables deltaïques internes	0,76	2,8
N récifs d'huîtres <i>C.gigas</i>	16,83	1,4
O sables océaniques instables	0,35	5,7
Ensemble du domaine intertidal	1,05	100
T sables moyens	0,23	2,2
U sables fins	0,41	3
V1 sables hétérogènes légèrement envasés	0,47	16,4
V2 sables hétérogènes envasés	2,23	15,8
W1 vases des chenaux très envasés	1,91	4,5
W2 sables vaseux et vases sableuses	1,57	8,6
X sables moyens à grossiers	0,24	3,4
Y sables deltaïques	0,42	4,5
Z sables instables océaniques	0,39	41,7
Ensemble du domaine subtidal	0,84	100

Tableau 4.13. : Contribution des principaux taxa de la macrofaune à la biomasse (% Biom.) des carnivores de la zone intertidale et de la zone subtidale. Les valeurs de P/B indiquées sont basées sur le poids moyen individuel de chaque espèce et sur la relation proposée par Brey (1990) $P/B=f(\text{poids individuel moyen})$. Les valeurs pondérées de biomasse et de P/B sont indiquées en gras dans la partie supérieure du tableau. ((G) : Gastéropodes, (O) : Oligochètes, (P) : Polychètes, (I) : Isopodes, (B) : Bivalves, (D) : Décapodes, (Cn) : Cnidaires, (E) : Echinodermes).

<u>Zone intertidale</u>			<u>Zone subtidale</u>		
Biomasse pondérée : 1,05 gC.m⁻²			Biomasse pondérée : 0,84 gC.m⁻²		
P/B pondéré : 0,9 an⁻¹			P/B pondéré : 0,9 an⁻¹		
Principaux taxons	% Biom.		Principaux taxons	% Biom.	
<i>Glycera</i> spp. (P)	28,6	0,9	<i>Nassarius reticulatus</i> (G)	32,5	0,7
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> (D)	16,1	0,5	<i>Carcinus maenas</i> (D)	9	0,6
<i>Nephtys hombergii</i> (P)	12,2	0,7	<i>Nephtys cirrosa</i> (P)	8,5	1
<i>Marphysa sanguinea</i> (P)	11,2	0,6	<i>Atelecyclus undecimdentatus</i> (D)	8,4	0,5
<i>Carcinus maenas</i> (D)	10,7	0,9	<i>Nephtys hombergii</i> (P)	5,9	1,1
<i>Nassarius reticulatus</i> (G)	7,5	0,9	<i>Liocarcinus holsatus</i> (D)	5,4	0,7
<i>Cereus pedunculatus</i> (Cn)	3	1,2	<i>Glycera</i> spp. (P)	4,9	1,3
Nemertinea (N)	1,7	2,7	<i>Diogenes pugilator</i> (D)	4,9	1
			<i>Liocarcinus arcuatus</i> (D)	3,7	0,9
			<i>Asterias rubens</i> (E)	2,8	0,8
			<i>Diopatra neapolitana</i> (P)	2,3	0,9
			<i>Lumbrineris</i> spp. (P)	1,9	1
somme des taxa	91		somme des taxa	90,2	

b. Paramètres associés

Les carnivores représentés dans ce compartiment sont généralement considérés comme omnivores, cependant, nous n'avons considéré que leur effet sur les déposivores, les suspensivores et la méiofaune. Nombre de ces organismes (surtout les décapodes) sont de relativement grande taille d'où une productivité assez faible pour l'ensemble du compartiment ($P/B=0,9 \text{ an}^{-1}$).

La composition du régime alimentaire du compartiment des carnivores a été estimée à 50% de méiofaune, 30% de déposivores et 20% de suspensivores. La consommation des huîtres (modèle « intertidal ») par les carnivores a été supposée nulle pour les taxons étudiés en considérant que ces organismes sont en partie protégés de la prédation lorsqu'ils sont en culture et que les organismes susceptibles de les consommer appartiennent plutôt à la mégafaune (poissons, avifaune, étoiles de mers de grande taille (*Marthasterias glacialis*)) non prise en compte dans le modèle. Les consommateurs de plus petite taille, comme les bigorneaux perceurs (*Ocenebra erinacea*) étant très peu représentés dans les échantillons

(moins de 0,5% de la biomasse). La matière organique de ces proies peut être considérée comme très labile d'où l'estimation d'un taux d'égestion faible de 0,2 pour le compartiment (**tableau 4.14.**).

Tableau 4.14. : Valeurs initiales des paramètres du compartiment carnivore. * La biomasse X_i n'est pas un paramètre du modèle mais une donnée, elle n'est reportée dans ce tableau qu'à titre indicatif. Les taux sont exprimés en an^{-1} . à l'exception des préférences trophiques (C_{ij}) et du taux d'égestion (E_i) sans unités.

Carnivores	Valeurs initiales (intertidal)	Valeurs initiales (subtidal)
X_6^*	1,05*	0,84*
P_6	0,9	0,9
C_{36}	0,3	0,3
C_{46}	0,2	0,2
C_{56}	0,5	0,5
E_6	0,2	0,2
R_6	2,1	2,1
I_6	3,8	3,8

2.2.7. Huîtres cultivées (X_7)

a. Biomasse

La biomasse des huîtres cultivées (*Crassostrea gigas*) dans le bassin d'Arcachon a été estimée à partir des données sur la production conchylicole fournies par l'I.F.R.E.MER. (Maurer, comm. pers.), la dernière étude réalisée sur le sujet étant déjà trop ancienne (Maurer *et al.*, 1988). La production annuelle d'huîtres vendues dans le Bassin d'Arcachon était de l'ordre de 8 500 tonnes en 2001 (Affaires Maritimes, 2002) auquel il convient d'ajouter les huîtres vendues à l'élevage qui représentaient 1 073 tonnes en 1998 soit une production de 9 573 tonnes. Ces chiffres sont sujets à une incertitude importante, d'après Deltreil (*in* I.F.R.E.MER., 1997), la production serait sous-estimée, il conviendrait d'y rajouter au moins 20% soit une production annuelle d'huîtres cultivées équivalente à environ 11 500 tonnes. D'après l'I.F.R.E.MER., le Bassin d'Arcachon serait capable de produire 14 000 tonnes d'huîtres dans de bonnes conditions. Dans la baie de Marennes-Oléron, le rapport 'production d'huître / stock d'huître en culture' serait environ égal à 0,32 (Leguerrier *et al.*, 2003) ; ce ratio serait applicable au Bassin d'Arcachon (Maurer, com. pers.). Ainsi, le stock d'huîtres cultivées dans le Bassin d'Arcachon serait d'environ 35 000 tonnes si l'on se base sur une production de 11 500 tonnes et environ 42 000 tonnes si l'on se base sur une production de

14 000 tonnes. Nous avons utilisé ces valeurs en considérant que 35 000 tonnes représentait une estimation basse et 42 000 tonnes une estimation haute.

Estimer la biomasse d'huîtres en équivalent carbone à partir des données de poids frais conduit à des résultats très différents selon les facteurs de conversion utilisés (Auby, 1991 ; Tebar, 2001 ; de Montaudouin *et al.*, 2002 ; Leguerrier, 2004). Les différentes estimations réalisées donnent une valeur moyenne de l'ordre de 1 g C.m⁻² (moyenne des estimations basses = 0,8 ; moyenne des estimations hautes = 1,2).

A défaut d'estimations plus fiables nous avons considéré que la biomasse des huîtres cultivées équivalait donc à 1 g C.m⁻².

b. Paramètres associés

La production de ce compartiment est considérée comme intégralement exploitée par l'homme, elle est donc considérée comme égale à la production vendue (P/B=0,32 .an⁻¹)

D'après Barillé *et al.* (1997) *Crassostrea gigas* assimilerait entre 55 et 90 % du carbone qu'elle ingère. Un taux d'égestion de 0,3 a été retenu comme valeur initiale pour ce compartiment (**tableau 4.14**). Les autres paramètres (taux d'ingestion, taux de respiration) ont été issus des travaux réalisés sur *C. gigas* en baie de Marennes-Oléron synthétisés par Leguerrier *et al.* (2003).

Tableau 4.15. : Valeurs initiales des paramètres du compartiment huîtres cultivées. * La biomasse X_i n'est pas un paramètre du modèle mais une donnée, elle n'est reportée dans ce tableau qu'à titre indicatif. Le paramètre EXP_7 est le rapport entre la production exportée hors du système par l'homme (exploitation du stock) par rapport à la biomasse. Il est égal au P/B (P_7). Les taux sont exprimés en an⁻¹. à l'exception des préférences trophiques (C_{ij}) et dutaux d'égestion (E_i) sans unités.

Huîtres cultivées	Valeurs initiales (intertidal)
X_7^*	1,00*
P_7	0,32
C_{17}	0,75
C_{27}	0,25
E_7	0,3
M_7	0,03
R_7	3,25
I_7	5,1
EXP_7	0,32

2.2.8. Huîtres sauvages (X₈)

a. Biomasse

Une estimation du stock d'huîtres sauvages a été réalisée à partir de relevés effectués sur le terrain. La surface occupée par les récifs d'huîtres a été estimée à environ 156,4 Ha (1,56 km²) (cf Chapitre 2). Le stock correspond à environ 233 tonnes (poids sec sans cendre) équivalent à une biomasse de 0,9 g C.m⁻². Cette valeur est similaire à celle du stock d'huîtres exploitées dans le Bassin d'Arcachon.

La biomasse a été considérée comme égale à celle des huîtres cultivées soit 1 g C.m⁻².

b. Paramètres associés

La productivité de ces huîtres sauvages estimée par la relation de Brey (1990) en fonction du poids moyen individuel calculé est de 0,6 an⁻¹. Cette valeur se situe dans la gamme de variations du P/B des huîtres trouvées dans la littérature (0,32 à 0,89 an⁻¹). Cependant, au regard de la productivité des huîtres cultivées (0,32 an⁻¹) cette valeur est surestimée. Il paraît en effet raisonnable de considérer que la productivité des huîtres est maximisée dans les cultures : les densités y sont contrôlées et nettement plus faibles que dans les récifs d'huîtres sauvages ce qui limite la compétition intra spécifique. Les parcs ostréicoles sont situés le plus bas possible sur l'estran afin de maximiser la durée d'immersion (et donc, de nutrition) des huîtres afin de garantir une meilleure croissance. De même, les parcs d'élevages ont été graduellement déplacés de la zone plus interne au profit de la partie plus océanique de la lagune car les taux de croissance y sont plus importants, or les récifs d'huîtres sauvages occupent souvent d'anciennes zones ostréicoles délaissées et sont situés majoritairement dans la partie interne de la lagune (**figure 2.26.**). Un P/B de 0,2 an⁻¹ a donc été utilisé comme valeur initiale.

A l'exception de la productivité et du taux de mortalité, considéré comme plus élevé pour les huîtres sauvages, les autres paramètres utilisés dans le modèle pour ce compartiment sont similaires à ceux utilisés pour le compartiment « huîtres cultivées ».

Tableau 4.16. : Valeurs initiales des paramètres du compartiment huîtres sauvages. * La biomasse X_i (en g C.m⁻²) n'est pas un paramètre du modèle, la valeur initiale n'est pas modifiée par le modèle, elle n'est reportée dans ce tableau qu'à titre indicatif. Les taux sont exprimés en an⁻¹. à l'exception des préférences trophiques (C_{ij}) et du taux d'égestion (E_i) sans unités.

Huîtres sauvages	Valeurs initiales (intertidal)
X_8^*	1,00*
P_8	0,2
C_{18}	0,75
C_{28}	0,25
E_8	0,3
M_8	0,04
R_8	3,2
I_8	4,9

3. RESULTATS

3.1. Résultats du modèle à l'équilibre

Les diagrammes des flux d'énergie/matière à l'équilibre en domaine subtidal et intertidal résultant de la méthode inverse sont présentés sur les **figures 4.2. & 4.3.** Les différences entre la valeur initiale et la valeur ajustée des différents paramètres sont présentées dans l'*annexe 3*.

a. Demande énergétique du benthos et recyclage

Les apports externes nécessaires aux besoins énergétiques du benthos (F_{O1}) (**tableau 4.17.**) sont de l'ordre de $31 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en domaine subtidal (**figure 4.2.**). Ils sont 4 fois plus importants en domaine intertidal avec un flux externe à l'équilibre égal à environ $123 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (**figure 4.3.**). Dans le domaine subtidal, la respiration benthique résulte principalement de l'activité bactérienne (50%) et de celle de la méiofaune (30%) (**figure 4.2.** et **tableau 4.17.**). La demande énergétique des différents compartiments de la macrofaune représente, à part sensiblement égale, 20% de la demande énergétique totale. Celle-ci est nettement plus élevée en zone intertidale (facteur multiplicatif de 4). La contribution des différents compartiments à la respiration totale y est, également, différente : la méiofaune est responsable à elle seule de plus de la moitié de la respiration du benthos (55%), suivie par les bactéries (24%) et la macrofaune (22%) (**tableau 4.17.**). A l'opposé du domaine subtidal, la contribution des différents compartiments du macrobenthos à la respiration totale n'est pas identique : les dépositivores représentent à eux seuls 13% de la respiration du benthos, soit 60% de la respiration de la macrofaune (**tableau 2.17.**).

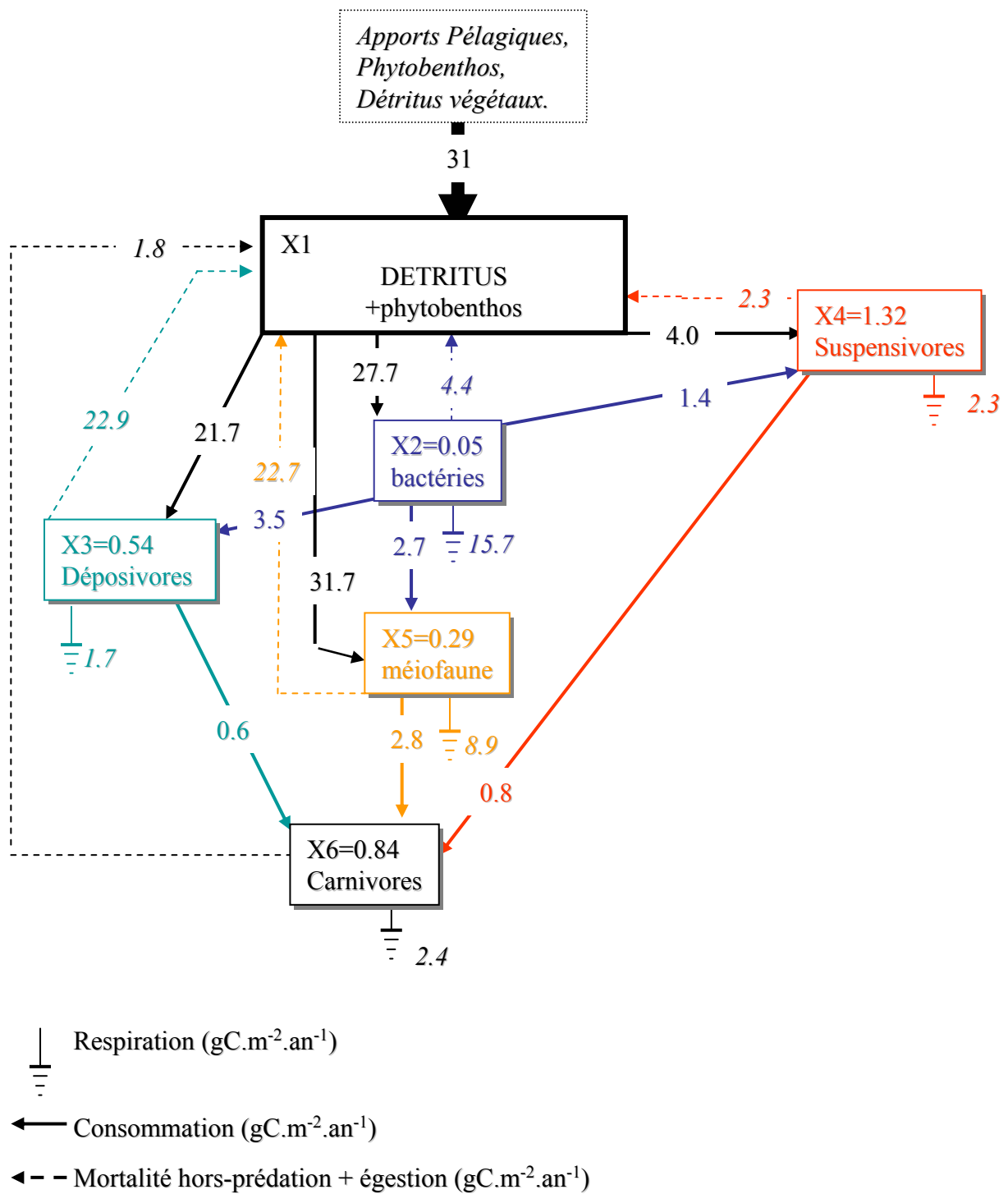


Figure 4.2. : Diagramme des flux d'énergie/matière à l'équilibre résultant de la modélisation du benthos subtidal.

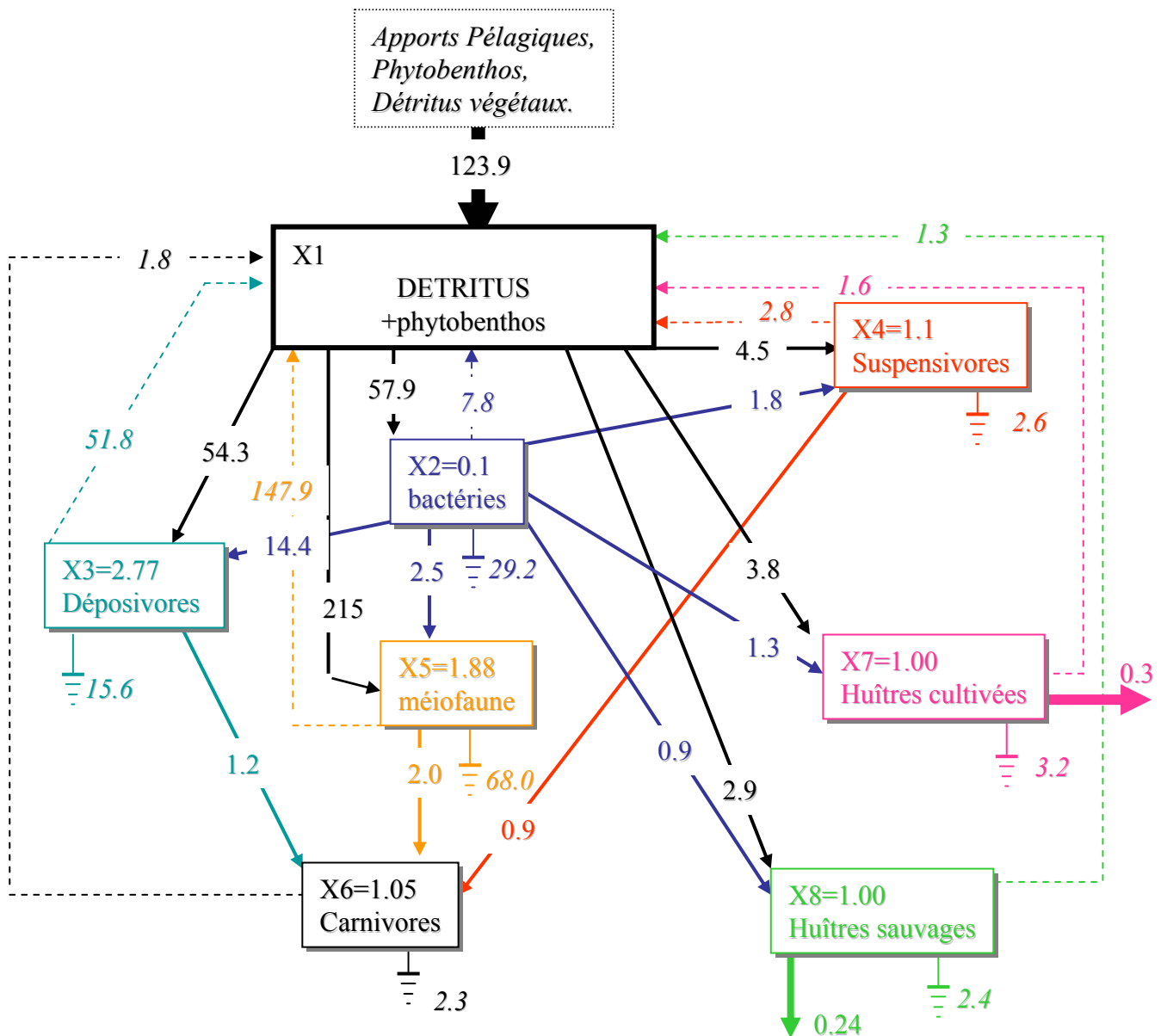


Figure 4.3. : Diagramme des flux d'énergie/matière à l'équilibre résultant de la modélisation du benthos intertidal.

Tableau 4.17. : Respiration du benthos et contribution des différents compartiments à cette demande. Les valeurs correspondent aux valeurs issues du modèle à l'équilibre. (*) En domaine intertidal, la demande respiratoire totale n'est pas égale au flux externe, ce dernier prenant également en compte l'exploitation des huîtres cultivées comme une perte pour le système.

RESPIRATION	%	Flux (g C.m ⁻² .an ⁻¹)
DOMAINE SUBTIDAL		
<i>Somme des respirations</i>		31
Bactéries	50%	15,7
Méiofaune	30%	8,9
Dépositores	6%	1,7
Suspensivores	7%	2,3
Carnivores	7%	2,4
<i>Macrofaune totale</i>	20%	6,4
DOMAINE INTERTIDAL		
<i>Somme des respirations</i>		123,3*
Bactéries	24%	29,2
Méiofaune	55%	68,0
Dépositores	13%	15,6
Suspensivores divers	2%	2,6
Huîtres cultivées	3%	3,2
Huîtres « sauvages »	2%	2,4
<i>Somme des suspensivores</i>	7%	8,2
Carnivores	2%	2,3
<i>Macrofaune totale</i>	22%	26,1

Dans les deux domaines, l'apport externe d'énergie/matière représente le tiers des apports au compartiment « *Détritus + Phytobenthos* », les deux tiers restant étant dus au recyclage de matière/énergie au sein du benthos (**tableau 4.18.**). Les compartiments contribuant le plus à la production de détritits sont la méiofaune et les dépositores de la macrofaune. En domaine subtidal, ces deux compartiments contribuent à part égale au recyclage, mais, en domaine intertidal, la contribution de la méiofaune au recyclage est nettement plus importante que celle des dépositores de la macrofaune (**figures 4.2. & 4.3.**).

La macrofaune contribue à 50% du recyclage en domaine subtidal et seulement à hauteur de 27% en zone intertidale.

b. « Détritus + Phytobenthos »

Les détritiques et les apports issus directement ou indirectement de la production primaire benthique sont consommés à part égale par les bactéries, la méiofaune et l'ensemble de la macrofaune dans la zone subtidale (**figure 1.2.**). En revanche, en domaine intertidal, cette ressource est monopolisée par la méiofaune dont l'ingestion équivaut aux 2/3 de la consommation de « détritiques + phytobenthos » par le benthos (**figure 1.3.**).

Le débit d'énergie/matière circulant au travers de ce compartiment est 5 fois plus important en domaine intertidal (**tableau 4.18.**)

Tableau 4.18. : Récapitulatif des flux à l'équilibre (en g C.m⁻².an⁻¹) entrant et sortant du compartiment « détritiques + phytobenthos » en domaine subtidal et en domaine intertidal.

DETRITUS et PHYTOBENTHOS		FLUX
SUBTIDAL		% Flux (g C.m⁻².an⁻¹)
Flux externe	38%	31
Recyclage benthos	63%	54,1
dont macrofaune	32%	27
Débit		65,7
INTERTIDAL		% Flux (g C.m⁻².an⁻¹)
Flux externe	36%	123,9
Recyclage benthos	63%	215
dont macrofaune	17%	59,3
Débit		338,7

c. Bactéries

Dans les deux domaines, les bactéries benthiques actives représentent un des compartiments les plus actifs du système, il représente 28% du débit en domaine subtidal et 16% dans l'intertidal bien qu'en valeur absolue le débit y soit deux fois plus important (**tableau 4.19.**). Plus de 70% de la production bactérienne est consommée par la faune (**tableau 4.19.**). En particulier, les déposivores intertidaux en sont les principaux consommateurs puisqu'ils ingèrent environ 50% de la production bactérienne. En revanche, en domaine subtidal, les bactéries sont consommées à part égale par les déposivores et la méiofaune (**figure 4.2.**). De façon plus globale, la macrofaune est la principale consommatrice de bactéries, en particulier en domaine intertidal (**figures 4.2. & 4.3.**).

Tableau 4.19. : Récapitulation des flux à l'équilibre (en g C.m⁻².an⁻¹) entrants et sortants du compartiment « bactéries » en domaine subtidal et en domaine intertidal.

BACTERIES		FLUX	
SUBTIDAL	%	Flux (g C.m⁻².an⁻¹)	
RESPIRATION	50%	15,7	
Efficacité écotrophique (%)	72		
Débit (%)	28	27,7	
INTERTIDAL	%	Flux (g C.m⁻².an⁻¹)	
RESPIRATION	51%	29,3	
Efficacité écotrophique (%)	73		
Débit (%)	15,9	57,9	

d. Méiofaune

Le méiobenthos est le compartiment hétérotrophe le plus actif du benthos, les débits d'énergie générés par son activité représentent entre 35% (subtidal) et 60% (intertidal) du débit d'énergie (**tableau 4.20.**). Son activité est particulièrement importante en domaine intertidal ; cependant, seule une faible fraction de la production (7%) est transmise aux carnivores de la macrofaune (**tableau 4.20.**). En revanche, la production de la méiofaune subtidale est transmise à 77% à l'échelon trophique supérieur.

La consommation de la méiofaune est basée sur les détritits et les bactéries mais ces dernières jouent un rôle plus important dans l'ingestion de la méiofaune subtidale que dans celle de la méiofaune intertidale, qui consomme principalement des détritits (**figures 4.2. & 4.3.**).

Tableau 4.20. : Récapitulatif des flux à l'équilibre (en g C.m⁻².an⁻¹) entrant et sortant du compartiment « méiofaune » en domaine subtidal et en domaine intertidal.

MEIOFAUNE		FLUX	
SUBTIDAL	%	Flux (g C.m ⁻² .an ⁻¹)	
RESPIRATION	30%	8,9	
Efficacité écotrophique (%)	77		
Débit (%)	35	34,4	
INTERTIDAL	%	Flux (g C.m ⁻² .an ⁻¹)	
RESPIRATION	31%	68	
Efficacité écotrophique (%)	7		
Débit (%)	60	217,8	

e. Macrofaune dépositore

De façon générale, l'activité de la macrofaune apparaît faible par rapport à celle de la méiofaune et/ou des bactéries. La macrofaune dépositore représente malgré tout une part non négligeable de l'activité du système (26% en subtidal et 19% en intertidal). L'activité de ce compartiment est 2,7 fois plus importante en domaine intertidal qu'en subtidal (**tableau 4.21.**).

De la même manière que pour la méiofaune, la part de la production des dépositores transmise à l'échelon trophique supérieur est nettement plus faible en domaine intertidal (18%) qu'en subtidal (80%).

La respiration des dépositores intertidaux est également plus importante qu'en subtidal en raison d'une production franchement plus élevée en intertidal.

Tableau 4.21. : Récapitulatif des flux à l'équilibre (en g C.m⁻².an⁻¹) entrant et sortant du compartiment « dépositore » en domaine subtidal et en domaine intertidal.

DEPOSITORES		FLUX	
SUBTIDAL	%	Flux (g C.m⁻².an⁻¹)	
RESPIRATION	7%	1,7	
Efficacité écotrophique (%)	80		
Débit (%)	26	25,2	
INTERTIDAL	%	Flux (g C.m⁻².an⁻¹)	
RESPIRATION	23%	15,6	
Efficacité écotrophique (%)	18		
Débit (%)	19	68,7	

f. Suspensivores

Les suspensivores, malgré la biomasse élevée qu'ils représentent, ne contribuent qu'à une faible part des flux d'énergie/matière estimés par les modèles à l'équilibre (5% en subtidal et 4,1% en intertidal). Les biomasses totales de suspensivores, trois fois plus élevées dans le domaine intertidal, génèrent un flux de matière/énergie équivalent à près de 15 g C.m⁻².an⁻¹ contre 5 g C.m⁻².an⁻¹ en subtidal.

En domaine intertidal, l'activité des suspensivores est liée, à part égale aux huîtres cultivées, aux huîtres sauvages et aux autres suspensivores (**tableau 4.22.**). La production d'huîtres exploitées équivaut à un flux très faible sortant du système, négligeable par rapport à la quantité d'énergie mise en jeu dans l'ensemble du système (**figure 1.3.**).

Tableau 4.22. : Récapitulation des flux à l'équilibre (en g C.m⁻².an⁻¹) entrant et sortant des compartiments « suspensivores » en zone subtidale et « suspensivores divers », « huîtres cultivées », « huîtres 'sauvages' » en zone intertidale.

SUSPENSIVORES		FLUX	
SUBTIDAL	%	Flux (g C.m⁻².an⁻¹)	
RESPIRATION	42%	2,3	
Efficacité écotrophique (%)	79		
Débit (%)	5	5,4	
INTERTIDAL	%	Flux (g C.m⁻².an⁻¹)	
Suspensivores divers			
RESPIRATION	42%	2,6	
Efficacité écotrophique (%)	79		
Débit (%)	1,7	6,3	
INTERTIDAL	%	Flux (g C.m⁻².an⁻¹)	
Huîtres cultivées			
RESPIRATION	62%	3,2	
exploitation		0,3	
Efficacité écotrophique (%)	90		
Débit (%)	1,4	5,1	
INTERTIDAL	%	Flux (g C.m⁻².an⁻¹)	
Huîtres "sauvages"			
RESPIRATION	63%	2,4	
Efficacité écotrophique (%)	80		
Débit (%)	1	3,8	
INTERTIDAL	%	Flux (g C.m⁻².an⁻¹)	
Totalité des Suspensivores			
RESPIRATION	54%	8,2	
Débit (%)	4,1	15,2	

g. Carnivores de la macrofaune

Ils représentent le plus haut échelon trophique considéré dans le modèle. Ce compartiment présente les mêmes caractéristiques dans les deux modèles en termes de biomasse et de production (**figures 3.2. & 3.3.**). Les flux de carbone engendrés par l'activité de ces organismes sont faibles par rapport à l'ensemble des débits de matière/énergie au sein du benthos (**tableau 4.23.**). Cependant, la participation au débit est plus importante en domaine subtidal (4% vs 1% en intertidal). En effet, la pression de prédation exercée par les carnivores est identique en valeur absolue dans les deux domaines, mais les biomasses et la production des autres compartiments en domaine subtidal étant nettement plus faibles, la prédation joue un rôle plus important. Elle se traduit en particulier par les fortes valeurs de l'indice d'efficacité écotrophique des dépositivores et de la méiofaune en subtidal. En intertidal, ces valeurs sont nettement plus faibles puisque la prédation est aussi forte mais elle s'exerce sur des compartiments dont la production et les biomasses sont nettement plus élevées (**tableaux 4.20. et 4.21.**).

Tableau 4.23. : Récapitulation des flux à l'équilibre (en g C.m⁻².an⁻¹) entrant et sortant du compartiment « carnivores » en zone subtidale et en zone intertidale.

CARNIVORES		FLUX
SUBTIDAL	%	Flux (g C.m ⁻² .an ⁻¹)
RESPIRATION	56%	1,8
Débit (%)	4	4,2
INTERTIDAL		Flux (g C.m ⁻² .an ⁻¹)
RESPIRATION	56%	2,3
Débit (%)	1,1	4,1

3.2. Utilisation des détritits et du phytobenthos par le benthos, résultante des flux trophiques

D'après les résultats du modèle à l'équilibre, les flux nets entre compartiments ont été déduits (**figure 4.4. & 4.5.**). Ces flux trophiques nets résultent de la différence entre les apports aux détritits, issus de l'égestion et de la mortalité hors prédation du benthos, et leur utilisation par les différents compartiments. La valeur et la direction de ces flux permettent d'identifier les principales voies de circulation de l'énergie au sein des deux systèmes (intertidal et subtidal).

En domaine subtidal, les détritits (« détritits + phytobenthos ») sont principalement consommés (de façon nette) par les bactéries, le flux net annuel équivaldrait à $23,3 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (**figure 4.4.**). En domaine intertidal, contrairement à ce qui a été déduit du modèle subtidal, les détritits sont utilisés à la fois par la méiofaune (flux net : $67,1 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et par les bactéries ($51,1 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$). De plus, la consommation nette des suspensivores n'est pas négligeable ($11,2 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$).

La macrofaune subtidale, considérée dans sa globalité, consomme de façon nette très peu de détritits (**figure 4.4.**). Les déposivores subtidaux, examinés isolément tendent même à produire des détritits. Ceci est lié à la très importante production de fèces et à la mortalité de ces déposivores considérés comme peu sélectifs. En revanche, dans le domaine intertidal, la macrofaune métaboliserait $13,7 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ de détritits/phytobenthos (**figure 4.5.**). L'utilisation de cette énergie résulte en particulier de l'activité des suspensivores ($11,2 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et de celle des déposivores, plus sélectifs qu'en domaine subtidal (flux net = $2,5 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) (**figure 4.5.**) ; en domaine subtidal, l'utilisation nette de détritits/phytobenthos par la macrofaune est liée à la seule activité des suspensivores.

Dans les deux domaines, le compartiment bactérien utilise une partie importante des détritits ou de phytobenthos qu'elle transmet avec une grande efficacité à la macrofaune, en particulier dans le domaine intertidal où les déposivores en consomment une partie importante.

L'utilisation directe des détritits + phytobenthos par la macrofaune n'est pas négligeable, en particulier en domaine intertidal où le flux net de carbone est sensiblement égal à celui issu des bactéries, mais ces dernières constituent de toute évidence un maillon particulièrement important de la chaîne alimentaire détritits → bactéries → macrofaune, principalement en domaine subtidal.

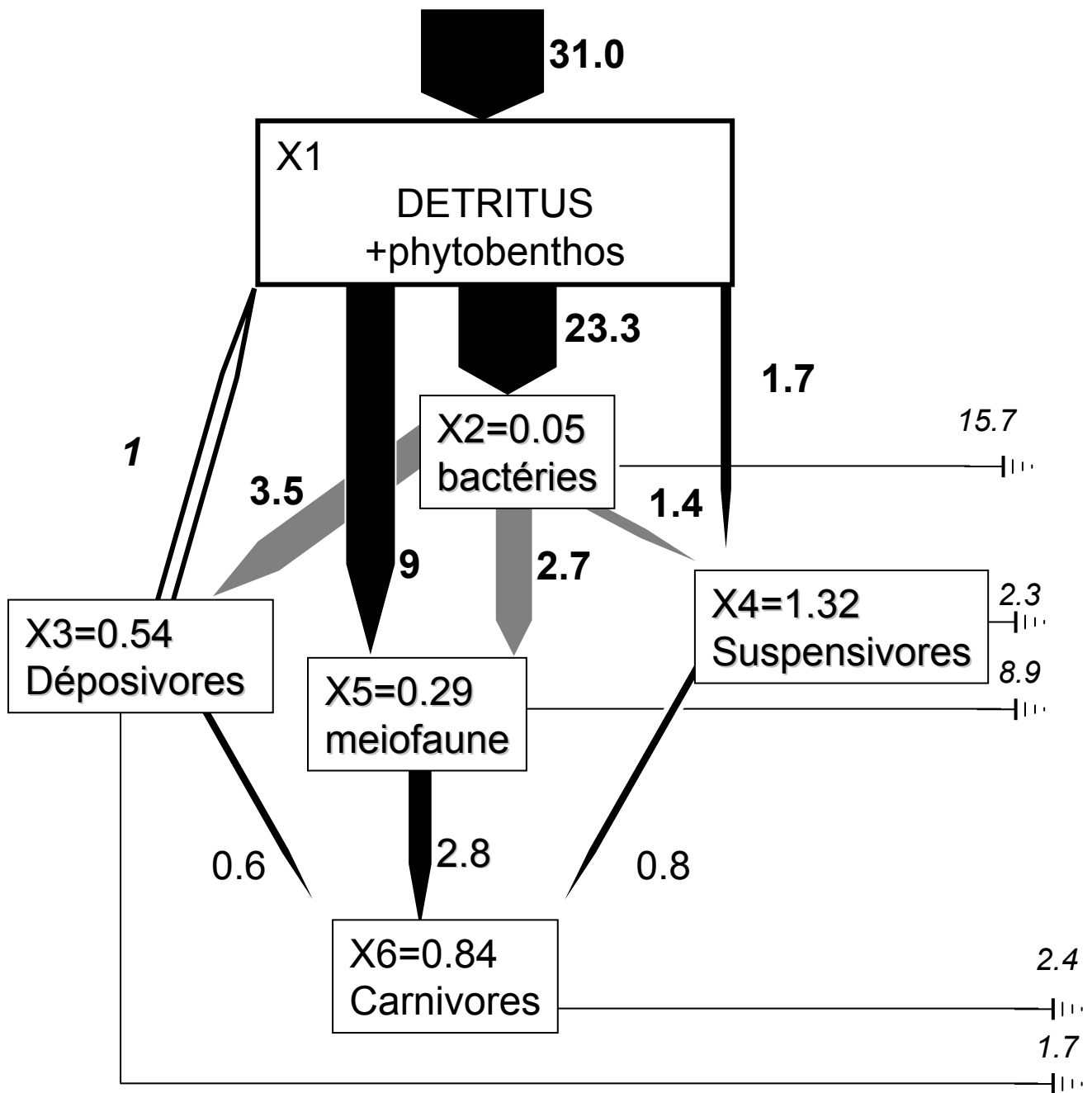


Figure 4.4. : Représentation schématique des flux nets de matière/énergie (g C.m⁻².an⁻¹) en domaine subtidal. La contribution des carnivores aux détritits n'est pas représentée.

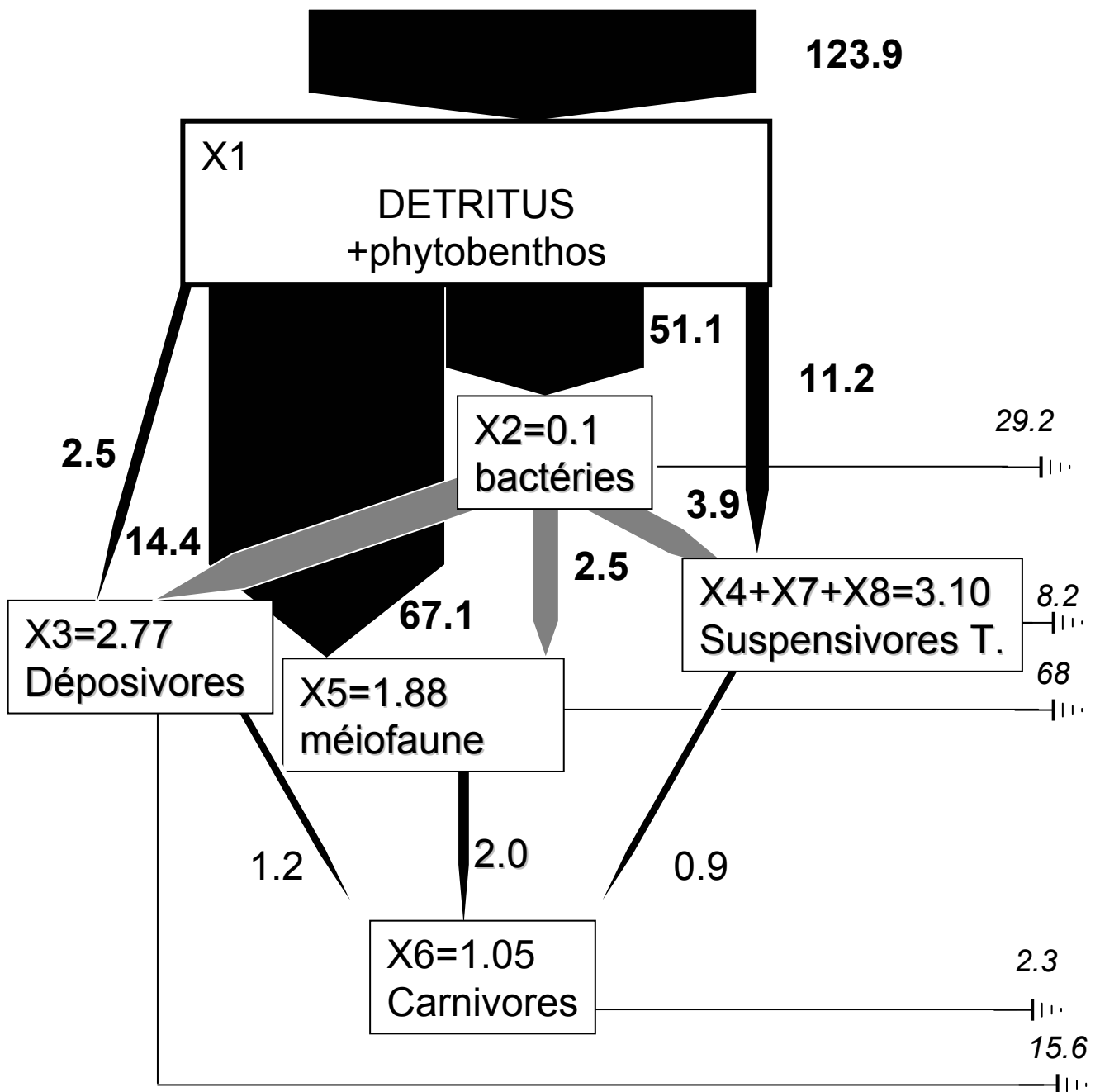


Figure 4.5 : Représentation schématique des flux nets de matière/énergie (g C.m⁻².an⁻¹) en domaine intertidal. La contribution des carnivores aux détritux n'est pas représentée. Le compartiment "Suspensivores T." correspond à la somme des compartiments "Suspensivores autres", "Huîtres cultivées" et "Huîtres sauvages".

4. DISCUSSION

4.1. Limites de l'approche utilisée

La démarche adoptée dans ce chapitre possède un certain nombre de limitations inhérentes à la structure du modèle, aux hypothèses posées au départ ainsi qu'à la précision des données de biomasse et à la validité des valeurs initiales des paramètres du modèle.

Comme toute approche globale, la démarche systémique adoptée pour cette étude présente une vision simplifiée de certains phénomènes se déroulant au niveau du benthos.

L'objectif de la présente étude était de dresser un bilan équilibré des biomasses et des flux trophiques au sein du benthos. Les résultats produits représentent une image instantanée et statique considérée comme représentative de l'état moyen du système. La dynamique du système n'est pas analysée, celui-ci est considéré comme étant à l'état stable. Cette hypothèse doit être nuancée. En effet, les systèmes écologiques évoluent dans le temps de façon naturelle et/ou sous l'effet de l'activité humaine. Dans le cas du Bassin d'Arcachon, l'introduction de certaines espèces exotiques et leur développement (huîtres et palourdes) au sein de la lagune révèlent que l'écosystème a forcément évolué au cours des trente dernières années. Le développement croissant des récifs d'huîtres « sauvages » (de Montaudouin *et al.*, 2002), l'introduction de la crépidule (de Montaudouin *et al.*, 2001), de la palourde japonaise (Bertignac *et al.*, 2001) et les variations interannuelles des phénomènes de développement de macroalgues (I.F.R.E.MER *et al.*, 1994) sont des exemples révélateurs de la poursuite de l'évolution du système et de l'existence de variations interannuelles sensibles.

Les compartiments du modèle sont des unités fonctionnelles dans lesquelles ont été rassemblées différentes espèces. Ce type de regroupement considère que les individus conspécifiques sont identiques du point de vue de leur comportement trophique. Or, au sein d'une même espèce, il existe des variations de mode de nutrition en fonction de l'âge des organismes (les stades juvéniles n'ont pas toujours le même comportement trophique que les adultes), de leur sexe et/ou de leur morphologie (Forbes, 1989). De plus, Bolnick *et al.* (2003) considèrent que la spécialisation des individus relativement à la population à laquelle ils appartiennent est un phénomène courant et répandu dans l'ensemble des taxons dont les implications écologiques et évolutives sont sous-estimées. Parmi les unités fonctionnelles utilisées, les moins bien représentées sont, sans doute, comme dans la plupart des modèles de ce type (Chardy, 1993), celles représentant les bactéries et la méiofaune. En particulier, le compartiment bactérien est censé représenter les bactéries hétérotrophes aérobies ; or, les mesures de biomasses actives utilisées ici représentent l'intégralité des bactéries du sédiment

y compris les bactéries hétérotrophes anaérobies qui utilisent un accepteur final d'électrons différent de l'oxygène (ex : sulfates, nitrates), les bactéries capables d'utiliser la fermentation et les bactéries autotrophes. Or, dans certains sédiments côtiers, l'activité des bactéries sulfato-réductrices (réduction des sulfates en sulfures) peut être responsable de l'oxydation de 50% du carbone organique, c'est en particulier le cas dans les zones rendues anoxiques par l'accumulation de carbone organique dans le sédiment (Marty *et al.*, 1989). Cependant, les échantillons prélevés sont surtout représentatifs de la partie supérieure du sédiment au niveau duquel les bactéries à métabolisme hétérotrophe aérobie dominant, la majorité des bactéries à métabolisme anaérobie se situant dans les couches réduites du sédiment (Marty *et al.*, 1989) et les biomasses utilisées dans les modèles correspondent à une extrapolation de la biomasse bactérienne active limitée aux premiers 1,5 cm du sédiment. Finalement, les variations temporelles de la biomasse bactérienne active n'ont pas été prises en compte, on ne peut que supposer que les biomasses utilisées représentent la biomasse moyenne annuelle. Le compartiment méiobenthique rassemble des organismes hétérogènes du point de vue de leur comportement alimentaire (Escaravage *et al.*, 1989 ; Giere, 1993). Il rassemble en effet des organismes dépositores, carnivores et omnivores et constitue vraisemblablement un réseau trophique à part entière (*small food web*) (Kuipers *et al.*, 1981) n'ayant qu'une relation limitée avec les carnivores de la macrofaune (Banse & Mosher, 1980). Les résultats obtenus vont partiellement dans ce sens, la fraction de la production méiobenthique transmise aux carnivores est très faible en intertidal mais élevée en domaine subtidal, en raison d'une pression de prédation relativement importante. Il convient de remarquer que les organismes de la mégafaune ne sont pas pris en compte dans le modèle alors que certaines espèces sont connues pour exploiter la méiofaune comme source de nourriture (ex : Vranken & Heip, 1986 ; Castel, 1992). Finalement, la méiofaune représente, dans les versions présentées ici, entre 50 et 60 % de l'ingestion des carnivores de la macrofaune.

Les données utilisées par le modèle constituent une autre limite de la démarche. La précision des variables d'états (*i.e.* les biomasses des compartiments) dépend de la méthode de mesure, dans notre cas, la méthode d'échantillonnage. Comme il a été mentionné au cours des chapitres précédents, les biomasses présentent souvent de fortes variations entre échantillons dues à la présence irrégulière d'individus de grandes tailles, en particulier pour le compartiment des suspensivores. Aussi, pour tenter de remédier à ce problème, nous avons utilisé préférentiellement les estimations récentes réalisées par un échantillonnage mieux adapté de certaines des principales espèces de suspensivores comme les palourdes (Caill-Milly *et al.*, 2003) ou les crépidules (de Montaudouin *et al.*, 2001). Le suprabenthos, composé

d'organismes très mobiles généralement carnivores ou omnivores, n'a pas été échantillonné de manière adaptée. En outre, la biomasse des prédateurs de la mégafaune (oiseaux marins, poissons benthiques) n'a pas été prise en compte pour cette étude. La biomasse du compartiment « carnivore » peut être considérée comme sous évaluée, ce qui a une conséquence sur l'estimation des flux de matière/énergie des unités fonctionnelles de niveau trophique inférieur : dépositivores de la macrofaune, suspensivores de la macrofaune et méiofaune vers les carnivores.

Les valeurs initiales des paramètres sont issues de la bibliographie et n'ont pas été mesurées directement. La plupart de ces valeurs ont été tirées de relations empiriques dont la validité peut être mise en cause (Chardy, 1993). De plus, nombre de paramètres présentent des variations importantes selon les sources bibliographiques considérées, la matrice des valeurs initiales utilisées contient en conséquence une part non négligeable d'arbitraire. La méthode d'inversion utilisée (méthode de Tarantola & Valette, 1982), permet de prendre en compte la précision associée à chaque paramètre à travers la définition d'une variance associée. Des valeurs importantes de variance ont été associées aux paramètres les moins bien connus (ou les plus variables).

Finalement, les résultats obtenus sont très influencés par la structure du modèle utilisé (choix des unités fonctionnelles et des interactions entre celles-ci) et par sa paramétrisation (valeurs de biomasses, valeurs initiales des paramètres physiologiques). Le bilan de carbone réalisé reflète avant tout un état de la connaissance actuelle du système considéré.

Les écosystèmes sont des systèmes hautement complexes qu'on ne peut modéliser dans leur ensemble (Jørgensen & Bendoricchio, 2001). Les tentatives réalisées ne permettent de représenter qu'une version extrêmement simplifiée d'un nombre limité d'aspects de l'écosystème (Jørgensen & Bendoricchio, 2001). L'intérêt de la construction de modèles est de fournir des tendances générales révélant certaines propriétés du système étudié.

Aussi, nous avons fait le choix d'un modèle simple, adapté à la connaissance actuelle du système et à la précision des mesures disponibles, dont l'objectif est de quantifier les principales interactions trophiques entre les grandes composantes du benthos. Cette approche permet, en conservant les mêmes hypothèses et les mêmes méthodes, de comparer les deux systèmes entre eux (intertidal et subtidal) et, dans une moindre mesure, de comparer ces systèmes avec d'autres modèles réalisés dans d'autres zones en tenant compte les différences dans les choix effectués par les différents auteurs (échelle de représentation, principaux paramètres utilisés).

4.1. Demande énergétique du benthos

La demande énergétique du benthos est estimée à travers la dépense respiratoire des différents compartiments et l'éventuel export de matière hors du système (exploitation des huîtres).

Elle est de l'ordre d'une trentaine de grammes de carbone par mètre carré et par an en domaine subtidal contre 123 g C.m⁻².an⁻¹ au niveau des estrans de la lagune. La demande respiratoire en domaine subtidal est faible en comparaison des valeurs relevées dans la littérature (**tableau 4.24.**). Dans d'autres zones subtidales, où les compartiments « bactéries », « méiofaune » et « macrofaune » ont été pris en compte, ces valeurs varient en effet entre 60 g C.m⁻².an⁻¹ pour le benthos des sables fins de la Pierre Noire (Chardy & Dauvin, 1992) et 190 g C.m⁻².an⁻¹ pour les sables fins subtidaux de la baie de St Brieuc (Chardy *et al.*, 1993). En revanche, la somme des respirations en domaine intertidal (120 g C.m⁻².an⁻¹) est très proche des estimations réalisées par Leguerrier *et al.* (2003) sur une vasière intertidale de la Baie de Marennes-Oléron (137 g C.m⁻².an⁻¹) (**tableau 4.24.**). Les estimations obtenues sont dépendantes de la paramétrisation initiale associée aux différents compartiments réalisée. En particulier, le compartiment bactérien, qui est le moins bien connu du système (Chardy, 1993), est paramétré de façon très différente selon les auteurs. Les valeurs de biomasses actives utilisées dans nos modèles sont nettement inférieures à celles utilisées par la plupart des auteurs de telle sorte que nos valeurs (tous domaines confondus) sont entre 2 (bactéries des sables grossiers du golfe Normand-breton (Chardy, 1987) et 56 fois (bactéries des sables envasés de la Baie de Morlaix (Améziane *et al.*, 1995)) plus faibles que les valeurs relevées dans la littérature. En terme de production, les écarts par rapport aux valeurs publiées sont plus faible soit entre 1,1 (sables fins à *Abra alba*) et 15 (sables fins de la Baie de St Brieuc) fois plus faibles. Or la contribution de ce seul compartiment à la respiration benthique est comprise entre 22 et 86 % selon les modèles considérés ; dans ceux utilisés ici, elle représente entre 24 (zone intertidale) et 50 % (zone subtidale) de la respiration benthique (*cf* **tableau 4.17.**). La connaissance très partielle de ce compartiment entraîne de grandes différences dans les choix effectués par chaque auteur, ceci rend difficile les comparaisons de demande respiratoire benthique entre les différents bilans réalisés. Cependant, ces différences de paramétrisation sont beaucoup plus faibles en ce qui concerne les autres compartiments. Les valeurs utilisées reposent en général sur des mesures réalisées sur le terrain et sur une meilleure connaissance générale de ces compartiments. Une comparaison des respirations de

ces différents compartiments issus des différents modèles apparaît plus pertinente et susceptible de révéler une tendance générale des différents systèmes.

Le compartiment « méiofaune » n'est pas toujours représenté dans les modèles benthiques. Les valeurs de respiration annuelle relevées dans les bilans incluant ce compartiment varient entre environ 30 (Leguerrier *et al.*, 2003) et 10 (Chardy & Dauvin, 1992) g C.m⁻².an⁻¹ (**tableau 4.24.**); les estimations réalisées par les deux modèles à l'équilibre donnent des valeurs de 9 g C.m⁻².an⁻¹ en domaine subtidal, et 68 g C.m⁻².an⁻¹ en intertidal. Les valeurs obtenues en domaine subtidal sont tout à fait comparables aux valeurs relevées dans la littérature concernant ce type de milieu (10 à 14 g C.m⁻².an⁻¹) (**tableau 4.24.**) et les quelques estimations disponibles pour la méiofaune intertidale donnent également des valeurs nettement plus élevées : 28 g C.m⁻².an⁻¹ sur une vasière intertidale (Leguerrier *et al.*, 2003) à 115 g C.m⁻².an⁻¹ au sein d'un récif d'huîtres intertidal (Dame & Patten, 1981) (**tableau 4.24.**).

Tableau 4.24. (partie 1) : Demandes respiratoires annuelles du benthos (bactéries, méiofaune et macrofaune) relevées dans la littérature.

domaines (principalement) SUBTIDaux			
sources	compartiment	respiration annuelle (g C.m⁻².an⁻¹)	%
Chardy <i>et al.</i> , 1993	bactéries	164	86
Baie de St Brieuc	méiofaune	14	7
Sables fins subtidaux	macrofaune	12	6
	SOMME	190	
Chardy, 1987	bactéries	51	33
Golfe Normand Breton	méiofaune	nd	
Sables grossiers et graviers subtidaux	macrofaune	101	67
	SOMME	153	
Chardy & Dauvin, 1992	bactéries	42	70
Pierre Noire	méiofaune	10	17
Sables fins subtidaux	macrofaune	8	13
	SOMME	60	
Jean, 1994	bactéries	53	69
Rade de Brest	méiofaune	12	16
Hétérogène	macrofaune	11	14
	SOMME	77	
Améziane <i>et al.</i> , 1995	bactéries	98	70
Baie de Morlaix	méiofaune	18	13
Sables vaseux subtidaux	macrofaune	24	17
	SOMME	140	
Rybarczyk & Elkaïm, 2003			
Estuaire de la Seine	macrofaune	8,5	
Présente étude	bactéries	16	52
Bassin d'Arcachon	méiofaune	9	29
Domaine subtidal	macrofaune	6	19
	SOMME	31	

Tableau 4.24. (partie 2) : Demandes respiratoires annuelles du benthos (bactéries, méiofaune et macrofaune) relevées dans la littérature.

(suite du tableau 4.24.)

domaines (principalement) INTERTIDAUX			
Sources	compartment	respiration annuelle (g C.m⁻².an⁻¹)	%
Leguerrier <i>et al.</i> , 2003	bactéries	79	58
Vasière de Brouage	méiofaune	30	22
Vasière intertidale + parcs à huîtres	macrofaune	28	20
	SOMME	137	
Dame & Patten, 1981	"bactéries"	184	23
Caroline du Sud (USA)	méiofaune	115	14
Récif d'huîtres intertidal	macrofaune	495	63
	SOMME	794	
Schwinghammer <i>et al.</i> (1986)	bactéries	13 à 130	27 à 79
Baie de Fundy	méiofaune	29	60 à 18
zone intertidale (> niveau de mi-marée)	macrofaune	6	13 à 4
	SOMME	48 à 165	
Heymans & McLachlan (1996)	bactéries	42	59
Afrique du Sud	protozoaires	12	17
Plage battue et zone de déferlement	méiofaune	12	17
	macrofaune	5	7
	SOMME	71	
Asmus & Asmus, 1985			
Ceinture à <i>Nereis</i> – <i>Corophium</i>	macrofaune	45 à 49	
Herbier à <i>Z. noltii</i>	macrofaune	65 à 73	
Sables à arénicoles	macrofaune	28 à 31	
Rybarczyk <i>et al.</i> (2003)			
Baie de Somme	macrofaune	27	
Présente étude	bactéries	29,2	24
Bassin d'Arcachon	méiofaune	68	55
Zone intertidale	macrofaune	26,1	21
	SOMME	123,3	

Concernant la macrofaune, la respiration du macrobenthos équivaut à 6,3 g C.m⁻².an⁻¹ en domaine subtidal. Cette valeur est 4 fois plus élevée en domaine intertidal (26,1 g C.m⁻².an⁻¹). Cette respiration de la macrofaune se répartit de façon presque équivalente entre les trois compartiments considérés dans le modèle : suspensivores (36%), carnivores (37%) et dépositivores (27%) ; en revanche, elle est principalement due à l'activité des dépositivores en domaine intertidal (59%), suivis par l'ensemble des suspensivores (31%) et les carnivores (10%). La demande respiratoire de la macrofaune subtidale est faible, elle se situe au-dessous de la fourchette des plus faibles valeurs déduites d'autres modèles. Les plus faibles valeurs comparables sont de l'ordre de 8 g C.m⁻².an⁻¹ pour les sables fins de la Pierre Noire (Chardy & Dauvin, 1992). A échelle spatiale plus réduite, ces valeurs semblent comparables à celles de la macrofaune benthique de la zone de déferlement des plages de mode battu (Heymans &

McLachlan, 1996). Cette observation semble assez logique dans la mesure où la majorité des chenaux de la lagune est occupée par un peuplement assez proche de celui de ces zones également soumises à un fort hydrodynamisme. Dans l'estuaire de la Seine, Rybarczyk et Elkaïm (2003) estiment la respiration de la macrofaune à environ $4,7 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Les valeurs de respiration de la macrofaune calculée par le modèle que nous avons utilisé sont faibles mais semblent cependant comparables aux données issues de la littérature. En particulier, la plupart des modèles étudiés où la respiration de la macrofaune est nettement plus importante (*i.e.* entre $11 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (rade de Brest) et $101 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (golfe Normand-Breton)) concernent des zones d'intérêt particulier pour la pêche commerciale de bivalves. C'est le cas des sables grossiers du golfe Normand-Breton où la praire, *Venus verrucosa*, constitue une ressource majeure pour la région (Chardy, 1987), de la baie de Somme pour *Cerastoderma edule* (Rybarczyk *et al.*, 2003), de la vasière de Brouage pour *Crassostrea gigas* (Leguerrier *et al.*, 2003). Les autres systèmes étudiés (rade de Brest, baie de St Briec) subissent des phénomènes d'eutrophisation (Jean, 1994 ; Chardy *et al.*, 1993).

La respiration du macrobenthos en domaine intertidal est relativement importante par rapport à celle déduite de la plupart des modèles prospectés (**tableau 4.24**). Cependant elle apparaît très proche de celles calculées pour la macrofaune en baie de Somme ($27 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) (Rybarczyk *et al.*, 2003) en grande partie intertidale ou sur un estran vaseux de la baie de Marennes-Oléron ($28 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) (Leguerrier *et al.*, 2003).

4.2. Recyclage de la matière organique au sein du système benthique et utilisation de la production primaire par le benthos

La demande respiratoire du benthos permet d'estimer la quantité de matière détritique et/ou phytobenthique nécessaire au fonctionnement des organismes hétérotrophes du benthos. Ces organismes produisent également de la matière détritique sous forme de fèces et de mortalité hors-prédation. L'ensemble de ces flux liés à l'activité des producteurs secondaires benthiques retourne aux détritiques et peut être réutilisé par la faune et les bactéries. Dans les deux versions présentées ici, la quantité de matière organique recyclée au sein du benthos représente une importante partie (62 à 63 %) de l'énergie circulant au sein du compartiment « détritiques + phytobenthos ». Ces valeurs sont très élevées en comparaison des valeurs de recyclage que nous avons recalculées à partir d'autres modèles benthiques publiés (la fraction de carbone réfractaire non utilisé n'a pas été prise en compte dans le calcul du recyclage). Dans l'ensemble des modèles prospectés, le recyclage de matière par le benthos est toujours

inférieur à 50% (**tableau 4.25.**). Ces systèmes sont en majorité subtidaux et dépendent en grande partie des apports de matière issue de la colonne d'eau. De plus, les systèmes intertidaux pour lesquels le taux de recyclage a pu être calculé sont largement dominés par les suspensivores (récifs d'huîtres, Dame & Patten, 1981). Dans les sédiments marins, les unités fonctionnelles engendrant un recyclage du carbone sont celles dont le taux d'assimilation ($\text{Production} + \text{Respiration} / \text{Quantité de matière ingérée}$) est le plus faible, c'est à dire les dépositivores de la macrofaune et, dans une moindre mesure, la méiofaune. A l'inverse, les organismes contribuant peu à la production de matière organique détritique au sein du système sont ceux qui métabolisent avec le plus d'efficacité le carbone ingéré, ce carbone étant utilisé pour la respiration et transféré aux échelons trophiques supérieurs. Dans les modèles benthiques, ces compartiments sont les bactéries et, dans une moindre mesure les suspensivores. Or, dans les deux systèmes étudiés ici, les dépositivores et la méiofaune représentent entre 34 et 41 % du débit d'énergie circulant dans le système. Dans les autres modèles analysés, la contribution de ces compartiments au débit total du système est nettement plus faible, variant entre 9 et 15 % selon les systèmes considérés (**tableau 4.25.**). Les différences observées sont donc liées à la structure des peuplements benthiques dominés, dans le Bassin d' Arcachon, par l'activité des dépositivores et de la méiofaune. Les différences observées dépendent également de l'importance du compartiment bactérien, principal « consommateur net » de détritits. Dans les bilans de carbone réalisés pour la présente étude, le débit d'énergie engendré par les bactéries équivaut à 15 et 8 % du débit total du système dans les domaines subtidal et intertidal, respectivement, contre 41 à 7 % dans les autres modèles analysés (**tableau 4.25.**). Là encore, les différences de représentation de ce compartiment au sein des différents modèles représentent un biais rendant les comparaisons entre systèmes difficiles.

Tableau 4.25. (partie 1) : Comparaison des débits d'énergie/matière au sein des différents compartiments des systèmes benthiques. *Afin de rendre ces débits comparables à ceux issus des modèles utilisés dans cette étude, les débits ont été recalculés sans tenir compte de la fraction de carbone non utilisé, non pris en compte dans les modèles utilisés ici ; cette fraction a été retranchée à la somme des apports au compartiment « détritux ». Le cas échéant, les flux ont été convertis en $\text{g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en utilisant la relation : $1 \text{ g C} = 11,4 \text{ Kcal}$.

Sources	Compartiments	Débit ($\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$)	%
Chardy <i>et al.</i> , 1993			
Baie de St Brieuc	Suspensivores	10,5	1
Sables fins subtidiaux	Déposivores	32,7	4
taux de recyclage des détritux*	Carnivores	4,3	1
49%	Bactéries	315,0	41
	Méiofaune	45,7	6
	Détritux*	352,0	46
	DEBIT TOTAL*	760,2	
Chardy, 1987			
Golfe Normand Breton	Déposivores	102,3	15
Sables grossiers et graviers subtidiaux	Suspensivores	65,5	10
taux de recyclage des détritux*	Carnivores	12,1	2
48%	Poissons benthiques	5,0	1
	Bactéries	184,3	27
	Détritux*	306,8	45
	DEBIT TOTAL*	676,1	
Chardy & Dauvin, 1992			
Pierre Noire	Mixtes (sus/dep)	12,1	5
Sables fins subtidiaux	Dép. de subsurface	3,8	2
taux de recyclage des détritux*	Carnivores 1	4,8	2
37%	Carnivores 2	2,8	1
	Bactéries	83,1	34
	Méiofaune	31,3	13
	Détritux*	106,7	44
	DEBIT TOTAL*	244,5	
Jean, 1994			
Rade de Brest	Susp. épigés	9,7	3
Hétérogène	Susp.s endogés	6,4	2
taux de recyclage des détritux*	Herbivores	0,1	0
44%	Déposivores	8,1	3
	Carnivores	4,7	2
	Poiss. démersaux	0,4	0
	Bactéries	109,9	36
	Méiofaune	31,6	10
	Détritux*	136,8	44
	DEBIT TOTAL*	307,6	
Amézière <i>et al.</i> , 1995			
Baie de Morlaix	Mixtes (sus/dep)	14,0	2
Sables vaseux subtidiaux	Dép. de subsurface	8,1	1
taux de recyclage des détritux*	Prédateurs	7,4	1
39%	Bactéries	197,0	33
	Méiofaune	76,3	13
	Détritux*	300,9	50
	DEBIT TOTAL*	603,7	

Tableau 4.25. (partie 2) : Comparaison des débits d'énergie/matière au sein des différents compartiments des systèmes benthiques. *Afin de rendre ces débits comparables à ceux issus des modèles utilisés dans cette étude, les débits ont été recalculés sans tenir compte de la fraction de carbone non utilisé, non pris en compte dans les modèles utilisés ici ; cette fraction a été retranchée à la somme des apports au compartiment « détritux ». Le cas échéant, les flux ont été convertis en $\text{g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en utilisant la relation : $1 \text{ g C} = 11,4 \text{ Kcal}$.

(suite du tableau 4.25.)

Sources	Compartiments	Débit ($\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$)	%
Dame & Patten, 1981	Suspensivores	1327,8	33
Caroline du Sud (USA)	Déposivores	80,4	2
Récif d'huîtres intertidal	Prédateurs	22,1	1
taux de recyclage des détritux*	"Microbiota"	261,6	7
34%	Méiofaune	271,5	7
	Détritux*	2040,8	51
	DEBIT TOTAL*	4004,1	
Présente étude	Suspensivores	15,2	2
INTERTIDAL	Déposivores	68,7	10
taux de recyclage des détritux*	Carnivores	4,1	<1
63%	Bactéries	57,9	8
	Méiofaune	217,5	31
	Détritux*	338,9	48
	DEBIT TOTAL*	702,1	
Présente étude	Suspensivores	5,4	3
SUBTIDAL	Déposivores	25,2	14
taux de recyclage des détritux*	Carnivores	4,2	2
62%	Bactéries	27,7	15
	Méiofaune	34,4	19
	Détritux*	85,2	47
	DEBIT TOTAL*	182,2	

L'importance du recyclage au sein des deux systèmes indique que le couplage entre le pélagos et le benthos, d'un point de vue strictement trophique, serait moins étroit dans le Bassin d'Arcachon que dans les autres zones (principalement subtidales) étudiées, d'autant plus que le flux externe (*F01*) représente également le flux de matière issu de la production primaire benthique. Dans le Bassin d'Arcachon, la production primaire benthique consiste en la production microphytobenthique, la production des macroalgues, la production des herbiers à phanérogames marines et en la production des macrophytes des 7 km² de schorres. A partir de différentes sources (*cf* **tableau 4.26.**), nous disposons d'estimations globales de la production primaire totale benthique et pélagique.

Tableau 4.26. : Estimations de la production primaire annuelle benthique et pélagique (en t C.an⁻¹) dans le Bassin d’Arcachon. La plupart des estimations proposées ici, repose sur la synthèse réalisée par Auby *et al.* (en préparation).

	Production primaire annuelle estimée (t C.an-1)			Sources
	estimation basse	estimation haute	%	
microphytobenthos	16 133	17 621	43 à 45 %	Escaravage <i>et al.</i> (1989) ; Goni-Urizza <i>et al.</i> (1999) ; Auby (1991)
macroalgues benthiques (Blooms de <i>Monostroma obscurum</i>)	2 500	2 500	6 à 7 %	I.F.R.E.MER., 1994 ; Auby <i>et al.</i> (en prép.)
macroalgues benthiques (épiphytes des herbiers à <i>Zostera marina</i>)	584	584	1 à 2 %	Auby (1991) ; Kitting (1984)
herbiers à <i>Zostera noltii</i>	10 450	10 450	26 à 28%	Auby (1991) ; Auby <i>et al.</i> (en prép.)
herbiers à <i>Zostera marina</i>	2 336	2 336	6%	Auby (1991) ; Auby <i>et al.</i> (en prép.)
halophytes des schorres (production épigée uniquement)	3 045	3 639	8 à 9 %	Sorianno-Sierra (1992) ; Auby <i>et al.</i> (en prép.)
production phytoplanctonique	2 430	2 430	6%	Guillocheau (1988) ; Auby <i>et al.</i> (en prép.)
PRODUCTION PRIMAIRE TOTALE (t C .an⁻¹)	37 478	39 560		

A partir de ce tableau, il apparaît clairement qu’au sein du Bassin d’Arcachon, la production primaire est largement dominée par la production benthique, principalement par le microphytobenthos et *Zostera noltii*, la production primaire phytoplanctonique ne représenterait que 6% de la production primaire totale. Il paraît donc logique que, dans un milieu peu profond et en grande partie intertidal comme le Bassin d’Arcachon, où la production primaire est largement dominée par la production benthique composée à plus de 45% par des angiospermes, l’activité des dépositores et de la méiofaune soit privilégiée. La quantité non négligeable de débris de phanérogames formant un pool de matière organique majoritairement réfractaire dans le sédiment serait utilisée en partie par la faune après de nombreuses phases de dégradation *via* les bactéries. L’activité bioturbatrice des dépositores permettrait d’accroître par trituration l’efficacité de la décomposition des détritiques par les bactéries (Lopez & Levinton, 1987). L’importance de cette activité bioturbatrice des dépositores expliquerait le fort taux de recyclage du système.

4.3. Fonctionnement comparé des deux systèmes

Le flux de matière (F_{01}) nécessaire au fonctionnement du système benthique, qu'il soit d'origine benthique (production du microphytobenthos, débris de zostères et de macroalgues) ou pélagique, est nettement plus important en zone intertidale qu'en zone subtidale. Cette différence est bien sûr liée aux différences de biomasse et de production des différents compartiments. En terme de respiration, celle des bactéries est 2 fois plus importante (**tableau 4.27.**) en domaine intertidal, presque 8 fois plus importante pour la méiofaune et presque 4 fois plus importante pour la macrofaune (**tableau 4.27.**).

Concernant la macrofaune, le compartiment dépositivore est particulièrement important en milieu intertidal avec une production et une respiration par unité de surface 9,7 fois plus importante qu'en milieu subtidal. Les suspensivores, dont la biomasse est 2,3 fois plus importante dans le domaine intertidal, respirent 3,5 fois plus mais produisent à peine 2 fois plus dû à leur productivité modérée. Le compartiment des carnivores de la macrofaune présente des caractéristiques similaires dans les deux domaines (**tableau 4.27.**).

L'ensemble des compartiments benthiques est nettement plus actif dans le domaine intertidal que dans le domaine subtidal, le débit d'énergie circulant à travers l'ensemble du système étant 4 fois plus important dans le domaine intertidal. Cette différence de débit d'énergie/matière est principalement liée à l'activité de la méiofaune ($34 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en milieu subtidal contre $217 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en milieu intertidal, soit un facteur multiplicatif de 6,4) mais l'ensemble de l'activité des autres compartiments du benthos est également stimulée, en particulier les dépositivores de la macrofaune (débit multiplié par un facteur 3) et les suspensivores (débit multiplié par 3) ; le facteur multiplicatif est de seulement 2 pour les bactéries et de 2,5 pour l'ensemble de la macrofaune.

Tableau 4.30. : Biomasse (g C.m^{-2}), Production ($\text{g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$), Respiration ($\text{g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et Débit ($\text{g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) des différents compartiments des différents modèles (subtidal et intertidal). * valeurs calculées à partir des paramètres ajustés par le modèle à l'équilibre.

compartiments	SUBTIDAL	INTERTIDAL	ratio
	biomasse	biomasse	INT/SUB
Bactéries	0,05	0,1	2,0
Méiofaune	0,29	1,88	6,5
dépositives	0,54	2,77	5,1
total suspensives	1,32	3,1	2,3
carnivores	0,84	1,05	1,3
total Macrofaune	2,7	6,92	2,6
TOTAL	3,04	8,9	2,9

compartiments	production*	production*	INT/SUB
Bactéries	10,5	28,7	2,7
Méiofaune	3,7	28,2	7,7
dépositives	0,7	6,8	9,7
total suspensives	1,0	1,7	1,7
carnivores	0,8	1,0	1,3
total Macrofaune	2,5	9,5	3,9
TOTAL	16,7	66,4	4

compartiments	respiration*	respiration*	INT/SUB
Bactéries	15,7	29,2	1,9
Méiofaune	8,9	68,0	7,6
dépositives	1,7	15,6	9,2
total suspensives	2,3	8,2	3,5
carnivores	2,4	2,3	1
total Macrofaune	6,4	21,9	3,8
TOTAL	31,2	123,6	4

compartiments	Débit*	Débit*	INT/SUB
Bactéries	27,7	57,9	2
Méiofaune	34,4	217,5	6,4
dépositives	25,2	68,7	2,7
total suspensives	5,4	15,2	2,8
carnivores	4,2	4,1	1
total Macrofaune	34,8	88	2,5
DEBIT HETEROTROPHE	97,0	363,4	3,7
DEBIT TOTAL	182,2	702,1	3,8

Dans les deux systèmes considérés, la principale voie de transmission des détrit/phytobenthos vers les compartiments de la macrofaune passe par les bactéries benthiques (**figures 4.2. & 4.3.**). Leur activité dans ce système consisterait à transmettre l'énergie des détrit remaniés par les dépositives à la macrofaune (Lopez & Levinton, 1987). Concernant la macrofaune, une des principales différences entre les deux systèmes est la consommation nette des détrit par les dépositives : elle serait nulle voire négative en domaine subtidal et représenterait une consommation nette de $2,5 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en domaine

intertidal (**figure 4.4. & 4.5.**). Cette différence est liée à la composition faunistique de ce compartiment selon le milieu considéré et à la transposition qui en a été faite dans le modèle : en domaine subtidal, la majorité de la biomasse et de la production des dépositores est constituée par des organismes peu sélectifs ; en domaine intertidal, ceux-ci sont plus sélectifs (*cf* **tableau 4.6.**). Dans d'autres modèles de communautés ou de systèmes subtidaux, la consommation « nette » de détritus par les dépositores de subsurface est nulle voire négative, c'est le cas au sein de la communauté à *Abra alba* et du peuplement des sables vaseux en Baie de Morlaix (Chardy & Dauvin, 1992 ; Améziane *et al.*, 1995), de la communauté des sables fins de la Baie de St Brieuc (Chardy *et al.*, 1993), de celle des sables grossiers du Golfe Normand-Breton (Chardy, 1987) ou pour l'ensemble de la Rade de Brest (Jean, 1994). En revanche, les dépositores plus sélectifs ou les organismes à régime trophique mixte (suspensivores/dépositores) consomment, en général, plus de détritus qu'ils n'en produisent (ex : Chardy & Dauvin, 1992) en particulier en domaine intertidal (Asmus & Asmus, 1985 ; Leguerrier *et al.*, 2003 ; Rybarczyk *et al.*, 2003). Une des hypothèses expliquant cette différence reposerait sur l'utilisation, par les dépositores des deux domaines, d'une source de nourriture différente : le régime trophique des dépositores intertidaux serait basé en grande partie sur l'utilisation du microphytobenthos et des bactéries ; en domaine subtidal, l'activité des dépositores se baserait davantage sur l'ingestion de détritus moins aisément assimilables (débris végétaux) et l'assimilation des bactéries attachées à ces derniers (Lopez & Levinton, 1989).

L'importance de la production méiobenthique est une autre caractéristique importante du domaine intertidal arcachonnais. Les biomasses mesurées sont importantes par rapport à la plupart des valeurs relevées dans les modèles prospectés. Cependant, elles sont comparables à celles mesurées dans d'autres milieux intertidaux vaseux (ex : Schwinghammer *et al.*, 1986 ; Castel *et al.*, 1989) et en particulier avec les mesures réalisées par Escaravage *et al.* (1989) dans les sédiments des parcs à huîtres et des herbiers à *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon. Les fortes biomasses et le *turn-over* très rapide de ces organismes engendrent un flux de consommation de détritus équivalent à $213 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Ce flux serait supérieur aux estimations de production microphytobenthique réalisées par Auby *et al.* (en préparation) dans les parcs à huîtres ($211 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et dans les herbiers à *Zostera noltii* ($141 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$). Escaravage *et al.* (1989) estiment que la méiofaune consomme 42% de la production microphytobenthique dans les parcs à huîtres, 60% dans les zones sableuses et 76% dans les herbiers à *Zostera noltii*. Il est possible que la méiofaune constitue un compétiteur trophique

pour les déposivores de la macrofaune, en particulier *Hydrobia ulvae* (Jensen & Siegismund, 1980) par rapport à cette ressource.

L'impact de la prédation exercée par les carnivores de la macrofaune est différent selon le milieu considéré, la pression de prédation apparaît importante en domaine subtidal et négligeable en intertidal en regard de la production des compartiments de l'échelon trophique inférieur.

Enfin, les flux de matière générés par les suspensivores apparaissent faibles par rapport aux flux en jeu dans l'ensemble des deux systèmes, y compris dans le domaine intertidal où les suspensivores représentent 35% de la biomasse benthique, dont près des deux tiers sont représentés par *Crassostrea gigas*. D'après les résultats des modèles à l'équilibre, la consommation de détritiques par les suspensivores équivaldrait à $11,2 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en domaine intertidal et $4 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en domaine subtidal. A l'échelle du Bassin d'Arcachon, les suspensivores intertidaux consommeraient donc annuellement environ 1200 t C et les suspensivores subtidaux 168 t C, soit une consommation annuelle totale de 1368 t C . an^{-1} équivalent à 57% de la production primaire phytoplanctonique estimée (2430 t C.an^{-1}). Une partie de la production primaire pélagique peut être considérée comme réfractaire : 50%, d'après Westrich & Berner (1984). La fraction de cette production susceptible d'atteindre le benthos sous une forme ou sous une autre (débris de cellules algales, pelotes fécales, cadavres de planctons, bactéries) n'est pas connue. Une étude spécifique du compartiment planctonique devra être entreprise avant de tenter de réaliser un couplage entre le pélagos et le benthos. Cette étude risque d'être rendue particulièrement complexe en raison de la très forte variabilité saisonnière des composants du système pélagique (succession des organismes holoplanctoniques et méroplanctoniques, succession des blooms phytoplanctoniques et variations liées à la composition spécifique de ces floraisons). L'ensemble de ces facteurs, liés aux variations des conditions du milieu, entraîne une succession d'états de la structure du réseau trophique planctonique au sein de la lagune (Vincent, 2002).

En considérant, de la même manière que Chardy & Dauvin (1992), que seulement 30% de la production primaire phytoplanctonique atteint le benthos, on peut supposer que cette seule ressource est insuffisante pour soutenir l'activité des suspensivores. De la même manière qu'en baie de Marennes-Oléron (Riera & Richard, 1996), il est probable que la remise en suspension de matériel microphytobenthique constitue une source complémentaire de nourriture pour ces organismes.

Discussion générale

L'ensemble du travail présenté dans ce manuscrit repose sur la description qualitative et quantitative du benthos du Bassin d'Arcachon. La description réalisée au cours de ce travail s'est principalement focalisée sur la composante macrozoobenthique ; la méiofaune et les bactéries, autres composantes importantes du sous-système benthique, ont été abordées d'un point de vue essentiellement quantitatif. C'est à partir de ces données et de leur interprétation qu'est finalement proposé un bilan des flux trophiques au sein du benthos. Ce bilan est également descriptif et consiste en un bilan annuel des flux et des biomasses du système.

Classiquement, l'étude présentée s'articule autour de la dualité « structure – fonctionnement » du système benthique. La structure du système est décrite à travers celle des peuplements de macrofaune et, dans une moindre mesure, celle du méiobenthos et des bactéries du sédiment. A partir de la structure observée du benthos, le fonctionnement du système a été considéré selon deux points de vue : le premier a consisté à expliquer la distribution spatiale des peuplements et faciès macrozoobenthiques en fonction des facteurs abiotiques et biotiques du milieu ; le deuxième à proposer un tableau du fonctionnement trophique du domaine benthique. Ces deux points de vue permettent d'émettre quelques hypothèses sur le fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème à travers sa composante benthique.

Organisation spatiale des peuplements benthiques – principaux facteurs structurants

Au sein de la lagune, les peuplements sont organisés en fonction de l'action des différents facteurs physico-chimiques et de leurs interactions avec la biocénose mais le principal élément responsable de l'organisation spatiale des peuplements de macrofaune au sein de la lagune est vraisemblablement la circulation des eaux. Le Bassin d'Arcachon est soumis à la fois à des apports d'origine océanique *via* la marée et à des apports d'eaux douces. La morphologie de la lagune entraîne un mode particulier de circulation des eaux : les différences d'intensité de l'hydrodynamisme, l'influence des apports d'eaux douces dans certaines zones et la présence de trois masses d'eaux séparées par des fronts halins affectent la répartition des peuplements benthiques au sein de la lagune. Les caractéristiques granulométriques du sédiment sont principalement influencées par le régime hydrodynamique des eaux sur-jacentes (Bachelet, 1997). A leur tour, les peuplements benthiques sont en général organisés dans l'espace en fonction des caractéristiques des sédiments. Dans le Bassin d'Arcachon, les zones soumises à un fort hydrodynamisme sont présentes dans les sédiments les plus grossiers (sables moyens). La force des courants de marée et les changements de direction de ceux-ci en fonction du jusant ou du flot créent une instabilité des structures sédimentaires :

déplacements des bancs de sables, rides. Dans ces zones, la faune associée (peuplement des sables océaniques instables), pauvre en espèces et très clairsemée, est typique des milieux sableux instables (Allen & Moore, 1987). Ce type de peuplement est retrouvé dans des conditions proches au niveau d'autres écosystèmes côtiers : côte aquitaine et vendéenne (Glémarec, 1997), Manche centrale et Baie de Seine (Gentil & Cabioch, 1997), Manche orientale et Mer du Nord (Dewarumez & Davoult, 1997). Ils ont déjà été signalés par Bouchet (1968) puis par Bachelet *et al.* (1996) aux débouchés des principaux chenaux du Bassin d'Arcachon. Ce peuplement caractérise également les bancs de sables intertidaux en déplacement. Lorsque l'hydrodynamisme s'atténue, des peuplements de macrofaune nettement plus denses et plus diversifiés s'installent. Ils se succèdent (peuplement des sables moyens et peuplement des sables fins → peuplement des sables hétérogènes plus ou moins envasés → peuplement des sables vaseux et vases sableuses) selon le gradient d'atténuation de l'hydrodynamisme, favorisant une sédimentation organique fine, vers la partie plus interne de la lagune. A l'extrême, certains chenaux transversaux, isolés par rapport aux principaux axes hydrauliques, sont soumis à une sédimentation organique très importante liée à la résultante quasi nulle des courants. L'accumulation de dépôts organiques (débris de zostères, macroalgues vertes) et le faible renouvellement des eaux peuvent provoquer des phénomènes d'hypoxie, altérant la structure du peuplement macrobenthique dans les zones les plus profondes de ces chenaux (faciès très envasés du peuplement des sables vaseux et vases sableuses).

Le caractère estuarien de la macrofaune (peuplement des sables à arénicoles, peuplement des « vases » à Scrobiculaires) caractérise la côte Est de la lagune ainsi que les angles Nord (débouché du canal des étangs) et Sud Est (delta de la Leyre) de celle-ci. Ces zones sont soumises à une dessalure des eaux induite par les apports d'eaux douces provenant du delta de la Leyre, des canaux de vidange des étangs et lacs, ainsi que des ruisseaux et crastes débouchant dans la lagune. L'accroissement local de l'hydrodynamisme, induit par les écoulements d'eaux douces au niveau de certaines de ces zones intertidales et subtidales, est corrélé à un peuplement paucispécifique et clairsemé (peuplement des sables deltaïques, retrouvé à la fois en domaine intertidal et subtidal), très différent de celui occupant des zones aux mêmes caractéristiques granulométriques situées dans la partie plus océaniques de la lagune.

La présence de trois principales masses d'eaux dans la lagune (Bouchet, 1968), dont les moyennes et les variations de salinité et de température sont différentes et séparées par des fronts halins (Bouchet, 1993), semble donc influencer la répartition des peuplements au sein

de la lagune. Les variations de salinité ne sont probablement pas directement responsables du gradient d'appauvrissement en espèces d'annélides polychètes de la partie océanique vers la partie interne de la lagune (*cf* **figure 2.13.**). La circulation des eaux et la présence de discontinuités entre les différentes masses d'eaux affectent probablement les échanges larvaires entre les différentes masses d'eaux. A partir de prélèvements mensuels en quatre points du Bassin d'Arcachon, Cazaux (1970, 1973) montre en effet que la composition spécifique du contingent de larves de polychètes est différente selon les masses d'eau considérées et, en particulier, la richesse spécifique du contingent larvaire diminue de la partie océanique vers la partie interne de la lagune (Cazaux, 1973). Un impact des masses d'eau sur la répartition spatiale du phytoplancton est également rapporté par Guillocheau (1988) : la partie interne de la lagune renfermerait une population caractéristique constituée d'espèces benthiques, d'espèces ultraplantoniques⁷ et d'espèces à tendance estuarienne. Il en résulterait, en période de pauvreté, une production locale, interne, à laquelle s'ajouterait, en période de floraison, celles de cellules d'origine plus océanique, « piégées » dans la zone interne. Plus récemment, Vincent (2002) identifie également 2 principales communautés zooplanctoniques en fonction des masses d'eau océaniques et moyennes-internes, cette dernière présentant trois sous-ensembles distincts. L'existence de ces différentes masses d'eau, résultant de l'hydraulique propre à la lagune, a donc un impact sur les communautés holo- et méroplanctoniques. Leur impact sur la distribution des larves d'annélides polychètes peut en partie expliquer les différences observées, c'est-à-dire un appauvrissement, au sein d'un même peuplement, de la richesse spécifique en polychètes de la partie océanique vers la partie interne.

L'hydrodynamisme peut être altéré par la présence d'herbiers de phanérogames denses (Fonseca & Fisher, 1986 ; Worcester, 1995), il en résulte une sédimentation accrue et une stabilisation du sédiment. De plus, la structure complexe induite par la présence des plantes crée un habitat particulier permettant à des espèces typiques de substrats meubles et de substrat dur d'occuper un même espace, d'où une grande biodiversité au niveau de ce type de milieu (den Hartog & Hily, 1997). La faune exploite la diversité et l'abondance des sources de nourriture présentes dans ces zones (macroalgues épiphytes, diatomées épiphytes, épibiontes, matière organique). Cependant, il apparaît que la fonction structurante induite par la complexité de l'habitat soit dépendante de la bathymétrie au sens large (**figure 5.1.**). Concernant la petite macrofaune, principal objet de notre étude, deux tendances apparemment

⁷ D'après Guillocheau (1988), l'ultraplanton correspond à des cellules phytoplanctoniques de petite taille (*i.e.* < 10 µm)

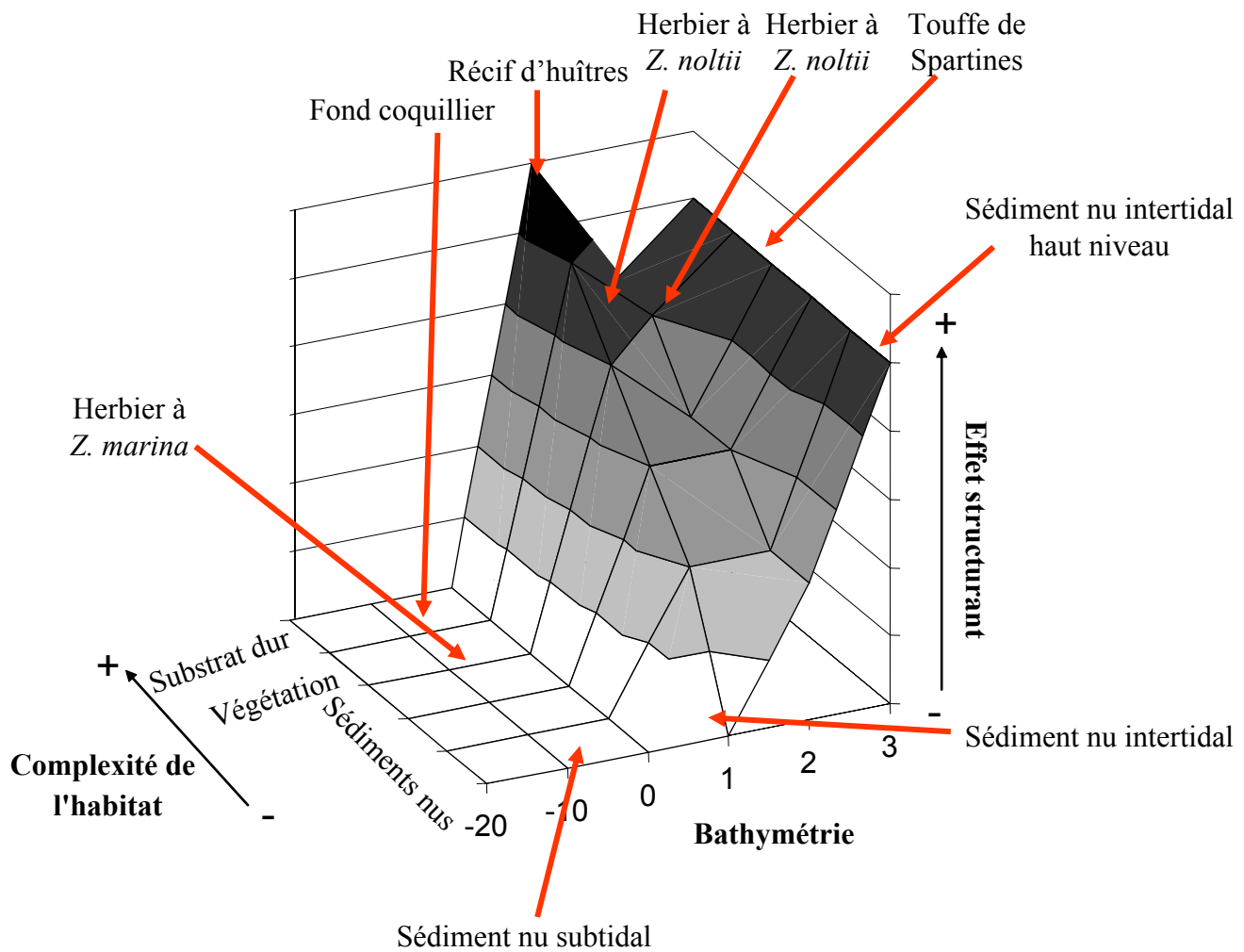


Figure 5.1. : Comparaison de l'effet structurant de la bathymétrie (au sens large) et de la complexité de l'habitat sur la petite macrofaune benthique.

En zone subtidale, ni la bathymétrie, ni la complexité de l'habitat ne semblent significativement structurer les peuplements. En bas niveau de la zone intertidale, la complexité de l'habitat est le principal facteur structurant les peuplements. A mesure de l'élévation par rapport au zéro marin, l'effet structurant de complexité de l'habitat diminue et c'est le facteur niveau tidal qui structure la petite macrofaune. Dans les plus hauts niveaux, la complexité de l'habitat n'a plus aucun effet sur la structure du peuplement, seul le stress lié au niveau hypsométrique structure la macrofaune.

opposées se dégagent : l'herbier intertidal à *Zostera noltii* héberge une faune en général très dense et dont la biomasse est importante. La richesse spécifique y est élevée par rapport aux autres zones intertidales (récifs d'huîtres mis à part). La macrofaune est bien individualisée par rapport à celle des autres habitats de la lagune bien que les espèces qui la composent ne soient pas strictement inféodées à ce milieu et que la plupart soient communes dans d'autres zones intertidales vaseuses ou rocheuses (*Gibbula umbilicalis*, *Littorina littorea*). D'un autre côté, la macrofaune des herbiers à *Zostera marina* ne se distingue pas de celle des peuplements environnants. L'effet structurant sur la macrofaune benthique apparaît donc faible (**figure 5.1.**), ce qui est en accord avec les observations de Edgar (1999a & b) sur l'endofaune macrobenthique et la méiofaune. L'effet structurant de l'herbier est nettement plus sensible en ce qui concerne la grande macrofaune et la mégafaune (Edgar, 1999b) pour laquelle notre méthode d'échantillonnage n'est pas adaptée. Frost *et al.* (1999) ont montré que les herbiers à *Zostera marina* fragmentés abritaient une endofaune différente de celle des herbiers coalescents. A ce sujet-là, il convient de remarquer que les échantillons les plus riches en espèces ont été récoltés dans les zones où l'herbier à *Zostera marina* est le plus étendu et le plus homogène (Chenal du Courbey) (Bouchet, 1962,1963 ; de Montaudouin & Lebleu, 2002) ; les herbiers de la lagune sont, en majorité, très fragmentés et se présentent sous forme de taches de relativement faible surface. L'herbier à *Zostera noltii*, quant à lui, s'étend sur de grandes surfaces généralement coalescentes. Ce phénomène pourrait expliquer en partie l'absence d'effets structurants des herbiers à grandes zostères sur la macrofaune par rapport à l'herbier à petites zostères.

Les récifs d'huîtres sont caractérisés par un peuplement de macrofaune bien individualisé, en particulier par son épifaune fixée et par des organismes typiques de substrats durs. Ce type de substrat, très rare dans la lagune, explique les différences de compositions faunistiques observées par rapport aux zones meubles.

Structure trophique des peuplements, impact du benthos sur l'écosystème

L'étude des bilans de flux de carbone au sein du benthos réalisés par analyse inverse permet, dans les limites de la structure prédéfinie du modèle et des choix réalisés lors de sa paramétrisation initiale, de dégager un certain nombre d'hypothèses concernant l'effet de la structure des peuplements benthiques sur son fonctionnement et l'impact du benthos sur l'écosystème.

La majorité (80%) de la biomasse benthique hétérotrophe est représentée dans la zone intertidale (**figure 5.2.**), en particulier celle des consommateurs primaires, dépositores (88%)

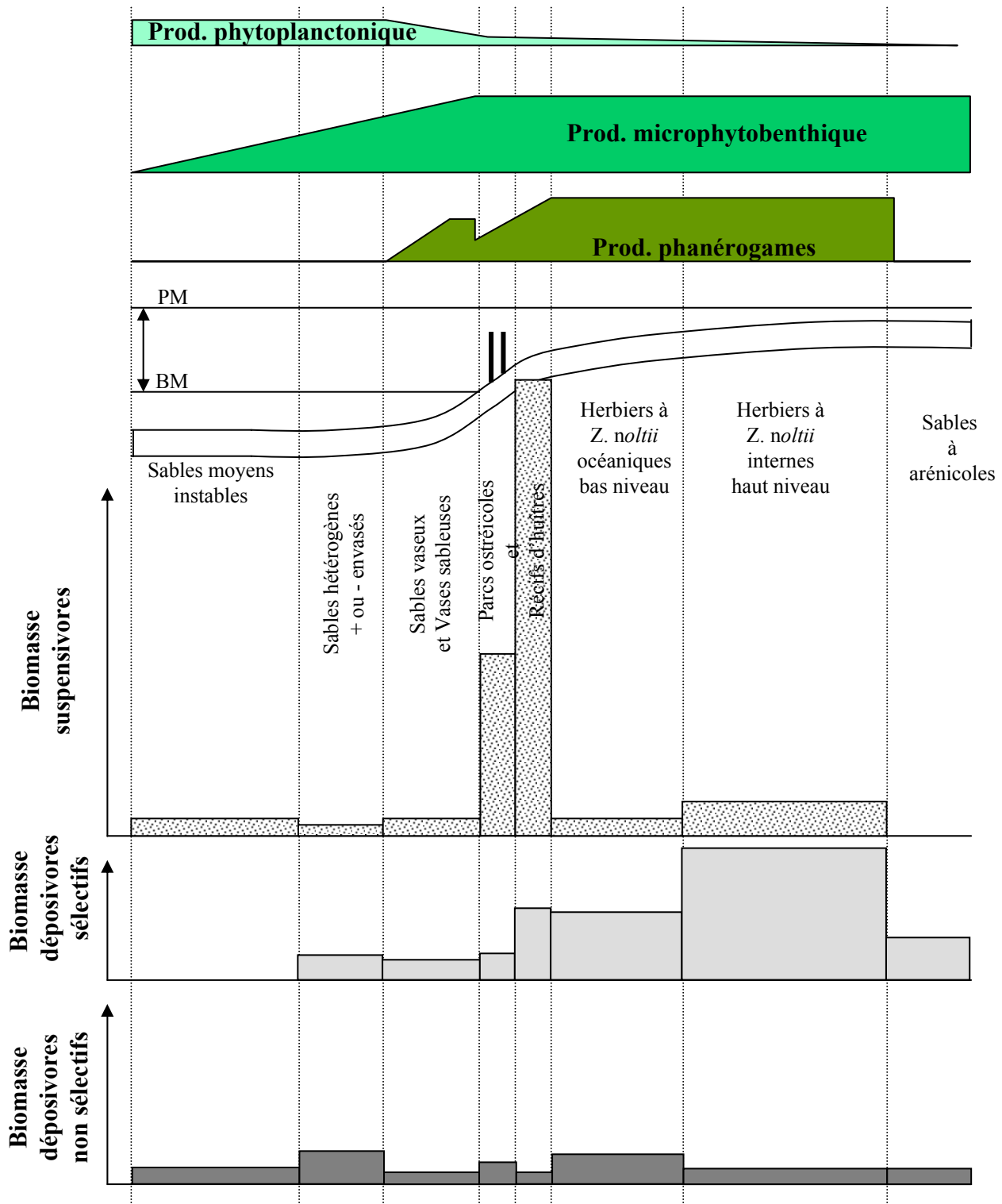


Figure 5.2. : Aperçu synthétique de l'organisation trophique des peuplements macrozoobenthiques au sein du Bassin d'Arcachon. Dans la partie supérieure du schéma figurent les différentes productions primaires (phytoplanctonique, microphytobenthique et celle des phanérogames). Dans la partie inférieure figurent les biomasses des différents compartiments de la macrofaune. (les biomasses des 2 types de dépositivores sont à l'échelle mais pas celle des suspensivores)

et suspensivores (77%) de la macrofaune, mais aussi bactéries actives (74%) et méiofaune (90%). En terme de production, le domaine intertidal représente 83% de la production totale du système benthique hétérotrophe. La différence de surface occupée par les deux zones n'explique pas à elle seule ces dissemblances. La biomasse et la production se concentrent dans la zone intertidale, en comparaison de laquelle le benthos des chenaux apparaît 3 fois moins représenté en biomasse (**figure 5.2.**) et 3 fois moins productif. Ces observations semblent logiques dans la mesure où la zone intertidale concentre également la plus grande partie de la production primaire à travers celle du microphytobenthos et des angiospermes de l'herbier à *Zostera noltii*. En regard de la production de ces deux compartiments, la production (vraisemblablement sous estimée (Glé, com. pers.)) du phytoplancton apparaît négligeable en valeur absolue. Le Bassin d'Arcachon est donc un écosystème dominé par sa composante intertidale. D'après les estimations du modèle, la quantité d'énergie nécessaire au fonctionnement du benthos intertidal équivaldrait à $120 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, soit 13 381 t C par an sur une demande totale pour l'ensemble du benthos de la lagune estimée à 15 721 t C par an ; le domaine intertidal représenterait donc 85% de la demande énergétique du benthos de la lagune. La valeur de la demande énergétique totale du benthos est quasiment équivalente à la somme des estimations partielles disponibles pour la production primaire phytoplanctonique et microphytobenthique, sans prendre en compte le broutage exercé par le pélagos hétérotrophe et la fraction réfractaire de ces deux productions non accessible aux organismes du benthos. Il est donc vraisemblable que le système benthique hétérotrophe tire également une partie de l'énergie nécessaire à son fonctionnement d'autres sources comme la production des herbiers d'angiospermes, très étendus dans la lagune. Malgré son caractère réfractaire, cette production constitue une ressource potentielle pour le benthos intertidal et subtidal. Des débris de ces plantes, principalement *Zostera noltii*, se retrouvent dans les sédiments des estrans et de la plupart des chenaux (Bachelet *et al.*, 1996). Cette production serait donc exportée, en partie, de la zone intertidale vers la zone subtidale et constituerait un *pool* de matière organique utilisé partiellement par les bactéries et transmis à la faune, en particulier aux dépositivores de subsurface dont la biomasse se répartit de façon homogène dans presque toute la lagune (**figure 5.2.**), alors que les dépositivores sélectifs se concentrent surtout dans la zone intertidale et en particulier dans les herbiers à *Zostera noltii* (**figure 5.2.**) où ils exploitent le biofilm de surface, composé de bactéries et de microphytobenthos.

Les besoins énergétiques du benthos en domaine subtidal équivaldrait, d'après le modèle, à environ 2340 t C par an. La production phytoplanctonique n'est vraisemblablement pas suffisante, si on prend en compte le fait qu'une partie de celle-ci est réfractaire pour la faune

et qu'une part non négligeable de la fraction la plus labile est vraisemblablement consommée par le pélagos hétérotrophe. Cette constatation renforce l'idée d'un « couplage » entre les zones intertidales et subtidales : une partie de la production primaire intertidale serait exportée vers les zones subtidales sous forme de remise en suspension de la production microphytobenthique et, dans une moindre mesure, par l'exportation de débris de phanérogames marines issues des herbiers. La prédominance des dépositores de subsurface en domaine subtidal montrerait que ces débris y constitueraient la principale source trophique, les résultats du modèle indiquant que ces débris seraient triturés par les dépositores puis restitués sous forme fragmentée aux bactéries favorisant l'activité de décomposition de ces dernières. Les dépositores utiliseraient surtout l'énergie issue des bactéries fixées aux détritiques. A cette chaîne basée sur les débris végétaux, se surimposerait, en domaine intertidal, une chaîne trophique de dépositores/broueteurs (*Grazing food chain* (Asmus & Asmus, 1985)) exploitant la pellicule de surface composée de bactéries et de microphytobenthos.

L'importance de la remise en suspension du microphytobenthos pour la production secondaire des suspensivores en particulier a été mise en évidence dans la Baie de Marennes-Oléron (Riera & Richard, 1996 ; Riera, 1998). Guillocheau (1988) signale que dans la partie interne du Bassin d'Arcachon, une partie de la production « phytoplanctonique » serait due à des espèces plutôt benthiques. La remise en suspension du microphytobenthos explique vraisemblablement l'importance de la biomasse et de la production des suspensivores dans la partie intertidale en général et dans les herbiers à *Zostera noltii* en particulier (**figure 5.2.**).

D'après les résultats du modèle, l'ingestion totale de « détritiques + microphytobenthos » par les suspensivores est importante par rapport à la production primaire phytoplanctonique, ce qui semble peu surprenant dans une lagune exploitée pour la production d'huîtres. Dans les zones d'intense exploitation conchylicole, les suspensivores apparaissent souvent comme susceptibles de contrôler la biomasse du phytoplancton (Newell & Shumway, 1993 ; Dame, 1996 ; Newell, 2004), et de favoriser en retour leur développement *via* leur excrétion azotée (Newell *et al.*, 2004). Dans le Bassin d'Arcachon, l'activité des suspensivores pourrait expliquer la faiblesse de la concentration en Chlorophylle *a* (Castel *et al.*, 1996) dans les eaux et la faiblesse de la production phytoplanctonique.

Finalement, le Bassin d'Arcachon apparaît comme un écosystème marqué par l'importance de sa partie intertidale non seulement en termes de surface mais également en terme de fonctionnement global. En particulier, la présence d'un herbier de phanérogames intertidal très étendu induit un système où le recyclage de matière est particulièrement important.

Conclusions et Perspectives

Cette étude propose un état des lieux du système benthique du Bassin d'Arcachon sous l'angle structurel et fonctionnel.

Elle a tout d'abord permis d'acquérir une base de données implantée sur un Système d'Informations Géographiques. Celle-ci contient à la fois les informations relatives au milieu (fractions granulométriques du sédiment, biomasses végétales, profondeur) et les données qualitatives (liste d'espèces) et quantitatives (abondances, biomasses, densité d'espèces) concernant la macrofaune benthique associée. Cette base de données biosédimentaires représente un état de référence actualisé de la macrofaune benthique. Cet outil pourra être utilisé pour répondre aux demandes d'informations concernant la qualité actuelle du milieu et servir de base pour la réalisation d'études d'impact en réponse à une demande locale croissante. Au niveau national, elle s'inscrit dans la tendance actuelle en écologie aquatique qui vise à utiliser les biocénoses comme des indicateurs de la qualité des eaux (Directive Cadre Eau).

Cette étude fournit également une description qualitative et quantitative ainsi qu'une localisation des principales unités de peuplements benthiques en fonction des principaux facteurs environnementaux. Elle constitue de ce fait un élément de repère et de réflexion dans le cadre du projet de surveillance benthique (REBENT) ou dans celui d'un suivi de la dynamique temporelle du benthos. En effet, si la dimension spatiale est maintenant relativement bien documentée, la dimension temporelle n'a pas été prise en compte dans cette étude. Or, la détection d'une altération de l'écosystème nécessite une connaissance préalable des variations naturelles (spatiales mais également saisonnières et interannuelles) afin d'être en mesure d'identifier celles engendrées par une éventuelle perturbation. Ce suivi devrait concerner la macrofaune mais également intégrer d'autres composantes particulièrement importantes du benthos comme la méiofaune et les bactéries. A l'issue de ce travail, ce dernier élément apparaît comme une lacune majeure dans la connaissance du Bassin d'Arcachon et celle des écosystèmes marins en général. Cependant, il existe encore de nombreuses inconnues au niveau du macrozoobenthos, en particulier, une étude de la dynamique de population, de la production, de la composition du régime alimentaire et de la physiologie d'un certain nombre d'espèces-clés comme la palourde *Ruditapes philippinarum*, l'huître *Crassostrea gigas* et les grands suspensivores en général, apparaît indispensable.

Le modèle de fonctionnement du réseau trophique proposé a permis de formuler un certain nombre d'hypothèses concernant le fonctionnement du système benthique et, par extension, celui de la lagune. Les hypothèses concernant l'utilisation des ressources phytoplanctoniques, microphytobenthiques et macrophytobenthiques par les organismes hétérotrophes de la lagune et, en particulier, l'impact des suspensivores macrobenthiques sur celles-ci pourront être étudiées à travers un modèle plus complexe, intégrant benthos et pélagos.

En l'état actuel, la démarche 'structure des peuplements benthiques – fonctionnement', adoptée dans cette étude, révèle le caractère original de l'écosystème « Bassin d'Arcachon ». Dans le cadre du Programme National d'Environnement Côtier, Chantier Littoral Atlantique, une comparaison de ces deux aspects avec un autre écosystème, géographiquement proche et dimensionnellement comparable, comme la Baie de Marennes-Oléron permettra d'identifier les points communs et les typicités de chacun de ces deux écosystèmes. La réalisation d'une telle comparaison nécessitera une harmonisation méthodologique dans le traitement des données et la conception des modèles de réseau trophique.

BIBLIOGRAPHIE

- Adams S.M. & Angelovic J.W., 1970. Assimilation of detritus and its associated bacteria by three species of estuarine animals. *Chesapeake Science*, 11: 249-254.
- Admiraal W., Bouwman L.A., Hoekstra L. & Romeyn K., 1983. Qualitative and quantitative interactions between microphytobenthos and herbivorous meiofauna on a brackish intertidal mudflat. *International Review of Hydrobiology*, 68: 175-191.
- Allen P.L. & Moore J.J., 1987. Invertebrate macrofauna as potential indicators of sandy beach instability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 24: 109-125.
- Amanieu M., 1967. Recherches écologiques sur la faune des plages abritées et des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. Thèse, Université Bordeaux.
- Amézière N., Chardy P. & Dauvin J.-C., 1995. Modelling carbon flows in soft-bottom communities from the bay of Morlaix, western English Channel. In : *Biology and ecology of shallow coastal waters*, A. Eleftheriou (ed), Olsen & Olsen, Fredensborg, 215-224.
- Anderson M.J. & Willis T.J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84: 511-525.
- Asmus H., 1987. Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Marine Ecology Progress Series*, 39: 251-266.
- Asmus H. & Asmus R., 1985. The importance of grazing food chain for energy flow and production in three intertidal sand bottom communities of the northern Wadden Sea. *Helgoland Marine Research*, 39: 273-301.
- Auby I., 1991. Contribution à l'étude écologique des herbiers de *Zostera noltii* dans le Bassin d'Arcachon: dynamique, production et dégradation, macrofaune associée. Thèse, Université de Bordeaux I.
- Auby I., 1993. Evolution de la richesse biologique du Bassin d'Arcachon. IFREMER, Ifremer/SSA n°915527019.
- Auby I. & Labourg P.-J., 1996. Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem in the Bay of Arcachon (France). *Journal of Sea Research*, 35: 269-277.
- Bachelet G., 1979. Dynamique de la macrofaune benthique et production des lamellibranches de l'estuaire de la Gironde. Thèse, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- Bachelet G., 1985. Influence de la maille de tamisage sur les estimations d'abondance des stades juvéniles du macrobenthos marin. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 301: 795-798.

- Bachelet G., 1987. Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. Thèse d'état, Université Bordeaux I.
- Bachelet G., 2003. Inventaire annoté des annélides polychètes du Golfe de Gascogne. L.O.B. Arcachon (non publié)
- Bachelet G., Cazaux C., Gantès H. & Labourg P.-J., 1980. Contribution à l'étude de la faune marine de la région d'Arcachon, IX. *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherches scientifiques de Biarritz*, 13: 45-64.
- Bachelet G. & Dauvin J.-C., 1993. Distribution quantitative de la macrofaune benthique des sables intertidaux du Bassin d'Arcachon. *Oceanologica Acta*, 16: 83-97.
- Bachelet G., Dauvin J.-C. & Sorbe J.-C., 2003. An updated checklist of marine and brackish water Amphipoda (Crustacea: Peracarida) of the southern Bay of Biscay (NE Atlantic). *Cahiers de Biologie Marine*, 44: 121-151.
- Bachelet G., de Montaudouin X., Auby I. & Labourg P.-J., 2000. Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 1495-1506.
- Bachelet G., de Montaudouin X. & Dauvin J.-C., 1996. The quantitative distribution of subtidal macrozoobenthic assemblages in Arcachon Bay in relation to environmental factors: a multivariate analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42: 371-391.
- Bachelet G., Labourg P.-J. & Madani I., 1990. Nouvelles signalisations de Mollusques (Prosobranches et Bivalves) dans le Bassin d'Arcachon. *Cahiers de Biologie Marine*, 31: 87-92.
- Bachelet G., Simon-Bouhet B., Desclaux C., Garcia-Meunier P., Mairesse G., de Montaudouin X., Raigné H., Randriambao K., Sauriau P.-G. & Viard F., 2004. Invasion of the eastern Bay of Biscay by the nassariid gastropod *Cyclope neritea*: origin and effects on resident fauna. *Marine Ecology Progress Series*, 276: 147-159.
- Baird D. & Ulanowicz R.E., 1989. The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecological Monographs*, 59: 329-364.
- Baird D. & Ulanowicz R.E., 1993. Comparative study of the trophic structure, cycling and ecosystems properties of four tidal estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, 99: 265-277.
- Banse K. & Mosher S., 1980. Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecological Monographs*, 50: 375-379.

- Barillé L., Héral M. & Barillé-Boyer A.-L., 1997. Modélisation de l'écophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas*. *Aquatic Living Resources*, 10: 31-48.
- Bayne B.L., Iglesias J.I.P., Hawkins A.J.S., Navarro E., Héral M. & Deslous-Paoli J.-M., 1993. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: responses to variations in quantity and organic content of the seston. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73: 813-829.
- Bertignac M., Auby I., Foucard J., Martin S., de Montaudouin X. & Sauriau P.-G., 2001. Evaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon. Ifremer, 00/1213747/N.
- Beukema J.-J., Cadée G.C. & Dekker R., 2002. Zoobenthic biomass limited by phytoplankton abundance: evidence from parallel changes in two long-term data series in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, 48: 111-125.
- Beukema J.-J., Essink K. & Dekker R., 2000. Long-term observations on the dynamics of three species of polychaetes living on tidal flats of the Wadden Sea: the role of weather and predator-prey interactions. *Journal of Animal Ecology*, 69: 31-44.
- Bianchi A.J.M., 1973. Variations de la concentration bactérienne dans les eaux et les sédiments littoraux. *Marine Biology*, 22: 23-29.
- Billen G. & Servais P., 1989. Modélisation des processus de dégradation bactérienne de la matière organique en milieu aquatique, In: *Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques*, M. Bianchi, D. Marty, J.-C. Bertrand, P. Caumette & M. Gauthier (eds), Masson, Paris, 219-245.
- Blanchard G., 1991. Measurement of meiofauna grazing rates on microphytobenthos: is primary production a limiting factor ? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 147: 37-46.
- Blanchard M., 1997. Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L. 1758) in Europe. Current state and consequences. *Scientia Marina*, 61: 109-118.
- Blanchet H., de Montaudouin X., Lucas A. & Chardy P., 2004. Heterogeneity of macrozoobenthic assemblages within a *Zostera noltii* seagrass bed: diversity, abundance, biomass and structuring factors. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61: 111-123.
- Bolnick D.I., Svanbäck R., Fordyce J.A., Yang L.H., Davis J.M., Hulsey C.D. & Forister M.L., 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161: 1-28.
- Bonsdorff E., 1992. Drifting algae and zoobenthos-effects on settling and community structure. *Netherlands Journal of Sea Research*, 30: 57-62.

- Boström C. & Bonsdorff E., 1997. Community structure and spatial variation of benthic invertebrates associated with *Zostera marina* (L.) beds in the northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research*, 37: 153-166.
- Boström C., Bonsdorff E., Kangas P. & Norkko A., 2002. Long-term changes of a brackish-water eelgrass (*Zostera marina* L.) community indicate effects of coastal eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55: 795-804.
- Bouchet J.M., 1968. Etude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon. Thèse d'état, Université de Bordeaux.
- Bouchet J.-M., 1962. Etude bionomique d'une fraction de chenal du bassin d'Arcachon (chenal du Courbey). *Bulletin de l'Institut Océanographique*, 1252: 1-7.
- Bouchet J.-M., 1963. Note sur l'évolution des biocoenoses d'une section du chenal du Courbey (Bassin d'Arcachon). *Bulletin de l'Institut Océanographique*, 1265: 1-16.
- Bouchet J.-M., 1993. Stratifications, fronts halins dans une lagune mésotidale (Bassin d'Arcachon - France). In : *3e Colloque International d'Océanographie du Golfe de Gascogne*, J.-C. Sorbe & J.-M. Jouanneau (eds), Station Marine d'Arcachon, 33-39.
- Bouchet J.-M., 1995. Bassin d'Arcachon : carte de l'environnement marin. 1/25000, AGP Cartographie.
- Bouvy M., 1988. Contribution of the bacterial and microphytobenthic microflora in the energetic demand of the meiobenthos in an intertidal muddy sediment (Kerguelen Archipelago). *Marine Ecology*, 9: 109-122.
- Boyd S.E., Limpenny D.S., Rees H.L., Cooper K.M. & Campbell S., 2003. Preliminary observations of the effects of dredging intensity on the re-colonisation of dredged sediments off the southeast coast of England (Area 222). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57: 209-233.
- Bratbak G., 1987. Carbon flow in an experimental microbial ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 36: 267-276.
- Brey T., 1990. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforschung*, 32: 329-343.
- Brown A.C. & McLachlan A., 1990. Ecology of sandy shores. Elsevier, Amsterdam.
- Buchanan J.B., 1984. Sediment analysis, In: *Methods for the study of marine benthos*, N. A. Holmes and A. D. McIntyre (eds), Blackwell, 41-65.
- Byrén L., Ejdung G. & Elmgren R., 2002. Comparing rate and depth of feeding in benthic deposit-feeders: a test on two amphipods, *Monoporeia affinis* (Lindström) and

- Pontoporeia femorata* Kröyer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 281: 109-121.
- Cadée G.C. & Hegeman J., 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 8: 260-291.
- Caill-Milly N., de Casamajor M.-N., Lissardy M., Sanchez F. & Morandeau G., 2003. Evaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon - Campagne 2003. Ifremer.
- Cammen L.M., 1980. The significance of microbial carbon in the nutrition of the deposit feeding Polychaete *Nereis succinea*. *Marine Biology*, 61: 9-20.
- Castel J., 1992. The meiofauna of coastal lagoon ecosystems and their importance in the food web. *Vie Milieu*, 42: 125-135.
- Castel J., Caumette P. & Herbert R., 1996. Eutrophication gradients in coastal lagoons as exemplified by the Bassin d'Arcachon and the Etang du Prévost. *Hydrobiologia*, 329: 9-28.
- Castel J., Labourg P.-J., Escaravage V., Auby I. & Garcia M.E., 1989. Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 28: 71-85.
- Cazaux C., 1970. Recherches sur l'écologie et le développement larvaires des polychètes de la région d'Arcachon. Thèse d'état, Univ. de Bordeaux.
- Cazaux C., 1973. Cycle et distribution des larves de polychètes; caractères du méroplancton des différents types de masses d'eaux du Bassin d'Arcachon. *Bulletin d'Ecologie*, 4: 257-275.
- Cazaux C., 1981. Evolution et adaptation larvaires chez les polychètes. *Océanis*, 7: 43-77.
- Chardy P., 1987. Modèle de simulation du système benthique des sédiments grossiers du golfe normand-breton (Manche). *Oceanologica Acta*, 10: 421-434.
- Chardy P., 1993. La modélisation du système benthique: niveau de représentation des processus biologiques. *Océanis*, 19: 119-145.
- Chardy P. & Dauvin J.-C., 1992. Carbon flows in a subtidal fine sand community from the Western English Channel: a simulation analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 81: 147-161.
- Chardy P., Gros P., Mercier H. & Monbet Y., 1993. Benthic carbon budget for the Bay of Saint-Brieuc (Western Channel). Application of inverse method. *Oceanologica Acta*, 16: 687-694.

- Charles F., Grémare A. & Amouroux J.-M., 1996. Ingestion rates and absorption efficiencies of *Abra ovata* (Mollusca: Bivalvia) fed on macrophytobenthic detritus. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42: 83-102.
- Chassé, C. J. M., 1972. Economie sédimentaire et biologique (production) des estrans meubles des côtes de Bretagne. Thèse d'état, Université Paris VI.
- Chassé C., Glémarec M., Guillou J. & Hily C., 1978. Répartition des biomasses de la macrofaune endogée des sédiments meubles du golfe de Gascogne (nord et centre). *Journal de Recherche Océanographique*, 4: 3-9.
- Chauvaud L., Jean F., Ragueneau O. & Thouzeau G., 2000. Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 200: 35-48.
- Cheng I.J. & Lopez G.R., 1991. Contributions of bacteria and sedimentary organic matter to the diet of *Nucula proxima*, a deposit-feeding protobranchiate bivalve. *Ophelia*, 34: 157-170.
- Christensen V. & Pauly D., 1992. Ecopath II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61: 169-185.
- Clarke K.R.C. & Warwick R.M., 1994. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council, UK.
- Cochran W.G., 1977. Sampling techniques. J. Wiley & sons, New York.
- Connell J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1303-1309.
- Connolly R.M., 1994. Removal of seagrass canopy: effects on small fish and their prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 184: 99-110.
- Connolly R.M., 1997. Differences in composition of small, motile invertebrates assemblages from seagrass and unvegetated habitats in a southern Australian estuary. *Hydrobiologia*, 346: 137-148.
- Cottet M., 2004. Conséquences de l'éradication de l'espèce invasive *Spartina anglica* (Phanérogame) sur la faune benthique associée. DEA, Université Bordeaux 1.
- Coull B.C. & Bell S.S., 1979. Perspective of marine meiofaunal ecology, In: *Ecological process in coastal and marine systems*, R. J. Livingston (ed), Plenum Press, 189-216.
- Dajoz R., 1971. Précis d'écologie. Dunod, Paris.
- Dame R.F., 1979. The abundance, diversity and biomass of macrobenthos on North Inlet, South Carolina, intertidal oyster reefs. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, 69: 6-10.

- Dame R.F., 1996. Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach. CRC Press, Boca Raton.
- Dame R.F. & Patten B.C., 1981. Analysis of energy flows in an intertidal oyster reef. *Marine Ecology Progress Series*, 5: 115-124.
- Danovaro R., Gambi C. & Mirto S., 2002. Meiofaunal production and energy transfer efficiency in a seagrass *Posidonia oceanica* bed in the western Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 234: 95-104.
- Dauvin J.-C., 1979. Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire, Baie de Morlaix, et sur sa perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco-Cadiz. Thèse, Université Paris VI.
- 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 d'état, Université Paris VI.
- Dauvin J.-C., 1993. Le benthos : témoin des variations de l'environnement. *Océanis*, 19: 25-53.
- Dauvin J.-C., 2000. The muddy fine sand *Abra alba-Melinna palmata* community of the Bay of Morlaix twenty years after the *Amoco Cadiz* oil spill. *Marine Pollution Bulletin*, 40: 528-536.
- Dauvin J.-C., 2002. Gestion intégrée des zones côtières: outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel. Patrimoines Naturels, Paris.
- Dauvin J.-C. & Bellan-Santini D., 2002. Les crustacés amphipodes Gammaridea benthiques des côtes françaises métropolitaines: bilan des connaissances. *Crustaceana*, 75: 299-340.
- Dauvin J.-C., Dewarumez J.M. & Gentil F., 2003. Liste actualisée des espèces d'annélides polychètes présentes en Manche. *Cahiers de Biologie Marine*, 44: 67-95.
- Dauvin J.-C., Thiébaud E., Gomez Gesterira J.L., Ghertsos K., Gentil F., Ropert M. & Sylvand B., 2004. Spatial structure of a subtidal macrobenthic community in the Bay of Veys (western Bay of Seine, English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 307: 217-235.
- de Montaudouin X., 2000. Etat initial des communautés benthiques du banc de Bernet et des chenaux du Ferret et du Pyla. Laboratoire d'Océanographie Biologique et Syndicat Mixte du bassin d'Arcachon.
- de Montaudouin X., Audemard C. & Labourg P.-J., 1999. Does the Slipper Limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited hypothesis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235: 105-124.

- de Montaudouin X., Blanchet H., Kisielewski I., Desclaux C. & Bachelet G., 2003a. Digenean trematodes moderately alter *Hydrobia ulvae* population size structure. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*: 297-305.
- de Montaudouin X., Blanchet H. & Lebleu P., 2002a. Dragage du chenal de Graveyron : état initial des communautés benthiques, impact. Laboratoire d'Océanographie Biologique - Syndicat Mixte du Bassin d'Arcachon.
- de Montaudouin X., Blanchet H. & Lebleu P., 2002b. Nettoyage des parcs ostréicoles du Banc de la Matelle : état initial des communautés benthiques, impact. Laboratoire d'Océanographie Biologique - Syndicat Mixte du Bassin d'Arcachon.
- de Montaudouin X. & Lebleu, P., 2002c. Dragage de l'axe Piquey-Arès et des chenaux collatéraux : état initial des communautés benthiques, impact. Laboratoire d'Océanographie Biologique – Syndicat Mixte du Bassin d'Arcachon.
- de Montaudouin X., Chancollon O., Blanchet H. & Lebleu P., 2003b. Rechargement et restauration des plages du Pyla sur Mer : impact sur les peuplements benthiques (année 0). Laboratoire d'Océanographie Biologique - Ville de La Teste.
- de Montaudouin X., Labarraque D., Giraud K. & Bachelet G., 2001. Why does the introduced gastropod *Crepidula fornicata* fail to invade Arcachon Bay (France)? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81: 97-104.
- de Montaudouin X., Lucia M., Blanchet H. & Lebleu P., 2004. Rechargement et restauration des plages du Pyla sur Mer : impact sur les peuplements benthiques (année 1). Laboratoire d'Océanographie Biologique - Ville de La Teste.
- de Montaudouin X. & Raigné H., 2001. Rechargement et restauration des plages du Pyla sur Mer : impact sur les peuplements benthiques. Laboratoire d'Océanographie Biologique – SO.GRE.A.H..
- de Montaudouin X. & Sauriau P.-G., 1999. The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79: 1069-1077.
- de Montaudouin X. & Sauriau P.-G., 2000. Contribution to a synopsis of marine species in the 'Pertuis Charentais Sea': soft-bottom macrofauna of the Marennes-Oléron Bay. *Cahiers de Biologie Marine*, 41: 181-222.
- den Hartog C. & Hily C., 1997. Les herbiers de zostères, In: *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives*, J.-C. Dauvin (ed), Service du Patrimoine naturel / IEGB / MNHN, 140-144.

- Denis P., 1983. La macrofaune benthique des vasières du bassin oriental du Golfe de Morbihan. *Cahiers de Biologie Marine*, 24: 257-268.
- Desprez M., 1981. Etude du macrozoobenthos intertidal de l'estuaire de la Seine. Thèse Université de Rouen.
- Dewarumez J.M. & Davoult D., 1997. Les biocénoses subtidales macrobenthiques en Manche orientale et mer du Nord, dans: *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives*, J.-C. Dauvin (eds), Service du Patrimoine naturel / IEGB / MNHN, 79-82.
- Donval A., Le Pennec M., Herry A. & Diouris M., 1989. Nutritional adaptations of littoral bivalve molluscs to reducing biotopes. In : *Reproduction, genetics and distributions of marine organisms*, J. S. Ryland and P. A. Tyler (eds), Olsen & Olsen, Fredensborg, 373-378.
- Duffy J.E., Richardson J.P. & Canuel E.A., 2003. Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecology Letters*, 6: 637-645.
- Edgar G.J., 1990. The influence of plant structure on the species richness, biomass and secondary production of macrofaunal assemblages associated with Western Australian seagrass beds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 137: 215-240.
- Edgar G.J., 1992. Patterns of colonization of mobile epifauna in a Western Australian seagrass bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 157: 225-246.
- Edgar G.J., 1999a. Experimental analysis of structural versus trophic importance of seagrass beds. I. Effects on macrofaunal and meiofaunal invertebrates. *Vie Milieu*, 49: 239-248.
- Edgar G.J., 1999b. Experimental analysis of structural versus trophic importance of seagrass beds. II. Effects on fishes, decapods and cephalopods. *Vie Milieu*, 49: 249-260.
- Edgar G.J. & Barrett N.S., 2002. Benthic macrofauna in Tasmanian estuaries: scales of distribution and relationships with environmental variables. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 270: 1-24.
- Eldridge P.M. & Jackson G.A., 1993. Benthic trophic dynamics in California coastal basin and continental slope communities inferred using inverse analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 99: 115-135.
- Eleftheriou A. & McIntyre A.D., 1976. The intertidal fauna of sandy beaches. A survey of the Scottish coast. Scottish Fisheries Research.
- Eleftheriou A. & Nicholson M.D., 1975. The effects of exposure on beach fauna. *Cahiers de Biologie Marine*, 16: 695-710.

- Elkaim, B., Ibanez, F., Proniewski, F., 1982. Le benthos subtidal de l'estuaire de la Seine : Analyse statistique des peuplements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 64 : 231-252.
- Elliott J.M., 1971. Statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Association*, 25: 1-144.
- Eno N.C., Clark R.A. & Sanderson W.G., 1997. Non-native marine species in British waters: a review and directory. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- Escaravage V., Garcia M.E. & Castel J., 1989. The distribution of meiofauna and its contribution to detritic pathways in tidal flats (Arcachon Bay, France). *Scientia Marina*, 52: 551-559.
- Fallesen G., 1992. How sewage discharge, terrestrial run-off and oxygen deficiencies affect the bottom fauna in Aarhus Bay, Denmark. In : *Marine eutrophication and population dynamics, 25th EMBS*, (eds), 29-33.
- Fauchald K. & Jumars P.A., 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 17: 193-284.
- Faugères J.-C., Cuignou R., Féliès H. & Gayet J., 1986. Caractères et facteurs d'un comblement littoral à l'holocène supérieur: passage d'un domaine estuarien à un domaine lagunaire (Bassin d'Arcachon, France). *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine, Bordeaux*, 39: 95-116.
- Fenchel T., 1977. Aspects of the decomposition of seagrasses, In : *Seagrass ecosystems - A scientific perspective*, C. P. McRoy and C. Helfferich (eds), Marcel Dekker, New York, 123-145.
- Fonseca M.S. & Fisher J.S., 1986. A comparison of canopy friction and sediment movement between four species of seagrass with reference to their ecology and restoration. *Marine Ecology Progress Series*, 29: 15-22.
- Forbes T.L., 1989. The importance of size-dependent processes in the ecology of deposit-feeding benthos, In : *Ecology of marine deposit feeders*, G. Lopez, G. L. Taghon & J. Levinton (eds), Springer-Verlag, New York, 171-200.
- Fricke A.H., 1979. Meiofauna extraction efficiency by a modified Oostenbrink apparatus. *Helgoländer Wissenschaft Meeresuntersuchungen*, 32: 436-443.
- Frost M.T., Rowden A.A. & Attrill M.J., 1999. Effect of habitat fragmentation on the macroinvertebrate infaunal communities associated with the seagrass *Zostera marina* L. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 9: 255-263.

- Gassiat L., 1989. Hydrodynamique et évolution sédimentaire d'un système lagune-flèche littorale. Le Bassin d'Arcachon et la flèche du Cap Ferret. Thèse d'état, Université Bordeaux 1.
- Gayet J., Cuignon R. & Faugères J.-C., 1986. Caractères morpho-sédimentaires et processus dynamiques dans un delta édifié en milieu lagunaire mésotidal (delta de la Leyre: Bassin d'Arcachon). *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine, Bordeaux*, 39: 39-57.
- Gentil F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Thèse, Université Paris VI.
- Gentil F. & Cabioch L., 1997. Les biocénoses subtidales macrobenthiques de la Manche, conditions écologiques et structure générale, In : *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives*, J.-C. Dauvin (ed), Service du Patrimoine naturel / IEGB / MNHN, 68-78.
- Gerlach S.A., 1978. Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia*, 33: 55-69.
- Ghertsov K., Luczak C., Dewarumez J.M. & Dauvin J.-C., 2000. Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of fine-sand communities from the English Channel and the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 1481-1487.
- Giere O., 1993. Meiobenthology - The microscopic fauna in aquatic sediments. Springer-Verlag, Berlin.
- Glémarec M., 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. *Cahiers de Biologie Marine* 5, 33-96.
- Glémarec M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental nord-Gascogne. Thèse d'état, Faculté des sciences de Paris.
- Glémarec M., 1973. The benthic communities of the European North Atlantic continental shelf. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 11: 263-289.
- Glémarec M., 1997a. Le concept d'étagement en mer à marée, In : *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives*, J.-C. Dauvin (ed), Service du Patrimoine naturel / IEGB / MNHN, 45-46.
- Glémarec M., 1997b. Les biocénoses du Golfe de Gascogne en milieu meuble, dans: *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives*, J.-C. Dauvin (eds), Service du Patrimoine naturel / IEGB / MNHN, 64-68.

- Glémarec M. & Hily C., 1981. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. *Acta Œcologica/Œcologia Applicata*, 2: 139-150.
- Goñi-Urriza M., de Montaudouin X., Guyonard R., Bachelet G. & de Wit R., 1999. Effect of macrofaunal bioturbation on bacterial distribution in marine sandy sediments, with special reference to sulphur-oxidising bacteria. *Journal of Sea Research*, 41: 269-279.
- Gouletquer P., Bachelet G., Sauriau P.-G. & Noël P.Y., 2002. Open Atlantic coast of Europe - A century of introduced species into french waters, In : *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*, E. Leppäkoski, S. Gollasch and S. Olenin (eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 276-290.
- Gray A.J. & Christie H., 1983. Predicting long-term changes in marine benthic communities. *Marine Ecology Progress Series*, 13: 87-94.
- Gray J.S., 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 23-49.
- Grøntved J., 1960. On the productivity of microphytobenthos and phytoplankton in some Danish Fjords. *Meddelanden Danmark Fiskeri Havunders*, 3: 55-92.
- Grosjean P. & Ibanez F., 2002. PASTECS - Package for Analysis of Space-Time Ecological Series. Manuel d'utilisation de la librairie de fonctions pour R et pour S+. <http://www.sciviews.org/pastecs>, version 1.1-1.
- Gruet Y. & Baudet J., 1997. Les introductions d'espèces d'invertébrés marins, In : *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : Synthèses, menaces et perspectives*, J. C. Dauvin (ed), Service du Patrimoine naturel / IEGB / MNHN, 242-250.
- Guillocheau N., 1988. Répartition spatio-temporelle du phytoplancton du Bassin d'Arcachon. Thèse, Université Aix-Marseille II.
- Guillou J. 1980. Les peuplements de sables fins du littoral nord-Gascogne. Thèse, Université de Bretagne Occidentale.
- He H. & Legendre P., 1996. On species-area relations. *American Naturalist*, 148: 719-737.
- Heck K.L., Able K.W., Fahay M.P. & Roman C.T., 1989. Fishes and decapod crustaceans of Cape Cod eelgrass meadows: species composition, seasonal abundance patterns and comparison with unvegetated substrates. *Estuaries*, 12: 59-65.
- Heip C., Herman P.M.J. & Soetaert K., 1998. Indices of diversity and evenness. *Océanis*, 24: 61-87.

- Heip C., Vincx M., Vanreusel A., Smol N., Herman R. & Herman P.M.J., 1990. Composition, distribution, biomass and production of North Sea meiofauna. *Netherlands Journal of Sea Research*, 26: 333-342.
- Héral M., 1993. Why carrying capacity models are useful tools for management of bivalve molluscs culture, In : *Bivalve filter feeders*, R. F. Dame (eds), Springer-Verlag, 455-477.
- Hewitt J.E., Thrush S.F., Cummings V.J. & Turner S.F., 1998. The effect of changing sampling scales on our ability to detect effects of large-scale processes on communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 227: 251-264.
- Heymans J.J. & Baird D., 1995. Energy flow in the Kromme estuarine ecosystem, St Francis Bay, South Africa. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 41: 39-59.
- Heymans J.J. & McLachlan A., 1996. Carbon budget and network analysis of a high-energy beach/surf-zone ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43: 486-505.
- Hily C., 1976. Ecologie benthique des pertuis charentais. Thèse, Université de Bretagne Occidentale.
- Hily C., 1983. Modifications de la structure écologique d'un peuplement de *Melinna palmata* (Annélide - Polychète) soumis aux effluents urbains et industriels en Rade de Brest. *Annales de l'Institut océanographique*, 59: 37-56.
- Hily C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest. Thèse d'état, Université de Bretagne Occidentale.
- Hily C. & Bouteille M., 1999. Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 322: 1121-1131.
- Holme N.A. & McIntyre A.D., 1971. Methods for the study of marine benthos. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hovel K.A., Fonseca M.S., Myer D.L., Kenworthy W.J. & Whitfield P.E., 2002. Effects of seagrass landscape structure, structural complexity and hydrodynamic regime on macrofaunal densities in North Carolina seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*, 243: 11-24.
- I.F.R.E.MER, 1997. Etude intégrée du Bassin d'Arcachon. IFREMER, R.INT.DEL/97.09.
- I.F.R.E.MER, CEMAGREF, SSA & SABARC, 1994. Etude de la prolifération des algues vertes dans le Bassin d'Arcachon.
- Iglesias D., Navarro E., Alvarez-Jorna P. & Armentia I., 1992. Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food

- concentration and quality. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 162: 177-198.
- Ihaka R. & Gentleman R., 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5: 299-314.
- Irlinger J.-P., 1985. Dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasés de la Baie de Seine. Thèse Université de Bretagne Occidentale.
- Jackson G.A. & Eldridge P.M., 1992. Food web analysis of a planktonic system off Southern California. *Marine Ecology Progress Series*, 30: 223-251.
- Jacobs R.P.W.M., Hegger H.H. & Ras-Willems A., 1983. Seasonal variations in the structure of a *Zostera* community on tidal flats in the SW Netherlands, with special reference to the benthic fauna. *Proceedings. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, C86: 347-375.
- Jacobs R.P.W.M. & Huisman W.H.T., 1982. Macrobenthos of some *Zostera* beds in the vicinity of Roscoff (France) with special reference to relations with community structure and environmental factors. *Proceedings. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, C85: 335-356.
- Jean F., 1994. Modélisation à l'état stable des transferts de carbone dans le réseau trophique benthique de la rade de Brest (France). Thèse Université de Bretagne Occidentale.
- Jean F. & Hily C., 1994. Quantitative sampling of soft-bottom macroepifauna for assessing the benthic system in the Bay of Brest (France). *Oceanologica Acta*, 17: 319-330.
- Jensen K.T. & Siegismund H.R., 1980. The importance of diatoms and bacteria in the diet of *Hydrobia*-species. *Ophelia*, Suppl. 1: 193-199.
- Johnson C., Klumpp D., Field J. & Bradbury R., 1995. Carbon flux on coral reef: effects of large shifts in community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 126: 123-143.
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- Jørgensen S.E. & Bendricchio G., 2001. Fundamentals of ecological modelling. Elsevier, Amsterdam.
- Kang C.-K., Sauriau P.-G., Richard P. & Blanchard G.F., 1999. Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 187: 147-158.

- Kikuchi T., 1980. Faunal relationships in temperate seagrass beds, In : *Handbook of seagrass biology: an ecosystem perspective*, C. P. Phillips & C. P. McRoy (eds), Garland STPM Press, 153-172.
- Kitting C.L., 1984. Selectivity by dense populations of small invertebrates foraging among seagrass blade surface. *Estuaries*, 7: 276-288.
- Komatsu T., 1997. Long-term changes in the *Zostera* bed area in the Seto Inland Sea (Japan), especially along the coast of the Okayama Prefecture. *Oceanologica Acta*, 20: 209-216.
- Koop K. & Griffith C.L., 1982. The relative significance of bacteria, meio- and macrofauna on an exposed sandy beach. *Marine Biology*, 66: 295-300.
- Kroer N., 1993. Bacterial growth efficiency on natural dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography*, 38: 1282-1290.
- Kuipers B.R., de Wilde P. & Creutzberg F., 1978. Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 5: 215-221.
- Labourg P.-J., 1975. Contribution à l'hydrologie des étangs saumâtres de la région d'Arcachon : description des phénomènes d'eaux blanches. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 5: 3-8.
- Labourg P.-J., 1976. Les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon et l'élevage extensif de poissons euryhalins (muges, anguilles, bars, daurades). *La Pisciculture Française*, 45: 35-52.
- Labourg P.-J., 1980. Structure et évolution de la macrofaune invertébrée des écosystèmes lagunaires aménagés du Bassin d'Arcachon - Application du concept de stratégie cénotique, In : *Recherches d'écologie théorique - Les stratégies adaptatives*, R. Barbault, P. Blandin and J. A. Meyer (eds), Maloine, Paris, 279-295.
- Labourg P.-J., Clus C. & Lasserre G., 1985. Résultats préliminaires sur la distribution des juvéniles de poissons dans un marais maritime du Bassin d'Arcachon. *Oceanologica Acta*, 8: 331-341.
- Labourg P.-J., Pinkster S. & Stock J.H., 1971. Les amphipodes du genre *Gammarus* dans le Bassin d'Arcachon. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 41: 31-36.
- Lagardère F., 1972. Les fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron Cartographie bionomique. III. Les peuplements benthiques. *Tethys*, 3 : 507-538
- Langton R.W. & Gabbott P.A., 1974. The tidal rhythm of extracellular digestion and the response to feeding in *Ostrea edulis*. *Marine Biology*, 24: 181-187.

- Lardicci C., Rossi F. & Castelli A., 1997. Analysis of macrozoobenthic community structure after severe dystrophic crises in a Mediterranean coastal lagoon. *Marine Pollution Bulletin*, 34: 536-547.
- Lavesque N., 2004. Distribution de la macrofaune benthique du Bassin d'Arcachon en relation avec les paramètres biologiques et physiques de l'environnement. Diplôme d'Etudes Supérieures de Sciences Naturelles, Université Bordeaux 1,
- LeBaron P., Servais P., Agogué H., Courties C. & Joux F., 2001. Does the high nucleic acid content of individual bacterial cells allow us to discriminate between active cells and inactive cells in aquatic systems? *Applied and Environmental Microbiology*, 67: 1775-1782.
- Le Bris, H., 1988. Fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers au contact d'estuaires : la rade de Lorient et la baie de Vilaine. Thèse Université de Bretagne Occidentale.
- Ledoyer M., 1962. Etude de la faune vagile des herbiers superficiels de Zostéracées et de quelques biotopes d'algues littorales. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 25: 117-235.
- Lee S. & Fuhrman J.A., 1987. Relationship between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Applied and Environmental Microbiology*, 53: 1298-1303.
- Lee W.J. & Patterson D.J., 2002. Abundance and biomass of heterotrophic flagellates, and factors controlling their abundance and distribution in sediments of Botany Bay. *Microbial Ecology*, 43: 467-481.
- Legendre L. & Legendre P., 1984a. Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. Masson & Presse de l'Université du Québec, Paris.
- Legendre L. & Legendre P., 1984b. Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. Masson & Presse de l'Université du Québec, Paris.
- Legendre P. & Gallagher E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129: 271-280.
- Leguerrier D., Niquil N., Boileau N., Rzeznik J., Sauriau P.-G., Le Moine O. & Bacher C., 2003. Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Marine Ecology Progress Series*, 246: 17-37.
- Leguerrier D., Niquil N., Petiau A. & Bodoy A., 2004. Modeling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology Progress Series*, 273: 147-162.

- Lévêque C., Durand J.-R. & Ecoutin J.-M., 1977. Relations entre le rapport P/B et la longévité des organismes. *Cahiers ORSTOM, Série Hydrobiologie*, 11: 3-16.
- L'Herroux, M., 1970. Peuplements des sables fins en Baie de Saint-Brieuc (Manche). *Tethys*, 1 : 41-88.
- Lopez G.R. & Levinton J.S., 1987. Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments. *Quarterly Review of Biology*, 62: 235-260.
- Luna G.M., Manini E. & Danovaro R., 2002. Large fraction of dead and inactive bacteria in coastal marine sediments: comparison of protocols for determination and ecological significance. *Applied and Environmental Microbiology*, 68: 3509-3513.
- L'Yavanc J., 1995. Evolutions bathymétrique et morphologique du Bassin d'Arcachon. Ifremer, R.INT.DEL/95.12.
- Marcano G., 1994. Etude du transport larvaire chez les annélides polychètes dans un écosystème soumis aux courants de marée (Bassin d'Arcachon). Thèse Université Bordeaux 1.
- Marcano G. & Cazaux C., 1994. Influence de l'advection tidale sur la distribution des larves d'annélides polychètes dans les chenaux du Bassin d'Arcachon. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 119: 263-273.
- Marty D., Bertrand J.-C. & Caumette P., 1989. Les métabolismes bactériens dans les systèmes sédimentaires marins, In : *Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques*, M. Bianchi, D. Marty, J.-C. Bertrand, P. Caumette & M. Gauthier (eds), Masson, Paris, 101-151.
- Mathivat M.-H., 1989. Processus de dissémination larvaire et recrutement benthique chez les annélides polychètes dans un écosystème côtier. Thèse Université Bordeaux 1.
- Matić-Skoko S., Antolić B. & Kraljević, M., 2004. Ontogenetic and seasonal feeding habits of the annular seabream (*Diplodus annularis* L.) in *Zostera* sp. beds, eastern Adriatic Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 20 : 1-7.
- McIntyre A.D., 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biological Review*, 44: 245-290.
- McLachlan A., 1983. Sandy beach ecology. A review, dans: *Sandy beaches as ecosystems*, A. McLachlan & T. Erasmus (eds), Junk, La Hague, 321-380.
- Menge B.A. & Sutherland J.P., 1975. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist*, 110: 351-369.
- Menn I., 2002. Beach morphology and food web structure: comparison of an eroding and an accreting sandy shore in the North Sea. *Helgoland Marine Research*, 56: 177-189.

- Mercier H., 1986. Determining the general circulation of the ocean: a non linear inverse problem. *Journal of Geophysical Research*, 91: 5103-5109.
- Meyer-Reil L.-A. & Faubel A., 1980. Uptake of organic matter by meiofauna organisms and interrelationships with bacteria. *Marine Ecology Progress Series*, 3: 251-256.
- Monbet Y., 1972. Etude bionomique du plateau continental au large d'Arcachon (Application de l'analyse factorielle). Thèse, Université Aix – Marseille.
- Montagna P.A., Coull B.C., Herring T.L. & Dudley B.W., 1983. The relationship between abundances of meiofauna and their suspected microbial food (diatoms and bacteria). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 17: 381-394.
- Navarro E., Iglesias J.I.P. & Ortega M.M., 1992. Natural sediment as a food source for the cockle *Cerastoderma edule* (L.): effect of variable particle concentration on feeding, digestion and the scope for growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 156: 69-87.
- Newell C.R. & Shumway S.E., 1993. Grazing of natural particulates by bivalve molluscs: a spatial and temporal perspective, In : *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*, R. F. Dame (ed), Springer-Verlag, New York, 85-148.
- Newell R.I.E., 2004. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review. *Journal of Shellfish Research*, 23: 51-61.
- Niquil N., 1998. Etude par la modélisation du fonctionnement et de la stabilité du réseau trophique planctonique d'un lagon d'atoll (Takapoto, Polynésie Française). Thèse Université de Perpignan.
- Noël P.Y., Tardy E. & Udekem d'Acoz C., 1997. Will the crab *Hemigrapsus penicillatus* invade the coasts of Europe? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 320: 741-745.
- Norkko J., Bonsdorff E. & Norkko A., 2000. Drifting algal mats as an alternative habitat for benthic invertebrates: species specific responses to a transient resource. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 248: 79-104.
- Nowell A.R.M., Jumars P.A., Self R.F.L. & Southard J., 1989. The effects of sediment transport and deposition on infauna: results obtained in a specially designed flume, In : *Ecology of marine deposit feeders*, G. Lopez, G. L. Taghon and J. Levinton (eds), Springer-Verlag, New York, 247-268.
- Orth R.J., Heck K.L.J. & van Montfrans J., 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries*, 7: 339-350.

- Pace M.L., Glasser J.E. & Pomeroy L.R., 1984. A simulation analysis of continental shelf food webs. *Marine Biology*, 82: 47-63.
- Parriaud H., 1975. Recherches phytoécologiques sur le Bassin d'Arcachon : Les ceintures de végétation et leurs relations avec les marées. *Botaniste*, 57: 167-312.
- Parthuisot N., Catala P., Lemarchand K., Baudart J. & LeBaron P., 2000. Evaluation of ChemChrome V6 for bacterial viability assessment in waters. *Journal of Applied Microbiology*, 89: 370-380.
- Paula J., Fidalgo e Costa P. & Gove D., 2001. Patterns of abundance of seagrasses and associated infaunal communities at Inhaca Island, Mozambique. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 53: 307-318.
- Pearson T.H. & Rosenberg R., 1992. Energy flow through the SE Kattegat: a comparative examination of the eutrophication of a coastal marine ecosystem. *Netherlands Journal of Sea Research*, 28: 317-334.
- Penhale P.A., 1977. Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass (*Zostera marina* L.) community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 26: 211-224.
- Pérès J.-M., 1961. Océanographie biologique et Biologie marine, Tome premier : La vie benthique. Presses Universitaires de France, Paris.
- Piélou E.C., 1975. Ecological diversity. Wiley-Interscience Publication, New York.
- Pihl L., 1986. Exposure, vegetation and sediment as primary factors for mobile epibenthic faunal community structure and production in shallow marine soft bottom areas. *Netherlands Journal of Sea Research*, 20: 75-83.
- Pimm S.L., 1982. Food webs. Population and community biology. Chapman & Hall, London.
- Polovina J.J., 1984. Model of a coral reef ecosystem I. The ECOPATH model and its application to French Frigate shoals. *Coral Reefs*, 3: 1-11.
- Prieur D., 1981. Nouvelles données sur les relations entre bactéries et bivalves marins. *Haliotis*, 11: 251-260.
- Rasmussen E., 1977. The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its effects on environmental factors and fauna, In : *Seagrass ecosystems - A scientific perspective*, C. P. McRoy & C. Helfferich (eds), Marcel Dekker, New York, 1-51.
- Ray-Culp M., Davis M. & Stoner A.W., 1999. Predation by xanthid crabs on early post-settlement gastropods: the role of prey size, prey density, and habitat complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 240: 303-321.

- Reise K., 1977. Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 30: 263-271.
- Reise K., 1978. Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 31: 55-101.
- Reise K., 1979. Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos of the Wadden Sea. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 32: 453-465.
- Reise K., 1985. Tidal flat ecology. Springer Verlag, Berlin.
- Reise K., Herre E. & Sturm M., 1994. Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 48: 201-215.
- Renaud-Debyser J. & Salvat B., 1963. Eléments de prospérité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie Milieu*, 14: 463-550.
- Retière C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du Golfe Normanno-Breton. Thèse, Université de Rennes.
- Riera P. & Richard P., 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42: 347-360.
- Robert R. & Deltreil J.-P., 1990. Elevage de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* dans le Bassin d'Arcachon, Bilan des dix dernières années et perspectives de développement. Rapport Ifremer, RIDRV-90.40-RA/ARCACHON.
- Robertson A.I., 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia*, 38: 193-202.
- Robineau, B., 1987. Caractérisation des peuplements macrozoobenthiques de l'estuaire de la Loire. *Vie Milieu*, 37 : 67-76
- Rybarczyk H. & Elkaim B., 2003. An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58: 775-791.
- Rybarczyk H., Elkaim B., Ochs L. & Loquet N., 2003. Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: the Bay of Somme (Eastern Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58: 405-421.
- Salita J.T., Ekau W. & Saint-Paul U., 2003. Field evidence on the influence of seagrass landscape on fish abundance in Bolinao, northern Philippines. *Marine Ecology Progress Series*, 247: 183-195.

- Salvat B., 1962. Faune des sédiments meubles intertidaux du Bassin d'Arcachon. Systématique et écologie. *Cahiers de Biologie Marine*, 3: 219-244.
- Salvat B., 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (tanaidacés, isopodes et amphipodes), éthologie, bionomie, et cycle biologique. Thèse d'état, Université de Paris.
- Sauriau P.-G., 1992. Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : estimation et cartographie des stocks non cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de population de *Cerastoderma edule* (L.). Thèse, Université de Bretagne Occidentale.
- Sauriau P.-G. & Kang C.-K., 2000. Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia) in Marennes-Oléron Bay. *Hydrobiologia*, 440: 317-329.
- Sauriau P.-G., Mouret V. & Rincé J.-P., 1989. Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanologica Acta*, 12: 193-204.
- Sauriau P.-G., Pichocki-Seyfried C., Walker P., de Montaudouin X., Palud C. & Héral M., 1998. *Crepidula fornicata* L. (mollusque, gastéropode) en baie de Marennes-Oléron: cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. *Oceanologica Acta*, 21: 353-362.
- Scherrer B., 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin, Montréal.
- Schneider F.I. & Mann K.H., 1991a. Species specific relationships of invertebrates to vegetation in a seagrass bed. I. Correlational studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 145: 101-117.
- Schneider F.I. & Mann K.H., 1991b. Species specific relationships of invertebrates to vegetation in a seagrass bed. II. Experiments on the importance of macrophyte shape, epiphyte cover and predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 145: 119-139.
- Schwinghammer P., Hardgrave B., Peer D. & Hawkins C.M., 1986. Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Marine Ecology Progress Series*, 31: 131-142.
- Sfriso A., Birkemeyer T. & Ghetti P.F., 2001. Benthic macrofauna changes in areas of Venice lagoon populated by seagrasses or seaweeds. *Marine Environmental Research*, 52: 323-349.

- Simon, S., Desprez, M., Dupont, J.-P., Peltier, J.-C., Dupont, W., 1981. Distribution du macrozoobenthos intertidal de la Baie de Somme. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 292 : 1013-1016.
- SOGREAH, 2001. Bassin d'Arcachon - Amélioration de l'hydraulique réflexion sur la programmation des travaux. SOGREAH - Syndicat Intercommunal du Bassin d'Arcachon, n°71 1027 R.
- Sokal R. & Rohlf F., 1981. Biometry. WH Freeman, New York.
- Soriano-Sierra E.-J., 1992. Etude écologique des marais salés du Bassin d'Arcachon : structure et évolution des schorres, production et dégradation de leur végétation et échanges de matières particulières entre les schorres et le bassin. Thèse Université Bordeaux 1.
- Sorokin Y.I. & Giovanardi O., 1995. Trophic characteristics of the Manila clam (*Tapes philippinarum* Adams and Reeve). *ICES Journal of Marine Science*, 52: 853-862.
- Souplet, A. & Dewarumez, J.-M., 1980. Les peuplements benthiques de la région de Dunkerque. *Cahiers de Biologie Marine*, 21 : 23-39.
- Souplet, A., Glaçon, R., Dewarumez, J.-M., Smigielski, F., 1980. Distribution des peuplements benthiques littoraux en Mer du Nord, du Cap Blanc-Nez à la frontière de Belgique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 290 : 627-630.
- Sprung M., 1994. Macrobenthic secondary production in the intertidal zone of the Ria Formosa-a lagoon in Southern Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 38: 539-558.
- Stark J.S., Snape I. & Riddle M.J., 2003. The effects of petroleum hydrocarbon and heavy metal contamination of marine sediments on recruitment of Antarctic soft-sediment assemblages: a field experimental investigation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 283: 21-50.
- Stoner A.W., 1980. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bulletin of Marine Science*, 30: 537-551.
- Sylvand B., 1995. La Baie des Veys (Littoral occidental de la baie de Seine, Manche) 1972-1993 - Structure et évolution à long terme d'un écosystème benthique intertidal de substrat meuble sous influence estuarienne. Thèse, Université de Caen.
- Tarantola A. & Valette B., 1982. Generalized nonlinear inverse problems solved using the least squares criterion. *Review of Geophysics and Space Physics*, 20: 219-232.
- Tebar E., 2001. Caractérisation des gisements naturels d'huîtres dans le chenal de Compran. Maîtrise Sciences de l'Environnement, Option Océanologie, Université Bordeaux 1.

- Tenore K.R., 1989. Some ecological perspectives in the study of the nutrition of deposit feeders, In : *Ecology of marine deposit feeders*, G. Lopez, G. L. Taghon & J. Levinton (eds), Springer-Verlag, New York, 309-317.
- Tenore K.R. & Rice D.L., 1980. A review of trophic factors affecting secondary production of deposit-feeders, In : *Marine benthic dynamics*, K. R. Tenore & B. C. Coull (eds), University of South Carolina Press, 325-340.
- Tett P., Gilpin L., Svendsen H., Erlandsson C.P., Larsson U., Kratzer S., Foulland E., Janzen C., Lee J.-Y., Grenz C., Newton A., Ferreira J.G., Fernandes T. & Scory S., 2003. Eutrophication and some European waters of restricted exchange. *Continental Shelf Research*, 23: 1635-1671.
- Toulemont, A., 1972. Influence de la nature granulométrique des sédiments sur les structures benthiques. Baie de Douarnenez et d'Audierne (Ouest-Finistère). *Cahiers de Biologie Marine*, 13 : 91-136
- True-Schlenz R., 1965. Données sur les peuplements des sédiments à petites phanérogames marines (*Zostera nana* Roth et *Cymodocea nodosa* Ascherson) comparés à ceux des habitats voisins dépourvus de végétation. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 39: 95-125.
- Ugland K.I., Gray J.S. & Ellingsen K.E., 2003. The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*, 72: 888-897.
- Van Duyl F.C. & Kop A.J., 1990. Seasonal patterns of bacterial production and biomass in intertidal sediments of the western Dutch Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 59: 249-261.
- Van Duyl F.C., Kop A.J., Kok A. & Sandee A.J.J., 1992. The impact of organic matter and macrozoobenthos on bacterial and oxygen variables in marine sediment boxcosms. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29: 343-355.
- van Montfrans J., Wetzel R.L. & Orth R.J., 1984. Epiphyte-grazer relationships in seagrass meadows: consequences for seagrass growth and production. *Estuaries*, 7: 289-309.
- Vézina A.F. & LPlatt T., 1988. Food web dynamics in the oceans. 1. Best-estimates of flow networks using inverse methods. *Marine Ecology Progress Series*, 42: 269-287.
- Vincent D., 2002. Dynamique et nutrition du zooplancton (Bassin d'Arcachon) : flux de carbone et d'azote associés. Conséquences sur le pool nutritif et sur les organismes. Thèse Université de la Méditerranée.
- Vranken G. & Heip C., 1986. The productivity of marine nematodes. *Ophelia*, 26: 429-442.

- Ward J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *American Statistical Association Journal*: 236-244.
- Warwick R.M., 1984. Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia*, 61: 32-41.
- Warwick R.M., 1989. The role of meiofauna in the marine ecosystem: evolutionary considerations. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 96: 229-241.
- Warwick R.M., 2001. Evidence for the effects of metal contamination on the intertidal macrobenthic assemblages of the Fal estuary. *Marine Pollution Bulletin*, 42: 145-148.
- Warwick R.M. & Clarke K.R., 1995. New "biodiversity" measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129: 301-305.
- Warwick R.M., Collins N.R., Gee J.M. & George C.L., 1986. Species size distributions of benthic and pelagic Metazoa: evidence for interaction? *Marine Ecology Progress Series*, 34: 63-68.
- Watzin M.C., 1986. Larval settlement into marine soft-sediment systems: interactions with the meiofauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 98: 65-113.
- Webster P.J., Rowden A.A. & Attrill M.J., 1998. Effect of shoot density on the infaunal macro-invertebrate community within *Zostera marina* seagrass bed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47: 351-357.
- Westrich J.T. & Berner R.A., 1984. The role of sedimentary organic matter in bacterial sulfate reduction: the G model tested. *Limnology and Oceanography*, 29: 236-249.
- Whitlatch R.B., 1980. Patterns of resource utilization and coexistence in marine intertidal deposit-feeding communities. *Journal of Marine Research*, 38: 743-865.
- Whitlatch R.B., 1981. Animal-sediment relationships in intertidal marine benthic habitats: some determinants of deposit-feeding species diversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 53: 31-45.
- Widbom B., 1984. Determination of average individual dry weights and ash-free dry weights in different sieve fractions of marine meiofauna. *Marine Biology*, 84: 101-108.
- Wildish D.J., 1984. Geographical distribution of macrofauna on sublittoral sediments of continental shelves: a modified trophic ratio concept. In *:19th European Marine Biology Symposium*, Plymouth, P. E. Gibbs (ed), Cambridge University Press, 335-345.
- Witte J.I.J. & Zijlstra, 1984. The meiofauna of a tidal flat in the western part of the Wadden Sea and its role in the benthic ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 14: 129-138.

- Wolff W.J., 1973. The estuary as a habitat: an analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zoologische Verhandelingen*, 126: 1-242.
- Worcester S.E., 1995. Effects of eelgrass beds on advection and turbulent mixing in low current and low shoot density environments. *Marine Ecology Progress Series*, 126: 223-232.
- Yallop M.L., Paterson D.M. & Wellsbury P., 2000. Interrelationships between rates of microbial production, exopolymer production, microbial biomass, and sediment stability in biofilms of intertidal sediments. *Microbial Ecology*, 39: 116-127.
- Yamamoto N. & Lopez G., 1985. Bacterial abundance in relation to surface area and organic content of marine sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 90: 209-220.
- Ysebaert T., Herman P.M.J., Meire P., Craeymeersch J., Verbeek H. & Heip C.H.R., 2003. Large-scale spatial patterns in estuaries: estuarine macrobenthic communities in the Schelde estuary, NW Europe. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57: 335-355.

Annexes

ANNEXE 1

**Heterogeneity of macrozoobenthic assemblages within a *Zostera noltii* seagrass bed:
diversity, abundance, biomass and structuring factors.**

Hugues Blanchet, Xavier de Montaudouin, Aurélien Lucas et Pierre Chardy.

Article publié dans la revue « *Estuarine, Coastal and Shelf Science* », 61 (2004) 111-123.



Heterogeneity of macrozoobenthic assemblages within a *Zostera noltii* seagrass bed: diversity, abundance, biomass and structuring factors

Hugues Blanchet*, Xavier de Montaudouin, Aurélien Lucas, Pierre Chardy

Laboratoire d'Océanographie Biologique, UMR 5805 Université Bordeaux 1 - CNRS, 2 rue du Pr Jolyet, 33120 Arcachon, France

Received 5 January 2004; accepted 8 April 2004

Abstract

The macrobenthic fauna community of a 70-km² *Zostera noltii* seagrass bed (Arcachon bay, France) was studied by sampling 49 stations systematically. A total of 126 taxa were identified. Cluster Analysis based on χ^2 distance showed that in this apparently homogeneous habitat, four distinct macrobenthic communities could be identified. Multiple Discriminant Analysis highlighted the major contribution of the overlying water mass as a forcing variable, and, to a lesser extent, of tidal level and *Z. noltii*'s below-ground parts. Seven stations did not constitute any conspicuous group, and were characterized by a low biomass of leaf (<28 g DW m⁻²), considered as the lowest value to constitute a *Z. noltii* community. Less than 24% of the seagrass bed was situated in more oceanic waters and at a quite low tidal level. In this relatively stable environment, the macrofauna community was characterized by a high species richness (mean = 39) and a moderate density and high biomass (12 638 individuals m⁻² and 25 g AFDW m⁻², respectively). Annelids dominated, particularly the oligochaetes. When physical constraints increased (emersion or brackish water conditions), diversity decreased, abundance and biomass increased. The seagrass bed (55%) was flooded with highly fluctuating waters in term of temperature and salinity, here species richness was low (mean = 27) but abundance and biomass were high (24 384 individuals m⁻² and 28 g AFDW m⁻², respectively), with a dominance of molluscs. The meadow (7%) was in external waters but at a higher tidal level (2.4 m vs 1.8 m above medium low tide level). This community was characterized by the particularly high density (41 826 individuals m⁻²) and dominance of oligochaetes (79% of total abundance). Species richness was high (mean = 37) here. A fourth community, extending over 12% of the meadow was dominated by the gastropod *Hydrobia ulvae* but could not be linked to a specific forcing variable. This study confirmed the almost complete replacement of the native clam *Ruditapes decussatus* by the Manila clam *Ruditapes philippinarum* since its introduction in the 1980s.

© 2004 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: macrofauna; community composition; seagrasses; *Zostera*; heterogeneity; diversity; coastal lagoons; Arcachon bay

1. Introduction

Seagrass beds are characteristic of estuarine and marine coastal environments (Rasmussen, 1977). The presence of these meadows is known to enhance species diversity (Stoner, 1980; Pihl, 1986; Heck et al., 1989; Edgar, 1990). The influence of these seagrass beds on the fauna is both structural by enhancing habitat complexity, allowing different species to occupy various ecological niches in a same area (Orth et al., 1984), and trophic

by supporting epiphytes, a resource for many grazers (Kikuchi, 1980; van Montfrans et al., 1984; Duffy et al., 2003). The presence of seagrass is also known to enhance organic matter content by increasing sedimentation through a reduction of current velocity (Fonseca and Fisher, 1986) and by in situ degradation of plant material. This organic matter represents an important food source for deposit feeders (Edgar, 1999) although this plant material is refractory and consumed after several decomposition phases (Fenchel, 1977). Another factor favouring faunal abundance in seagrass beds is a reduced predation pressure in seagrass-vegetated area (Orth et al., 1984 and references therein) compared to unvegetated tidal flats (Reise, 1978).

* Corresponding author.

E-mail address: h.blanchet@epoc.u-bordeaux1.fr (H. Blanchet).

Many studies on macrobenthic seagrass beds communities have focused on the comparison of seagrass bed faunal assemblages with that of adjacent non-vegetated areas (Castel et al., 1989; Heck et al., 1989; Boström and Bonsdorff, 1997; Connolly, 1997) or areas with different kind of vegetation (Edgar, 1990, 1992; Schneider and Mann, 1991a,b; Paula et al., 2001; Sfriso et al., 2001). Nevertheless, studies on heterogeneity of macrobenthic communities within seagrass beds are scarce (Jacobs and Huisman, 1982; Denis, 1983; Jacobs et al., 1983; Webster et al., 1998). They have highlighted the heterogeneity of communities' structure within these meadows. These differences have been related to environmental constraints such as duration of emersion (Denis, 1983; Jacobs et al., 1983), sediment characteristics (Jacobs and Huisman, 1982) or vegetation parameters such as shoot density (Webster et al., 1998).

Along European coasts, most of the open water meadows studied are *Zostera marina* or *Posidonia oceanica* subtidal seagrass beds. By contrast, intertidal seagrass beds have received considerably less attention despite covering large tidal flats. In Arcachon bay, *Zostera noltii* beds are particularly extensive and occupy the major part of the intertidal (70 km² out of 110 km²) (Fig. 1). This meadow is the largest in Europe (Auby and Labourg, 1996) and shows no tendency toward regression (Auby, pers. comm.). As a prerequisite for the study of the functioning of the lagoon ecosystem, it appeared necessary to understand the macrobenthic fauna in *Z. noltii* beds.

The main objectives were: (1) to describe the macrofauna encountered in terms of species composition, abundance and biomass; (2) to assess whether different kinds of species assemblages could be identified; and (3) to identify the main environmental variables explaining the observed heterogeneity of this macrobenthic community.

2. Material and methods

2.1. Study area

Arcachon bay (44°40'N, 1°10'W) is a macrotidal (tidal range = 0.9–4.9 m) coastal lagoon situated on the South Western coast of France (Fig. 1). This 156-km² lagoon communicates with the Atlantic Ocean by a narrow channel (2–3 km wide and about 12 km long). Channels (41 km²) penetrate between large intertidal areas (115 km²). The majority of these tidal flats (60%, i.e. 70 km²) are covered by *Zostera noltii* seagrass beds.

The lagoon receives freshwater inputs from its North-Eastern and Southern parts and mostly by a river (Leyre) situated in the South-Eastern end of the bay. The balance between marine and continental water inputs and the slow renewal of water by tides induces salinity and temperature gradients. These gradients have been studied by Bouchet (1993) who identified three main water masses along a West–East axis.

2.2. Sampling procedure

A systematic sampling strategy was used as defined by Cochran (1977). Efforts were made to sample all major *Zostera noltii* beds. Macrofauna was collected at 49 geographically referenced stations (Fig. 1) with two replicates per station. Sampling was performed between March and May (2002) in order to avoid the main invertebrate recruitment period, which would have greatly complicated the sorting procedure due to the abundance of juveniles (Bachelet, 1985). Sampling consisted of collecting the first 20 cm of the sediment with a 450-cm² corer. *Zostera noltii* leaves were cut and preserved in formalin. The sediment was gently sieved through a 1 mm mesh; the remaining fraction was fixed in 4% formalin and stained with Rose Bengal. The upper 3 cm sediment layer was also sampled at each station for grain size analysis.

In the laboratory, the macrofauna was isolated from seagrass roots and rhizomes (dead or alive). *Zostera noltii* leaves and below-ground parts were dessicated (60 °C) until a constant dry weight was obtained. Macrofauna were sorted, identified when possible to the species level, and counted. Macrofauna biomass was obtained as ash-free dry weight (AFDW) after dessication (60 °C, 48 h) and calcination (550 °C, 2 h).

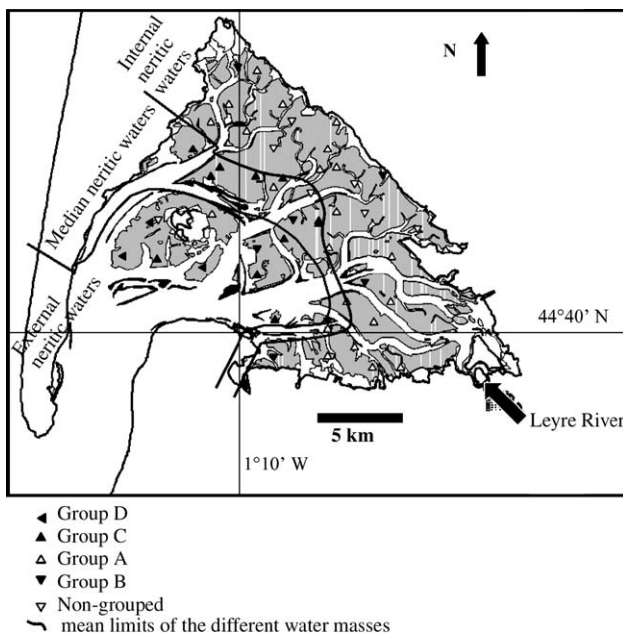


Fig. 1. Arcachon bay, with locations of stations of the different faunal groups identified within the salinity/temperature gradient of the lagoon (modified from Auby and Labourg, 1996; Bouchet, 1993).

Sediment granulometry was determined using a laser-diffractometer Malvern Master Sizer. This device uses the properties of diffraction and diffusion of a laser beam encountering particles. The diffraction and diffusion rates are dependent on the particle diameter.

2.3. Data analysis

Three levels of multivariate analysis were applied: classification by: (1) Cluster Analysis; (2) ordination by Correspondence Analysis; and (3) Discriminant Analysis. These analyses were used: (1) to classify stations following their species composition into homogeneous groups; (2) to ordinate these stations in a reduced space together with their species composition in order to identify the main taxa contributing to the identified groups; and (3) to identify the main environmental factors discriminating between the identified groups.

Original data consisted of a 'stations \times species' matrix which was obtained after removing rare species. Species were considered rare when they occurred in less than three stations. Data have been $\log_{10}(x+1)$ transformed. A Cluster Analysis was performed on the matrix of χ^2 distance between stations. Distance between clusters was computed using the complete linkage rule (further neighbour). A Correspondence Analysis was then performed on the same original matrix. This method represents both stations and species in a reduced space and is recommended for matrices with many zeros (Legendre and Legendre, 1984). Moreover, this method was consistent with Cluster Analysis because faunistic affinities are based on the same metric (χ^2 distance). Particular attention was devoted to the identification of the 'contributive' taxa. A taxa was termed 'contributive' when its contribution to the dimension's inertia was at least twice the mean theoretical contribution of a taxa. Considering that the 81 taxa of the matrix contributed to 100% inertia, a 'contributive' taxa inertia should arbitrarily be over $(100/81) \times 2 = 2.5\%$. Then, a Multiple Discriminant Analysis was performed on environmental and vegetation parameters in order to identify the main parameters structuring the groups defined by Cluster and Correspondence Analyses. Measured factors were tidal level, biomass of *Zostera noltii* leaves, biomass of *Z. noltii* below-ground parts, sediment median, silt and clay content and distance to oceanic waters.

Faunal assemblages were described using constancy index defined by Dajoz (1971). Species were termed 'constant' when they occurred in more than half of the stations of the group and 'common' when occurring between 50% and 25% of stations. Analysis of Variance (ANOVA) was applied to assess differences between groups in terms of biomass and abundance. Homogeneity of variance was tested by Cochran C test. If significant heterogeneity was identified, data were

$\log_{10}(x+1)$ transformed, which was sufficient to achieve homogeneity of variance. Normality of data was assumed. A posteriori Tukey test of mean comparison between groups of stations was conducted.

3. Results

3.1. Cluster Analysis

A matrix of 49 stations \times 81 species was analysed. This matrix was obtained after removing 45 rare species. Analysed species represented 99% of the total abundance. Four groups, termed A, B, C and D were identified from the hierarchical tree (Fig. 2). The first group (group A) included 23 stations which joined at a linkage distance of 4 (Fig. 2). The second group (group B) included five stations which joined together with group A at node 2. Node 3 joined the previous groups with group C (10 stations) at a linkage distance of 5.2. The last group (group D) included only three stations which joined at low linkage distance (2.2). Finally, seven stations (namely stations 169, 166, 121, 115, 110, 106 and 88) joined only at high linkage distance and did not form any conspicuous group. They were thus considered as faunistically heterogeneous and consequently not integrated into any single group.

3.2. Correspondence Analysis

The first three dimensions of the Correspondence Analysis were selected. They included 34.2% of the total inertia. Results were consistent with those obtained with the Cluster Analysis: groups of stations were well separated by the different dimensions of the Correspondence Analysis (Fig. 3). Dimension 1 (15.8% of inertia) clearly discriminated stations of group D (positive values) into group B and A stations (negative values) and to a lesser extent, separated group C from groups A and B (Fig. 3). Dimension 2 (9.4% of inertia) separated (Fig. 3) stations of groups B and D, from stations of groups A and C. Dimension 3 (9% of inertia) mainly opposed stations-group D to stations-group C (not illustrated).

Twenty-two 'contributive' species were identified by their high relative contribution to the different dimensions (Table 1). Half (11) of these taxa were annelids (2 oligochaetes and 9 polychaetes), 7 were molluscs (1 bivalve and 6 gastropods), 2 were crustaceans and 2 were insect larvae.

3.3. Description of faunal assemblages

Constant and common species of the identified faunal assemblages are given in Table 2. Some taxa were common and constant in all four assemblages. These

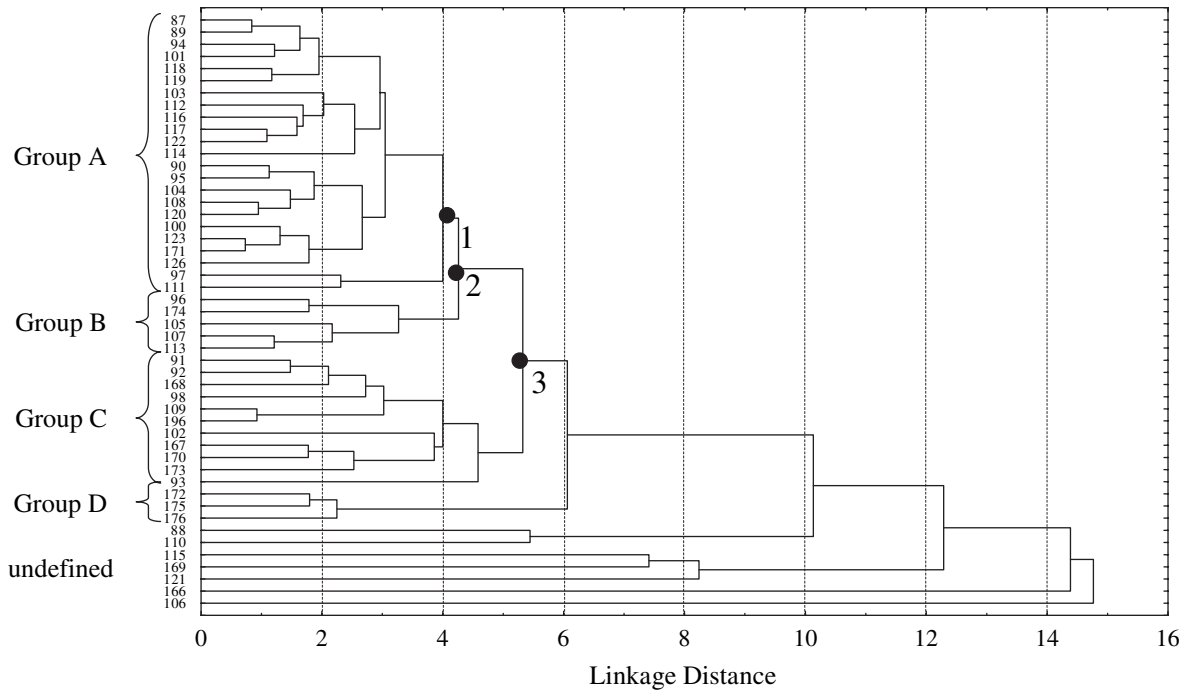


Fig. 2. Dendrogram of Cluster Analysis based on the stations χ^2 distance.

were *Abra ovata* (bivalve), *Heteromastus filiformis* (polychaete), *Idotea chelipes* (isopod), *Bittium reticulatum* (gastropod), *Carcinus maenas* (decapod), *Cereus pedunculatus* (anthozoa), *Gibbula umbilicalis* (gastropod), *Glycera* spp. (polychaete) and *Hydrobia ulvae*

(gastropod). Some of these species, like *H. ulvae* and *B. reticulatum* also showed marked variations in abundance between the different groups.

Group A was dominated by molluscs (Fig. 4a), particularly *Hydrobia ulvae* (Table 2), which ranged in

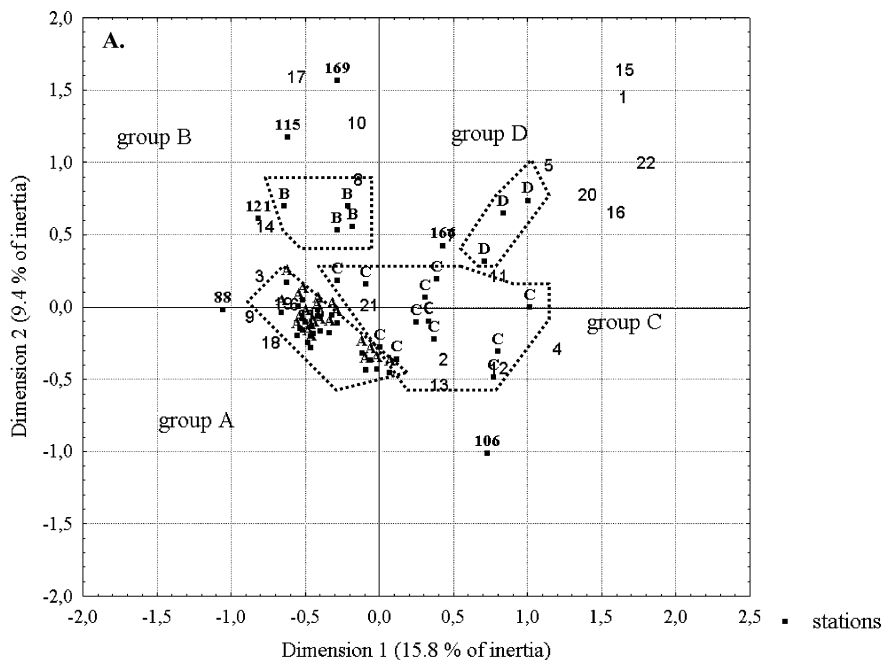


Fig. 3. Representation of groups of stations and species in the space of the first two dimensions of the Correspondence Analysis. Numbers indicated on the figures represent 'contributive' species (1: *Ampharete acutifrons*, 2: *Bittium reticulatum*, 3: Pyramidellidae, 4: *Clymenura clypeata*, 5: *Cyathura carinata*, 6: *Hydrobia ulvae*, 7: Chironomidae, 8: Dolichopodidae, 9: *Littorina littorea*, 10: *Manayunkia aestuarina*, 11: *Melinna palmata*, 12: *Myriochele oculata*, 13: *Nassarius reticulatus*, 14: Oligochaeta, 15: *Polycirrus* sp., 16: Paraonidae, 17: *Pygospio elegans*, 18: *Rissoa labiosa*, 19: *Ruditapes philippinarum*, 20: Syllidae, 21: *Tubificoides benedeni*, 22: *Zeuxo holdichi*).

Table 1
Main taxa contribution (%) to the inertia of each of the three dimensions of the Correspondence Analysis ((G): gastropod; (B): bivalve; (O): oligochaete; (P): polychaete; (I): isopod; (T): tanaid; (In): insect)

Dimension 1			
Negative coordinates	% Inertia axis		% Inertia axis
	1	Positive coordinates	
<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	12.7	Paraonidae (P)	6.9
<i>Littorina littorea</i> (G)	4.7	<i>Melinna palmata</i> (P)	6.8
<i>Ruditapes philippinarum</i> (B)	3.6	<i>Clymenura clypeata</i> (P)	4.6
Oligochaeta (O)	3.4	Syllidae (P)	4.0
<i>Rissoa labiosa</i> (G)	3.3	<i>Cyathura carinata</i> (I)	3.9
Pyramidellidae (G)	2.8	<i>Ampharete acutifrons</i> (P)	3.7
		<i>Zeuxo holdichi</i> (T)	2.6
		<i>Myriochele oculata</i> (P)	2.5
Dimension 2			
Negative coordinates	% Inertia axis		% Inertia axis
	2	Positive coordinates	
<i>Bittium reticulatum</i> (G)	3	<i>Pygospio elegans</i> (P)	26.5
		<i>Manayunkia aestuarina</i> (P)	11.6
		Dolichopodidae larvae (In)	4.3
		<i>Ampharete acutifrons</i> (P)	4.4
		<i>Cyathura carinata</i> (I)	4.1
		Chironomids larvae (In)	2.4
Dimension 3			
Negative coordinates	% Inertia axis		% Inertia axis
	3	Positive coordinates	
<i>Ampharete acutifrons</i> (P)	6.5	<i>Pygospio elegans</i> (P)	25.3
<i>Tubificoides benedeni</i> (O)	5.1	<i>Nassarius reticulatus</i> (G)	4
Paraonidae (P)	3.3		
<i>Polycirrus</i> sp. (P)	3.3		
Syllidae (P)	3.1		

abundance from 5678 to 35 144 individuals m^{-2} (mean abundance = 14 377 individuals m^{-2}). This gastropod represented 59% of mean total abundance. Among contributive and constant species, group A was also characterized by the high abundance of the periwinkle *Littorina littorea*, the manila clam *Ruditapes philippinarum*, the rissoid *Rissoa labiosa*, the gastropod *Bittium reticulatum* and of an unidentified pyramidellid species. Total species richness, which is dependent on the sampling size, was 89 in the 23 stations sampled. Mean species richness (27) was, however, significantly lower ($p < 0.001$) in this group than in groups C (39) and D (37) (Fig. 4b). Mean biomass was high (28 ± 15 g AFDW m^{-2}) due to the abundance of molluscs, and

particularly *H. ulvae* and *R. philippinarum* (Fig. 4c). In terms of trophic regimes, biomass was dominated by suspension feeders (mainly *R. philippinarum*) and grazers/deposit feeders (mainly *H. ulvae*) (Fig. 4d).

Group B was also dominated by *Hydrobia ulvae* (59% of total abundance) but with half the abundance (mean = 7404 individuals m^{-2}) of group A (Table 2). Other important contributive and constant species were *Pygospio elegans*, *Manayunkia aestuarina*, an undetermined oligochaete species, a pyramidellid species, *Littorina littorea* and *Ruditapes philippinarum*. Total species richness was lower than in group A (53 vs 89) but the number of investigated stations was also lower (5 vs 23). Mean species richness was similar than in group A (27). Biomass per zoological group or per trophic level was similar to group A with a mean biomass of 25 g AFDW m^{-2} (± 8).

Group C was dominated by *Tubificoides benedeni* (4599 individuals m^{-2} i.e. 33% of total abundance) (Table 2). It was also characterized by the abundance and constancy of four polychaetes, namely *Melinna palmata*, *Clymenura clypeata*, *Myriochele oculata* and *Pygospio elegans* (Table 2). Total abundances were lower than in stations from groups A and D but similar to that of group B (Fig. 4a). Total species richness was the highest of all groups (110 out of 10 stations). Mean species richness (39) was significantly higher (ANOVA, $p < 0.001$) in these stations than in groups A and B. This was mainly due to a more diversified annelid fauna (Fig. 4b). Biomasses were lower in this group (17 g AFDW $m^{-2} \pm 6$) and showed a different distribution than in the above described groups with a higher contribution of annelids (Fig. 4c). Although biomass was dominated by suspension feeders and grazers, a participation of more strict deposit feeders was significant (Fig. 4d).

Group D, which only included three stations, was dominated by *Tubificoides benedeni* with 33 085 individuals m^{-2} corresponding to 79% of total abundance (Table 2). This group was also characterized by the abundance and constancy of four polychaetes: *Ampharete acutifrons*, *Melinna palmata*, *Manayunkia aestuarina* and an undetermined Paraonidae; and by an isopod *Cyathura carinata* and chironomid larvae (Table 2). Despite a low number of stations, the total species richness was high (66) with a mean species richness of 37 (Fig. 4b). Biomass was high and dominated by annelids, as in group C. Partitioning of biomass was balanced between the six considered trophic levels (Fig. 4d).

Cluster Analysis (Fig. 2) indicated that seven stations could not be included in any group because of different faunal features. With the exception of station 88, all these stations harboured very low vegetation biomass in comparison to other (grouped) stations. Values of sea-grass leaves and below-ground parts ranged between 14 and 28 g DW m^{-2} and between 12 and 92 g DW m^{-2}

Table 2

List of species with their rank (based on abundance) in the identified group, the value of the Constancy index (%C) and mean abundance (\pm standard deviation (sd)) when the species was constant in the group or “c” when only common in the group

Species	Group A (23 stations)				Group B (5 stations)				Group C (10 stations)				Group D (3 stations)			
	Rank	%C	Mean	\pm sd	Rank	%C	Mean	\pm sd	Rank	%C	Mean	\pm sd	Rank	%C	Mean	\pm sd
<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	1	100	14377	7570	1	100	7404	9786	5	100	691	1080	11	100	211	116
<i>Tubificoides benedeni</i> (O)	2	100	7365	12 005	5	80	671	1079	1	100	4599	4779	1	100	33085	12 282
<i>Heteromastus filiformis</i> (P)	3	100	705	683	4	100	698	428	2	100	1777	1103	3	67	1059	939
<i>Abra ovata</i> (B)	4	96	343	402	6	100	584	661	3	100	1285	1719	2	100	1096	315
<i>Ruditapes philippinarum</i> (B)	5	91	141	161	17	80	44	58	36	60	20	39			–	
<i>Idotea chelipes</i> (Is)	6	96	130	133	7	100	278	254	12	90	230	216	7	100	633	675
<i>Aphelocheata marioni</i> (P)	7	65	124	280	38	40	c		7	100	283	207	14	100	74	17
<i>Bittium reticulatum</i> (G)	8	74	123	261	19	60	27	28	10	80	264	410	12	100	144	126
<i>Rissoa labiosa</i> (G)	9	83	119	160	32	40	11	19	50	40	c				–	
<i>Littorina littorea</i> (G)	10	91	101	162	14	60	53	95	55	30	c				–	
Nemertinea (N)	11	100	82	72	13	80	53	65	6	100	295	204	10	100	248	170
<i>Oligochaeta</i> (O)	12	48	c		8	60	213	394			–				–	
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> (A)	13	57	57	104	25	40	c		16	70	132	242			–	
<i>Melita palmata</i> (A)	14	78	56	78	26	80	16	13	32	60	31	68			–	
<i>Notomastus latericeus</i> (P)	15	61	52	100			–		18	30	c				–	
<i>Pyramidellidae</i> (G)	16	65	50	72	10	60	122	192			–				–	
<i>Chironomids larvae</i> (In)	17	35	c		21	60	24	37	9	70	275	345	8	100	826	555
<i>Streblospio shrubsolei</i> (P)	18	74	41	69	9	100	122	236	27	60	45	87			–	
<i>Acanthocardia aculeata</i> (B)	19	70	36	50	28	60	13	18	30	80	36	42			–	
<i>Periculodes longimanus</i> (A)	20	48	c		18	60	40	71	29	80	40	55			–	
<i>Gibbula umbilicalis</i> (G)	21	70	27	29	31	40	c	c	33	70	30	30	26	67	11	11
<i>Capitella capitata</i> (P)	22	61	25	37	22	40	c		13	80	196	268			–	
<i>Cereus pedunculatus</i> (An)	23	52	c		35	60	7	6	40	60	18	27	22	100	19	13
<i>Carcinus maenas</i> (D)	24	83	23	21	24	60	18	20	38	70	18	21	23	100	15	6
<i>Glycera</i> spp. (P)	25	61	20	22	23	60	18	20	17	90	104	71	18	67	48	42
<i>Phoronis psammophila</i> (Ph)	26	26	c				–		15	90	143	191			–	
<i>Loripes lacteus</i> (B)	27	52	15	20	36	40	c		26	60	47	92			–	
<i>Pseudopolydora antennata</i> (P)	28	30	c				–		46	50	c				–	
Anthozoa (An)	29	35	c		20	60	24	37	44	70	12	16	25	67	15	13
<i>Cerastoderma edule</i> (B)	30	48	c		30	40	c		35	60	27	37			–	
<i>Dolichopodidae larvae</i> (In)	31	35	c		12	100	67	46	31	40	c		20	33	c	
<i>Pygospio elegans</i> (P)	33	35	c		2	100	949	908	43	60	14	18			–	
<i>Manayunkia aestuarina</i> (P)			–		3	80	782	1613	19	40	81	212	15	100	52	53
<i>Melinna palmata</i> (P)			–		11	60	102	142	4	100	1219	746	5	100	704	268
<i>Hippolyte</i> sp. (juv.) (D)			–		27	40	c		25	60	52	80			–	
<i>Gammarus locusta</i> (A)			–		33	60	9	9	41	70	16	17			–	
<i>Iphinoe tenella</i> (Cu)			–		34	40	c		24	70	56	66			–	
<i>Paraonidae</i> (P)			–				–		8	40	c		4	100	326	228
<i>Clymenura clypeata</i> (P)			–				–		11	60	238	566			–	
<i>Myriochele oculata</i> (P)			–				–		14	60	172	229			–	
<i>Aonides oxycephala</i> (P)			–				–		20	90	73	75	27	67	c	
<i>Cyathura carinata</i> (Is)			–				–		21	50	c		9	100	296	205
<i>Euclymene oerstedii</i> (P)			–				–		37	60	20	49			–	
<i>Corophium insidiosum</i> (A)			–				–		39	60	18	28	16	100	52	45

Table 2 (continued)

Species	Group A (23 stations)			Group B (5 stations)			Group C (10 stations)			Group D (3 stations)		
	Rank	%C	Mean ± sd	Rank	%C	Mean ± sd	Rank	%C	Mean ± sd	Rank	%C	Mean ± sd
<i>Nassarius reticulatus</i> (G)	—	—	—	—	—	—	47	30	c	6	100	663
<i>Ampharete acutifrons</i> (P)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	67	52
<i>Polycirrus</i> sp. (P)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	100	130
Syllidae (P)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19	67	44
<i>Zeuxo holdichi</i> (Ta)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21	100	30
Porifera (Po)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Total number of species	89		53			110						60
Number of molluscs species	22		18			19						14
Number of annelids species	38		18			51						29
Number of crustaceans species	23		12			3						10
Number of other groups species	6		5			6						7

Species in bold are contributive species (as indicated by the Corresponding Analysis). Other species were only constant in one or more groups. "c" means that the species was only 'common' in the stations of the group. (G): gastropod; (B): bivalve; (O): oligochaete; (P): polychaete; (Is): isopod; (Ta): tanaid; (In): insect; (A): amphipod; (Cu): cumacean; (D): decapod; (Ph): phoronid; (Po): porifere; (N): nemert.

in these stations, respectively. In other stations, these values ranged between 28 and 322 g DW m⁻² (mean = 77 g DW m⁻²) for leaves and between 94 and 448 g DW m⁻² (mean = 233 g DW m⁻²) for below-ground parts.

3.4. Multiple Discriminant Analysis

Three discriminant functions (Fig. 5) separated the station groups (Table 3). The first discriminant function (Table 3) contributed to 76% of the inter-group separation. The most discriminating variable associated with this function was the distance to oceanic water (canonical correlation coefficient $R_c = 0.75$). This function mainly discriminated group A (9.8 km from oceanic water) (Table 4) from groups C and D (6.7 and 3.2 km, respectively) (Fig. 5). Group B was poorly discriminated by this function. The second discriminant function represented only 21% of inter-group discrimination and was not statistically significant ($p = 0.12$) (Table 3). However, this function was mainly correlated to distance to oceanic waters ($R_c = -0.602$), tidal level ($R_c = 0.602$) and *Zostera* below-ground parts ($R_c = 0.524$). This function opposed the centroids of groups C and D. Indeed, compared to stations of group D, stations of group C were characterized (Table 4) by their inner location (6.7 km vs 3.2 km from oceanic water), their lower tidal range (1.8 vs 2.4 m) and their lower *Zostera noltii* below-ground parts (271 vs 365 g DW m⁻²). Finally, the last discriminant function represented less than 3% of the discrimination and was not significant (not illustrated). Group B was thus poorly discriminated by the environmental and vegetation parameters used in the analysis.

4. Discussion

4.1. Structuring factors

In the present study, four distinct macrofaunal assemblages were characterized in this apparently homogeneous *Zostera noltii* meadow. Faunal assemblages of groups A (23 stations) and C (10 stations) constituted the two most representative aspects of the *Z. noltii* macrobenthic communities. They comprised 78% of stations when excluding non-grouped, poorly vegetated stations. Discrimination between both groups was mainly correlated to the distance from oceanic waters, as shown by the Multiple Discriminant Analysis. Stations of group A were mostly found in the inner part of the lagoon which is flooded by 'internal neritic waters' (Bouchet, 1993) with fluctuating salinity and temperatures (22–32, 1–25 °C, respectively). In contrast, stations of group C were found in more oceanic waters, namely 'median neritic waters' and 'external

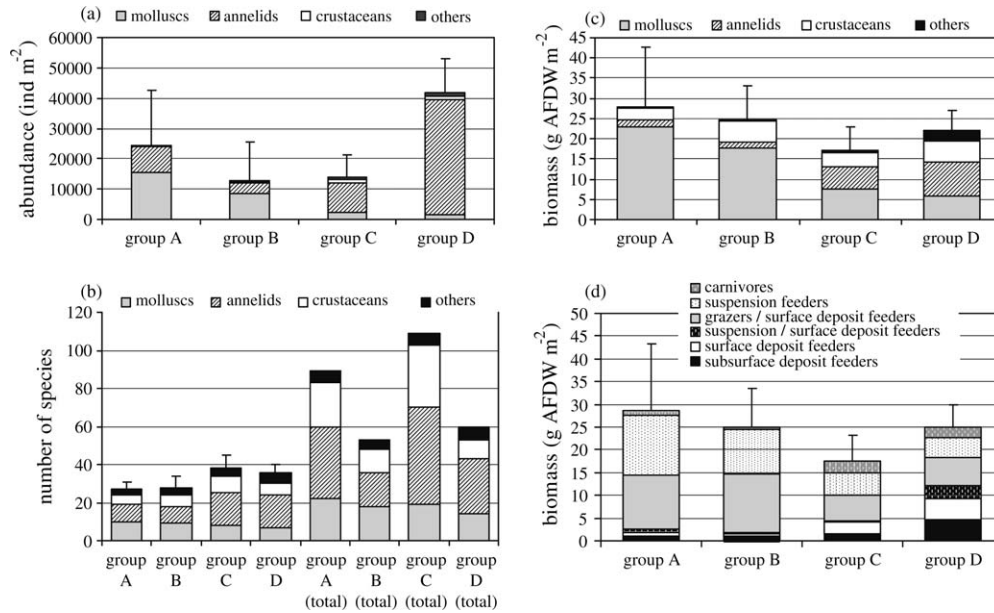


Fig. 4. (a) Mean abundance (individuals m^{-2}) \pm standard deviation per faunal group. (b) Number of species \pm standard deviation per zoological groups. The first (left) series of bars shows the mean species richness per group; the second series (right) shows the total number of species recorded in the group. (c) Mean biomass (g AFDW m^{-2}) \pm standard deviation per faunal group. (d) Mean biomass (g AFDW m^{-2}) \pm standard deviation per trophic level.

neritic waters' (Fig. 1) and at a lower tidal level. The faunal assemblage of group D could be considered as a particular aspect of the benthic community of group C in more oceanic waters ('external neritic waters') and with a higher content of *Z. noltii* below-ground parts. The last identified faunal assemblage (group B) was not correctly discriminated by the analysed environmental factors. Measured variables were not suffi-

cient to identify factors involved in the establishment of this assemblage.

With respect to the influence of water masses on the structure of *Zostera noltii* beds community, polychaete species richness showed a particularly clear decrease from oceanic stations (groups C and D, 51 and 29 species over 10 and 3 stations, respectively) toward inner, more brackish, stations (group A, 36 species over

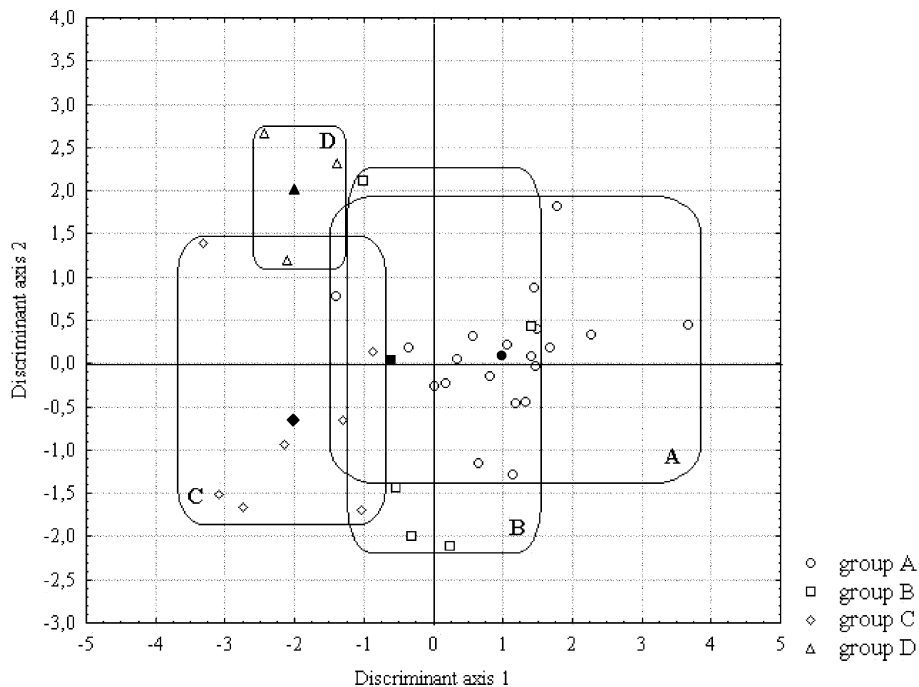


Fig. 5. Projection of stations (empty plots) and group's centroids (full plots) in the space of the first two discriminant axes.

Table 3
Summary of Multiple Discriminant Analysis of environmental variables among the four groups of stations

	Discriminant function 1	Discriminant function 2	Discriminant function 3
Eigenvalue	2.03	0.58	0.06
% Explained discrimination	75.8	21.7	2.5
Canonical correlation	0.818	0.607	0.247
Test of significance			
Chi-squared value	47.395	15.181	1.834
Degrees of freedom	18	10	4
Significance	***	ns	ns
Correlation variables-discriminant function			
Grain-size	-0.139	-0.192	-0.533
Silt and clay content	0.400	0.272	0.239
Distance to ocean	0.754	-0.602	-0.088
Tidal level	0.313	0.602	-0.120
Below-ground parts biomass	-0.439	0.524	-0.422
Above ground leaf biomass	0.111	0.241	-0.503

Significance is given as *p*-values (***: highly significant, $p < 0.001$; ns: non significant, $p > 0.05$).

23 stations). Most polychaete species, which were restricted to the more oceanic water masses were characterized by the absence or reduction of larval pelagic phase (*Melita palmata*, *Ampharete acutifrons*, *Clymenura clypeata*, *Manayunkia aestuarina* for species contributing to the groups' discrimination) (Wolff, 1973; Cazaux, 1981). In contrast, most species with wide-spread spatial distribution (i.e. species found in all groups) displayed longer pelagic phases (e.g. *Heteromastus filiformis*, *Glycera* spp., *Platynereis dumerilii*). Globally, this rarefaction of polychaete species from oceanic toward inner parts of the lagoon can be

correlated to the rarefaction of their larvae in the plankton (Cazaux, 1973; Marciano and Cazaux, 1994).

Sediment grain-size was similar in most stations and, consequently, did not play a significant role in the discrimination of faunal assemblages. The top 3 cm of sediment sampled in this study was mainly mud (mean grain-size = 33–59 μm , depending on group of stations) with high silt and clay content (mean = 57–75%, depending on group of stations).

Seagrass cover, expressed as dry biomass of seagrass leaves did not vary significantly between groups of stations. This factor had no influence on the structure of the four benthic communities. However, the particular fauna found in non-grouped stations with low seagrass cover and different sediment characteristics indicated that these two factors played an important role in the establishment of a different community. In other words, *Zostera noltii* meadows have a structuring effect on benthic communities when leaves' biomass exceeds 28 g DW m^{-2} which roughly correspond to less than 6000 shoots m^{-2} . These hypotheses should, however, be tested by sampling adjacent vegetation-free stations.

Factors potentially affecting the macrofauna of *Zostera* beds include: (1) life-span of the *Zostera* bed, i.e. annual or perennial vegetation; (2) tidal level; (3) structural characteristics of the macrophyte vegetation (leaves, rhizomes); (4) structural characteristics of the epiphyte vegetation; (5) presence of mats of algae between seagrass shoots; and (6) sediment characteristics (Jacobs and Huisman, 1982). These factors may interact with each other (e.g. effects of vegetation on the sediment characteristics). The present study showed that, in this perennial seagrass bed (Auby and Labourg, 1996), salinity and/or resulting horizontal stratification of waters is another key factor structuring the macrozoobenthic communities (mainly infauna and small, slowly motile, epifauna) of these beds, which should be taken into account when studying *Zostera noltii* beds

Table 4
Compilation of environmental and faunal parameters for each group (\pm standard deviation)

	Group A	Group B	Group C	Group D	ANOVA results (<i>p</i> -level)	Tukey test results
Distance to oceanic waters (km)	9.8 \pm 1.5	9.4 \pm 2.6	6.7 \pm 1.8	3.2 \pm 0.9	***	<u>A</u> <u>B</u> <u>C</u> <u>D</u>
Tidal level (m)	2.3 \pm 0.3	2.3 \pm 0.4	1.8 \pm 0.4	2.4 \pm 0.1	**	<u>A</u> <u>B</u> <u>D</u> <u>C</u>
<i>Zostera</i> below-ground parts (g DW m^{-2})	204 \pm 79	208 \pm 60	271 \pm 79	365 \pm 73	**	<u>A</u> <u>B</u> <u>C</u> <u>D</u>
<i>Zostera</i> leaves (g DW m^{-2})	75 \pm 39	56 \pm 101	85 \pm 17	98 \pm 31	ns	<u>A</u> <u>B</u> <u>C</u> <u>D</u>
%Silts & clays	75 \pm 14	73 \pm 14	57 \pm 19	67 \pm 11	ns	<u>A</u> <u>B</u> <u>C</u> <u>D</u>
Median grain size (μm)	39 \pm 48	33 \pm 13	59 \pm 40	35 \pm 17	*	<u>A</u> <u>B</u> <u>D</u> <u>C</u>
Mean total biomass	28 \pm 15	25 \pm 8	17 \pm 6	22 \pm 5	*	<u>A</u> <u>B</u> <u>D</u> <u>C</u>
Mean total abundance	24 384 \pm 18 339	12 638 \pm 12 757	13 753 \pm 7 623	41 826 \pm 11 182	**	<u>A</u> <u>D</u> <u>B</u> <u>C</u>
Mean species richness	27 \pm 4	27 \pm 6	39 \pm 7	37 \pm 4	***	<u>A</u> <u>B</u> <u>C</u> <u>D</u>

Results of Analysis of Variance comparing groups for each parameter are given as *p*-levels (***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: $p > 0.05$). Results of the subsequent Tukey test (means comparison) are illustrated by the underscoring of stations without significant difference for the tested parameter.

which occur along a wide range of both salinity and tidal levels.

4.2. Characteristics of the different faunal assemblages

The same 15 species were common or constant in each of the four defined groups. Amongst them, five species were always ranked in the 12 dominant species within each group: *Tubificoides benedeni* (oligochaete), *Heteromastus filiformis* (polychaete), *Hydrobia ulvae* (gastropod), *Abra ovata* (bivalve) and *Idotea chelipes* (isopod). However, the abundance of these species and of accompanying others allowed discrimination between different assemblages.

Group C stations were located in median and oceanic waters, at a relatively low tidal level compared to other stations. Consequently, these stations were those with the lowest constraint in terms of abiotic stress (moderate temperature and salinity fluctuations, low emersion rate) and would support the highest species richness (110), number of common or constant species (55). The community was dominated in terms of abundance and biomass by annelids. This dominance is unusual in *Zostera noltii* beds and characterizes oceanic situations, such as Roscoff (Jacobs and Huisman, 1982) (Table 5). In this high diversity meadow, total abundances were relatively low as predicted by intraspecific competition models (Menge and Sutherland, 1975; Connell, 1978). There are two particularly characteristic species (contributive and constant): *M. palmata* and *Clymenura clypeata*. Stations of group C, therefore, represented a favourable situation for *Z. noltii* benthic communities in terms of diversity and other groups could be considered as subcommunities undergoing different stresses.

The faunal assemblage of group A characterized the *Zostera noltii* beds situated in the inner part of the lagoon where the meadow was flooded by internal neritic waters (Bouchet, 1993). These brackish shallow waters are defined by important variations of temperatures and salinities. Fauna was dominated in terms of abundance and biomass by molluscs. This dominance was mainly due to *Hydrobia ulvae* and the Manila clam *Ruditapes philippinarum* reflecting the dominance in biomass of 'grazers/surface deposit feeders' and 'suspension feeders', respectively. This subcommunity undergoes temperature and salinity stresses. Logically, in an environment controlled by abiotic factors, less species survive (33 common or constant species, over a total of 53 species) (Menge and Sutherland, 1975). Consequently, species richness is low (mean = 27) and community is dominated by *H. ulvae* ($J' = 0.2$). Moreover, 31 (94%) of the 33 common and constant species of this group were also common or constant in group C.

The three stations of group D were situated in similar water mass as group C but were 60 cm higher in terms of tidal level. This represents a higher stress regarding

temperature variations and desiccation. Thus, the most opportunistic species dominate the fauna (*Tubificoides benedeni*, 33 085 individuals m^{-2}), species richness is high (comparable to that of group C) as well as abundance (41 826 individuals m^{-2}). Biomass per trophic group was more evenly distributed (Fig. 4d) between suspension feeders, mixed suspension-deposit feeders, epiphytes grazers, surface deposit feeders and subsurface deposit feeders.

4.3. Comparison with other *Zostera noltii* beds

Table 5 presents a compilation of published data on the macrobenthos of *Zostera noltii* beds. Compared to Auby who sampled the *Z. noltii* beds fauna in 1983, the present study confirms the almost complete disappearance of the local clam *Ruditapes decussatus* in 20 years after the introduction of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in the 1980s for commercial purposes (Bertignac et al., 2001). Since its introduction, the Manila clam has reached densities and biomass probably never attained by the former European species. The factors explaining the success of this species and the collapse of the previous one are not yet fully understood (Bertignac et al., 2001). Not enough data were available in order to draw conclusions on an eventual modification of the fauna of *Z. noltii* beds after the establishment of the Manila clam.

Differences are evident when comparing Arcachon's *Zostera noltii* macrobenthic communities with other *Z. noltii* beds (Table 5). Firstly, abundances (excluding *Hydrobia ulvae*) recorded in this study were almost five times higher compared to other sites with the exception of the Roscoff area (Jacobs and Huisman, 1982) and, perhaps (given that data were not precise enough) in the Krabenkreek (Jacobs et al., 1983). Despite higher faunal densities, biomass values recorded in this work were average compared to other published data (Table 5). Comparison of mean species richness was difficult because of different core-dimensions, number of replicates, sieving mesh sizes, scale of the sampled zones, and number of sampling sites selected by different authors. However, considering the relative small size of the corer used in this study and the number of species recorded therein, the *Z. noltii* beds of Arcachon bay harboured a high number of different species (137). The less diverse *Z. noltii* beds reported in the different studies are in the northern latitudes, where the seagrass is annual (Reise et al., 1994) or shows large annual fluctuations due to the grazing pressure by migrating seabirds (Jacobs et al., 1983).

Concerning species composition of the *Zostera noltii* beds, some comparable trends could be deduced. Firstly, the dominant taxa were, especially in the brackish area, small grazing molluscs such as *Hydrobia ulvae* in North sea and Atlantic areas (Jacobs and Huisman, 1982; Denis, 1983; Jacobs et al., 1983; Reise, 1985; Castel et al.,

Table 5
Compilation of data from published studies on the macrofauna of *Zostera noltii* beds

Site	Abundance (ind m ⁻²)	Biomass (g AFDW m ⁻²)	Mean species richness	Sample size (m ²)	Mesh size (mm)	% Molluscs	% Annelids	Type of bed	Salinity range	Source
Koenigshafen (North sea) island of Sylt	51 733	64.2	14	0.1	1	98	1.9	a	26–32	Reise et al., 1994
Koenigshafen (North sea)	nd	30	nd	nd	nd	nd	nd	a	26–32	Asmus and Asmus, 1985
Koenigshafen (North sea) island of Sylt	53 097	nd	32	0.16	0.25–1	53	45	a	26–32	Reise, 1985
Krabenkreek (North sea) High level	17 998	14.8	15	0.09	0.5	nd	nd	a-p	24–27	Jacobs et al., 1983
Krabenkreek (North sea) Low level	22 545	20.1	23	0.09	0.5	nd	nd	a-p	24–27	Jacobs et al., 1983
Roscoff (English channel) High level on mud	18 810	nd	21	0.15	0.5	34	63	p	35	Jacobs and Huisman, 1982
Roscoff (English channel) High level on coarse sands	7152	nd	16	0.15	0.5	6	91	p	35	Jacobs and Huisman, 1982
Roscoff (English channel) Low level on fine sands	8462	nd	25	0.15	0.5	2	94	p	35	Jacobs and Huisman, 1982
Morbihan gulf (Atlantic)	7271	nd	16	0.021	1	63	10	p	25–36	Denis, 1983 (modified)
Arcachon bay (Atlantic)	54 000	7–15	26–46	0.04	0.5	80	12	p	34–35	Bachelet et al., 2000
Arcachon bay (Atlantic)	23 445	21	nd	0.067	1	3.5	92	p	27–33	Auby, pers. comm.
Arcachon bay (Atlantic)	34 880	21	nd	0.067	1	3	86.4	p	34–35	Auby, pers. comm.
Arcachon bay (Atlantic)	24 474	9	nd	0.067	1	19	76.5	p	27–33	Auby, pers. comm.
Arcachon bay (Atlantic)	11 802	15	nd	0.067	1	93	5.5	p	27–33	Auby, pers. comm.
Arcachon bay (Atlantic)	55 825	22.3 (DW)	nd	0.067	0.5	1	93	p	27–33	Castel et al., 1989
Arcachon bay (Atlantic)	68 012	18.6 (DW)	nd	0.067	0.5	30	43	p	27–33	Castel et al., 1989
Arcachon bay (Atlantic) Group A	24 384	28	27	0.045	1	63	35	p	22–32	this study
Arcachon bay (Atlantic) Group B	12 638	25	27	0.045	1	66	29	p	nd	this study
Arcachon bay (Atlantic) Group C	13 753	17	39	0.045	1	18	70	p	27–33	this study
Arcachon bay (Atlantic) Group D	41 826	22	37	0.045	1	4	91	p	34–35	this study
Ria Formosa (Atlantic)	4300	16.4	24	0.22–0.26	1	nd	nd	p	35–36	Sprung, 1994
Brusc bay (Mediterranean sea)	3208	nd	27	0.27	1.8	48	35	p	nd	True-Schlentz, 1965
Venice lagoon (Adriatic sea)	4018	36.9	30	0.12	1	68	22	p	28–34	Sfriso et al., 2001

Percentage of molluscs and annelids are based on abundances. The type of bed is termed 'a' for annual form of *Zostera noltii*, 'a-p' for perennial form of *Zostera noltii* but high seasonal variations of vegetation coverage and 'p' for perennial form of *Zostera noltii*. The term 'nd' means no available data. (DW: dry weight). Percentage of annelids and molluscs are given as a function of abundance.

1989; Reise et al., 1994; Bachelet et al., 2000), *Rissostronia membranacea* or *H. ulvae* in Morbihan gulf (Denis, 1983) or *Bittium reticulatum* in Venice lagoon (Sfriso et al., 2001). A noticeable exception was the Brusca bay (Mediterranean sea) (True-Schlenz, 1965). However, the author used a 1.8-mm mesh-size which may have underestimated the presence of small gastropods. This author found a significant abundance of another grazing gastropod *Cerithium vulgatum*. The importance of these grazing gastropods in terms of abundance and biomass suggests the importance of the grazing food chain in these tidal flats, as also shown by Asmus and Asmus (1985) in the northern Wadden sea intertidal communities. Generally, the dominance of the molluscs over annelids was a common pattern in these brackish areas when numerical dominance of annelids seemed to characterize the more oceanic waters (Table 5).

Acknowledgements

Authors are indebted to P. Lebleu for his highly valuable help during the sampling period. We are very grateful to O. Weber and G. Chabaud from the Geology and Oceanography Department (UMR 5805, University of Bordeaux 1/CNRS) for the use of the Malvern Master Sizer device. We also wish to thank our sailor P. Marraco as well as P. Rouillon, S. Lancelevé, N. Mercier, C. Escaravage for their help in the sorting of samples, G. Bachelet for his help during identification and, finally, I. Auby for her advice and the quality of her former work. This study was financially supported by the 'Syndicat Intercommunal du Bassin d'Arcachon' (SIBA). This work is part of Hugues Blanchet's PhD thesis financed by the 'Association Nationale pour la Recherche et la Technologie' and by the SIBA. Authors wish to thank G.J. Edgar and an anonymous referee for reviewing the original manuscript and providing useful suggestions.

References

- Asmus, H., Asmus, R., 1985. The importance of grazing food chain for energy flow and production in the three intertidal sand bottom communities of the northern Wadden Sea. *Helgolander Marine Research* 39, 273–301.
- Auby, I., Labourg, P.-J., 1996. Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem in the Bay of Arcachon (France). *Journal of Sea Research* 35, 269–277.
- Bachelet, G., 1985. Influence de la maille de tamisage sur les estimations d'abondance des stades juvéniles du macrobenthos marin. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 301, 795–798.
- Bachelet, G., de Montaudouin, X., Auby, I., Labourg, P.-J., 2000. Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *ICES Journal of Marine Science* 57, 1495–1506.
- Bertignac, M., Auby, I., Foucard, J., Martin, S., de Montaudouin, X., Sauriau, P.-G., 2001. Evaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon. Ifremer report n° 00/1213747/N, Ifremer, Issy-les-Moulineaux, pp. 1–35.
- Bouchet, J.-M., 1993. Stratifications, fronts halins dans une lagune mésotidale (Bassin d'Arcachon—France). In: Sorbe, J.-C., Joueaneau, J.-M. (Eds.), 3e Colloque International d'Océanographie du Golfe de Gascogne. Station Marine d'Arcachon, Arcachon, pp. 33–39.
- Boström, C., Bonsdorff, E., 1997. Community structure and spatial variation of benthic invertebrates associated with *Zostera marina* (L.) beds in the northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research* 37, 153–166.
- Castel, J., Labourg, P.-J., Escaravage, V., Auby, I., Garcia, M.E., 1989. Influence of seagrass beds and oyster park on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 28, 71–85.
- Cazaux, C., 1973. Cycle et distribution des larves de polychètes; caractères du méroplancton des différents types de masses d'eaux du Bassin d'Arcachon. *Bulletin d'Ecologie* 4, 257–275.
- Cazaux, C., 1981. Evolution et adaptation larvaires chez les polychètes. *Océanis* 7, 43–77.
- Cochran, W.G., 1977. *Sampling Techniques*. J. Wiley & Sons, New York, 428 pp.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1303–1309.
- Connolly, R.M., 1997. Differences in composition of small, motile invertebrates assemblages from seagrass and unvegetated habitats in a southern Australian estuary. *Hydrobiologia* 346, 137–148.
- Dajoz, R., 1971. *Précis d'Ecologie*. Dunod, Paris, 434 pp.
- Denis, P., 1983. La macrofaune benthique des vasières du bassin oriental du Golfe de Morbihan. *Cahiers de Biologie Marine* 24, 257–268.
- Duffy, J.E., Richardson, J.P., Canuel, E.A., 2003. Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecology Letters* 6, 637–645.
- Edgar, G.J., 1990. The influence of plant structure on the species richness, biomass and secondary production of macrofaunal assemblages associated with Western Australian seagrass beds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 137, 215–240.
- Edgar, G.J., 1992. Patterns of colonization of mobile epifauna in a Western Australian seagrass bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 157, 225–246.
- Edgar, G.J., 1999. Experimental analysis of structural versus trophic importance of seagrass beds. I. Effects on macrofaunal and meiofaunal invertebrates. *Vie Milieu* 49, 239–248.
- Fenchel, T., 1977. Aspects of the decomposition of seagrasses. In: McRoy, C.P., Helfferich, C. (Eds.), *Seagrass Ecosystems—a Scientific Perspective*. Marcel Dekker, Inc, New York, pp. 123–145.
- Fonseca, M.S., Fisher, J.S., 1986. A comparison of canopy friction and sediment movement between four species of seagrass with reference to their ecology and restoration. *Marine Ecology Progress Series* 29, 15–22.
- Heck, K.L., Able, K.W., Fahay, M.P., Roman, C.T., 1989. Fishes and decapod crustaceans of Cape Cod eelgrass meadows: species composition, seasonal abundance patterns and comparison with unvegetated substrates. *Estuaries* 12, 59–65.
- Jacobs, R.P.W.M., Huisman, W.H.T., 1982. Macrobenthos of some *Zostera* beds in the vicinity of Roscoff (France) with special reference to relations with community structure and environmental factors. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen C85*, 335–356.
- Jacobs, R.P.W.M., Hegger, H.H., Ras-Willems, A., 1983. Seasonal variations in the structure of a *Zostera* community on tidal flats in the SW Netherlands, with special reference to the benthic fauna.

- Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen C86, 347–375.
- Kikuchi, T., 1980. Faunal relationships in temperate seagrass beds. In: Phillips, C.P., McRoy, C.P. (Eds.), *Handbook of Seagrass Biology: an Ecosystem Perspective*. Garland STPM Press, New York, pp. 153–172.
- Legendre, L., Legendre, P., 1984. *Ecologie numérique. I. Le traitement multiple des données écologiques*. Masson & Presse de l'Université du Québec, Paris, 260 pp.
- Marcano, G., Cazaux, C., 1994. Influence de l'advection tidale sur la distribution des larves d'annélides polychètes dans les chenaux du Bassin d'Arcachon. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 119, 263–273.
- Menge, B.A., Sutherland, J.P., 1975. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *The American Naturalist* 110, 351–369.
- van Montfrans, J., Wetzel, R.L., Orth, R.J., 1984. Epiphyte–grazer relationships in seagrass meadows: consequences for seagrass growth and production. *Estuaries* 7, 289–309.
- Orth, R.J., Heck, K.L.J., van Montfrans, J., 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator–prey relationships. *Estuaries* 7, 339–350.
- Paula, J., Fidalgo e Costa, P., Gove, D., 2001. Patterns of abundance of seagrasses and associated infaunal communities at Inhaca Island, Mozambique. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53, 307–318.
- Pihl, L., 1986. Exposure, vegetation and sediment as primary factors for mobile epibenthic faunal community structure and production in shallow marine soft bottom areas. *Netherlands Journal of Sea Research* 20, 75–83.
- Rasmussen, E., 1977. The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its effects on environmental factors and fauna. In: McRoy, C.P., Helfferich, C. (Eds.), *Seagrass Ecosystems—a Scientific Perspective*. Marcel Dekker, Inc, New York, pp. 1–51.
- Reise, K., 1978. Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. *Helgoländer Wissenschaft Meeresuntersuchungen* 31, 55–101.
- Reise, K., 1985. *Tidal Flat Ecology*. Springer Verlag, Berlin, 199 pp.
- Reise, K., Herre, E., Sturm, M., 1994. Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 48, 201–215.
- Schneider, F.I., Mann, K.H., 1991a. Species specific relationships of invertebrates to vegetation in a seagrass bed. I. Correlational studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 145, 101–117.
- Schneider, F.I., Mann, K.H., 1991b. Species specific relationships of invertebrates to vegetation in a seagrass bed. II. Experiments on the importance of macrophyte shape, epiphyte cover and predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 145, 119–139.
- Sfriso, A., Birkemeyer, T., Ghetti, P.F., 2001. Benthic macrofauna changes in areas of Venice lagoon populated by seagrasses or seaweeds. *Marine Environmental Research* 52, 323–349.
- Sprung, M., 1994. Macrobenthic secondary production in the intertidal zone of the Ria Formosa—a Lagoon in Southern Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 38, 539–558.
- Stoner, A.W., 1980. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bulletin of Marine Science* 30, 537–551.
- True-Schlenz, R., 1965. Données sur les peuplements des sédiments à petites phanérogames marines (*Zostera nana* Roth et *Cymodocea nodosa* Ascherson) comparés à ceux des habitats voisins dépourvus de végétation. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* 39, 95–125.
- Webster, P.J., Rowden, A.A., Attrill, M.J., 1998. Effect of shoot density on the infaunal macro-invertebrate community within *Zostera marina* seagrass bed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47, 351–357.
- Wolff, W.J., 1973. The estuary as a habitat: an analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zoologische Verhandlungen* 126, 1–242.

ANNEXE 2

Liste des taxons récoltés au cours de l'étude.

Cette liste comprend les taxons identifiés *a priori*, cependant, le mauvais état de certains organismes, l'impossibilité de déterminer certaines espèces après conservation et coloration et les difficultés liées à l'identification de certains groupes en révision induit des incertitudes dans la détermination. Aussi, pour certaines espèces, l'incertitude liée à leur détermination a été précisée par une astérisque (*). De même, certaines espèces correspondent plutôt à un complexe d'espèces dont les caractéristiques morphologiques sont très proches, elles sont indiquées par le terme « comp. ». Les 4 espèces nouvelles pour la faune du Bassin d'Arcachon par rapport au recensement réalisé par Bachelet (données non publiées) sont également indiquées (nouv.). Le groupe trophique de chaque espèce est mentionné dans la colonne suivante (ds : déposivore sélectif, dns : déposivore non sélectif, c : carnivore, s : suspensivore, n : nécrophage, b : brouteur, s* : espèce commensale considérée comme suspensivore). Enfin, la dernière colonne indique à quelle unité fonctionnelle du modèle chaque espèce a été affectée (d : déposivores, s : suspensivores, c : carnivores, huîtres cult./sauv. : huîtres cultivées et huîtres sauvages).

espèces	note	Groupe trophique	unité fonctionnelle du modèle
Annelida			
Polychaeta			
Ampharetidae			
<i>Alkmaria romijni</i> Horst, 1919		ds	d
<i>Ampharete acutifrons</i> (Grube, 1860)		ds	d
<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870		ds	d
Aphroditidae			
espèce indéterminée		c	c
Arabellidae			
<i>Arabella iricolor</i> (Montagu, 1804)		c	c
Arenicolidae			
<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)		ds	d
Capitellidae			
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	comp.	dns	d
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)		dns	d
<i>Mediomastus fragilis</i> Rasmussen, 1973		dns	d
<i>Notomastus latericeus</i> M. Sars, 1856		dns	d
Cirratulidae			
<i>Aphelochaeta</i> (= <i>Tharyx</i>) <i>marioni</i> (de Saint Joseph, 1894)		ds	d
<i>Caulleriella</i> sp.		ds	d
<i>Cirriformia</i> (= <i>Audouinia</i>) <i>tentaculata</i> (Montagu, 1808)		ds	d
<i>Cirratulus cirratus</i> (O.F. Müller, 1776)		ds	d
Cossuridae			
<i>Cossura pygodactylata</i> Jones, 1956		dns	d
Dorvilleidae			
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)		ds	d
Eunicidae			
<i>Eunice vittata</i> (Delle Chiaje, 1828)		c	c
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & Milne-Edwards, 1833		c	c
<i>Marphysa bellii</i> (Audouin & Milne-Edwards, 1833)		c	c
<i>Marphysa sanguinea</i> (Montagu, 1815)		c	c
<i>Nematonereis unicornis</i> (Grube, 1840)		c	c
Glyceridae			
<i>Glycera</i> spp.		c	c
Goniadidae			
<i>Goniada emerita</i> Audouin & Milne-Edwards, 1833		c	c
Hesionidae			
espèce(s) indéterminée(s)		c	c
Lumbrineridae			
<i>Lumbrineris latreilli</i> Audouin & Milne-Edwards, 1834		b	d
autre <i>Lumbrineris</i> sp.		c	c
Magelonidae			
<i>Magelona filiformis</i> Wilson, 1959		ds	d
<i>Magelona mirabilis</i> (Johnston, 1865)		ds	d
Maldanidae			
<i>Clymenura clypeata</i> (de Saint-Joseph, 1894)		dns	d
<i>Euclymene collaris</i> (Claparède, 1870)		dns	d
<i>Euclymene oerstedii</i> (Claparède, 1863)		dns	d
<i>Praxillella affinis</i> (Sars, 1872)		dns	d
Nephtyidae			
<i>Nephtys cirrosa</i> Ehlers, 1868		c	c
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny, 1818		c	c
<i>Nephtys incisa</i> Malmgren, 1865		c	c
<i>Nephtys longosetosa</i> Oersted, 1842		c	c

Nereididae			
	<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776)	c	c
	<i>Platynereis dumerilii</i> Audouin & Milne Edwards, 1833	b	d
Onuphidae			
	<i>Diopatra neapolitana</i> Delle Chiaje, 1841	c	c
Opheliidae			
	<i>Ophelia bicornis</i> Savigny, 1818	dns	d
	<i>Ophelia neglecta</i> Schneider, 1887	dns	d
	<i>Ophelia rathkei</i> McIntosh, 1908	dns	d
	<i>Travisia forbesii</i> Johnston, 1840	nouv. dns	d
Orbiniidae			
	<i>Phylofoetida</i> (Claparède, 1868)	dns	d
	<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)	dns	d
Oweniidae			
	<i>Myriochele oculata</i> (Zachs, 1923)	ds	d
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje, 1842	ds	d
Paraonidae			
	<i>Paradoneis armata</i> Glémarec, 1966	ds	d
	espèce indéterminée	ds	d
Pectinariidae			
	<i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren, 1866)	dns	d
Phyllodocidae			
	<i>Eteone barbata</i> (Malmgren, 1865)	c	c
	<i>Eteone longa</i> (Fabricius, 1780)	c	c
	autre <i>Eteone</i> sp.	c	c
	<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	c	c
	<i>Phyllodoce lineata</i> (Claparède, 1870)	c	c
	<i>Phyllodoce longipes</i> Kinberg, 1866	c	c
	<i>Phyllodoce mucosa</i> Oersted, 1843	c	c
	autre <i>Phyllodoce</i> sp.	c	c
Pilargidae			
	<i>Pilargis verrucosa</i> de Saint Joseph, 1899	c	c
Poecilochaetidae			
	<i>Poecilochaetus serpens</i> Allen, 1904	dns	d
Polynoidae			
	<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	c	c
	<i>Lepidonotus clava</i> (Montagu, 1808)	c	c
Sabellariidae			
	<i>Sabellaria alveolata</i> (Linnaeus, 1767)	s	s
	<i>Sabellaria spinulosa</i> Leuckart, 1849	s	s
Sabellidae			
	<i>Manayunkia aestuarina</i> (Bourne, 1883)	ds	d
Saccocirridae			
	<i>Saccocirrus</i> sp.		
Serpulidae			
	<i>Pomatoceros triqueter</i> (Linnaeus, 1767)	s	s
	espèce(s) indéterminée(s)	s	s
Sigalionidae			
	<i>Sigalion mathildae</i> Audouin & Milne-Edwards in Cuvier, 1830	c	c
	<i>Sigalion squamosus</i> (Delle Chiaje, 1830)	c	c
	<i>Sthenelais boa</i> (Johnston, 1833)	c	c
Spionidae			
	<i>Aonides oxycephala</i> (M. Sars, 1862)	ds	d
	<i>Aonides paucibranchiata</i> Southern, 1914	ds	d
	<i>Boccardia</i> sp.	*	d
	<i>Malacoceros fuliginosus</i> (Claparède, 1868)	ds	d

<i>Microspio mecznikowianus</i> (Claparède, 1870)		ds	d
<i>Polydora</i> sp.		ds	d
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883		ds	d
<i>Prionospio malmgreni</i> Claparède, 1870		ds	d
<i>Prionospio steenstrupi</i> Malmgren, 1867		ds	d
<i>Pseudopolydora antennata</i> (Claparède, 1868)		ds	d
<i>Pseudopolydora paucibranchiata</i> (Okuda, 1937)		ds	d
<i>Pseudopolydora pulchra</i> (Carazzi, 1895)		ds	d
<i>Pseudopolydora</i> sp.		ds	d
<i>Pygospio elegans</i> Claparède, 1863		ds	d
<i>Scolelepis</i> sp.		ds	d
<i>Scolelepis squamata</i> (O.F. Müller, 1789)		ds	d
<i>Spio decoratus</i> Bobretzky, 1871		ds	d
<i>Spiophanes bombyx</i> (Claparède, 1870)		ds	d
<i>Streblospio shrubsolii</i> (Buchanan, 1890)		ds	d
Spirorbidae			
<i>Spirorbis</i> sp.		s	s
Syllidae			
<i>Syllis</i> sp.		c	c
espèce(s) indéterminée(s)		c	c
Terebellidae			
<i>Amphitrite edwardsi</i> (Quatrefages, 1865)		ds	d
<i>Lanice conchilega</i> (Pallas, 1766)		ds	d
<i>Terebella lapidaria</i> Linnaeus, 1767		ds	d
<i>Polycirrus</i> sp.		ds	d
<i>Terebellides stroemi</i> Sars, 1835		ds	d
<i>Thelepus setosus</i> (Quatrefages, 1865)	nouv.	ds	d
espèce(s) indéterminée(s)		ds	d
Oligochaeta			
espèce(s) indéterminée(s)		dns	d
Tubificidae			
<i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)	comp.	dns	d

espèces	note	Groupe trophique	Unité fonctionnelle du modèle
ARTHROPODA			
Crustacea			
Cirripedia			
espèce indéterminée		s	s
Sessilia			
Balanomorpha			
Archaeobalanidae			
<i>Elminius modestus</i> Darwin, 1854		s	s
Malacostraca			
Phyllocarida			
Nebaliacea			
<i>Nebalia</i> sp.		ds	d
Eumalacostraca			
Mysidacea			
Mysidae			
<i>Gastrosaccus spinifer</i> (Goës, 1864)		c	c
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (van Beneden, 1861)		c	c
<i>Paramysis bacescoi</i> Labat, 1953		c	c
<i>Praunus flexuosus</i> (Müller, 1776)		c	c
Cumacea			
Bodotriidae			
<i>Iphinoe</i> sp.		ds	d
<i>Bodotria</i> sp.		ds	d
Diastylidae			
<i>Diastylis rugosa</i> Sars, 1865		ds	d
Amphipoda			
Caprellidea			
Caprellidae			
<i>Caprella linearis</i> Linnaeus, 1767		ds	d
Pariambidae			
<i>Pariambus typicus</i> (Krøyer, 1844)		ds	d
Phtisicidae			
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1749		ds	d
Gammaridae			
Ampeliscidae			
<i>Ampelisca brevicornis</i> (Costa, 1853)		ds	d
Amphilochidae			
<i>Amphilochus neapolitanus</i> Della Valle, 1893		ds	d
Ampithoidae			
<i>Ampithoe gammaroides</i> (Bate, 1856)		ds	d
Aoridae			
espèce(s) indéterminée(s)		ds	d
<i>Aora gracilis</i> (Bate, 1857)		ds	d
<i>Aora typica</i> Krøyer, 1845		ds	d
<i>Microdeutopus anomalus</i> (Rathke, 1843)		b	d
<i>Microdeutopus damnoniensis</i> (Bate, 1856)		b	d
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853		b	d
Colomastigidae			
<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1864	nouv.	ds	d
Corophiidae			
espèce(s) indéterminée(s)			
<i>Corophium acutum</i> Chevreux, 1908		s	s
<i>Corophium arenarium</i> Crawford, 1937		s	s

<i>Corophium insidiosum</i> Crawford, 1937		s	s
<i>Corophium sextonae</i> Crawford, 1937		s	s
<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766)		s	s
<i>Siphonoecetes sabatieri</i> de Rouville, 1894		ds	d
Dexaminidae			
<i>Atylus guttatus</i> (Costa, 1851)		ds	d
<i>Atylus swammerdami</i> (Milne-Edwards, 1830)		ds	d
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)		ds	d
Eusiridae			
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)		ds	d
<i>Apherusa ovalipes</i> Norman & Scott, 1906		ds	d
Gammaridae			
<i>Gammarus locusta</i> (Linnaeus, 1758)	comp.	b	d
Haustoriidae			
<i>Haustorius arenarius</i> (Slabber, 1767)		ds	d
Hyalidae			
<i>Parhyale explorator</i> Arresti, 1989		ds	d
Isaeidae			
<i>Gammaropsis maculata</i> (Johnston, 1828)		ds	d
<i>Megamphopus cornutus</i> Norman, 1869		ds	d
Ischyroceridae			
<i>Erichtonius difformis</i> Milne-Edwards, 1830		ds	d
<i>Jassa</i> sp.		ds	d
Leucothoidae			
<i>Leucothoe incisa</i> Robertson, 1892		ds	d
Lysianassidae			
<i>Hippomedon denticulatus</i> (Bate, 1857)		ds	d
<i>Paracentromedon crenulatum</i> Chevreux, 1900		ds	d
Megaluropidae			
<i>Megaluropus agilis</i> Hoeck, 1889		ds	d
Melitidae			
<i>Abludomelita obtusata</i> (Montagu, 1813)		ds	d
<i>Cheirocratus sundevalli</i> (Rathke, 1843)		ds	d
<i>Gammarella fucicola</i> (Leach, 1814)		ds	d
<i>Maera grossimana</i> (Montagu, 1808)	nouv.	ds	d
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)		ds	d
Oedicerotidae			
<i>Perioculodes longimanus</i> (Bate & Westwood, 1868)		ds	d
<i>Pontocrates arenarius</i> (Bate, 1858)		ds	d
Pontoporeiidae			
<i>Bathyporeia elegans</i> Watkin, 1938		ds	d
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (Bate, 1857)		ds	d
<i>Bathyporeia pelagica</i> (Bate, 1856)		ds	d
<i>Bathyporeia pilosa</i> Lindström, 1855		ds	d
<i>Bathyporeia sarsi</i> Watkin, 1938		ds	d
Stenothoidae			
<i>Stenothoe marina</i> (Bate, 1856)		ds	d
Urothoidae			
<i>Urothoe grimaldii</i> Chevreux, 1895		ds	d
<i>Urothoe pulchella</i> (Costa, 1853)		ds	d
Isopoda			
Anthuridea			
Anthuridae			
<i>Cyathura carinata</i> (Krøyer, 1847)		ds	d
Asellota			
Janiridae			

<i>Janira maculosa</i> Leach, 1814	ds	d
Flabellifera		
Cirolanidae		
<i>Eurydice pulchra</i> Leach, 1815	ds	d
<i>Eurydice spinigera</i> Hansen, 1890	ds	d
Sphaeromatidae		
<i>Lekanesphaera</i> sp.	ds	d
<i>Lekanesphaera monodi</i> (Arcangeli, 1934)	ds	d
Valvifera		
Idoteidae		
<i>Idotea chelipes</i> (Pallas, 1766)	b	d
<i>Idotea linearis</i> (Linnaeus, 1766)	ds	d
Tanaidacea		
Apseudomorpha		
Apseudidae		
<i>Apseudes latreillii</i> (Milne-Edwards, 1828)	ds	d
Tanaidomorpha		
Tanaidae		
<i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826)	ds	d
<i>Zeuxo holdichi</i> Bamber, 1990	ds	d
Decapoda		
Pleocyemata		
Caridea		
Hippolytidae		
<i>Hippolyte longirostris</i> (Czerniavsky, 1868)	c	c
<i>Hippolyte varians</i> Leach, 1814	c	c
<i>autre Hippolyte</i> sp.	c	c
Alpheidae		
<i>Athanas nitescens</i> (Leach, 1814)	c	c
Processidae		
<i>Processa edulis</i> (Risso, 1816)	c	c
Palaemonidae		
<i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1837	c	c
Crangonidae		
<i>Crangon crangon</i> (Linnaeus, 1758)	c	c
<i>Philocheras fasciatus</i> (Risso, 1816)	c	c
<i>Philocheras trispinosus</i> (Hailstone, 1835)	c	c
Thalassinidea		
Callianassidae		
<i>Callianassa subterranea</i> Petagna, 1792	s	s
Upogebiidae		
<i>Upogebia pusilla</i> (Montagu, 1808)	s	s
Anomura		
Diogenidae		
<i>Clibanarius erythropus</i> (Latreille, 1818)	c	c
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	c	c
Porcellanidae		
<i>Pisidia longicornis</i> (Linnaeus, 1767)	c	c
<i>Porcellana platycheles</i> (Pennant, 1777)	c	c
Brachyura		
Majidae		
<i>Macropodia rostrata</i> (Linnaeus, 1761)	c	c
<i>Pisa armata</i> (Latreille, 1803)	c	c
Atelecyclidae		
<i>Atelecyclus undecimdentatus</i> (Herbst, 1793)	c	c
Portunidae		

<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)	c	c
<i>Liocarcinus arcuatus</i> (Leach, 1814)	c	c
<i>Liocarcinus holsatus</i> (Fabricius, 1798)	c	c
<i>Portumnus latipes</i> (Pennant, 1777)	c	c
Pilumnidae		
<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus, 1761)	c	c
Grapsidae		
<i>Hemigrapsus penicillatus</i> (De Haan, 1835)	c	c
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> (Fabricius, 1787)	c	c
Pinnotheridae		
<i>Pinnotheres pisum</i> (Linnaeus, 1767)	s*	s
Hexapoda		
Diptera		
Chironomidae		
espèce indéterminée (larve)	b	d
Dolichopodidae		
espèce indéterminée (larve)	b	d
<i>Incertae sedis</i>		
Pycnogonida		
Ammotheidae		
<i>Achelia simplex</i> (Giltay, 1934)	c	c
Phoxichilidiidae		
<i>Anoplodactylus angulatus</i> (Dohrn, 1881)	c	c
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i> (Hodge, 1864)	c	c
Callipallenidae		
<i>Callipallene</i> sp.	c	c
Endeididae		
<i>Endeis spinosa</i> (Montagu, 1808)	c	c
Bryozoa		
espèce(s) indéterminée(s)	s	s
Cephalochordata		
Branchiostomidae		
<i>Branchiostoma lanceolatum</i> (Pallas, 1774)	s	s
Cnidaria		
Hydrozoa		
espèce(s) indéterminée(s)	s	s
Anthozoa		
espèce(s) indéterminée(s)		
Actiniaria		
Actiniidae		
<i>Actinia equina</i> (Linnaeus, 1758)	s	s
Sagartiidae		
<i>Cereus pedunculatus</i> (Pennant, 1777)	s	s

Espèce	Note	Groupe trophique	Unité fonctionnelle du modèle
Echinodermata			
Asterozoa			
Asteroidea			
Paxillosida			
Astropectinidae			
<i>Astropecten irregularis</i> (Pennant, 1777)		c	c
Forcipulata			
Asteriidae			
<i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758		c	c
Valvatida			
Asterinidae			
<i>Asterina gibbosa</i> (Pennant, 1777)		c	c
Ophiuroidea			
Ophiurida			
espèce(s) indéterminée(s)		ds	d
Amphiuridae			
<i>Acrocnida brachiata</i> (Montagu, 1804)		ds	d
<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1829)		ds	d
Ophiotrichidae			
<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard, 1789)		ds	d
Ophiuridae			
<i>Ophiura ophiura</i> (Linnaeus, 1758)		ds	d
Echinozoa			
Echinoidae			
Echinoida			
Parechinidae			
<i>Psammechinus miliaris</i> (P.L.S. Müller, 1776)		b	d
Clyperasteroidea			
Fibulariidae			
<i>Echinocyamus pusillus</i> (O.F. Müller, 1776)		ds	d
Spatangoida			
Loveniidae			
<i>Echinocardium cordatum</i> (Pennant, 1777)		dns	d
Holothuridae			
espèce(s) indéterminée(s)		ds	d
Mollusca			
Polyplacophora			
espèce indéterminée		b	d
Acanthochitonidae			
<i>Acanthochitona crinita</i> (Pennant, 1777)		b	d
Gastropoda			
Prosobranchia			
Archaeogastropoda			
Docoglossa			
Patellidae			
<i>Patella vulgata</i> Linné, 1758		b	d
Vetigastropoda			
Fissurellidae			
<i>Diodora graeca</i> (Linné, 1758)		b	d
Trochidae			
<i>Gibbula albida</i> (Gmelin, 1791)		b	d
<i>Gibbula cineraria</i> (Linné, 1758)		b	d

	<i>Gibbula umbilicalis</i> (da Costa, 1778)		b	d
Apogastropoda				
Caenogastropoda				
Cerithiidae				
	<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)		b	d
Epitoniidae				
	<i>Epitonium commune</i> (Lamarck, 1822)		c	c
Littorinidae				
	<i>Littorina littorea</i> (Linné, 1758)		b	d
Rissoidae				
	<i>Rissoa sp.</i>		b	d
	<i>Rissoa labiosa</i>		b	d
Hydrobiidae				
	<i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant, 1777)		b	d
Calyptraeidae				
	<i>Calyptraea chinensis</i> (Linné, 1758)		s	s
	<i>Crepidula fornicata</i> (Linné, 1758)		s	d
Muricidae				
	<i>Ocenebra erinacea</i> (Linné, 1758)		c	c
Naticidae				
	<i>Lunatia alderi</i> (Forbes, 1838)		c	c
Nassariidae				
	<i>Nassarius incrassatus</i> (Ström, 1768)		ds	d
	<i>Nassarius reticulatus</i> (Linné, 1758)		n	c
	<i>Cyclope neritea</i> (Linné, 1758)		n	c
Heterostropha				
Pyramidellidae				
	<i>Chrysallida terebellum</i> (Philippi, 1844)	*	c	c
	<i>Tragula fenestrata</i> (Jeffreys, 1848)	*	c	c
Opisthobranchia				
Cephalaspidea				
Haminoeidae				
	<i>Haminoea navicula</i> (da Costa, 1778)		b	d
Nudibranchia				
Aeolidiina				
Tergipedidae				
	<i>Tergipes tergipes</i> (Forskål, 1775)		c	c
Bivalvia				
Pteromorphia				
Mytiloidea				
Mytilidae				
	<i>Mytilus edulis</i> Linné, 1758		s	s
	<i>Modiolus adriaticus</i> (Lamarck, 1819)	*	s	s
	<i>Modiolus barbatus</i> (Linné, 1758)		s	s
	<i>Modiolus modiolus</i> (Philippi, 1844)		s	s
Ostreoida				
Ostreidae				
	<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg, 1793)		s	huitres cult./sauv.
Heterodonta				
Veneroidea				
Lucinidae				
	<i>Loripes lacteus</i> (Linné, 1758)		s	s
	<i>Lucinella divaricata</i> (Linné, 1758)		s	s
	<i>Lucinoma borealis</i> (Linné, 1767)		ds	d
Montacutidae				
	<i>Montacuta ferruginosa</i> (Montagu, 1808)		ds	d

	<i>Mysella bidentata</i> (Montagu, 1803)	s	s
Cardiidae			
	<i>Acanthocardia aculeata</i> (Linné, 1758)	s	s
	<i>Cerastoderma edule</i> (Linné, 1758)	s	s
	<i>Laevicardium crassum</i> (Gmelin, 1791)	s	s
	<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	s	s
Mactridae			
	<i>Mactra glauca</i> von Born, 1778	s	s
	<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)	s	s
Solenidae			
	<i>Solen marginatus</i> Pulteney, 1799	s	s
Tellinidae			
	<i>Gastrana fragilis</i> (Linné, 1758)	s	s
	<i>Tellina donacina</i> Linné, 1758	ds	d
	<i>Tellina fabula</i> Gmelin, 1791	ds	d
	<i>Tellina tenuis</i> da Costa, 1778	ds	d
Psammobiidae			
	<i>Gari depressa</i> (Pennant, 1777)	s	s
Scrobiculariidae			
	<i>Scrobicularia plana</i> (da Costa, 1778)	ds	d
Semelidae			
	<i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)	ds	d
	<i>Abra nitida</i> (O.F. Müller, 1776)	ds	d
	<i>Abra ovata</i> (Philippi, 1893)	ds	d
	<i>Abra tenuis</i> (Montagu, 1803)	ds	d
Veneridae			
	<i>Circomphalus casina</i> (Linnaeus, 1758)	s	s
	<i>Paphia aurea</i> (Gmelin, 1791)	s	s
	<i>Paphia rhomboides</i> (Pennant, 1777)	s	s
	<i>Tapes (=Ruditapes) philippinarum</i> (Adams & Reeve, 1850)	s	s
	<i>Venerupis pullastra</i> (Montagu, 1803)	s	s
Petricolidae			
	<i>Petricola lithophaga</i> (Philippson, 1788)	s	s
Myoidea			
Corbulidae			
	<i>Corbula gibba</i> (Olivi, 1792)	s	s
Pholadidae			
	<i>Barnea candida</i> (Linné, 1758)	s	s
Anomalodesmata			
Pholadomyoidea			
Thraciidae			
	<i>Thracia</i> sp.		
Scaphopoda			
Dentaliidae			
	<i>Dentalium vulgare</i> da Costa, 1778	ds	d
Nemertinea			
	espèce(s) indéterminée(s)	c	c
Phoronida			
	<i>Phoronis psammophila</i> Roule, 1890	s	s
Porifera			
	espèce(s) indéterminée(s)	s	s
Tunicata			
Ascidacea			
Stolidobranchia			
Molgulidae			

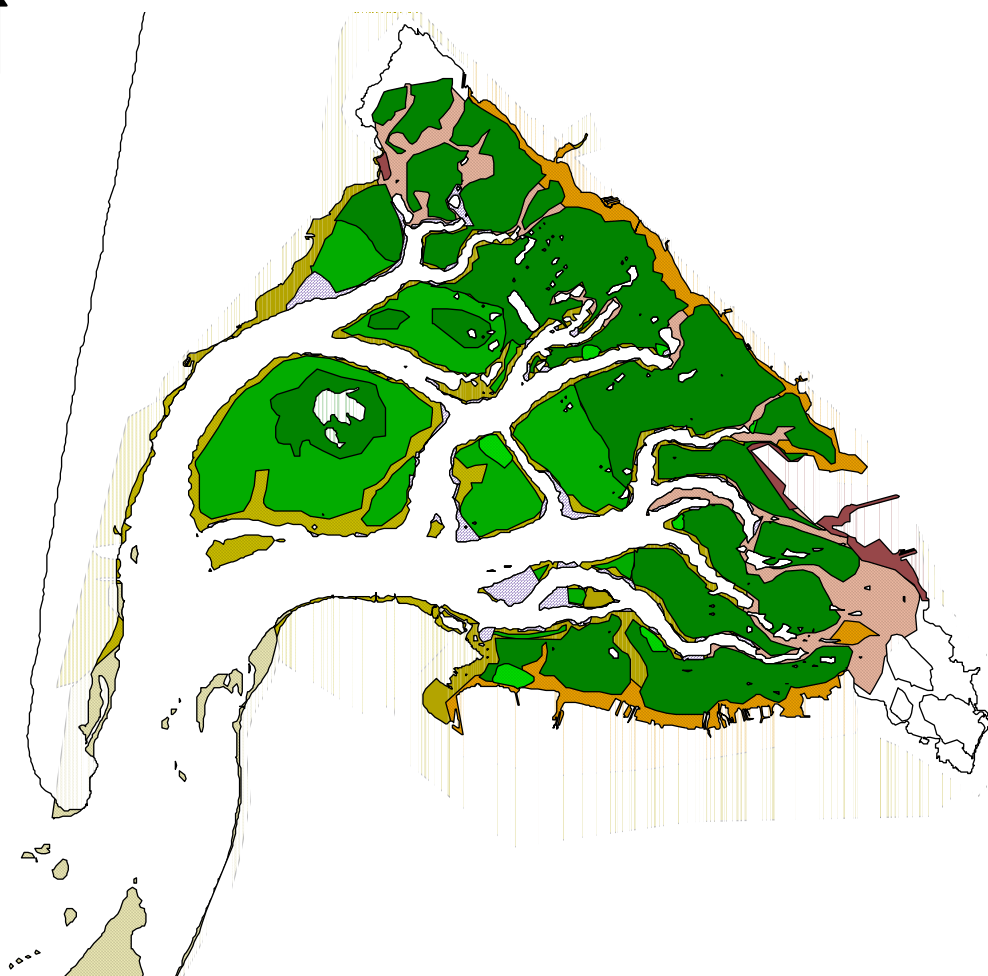
Styelidae	espèce indéterminée	s	s
	<i>Styela clava</i> Herdman, 1881	s	s

ANNEXE 3

Liste des valeurs initiales et ajustées des paramètres utilisés dans les deux modèles (intertidal et subtidal).

Le % de variation entre la valeur initiale et la valeur ajustée est indiqué. P_i : productivité (rapport Production/Biomasse) du compartiment 'i', C_{ji} : coefficient de préférence trophique du compartiment 'i' pour le compartiment 'j', E_i : taux d'égestion du compartiment 'i', M_i : taux de mortalité (rapport Mortalité/Biomasse) hors prédation du compartiment 'i', R_i : taux de respiration (rapport Respiration/Biomasse) du compartiment 'i', I_i : taux d'ingestion (rapport Ingestion/Biomasse) du compartiment 'i'.

paramètre	Domaine INTERTIDAL			Domaine SUBTIDAL		
	valeur initiale	valeur ajustée	% de variation	valeur initiale	valeur ajustée	% de variation
Bactéries				Bactéries		
P2	212,00	197,39	7%	212,00	211,08	0%
M2	84,80	78,00	8%	84,80	88,00	-4%
R2	318,00	292,00	8%	318,00	314,00	1%
I2	530,00	579,00	-9%	530,00	554,00	-5%
Dépositives				Dépositives		
P3	2,40	2,44	-2%	1,40	1,36	3%
C13	0,70	0,79	-13%	0,70	0,86	-23%
C23	0,30	0,21	30%	0,30	0,14	54%
E3	0,70	0,74	-5%	0,90	0,90	0%
M3	0,48	0,49	-2%	0,28	0,27	3%
R3	5,52	5,63	-2%	3,26	3,15	3%
I3	26,00	24,80	5%	47,00	46,67	1%
Suspensives				Suspensives		
P4	1,00	1,03	-2%	0,70	0,76	-9%
C14	0,70	0,71	-2%	0,70	0,74	-6%
C24	0,30	0,29	5%	0,30	0,26	14%
E4	0,50	0,41	18%	0,50	0,39	22%
M4	0,20	0,21	-2%	0,14	0,16	-13%
R4	2,33	2,36	-1%	1,63	1,74	-7%
I4	6,70	6,14	8%	4,70	4,09	13%
Méiofaune				Méiofaune		
P5	15,00	15,74	-5%	15,00	12,83	14%
C15	0,70	0,99	-41%	0,70	0,92	-32%
C25	0,30	0,01	96%	0,30	0,08	74%
E5	0,60	0,65	-9%	0,60	0,64	-6%
M5	3,00	3,16	-5%	3,00	2,92	3%
R5	34,50	36,17	-5%	34,50	30,69	11%
I5	124,00	115,69	7%	124,00	118,62	4%
Carnivores				Carnivores		
P6	0,90	0,93	-3%	0,90	0,99	-10%
C36	0,30	0,29	2%	0,30	0,14	52%
C46	0,20	0,22	-10%	0,20	0,19	5%
C56	0,50	0,49	2%	0,50	0,67	-33%
E6	0,20	0,19	6%	0,20	0,22	-12%
R6	2,10	2,19	-4%	2,10	2,86	-36%
I6	3,80	3,90	-3%	3,80	5,00	-32%
Huîtres cultivées						
P7	0,32	0,32	1%			
C17	0,75	0,75	1%			
C27	0,25	0,25	-2%			
E7	0,30	0,30	0%			
M7	0,03	0,03	-6%			
R7	3,25	3,20	2%			
I7	5,10	5,10	0%			
EXP7	0,32	0,30	6%			
Huîtres sauvages						
P8	0,20	0,23	-14%			
C18	0,75	0,76	-2%			
C28	0,25	0,24	5%			
E8	0,30	0,32	-7%			
M8	0,04	0,05	-18%			
R8	3,20	2,40	25%			
I8	4,90	3,80	22%			
F01	demande énergétique du benthos			demande énergétique du benthos		
	128,00	123,88	3%	32,00	31,00	3%



Distribution des peuplements benthiques et de leurs faciès identifiés en ZONE INTERTIDALE

Légende

H (peuplement des herbiers à *Z. noltii*)

■ H1 (faciès interne ou de haut niveau)

■ H2 (faciès océanique de niveau moyen)

■ H3 (faciès à faible végétation)

I (peuplement des sables vaseux et vases sableuses des bas niveaux)

■ I2 (faciès des sables vaseux)

■ I1 (faciès des vases sableuses)

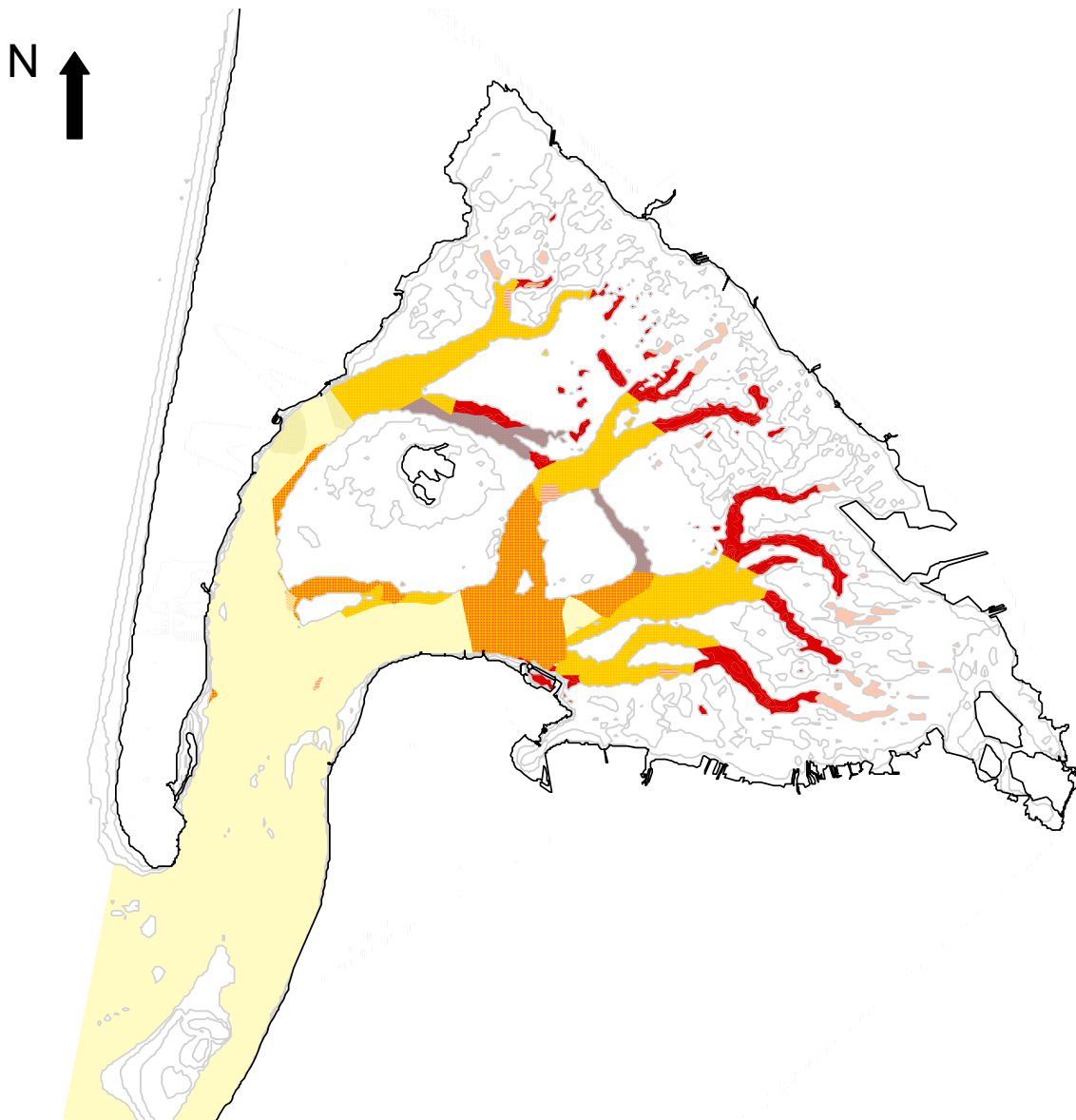
■ J (peuplement des sables à *A. marina*)

■ M (peuplement des sables deltaïques internes)

■ O (sables océaniques instables)










■ L (peuplement des vases à *Scrobicularia plana*)

■ N (peuplement des récifs d'huîtres)



Distribution des peuplements benthiques et de leurs faciès identifiés en ZONE SUBTIDALE

Légende

-  T (peuplement des sables moyens)
-  U (peuplement des sables fins)
- V (peuplement des sables hétérogènes + ou - envasés)
-  V1 (faciès sableux)
-  V2 (faciès vaseux)
- W (peuplement des sables vaseux et vases sableuses)
-  W1 (faciès très envasé)
-  W2 (faciès de base)
-  X (peuplement des sables moyens à grossiers)
-  Y (peuplement des sables deltaïques)
-  Z (sables instables océaniques)

RESUME

La structure et le fonctionnement des communautés benthiques du Bassin d'Arcachon, lagune côtière atlantique du sud-ouest de la France ont été étudiés. La macrofaune a été étudiée à travers 182 stations réparties sur l'ensemble des 180 km² de la lagune selon un échantillonnage stratifié. L'analyse multivariée de la composition faunistique des stations a permis d'identifier les principaux peuplements macrozoobenthiques. Ces peuplements se répartissent en fonction du niveau tidal, des caractéristiques du sédiment, des caractéristiques (T°, S‰) des masses d'eau sur jacentes et de la présence d'espèces structurant l'habitat comme la phanérogame *Zostera noltii* et les huîtres *Crassostrea gigas* formant des récifs intertidaux.

La zone intertidale apparaît à première vue, relativement homogène en raison de l'extension de l'herbier à *Zostera noltii* qui occupe les 2/3 des estrans. Cette étude montre cependant que le peuplement des herbiers est modifié en fonction des caractéristiques des masses d'eau sur jacentes, du niveau hypsométrique et de l'abondance de la végétation. De plus, six autres peuplements ont été distingués sur les estrans dépourvus de végétation en fonction du niveau hypsométrique, des caractéristiques du sédiment et des conditions de salinité/température des masses d'eau. Le domaine subtidal (70 km²) abrite également une mosaïque de peuplements benthiques dont certains faciès s'étendent également dans les bas niveaux de la zone intertidale. Une comparaison avec des travaux précédents réalisés en 1988 (Bachelet *et al.*, 1996) indique une évolution de certaines zones : l'abondance de la macrofaune est stimulée dans certains chenaux internes en réponse à l'accroissement de la teneur en particules fines des sédiments ; dans les chenaux isolés par rapport aux principaux axes hydrauliques la composition faunistique de l'ancien peuplement est bouleversée, enfin, une extension du peuplement des sables instables océaniques suite à des actions de dragage est observée.

Sur 50 stations, l'analyse quantitative des peuplements benthiques a été étendue à la méiofaune et aux bactéries actives du sédiment dont la répartition apparaît étroitement liée aux caractéristiques granulométriques du sédiment.

A partir des biomasses des différents compartiments benthiques, l'application d'une méthode inverse a permis de réaliser pour chaque domaine, intertidal et subtidal, un bilan équilibré des flux de carbone au sein du réseau trophique benthique. Les deux modèles réalisés permettent de comparer l'activité du benthos dans les deux domaines. Les flux de matière/énergie mis en jeu dans le domaine intertidal sont 4 fois plus importants qu'en domaine subtidal en raison d'une biomasse et d'une production globalement plus élevées en intertidal. Au sein du benthos, les principaux flux d'énergie/matière sont engendrés par les bactéries et la méiofaune avec une domination du compartiment bactérien en domaine subtidal (52% du débit total d'énergie pour les bactéries et 29% pour la méiofaune) et l'inverse en domaine intertidal (respectivement, 24% et 55% pour les bactéries et la méiofaune). L'activité de la macrofaune représente environ 20 % du débit total d'énergie dont la très grande majorité est liée aux dépositivores. En conséquence, le taux de recyclage de la matière organique au sein du benthos est assez élevé et reflète une particularité de cet écosystème dominé par la production microphytobenthique intertidale et la production primaire du vaste herbier à *Zostera noltii*. Les débris issus de ces angiospermes se répartissent dans l'ensemble des sédiments de la lagune et contribuent, avec la remise en suspension du microphytobenthos, au couplage entre la zone intertidale très productive à tous points de vue et la zone subtidale où la production secondaire est nettement plus faible. Finalement, l'activité des huîtres *Crassostrea gigas*, dont le stock cultivé est équivalent au stock « sauvage », combinée à celle des autres suspensivores consommerait la majorité de la production phytoplanctonique, peu élevée dans les eaux de la lagune.

MOTS CLES : lagune à marée, peuplements macrozoobenthiques, herbier, réseau trophique, analyse multivariée, analyse inverse, modélisation.

ABSTRACT

Structure and functioning of benthic communities in Arcachon Bay

The structure and functioning of benthic communities in Arcachon Bay have been studied. Arcachon Bay is a 180-km² coastal lagoon situated on the south-western French Atlantic coast. Macrofauna was sampled in 182 stations distributed over the whole lagoon according to a stratified sampling strategy. Main benthic communities were identified using Multivariate Analysis. The different communities were distributed according to tidal level, sediment grain-size and overlying water mass characteristics (T°, S‰) and presence of habitat-structuring species such as the seagrass *Zostera noltii* and the oyster *Crassostrea gigas* which aggregates into intertidal reefs.

Because of the extension of *Zostera noltii* seagrass bed over 2/3 of intertidal flats, this zone appears as very homogeneous. However, the associated benthic community was structured according to the overlying water masses, tidal level and vegetation coverage. Moreover, six other vegetation-free communities could be distinguished in relation to tidal level, sediment characteristics and salinity/temperature conditions of the overlying water masses. The bottoms of the 70-km² subtidal domain consisted in a patchwork of macrobenthic assemblages. Among them, some also extended in the lowest levels of the intertidal zone. Comparison with former work conducted in 1988 (Bachelet *et al.*, 1996) allowed to assess some local evolutions: macrofaunal abundance was stimulated in response to an increase of the sediment fine particle content in the internal channels. Transverse channels, which are isolated from the main hydraulic axes, displayed a radically different macrofaunal assemblage. Finally, an extension of the oceanic and instable sands community was observed resulting from the dredging of sandbanks.

In 50 stations, quantitative analysis of benthic communities was extended to both meiofauna and sedimentary active bacteria. Both benthic compartments responded mainly to sediments grain size.

Inverse Analysis based on biomass data permitted to obtain an equilibrated budget for the benthic trophic network in both intertidal and subtidal zones. These two models were used in order to compare benthic activity in both zones. Estimated matter/energy flows were 4 times higher in the intertidal zone due to higher biomass and production in this domain. Within the benthos, main flows passed through bacteria and meiofauna but the activity of subtidal benthos was dominated by bacteria (52% of total throughputs for bacteria vs 29% for meiofauna) and shifted to meiofauna in the intertidal zone (24% and 55% for bacteria and meiofauna, respectively). Macrofaunal activity represented about 20% of total throughputs and was largely due to deposit feeders. Consequently, cycling of organic matter by benthos was high and reflected the particularity of this ecosystem which is dominated by intertidal microphytobenthic production and *Zostera noltii* production. Detritus derived from this seagrass are dispersed over the whole lagoon sediments and contribute, together with resuspended microphytobenthos, to the coupling between a highly productive intertidal zone and the subtidal zone where secondary production is lower. Finally, in combination with other suspension feeders, the activity of oysters (for which cultivated standing stock was similar to the wild standing stock) consumed the main part of phytoplanktonic production which is low in the lagoon.

KEYWORDS : tidal lagoon, macrozoobenthic communities, seagrass bed, food web, multivariate analysis, inverse analysis, modeling.