

## Mesures indirectes de la Biomasse des Nématodes du méiobenthos subtidal de la Manche

R. Ratsimbazafy, G. Boucher & J.-C. Dauvin

Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et de Malacologie,  
URA 699 CNRS - Muséum National d'Histoire Naturelle,  
57, rue Cuvier 75231 Cedex 05, Paris, France

**Résumé :** Plusieurs méthodes indirectes destinées à évaluer la biomasse des Nématodes ont été comparées avec la méthode d'évaluation par pesée réelle. Les échantillons étudiés proviennent de trois peuplements subtidaux de la Manche : deux stations de sables fins, la station 1, Pierre Noire, et la station 2, Baie de Seine, et une station de sables grossiers, la station 3, Trezen Vraz. La biomasse calculée par la formule de Wieser et celle obtenue par pesée réelle sont similaires uniquement à la station 2. La biomasse moyenne individuelle obtenue par pesée directe (poids sec) est du même ordre de grandeur aux stations 1 et 3 (0,45  $\mu\text{g}$  et 0,43  $\mu\text{g}$  respectivement) et plus élevée à la station 2 (0,76  $\mu\text{g}$ ). Deux morphotypes caractéristiques apparaissent aux deux stations de sables fins et un seul à la station de sables grossiers. Le spectre de taille montre un peuplement composé d'individus de petite taille à la station 1. Il est en revanche déplacé vers les classes de grandes tailles à la station 2, et se trouve dans une situation intermédiaire à la station 3. La taille et la morphologie des nématodes variant sensiblement selon les stations, il apparaît indispensable de déterminer la biomasse individuelle moyenne pour chaque type de peuplement.

**Abstract :** Three subtidal stations in the English Channel were used to compare biovolume techniques versus direct weighting for calculating nematode biomass : two fine-sand stations, station 1, Pierre Noire, and station 2, Baie de Seine, and a coarse-sand station, station 3, Trezen Vraz. Conformity was found between biomass values computed from Wieser's formula and direct weighting only at station 2. Mean individual dry weight by direct weighting was 0,45  $\mu\text{g}$  for station 1, 0,76  $\mu\text{g}$  for station 2 and 0,43  $\mu\text{g}$  for station 3. Two morphotypes appeared at the two fine-sand stations and only one at the coarse-sand station. Size spectra at station 1 showed species assemblage with density and biomass peaking at 0,5 - 1 mm. These peaks moved towards high size class at station 2. Station 3 displayed density and biomass curves cumulating at the 0,5 - 1 mm and 1 - 2 mm size classes, respectively. Nematode size and morphology being different for the three stations, mean individual biomass has thus to be determined for each individual community.

### INTRODUCTION

L'évaluation des transferts de carbone au sein des chaînes trophiques benthiques implique la détermination de la biomasse des principaux compartiments fonctionnels et des échanges entre ces compartiments. La méiofaune, constituée par les métazoaires passant au travers d'une maille de 1 000  $\mu\text{m}$  et retenus par une maille de 40  $\mu\text{m}$ , représente l'un des compartiments clé du fonctionnement des chaînes trophiques du fait de son intervention dans la dégradation de la matière organique (Tenore & Rice, 1975 ; Chardy & Dauvin, 1992). La méiofaune est dominée numériquement par le groupe des nématodes, dont la proportion atteint souvent plus de 80-90 % des organismes en milieu subtidal sablo-vaseux (Boucher, 1980a). La détermination de leur biomasse demeure cependant aléatoire puisque leur poids sec individuel est à la limite de détection des balances de précision disponibles sur le marché (Widbom, 1984). Pour pallier aux inconvénients de la méthode destructive de

pesée des échantillons ne permettant pas à une étude ultérieure de la composition faunistique, plusieurs méthodes "volumétriques", tenant compte de la densité des organismes (Andrassy, 1956 ; Wieser, 1960), d'un coefficient correcteur empirique (Warwick & Price, 1979) ou d'une relation d'allométrie (de Bovée, 1987a), ont été proposées pour la détermination des biomasses de nématodes. Les méthodes de traitements assistées par ordinateur donnent actuellement le moyen d'envisager le développement de ce type d'approche par une automatisation des mesures de dimensions corporelles permettant de multiplier l'échantillonnage et donc d'améliorer la précision des évaluations de biomasse (de Bovée, 1987b).

L'étude des spectres de taille du benthos, introduite par Schwinghamer (1981) et développée par Warwick (1984) et Gerlach *et al.* (1985), facilite une analyse de la répartition de la biomasse en fonction de la taille des individus. Elle autorise un échantillonnage représentatif des organismes, des plus petits individus aux plus grands, et se révèle plus satisfaisante que le calcul d'une biomasse moyenne individuelle établie sur quelques individus tirés au hasard.

Les quelques travaux antérieurs sur les peuplements subtidaux et estuariens de nématodes de la Manche ne concernent que des évaluations de densités et de la composition qualitative d'espèces (Boucher, 1980a, b ; 1981 ; 1985 ; Gourbault, 1987). Les rares valeurs de biomasse totale estimées dans ces biotopes résultent de l'application d'une valeur de biomasse individuelle tirée de la littérature corrigée de la densité (Le Guellec & Bodin, 1992). Seuls Warwick & Price (1979), Warwick & Gee (1984) proposent l'application à des nématodes et copépodes estuariens d'une formule permettant de calculer la biomasse à partir d'un coefficient correcteur du volume des individus considérés comme ayant une forme cylindrique.

L'objectif de ce travail est de comparer les différentes méthodes d'estimation de la biomasse des nématodes, de tester la gamme de variation de ces biomasses entre peuplements et d'analyser les spectres de taille d'assemblage d'espèces de différentes communautés subtidales en Manche.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Sites d'échantillonnage

Trois stations de la Manche (Fig. 1) ont été échantillonnées le 2 mars 1992 à la station 1, Pierre Noire, en Baie de Morlaix et à la station 3, Trezen Vraz, au large de Roscoff ; et le 9 avril 1992 à la station 2, Baie de Seine. Le sédiment de la station 1, Pierre Noire, (48°42,50'N ; 3°51,97'W), par - 18 m de profondeur, est constitué de sables fins dont la médiane est de 157  $\mu$ m et la proportion de particules fines (< 63  $\mu$ m) voisine de 1 %. La station 3, Trezen Vraz (48°51,20'N ; 3°53,42'W), par - 75 m de profondeur, est caractérisée par des sables zoogènes graveleux dont la médiane est de 3 160  $\mu$ m et la proportion de particules fines égale à 0,08 %. La station 2, Baie de Seine, située au débouché de la Seine par 49°27'19"N ; 0°00'12"E, et - 9 m de profondeur, correspond à des sables fins envasés dont la médiane est de 137  $\mu$ m et la proportion de particules fines égale à 2 %.

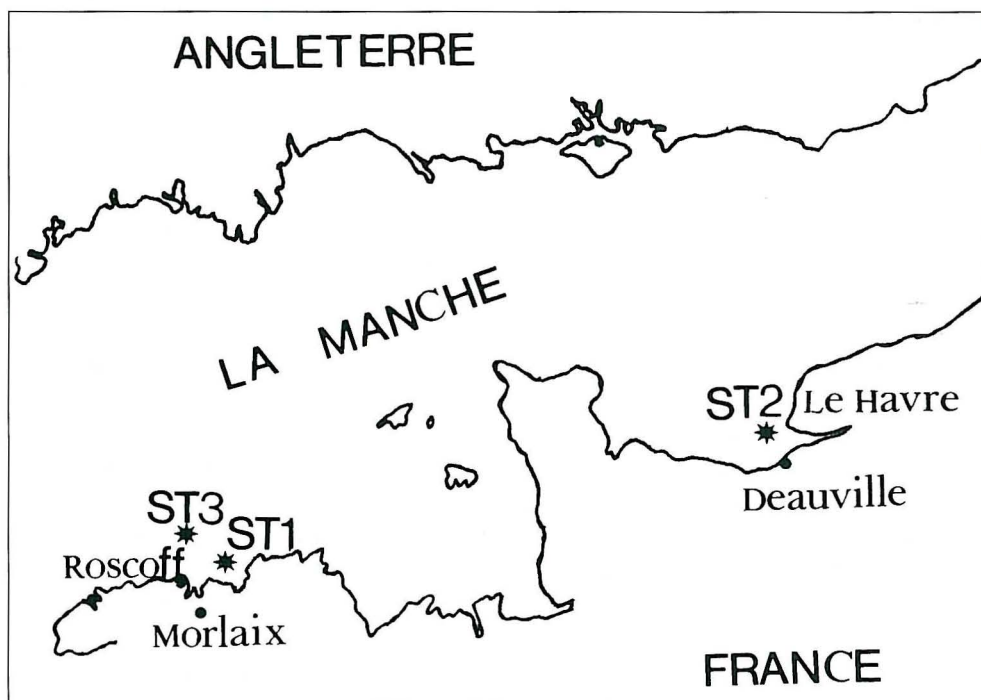


Fig. 1 : Sites de prélèvements au niveau de trois stations de la Manche :  
ST1 : Pierre Noire, ST2 : Baie de Seine, ST3 : Trezen Vraz.

### Engins de prélèvements, tri, comptage et pesée

Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'un carottier Reineck ( $160 \text{ cm}^2$ ) pour les deux stations de sables fins, et une benne Smith McIntyre ( $0,1 \text{ m}^3$ ) pour la station de sables grossiers. Un sous-échantillonnage a été réalisé manuellement avec un carottier cylindrique d'une surface de  $10 \text{ cm}^2$  pour chaque engin de prélèvements. Les cinq premiers centimètres de sédiment ont été fixés au formol chaud à 4 % et tamisés sur un tamis de maille de  $40 \mu\text{m}$ . Du fait de la concentration élevée des nématodes au niveau des deux stations de sables fins, plusieurs dilutions ( $1 \text{ à } n$ ) ont été obtenues avec la boîte de Motoda afin de limiter le temps de tri. Pour chacune des stations, six lots de 100 individus tirés au hasard ont été triés sous une loupe binoculaire. Trois lots sont conservés dans de la glycérine après traitement par la méthode rapide au glycérol-éthanol (Seinhorst, 1959). Ils sont utilisés à la fois pour la mesure indirecte de la biomasse (méthodes des biovolumes) et pour la pesée directe. Trois autres lots sont directement fixés au formol pour la pesée directe afin de tester une éventuelle influence du type de fixation. Le poids sec est réalisé par pesée sur une microbalance Sartorius au  $0,1 \mu\text{g}$  après passage à l'étuve à  $80^\circ\text{C}$  pendant 48 heures. Le calcul de la biomasse totale par surface d'échantillonnage est effectué en multipliant la densité totale par la biomasse moyenne individuelle obtenue par pesée directe.



### Calcul du biovolume

Un protocole de mesure indirecte des biovolumes par micro-ordinateur, inspiré de celui de Bovée (1987b), a été élaboré au cours de ce travail. Cette technique permet de calculer le volume corporel des nématodes, observés au travers d'un appareil optique (microscope Leitz Orthoplan), à partir de la projection de son image dans un plan. La longueur et le diamètre maximal sont tracés et saisis à l'aide d'une table digitalisante Houston en tenant compte du facteur de grossissement. Les trois formules proposées dans la littérature ont été utilisées pour calculer le volume corporel des nématodes en attribuant à l'animal la forme géométrique d'un cylindre ajustée d'un facteur de correction :

(1)  $V = a^2 \cdot b / 1,7$  (Andrassy, 1956) ;

V : volume (nl) ; a : largeur maximale ( $\mu\text{m}$ ) ; b : (longueur totale en  $\mu\text{m}$ ) ; 1,7 : facteur de conversion.

(2)  $V = L \cdot (W/2)^2 \cdot \Pi$  (Wieser, 1960) ;

V : volume (nl) ; L : longueur totale ( $\mu\text{m}$ ) ; W : largeur maximale ( $\mu\text{m}$ ) ;  $\Pi$  : 3,1416.

(3)  $V = K \cdot L \cdot W^2$  (Warwick & Price, 1979) ;

V : volume (nl) ; K : coefficient appliqué pour les nématodes,  $K_{\text{moyen}} = 530$  ; L : longueur totale (mm) ; W : largeur maximale (mm).

Le poids humide est obtenu en utilisant des densités de 1,084 dans le cas de la formule d'Andrassy (1956) ou de 1,13 dans le cas de la formule de Wieser (1960) et de Warwick & Price (1979). Le rapport poids sec / poids frais = 0,25 (Juario, 1975) permet de calculer le poids sec.

(4) Une relation d'allométrie reliant la longueur totale du nématode et son poids sec est utilisée en outre pour calculer la biomasse (de Bovée, 1987a). Cette relation a été initialement établie sur les espèces dominantes d'un peuplement subtidal de vase terrigène côtière de la région de Banyuls-sur-Mer :

$$\log_{10} P = 2,470848 \log_{10} L - 7,96632$$

P = poids sec ( $\mu\text{g}$ ) ; L = longueur totale ( $\mu\text{m}$ ).

## RÉSULTATS

### Conformité entre les types de méthodes utilisées

Le tableau I fournit les poids secs obtenus sur des lots de 100 individus (3 réplicats) dans chaque station selon le type de mesure indirecte choisie ou par pesée directe. Les valeurs fournies par la formule de De Bovée sont toujours plus élevées que celles obtenues par les autres formules. Les valeurs obtenues par les formules de Andrassy, Wieser, et Warwick & Price sont beaucoup plus faibles que celles obtenues par pesée directe, particulièrement à la station 1 (facteur de 3 à 4) et à la station 3 (facteur de 2 à 3). La conformité entre mesures indirectes et pesées est meilleure à la station 2 (facteur 1 à 2). Le tableau II indique les résultats du test non paramétrique U de Mann-Whitney permettant de déceler des différences significatives entre les méthodes utilisées. Trois facteurs sont susceptibles d'intervenir

TABLEAU I

Valeurs ( $\mu\text{g}$ ) du poids sec de lots de 100 individus (trois réplicats) : **moyenne** (écart type), et biomasses moyennes individuelles (bmi) en  $\mu\text{g}$  par station.

STATIONS	Station 1, Pierre Noire					Station 2, Baie de Seine					Station 3, Trezen Vraz				
	Lots de 100				bmi	Lots de 100				bmi	Lots de 100				bmi
<b>Andrassy</b>	7,3	7,9	12,5	<b>9,2</b> (2,8)	0,09	59,2	63,6	51,7	<b>58,1</b> (6,0)	0,58	16,3	18,0	17,1	<b>17,1</b> (0,9)	0,17
<b>Wieser</b>	10,2	11,0	17,5	<b>12,9</b> (4,0)	0,12	82,5	88,5	71,9	<b>80,9</b> (8,4)	0,81	22,7	25,1	23,9	<b>23,9</b> (1,2)	0,24
<b>Warwick-Price</b>	6,9	7,5	11,8	<b>8,7</b> (2,7)	0,09	55,6	59,7	48,5	<b>54,6</b> (5,7)	0,55	15,3	16,9	16,1	<b>16,1</b> (0,8)	0,16
<b>de Bovée</b>	22,2	25,5	32,8	<b>26,8</b> (2,7)	0,27	162,6	172,0	138,7	<b>157,8</b> (17,2)	1,58	27,9	27,7	26,5	<b>27,3</b> (0,8)	0,27
<b>Fixation “glycérine”</b>	38,0	32,6	43,0	<b>37,8</b> (5,2)	0,38	74,1	93,9	106,6	<b>91,5</b> (16,4)	0,92	56,1	54,0	36,6	<b>48,9</b> (10,7)	0,49
<b>Fixation “formol”</b>	39,1	55,1	39,7	<b>44,6</b> (9,1)	0,45	68,2	76,0	83,8	<b>76,0</b> (7,8)	0,76	48,2	38,7	41,0	<b>42,6</b> (5)	0,43



nir sur la valeur de la biomasse obtenue (fixation, méthode directe ou indirecte, type de formule de calcul adopté). En effet deux méthodes de fixation différentes des nématodes sont appliquées selon le type de mesure de la biomasse par voie indirecte (glycérine) ou par voie directe (pesée). Les résultats montrent que le type de fixation n'intervient pas sur la biomasse puisque le test de Mann-Whitney indique une absence de différences significatives entre les biomasses obtenues par pesée directe. La comparaison des biomasses obtenues par les quatre méthodes de calcul indirect souligne que seules les formules de Andrassy et Warwick & Price fournissent des résultats non significativement différents pour l'ensemble des stations. Les autres formules de calcul conduisent à des biomasses soit toujours significativement différentes (de Bovée avec les trois autres), soit significativement différentes pour une partie seulement des stations. Seules les valeurs issues de la formule de Wieser sont compatibles avec la pesée réelle (individus conservés dans la glycérine ou dans le formol) à la station 2.

### Morphotypes

La relation entre la longueur totale et le diamètre maximal illustre les proportions corporelles générales caractéristiques d'un morphotype. La représentation du diamètre maximal en fonction de la longueur (Fig. 2) de 300 individus mesurés par station suggère l'existence de deux morphotypes bien distincts aux deux stations de sables fins et d'un seul à la station de sables grossiers. Les variables «diamètre maximal» (variable dépendante) et «longueur» (variable indépendante) sont liées par une fonction linéaire. A la station 1, les deux morphotypes diffèrent par leur pente respective. Le premier groupe ( $a_1 = 0,0138$ ) est constitué par les espèces ayant une augmentation de diamètre relativement faible par rapport à l'allongement. Le deuxième de pente plus élevée ( $a_2 = 0,0655$ ) est composé par des individus très courts et larges dont le volume corporel croît surtout par augmentation du diamètre corporel. Ces individus font partie de la famille des Richtersiidae caractéristiques des stations de sables fins en Manche et Mer du Nord (Boucher, 1980a ; Vincx, 1990), mais qui sont absents dans les sables grossiers. A la station 2, des morphotypes équivalents présentant des pentes similaires ( $a_1 = 0,0131$  et  $a_2 = 0,0623$ ) sont identifiés. Le niveau de corrélation du premier morphotype est encore meilleur qu'à la station 1 ( $r = 0,8310$ ). Les Richtersiidae sont moins abondants qu'à la station 1 mais le niveau de corrélation reste similaire. En revanche, ils sont absents à la station 3, ce qui explique l'existence d'un seul morphotype. La pente est du même ordre de grandeur ( $a_1 = 0,0146$ ) que celle du morphotype correspondant dans les deux autres stations et le coefficient de corrélation ( $r = 0,7344$ ) est meilleur qu'à la station 1.

### Spectres de taille

Dans chaque station, les longueurs individuelles mesurées ont été regroupées en classes de taille selon une échelle logarithmique de base 2 (de 0,032 mm à 8 mm). L'utilisation de cette échelle produit une meilleure résolution au niveau du spectre et se révèle propice pour une approche par des analyses mathématiques (Platt & Denman, 1978). Le pourcentage en nombre d'individus et en biomasse (calculée à partir de la formule de Andrassy choisie uni-

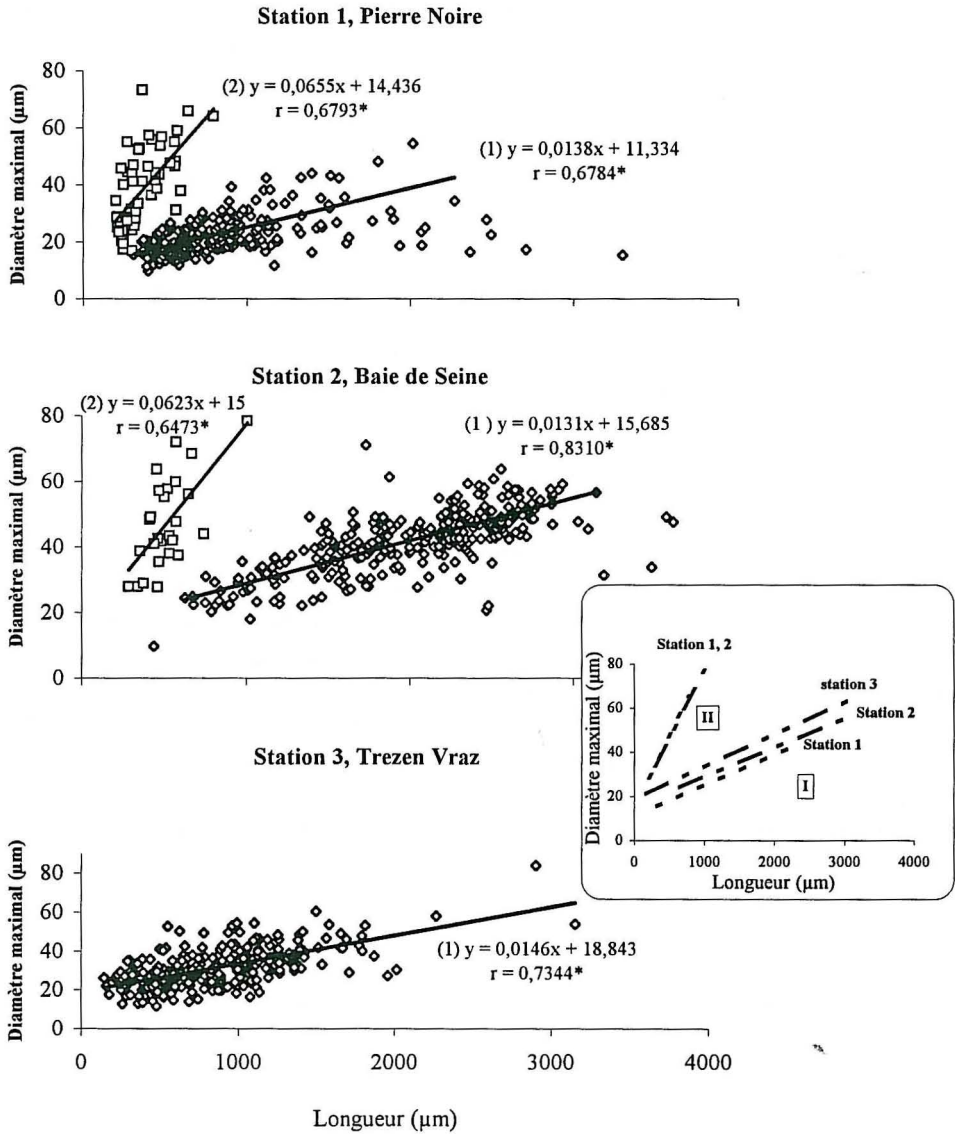


Fig. 2 : Représentation des morphotypes "": coefficient de corrélation  $r$  très significativement différent de zéro à  $P = 0,01$  (ddl :  $n - 2$ ). (1) : 1<sup>er</sup> morphotype. (2) : 2<sup>e</sup> morphotype.

quement en raison de son antériorité et de sa large utilisation dans de nombreux travaux sur la méiofaune) par rapport aux densités et biomasses totales sont calculés par la suite au niveau de chaque classe. Un spectre est établi sur chaque lot de 100 individus et seule la moyenne de chacune des classes a été retenue pour tracer le spectre définitif (Fig. 3).



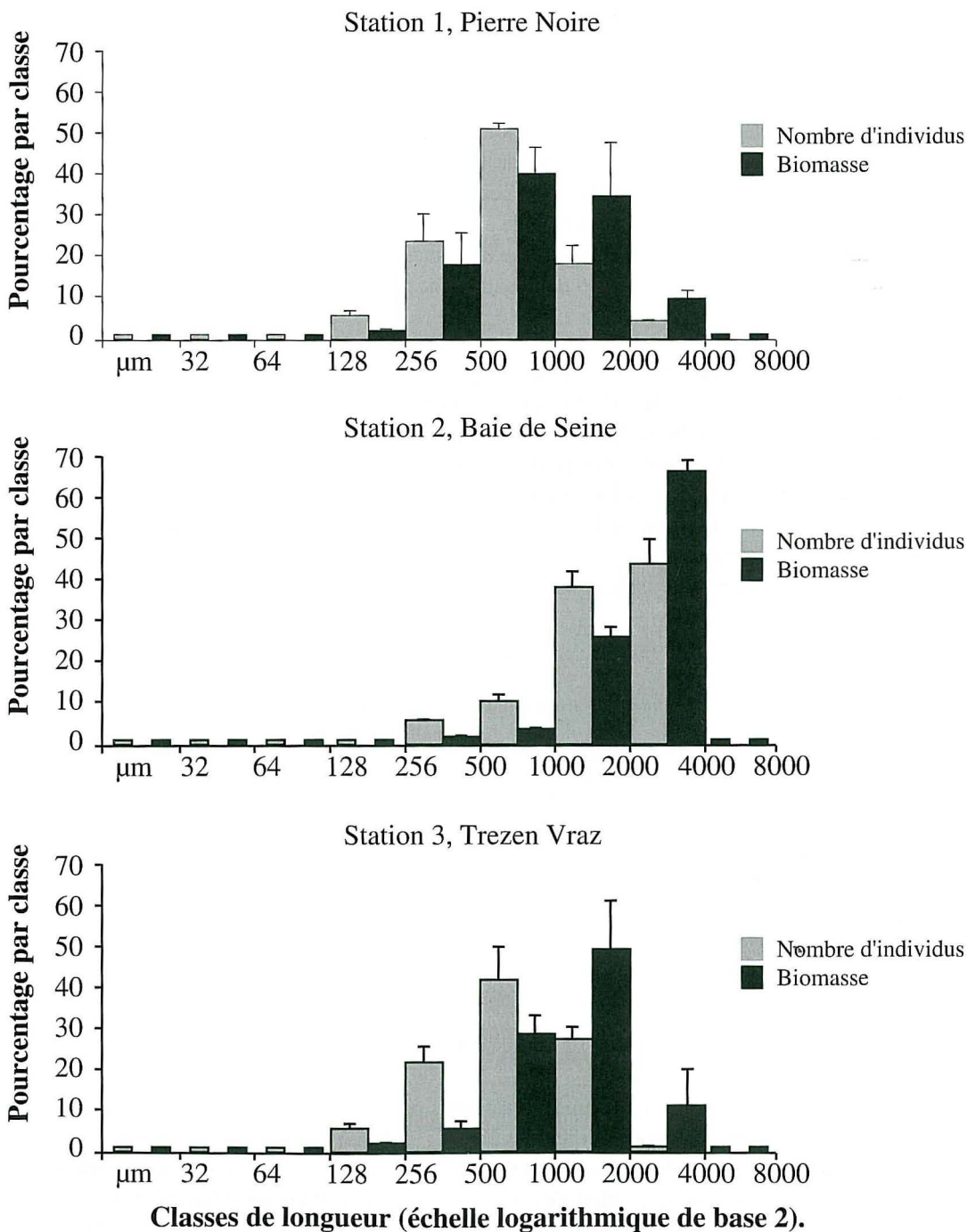


Fig. 3 : Spectres de taille selon les classes de longueur aux trois stations.  
(les barres d'erreurs représentent les écarts types).

Les caractéristiques du spectre de taille diffèrent selon les stations. A la station 1, le spectre est unimodal avec un pic à la classe 0,5 mm - 1 mm pour la densité et la biomasse. Les individus inférieurs à 1 mm dominent en densité (78 %) et en biomasse (58 %). A la station 2, il est également unimodal montrant un déplacement de la densité et de la biomasse vers les grandes classes : 95 % de l'effectif total et 99 % de la biomasse totale sont compris entre 0,5 et 4 mm. Les individus de moins de 1 mm ne représentent seulement que 15 % de la densité totale et 4 % de la biomasse du peuplement. Les individus de taille inférieure à 0,2 mm sont absents dans cette station. A la station 3, le spectre présente un maximum de densité situé entre 0,5 mm et 1 mm, alors que la biomasse est maximale entre 1 et 2 mm. Les quelques individus inférieurs à 0,256 mm contribuent moins à la biomasse totale du peuplement que ceux rencontrés à la station 1.

### Densité et biomasse par unité de surface

Les densités des nématodes par surface d'échantillonnage (10 cm<sup>2</sup>) étant très différentes dans les trois stations (Tableau III), il est logique que la biomasse totale calculée à partir de biomasse individuelle mesurée par pesée directe en dépendent. Les chiffres n'ont donc qu'une valeur indicative à moduler en fonction des estimations de densité réalisées sur les trois stations. A titre indicatif, la biomasse totale est nettement plus élevée à la station 2 qu'à la station 1 et à la station 3 où les biomasses sont très faibles en relation avec la faible densité de ce peuplement de sable grossier.

TABLEAU III

Densité et biomasse (microgramme poids sec).

STATIONS	Densité moyenne totale (par 10 cm <sup>2</sup> ) (écart type)	Biomasse moyenne individuelle (µg poids sec)	Biomasse totale (par 10 cm <sup>2</sup> )
Station 1, Pierre Noire	1751 (132,7)	0,45	787,9
Station 2, Baie de Seine	2717	0,76	2064,9
Station 3, Trezen Vraz	237 (72,2)	0,43	101,9

### DISCUSSION

Les mesures de dimensions corporelles assistées par ordinateur permettent d'estimer la variabilité interstation des morphotypes. Le premier morphotype rencontré dans toutes les stations semble être équivalent : les pentes sont du même ordre de grandeur avec cependant une différence au niveau des ordonnées à l'origine. Le deuxième morphotype rencontré seulement aux deux stations de sables fins présente des pentes et des ordonnées à l'origine équivalentes. Le type de communauté caractérisant les stations étudiées, les différentes

conditions de croissance de chaque organisme, ainsi que les conditions physico-chimiques du milieu pourraient expliquer la variabilité de chaque morphotype. Ces résultats suggèrent qu'il est illusoire de vouloir généraliser des relations d'allométrie à tous les types de peuplement de nématodes sans connaître au préalable leur structure dimensionnelle. Cette démarche impliquerait en effet que les relations longueur/largeur ou longueur/biomasse soient constantes d'un peuplement à l'autre.

La conformité entre la méthode des biovolumes et la pesée directe ne peut être mise en évidence qu'à la station 2. Cette concordance résulte d'une meilleure corrélation entre le diamètre et la longueur corporelle du premier morphotype dominant dans ce type de biotope, condition propice à l'application des formules de biovolume. Aux deux autres stations, il semble difficile d'évaluer la biomasse à partir des mesures indirectes de biovolume proposées dans la littérature et la pesée directe doit être privilégiée.

TABLEAU IV

Valeurs extrêmes ou **moyennes** (en gras) des biomasses individuelles (b.i. en  $\mu\text{g}$ ) des nématodes de plusieurs types de milieux.

Références	Localités	b.i.
Bovée (de), 1987a	Banyuls, Méditerranée	<b>0,39</b>
Warwick & Buchanan, 1971	Côtes du Northumberland, UK	<b>0,45</b>
Warwick & Price, 1979	Estuaire de la rivière Lynher, UK	0,15-0,17
Juario, 1975	Côtes allemandes, Mer du Nord	0,19-0,25
Ankar & Elmgren, 1976	Mer Baltique	<b>0,07</b>
Widbom, 1984	Fjord de Gullmar, Suède	<b>0,37</b>
Coull, 1970	Bermudes (Atlantique)	<b>2,12</b>
Nos études ( <i>pesées directes</i> )	Station 1, <i>Pierre Noire</i> , Manche	<b>0,45</b>
	Station 2, <i>Baie de Seine</i> , Manche	<b>0,76</b>
	Station 3, <i>Trezen Vraz</i> , Manche	<b>0,43</b>

Le Tableau IV résume les résultats d'étude où une mesure effective de la biomasse individuelle a été réalisée par pesée ou par étude des biovolumes. La valeur obtenue par Coull (1970) aux Bermudes est à classer dans la fourchette supérieure des données publiées. La majorité des valeurs recueillies par les auteurs dans des milieux littoraux (Méditerranée, Manche, Mer du Nord, côtes allemandes et côtes suédoises) sont dans la fourchette de variation de nos trois stations. Seules les données obtenues en Mer Baltique (Ankar & Elmgren, 1976) apparaissent beaucoup plus faibles.

Parmi les facteurs susceptibles de moduler la biomasse individuelle des nématodes, la granulométrie a souvent été mentionnée comme un facteur important régulant la taille (Wieser, 1959). La longueur totale ou la forme du corps varierait avec les contraintes physiques qu'impose le milieu interstitiel. Ce paramètre ne peut être considéré comme le seul

susceptible d'intervenir ainsi que l'atteste les fortes différences observées entre les deux stations de sables fins étudiées. La taille des individus peut aussi être corrélée avec la proportion en matière organique dissoute dans le sédiment ou l'eutrophisation (Jensen, 1987), tendance que confirment les tailles élevées des nématodes de la partie orientale eutrophisée de la station 2. De même, les espèces inféodées aux sédiments riches en sulfures sont souvent plus effilées que celles vivant dans les sédiments bien oxygénés. L'augmentation de la bathymétrie qui favoriserait le nanisme (Thiel, 1975 ; Soetaert & Heip, 1989) ne peut être invoquée dans cette étude puisque les trois stations proviennent du milieu subtidal. La même strate de sédiment (5 cm) a été échantillonnée aux trois stations et cette couche permet d'obtenir l'essentiel du peuplement de nématode. La profondeur de pénétration dans la colonne sédimentaire peut intervenir sur la taille des individus (Soetaert & Heip, 1989), mais cette influence est surtout marquée dans les couches profondes du sédiment non considérées dans cette étude. La limitation des apports trophiques pourrait expliquer une réduction de la taille des espèces à forte colonisation verticale lorsque la distance à l'interface eau-sédiment augmente.

Le recensement de l'ensemble de ces données indique que les variations observées lors de l'estimation des biomasses sont dues aux caractéristiques de chaque écosystème et qu'il n'est pas possible d'appliquer directement ces valeurs pour la détermination des biomasses nécessaires aux études du cycle global du carbone. Les mesures corporelles effectuées sur des peuplements hivernaux de nématodes de trois stations réparties dans divers biotopes de la Manche ont permis de constater que les conditions du milieu influent beaucoup la taille des nématodes, mais qu'aussi la morphologie varie d'une station à une autre en fonction de la composition faunistique. Cette diversité de la taille et de la morphologie constitue une des adaptations permettant aux nématodes de coloniser les différents types de sédiments. La prise en compte de ces deux facteurs est tout à fait indispensable pour estimer le flux de carbone entre les différents compartiments de l'écosystème.

#### REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Programme National d'Océanographie Côtière, thématique "Grands cycles Biogéochimiques et flux de contaminants" du chantier Manche. Nous tenons à remercier Alain Foubert (MNHN) pour sa contribution à la programmation informatique du logiciel d'analyse de forme, les équipages des navires océanographiques "Mysis" et "Côte de Normandie" et les personnels et techniciens du laboratoire de Roscoff et du laboratoire BIMM (MNHN) qui nous ont apporté l'aide nécessaire à la réalisation de ce travail qui a fait l'objet d'un DEA d'Océanographie à l'Université Pierre et Marie Curie, Paris 6.



## RÉFÉRENCES

- ANDRASSY, I., 1956. Die Rauminhalts und gewichtshestionnung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.*, 2 : 1-15.
- ANKAR, S. & R. ELMGREN, 1976. The benthic macro- and meiofauna of the Asko-Landsort-Area (Northern Baltic Proper). A stratified Random Sampling Survey. *Contr. Askö Lab.*, 11, 1-115.
- BOUCHER, G., 1975. Nématodes des sables fins infralittoraux de la Pierre Noire (Manche Occidentale). I. Desmodorida. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 3<sup>e</sup> série, 285 : 101-128.
- BOUCHER, G., 1980a. Facteurs d'équilibre d'un peuplement de nématodes libres des sables fins sublittoraux. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, 114 : 1-81.
- BOUCHER, G., 1980b. Impact of Amoco Cadiz oil spill on intertidal and subtidal meiofauna. *Mar. Pollut. Bull.*, 11 : 95-101.
- BOUCHER, G., 1981. Effets à long terme des hydrocarbures de l'Amoco Cadiz sur la structure des communautés de nématodes libres des sables fins sublittoraux. In : *Amoco Cadiz : conséquence d'une pollution accidentelle par hydrocarbures*. CNEXO (Ed.). Actes du colloque international COB-Brest, 19-22 novembre 1979 : 539-549.
- BOUCHER, G., 1985. Long-term monitoring of meiofauna densities after the Amoco Cadiz oil spill. *Mar. Pollut. Bull.*, 16 : 328-333.
- BOVÉE (de), F., 1987a. Biomasse et équivalents énergétiques des nématodes libres marins. *Cah. Biol. mar.*, 28 : 367-372.
- BOVÉE (de), F., 1987b. Saisie semi-automatisée de paramètres biométriques. *Vie Milieu*, 37 : 21-22.
- CHARDY, P. & J.C. DAUVIN, 1992. Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel : a simulation analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 81 : 147-161.
- COULL, B.C., 1970. Shallow water meiobenthos of the Bermuda platform. *Oecologia (Berl.)*, 4 : 325-357.
- GERLACH, S.A., A.E. HAHN & M. SCHRAGE, 1985. Size spectra of benthic biomass and metabolism. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 26 : 161-173.
- GOURBAULT, N., 1987. Long term monitoring of marine nematode assemblages in the Morlaix estuary (France) following the Amoco Cadiz oil spill. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 24 : 657-670.
- JENSEN, P., 1987. Differences in microhabitat, abundance, biomass and body size between oxybiotic and thiobiotic free-living marine nematodes. *Oecologia (Berl.)*, 71 : 564-567.
- JUARIO, J.V., 1975. Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral meiofauna community in the German Bight. *Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 15 : 283-337.
- LE GUELLEC, C. & P. BODIN, 1992. Meiobenthos of the Bay of Saint-Brieuc (North Brittany, France). I : Quantitative distribution in subtidal and intertidal zones. *Oceanol. Acta*, 15 : 661-671.
- PLATT, T. & K. DENMAN, 1978. The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 173 : 60-65.
- SCHWINGHAMER, P., 1981. Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 : 1255-1263.
- SEINHORST, J.W., 1959. A rapid method for the transfert of nematodes from fixation to anhydrous glyrecine. *Nematologica*, 4 : 67-69.
- SOETAERT, K. & C. HEIP, 1989. The size structure of nematode assemblages along a Mediterranean deep-sea transect. *Deep-Sea Res.*, 36 : 93-102.
- TENORE, K.R. & D.L. RICE, 1975. A review of trophic factors affecting secondary production of deposit-feeders. In : *Marine benthic dynamics*. B. COULL (Ed.), 325-340.
- THIEL, H., 1975. The size structure of the deep-sea benthos. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 60 : 575-606.
- VINCX, M., 1990. Diversity of the nematode communities in the Southern Bight of the North Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 25 : 181-188.
- WARWICK, R.M., 1984. Species size distribution in marine benthic communities. *Oecologia (Berl.)*, 61 : 32-41.
- WARWICK, R.M. & J.B. BUCHANAN, 1971. The meiofauna off the coast of Northumberland. II. Seasonal stability of the nematode population. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 51 : 355-362.
- WARWICK, R.M. & J.M. GEE, 1984. Community structure of estuarine meiobenthos. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 18 : 97-111.
- WARWICK, R.M. & R. PRICE, 1979. Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine mud-flat. *Estuar. coast. Mar. Sci.*, 9 : 257-271.
- WIDBOM, B., 1984. Determination of average individual dry weights and ash-free dry weights in different sieve fractions of marine meiofauna. *Mar. Biol.*, 84 : 101-108.
- 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.
- WIESER, W., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. II- The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5 : 121-137.