

Facteurs de distribution des peuplements de copépodes méiobenthiques dans des écosystèmes eutrophes littoraux (côte Atlantique).

Jacques Castel

Institut de Biologie Marine, Université de Bordeaux I
33120 Arcachon

Résumé : Plusieurs auteurs ont proposé des classifications des eaux saumâtres en fonction de la salinité et ont relié ce facteur aux différents types de communautés recensés (en particulier pour la macrofaune). Toutefois, pour le meiobenthos et, en particulier les Copépodes, généralement très euryhalins, il est souvent difficile de corrélérer directement la composition spécifique au régime de salinité ; il faut faire intervenir d'autres paramètres.

Dans ce contexte, certains aspects de la structure des peuplements de Copépodes méiobenthiques (composition et diversité spécifiques, associations d'espèces) ont été étudiés dans neuf biotopes situés sur la côte Atlantique. Les stations de prélèvements sont représentatives de différents milieux mixohalins (intertidal, estuaire, lagune) dans une gamme de salinité comprise entre 0,5 et 38 p. 1000.

L'ordination des espèces et des stations dans un espace de dimension réduite par l'analyse factorielle des correspondances montre que la composition des peuplements dépend en grande partie de la nature granulométrique du sédiment et de la distance à la mer ouverte.

Il est conclu que, dans les milieux mixohalins, les gradients biologiques peuvent dépendre davantage de facteurs morphologiques et hydrodynamiques que de la salinité en elle-même.

Abstract : Factors of distribution of meiobenthic copepod assemblages in brackish shallow waters (Atlantic coast).

Several authors have classified brackish waters according to their salinity changes, and have related salinity to the species assemblages that are present (mainly for macrofauna). However, for the meiobenthos, it is often difficult to correlate directly the species composition and the salinity regime ; other factors must be involved.

Aspects of the structure (species composition and relative abundance, species diversity and species associations) of meiobenthic copepod assemblages have been investigated from a range of sediment types collected in nine different biotopes along the French Atlantic coast. The collecting stations were representative of intertidal, estuarine and lagoon environments with salinities ranging from 0,5 to 38 p. 1000.

The influence of deposited fine paniculate matter, and distance from the open sea, on community variables is assessed using correspondence analysis.

In spite of the fact that brackish waters are unstable environments, meiobenthic copepods appear to have adapted remarkably well, notably in their tolerance to salinity variations. Thus, it is concluded that biological gradients may depend more on morphological and hydrological factors than on salinity in itself.

INTRODUCTION

Les espèces vivant dans les écosystèmes eutrophes littoraux voire semi-fermés sont soumises à des fluctuations des facteurs physico-chimiques beaucoup plus prononcées qu'en milieu océanique. Ces facteurs impriment une biologie particulière aux espèces capables de s'établir dans de tels écosystèmes, notamment aux espèces méiobenthiques. Le meiobenthos (ensemble des métazoaires benthiques d'une taille inférieure à 1 mm et qui sont retenus par un tamis de 63 µm de vide de maille), par sa dynamique et la diversification de ses formes, constitue un mo

dèle particulièrement intéressant pour étudier la variabilité des écosystèmes et les problèmes d'écologie fondamentale associés (Coull & Bell, 1979).

L'augmentation extrêmement rapide des effectifs, assortie d'une grande tolérance aux facteurs abiotiques confèrent aux communautés de meiofaune des aptitudes marquées à coloniser les écosystèmes littoraux, plus spécialement lagunaires et estuariens où leur abondance peut être considérable (Lasserre *et al.*, 1976). L'organisation des peuplements meiobenthiques lagunaires est largement contrôlée par des facteurs d'ordre physique (Castel, 1985) parmi lesquels la salinité est souvent considérée comme étant le paramètre prépondérant.

De nombreux auteurs ont proposé des classifications des eaux saumâtres en fonction de la salinité et ont relié ce facteur aux différents types de communautés recensées (en particulier pour la macrofaune). Cette relation doit cependant être nuancée pour les organismes meiobenthiques, généralement très euryhalins. En milieu estuarien, on trouve souvent une zonation très nette des peuplements meiobenthiques en fonction du gradient de salinité, aussi bien pour les Nématodes (Riemann, 1966) que pour les Copépodes (Noodt, 1957; Hicks & Coull, 1983). Parallèlement, il est couramment admis que les salinités réduites et fluctuantes sont responsables d'une diminution de la diversité spécifique. Toutefois, certains travaux font exception. Ainsi, Caspicks (1959) ne trouve pas de réduction de la richesse spécifique des Nématodes quand la salinité décroît. Il est certain que la granulométrie du sédiment a une grande importance (Gerlach, 1958 ; Wieser, 1959) et que le gradient amont-aval peut s'en trouver atténué (Gourbault, 1981). Récemment, Warwick et Gee (1984) émettent l'hypothèse que les interactions biologiques ou les phénomènes de remise en suspension pourraient perturber ce gradient et que la salinité n'est peut-être pas le facteur le plus important pour expliquer la structure des peuplements meiobenthiques de milieux estuariens.

Dans ce contexte, la distribution des peuplements de Copépodes meiobenthiques a été étudiée dans plusieurs écosystèmes eutrophes littoraux de la côte Atlantique. Les stations de prélèvements sont représentatives de plusieurs milieux mixohalins (intertidal, estuaire, lagunes) dans une gamme de salinité comprise entre 0,5 et 38 p. 1000 et différant par leur granulométrie et leur morphologie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les résultats présentés concernent neuf stations ou groupes de stations réparties en quatre sites sur le littoral Atlantique (Fig. 1): Ile Tudy (st. IT), côtes charentaises (st. MO et st. Ci), estuaire de la Gironde (st. V et st. Ge) et Bassin d'Arcachon (st. Am, st. PM, st. P et st. MP). Les zones étudiées présentent toutes un caractère lagunaire ou estuaire mais diffèrent néanmoins par leur morphologie, leur sédimentation et leur régime de salinité. La profondeur maximum d'échantillonnage est de 0,5 m.

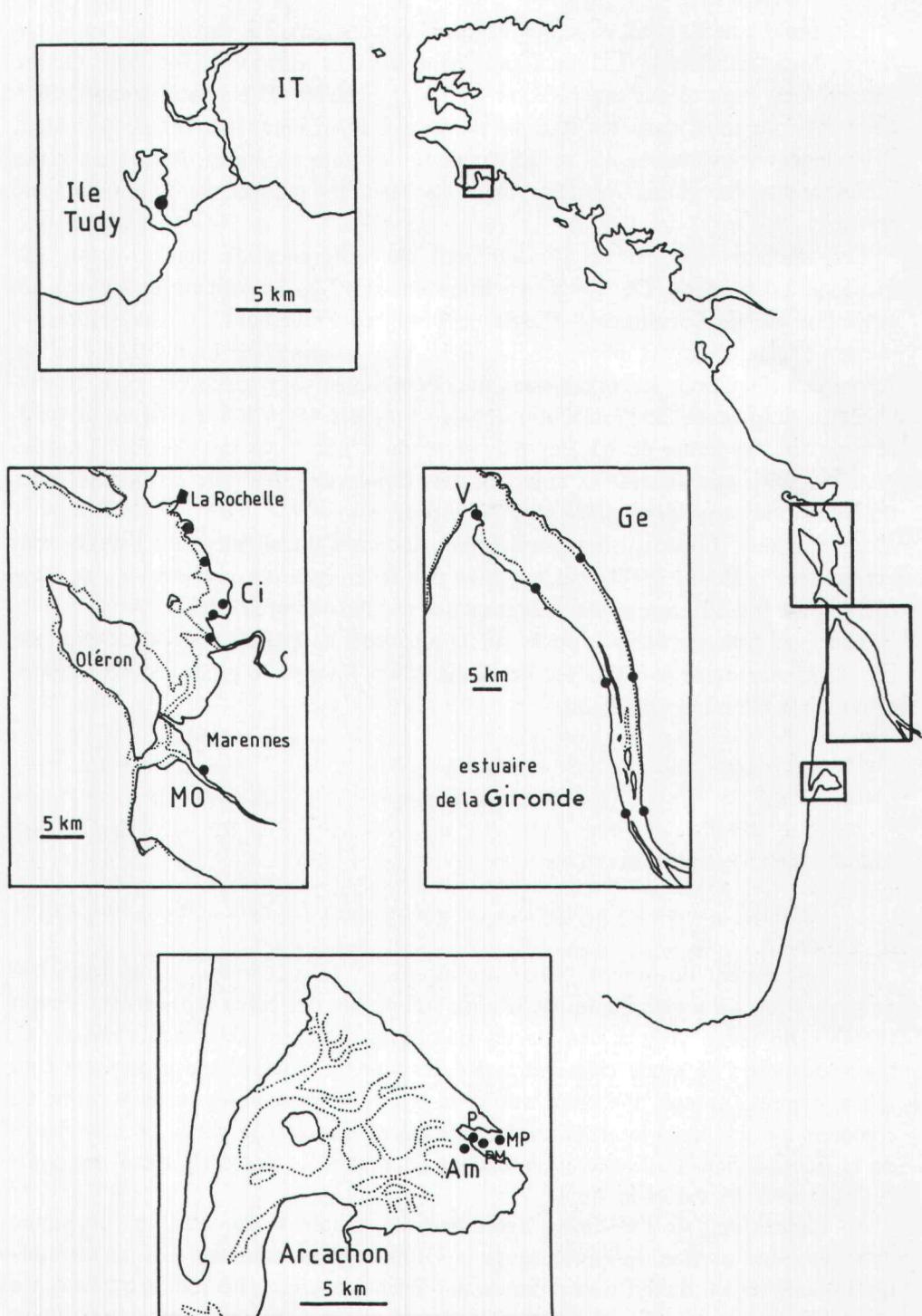


Fig. 1 : Localisation des stations étudiées sur le littoral Atlantique.

Les prélèvements sont effectués avec un carottier de 3,2 cm de diamètre, enfoncé de 5 cm dans le sédiment puis sont fixés au formol à 5 p. 100. Quatre échantillons, répartis sur une aire de 1 m² sont prélevés. L'échantillonnage a lieu deux fois par mois dans les stations du Bassin d'Arcachon où l'étude porte sur deux années consécutives. En ce qui concerne les autres stations, la fréquence des prélèvements est moins régulière mais les résultats portent au moins sur une année.

Les animaux sont extraits du sédiment par différence de densité selon une méthode adaptée de De Jonge et Bouwman (1977). Le milieu utilisé est un polymère de silice colloïdale (Ludox HS 40) chimiquement et osmotiquement inerte. L'échantillon est homogénéisé dans une solution de Ludox à 50 p. 100. Après centrifugation, les organismes meiobenthiques sont récupérés dans le surnageant. L'efficience de l'extraction dépasse toujours 95 p. 100. La faune est concentrée sur un tamis de 63 µm puis triée dans une cuve de Dollfus. Tous les grands taxons sont séparés et comptés. Les Copépodes, les plus abondants après les Nématodes, sont déterminés jusqu'à l'espèce.

Les données concernant les peuplements des vases intertidales de Charente sont empruntées à Bodin (1974) qui a utilisé des techniques de prélèvement et d'extraction un peu différentes mais donnant des résultats comparables.

L'analyse granulométrique porte sur la quantité de pélites qui est déterminée par différence entre le poids sec de l'échantillon total et le poids sec de l'échantillon après tamisage sur 63 µm.

RÉSULTATS

CARACTÉRISTIQUES DES STATIONS

Le tableau 1 résume les principales caractéristiques des neuf stations ou groupes de stations étudiés.

Le peuplement du groupe "Charente intertidal" (Ci) correspond aux vases homogènes, plus ou moins fluides de la zone intertidale des côtes charentaises. Bodin (1974) y distingue trois faciès (faciès des vases sableuses de mode semi-abrité, faciès des vases de mode calme et faciès des vases d'estuaire) qui présentent toutefois, d'après l'auteur, une unité suffisante pour être rassemblées sous le terme de communauté des vases intertidales. Le substrat est caractérisé par la prédominance de la fraction fine. Ces vasières s'étendent généralement entre l'horizon des sources et le zéro des cartes marines.

Se rapprochant de l'ensemble précédent, la station V (Le Verdon) est située dans une anse abritée de l'estuaire de la Gironde (Bas estuaire). Les caractéristiques physiques du milieu sont données par Bachelet (1980). Le sédiment, vaseux à sablo-vaseux, est très thixotropique ; les profils verticaux sont assez hétérogènes avec des lits de sable, des morceaux de *Phragmites* et des débris coquilliers. Le ré-

| Stations | Nombre d'espèces | H' | J' |
|--------------------------|---------------------|------|------|
| Arcachon-marais (Am) | 26 | 3,36 | 0,74 |
| Ile Tudy(IT) | 25 | 3,18 | 0,76 |
| Charente-intertidal (Ci) | 27 | 2,84 | 0,71 |
| Arcachon-réservoirs (PM) | 22 | 2,81 | 0,67 |
| Le Verdon(V) | 18 | 2,35 | 0,66 |
| Arcachon-réservoirs (P) | 15 | 2,06 | 0,65 |
| Arcachon-réservoirs (MP) | 7 | 2,06 | 0,73 |
| Marennes-Oléron (MO) | 17 | 2,04 | 0,52 |
| Gironde-estuaire (Ge) | 17 | 1,82 | 0,51 |

Tab. 1 : Caractéristiques physiques des stations étudiées. ⁽¹⁾Données empruntées à Bodin (1974).
⁽²⁾Données empruntées à Bachelet (1980).

gime de salinité dans cette station est assez semblable à celui de la zone intertidale des côtes charentaises (18-34 p. 1 000 et 22-35 p. 1 000 respectivement).

Toujours dans l'estuaire de la Gironde, un ensemble de six points de prélèvements constitue la station Ge, caractéristique des vases d'estuaire soumises à un régime de salinité oligo-mésohalin. Le substrat est généralement constitué par un placage de vase fluide, souvent remaniée, sur un fond compacté.

Contrastant avec les stations précédentes, situées dans la zone intertidale, deux sites présentent un caractère fermé. Il s'agit de claires ostréicoles isolées de la mer (Marennes-Oléron) et de réservoirs endigués utilisés pour l'aquaculture de poissons euryhalins (Arcachon-réservoirs : st. P, st. PM, st. MP).

La station MO (Marennes-Oléron) est située à 2 km de l'embouchure de la Seudre. Leau est renouvelée pour chaque marée de coefficient supérieur à 75-80. La profondeur moyenne est voisine de 30 cm. Le sédiment est extrêmement fin et repose sur un lit d'argile.

Ensemble des réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon a été divisé en trois stations plus ou moins en communication avec la mer. La station PM est située près d'une écluse. Elle reçoit directement les eaux néritiques au moment de la vivification marine qui a lieu par coefficient supérieur à 80. La station MP est isolée et reçoit des apports d'eaux douces qui ont un effet stabilisateur sur la température, ces apports ayant une température relativement constante de l'ordre de 8 à 12°C (Amanieu, 1967). La station P est également une station isolée mais elle n'a pas un caractère continental comme la station précédente. Elle subit de fortes variations de salinité dues à l'évaporation en été et à la pluviosité en hiver, non compensées par les apports marins. Dans cet ensemble de stations la proportion de

pélites est un peu moins importante que dans les vases. En effet, la pellicule superficielle du sédiment est riche en particules organiques d'origine végétale et en pelotes fécales d'une dimension supérieure à 63 µm.

Les stations IT (Ile Tudy) et Am (Arcachon-marais maritime) sont plus ouvertes sur le milieu marin ; la proportion de sable est plus élevée.

La station Am (Arcachon-marais maritime), contiguë aux réservoirs à poissons, présente les caractéristiques d'une lagune littorale soumise à l'alternance des marées par fort coefficient. Le sédiment, assez hétérogène, est sablo-vaseux et recouvert d'une pellicule de détritus organique.

Enfin, la station IT (Ile Tudy) est un étang marin de 20 ha utilisé pour l'aquaculture de soles et de palourdes. La communication avec la mer est relativement bonne ce qui explique des valeurs de salinité plus stables que dans les stations précédentes. La proportion de pélites y est très faible (< 10 p. 100)

COMPOSITION ET DIVERSITÉ SPÉCIFIQUES

Le tableau 2 donne la proportion relative entre les espèces dans chacune des stations étudiées. Seules les espèces représentant plus de 0,1 p. 100 du total sont considérées (44 harpacticoides et 3 cyclopoides). Les espèces *Canuella perplexa*, *Halicyclops neglectus*, *Paracyclopsina nana*, *Ectinosoma melaniceps*, *Microarthridion fallax*, *Harpacticus littoralis*, *Enhydrosoma gariene*, *E. Caeni* et *Nannopus palustris* sont récoltées dans au moins 2/3 des stations prospectées. Ces espèces, très cosmopolites, peuvent être considérées comme caractéristiques des milieux laguno-estuariens étudiés.

Il ressort du tableau 2 que plus la station est isolée, plus la dominance d'un petit nombre d'espèces est accentuée et plus la richesse spécifique diminue. Ainsi, la station Am compte 26 espèces tandis que la station MP, une des plus confinées, n'en comporte que 7. Ce fait est illustré par l'évolution de la diversité spécifique (Tableau 3). Les valeurs de l'indice de diversité de Shannon (logarithme de base 2) calculé pour les espèces dominantes permettent de séparer les stations Am et IT ($H' > 3$) des autres stations ($2,8 > H' > 1,8$). Le premier groupe correspond aux stations ouvertes sur le milieu marin et dont la sédimentation est la plus grossière. La diversité du peuplement de Copépodes reste relativement élevée à la station Ci, caractéristique de la zone intertidale et à la station PM (réservoirs à poissons) située près d'une écluse et recevant donc des apports marins. Dans les stations les plus isolées (P et MP des réservoirs à poissons et MO des claires ostréicoles), la diversité est plus faible. Les stations où la sédimentation est la plus fine (MO et Ge) abritent les peuplements les moins diversifiés.

Le facteur salinité ne semble pas suffisant pour expliquer l'évolution de la diversité. Les trois stations de réservoirs à poissons (PM, P, MP) ont des régimes de salinité assez voisins et une sédimentation comparable. Cependant, la diversité des Copépodes est plus importante dans la station PM, soumise à des apports marins intermittents, que dans les stations P et PM, complètement isolées. Les stations

| N° | Espèces | IT | Ci | MO | V | Ge | Am | PM | P | MP |
|----|----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 1 | <i>Halicyclops neglectus</i> | | | 1,2 | | + | 2,6 | 25,2 | 5,5 | 18,1 |
| 2 | <i>Cyclopina gracilis</i> | 0,9 | | 2,6 | | | 28,6 | 2,3 | + | |
| 3 | <i>Paracyclopina nana</i> | + | | 0,3 | | | 1,3 | 0,4 | 32,7 | 12,0 |
| 4 | <i>Longipedia</i> sp. | | | | | | + | + | | |
| 5 | <i>Canuella perplexa</i> | 0,5 | 0,4 | 2,2 | + | | 6,3 | 23,4 | 3,6 | 6,8 |
| 6 | <i>Canuella furcigera</i> | 0,2 | | | | | 3,7 | + | | |
| 7 | <i>Brianola stebleri</i> | 0,2 | | | | | 0,8 | 0,1 | + | |
| 8 | <i>Ectinosoma dentatum</i> | | | | | | 4,4 | | | |
| 9 | <i>Ectinosoma melaniceps</i> | 0,1 | | 0,3 | 0,1 | | 2,0 | 0,2 | + | |
| 10 | <i>Halectinosoma curticone</i> | 5,4 | | 4,1 | 0,1 | 5,3 | 2,9 | | | |
| 11 | <i>Halectinosoma cooperatum</i> | 3,8 | | | | | | | | |
| 12 | <i>Halectinosoma</i> n. sp. | | | 62,1 | 38,4 | + | | | | |
| 13 | <i>Pseudobradya minor</i> | 8,4 | | | | + | | | | |
| 14 | <i>Tachidius discipes</i> | 0,2 | | | | 2,2 | 1,4 | | | |
| 15 | <i>Microarthridion fallax</i> | + | 40,4 | 6,2 | 6,1 | 11,2 | 10,3 | | | |
| 16 | <i>Microarthridion littorale</i> | | | | 1,3 | 6,9 | | | | |
| 17 | <i>Harpacticus flexus</i> | 1,7 | | | | | | | | |
| 18 | <i>Harpacticus littoralis</i> | 1,1 | | 0,3 | | | 0,8 | 6,9 | 0,5 | 8,7 |
| 19 | <i>Tisbe</i> sp. | 1,0 | | | | | 12,7 | 0,3 | + | |
| 20 | <i>Dactylopodia</i> sp. | | | | | | 0,4 | 0,1 | | |
| 21 | <i>Paradactylopodia</i> sp. | 20,2 | | | | | 0,4 | | | |
| 22 | <i>Stenelia palustris</i> | | 7,6 | 0,8 | 7,4 | 1,7 | | | | |
| 23 | <i>Amonardia normani</i> | | | | | | 2,3 | 0,6 | | 2,5 |
| 24 | <i>Amonardia phyllopus</i> | 9,4 | | | | | | | | |
| 25 | <i>Bulbamphiascus inermis</i> | 9,8 | | | | | 16,4 | 10,1 | | |
| 26 | <i>Robertgurneya erythraeus</i> | 24,7 | | | | | 1,4 | | | |
| 27 | <i>Amphiascoides sterilis</i> | 1,3 | | | | | | | | |
| 28 | <i>Amphiascoides subdebilis</i> | 7,6 | | | 0,1 | | | | | |
| 29 | <i>Amphiascoides limiculus</i> | | 0,2 | 8,1 | + | | | | | |
| 30 | <i>Schizopera pratensis</i> | | | | | 0,9 | | | | |
| 31 | <i>Schizopera</i> sp. | | | | + | 0,2 | | + | | |
| 32 | <i>Ameira parvula</i> | 2,8 | | | | | | | | |
| 33 | <i>Nitocra lacustris</i> | | | | | 2,7 | | 0,3 | | |
| 34 | <i>Psyllocamptus propinquus</i> | 10,0 | | | + | + | | | | |
| 35 | <i>Mesochra pygmaea</i> | 2,4 | | | | | + | 1,4 | | |
| 36 | <i>Mesochra lilljeborgi</i> | | | | | | 0,2 | 3,3 | 23,3 | 51,2 |
| 37 | <i>Attheyella crassa</i> | | | | | 1,7 | | | | |
| 38 | <i>Cletodes smirnovi</i> | | 1,4 | | | | | | | |
| 39 | <i>Enhydrosoma propinquum</i> | 3,8 | | | + | | | | | |
| 40 | <i>Enhydrosoma gariene</i> | 2,9 | 10,6 | 30,9 | 0,2 | 0,5 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | |
| 41 | <i>Enhydrosoma caeni</i> | 0,1 | 0,3 | 1,4 | + | + | + | + | 0,1 | |
| 42 | <i>Cletocamptus confluens</i> | | | | | | 0,3 | 21,4 | 33,3 | 0,7 |
| 43 | <i>Nannopus palustris</i> | | 13,2 | | 6,0 | 66,4 | 0,2 | 3,3 | 0,7 | |
| 44 | <i>Heterolaophonte strömi</i> | 3,6 | | | | | 0,4 | 0,3 | + | |
| 45 | <i>Paronychocamptus nanus</i> | + | 1,2 | 0,4 | + | 0,3 | | | | |
| 46 | <i>Asellopsis intermedia</i> | | 1,1 | | 0,9 | | | | | |
| 47 | <i>Platychelipus littoralis</i> | | 5,5 | 0,2 | 6,9 | | | | | |

Tab. 2 : Proportion relative (en pourcentage) des Copépodes récoltés dans 9 stations du littoral Atlantique. Le signe + indique les espèces dont l'abondance relative est inférieure à 0,1 p. 100 mais qui sont présentes dans au moins deux stations.

| Stations | Température | Salinité | Sédiment fin | Morphologie |
|--|--|--|-------------------------------|--|
| | (°C) | (g. p. 1000) | (p. 100) | |
| Ile Tudy (IT) 47°50'N 4°10'W | 3,6 - 24,1 | 26,2 - 34,5 | 2 - 10 | Étang marin |
| Charente-intertidal (Ci) 46°10'N 1°10'W | 7,0 - 25,5 | 22,4 - 34,8 | 80 - 90 | Vases intertidales ⁽¹⁾ |
| Marennes-Oléron (MO) 45°45'N 1°05'W | 0,0 - 28,0 | 23,6 - 36,8 | 90 - 99 | Claires ostréicoles |
| Le Verdon (V) 45°33'N 1°03'W | 6,0 - 21,0 | 18,0 - 33,7 | 65 - 77 | Estuaire abrité ⁽²⁾ |
| Gironde-estuaire (Ge) 45°20'N 0°45'W | 5,0 - 27,0 | 0,5 - 23,5 | 90 - 99 | Vase d'estuaire |
| Arcachon-marais (Am) 44°41'N 1°03'W | 7,0 - 25,0 | 14,5 - 32,0 | 20 - 40 | Marais maritime |
| Arcachon-réservoirs (P) 44°41'N 1°03'W (PM) (MP) | 3,0 - 27,0 5,0 - 27,0 6,0 - 24,0 | 6,5 - 38,0 7,3 - 33,0 9,5 - 26,0 | 50 - 90 30 - 60 30 - 50 | Réservoir à poissons Réservoir à poissons Réservoir à poissons |

Tab. 3 : Nombre d'espèces (y compris les espèces rares), indice de Shannon (H') et équitabilité (J') calculés sur l'ensemble des individus récoltés en chaque station.

MO et Ge dont les salinités sont très différentes (23,6-36,8 p. 1 000 et 0,5-23,5 p. 1 000 respectivement) abritent des peuplements dont la diversité est assez voisine bien que faible.

Ces constatations proviennent d'une comparaison de la diversité entre habitats et à l'intérieur d'habitats équivalents, ce qui amène à des restrictions quant aux conclusions (voir Hicks & Coull, 1983). Aussi est-il nécessaire de tenir compte de l'aspect qualitatif.

DISTRIBUTION DES PEUPLEMENTS

Une analyse des correspondances a été effectuée afin de regrouper les stations et d'étudier la distribution des peuplements de Copépodes. Cette méthode d'inertie, décrite notamment par Benzécri *et al.* (1973), est utilisée fréquemment en écologie benthique (Chardy *et al.*, 1976 ; Gourbault, 1981 ; Boucher, 1983). Il n'a pas été tenu compte des espèces rares et certaines espèces dont l'affinité était évidente, ont été regroupées.

La projection des points-observations et des points-variables sur le premier plan factoriel F_1/F_2 restitue 48,9 p. 100 de l'inertie du nuage de points. Les trois premiers facteurs extraient 68,4 p. 100 de l'inertie totale. Le pourcentage de valeur

propre correspondant à chacun de ces axes est respectivement de 26,4, de 22,5 et de 19,5 p. 100. Les trois premiers facteurs ont donc une importance relative assez semblable.

L'axe F_1 est essentiellement déterminé par les stations MP (contribution relative : 0,50), V (0,46) puis P (0,34), PM (0,34), MO (0,33) et enfin Ci (0,26). Les espèces les plus influentes sont les 29 : *Amphiascoides limiculus* + 47 : *Platyhelipus littoralis* (0,60), 10 : *Halectinosoma curticorne* (0,49), 36 : *Mesochra lilljeborgi* + 42 : *Cletocamptus confluens* (0,48), 22 : *Stenelia palustris* (0,46) et 40 : *Enhydrosoma gariene* + 41 : *E. caeni* (0,36).

L'axe F_2 est déterminé par la station IT (0,77) et à un degré moindre par les stations P (0,39) et MP (0,41). Les espèces qui caractérisent le mieux cet axe sont les 17 ; *Harpacticus flexus* + 24 : *Amonardia phyllopus* + 27 : *Amphiascoides sterilis* + 28 : *Amphiascoides subdebilis* (0,72), 34 : *Psyllocamptus propinquus* (0,71), 32 : *Ameira parvula* (0,71), 21 : *Paradactylopodia* sp. + 25 : *Bulbamphiascus inermis* + 26 : *Robertgurneya erythraeus* + 44 : *Heterolaophonte strömi* (0,80) et 35 : *Mesochra pygmaea* (0,50). Toutes ces espèces sont caractéristiques des sédiments sablo-vaseux (Bodin, 1974).

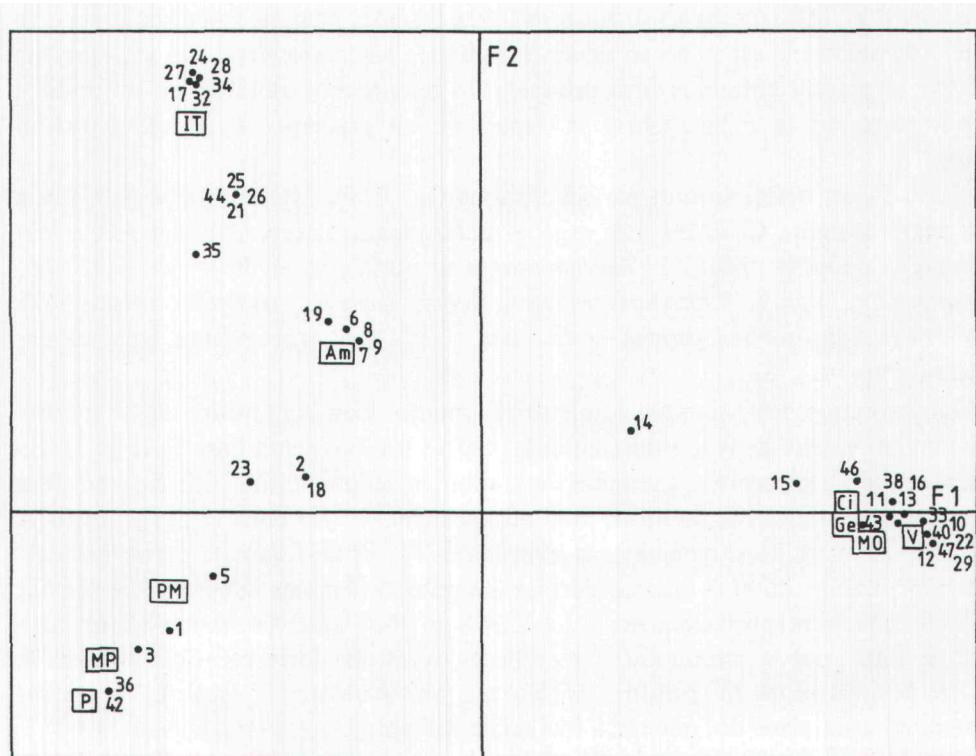


Fig. 2 : Ordination des espèces et des stations dans l'espace factoriel F_1 , F_2 . Les espèces portent le numéro d'ordre indiqué dans le tableau 2.

La figure 2 illustre cette ordination dans le plan F_1/F_2 . Sur l'axe I, les stations V, MO, Ci et Ge s'individualisent nettement par rapport aux stations IT, P et MR. Les stations PM et surtout Am sont plus proches du centre de gravité. Sur l'axe II, les stations P et MP (les plus confinées) se distinguent de la station IT (ouverte sur le milieu marin) située dans la partie positive de l'axe.

Les espèces 29, 47, 10, 22, 40 et 41 caractérisent la partie positive de l'axe I et s'opposent aux espèces 36 et 42 situées dans la partie négative du même axe. Le premier groupe, auquel on pourrait ajouter *Halectinosoma* sp. (n°12), *Paronychocampust nanus* (n°45), *Microarthridion fallax* (n° 15) dont la contribution relative est plus faible, est constitué d'espèces de vases estuariennes ou de vases de mode calme. Le deuxième groupe, auquel il convient d'associer *Halicyclops neglectus* (n°1) et *Paracyclopsina nana* (n°3), rassemble des espèces saumâtres vivant sur le détritus végétal. Sur l'axe II, les espèces 17, 27, 28, 34, 32, 21, 25, 26, 44 et 35 à affinité sablo-vaseuse se séparent du groupe précédent.

Il apparaît donc que l'axe I sépare les stations à forte teneur en vase, de type estuarien des autres stations dont le sédiment est moins riche en pélites. L'axe I représente donc probablement un facteur granulométrique. L'axe II oppose une station ouverte sur le milieu marin (IT) à forte teneur en sable, de l'ensemble des stations P et MP (réservoirs à poissons), très fermées et dont la pellicule superficielle du sédiment est riche en débris organiques assez grossiers. Les stations Am et PM se placent entre ces deux groupes. On remarquera toutefois qu'au gradient d'ouverture sur le milieu marin se superpose un gradient de salinité (voir Tableau 1).

Eaxe F_3 est défini surtout par les stations Ge (0,59), MO (0,50), V (0,35) et à un degré moindre Ci (0,13). Les espèces déterminantes correspondent aux n° 43 : *Nannopus palustris* (0,60), 12 : *Halectinosoma* sp. (0,55), 16 + 30 + 33 + 37 : *Microarthridion littorale*, *Schizopera pratensis*, *Nitocra lacustris*, *Attehyella crassa* (0,48), 40 + 41 : *Enhydrosoma gariene* + *E. caeni* (0,35). Ces espèces sont typiques des vases d'estuaire.

La projection des points sur le plan F_1/F_3 montre bien l'opposition entre stations à sédiment vaseux de type estuarien et les autres stations selon l'axe F_1 (Fig. 3). En outre, l'axe F_3 sépare cet ensemble de stations à sédimentation très fine en deux groupes : les stations fermées ou semi-fermées (MO et V) dans la partie négative de l'axe et les stations typiquement intertidales (Ci et Ge) dans la partie positive. On remarquera toutefois que ce dernier ensemble est moins cohérent. Le facteur salinité intervient probablement (22,4 - 34,8 p. 1000 pour la station Ci et 0,5 - 23,5 p. 1000 pour la station Ge). Les espèces ayant une forte contribution dans la partie positive de F_3 (*N. palustris*, *M. littorale*, *Sch. pratensis*, *N. lacustris*, *A. crassa*) vivent, en effet, dans des milieux à très faible salinité (Lang, 1948 ; Dussart, 1967).

Le groupement des stations selon l'association moyenne (Fig. 4) permet de résumer et de visualiser les observations précédentes. L'affinité entre stations est mesurée grâce au coefficient de Bravais-Pearson. L'arbre de classification met en

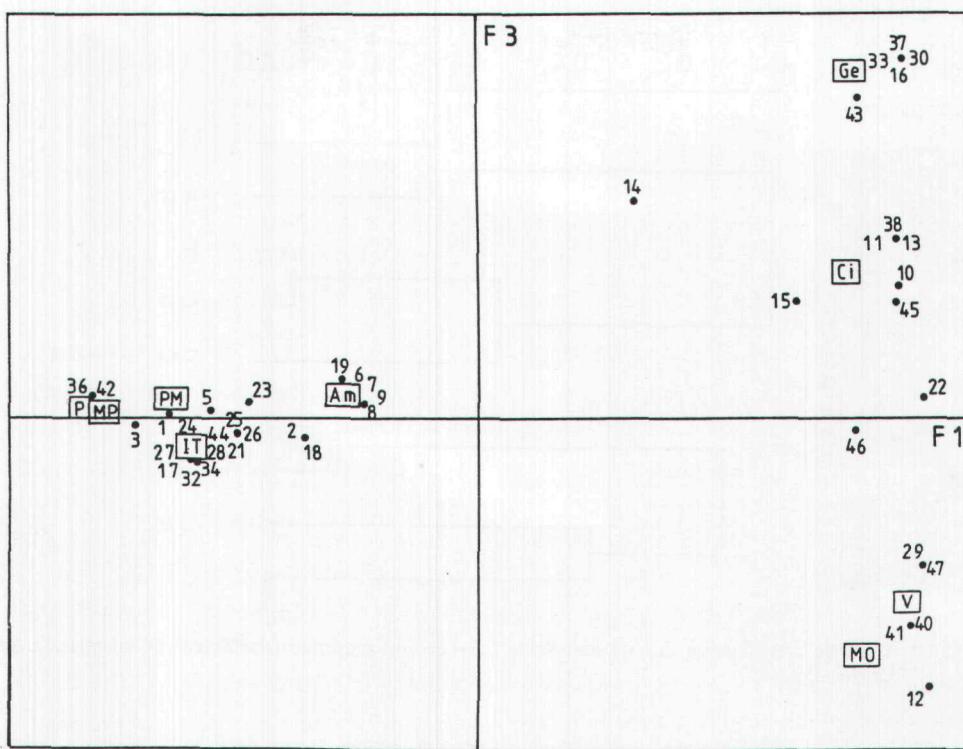


Fig. 3 : Ordination des espèces et des stations dans l'espace factoriel F, F₃. Les espèces portent le numéro d'ordre indiqué dans le tableau 2.

évidence un groupe de stations à faible teneur en pélites (IT, Am, P, MP et PM) et un groupe où le sédiment comporte une forte proportion de vase (MO, V, Ge, Ci). A l'intérieur de chaque groupe s'individualisent des stations ouvertes sur le milieu marin (IT et Am d'une part, Ge et Ci d'autre part) et des stations confinées (P, MP, PM et MO, V). Il existe donc bien une partition des stations selon la granulométrie d'une part, et en fonction de l'ouverture sur la mer d'autre part.

DISCUSSION

Les résultats présentés ont permis de mettre en évidence une distribution différentielle des peuplements de Copépodes meiobenthiques dans plusieurs écosystèmes eutrophes du littoral Atlantique. La distribution des peuplements peut être attribuée à la salinité, à la granulométrie et à la morphologie des biotopes.

Tous les travaux effectués en Europe tempérée (voir par exemple Noodt, 1957 ; Por, 1964 ; Bilio, 1966 ; Lorenzen, 1969 ; Heip, 1973 ; Bodin, 1974) et Outre Atlantique (par exemple Bell, 1979 ; Coull *et al.*, 1979 ; Fleeger, 1980) indiquent une grande similitude des taxocénoses peuplant les écosystèmes lagunaires et estuariens. Les espèces de Copépodes recensées sur le littoral Atlantique français ap-

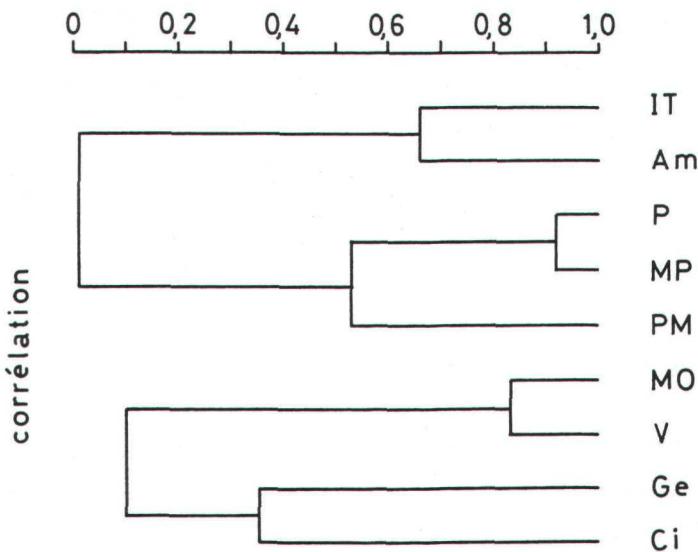


Fig. 4 : Arbre de classification des stations selon l'association moyenne (coefficients de corrélation de Bravais-Pearson).

partiennent à ce stock. D'après Hicks et Coull (1983), en milieu peu profond, la diversité des Copépodes meiobenthiques apparaît à peu près identique partout dans le monde. Les peuplements ont en général 1 à 3 espèces dominantes, qu'elles vivent dans le sable ou dans la vase. Plus précisément, Coull & Fleeger (1977), Bell (1979) et Fleeger (1980) ont étudié plusieurs biotopes abrités de type estuarien : chenaux, slikkes, hautes slikkes à Spartines. Bien que les facteurs physico-chimiques soient différents (granulométrie, exposition, végétation) la diversité est à peu près constante ($2,09 < H < 2,45$). Les valeurs observées dans le présent travail ($1,82 < H < 3,36$) sont du même ordre de grandeur. Lamplitude, plus grande, tient à ce que nous avons prospecté une plus large gamme de biotopes.

Le rôle de la salinité est souvent considéré comme essentiel dans la structure des peuplements des milieux lagunaires et estuariens. Ceci a conduit de nombreux auteurs (Petit, 1953; Aguesse, 1957; Symposium de Venise, 1958; Mars, 1966; Amanieu, 1967) à proposer des classifications d'après le régime de salinité. Une telle classification permet, bien souvent, de rendre compte de la composition spécifique des peuplements macrobenthiques comme cela a été montré, en particulier, dans les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon (Amanieu, 1967; Labourg, 1969). En revanche, pour les Copépodes meiobenthiques peuplant les mêmes milieux, il apparaît que le régime de salinité influence davantage la hiérarchie d'abondance que la composition spécifique (Castel, 1980). Leuryhalinité des Copépodes typiquement saumâtres (voir Raibaut, 1967; Castel et Lasserre, 1977; Castel, 1984) est telle qu'il est souvent difficile d'établir une relation directe entre

un type de peuplement observé et un régime particulier de salinité. Les présents résultats montrent en effet que la salinité n'est pas le seul facteur agissant sur la structure des peuplements. Ainsi, deux stations comme les stations IT (Île Tudy) et Ci (Charente-intertidal) présentent des régimes de salinité presque identiques mais ont peu d'affinité faunistique parce que la granulométrie de leur sédiment est très différente (taux de pélites: 2-10 p. 100 et 80-90 p. 100 respectivement). Au contraire, les stations Ge (estuaire de la Gironde) et Ci (Charente-intertidal) dont l'affinité faunistique est assez importante, ont des régimes de salinité totalement différents (0,5 - 23,5 et 22,4 - 34,8 p. 1000 respectivement) mais la proportion de fraction fine (80-99 p. 100 et 80-90 p. 100 respectivement) et l'hydrodynamisme sont assez voisins.

Dans un contexte peu différent, Ivester (1980) a étudié 5 stations en milieu estuaire dont le régime de salinité variait entre 20 et 36,5 p. 1000. Les sédiments étaient constitués aussi bien de sables grossiers que de vases. Par une analyse discriminante, cet auteur a montré que la distribution des Copépodes étaient surtout déterminée par la granulométrie (diamètre moyen des grains et pourcentages de particules fines) qui rendait compte de 65,8 p. 100 de la variance. Avec le carbone organique, 77 p. 100 de la variance étaient expliqués.

Outre la granulométrie (exprimée ici par le pourcentage de pélites) nos résultats indiquent que la morphologie des stations intervient pour déterminer la structure des peuplements. Dans chacun des deux groupes délimités par le pourcentage de sédiment fin, il est possible d'isoler des peuplements de stations ouvertes sur le milieu marin de ceux de stations fermées. Étudiant les peuplements macrobenthiques de plusieurs lagunes méditerranéennes, Guelorget et Perthuisot (1983) introduisent un nouveau paramètre qu'ils appellent le "confinement". Celui-ci est défini comme un facteur qui "commande le temps que mettent les éléments venus de la mer pour atteindre chaque point du bassin considéré". Cette notion de confinement dépend essentiellement de la morphologie et de l'hydrologie et prend en compte un plus grand nombre de facteurs que la seule salinité. Son domaine d'application est surtout limité aux comparaisons entre habitats. Dans cette mesure, le paramètre de confinement semble pouvoir s'appliquer, au moins en partie aux peuplements de Copépodes meiobenthiques laguno-estuariens. Il reste vrai, cependant, que, dans un bassin déterminé, le gradient de salinité, s'il est assez fort, constitue le facteur primordial de zonation des peuplements. C'est le cas, par exemple, des Copépodes méiobenthiques de l'estuaire de la Gironde où les peuplements évoluent très sensiblement de la zone oligohaline à la zone euhaline (Castel, en préparation).

En définitive, on peut donc admettre que, compte tenu de la grande tolérance des espèces aux facteurs abiotiques (température et salinité notamment), la différence de composition spécifique et de structure des peuplements étudiés provient en grande partie de la nature du substrat (granulométrie) et de la topographie des stations (hydrodynamisme et confinement).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé en partie dans le cadre du Programme national ECO-TRON-CNEXO (conventions 79/2068 et 80/2276) en concertation avec le Centre Océanologique de Bretagne (Dr J. P. Flassch). Auteur remercie vivement Monsieur le Professeur Lasserre (Université de Paris VI), responsable du programme, pour ses conseils et encouragements. Cette étude aurait été impossible sans l'aide de M. Barret (Ile Tudy) et de MM. Carpentier et Guillon (domaine de la Pauline à Marennes) qui ont assuré les campagnes de prélèvement et l'expédition des échantillons au laboratoire. Mme A.-M. Castel, MM. D. Moreau et J. Veiga sont remerciés pour leur aide technique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGUESSE, P., 1957. La classification des eaux poïkilohalines, sa difficulté en Camargue ; nouvelle tentative de classification. *Vie Milieu*, 8 : 341-365.
- AMANIEU M., 1967. Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Vie Milieu*, 18 : 381-446.
- BACHELET, G., 1980. Growth and recruitment of the Tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France). *Mar. Biol.*, 59 : 105-117.
- BELL, S.S., 1979. Short - and long-term variation in a high marsh meiofauna community. *Estuar, coast, mar. Sci.*, 9: 331-350.
- COULL, B.C. & S.S. BELL, 1979. Perspectives of marine meiobfaunal ecology. In : "Ecological processes in coastal and marine ecosystems" (R.S. livingston ed.), Plenum Press : 189-216.
- COULL, B.C., S.S. BELL, A.M. SAVORY & B.W. DUDLEY, 1979. Zonation of meiobenthic Copepods in a Southern United States salt marsh. *Estuar, coast, mar. Sci.*, 9: 181-188.
- COULL, B.C. & J.W. FLEECER, 1977. Long-term variation and community dynamics of meiobenthic Copepods. *Ecology*, 58: 1136-1143.
- DE JONGE V.N. & L.A. BOUWMAN, 1977. A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using the colloidal silica Ludox-TM. *Mar. Biol.*, 42 : 143-148.
- DDSART B., 1967. Les Copépodes des eaux continentales. T.1 : Calanoïdes et Harpacticoides, Boubée N. éd., Paris, 500 pp.
- FLEEGER, J.W., 1980. Community structure of an estuarine meiobenthic Copepod assemblage. *Estuar. coast. mar. Sci.*, 10 : 107-118.
- GERLACH, S.A., 1958. Die Nematodenfauna der sublitoralen Region in der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch.*, 14: 64-90.
- GORBAULT, N., 1981. Les peuplements de Nématodes du chenal de la Baie de Morlaix (premières données). *Cah. Biol. Mar.*, 22: 65-82.
- GUELORGET, O. & J.P. PERTHUISOT, 1983. Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol. ENS*, Paris, 16 : 136 pp.
- HEIP, C, 1973. Partitioning of a brackish water habitat by Copepod species. *Hydrobiologia*, 41: 189-198.
- HICKS, G.R.F. and B.C. COULL, 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid Copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 21: 67-175.
- BENZECRI J.P. et al, 1973. L'analyse des données. Tome 2. L'analyse des correspondances. Dunod éd., Paris : 619 pp.
- BILIO, M., 1966. Die aquatische Bodenfauna von Salzwiesen der Nord-und Ostsee. II. Okologische Faunenanalyse : Hydrozoa, Nematodes, Rotatoria, Gastrotricha, Nemertini, Polychaeta, Oligochaeta, Halacaridae, Ostracoda, Copepoda. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 51: 147-195.
- BODIN, P., 1974. Les Copépodes Harpacticoides (Crustacea) des sédiments meubles de la zone intertidale des côtes charentaises (Atlantique). *Thèse doct. Etat, Univ. Aix-Marseille*, 243 pp.
- BOUCHER, G., 1983. Évolution du meiobenthos des sables fins sublitoraux de la Baie de Morlaix de 1972 à 1982. *Oceanol. Acta*, n° sp. : 33-37.

- CASPICK, C.K., 1959. The distribution of free-living nematodes in relation to salinity in the middle and upper reaches of the River Blyth estuary. *J. Anim. Ecol.*, 28 : 442-487.
- CASTEL, J., 1980. Description des peuplements de Copépodes meiobenthiques dans un système lagunaire du Bassin d'Arcachon. Utilisation de modèles de distributions d'abondance. *Cah. Biol. Mar.*, 21: 73-89.
- CASTEL, J., 1984. Structure et dynamique des peuplements de Copépodes dans des écosystèmes eutrophes littoraux (côte Atlantique). *Thèse doct. Etat, Univ. Bordeaux I* : 336 pp.
- CASTEL, J., 1985. Diversité spécifique et structure des peuplements meiobenthiques d'un écosystème lagunaire. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 6: 395-412.
- CASTEL, J. & P. LASSEUR, 1977. Colonisation et distribution spatiale des Copépodes dans des lagunes semi-artificielles. In: "Biology of benthic organisms" (B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden eds), Pergamon Press : 129-146.
- CHARDY, P., M. GLEMAREC & A. LAUREC. 1976. Application of Inertia methods to benthic marine ecology : Practical implications of the basic options. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 4 : 179-205.
- IVESTER, M.S., 1980. The distribution of meiobenthic Copepods along a sediment gradient : factor and niche analyses. *Bull. Mar. Sci.*, 30 : 634-645.
- LABOURG, P.J., 1969. Contribution à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Thèse 3^e cycle, Univ. Bordeaux I*: 108 pp.
- LANG, K., 1948. Monographie der Harpacticiden. Ohlsson, Lund, 1682 pp.
- LASSERRE, P., J. RENAUD-MORNANT, & J. CASTEL 1976. Metabolic activities in a semi-enclosed lagoon. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish. In: "10th European Symposium on Marine Biology" (G. Persoone and E. Jaspers eds), vol. 2 : 393-414.
- LORENZEN, S., 1969. Harpacticoiden aus dem lenitischen watt und den Salzwiesen der Nordseeküste. *Kiel. Meeresforsch.*, 25 : 215-223.
- MARS, P., 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu*, suppl. 22 : 359 pp.
- NOODT, W., 1957. Zur Ökologie der Harpacticoida (Crust. Cop.) des Eulitorals der deutschen Meeresküste und der angrenzenden Brackgewässer. *Zeitscr. Morphol. okol.*, 46 : 149-242.
- PETIT, G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, 4 : 569-604.
- POR, F;D., 1964. A study of the Levantine and Pontic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda). *Zool. Verh.*, Leiden, 64 : 128 pp.
- RAIBAUT, A., 1967. Recherches écologiques sur les Copépodes Harpacticoides des étangs côtiers et des eaux saumâtres temporaires du Languedoc et de Camargue. *Thèse doct. Etat, Univ. Montpellier*: 238 pp.
- RIEMANN, F., 1966. Die interstitielle Fauna im Elbe-Aestuar. Verbreitung und Systematik. *Arch. Hydrobiol.*, 31 (suppl.), 179 pp.
- SYMPORIUM DE VENISE, 1958. The Venice system for the classification of marine waters according to salinity. *Oikos*, 9: 311-312.
- WARWICK, R.M. & J.M. GEE, 1984. Community structure of estuarine meiobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18: 97-111.
- WIESER, W., 1959. The effect of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches of Puget Sound. *Limnol. Oceanogr.*, 4 :181-194.