

CONSEQUENCES STRUCTURELLES DUES AUX PERTURBATIONS AFFECTANT LES
BIOCENOSSES BENTHIQUES MEDITERRANEENNES DE SUBSTRAT MEUBLE.

par

G. BELLAN, M. BOURCIER, J. PICARD, C. SALEN-PICARD, et G. STORA.
(Station Marine d'Endoume).

SUMMARY. The authors evaluate the structural evolution of Mediterranean benthic assemblages exposed to natural or artificial perturbations. 3 principal phenomena have been demonstrated within these assemblages : 1- attainment of the "biocenotic" structures ; 2- appearance of species indicative of the existence and nature of the perturbation ; 3- development of edaphic facies.

RESUME. Les auteurs s'interrogeant sur l'évolution structurelle des Assemblages benthiques méditerranéens, soumis à perturbations naturelles ou artificielles, mettent en évidence trois phénomènes essentiels : 1- atteinte de la structure biocénotique ; 2- apparition d'espèces indicatrices de l'existence et de la nature des perturbations ; 3- développement de faciès édaphiques.

Au cours de ces dernières années, la connaissance de plus en plus précise des exigences propres à certaines espèces benthiques a permis, entre autres possibilités, l'apparition de nouvelles cartographies basées non plus sur des inventaires complets toujours difficiles et longs à réaliser, mais sur la constatation de la présence ou de l'abondance particulière d'un petit nombre d'espèces dont la signification est bien connue, ce qui permet alors une cartographie rapide et même répétitive dans de nombreux cas d'évolution, naturelle ou non, des fonds marins ; cependant, dans d'autres cas d'évolution où n'apparaissent pas ces espèces remarquables, il est toujours nécessaire de recourir aux cartographies biocénotiques classiques. Il en résulte que, pour le bionomiste, l'impact d'une perturbation s'évalue suivant trois critères : l'atteinte subie par la structure biocénotique elle-même, l'éventuelle apparition d'espèces indicatrices de perturbations, et l'éventuel développement de faciès édaphiques (c'est-à-dire la prédominance d'une ou d'un petit nombre d'espèces, qu'il s'agisse ou non d'espèces caractéristique d'une biocénose).

Lorsqu'un mésoécosystème est perturbé naturellement ou du fait des entreprises humaines, l'atteinte portée au milieu naturel (biotope) se traduit par des modifications de son peuplement (biocénose) d'autant plus importantes que l'action des facteurs perturbateurs est plus intense et (ou) plus durable. A l'état normal de la biocénose succède alors un stade de perturbation faible, puis un stade de perturbation forte susceptible d'aboutir à une dénaturation totale du peuplement d'origine : ces degrés s'individualisent par transformation de la

FIG. 1	ETAT NORMAL	PERTURBATION FAIBLE	PERTURBATION FORTE	DENATURATION			
STRUCTURE BIOCENOTIQUE	<p>Présence d'une structure biocénotique</p> <table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 50%; padding: 5px;">Inventaire qualitatif normal</td> <td style="width: 50%; padding: 5px;">Inventaire qualitatif appauvri</td> </tr> </table>			Inventaire qualitatif normal	Inventaire qualitatif appauvri	<p>(Structure biocénotique originelle abolie)</p>	
Inventaire qualitatif normal	Inventaire qualitatif appauvri						
ESPECES INDICATRICES	<p>(pas d'espèces indicatrices)</p>	<p>Présence possible d'espèces indicatrices d'atteintes générales soit brèves ou intermittentes (indicatrices d'instabilité), soit progressives ou persistantes (indicatrices de dégradation).</p> <p>(Pas d'espèces indicatrices d'exagération de l'intensité d'un facteur du milieu)</p>	<p>Présence possible d'espèces indicatrices d'exagérations positives ou négatives de l'intensité d'un facteur du milieu : hydrodynamisme, salinité, teneur en matière organique, ...</p>	<p>(Pas d'espèces indicatrices d'instabilités ou de dégradation).</p>			
FACIES EDAPHIQUES	<p>(Faciès édaphiques absents)</p>	<p>Développement possible de faciès édaphiques (écotones et milieux extrêmes)</p> <table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 33%; padding: 5px;">Faciès de diversification</td> <td style="width: 33%; padding: 5px;">Faciès d'appauvrissement</td> <td style="width: 33%; padding: 5px;">(milieux extrêmes seuls) Faciès de substitution</td> </tr> </table>			Faciès de diversification	Faciès d'appauvrissement	(milieux extrêmes seuls) Faciès de substitution
Faciès de diversification	Faciès d'appauvrissement	(milieux extrêmes seuls) Faciès de substitution					

composition, donc de la structure, du peuplement.

Le processus se manifeste selon deux éventualités. La première s'observe lors du remplacement progressif, dans l'espace comme dans le temps, d'une biocénose par une autre biocénose, c'est-à-dire lorsqu'on est en présence d'un écotone : dans ce cas, le stade de dénaturation correspond à un espace de vie où se mélangent des constituants de la biocénose qui disparaît et des constituants de la biocénose qui apparaît. La seconde est due à une évolution vers des milieux extrêmes, lorsqu'intervient une influence excessive (trop forte intensité, trop faible intensité, ou trop grands écarts successifs) d'un facteur ou d'une synergie de facteurs du milieu : l'atteinte subie par la structure biocénotique d'origine peut même aboutir (stade de dénaturation) au remplacement de la biocénose par un groupement d'organismes qui, du fait des particularités du milieu, ne présente plus qu'une composition qualitative restreinte (bien que souvent originale) et une diminution du nombre d'interactions, comme s'il s'agissait là d'une biocénose qui ne peut se réaliser pleinement ; ce stade de dénaturation peut être parfois suivi d'un stade dépourvu de tout macropeuplement.

Un tableau (fig.1) résume les modalités exposées ci-après.

La structure biocénotique originelle reste parfaitement perceptible (maintien de la plupart des espèces caractéristiques et des interactions spécifiques de la biocénose) jusqu'au stade de dénaturation pour lequel cette structure cesse d'être reconnaissable ; cependant, l'inventaire qualitatif est appauvri lorsque la perturbation est forte. Dans le cas d'un écotone, la diversité spécifique s'affaiblit progressivement à mesure qu'augmente l'intensité de la perturbation affectant la biocénose d'origine, mais redevient élevée au stade de dénaturation qui correspond alors à la charnière entre la biocénose qui disparaît et celle qui apparaît ; la diversité spécifique s'affaiblira à nouveau lorsque s'installera la nouvelle biocénose, et redeviendra élevée lorsque cette dernière sera parfaitement établie. Dans le cas d'évolution vers un milieu extrême, le stade de dénaturation correspond à un groupement d'organismes constitué par un nombre restreint d'espèces dont la plupart, sinon toutes, sont indicatrices d'exagération du ou des facteurs qui déterminent ce milieu extrême, où certaines d'entre elles constituent souvent un faciès remarquable : un tel groupement a parfois été jadis considéré comme constituant une biocénose distincte, mais la précarité du milieu et la faiblesse, voire l'absence, des interactions sont peu compatibles avec la définition même du concept de biocénose achevée. Dans un cas comme dans l'autre, les modifications de la structure biocénotique sont dues non seulement à la perte progressive des espèces caractéristiques de la biocénose originelle, mais aussi à la multiplication d'espèces peu exigeantes, ainsi qu'au remplacement de certains groupes fonctionnels d'organismes par d'autres mieux adaptés aux nouvelles conditions du milieu (par exemple, modification du rapport de dominance entre Pélécy-podes et Polychètes, multiplication du nombre d'espèces de Polychètes Spionidés et Capitellidés dès qu'augmente la quantité de matière organique disponible tandis que diminue le nombre

d'espèces d'autres familles de Polychètes...)

Il ne semble pas que, sur le plan quantitatif, on puisse définir d'autre gradation que celle qui est engendrée par la quantité de matière organique utilisable contenue dans le milieu.

La présence éventuelle d'espèces indicatrices de l'existence et de la nature de la perturbation ne doit pas être l'objet de confusion avec celle des espèces caractéristiques des biocénoses. On distingue deux catégories d'espèces indicatrices. La première catégorie, que l'on rencontre surtout dans le cas de certains écotones, correspond à des atteintes générales soit brèves ou intermittentes (espèces indicatrices d'instabilité), soit progressives ou persistantes (espèces indicatrices de dégradation) ; la plupart des espèces indicatrices d'instabilité, tout comme les espèces indicatrices de dégradation, se répartissent en deux lots en fonction de leur affinité pour la vase ou pour le sable (fig.2). La seconde catégorie, qui se manifeste essentiellement dans le

FIG. 2		AFFINITE POUR LA VASE	AFFINITE POUR LE SABLE
INDICATRICES D'INSTABILITÉ		<i>Nucula turgida</i>	(Pélicypode)
		<i>Tellina distorta</i> (Pélicypode)	<i>Leda pella</i> (Pélicypode) <i>Dentalium rubescens</i> (Scaphopode) <i>Polynices guillemini</i> (Gastéropode) <i>Turbonilla rufa</i> (Gastéropode) <i>Anapagurus petiti</i> (Pagure)
ESPÈCES DE DÉGRADATION		<i>Sabellides octocirrata</i> (Polychète)	<i>Chone filicaudata</i> (Polychète)

cas des milieux extrêmes, souligne les exagérations, positives ou négatives, de l'intensité d'un facteur du milieu (hydrodynamisme, salinité, teneur en matière organique,...) ; il y a souvent alors un relais des espèces indicatrices en fonction de l'intensité croissante de l'impact du facteur déterminant (par exemple, l'augmentation de la teneur en matière organique et son degré de dégradation correspondra, dans l'Étage Circalittoral, au remplacement du Pélicypode *Aloidis gibba*

par le Pélécy-pode Myrtea spinifera , puis par la Polychète Capitella capitata). Tandis que les espèces indicatrices d'instabilité et de dégradation n'apparaissent que dans certains cas de perturbation faible et de perturbation forte, les espèces indicatrices d'exagération de l'intensité d'un facteur ne se manifestent généralement que dans certains cas de perturbation forte et de dénaturation. Enfin les espèces dites "indicatrices de pollution" ne sont généralement que l'expression ultime des espèces indicatrices d'excès de matière organique.

L'éventuel développement de faciès édaphiques , qu'ils soient d'endofaune, d'épifaune ou d'épiflore, traduit toujours un certain déséquilibre de la biocénose. Lorsque les perturbations sont faibles, les "faciès de diversification" se surajoutent à un inventaire qualitatif normal (par exemple, le faciès du Crinoïde Leptometra phalangium dans la biocénose des fonds détritiques du large) ; lorsque les perturbations sont fortes, les "faciès d'appauvrissement" se

FIG. 3	DÉPENDANCE DE LA QUALITÉ DU SÉDIMENT (y compris l'eau interstitielle et le film superficiel)	DÉPENDANCE DE LA QUALITÉ DE L'EAU SURMONTANT LE SUBSTRAT
DE FORT DÉFERLEMENT (sable fin)	<i>Nerine mesnili</i> (Polychète)	<i>Donax trunculus</i> (Pélécy-pode)
INDICATRICES FORTE RHEOLOGIE (sable grossier)	<i>Linneus lacteus</i> (Némerte)	<i>Saccocirrus papillocerus</i> (Archiannélide)
CALME HYDRODYNAMIQUE DES LAGUNES (envasement)	<i>Hydrobia acuta</i> (Gastéropode)	<i>Cerastoderma glaucum</i> (Pélécy-pode)
ESPÈCES MATIÈRE ORGANIQUE EXCÉDENTAIRE	<i>Capitella capitata</i> (Polychète)	<i>Scolecopsis fuliginosa</i> (Polychète)

surimposent à un peuplement qualitativement appauvri (par exemple, le faciès de l'Ophiuride Ophiothrix quinquemaculata dans certaines modalités d'envasement du plateau continental) ; lorsqu'il y a dénaturation, donc perte de la structure biocénotique, les "faciès de substitution", qui peuvent alors se manifester dans le cas des milieux extrêmes , résultent le plus souvent de la prolifération de quelques espèces déjà répertoriées comme indicatrices d'une exagération d'un facteur du milieu.

Les "faciès de substitution" n'apparaissent en effet que dans le cas des milieux extrêmes, et il n'y a généralement pas de faciès distinct lors du stade de dénaturation des écotones. Certains "faciès de substitution" peuvent ne comporter que les espèces qui définissent le faciès : c'est, par exemple, le cas du faciès de la Polychète Ophelia bicornis radiata et de l'Isopode Eurydice affinis des plages de sable de mode très battu de l'Etage Médiolittoral ; on constate que, pour se nourrir, la première de ces espèces est dépendante de la qualité du sédiment, tandis que la seconde est liée à celle de l'eau surmontant le substrat, de nombreux cas similaires étant connus dans l'Etage Infralittoral (fig.3) pour des faciès soit restreints à deux espèces, soit enrichis de quelques autres organismes. Lorsqu'un faciès est défini par deux espèces dont l'une est liée à la qualité du sédiment (y compris l'eau interstitielle et le film superficiel) et l'autre à celle de l'eau surmontant le substrat, l'optimum de l'impact du facteur déterminant peut affecter le sédiment et l'eau surmontante en des lieux différents, chacune des espèces réalisant alors un faciès monospécifique topographiquement distinct : à la limite, il n'y a ainsi plus guère de différence avec le concept de "foule".

En conclusion, il est utile d'attirer l'attention sur les points suivants, qui concernent les applications pratiques :

- les perturbations engendrées par les nuisances dues aux activités humaines aboutissent souvent à créer des milieux extrêmes artificiels (par exemple, la pollution par excès de matière organique, avec sa "zone subnormale" correspondant à une perturbation faible puis forte, et avec sa "zone polluée" correspondant à un stade de dénaturation qui peut lui-même précéder un stade d'où toute vie macrobenthique est exclue) ;
- contrairement à une idée souvent répandue, les milieux extrêmes naturels sont parmi les plus résistants aux agressions causées par les diverses activités humaines, leur peuplement étant constitué d'une majorité d'espèces très tolérantes aux variations de la plupart des facteurs du milieu et, surtout, susceptibles de se réinstaller rapidement à partir d'"espaces refuges" dès que les conditions d'origine sont restaurées.

REFERENCES.

BELLAN G., 1967- Pollution et peuplements benthiques sur substrats meubles dans la région de Marseille. Rev. intern. Océanogr. méd. , 6-7 : 53-83 et 8 : 75-83.

BIGOT L., PICARD J. et ROMAN M.L., 1982- Contribution à l'étude des peuplements des invertébrés des milieux extrêmes. 1) La plage et les dunes vives de l'Espiguette. Ecologie mediterranea , 8(3) : 3-29.

BIGOT L., PICARD J. et ROMAN M.L., 1984- Signification des peuplements d'invertébrés des plages et dunes du delta du Rhône ; délimitation des domaines marin et terrestre. C.R. Acad. Sc. Paris , 298, III : 5-7.

NODOT C., BOURCIER M. et alii, 1984- Répartition des biocénoses benthiques en fonction des substrats sédimentaires de la rade de Toulon (France). 2. La Grande Rade; Téthys , 11(2) : 141-153.

PICARD J., 1983- Réflexions sur le benthos méditerranéen des substrats meubles de hauts-niveaux dans l'Etage Infralittoral. Rapp. Comm. int. Mer Médit. , 28(3) : 179-183.

SALEN-PICARD C., 1983- Schémas d'évolution d'une biocénose macrobenthique de substrat meuble. C.R. Acad. Sc. Paris , 296, III : 587-590.

STORA G., 1982- Recherches de bionomie descriptive et expérimentale (in vivo et in vitro) dans quelques biotopes littoraux soumis à des variations naturelles ou artificielles des conditions du milieu (notamment dans l'étang de Berre et le Golfe de Fos). Thèse d'Etat, Univ. Aix-Marseille II : 237 pp.
