

**DESCRIPTION DES PEUPLEMENTS
DE COPÉPODES MÉIOBENTHIQUES
DANS UN SYSTÈME LAGUNAIRE DU BASSIN D'ARCACHON.
UTILISATION DE MODÈLES
DE DISTRIBUTIONS D'ABONDANCE.**

par

:

Jacques Castel

Institut de Biologie Marine, Université de Bordeaux I, 33120 Arcachon

Résumé

La distribution différentielle et la structure des populations de Copépodes méiobenthiques dans un système lagunaire du Bassin d'Arcachon sont décrites. Quatre stations ont été étudiées durant l'année 1975-1976 : trois sont situées dans les lagunes aménagées et la quatrième est une lagune littorale contiguë, soumise à l'alternance des marées.

Dans les lagunes semi-artificielles, une station reçoit des apports directs d'eau marine, une autre est isolée et présente les plus grandes variations des facteurs physico-chimiques, la dernière station, également isolée, a un caractère continental et se révèle beaucoup plus stable.

Une méthode simple d'affinité faunistique (coefficient d'affinité cénotique de Jaccard) est utilisée pour déterminer quatre associations d'espèces : groupes 1 et 2, espèces récoltées dans les lagunes aménagées ; groupes 3 et 4, espèces caractéristiques de l'intertidal abrité.

Ces associations d'espèces ne sont pas constituées au hasard mais obéissent à des lois de distributions d'abondance. Deux modèles démographiques sont ajustés aux données : le modèle log-linéaire de Motomura et le modèle log-normal de Preston.

Les populations autochtones des lagunes aménagées ont un nombre d'espèces relativement fixe. Les distributions d'abondances sont à peu près identiques dans les trois stations ; c'est surtout le rang des espèces qui change. L'immigration de Copépodes provenant d'apports extérieurs est mise en évidence par une discontinuité dans les distributions d'abondances.

L'intérêt de telles lois de distribution est discuté et des exemples d'utilisation sont donnés en relation avec la distribution spatiale, l'immigration, l'adaptation au milieu, l'hétérogénéité temporelle et la stabilité des communautés.

Introduction

Au sein de tout écosystème, il existe une organisation qui se traduit par un équilibre démographique, non aléatoire, des peuplements. On constate généralement la coexistence d'espèces dominantes, d'espèces sous-dominantes, d'espèces peu représentées, etc. La dominance d'un petit nombre d'espèces est particulièrement nette dans un milieu contrignant comme le milieu lagunaire. Les caractéristiques démographiques des communautés de méiofaune lagunaire, plus particulièrement des Copépodes, traduisent cette propriété (Castel et Lasserre, 1977 ; Castel et Lasserre, sous presse).

Motomura (1932) a montré que les nombres d'individus de chaque

espèce, rangés dans un ordre décroissant, obéissent bien souvent à une loi de progression géométrique. Ces profils spécifiques, qui suivent donc une loi log-linéaire, résulteraient des interactions compétitives entre les espèces (Utida, 1943 ; Motomura, 1947 ; Inagaki, 1967). En fait, les modèles log-linéaires de distributions d'abondances ne seraient que des cas particuliers d'une loi plus générale où les logarithmes des abondances sont distribués symétriquement et au hasard de part et d'autre de leur moyenne (Daget *et al.*, 1972). Ce type de modèle, suivant une loi log-normale, a été proposé par Preston (1948, 1962). Toutes les communautés tendraient vers ce type de peuplement équilibré.

Daget *et al.* (1972) ont proposé le terme de « nomocénose » pour caractériser les groupements d'espèces soumises au même ensemble de facteurs, biotiques ou abiotiques et dont le profil spécifique se rapproche suffisamment de l'un ou l'autre de ces modèles pour y être assimilé. Cette notion repose sur l'existence d'une hiérarchie de fonctions dans la mesure où chaque espèce occupe une seule niche écologique.

L'ajustement de distributions d'abondances à l'un de ces modèles permet de distinguer les différentes communautés se succédant dans un même biotope ou bien de délimiter différents microbiotopes dans un même écosystème. Ces modèles dépendent du nombre d'espèces et de la diversité. Il est donc possible de déterminer l'évolution dans le temps d'un peuplement ou de comparer différents peuplements (revue *in* Daget, 1976 ; Amanieu *et al.*, sous presse ; Castel et Lasserre, 1979).

Les modèles log-linéaires et log-normaux ont été ajustés de façon satisfaisante aux distributions d'abondances de peuplements marins, d'eau douce ou terrestres (revue *in* Daget, 1976). En ce qui concerne la méiofaune, l'étude des distributions d'abondances a été entreprise surtout pour évaluer la diversité des peuplements (Lie, 1969 ; Warwick et Buchanan, 1970 ; Gray, 1971). D'une manière générale, ces auteurs trouvent que les distributions suivent mieux une loi log-normale qu'une série logarithmique telle qu'elle a été proposée par Fisher *et al.* (1943).

Plus récemment, Heip (1976) a montré, pour les Copépodes méiobenthiques du Divengat, que l'abondance relative des espèces suit une progression géométrique de raison 4,98. Comparant différentes communautés, cet auteur donne une interprétation quant à l'utilisation de l'espace par les organismes aquatiques.

Dans le présent travail, les différentes communautés de Copépodes méiobenthiques d'un écosystème lagunaire sont déterminées à l'aide d'une méthode simple d'affinité cénotique entre espèces. Les associations d'espèces ainsi déterminées correspondent à autant de groupements déterminés après ajustement à des modèles démographiques de Motomura ou de Preston. De tels ajustements n'avaient jamais été clairement définis au sujet de la méiofaune.

Matériel et méthodes

Description des stations

Les lagunes endiguées, situées dans la partie Est du Bassin d'Arcachon (Fig. 1), appelées « réservoirs à poissons », sont d'anciens marais salants utilisés pour l'aquaculture extensive de poissons euryhalins. Les bassins sont en relation avec la masse d'eau néritique par l'intermédiaire d'écluses distribuées le long des digues. Les manœuvres d'écluses permettent l'alevinage et le renouvellement des eaux. Des entrées d'eau de mer ont lieu d'avril à octobre par marées de coefficient supérieur à 80.

Les réservoirs étudiés ont une profondeur moyenne de 0,3 à 0,5 m. Le sédiment, réduit en profondeur, est recouvert par du détritus organique, surtout d'origine végétale, d'une épaisseur de 1 à 2 cm. Quatre stations, représentant quatre types différents de milieu, ont été prospectées deux fois par mois, d'avril 1975 à avril 1976. Elles sont caractérisées par leurs diagrammes T/S (Fig. 1).

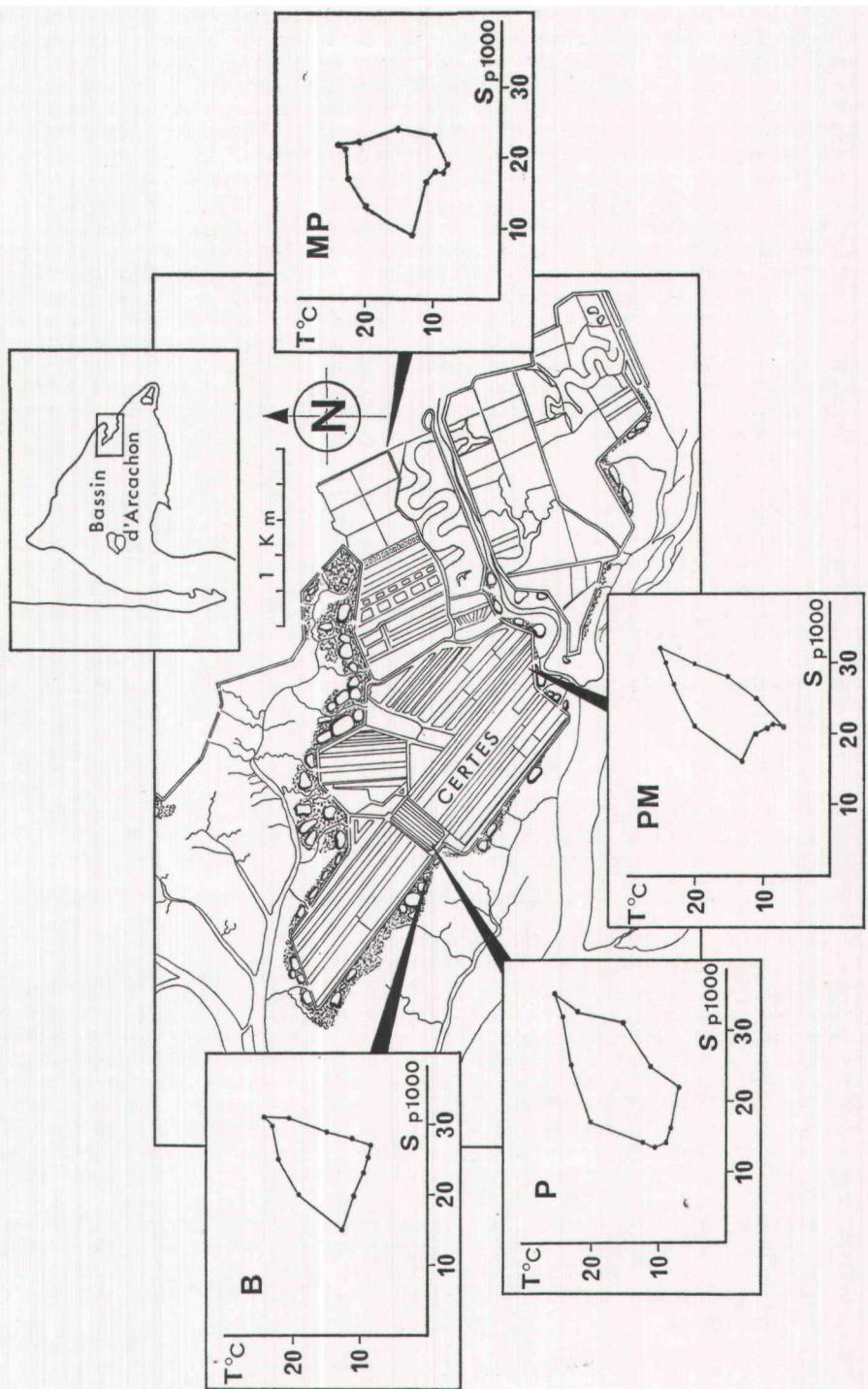


FIG. 1

Carte des « réservoirs à poissons » du Bassin d'Arcachon avec emplacement des stations étudiées. Les diagrammes T/S correspondent aux moyennes mensuelles de température et de salinité.

Une station (station « B ») est située à l'extérieur des réservoirs, au niveau d'une petite retenue d'eau, appelée « lac de tonne », qui a les caractéristiques d'une lagune littorale soumise à l'alternance des marées. Les mouvements d'eau de mer limitent les phénomènes d'eutrophisation qui sont, au contraire, très fréquents à l'intérieur des lagunes édifiées. Le diagramme T/S concernant cette station (Fig. 1) montre une certaine stabilité de la température et de la salinité par rapport aux autres stations.

Dans les lagunes semi-artificielles, la station « PM » est située près d'une écluse. Elle reçoit directement les eaux nériques au moment de la vivification marine. La station « MP » est isolée et reçoit des apports directs d'eau douce. Ces apports ont un effet stabilisateur sur la température car les ruisseaux et sources d'eau douce ont une température relativement constante entre 8 et 12 °C (Amanieu, 1967). Cette station présente les salinités moyennes les plus faibles (9,5 à 26 p. 1 000). Enfin, la station « P » est également une station isolée mais elle n'a pas un caractère continental comme la station précédente. Elle subit les plus fortes variations de salinité, dues à l'évaporation en été (maximum 38,5 p. 1 000) et à la pluviosité en hiver (minimum 13,5 p. 1 000), non compensées par les apports marins.

Echantillonnage

Chaque quinzaine et au niveau de chaque station, quatre prélèvements sont effectués à l'aide d'un carottier de 3,8 cm² de section. La colonne d'eau surmontant le sédiment est éliminée. Castel et Lasserre (1977) ont montré que quatre prélèvements de ce type suffisaient pour avoir un échantillon représentatif de la population sur un mètre carré.

Les échantillons, fixés avec du formaldéhyde à 5 p. 100, sont lavés sur un filtre de 44 µm. Tous les Copépodes sont triés, déterminés et comptés.

Affinité entre espèces

L'affinité entre les espèces a été mise en évidence à l'aide d'une méthode très simple, utilisée depuis longtemps en phytosociologie : le coefficient d'affinité cénotique de Jaccard (1902). Il se définit par la formule

$$\frac{c}{a+b-c} \times 100,$$

où a est le nombre de prélèvements renfermant l'espèce A, b, le nombre de prélèvements où l'espèce B est présente et c, le nombre de prélèvements où les deux espèces coexistent.

Les résultats sont regroupés dans un tableau à double entrée sous forme de diagramme-treillis. Cette méthode, employée seule, est sujette à des critiques. En effet, elle place sur le même plan des espèces inégalement représentées en nombre d'individus. On lui préfère les méthodes quantitatives qui tiennent compte de l'abondance des espèces comme celle de Sanders (1960) et Wieser (1960). Cependant, dans les milieux contraignants, comme le milieu lagunaire, la dominance d'une espèce est parfois si grande qu'elle masque l'existence d'autres espèces, moins abondantes, mais qui ont une valeur biocénotique. Le coefficient de Jaccard permet de les révéler.

Au contraire, les modèles démographiques tiennent compte des effectifs, du nombre d'espèces et de la diversité. Il eut été moins démonstratif de les comparer à des coefficients faisant intervenir les effectifs par exemple, puisqu'une partie de l'information était commune aux deux méthodes.

Modèles démographiques

1. Principe du modèle de Motomura et du modèle de Preston.

Dans un peuplement comprenant n espèces, q_i est l'abondance de l'espèce de rang i avec i ∈ (1, n), les n espèces étant rangées dans l'ordre des abondances q_i décroissantes. La représentation graphique d'une telle

distribution d'abondances se fait en portant en abscisse le rang des espèces et en ordonnée les fréquences ou abondances correspondantes (souvent $\log q_1$). Quand les logarithmes des effectifs s'alignent sur une droite de pente a , on peut appliquer le modèle log-linéaire (ou modèle de Motomura). Dans ce cas, les effectifs forment une progression géométrique de raison m ($a = \log m$) appelée constante de milieu de Motomura. Une augmentation de m , donc une diminution de la pente a , traduit un meilleur équilibre démographique du peuplement. La relation peut s'écrire $\log q_1 = (i - 1) \log m + \log q_{1i}$.

Un modèle log-normal de Preston est un modèle dans lequel les logarithmes des effectifs sont distribués au hasard autour de leur moyenne,

$\frac{\log q_1}{N}$, avec un écart-type $\sigma = \sqrt{m'/m}$ étant la constante de milieu de

Preston. Une distribution d'abondances log-normale, sur un diagramme en i et $\log_2 q_1$ donne une courbe intégrale de Gauss (voir Daget, 1976). Ces courbes de Gauss peuvent être transformées en droites, dites droites de probits. La constante de milieu de Preston, inverse du carré de l'écart-type de la distribution est la pente de la droite des probits.

2. Choix du modèle.

Il peut se faire rapidement sur un graphique en i et $\log q_1$. Dans le cas du modèle de Motomura, les points s'alignent sur une droite de pente négative ; dans le cas du modèle de Preston, les points s'ordonnent selon une sigmoïde, les premiers points étant nettement au-dessus et les derniers nettement au-dessous d'une droite passant approximativement par les points médians (voir Daget, 1976).

Le coefficient de corrélation linéaire (ou coefficient de corrélation de Bravais-Pearson) peut aider à apprécier le degré d'ajustement. Inagaki (1967) a proposé pour les modèles de Motomura la règle suivante : $r = 0,95$, seuil au-dessus duquel l'ajustement est approximatif ; au-dessus de 0,98 il peut être considéré comme satisfaisant et au-dessus de 0,99 comme rigoureux.

Les distributions des fréquences absolues peuvent être comparées par la somme des écarts quadratiques réduits. Le nombre de degré de liberté est de $N - 2$ pour le modèle de Motomura (deux conditions) et de $N - 3$ pour le modèle de Preston (trois conditions). L'utilisation de ce test comporte deux restrictions :

- l'effectif de l'échantillon doit être supérieur à 50 et les effectifs théoriques à 5 ;
- les individus de l'échantillon observé doivent être indépendants. Le test du χ^2 est mis en cause quand la distribution spatiale des individus est du type en agrégats.

RÉSULTATS

Composition spécifique

Le tableau 1 donne la proportion relative entre les espèces dans chacune des stations au cours de l'année étudiée. Il ressort de ce tableau que plus la station est isolée, plus la dominance d'un petit nombre d'espèces est accentuée, le nombre d'espèces diminuant également.

La station soumise aux mouvements de marées (station « B ») comporte le plus grand nombre d'espèces ($N = 24$), ce qui se traduit par une diversité moyenne plus élevée que dans le système endigué

TABLEAU 1

Abondance relative (en pourcentage) des Copépodes méiobenthiques récoltés durant l'année 1975-1976 au niveau des quatre stations étudiées.

Espèces	St. « B »	St. « PM »	St. « P »	St. « MP »
Cyclopoides :				
<i>Halicyclops neglectus</i> Kiefer, 1935	1.3	25.8	5.3	18.1
<i>Cyclopina gracilis</i> Claus, 1863	10.2	0.1	0.1	
<i>Paracyclopina nana</i> Smirnov, 1935	0.9	0.6	0.2	12.0
Harpacticoides :				
<i>Canuella perplexa</i> T. and A. Scott, 1893	8.2	36.1	6.3	6.8
<i>Canuella furcigera</i> Sars, 1903	5.8	0.1		
<i>Brianola stebleri</i> (Monard, 1926)	1.3	0.2	0.1	
<i>Ectinosoma dentatum</i> Steuer, 1940	7.1			
<i>Ectinosoma melaniceps</i> Boeck, 1864	S.3	0.2	0.1	
<i>Halectinosoma curticone</i> (Boeck, 1872)	0.1			
<i>Tachidius discipes</i> Giesbrecht, 1882	2.3			
<i>Microarthridion fallax</i> Perkins, 1956	13.8			
<i>Harpacticus littoralis</i> Sars, 1903	1.2	2.3	0.8	8.7
<i>Tisbe</i> sp.	11.2	0.2		
<i>Daclylopodia</i> sp.	0.6			
<i>Paradactylopodia</i> sp.	0.6	0.1		
<i>Amonardia normani</i> (Brady, 1872)	3.7	0.4		2.5
<i>Bulbamphiascus inermis</i> (Sewell, 1940)	23.9	7.1		
<i>Robertgurneya erythraeus</i> (A. Scott, 1902)	2.3			
<i>Schizopera</i> sp.		0.1	0.1	
<i>Mesochra lilljeborgi</i> Boeck, 1864	0.3	3.1	44.3	51.2
<i>Enhydrosoma gariene</i> Gurney, 1930	0.7	0.1	0.7	
<i>Enhydrosoma caeni</i> Raibaut, 1965	0.1	0.1	0.3	
<i>Cletocamptus confluens</i> (Schmeil, 1894)	0.1	19.4	40.6	0.7
<i>Nannopus palustris</i> Brady, 1880	0.2	4.1	1.4	
<i>Heterolaophonte strömi</i> (Baird, 1837)	0.6	0.3		

Castel et Lasserre, (sous presse). La composition spécifique diffère nettement entre cette station et les stations des réservoirs.

Les deux stations les plus isolées (station « MP » et station « P ») ont le moins grand nombre d'espèces (respectivement 7 et 13). La richesse spécifique est plus élevée au niveau de la station « P » car il y a une succession de deux contingents au cours de l'année : des espèces estivales (*Cletocamptus confluens* dominant) et des espèces hivernales (*Mesochra lilljeborgi* dominant) (voir Castel et Lasserre, 1977 et sous presse). Cette succession correspond à deux états hydrologiques très différents : température et salinités très élevées en été, basses en hiver (Fig. 1). La station « MP » est beaucoup plus stable, aussi bien sur le plan hydrologique que sur le plan faunistique.

La station « PM », située près d'une écluse, est soumise à une immigration d'avril à octobre, correspondant aux périodes de vivification marine. C'est ce qui explique qu'une certaine partie de la faune copépodologique est commune à cette station et à la station « B » (en particulier *Bulbamphiascus inermis*). Le stock d'espèces immigrantes vient augmenter le nombre total des espèces recensées au niveau de la station « PM » (N = 19).

Affinité entre espèces

Le diagramme-treillis de la figure 2 permet de distinguer quatre contingents d'espèces. Les groupes 1 et 2 appartiennent aux lagunes endiguées. Ils sont nettement séparés des groupes 3 et 4 qui sont représentatifs de la station intertidale « B ».

Groupe 1. — *Nannopus palustris*, *Enhydrosoma gariene* et *E. caeni* sont des espèces fouisseuses vivant dans les vases de mode

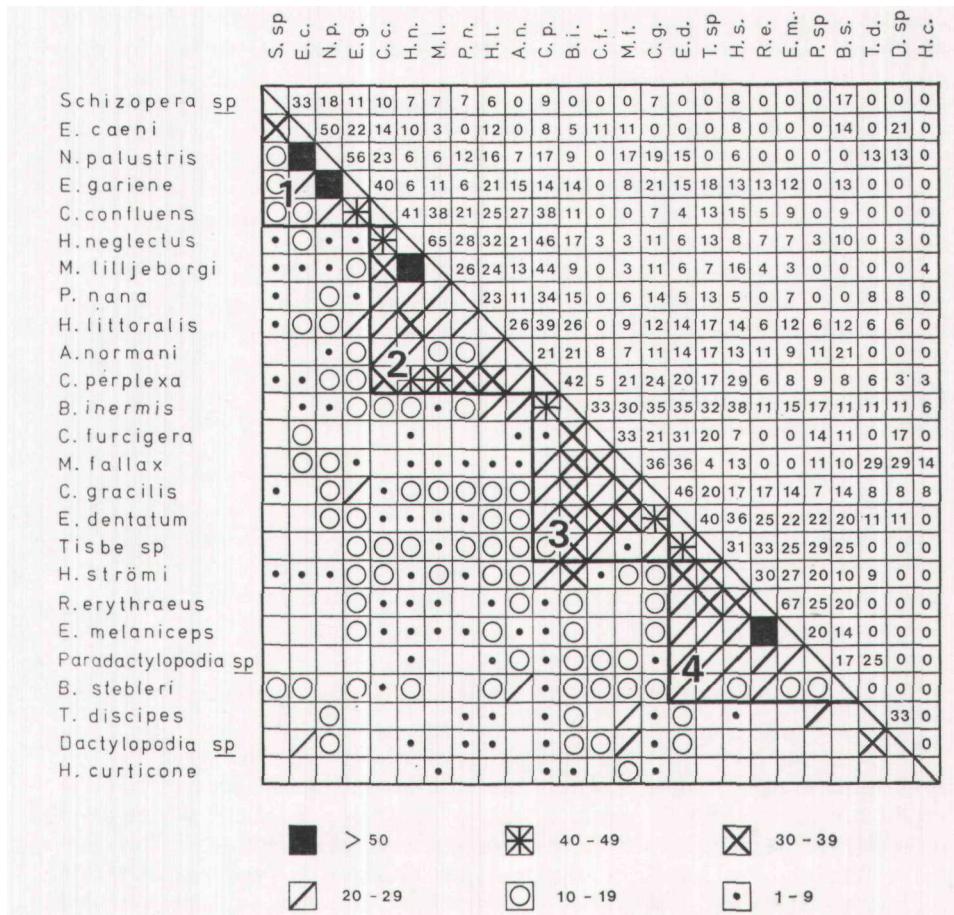


FIG. 2

Tableau d'affinité entre espèces (coefficient d'affinité cénotique de Jaccard).

calme et dans les estuaires (voir Bodin, 1976). Avec *Cletocamptus confluens* et *Schizopera sp.*, elles peuvent être considérées comme des espèces benthiques limicoles, vivant dans les milieux protégés et supportant la dessalure. Bien que caractéristiques des lagunes endiguées, *N. palustris*, *E. gariene* et *E. caeni* colonisent également la station « B » (Castel et Lasserre, sous presse). Leur maximum d'abondance se situe au printemps et en été, c'est-à-dire pendant la

période de vivification marine. *C. confluens* a davantage d'affinité avec le groupe 2, mais présente également un maximum d'abondance au printemps et en été (Castel et Lasserre, 1977).

Groupe 2. — Il est constitué surtout par des espèces qui ne sont pas strictement benthiques et qui peuvent coloniser divers substrats, phytaux notamment (Castel et Lasserre, 1977). Ce sont typiquement les espèces autochtones et dominantes dans les lagunes endiguées du Bassin d'Arcachon ; ce sont également les espèces les plus tolérantes (Castel et Lasserre, 1977). On y distingue un contingent d'espèces adaptées à la dessalure (*Halicyclops neglectus*, *Paracyclopina nana*, *Mesochra lilljeborgi*) et un contingent d'espèces supportant les fortes salinités (*A monardia normani*, *Harpacticus littoralis*, *Canuella perplexa*). *Cletocamptus confluens* semble plus insensible à ce facteur puisque cette espèce peut être dominante aussi bien à 7 p. 1 000 qu'à 40 p. 1 000, d'après les prélèvements effectués en 1976 et 1977.

Groupe 3. — Ce sont les espèces benthiques caractéristiques de la station intertidale (station « B »). *Canuella perplexa* est la seule espèce importante commune à cette station et aux lagunes endiguées. C'est une des espèces les plus tolérantes (Raibaut, 1967 ; Castel et Lasserre, 1977) qui a des possibilités de dissémination importantes puisque les stades juvéniles sont pélagiques. Les espèces de ce groupe vivent sur un substrat sablo-vaseux (*Bulbamphiascus inermis*, *Canuella perplexa*), vaseux (*Microarthridion fallax*) ou bien sont plus ou moins eurytopes comme *Cyclopina gracilis* et *Tisbe* sp.

Groupe 4. — Il renferme les espèces qui vivent plutôt sur les supports phytaux dans la zone intertidale et qui présentent des caractères nets d'eurytropie. Il reste trois espèces (*Tachidius discipes*, *Dactylopodia* sp. et *Halectinosoma curticone*) qui ne sont pas assez fréquentes pour être classées dans l'un ou l'autre de ces groupes.

Modèles démographiques

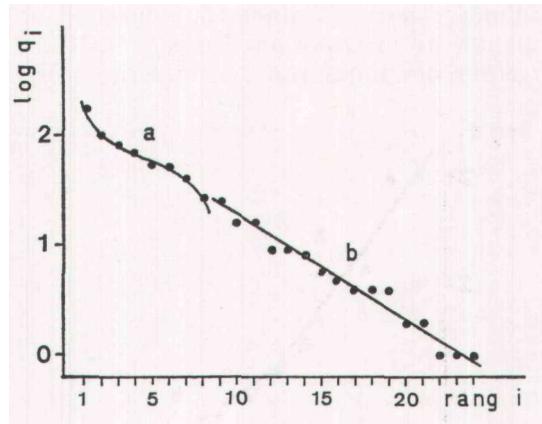
Station « B ».

La figure 3 représente le logarithme des effectifs ($\log q_j$) en fonction du rang i des espèces. Les points s'alignent approximativement sur une droite de pente négative et, sur le total des 24 espèces considérées, le modèle de Motomura s'ajuste mieux ($r = 0,995$) que le modèle de Preston ($r = 0,989$). Les 24 espèces font partie d'une même nomocénose. On constate cependant que ces espèces peuvent être scindées en deux groupes. Les huit premières espèces ont une distribution qui obéit à une loi log-normale ($r = 0,990$) tandis que les autres présentent une distribution d'abondances qui suit une loi log-linéaire de façon satisfaisante ($r = 0,985$). Les espèces 1 à 7 constituent le groupe 3 des espèces méiobenthiques caractéristiques de cette station (Fig. 2). La huitième espèce (*Amonardia normani*), qui se trouve à la limite des deux distributions d'abondances, fait partie du groupe 2. Cependant, c'est l'espèce de ce groupe qui a la plus forte affinité pour les groupes 3 et 4 (Fig. 2). *A normani* est une des espèces les plus ubiquistes de tout le système lagunaire du Bassin d'Arcachon (Castel, 1979).

Les espèces qui suivent une distribution d'abondances log-linéaire (Fig. 3, b) font partie, pour la plupart, du groupe 2 et du groupe 4 des espèces plus ou moins phytophiles pouvant faire des incursions dans le domaine benthique.

FIG. 3

Distribution annuelle d'abondances des Copépodes méiobenthiques (station < B »). 1 : *B. intermis*, 2 : *M. fallax*, 3 : *Tisbe* sp., 4 : *C. gracilis*, 5 : *C. perplexa*, 6 : *E. dentatum*, 7 : *C. furcigera*, 8 : *A. normani*, 9 : *E. melaniceps*, 10 : *R. erythraeus*, 11 : *T. discipes*, 12 : *H. neglectus*, 13 : *B. stebleri*, 14 : *H. littoralis*, 15 : *P. nana*, 16 : *E. gariene*, 17 : *Paradactylopodia* sp., 18 : *H. strömi*, 19 : *Dactylopodia* sp., 20 : *M. lilljeborgi*, 21 : *N. palustris*, 22 : *C. confluens*, 23 : *E. caeni*, 24 : *H. curticone*.



Station « PM ».

La figure 4 montre clairement que la distribution des abondances s'effectue selon deux droites nettement séparées s'ajustant chacune à un modèle de Motomura. La première distribution (a) comprend une espèce du groupe 1 (*Nannopus palustris*) et toutes les espèces du groupe 2 (sauf *Paracyclopsina nana* qui est une espèce vivant dans les milieux à faible salinité). En outre, *Bulbamphiascus inermis* fait partie de cette communauté. Cette espèce immigrante

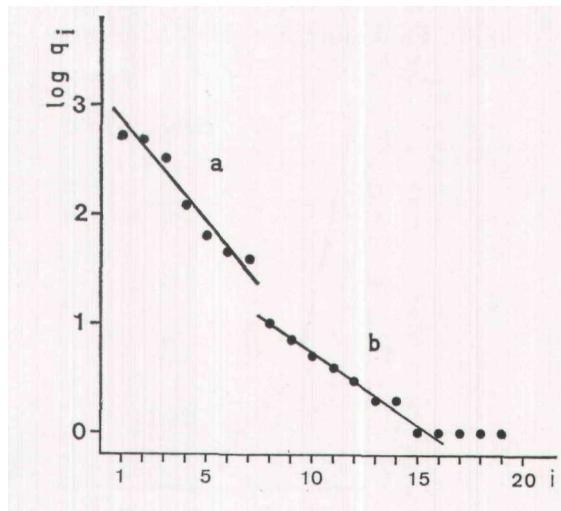


FIG. 4

Distribution annuelle d'abondances des Copépodes méiobenthiques (station « PM ») 1 : *C. perplexa*, 2 : *H. neglectus*, 3 : *C. confluens*, 4 : *B. inermis*, 5 : *N. palustris*, 6 : *M. lilljeborgi*, 7 : *H. littoralis*, 8 : *P. nana*, 9 : *A. normani*, 10 : *H. strömi*, 11 : *Tisbe* sp., 12 : *E. melaniceps*, 13 : *B. stebleri*, 14 : *Paradactylopodia* sp., 15 : *E. gariene*, 16 : *Schizopera* sp., 17 : *E. caeni*, 18 : *C. gracilis*, 19 : *C. furcigera*.

trouve dans la station « PM » des conditions favorables à son développement et semble faire partie intégrante de la communauté en place. La deuxième distribution (b) est constituée par des espèces immigrantes faisant partie du groupe 4. La fin de la distribution (essentiellement des espèces du groupe 1) peut être négligée (Daget, 1976).

Station « P ».

On retrouve (Fig. 5) une distribution d'abondances comparable au cas précédent. Un premier groupement (a) est composé d'espèces typiques aux réservoirs appartenant essentiellement au groupe 2 et d'une espèce (*Nannopus palus tris*) appartenant au groupe 1. La deuxième distribution (b) est constituée par les espèces du groupe 1 et par des immigrants en nombre très faible. On constate également

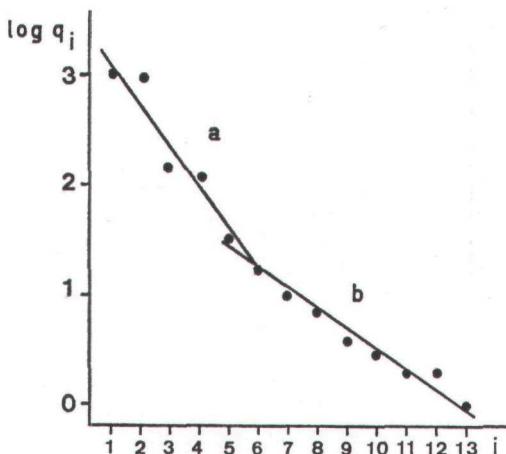


FIG. 5

Distribution annuelle d'abondances des Copépodes méiofénotiques (station « P »). 1 : *M. lilljeborgi*, 2 : *C. confluens*, 3 : *C. perplexa*, 4 : *H. neglectus*, 5 : *N. palustris*, 6 : *H. littoralis*, 7 : *E. gariene*, 8 : *E. caeni*, 9 : *P. nana*, 10 : *C. gracilis*, 11 : *Schizopera* sp., 12 : *B. stebleri*, 13 : *E. melaniceps*.

que les quatre premières espèces se répartissent par abondance en deux paires, ce qui tendrait à montrer que, contrairement à la définition de la nomocénose, des espèces ayant même abondance peuvent coexister. Si on sépare les échantillons en prélèvements d'été (mai-octobre) et en prélèvements d'hiver (novembre-avril), on met en évidence deux distributions (Fig. 6), l'une dominée par *Cletocamp-*

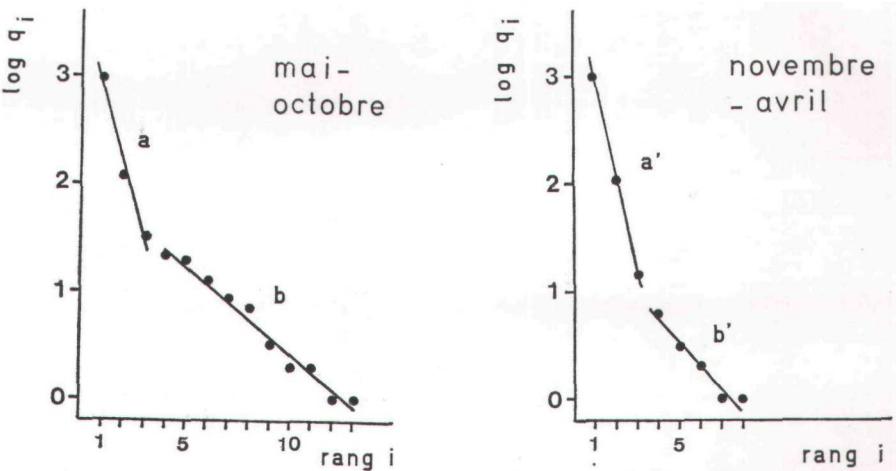


FIG. 6

Distribution d'abondances des Copépodes méiofénotiques en fonction de la saison.
Mai-octobre : 1 : *C. confluens*, 2 : *C. perplexa*, 3 : *N. palustris*, 4 : *H. neglectus*, 5 : *M. lilljeborgi*, 6 : *H. littoralis*, 7 : *E. gariene*, 8 : *E. caeni*, 9 : *P. nana*, 10 : *Schizopera* sp., 11 : *B. stebleri*, 12 : *C. gracilis*, 13 : *E. melaniceps*.
Novembre-avril : 1 : *M. lilljeborgi*, 2 : *H. neglectus*, 3 : *C. perplexa*, 4 : *H. littoralis*, 5 : *C. confluens*, 6 : *P. nana*, 7 : *E. gariene*, 8 : *C. gracilis*.

tus confluens en été et l'autre dominée par *Mesochra lilljeborgi* en hiver. Les deux autres distributions (b et b') sont constituées par des espèces accessoires qui se retrouvent aussi bien en été qu'en hiver. On notera également que la constante de milieu de Motomura (donc la diversité) n'est pas beaucoup plus élevée en été qu'en hiver (tableau 2).

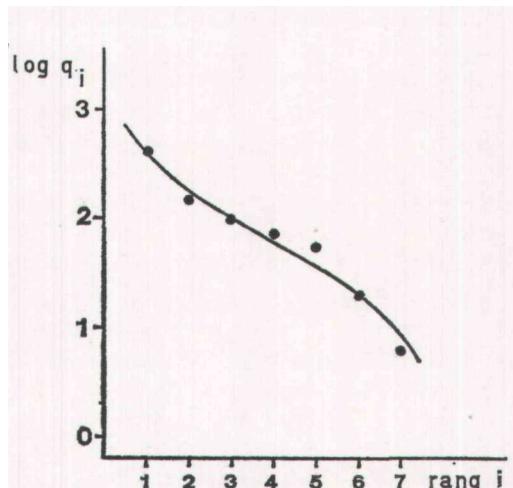
TABLEAU 2

Valeurs numériques du coefficient de corrélation et de la constante de milieu calculés pour des distributions d'abondances log-linéaires (modèle de Motomura) et log-normales (modèles de Preston).

Stations	Modèle de Motomura		Modèle de Preston	
	r	m	r	m'
« B » total	0.995	0.805	0.988	1.857
« B » a	0.978	0.798	0.990	11.012
« B » b	0.985	0.811	0.981	4.096
« PM » total	0.977	0.619	0.953	0.971
« PM » a	0.976	0.583		
« PM » b	0.990	0.746		
« P » total	0.972	0.558	0.965	0.744
« P » a	0.976	0.417		
« P » b	0.988	0.663		
« P » a été	0.990	0.185		
« P » b été	0.988	0.681		
« P » a hiver	0.999	0.120		
« P » b hiver	0.970	0.626		
« MP »	0.970	0.539	0.983	1.948

FIG. 7

Distribution annuelle d'abondances des Copépodes méiobenthiques (station « MP »). 1 : *M. lilljeborgi*, 2 : *H. neglectus*, 3 : *P. nana*, 4 : *H. littoralis*, 5 : *C. perplexa*, 6 : *A. normani*, 7 : *C. confluens*.



Station « MP ».

La communauté de Copépodes présente un profil spécifique correspondant aux espèces du groupe 2. La distribution d'abondances s'ajuste mieux à un modèle de Preston ($\chi^2 = 4,45$) qu'à un modèle de Motomura ($\chi^2 = 9,33$). Le peuplement tend à s'équilibrer par rapport à ceux des autres stations, ce qui est à mettre en relation avec la

relative stabilité des conditions hydrologiques régnant dans cette station (Fig. 1).

La récapitulation des principaux paramètres (coefficients de corrélation et constantes de milieu) correspondant aux deux types de distributions d'abondances envisagés est donnée dans le tableau 2.

DISCUSSION

Validité des modèles de distributions d'abondances

Les Copépodes étudiés présentent des cycles biologiques de très courte durée (Raibaut, 1967 ; Castel, 1976 et 1979). L'abondance relative des espèces varie beaucoup au cours des mois (Castel et Lasserre, sous presse). L'étude de la distribution d'abondances des Copépodes dans un seul prélèvement ou une série d'échantillons prélevés sur une même aire à un instant donné n'est pas suffisante pour décrire le peuplement caractéristique d'un biotope puisque cette distribution varie de mois en mois (Castel et Lasserre, 1979). L'addition des prélèvements effectués au cours d'une année donne l'image d'un peuplement moyen, fictif, mais représentatif du milieu considéré au cours de cet intervalle de temps.

D'après Inagaki (1967), une distribution d'abondances en progression géométrique n'est valable que si tous les individus vivent sur une surface minimale égale. D'autre part, le mode de vie et la taille des espèces doivent être comparables. Il est préférable d'appliquer ces modèles à des espèces appartenant au même groupe taxonomique, ce qui permet de mieux réunir ces conditions.

Les Copépodes méiobenthiques vivant en milieu lagunaire présentent une distribution spatiale de type contagieux ou en agrégats (Heip, 1975 ; Castel et Lasserre, 1977). Cependant, la taille des agrégats est assez constante et il semble bien que tous les individus de toutes les espèces aient besoin d'une aire minimale relativement équivalente pour subsister (Heip et Engels, 1977).

Le mode de vie des espèces étudiées n'est pas identique. Castel et Lasserre (1977) ont montré que ces espèces ont des spécialisations et qu'il existe une répartition spatiale des individus entre le domaine pélagique, les domaines phytaux (différente suivant la nature du support) et le domaine benthique. De plus, la plupart des espèces peuvent vivre aux interfaces de ces domaines et les mouvements sont intenses d'un domaine à l'autre. Dans le présent travail, l'ajustement des distributions d'abondances a permis de rassembler les groupements d'espèces ayant des répartitions spatiales comparables. En particulier, au niveau de la station « B », on a clairement séparé les espèces strictement benthiques des espèces à affinité phytophilie.

La taille des individus, également, n'est pas identique ; les copépodites ont été considérés au même titre que les adultes. Cependant, on peut admettre que la taille n'est pas trop différente d'un individu

à l'autre. L'étude des distributions des biomasses estimées ne donne pas de meilleurs résultats.

Une autre restriction pourrait résulter de l'échantillonnage. Le modèle log-linéaire de Motomura est indépendant de la taille de l'échantillon puisqu'il est entièrement déterminé par la constante de milieu m (Daget, 1976), indépendamment du nombre d'espèces. Quant au modèle log-normal de Preston, il suffit, théoriquement, de récolter la moitié des espèces présentes dans le milieu, leur distribution étant symétrique par rapport à la moyenne des effectifs. Aucune autre condition de surface vitale minimale, de taille des individus ou de mode de vie n'est requise (Daget, 1976).

Il en résulte que les méthodes d'échantillonnage habituellement employées (carottages par exemple) sont suffisantes pour justifier l'utilisation de tels modèles dans la mesure où l'efficacité de capture est la même pour toutes les espèces.

Affinité entre espèces et modèles démographiques

Dans chaque prélèvement, des espèces coexistent. La répétition de cette coexistence est mesurée par l'indice d'affinité cénotique de Jaccard où l'on ne tient compte que de la présence ou de l'absence des espèces. La validité de cette méthode est prouvée dans la mesure où chaque association d'espèces correspond à une nomocénose (*sensu* Daget *et al.*, 1972). La coexistence entre espèces ne se fait donc pas au hasard et il ne s'agit pas uniquement d'associations d'espèces ayant les mêmes exigences pour les facteurs de l'environnement. Les groupements d'espèces se font en fonction d'une certaine organisation, révélée par les modèles démographiques. En ce sens, les modèles démographiques apportent une dimension nouvelle à la biocénétique classique.

TABLEAU 3

Tableau récapitulatif montrant la correspondance entre les associations d'espèces déterminées à l'aide du coefficient d'affinité cénotique et les distributions d'abondances ajustées à un modèle de Motomura ou de Preston.

Station	Modèle	Association	Espèces étrangères
« B »	(a) Preston	groupe 3	<i>(A. normani)</i>
	(b) Motomura	groupe 4+ groupe 2	
« PM »	(a) Motomura	groupe 2	<i>N. palustris</i> + <i>B. inermis</i>
	(b) Motomura	groupe 4+ groupe 1	<i>(P. nana)</i> + <i>(A. normani)</i>
« P »	(b) Motomura	groupe 2	<i>(N. palustris)</i>
	(a) Motomura	groupe 1	
« MP »	Preston	groupe 2	

Les espèces étrangères ne font pas partie de l'association considérée mais sont prises en compte dans la distribution d'abondance correspondante. Les espèces entre parenthèses sont à la limite de deux associations ou de deux distributions d'abondances.

Les principaux résultats de la comparaison entre les deux méthodes sont rassemblés dans le tableau 3.

Les indices d'affinité cénotique montrent une certaine homogénéité de la composition spécifique des communautés autochtones dans les lagunes endiguées. C'est surtout la proportion entre espèces qui varie d'une station à l'autre (tableau 1). Cela est bien mis en évidence par les distributions d'abondances. En outre, les valeurs des constantes de milieu de Motomura ne sont pas considérablement différentes d'une station à l'autre quand on considère les espèces appartenant au même groupe. Ainsi, pour les espèces du groupe 2, $m = 0,583$ pour la station « PM », $m = 0,417$ pour la station « P » et $m = 0,539$ pour la station « MP ». La même chose s'observe pour les espèces intertidales du groupe 4 ($m = 0,811$ pour la station « B » et $m = 0,746$ pour la station « PM »).

Les Copépodes méiobenthiques du système lagunaire du Bassin d'Arcachon s'organisent en peuplements hiérarchisés qui comprennent un nombre relativement fixe d'espèces. L'abondance relative des espèces (ou bien le rang) est modifiée en fonction de facteurs inhérents à chaque station mais la hiérarchie d'abondance est à peu près la même.

Exemples d'utilisation des modèles démographiques

La présente étude a permis de définir un certain nombre de cas où se justifie la notion de distribution d'abondances.

— *Répartition spatiale.*

Dans la station « B », soumise à l'alternance des marées, on a mis en évidence deux profils spécifiques : l'un correspondant aux espèces strictement benthiques et l'autre, aux espèces plus ou moins phytophiles. Le premier se rapproche davantage d'un modèle de Preston et semble donc plus « stable » que le second. Ce fait est confirmé par l'étude détaillée des fluctuations saisonnières d'abondances (Castel et Lasserre, sous presse).

— *Immigration.*

Dans la station « PM », soumise à vivification marine, on a défini un stock d'espèces immigrantes (groupe 4) qui présentent une distribution d'abondances différente des espèces autochtones (groupe 2).

— *Adaptation et eurytie.*

On a constaté un certain nombre d'exceptions qui correspondent aux espèces étrangères à l'association considérée (tableau 3). Ces exceptions sont en elles-mêmes intéressantes. *Nannopus palustris*, *Amonardia normani* et *Bulbamphiascus inermis* sont des espèces eurytopes, vivant aussi bien dans la zone de balancement des marées

que dans les lagunes endiguées. Ces espèces s'intègrent parfois si bien qu'elles peuvent faire partie de la communauté autochtone. Elles prospèrent quelquefois mieux dans les réservoirs qu'à l'extérieur. Au contraire, *Paracyclopsina nana*, endémique au système de réservoirs, ne se développe avec succès que dans des conditions de faible salinité. Elle apparaît comme étrangère au groupement d'espèces dominantes dans les stations où la salinité moyenne est la plus élevée (stations « PM » et « P »).

— *Succession d'espèces.*

Au niveau de la station « P » ont été déterminées des incohérences dans la distribution d'abondances des espèces basée sur le total des prélèvements de l'année. En fait, deux contingents se succèdent au cours de l'année : l'un en hiver et l'autre en été.

— *Stabilité des communautés.*

La stabilité du milieu retentit sur l'organisation des peuplements. Au niveau de la lagune intertidale (station « B »), la communauté d'espèces benthiques est plus stable que celle des espèces à affinité phytophilie. Un autre exemple est fourni par la station « MP » dont les conditions hydrologiques sont plus stables. La distribution des fréquences suit une loi se rapprochant davantage de la log-normalité que de la log-linéarité.

Conclusion

En dehors des aspects biocénotiques, les modèles démographiques de Motomura et de Preston permettent d'évaluer le degré d'organisation des populations. Amanieu *et al.* (sous presse) ont ainsi mis en évidence une restructuration de la macrofaune dans les lagunes littorales méditerranéennes à partir d'un contingent d'espèces immigrantes. Ils ont également montré que les crises dystrophiques estivales perturbent de façon durable cette organisation. Des phénomènes du même ordre se produisent au niveau de la méiofaune dans les lagunes endiguées du Bassin d'Arcachon où un meilleur équilibre démographique peut être obtenu par l'introduction de prédateurs (Castel et Lasserre, 1979).

Plus généralement, la structure démographique des peuplements dans les milieux lagunaires est conditionnée par les interactions compétitives mettant en jeu des espèces à forte capacité d'adaptations dont les mécanismes originaux sont étudiés par ailleurs (Lasserre *et al.*, 1976 ; Lasserre, 1977).

Ce travail a bénéficié du concours financier du Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), dans le cadre du programme « Ecotron » (contrats n° 75/5140 et 76/5311).

L'auteur remercie vivement Monsieur le Professeur M. Amanieu (Université de Montpellier) qui l'a fait bénéficier de ses moyens de calcul et de ses conseils, ainsi que le Dr P. Lasserre (Université de Bordeaux I) qui a bien voulu lire et critiquer le manuscrit de ce travail.

Summary

The differential distribution and structure of meiobenthic copepod populations in the lagoonal system of the Arcachon Bay, France, are described. Four stations have been studied during the year 1975-1976: three are situated in semi-enclosed fish ponds and one in the intertidal area, contiguous to the ponds. In the semi-enclosed mixohaline lagoons, one station is subjected to direct influx of sea water and to immigration; the other is isolated and displays the greatest variations, the last is also isolated but with more stable environmental conditions.

A simple method of faunal affinity (Jaccard's association coefficient) is used to determine four associations of copepods: groups 1 and 2: species found in the semi-enclosed ponds, groups 3 and 4: characteristic species of the intertidal area.

The associations of species are not randomly formed but are characterized by a distribution law of specific abundance. Two models of distribution of abundance, the log-linear and log-normal models, are utilized. The autochthonous populations of the semi-enclosed ponds have a relatively fixed number of species. The distribution of abundance is about the same in the three stations, mainly the rank of the species may change. Immigration of copepods from the intertidal to the fish ponds is evidenced by a discontinuity in the distribution of abundance.

The interest of such laws of distribution is discussed in relation with spatial distribution, immigration, adaptation, seasonally and stability of the communities.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMANIEU, M., 1967. — Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Vie Milieu*, W (2-7), pp. 381-446.
- AMANIEU, M., GUELONNET, o. et MICHEL, p. sous presse. — Evolution structurale des peuplements de la macrofaune benthique des étangs palavasiens. *Vie Milieu*.
- BODIN, P., 1976. — Les copépodes harpacticoides (Crustacea) des côtes charentaises (Atlantique). Données écologiques et biologiques sur les principales espèces. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* (3^e sér.) 363, pp. 1-45.
- CASTEL, j., 1979. — Adaptation and reproductive cycle of the Harpacticoid Copepod *Amonardia normani* (Brady, 1872) in semi-enclosed lagoons of Arcachon Bay, France. In: *Cyclic phenomena in marine plants and animals* (E. Naylor and R.G. Hartnoll eds), Pergamon Press, pp. 131-138.
- CASTEL, j., sous presse. — Adaptation and reproductive cycle of the Harpacticoid Copepod *Amonardia normani* (Brady, 1872) in semi-enclosed lagoon of Arcachon Bay, France. *Proc. 13th Europ. Symp. Mar. Biol., Douglas, Isle of Man*, 27th-Sept.-5th Oct. 1978.
- CASTEL, j. et LASSEURRE, P., 1977. — Colonisation et distribution spatiale des copépodes dans des lagunes semi-artificielles. In : *Biology of benthic organisms* (B.F. Keegan, P.O'Cedigh and P.J.S. Boaden eds), Pergamon Press, pp. 129-146.
- CASTEL, j. et LASSEURRE, P., 1979. — Modifications de l'équilibre démographique de la méiofaune dans les lagunes aménagées de Certes. *Actes Colloque "Ecotron"*, Brest, 3-6 juillet 1978. *Publ. Sci. Tech. CNEXO : Actes Colloq.*, 7, pp. 575-590.
- CASTEL, j. et LASSEURRE, P., sous presse. — Opportunistic copepods in temperate lagoons of Arcachon Bay: differential distribution and temporal heterogeneity. *Estuar. Coast. mar. Sci.*
- DAGET, J., 1976. — Les modèles mathématiques en écologie. Masson éd., 172 pp.
- DAGET, J., LECORDIER, c. et LÉVÈQUE, c., 1972. — Notion de nomocénose : ses applications en écologie. *Bull. Soc. Écol.*, 3 (4), pp. 448-462.
- FISHER, RA., CORBET, A.S. and WILLIAMS, C.B., 1943. — The relation between the number of species and the number of animals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12, pp. 42-58.
- GRAY, J.S., 1971. — The effect of pollution on sand meiofauna communities. *Thalassia Jugosl.*, 7 (1), pp. 79-86.

- HEIP, c., 1975. — On the significance of aggregation in some benthic marine invertebrates. *Proc. 9th Europ. Symp. Mar. Biol.* (H. Barnes ed.), Aberdeen University Press, pp. 527-538.
- HEIP, c., 1976. — On the relative abundance of natural populations. *Biol. Jb. Dodonaea*, 44, pp. 210-216.
- HEIP, c. and ENGELS, p., 1977. — Spatial segregation in copepod species from a brackish water habitat. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 26, pp. 77-96.
- INAGAKI H., 1967. — Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie Milieu*, 18 (1), pp. 153-166.
- JACCARD, p., 1902. — Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, 38, pp. 59-130.
- LASSEUR, P., 1977. — Aspects de l'adaptation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherches écophysiologiques sur la méiofaune et les poissons mugilidés. Thèse doct., Univ. Bordeaux I.
- LASSEUR, P., RENAUD-MORNANT, J. and CASTEL, J., 1976. — Metabolic activities of meiofaunal communities in semi-enclosed lagoons. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish. *Proc. 10th Europ. Symp. Mar. Biol.* (Persoone G. and Jaspers E. eds), Univ. Press, Wetteren, Belgium, pp. 393-414.
- LIE, u., 1969. — The logarithmic series and the lognormal distribution applied to benthic infauna from Puget Sound, Washington, USA. *Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders*, 15, pp. 234-245.
- MOTOMURA, I., 1932. — Etude statistique de la population écologique (en nippon). *Doobutugaku Zassi*, 44, pp. 379-383.
- MOTOMURA, I., 1947. — Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association (en nippon). *Seiri Seitai*, 1, pp. 55-60.
- PRESTON, F.W., 1948. — The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29, pp. 254-283.
- PRESTON, F.W., 1962. — The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43, pp. 185-215.
- RAIBAUT, A., 1967. — Recherches écologiques sur les copépodes harpacticoïdes des étangs côtiers et des eaux saumâtres temporaires du Languedoc et de Camargue. Thèse doct., Univ. Montpellier.
- SANDERS, H.L., 1960. — Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of the soft bottom community. *Limnol. Oceanogr.*, 5 ; pp. 138-183.
- UTIDA, T., 1943. — Relation entre les populations expérimentales de *Callosobruchus chinensis* Linné (Coléoptères) et de son parasite (Hyménoptères). III. Influence de la densité de population de l'hôte sur la prolifération du parasite (en nippon). *Seitaigaku Kenkyuu*, 9, pp. 40-54.
- WARWICK, R.M. and BUCHANAN, J.B., 1970. — The meiofauna off coast of Northumberland. I. The structure of the nematode population. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 50, pp. 129-146.
- WIESER, w., 1960. — Benthic studies in Buzzards Bay, II. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5, pp. 121-137.