

DISTRIBUTION QUANTITATIVE ET QUALITATIVE DES NÉMATODES D'UNE STATION DE VASE TERRIGÈNE CÔTIÈRE DE BANYULS-SUR-MER.

par

Guy Boucher

Laboratoire de Zoologie des Vers associé au C.N.R.S., Musée National d'Histoire Naturelle.

Résumé

La méiofaune d'une station de vase terrigène côtière a été récoltée en plongée autonome, par carottages, à deux périodes de l'année.

La densité globale trouvée est particulièrement élevée, pour une vase sublittorale de Méditerranée, puisqu'elle varie de 2,46 10⁶ à 3,52 10⁶ Nématodes et Copépodes Harpacticoïdes au m². En comptant les autres groupes de la méiofaune, la valeur atteint 4,48 10⁶ individus au m², soit une biomasse de 3,76 g/m² PS. Les Nématodes libres, plus particulièrement étudiés, constituent numériquement, 82 p. 100 du total d'individus, pondéralement, 22 p. 100.

Les Nématodes peuplent le substrat sur une hauteur de huit centimètres. Selon la période de prélèvement, leur nombre présente un pic soit dans le premier soit dans le deuxième centimètre.

La répartition verticale de 34 espèces de Nématodes est donnée.

La distribution verticale des espèces regroupées selon leur régime alimentaire est analysée.

La discussion permet d'illustrer le principe d'exclusion de Gause, de souligner l'influence de la profondeur de pénétration dans le sédiment sur la dominance des espèces, de caractériser la répartition verticale des espèces à régime alimentaire comparable dans la vase, ainsi que de confirmer la corrélation du métabolisme des espèces avec leur localisation dans le substrat.

Introduction

L'étude quantitative de la méiofaune contenue dans une vase terrigène côtière méditerranéenne, amorcée par Bougis (1946-1950), a ouvert une voie fructueuse dans l'analyse de la production des fonds meubles sublittoraux. Ces recherches, poursuivies quantitativement et qualitativement par Soyer (1970) sur les Harpacticoïdes, Vitiello (1968), sur les Nématodes, ont permis de définir des contingents faunistiques caractéristiques de différents types de sédiment.

En milieu intertidal, si la répartition verticale de la faune des plages a été bien étudiée par Renaud-Debyser (1963), celle des schorres d'estuaires par Wieser (1958) et Tietjen (1968), peu de données existent concernant la faune sublittorale. Seuls, Vitiello (1968), Salvat

et Renaud-Mornant (1969) sur les sables, Soyer (1970) pour la vase, ont abordé le problème.

J'ai tenté, dans le présent travail, de préciser quantitativement et qualitativement la répartition des espèces dominantes de Nématodes libres, contenus dans un volume connu de sédiment non perturbé, puis de préciser les rapports trophiques s'établissant entre les différentes espèces à régime alimentaire comparable.

Méthode d'étude

1. Technique de prélèvement.

Quatre carottes de vase terrigène côtière ont été prélevées en plongée autonome, par 35 mètres de profondeur, en baie de Banyuls-sur-Mer, près de la station 27 de Guille et Soyer (1968), (deux, en mai 1970 soit V_1 et V_2 , deux, en janvier 1971 soit A et C).

Ces carottes sont constituées par des tubes en plastique de deux centimètres de diamètre, longs de 15 centimètres, enfoncés délicatement dans le substrat sur une hauteur de dix centimètres, bouchés, remontés verticalement et transportés dans un récipient contenant de l'eau de mer.

Chaque carotte est immédiatement tronçonnée au laboratoire en tranches d'un centimètre, extraites de la chemise par pression de bas en haut d'un piston gradué terminé par une extrémité en caoutchouc souple.

La perte de matériel le long des parois semble négligeable. Chaque tranche est coupée à la lame de rasoir et fixée au T.A.F. eau de mer dans un pillulier.

2. Technique de tri.

Le lavage du sédiment est effectué sur une soie de 40 μ , avec de l'eau filtrée, de façon à éliminer le plus complètement possible les fines particules. La fraction retenue est recueillie dans un bécher. Par fractionnements successifs, la faune est totalement triée dans des coupelles quadrillées, à la loupe au grossissement moyen (40). Le tri est effectué par deux personnes, avec double vérification des coupelles. Ce protocole élimine pratiquement le facteur personnel et permet d'améliorer l'efficacité du tri d'au moins 20 p. 100. Les Nématodes recueillis sont montés dans la glycérine après traitement par la méthode glycérol-éthanol (1).

Les différentes manipulations provoquent une perte (indépendante de la taille) de 13 p. 100 sur le nombre total d'individus comptés lors du tri.

RÉSULTATS NUMÉRIQUES GLOBAUX

I. Densité.

Le tableau 1 indique les nombres d'individus recensés pour les Nématodes et les Copépodes Harpacticoides dans les différentes tranches, les moyennes calculées pour les deux carottes de chaque saison, les nombres cumulés et les pourcentages cumulés.

Les densités trouvées sont particulièrement élevées pour la Méditerranée : en mai 1970, 1.795.000 à 2.356.000 Nématodes/m² accompagnés de 315.000 à 369.000/m² Copépodes Harpacticoides, soit une densité moyenne, uniquement pour ces deux groupes, de 2.420.000

(1) Les Copépodes Harpacticoides ont été de la même façon, recueillis, fixés à l'alcool et déterminés par M. Bodiou, assistant au laboratoire Arago qui m'a apporté son concours lors du tri, ainsi que M. Albert, technicien. Mme Renaud-Mornant, Maître de Recherches C.N.R.S., a bien voulu dépouiller les autres groupes. Je tiens ici à les remercier.

TABLEAU 1

Nombres et pourcentages de Nématodes et de Copépodes Harpacticoïdes contenus dans les différentes tranches d'un centimètre. H signifie Harpacticoïdes et N Nématodes. Deux carottes ont été dépouillées en mai 1970 (V₁ et V₂) et deux en janvier 1971 (A et C). Pour chacune d'elles la moyenne, les nombres cumulés et les pourcentages cumulés ont été calculés.

		Mai 1970					Janvier 1971				
		V1	V2	M	Nombre cumulé	Pourcentage cumulé	C	A	M	Nombre cumulé	Pourcentage cumulé
Profondeur d'enfoncement dans le sédiment	0	H 56 N 27	42 3	49 15	49 15	45,58 2,30	1 0	3 1	2 0,5	2 0,5	0,013 0,000
	1	H 35 N 264	48 231	41,5 247,5	90,5 262,5	84,18 40,26	126 288	131 363	128,5 325,5	130,5 326	88,1 34,1
	2	H 7 N 185	16 208	11,5 196,5	102 459	94,88 70,39	13 403	4 144	8,5 273,5	139 599,5	93,9 62,7
	3	H 1 N 56	4 120	2,5 88	104,5 547	97,20 83,89	8 220	2 141	5 180,5	144 780	97,2 81,5
	4	H 0 N 24	4 91	2 57,5	106,5 604,5	99,06 92,71	3 152	2 35	2,5 93,5	146,5 873,5	98,9 91,3
	5	H 0 N 7	2 49	1 28	107,5 632,5	100 97,00	1 55	1 13	1 34	147,5 907,5	99,9 94,8
	6	H 0 N 1	0 28	0 14,5	107,5 647	99,23	0 30	0 46	0 38	147,5 945,5	98,9 98,8
	7	H 0 N 0	0 7	0 3,5	107,5 650,5	99,76	1 3	0 18	0,5 10,5	148 956	100 99,9
	8	H 0 N 0	0 3	0 1,5	107,5 652	100	0 0	0 1	0 0,5	148 956,5	100 100
Total		H 99 N 564	116 740	—	—	—	153 1151	143 762	148 956,5	—	—

individus/m². En janvier 1971, les résultats trouvés sont encore plus forts : 2.426.000 à 3.665.000 Nématodes/m² accompagnés de 461.000 à 487.000 Copépodes Harpacticoïdes/m² soit une densité moyenne de 3.519.500 individus au mètre carré. En considérant les autres groupes de la méiofaune, la valeur atteint 4,48 10⁶ individus au mètre carré pour la carotte C.

Les forts résultats obtenus s'expliquent par le fait que la station choisie est devenue plus sablo-vaseuse qu'elle ne l'était lors des prélèvements de Soyer (1970), (le Copépode Harpacticoïde *Robertsonia knoxi*, caractéristique de la station 27, n'est pratiquement pas représenté dans les quatre carottes) mais aussi par un stock hivernal particulièrement élevé durant l'hiver 1969-1970. Le carottage en plongée permet de récolter l'ensemble de la faune et, particulièrement, les individus contenus dans les premiers millimètres du sédiment qui sont soufflés par l'onde de choc provoquée par la chute du carottier à piston habituellement employé à partir des bateaux.

La dimension de la soie de filtration (40 μ) semble aussi avoir une grande influence sur la valeur des chiffres trouvés, puisque les plus petits spécimens passent à travers le filtre si la maille est trop forte. Une maille de 40 μ retient la quasi-totalité des Nématodes.

2. Répartition numérique verticale.

L'analyse de la répartition verticale résumée dans le tableau 1 et la figure 1, montre que les Nématodes colonisent le sédiment sur

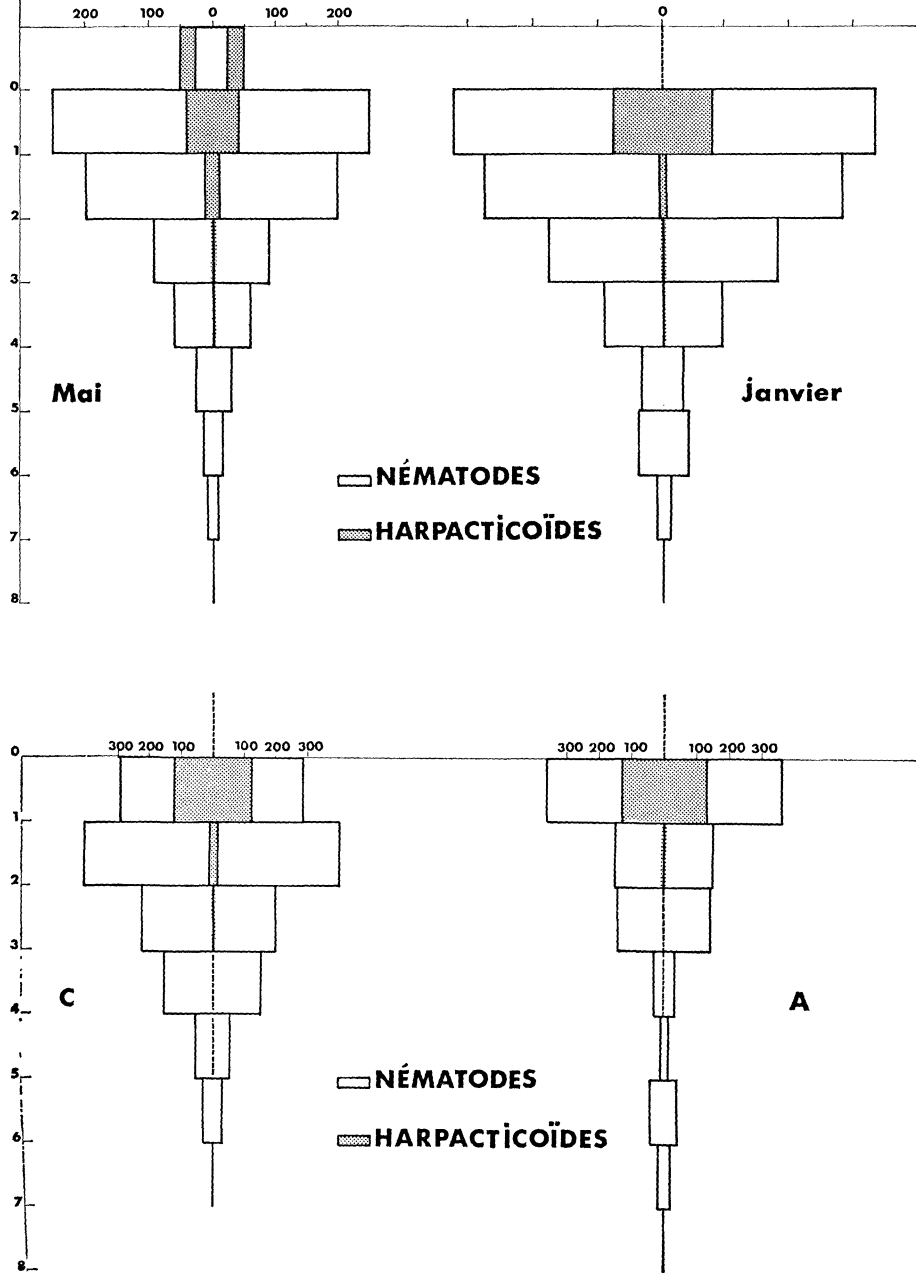


FIG. 1

Représentation graphique des résultats du tableau 1 pour les mois de mai et janvier ainsi que pour les carottes C et A.

une hauteur de huit centimètres alors que les Copépodes Harpacticoïdes ne sont rencontrés que jusqu'à cinq centimètres. Suivant les périodes de l'année considérées, il est cependant possible de noter des différences sensibles dans la répartition.

Dans les carottes prélevées en mai, 40 p. 100 des Nématodes sont localisés dans le premier centimètre et plus de 84 p. 100 des Harpacticoïdes y sont concentrés. Le nombre d'individus (Nématodes et Copépodes) contenus dans chaque tranche de 1 centimètre décroît progressivement à partir de la surface. La limite de réduction du sédiment apparaît vers le troisième centimètre.

Dans les carottes prélevées en janvier, les Nématodes sont moins abondants proportionnellement dans le premier centimètre (34 p. 100) alors que les Harpacticoïdes y sont plus concentrés (88,1 p. 100). Deux types de répartition sont à considérer. Dans la carotte A le nombre d'individus décroît progressivement à partir de la surface. Le sédiment est nettement tassé et compact. Dans la carotte C, au contraire, le nombre de Nématodes présente un pic net dans le deuxième centimètre. Le sédiment est très mou, riche en eau interstitielle, probablement du fait de l'activité biologique de la macrofaune (en particulier de Crustacés endogés). Dans ces deux carottes, le sédiment réduit (noir) apparaît au sixième centimètre et, par conséquent, la différence entre les deux types de répartition est due, plus à une teneur en eau interstitielle différente, qu'à la teneur en oxygène.

TABLEAU 2

Nombre et biomasse en poids sec des individus de la meiofaune trouvés dans la carotte C (surface de prélèvement 3,14 cm² - volume prélevé 25 cm³).

		Nombre	Poids sec ^µ gr
Méiobenthos vrai	Nématodes	1151	256,23
	Copépodes	153	304
	Ostracodes	9	360
	Nauplius	11	6,96
	Kinorhynques	40	83,20
	Gastrotriches	1	2,08
	Total partiel	1365	1012,47
Mixobenthos	Polychètes	26	106
	Oligochètes	3	12,30
	Lamellibranches	3	12
	Larve d'Ophiure	1	2
	Divers	9	36
	Total partiel	42	168,90
TOTAL		1407	1181,37

3. Évaluation de la biomasse.

J'ai essayé d'évaluer la biomasse en poids sec de la méiofaune contenue dans la carotte C dépouillée qualitativement. J'ai appliqué aux différents groupes recensés les poids secs déterminés par Guille et Soyer (1968) (Tableau 2). La valeur trouvée est exceptionnellement forte : 3,76 g/m² PS, bien que le mixobenthos ne représente que 2,9 p. 100 du total. En nombre, les Nématodes constituent 81,8 p. 100 du total et les Harpacticoides 10,8 p. 100. En biomasse, les valeurs respectives passent à 21,7 p. 100 et 25,7 p. 100.

La part prise par les Nématodes dans la biomasse, bien que faible (21,7 p. 100), est pourtant largement supérieure à celle habituellement signalée par les auteurs : 6,8 p. 100 à la station 19 de Guille et Soyer (1968), 4 à 7 p. 100 selon Gerlach (1971).

RÉSULTATS QUALITATIFS

A. - Répartition verticale des espèces dominantes de Nématodes.

Les Nématodes d'une carotte (V₁) du mois de mai et d'une carotte (C) du mois de janvier ont été déterminés afin de préciser la répartition verticale des 34 espèces dominantes (Fig. 2 a, 2 b et 2 c).

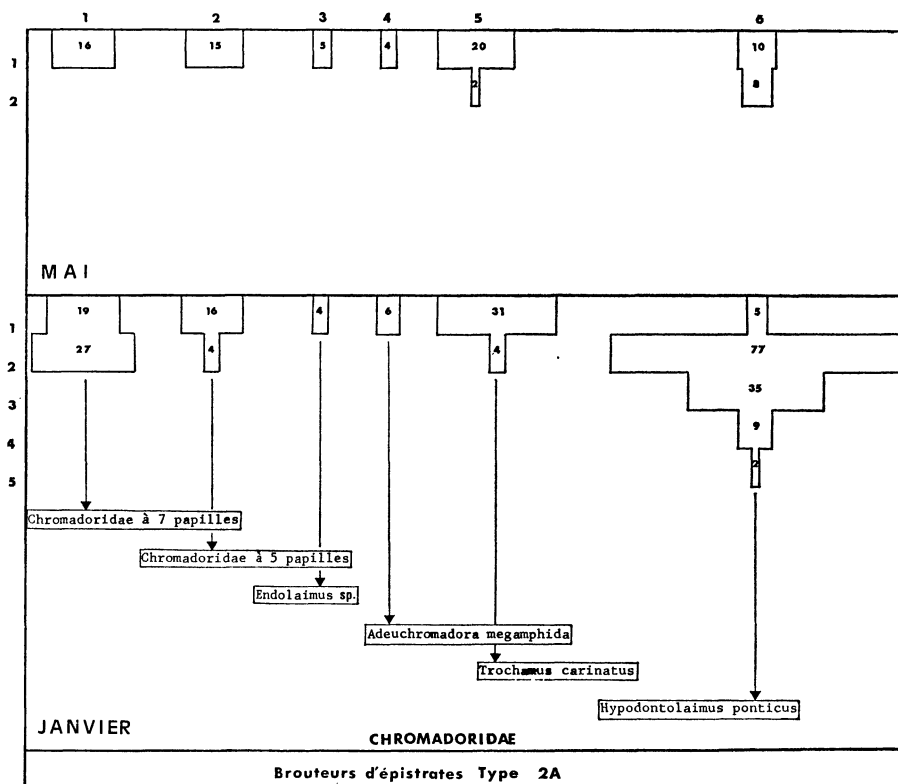


FIG. 2 a

Cette analyse permet de mettre nettement en évidence trois grands types de répartition verticale.

I. Espèces localisées à la surface du sédiment.

Il s'agit essentiellement dans les deux carottes des Chromadoridae, dominant dans le premier centimètre tels *Pomponema* sp. (1), *Adeu-chromadora megamphida* Boucher et de Bovée, 1970, *Trochamus carinatus* Boucher et de Bovée, 1970, d'un Chromadoridae à cinq papilles prélocales et dans la carotte de mai, de deux autres espèces : *Hypodontolaimus ponticus* Filipjev, 1922 et de Chromadoridae à sept papilles *Prochromadorella actuaria* Vitiello, 1970 (Fig. 2a).

Les Monhysteridae sont aussi plus abondants en surface, particulièrement *Paramonhystera pilosa* Boucher, 1971 et *Theristus tenuis-piculum* Ditlevsen, 1919 dans la carotte de mai.

Il en est de même pour certaines espèces de Desmoscolecidae telles *Tricoma nematoides* (Greeff, 1869) Stauffer, 1924, *Desmoscolex prampramensis* Steiner, 1916.

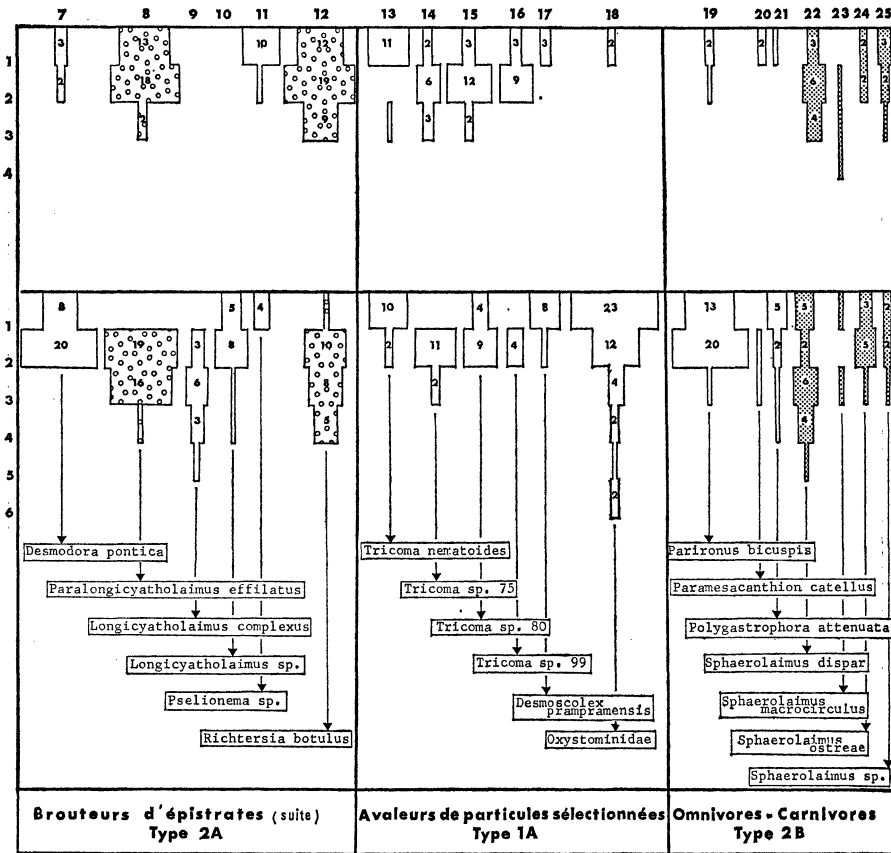


FIG. 2 b

(1) Ce genre avait été signalé sous le nom de *Dichromadora* sp. dans Boucher (1970a), puis sous celui de *Endolaimus* sp. (Fig. 2a).

2. Espèces présentant un maximum d'abondance dans une des strates.

Il est possible de distinguer trois cas :

— des espèces présentant un pic d'abondance dans le deuxième centimètre (lorsque les conditions y sont favorables) mais inféodées aux conditions habituelles de surface : *Prochromadorella actuaris* Vitiello, 1970, *Hypodontolaimus ponticus* Filipjev, 1922, *Desmodora*

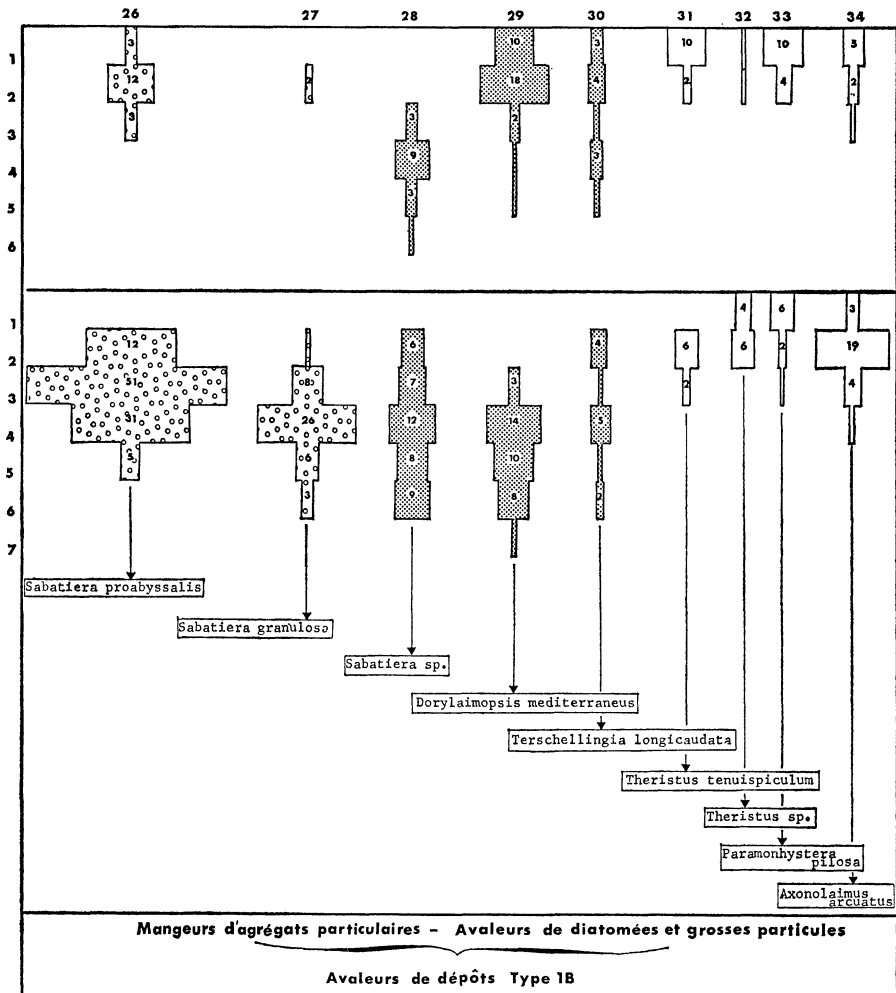


FIG. 2 c

FIG. 2

Répartition verticale des 34 espèces dominantes de Nématodes dans une carotte de mai et une de janvier.

Fig. 2 a. Répartition des « brouteurs d'épistrates » type 2A : Chromadoridae. — Fig. 2 b. Répartition des « brouteurs d'épistrates » type 2A appartenant aux autres familles, des « mangeurs de particules sélectionnées » type 1A et des « carnivores-omnivores » type 2B. — Fig. 2 c. Répartition des « avaleurs de dépôts » type 1B.

pontica Filipjev, 1922, *Axonolaimus arcuatus* Stekhoven, 1950, *Parironus bicuspidis* Boucher, 1970 ;

— des espèces présentant un pic d'abondance dans le deuxième centimètre car les conditions de surface ne leur conviennent pas : *Metacyatholaimus* sp., *Richtersia*, *Tricoma* sp. 80 (1), *Tricoma* sp. 75, *Tricoma* sp. 99, *Campylaimus inequalis* Cobb, 1920 ;

— des espèces montrant un pic d'abondance à une profondeur variable. C'est essentiellement le cas de deux espèces de *Sabatiera* qui présentent des pics décalés aux troisième et quatrième centimètres en janvier (*S. proabyssalis* et *S. granulosa* Vitiello et Boucher, 1971).

3. Espèces à répartition verticale homogène.

Un premier groupe est constitué par des espèces capables de coloniser le sédiment jusqu'à huit centimètres de profondeur, en présentant des pics d'abondance de faible amplitude (*Dorylaimopsis mediterraneus* De Zio, 1968, *Terschellingia longicaudata* De Man, 1907, *Sabatiera* sp.).

Un deuxième groupe est constitué par des Sphaerolaimidae à peu près également répartis dans les trois à quatre premiers centimètres (*Sphaerolaimus dispar* Filipjev, 1918), *Sphaerolaimus macrocircularis* Filipjev, 1918, *Sphaerolaimus ostreae* Filipjev, 1918, *Sphaerolaimus* sp.) (2).

B. - Répartition des individus selon leur état de maturité et leur taille.

Lorsque l'on considère l'état de maturité des individus contenus dans les carottes, il apparaît quelques différences dans la répartition des adultes et des juvéniles de certaines espèces.

Ainsi, le phénomène est net pour *Sabatiera* sp. qui ne présente des adultes qu'en profondeur dans le sédiment (en janvier, entre 4 et 6 centimètres, en mai, entre 3 et 5 centimètres). Les juvéniles vivent superficiellement. Il en est de même pour *Sphaerolaimus dispar* qui ne présente des adultes qu'entre 3 et 4 centimètres, les juvéniles se tenant au-dessus.

Cependant pour la majorité des espèces, les adultes et les juvéniles se répartissent de façon comparable.

Lorsque l'on considère les dimensions moyennes des adultes contenus dans les différentes strates de la carotte, il apparaît des variations de taille assez nettes. Ainsi *Hypodontolaimus ponticus*, espèce présentant un pic d'abondance dans le deuxième centimètre de la carotte C, atteint sa taille maximum (1029 μ , en moyenne) dans le troisième centimètre. La taille moyenne a été calculée sur dix

(1) Le nombre moyen d'anneaux sert à qualifier les espèces qui ne sont pas encore déterminées.

(2) *Sphaerolaimus* sp. est représenté uniquement par des individus juvéniles. Je n'ai pu déterminer si ceux-ci sont les stades larvaires de *Sph. macrocircularis* ou ceux de *Sph. ostreae*.

spécimens mâles et femelles, mesurés en nombre égal. Elle est de 891 μ dans le premier centimètre, 921 μ dans le deuxième, 1029 μ dans le troisième, 964 μ dans le quatrième et 880 μ dans le cinquième. *Dorylaimopsis mediterraneus*, dont le pic d'abondance est situé dans le quatrième centimètre, atteint sa taille maximale dans le sixième centimètre de la carotte C. La longueur moyenne passe de 1775 μ dans le troisième centimètre à 1819 μ dans le quatrième, 1854 dans le cinquième et 2034 μ dans le sixième puis décroît jusqu'à 1780 μ dans le septième centimètre. Deux hypothèses sont à envisager : ou bien les individus les plus âgés, de grande taille, se répartissent à un niveau privilégié, ou bien certains niveaux conviennent mieux à la croissance de certaines espèces. La première hypothèse est plus vraisemblable, du fait que le niveau où la taille est maximale ne concorde pas avec le niveau où l'abondance de l'espèce est la plus forte. Cette observation confirme clairement la relativité des données méristiques habituellement fournies dans les travaux de systématique.

C. - Répartition verticale des Nématodes selon leurs besoins trophiques.

Les Nématodes recensés dans les carottes ont été classés en quatre types morphologiques d'après la forme de la capsule buccale, selon la définition de Wieser (1953). Les types correspondent à quatre types de nutrition. Dans la figure 3 et le tableau 3 sont portés les pourcentages de chaque catégorie morphologique, en fonction de la strate occupée dans la carotte de mai et dans celle de janvier.

Les graphiques a (Fig. 3) sont établis en fonction du pourcentage total d'individus déterminés. Ils montrent que les « brouteurs d'épis-trates » type 2A sont largement dominants dans le premier et le deuxième centimètres par rapport aux autres catégories alimentaires. Le maximum de densité globale dans la carotte de janvier est essentiellement dû aux individus appartenant à cette catégorie alimentaire. Leur colonisation est limitée aux premiers centimètres du sédiment dans les deux cas.

Ils soulignent également que les « avaleurs de dépôts » type 1B présentent une différence sensible de répartition selon la carotte considérée. Dans la carotte de janvier, ils présentent un pic d'abondance net dans le quatrième centimètre alors que dans la carotte de mai ce maximum est situé dans le premier centimètre.

Les « mangeurs de particules sélectionnées » type 1A présentent le même type de répartition dans les deux carottes avec un léger maximum dans le deuxième centimètre.

Les « carnivores et omnivores » type 2B, sont représentés dans les premiers centimètres du sédiment de façon assez homogène.

— Les graphiques b (Fig. 3) sont établis en fonction du pourcentage des individus appartenant à la même catégorie alimentaire. Ils indiquent, par conséquent, le preferendum de chaque catégorie alimentaire dans la carotte. Ils soulignent que les « brouteurs d'épis-trates » ont leur preferendum dans le premier ou le deuxième centimètre et qu'ils sont pratiquement inexistantes dans les couches sous-jacentes.

Ils indiquent, d'autre part, que les « avaleurs de dépôts », présentent un *preferendum* dans le premier centimètre alors que ce pic d'abondance est situé dans le quatrième centimètre en janvier. Si l'on considère les *Comesomatidae*, définis comme « mangeurs d'agrégats particuliers » type BB dans une note précédente (Boucher, 1970 a et 1972 a), le maximum d'abondance passe, en mai, dans le deuxième centimètre. Cette différence, observée dans la carotte de mai, est due au fait que les « avaleurs de dépôts » comprennent deux contingents :

TABLEAU 3

Pourcentages des Nématodes appartenant aux quatre types morphologiques de Wieser exprimés dans les différentes strates du sédiment.

- a. Pourcentages exprimés en fonction du nombre total d'individus déterminés.
 b. Pourcentages exprimés en fonction du nombre d'individus appartenant au même type morphologique. Les pourcentages des « mangeurs d'agrégats particuliers » type BB sont indiqués.
 c. Pourcentages exprimés en fonction du nombre d'individus contenu dans chaque strate de un centimètre.

		Mai						Janvier							
		0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	
a	Type morphologique	1A	8,0	9,2	2,2	0,2	0,2	0	6,4	6,3	1,6	1,2	0,1	0,3	0
		2A	23,8	11,7	2,4	0	0	0	12,7	17,7	6,9	2	0,5	0	0
		1B	15,8	11,3	2,6	3,2	1,2	0,2	2,6	7,6	8,4	9	3,4	2,4	0,2
		2B	3,7	2,4	1,4	0	0	0	3,3	4,4	1,2	1	0,4	0,1	0
b	Type morphologique	1A	40,6	45,8	11,4	1	1	0	39,8	39,2	10,4	7,9	0,6	1,8	0
		2A	62,7	30,8	6,4	0	0	0	31,5	44,6	17,3	5,2	1,2	0	0
		1B	45,8	32,7	7,7	9,8	3,4	0,6	7,7	22,6	25	26,8	10,1	7,1	0,6
		2B	48,6	32,4	19	0	0	0	31,7	42,3	11,5	9,6	3,8	0,9	0
		BB	30,9	41,6	9,5	11,8	4,8	1,2	0	16,2	31,0	37,0	9,7	4,9	0,4
c	Type morphologique	1A	15,6	26,2	25,6	5,9	14,3	0	26	14,7	9,3	9,7	4,4	10,7	0
		2A	46,4	33,9	27,9	0	0	0	50,4	52	37,8	15,6	11,1	0	0
		1B	30,8	32,7	30,2	94,1	85,7	100	10,4	21	46,1	67,1	75,5	85,7	100
		2B	7,2	7,1	16,2	0	0	0	13,2	11,9	6,5	7,3	8,9	3,5	0

des « avaleurs de Diatomées et grosses particules » et des « mangeurs d'agrégats particuliers ». Ces « avaleurs de Diatomées et grosses particules » sont localisés essentiellement dans le premier centimètre alors que les « avaleurs d'agrégats » dominent plus profondément. La validité des catégories alimentaires définies dans la note citée précédemment est ainsi confirmée.

— Les graphiques c (Fig. 3) sont établis en fonction du pourcentage d'individus contenus dans chaque strate. Cette représentation éclaire de façon précise les rapports trophiques dans le substrat. Il apparaît ainsi des différences nettes dans les possibilités de colonisa-

tion de l'épaisseur du sédiment selon l'éthologie alimentaire. La répartition des espèces selon leurs besoins trophiques apparaît beaucoup plus stable entre les carottes de mai et de janvier que dans les graphiques a et b.

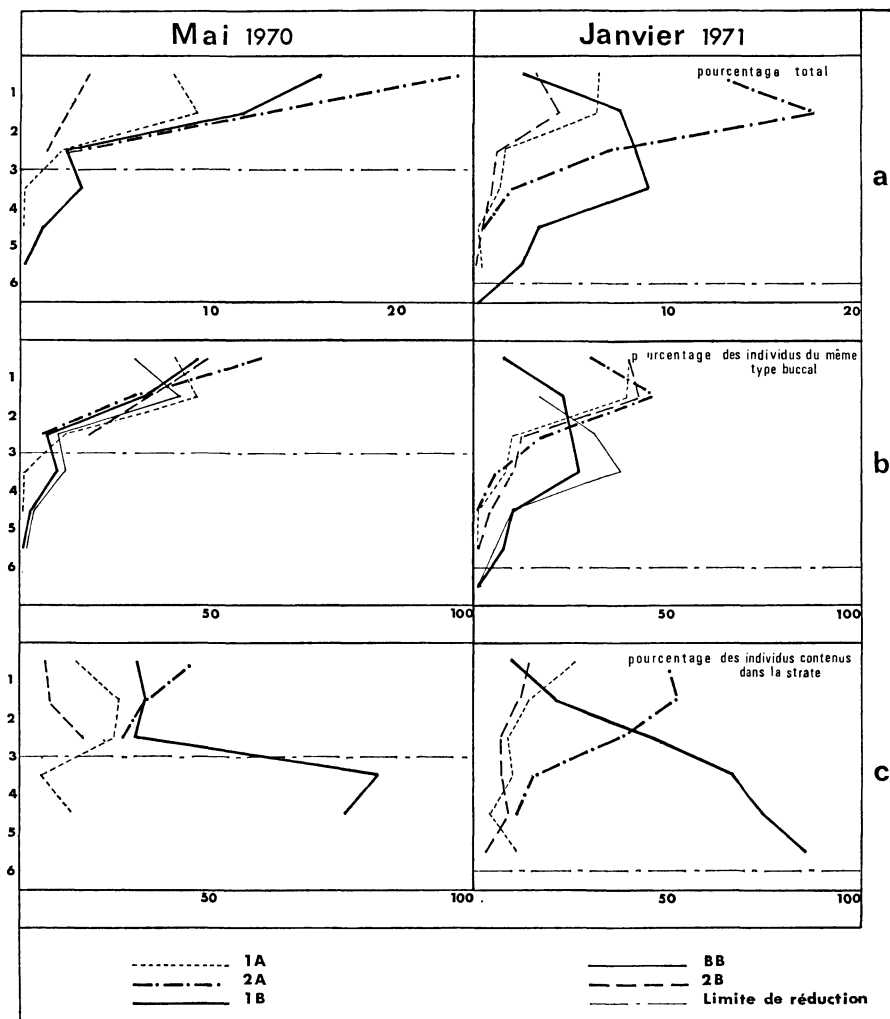


FIG. 3

Représentation graphique du tableau 3, a,b,c. Dans les graphiques b, la catégorie des « mangeurs d'agrégats particuliers » type BB est figurée, car elle présente un maximum d'abondance dans le deuxième centimètre de la carotte de mai. La limite de réduction du sédiment se situe vers 3 centimètres, dans la carotte de mai et vers 6 centimètres, dans celle de janvier.

Ainsi, le pourcentage des « brouteurs d'épistrates » domine largement dans le premier et le deuxième centimètres. Selon l'état de réduction et de compaction de la carotte, leur limite de tolérance se situe entre 2 et 4 centimètres.

Le pourcentage des « avaleurs de dépôts », quant à lui, augmente

régulièrement jusqu'à près de 100 p. 100 à la base des carottes. A partir de 3 centimètres, environ 60 p. 100 des Nématodes rencontrés appartiennent à cette catégorie qui semble donc la mieux adaptée à la pénétration dans la vase.

Le pourcentage des « mangeurs de particules sélectionnées » (bactériophages) ne montre pas de variations interprétables, si ce n'est un minimum en abondance dans le quatrième centimètre qui pourrait correspondre à une barrière entre deux contingents bactériens différents.

Le pourcentage des « carnivores-omnivores » reste relativement constant.

Il apparaît donc une évolution inverse des pourcentages de « brouteurs d'épistrates » et d'« avaleurs de dépôts » (comprenant les mangeurs d'agrégats) avec l'enfoncement dans le sédiment, alors que les pourcentages de « mangeurs de particules sélectionnées et des carnivores-omnivores » restent sensiblement constants.

DISCUSSION

Le dépouillement de quatre carottes de vase terrigène côtière prélevées, à la même station, à deux époques de l'année, permet une approche satisfaisante de la densité du peuplement. Les résultats quantitatifs globaux obtenus sont particulièrement élevés pour une vase sublittorale. Ils s'expliquent par la précision du prélèvement en plongée autonome, la rigueur du tri collectif effectué sur maille de 40 μ . Ils surpassent même les chiffres obtenus par Tietjen (1968), dans un schorre pourtant réputé plus riche en Nématodes que les vases sublittorales. Ils demeurent cependant nettement inférieurs à ceux de Teal et Wiesner (1966) qui signalent dans un schorre comparable la densité exceptionnelle de $16 \cdot 10^6$ Nématodes/m² et une biomasse de 7,6 g/m².

La taille de la soie de filtration semble intervenir de façon décisive sur la valeur des chiffres obtenus. Les densités, fournies par les différents auteurs ayant travaillé en milieu sublittoral, sont difficilement comparables car chacun d'eux a utilisé des soies de filtration de maille différente. Ainsi, en Méditerranée, dans la baie de Banyuls, Bougis (1946-1950) a travaillé sur un filtre de 120 μ . Il signale, pour une vase terrigène côtière, prélevée à 30 mètres de profondeur, des densités de l'ordre de 435.000 à 640.000 Nématodes/m² et de 120.000 à 198.000 Copépodes Harpacticoïdes/m², soit une biomasse voisine de 1,28 g/m². Guille et Soyer (1968) ont travaillé sur le même milieu, mais à 35 mètres (Station 27), en utilisant une soie de 83 μ . Ils fournissent des chiffres encore plus faibles (134.000 Nématodes et 77.000 Harpacticoïdes soit une biomasse de 0,63 g/m²).

En Mer du Nord, Warwick et Buchanan (1970), dans une vase sublittorale du Northumberland, par 80 mètres de profondeur (soie de filtration 37 μ), signalent une densité relativement faible de 713.000 Nématodes/m². McIntyre (1964), sur le banc Fladen, par 160 mètres de profondeur (soie de filtration 124 μ), trouve 755.000 à 3.020.000 Nématodes/m² et 180.000 à 105.000 Harpacticoïdes/m², soit une biomasse moyenne de 1,28 g/m².

Il paraît donc indispensable d'homogénéiser le diamètre de la maille des tamis de filtration, pour pouvoir valablement comparer les résultats. Cependant, même en négligeant les Nématodes de petite taille qui auraient pu traverser un filtre de taille supérieure à 40μ , les valeurs trouvées restent particulièrement élevées. Dans la carotte C, elles atteindraient $2,28 \cdot 10^6$ Nématodes/m², soit $3,09 \cdot 10^6$ individus/m² pour l'ensemble de la faune, correspondant à une biomasse de $3,64$ g/m². Si la taille des tamis influence donc fortement les nombres de Nématodes recensés, elle change très peu la biomasse calculée. Il apparaît clairement que le présent comptage, bien qu'effectué sur maille de 40μ , fournit des résultats comparables à ceux obtenus par McIntyre (1964), dans les mers froides, sur tamis de 125μ . Il se pourrait donc que la Méditerranée puisse être aussi riche en nombre d'individus que les mers septentrionales.

La répartition verticale globale, étudiée sur plus de 3.200 Nématodes répartis en quatre carottes, montre deux types de peuplement dans la colonne de sédiment.

En mai 1970, les deux carottes étudiées présentent un maximum de densité dans le premier centimètre. En janvier 1971, les deux carottes étudiées diffèrent par leur répartition. La carotte A présente un maximum de densité dans le premier centimètre, comparable à celui de mai, alors que la carotte C de janvier montre un pic dans le deuxième centimètre.

Tietjen (1968) donne une explication de ce phénomène, en mesurant parallèlement aux densités de Nématodes la valeur des paramètres potentiel d'oxydoréduction — teneur en eau interstitielle. Au printemps-été, il constate que la densité des Nématodes décroît parallèlement aux mesures des paramètres potentiel d'oxydoréduction — teneur en eau interstitielle, alors qu'en automne-hiver cette densité augmente fortement dans le deuxième centimètre, en provoquant une rupture de la corrélation observée.

Soyer (1970) montre dans le même milieu un pic net dans le deuxième centimètre aux mois d'avril et d'octobre.

Il semblerait donc qu'en période hivernale puisse se produire une rupture de la corrélation entre le nombre de Nématodes et les paramètres teneur en oxygène-teneur en eau interstitielle. Ce n'est cependant pas toujours vrai (carotte A). Les présents résultats ne permettent pas de trancher. Cependant, il est à remarquer qu'une forte teneur en eau interstitielle sur toute la hauteur de la carotte (mise en évidence par le fait que le tube de prélèvement s'enfonce très facilement) entraîne un maximum faunistique dans le deuxième centimètre (carotte C). Une faible teneur en eau interstitielle (sédiment tassé) défavorise la pénétration de la faune en profondeur. Celle-ci se concentre alors dans le premier centimètre (carotte A). Le fait que la teneur en eau interstitielle puisse être plus forte, pourrait être dû à l'activité mécanique de la macrofaune mais aussi à l'agitation hydrodynamique hivernale (houle due aux coups de vent) qui aèrent et fluidifient, de façon parallèle, le sédiment.

La répartition verticale qualitative permet de mieux comprendre ce phénomène. Il est à remarquer, en effet, que les variations numériques sont essentiellement dues aux Chromadoridae « brouteurs d'épistrates » habituellement rencontrés dans le premier centimètre. Leur pourcentage augmente au printemps-été, car les conditions

deviennent favorables au développement des films algaux et bactériens (12,7 p. 100 en janvier et 23,8 p. 100 du total en mai, dans le premier centimètre).

En automne-hiver, les conditions défavorables entraînent la réduction du pourcentage de ces espèces en surface. Les autres catégories alimentaires, moins sensibles à ces variations, dominent alors dans le deuxième centimètre.

L'étude de la répartition verticale des espèces dominantes de Nématodes en milieu sublittoral vaseux n'a été réalisée que par un nombre restreint d'auteurs (Wieser et Kanwisher, 1961 ; Teal et Wieser, 1966). Cette lacune est due au fait que les auteurs sous-estimaient les facultés de pénétration des Nématodes dans la vase. La portée de ce type d'investigation n'est pourtant pas négligeable, puisque les présents résultats permettent d'illustrer quelques concepts généraux d'écologie.

Selon le principe d'exclusion de Gause (1934), plusieurs espèces du même genre ne peuvent occuper le même habitat que si leurs besoins trophiques sont différents. Or, trois espèces du genre *Sabatiera*, à niche écologique très voisine, sont rencontrées en grand nombre dans les carottes. Elles présentent des maximums de répartition différents (voir Fig. 2 c). Dans la carotte C de janvier, *Sabatiera proabyssalis* domine dans le troisième centimètre, *Sabatiera granulosa*, dans le quatrième centimètre alors que les adultes de *Sabatiera* sp. dominant dans le cinquième et sixième centimètres (les juvéniles occupent toute la colonne de sédiment).

Le même phénomène est observable pour le genre *Tricoma*, où *Tricoma nematoides* domine dans le premier centimètre avec *Desmoscolex pramramensis* alors que *Tricoma* sp. 80 et *Tricoma* sp. 99 dominant dans le deuxième centimètre (voir fig. 2 b).

Selon une hypothèse de Wieser et Kanwisher (1961), les espèces dominantes sont aussi celles qui pénètrent le plus profondément dans le substrat. En fait, il semble qu'il soit nécessaire de nuancer cette proposition. Elle se vérifie nettement pour *Dorylaimopsis mediterraneus*, classée troisième espèce par dominance, qui peuple le sédiment sur une hauteur de cinq centimètres et peut atteindre le septième centimètre. Elle s'applique difficilement à *Hypodontolaimus ponticus*, classée première espèce, et *Sabatiera proabyssalis*, classée deuxième espèce, qui présentent un pic d'abondance marqué, respectivement dans le deuxième et le troisième centimètres. Il faut aussi noter que *Terschellingia longicaudata*, qui occupe le sédiment sur une épaisseur de cinq centimètres, ne présente pas une dominance forte (elle est classée 16^e espèce). De plus, certaines espèces de Chromadoridae (*Trochamus carinatus*, *Prochromadorella actuarica*), limitées exclusivement aux deux premiers centimètres, sont classées dans les dix premières espèces. Pour elles, l'espace vital ne serait pas un facteur limitatif du fait qu'elles vivent dans l'interface. D'autres facteurs, tels que la quantité de nourriture disponible et l'adaptation métabolique, agissent sur la répartition.

L'analyse des rapports trophiques des Nématodes ne saurait être comprise sans envisager l'évolution de la répartition verticale des espèces à régime alimentaire comparable. Si l'évolution spatiale horizontale (Wieser, 1953 ; Wieser, 1962 ; King, 1962) et l'évolution

saisonnaire (Hopper et Meyers, 1967 ; Tietjen, 1968) des espèces à régime alimentaire comparable commence à être connue, l'évolution verticale dans la colonne de sédiment a été très peu envisagée. Seuls, les travaux de Salvat et Renaud-Mornant (1969) sur un sable corallien du lagon de Mururoa montrent une différence nette dans la répartition des catégories alimentaires de Nématodes contenus en surface et à — 15 centimètres. Ces auteurs observent une diminution des « omnivores et carnivores » 2B en profondeur ainsi qu'une augmentation parallèle des « mangeurs de particules sélectionnées ». Pour la vase, au contraire, les présents résultats (Fig. 3 c) mettent en évidence une diminution nette des « brouteurs de films » et une augmentation des « avaleurs de dépôts ». L'évolution des deux autres groupes (« mangeurs de particules sélectionnées » et « carnivores-omnivores ») semble moins bien caractérisée. Cette différence entre le peuplement vertical des sables et celui des vases pourrait s'expliquer par une circulation plus forte de l'eau interstitielle dans les sédiments grossiers favorable au développement des « mangeurs de particules sélectionnées » et au maintien de films bactériens et algaux en profondeur, nécessaires aux « brouteurs d'épistrates ».

Cette répartition verticale au sein du substrat ne dépend cependant pas uniquement de la quantité de nourriture disponible dans chaque strate ni de la compétition entre espèces. Elle est aussi la conséquence de l'adaptation métabolique des différentes espèces au milieu. La vase terrigène côtière est un sédiment très réduit (Fenchel et Riedl, 1970). Les animaux situés à deux ou trois centimètres sous la surface vivent dans un milieu pratiquement dépourvu d'oxygène. Chaque espèce se répartira donc en fonction de ses besoins en oxygène. Wieser et Kanwisher (1961), Teal et Wieser (1966) ont tenté de déterminer la consommation en oxygène de quelques espèces de la vase. Les résultats de ces auteurs montrent que les espèces vivant le plus profondément dans le sédiment ont le métabolisme le plus faible (*Terschellingia*, *Sabatiera*, *Sphaerolaimus*) et que celles vivant préférentiellement en surface ont le métabolisme le plus fort (*Axonolaimus*, *Oncholaimus*, *Theristus*).

Les résultats préliminaires de ces précurseurs nécessitent une confirmation indispensable à la compréhension des variations de répartition observées dans le substrat.

Le sédiment, en tant qu'espace vital pour la méiofaune, doit être considéré comme un habitat sans cesse en remaniement sous l'action de la houle, de la sédimentation et de la macrofaune, et soumis à des phases de réduction ou d'oxydation. Le dépouillement de quelques carottes permet de souligner la complexité de ce milieu mais aussi de percevoir les nombreux problèmes posés par la répartition des différentes espèces dans le sédiment.

Summary

Meiofauna was collected in a 35 meters deep sublittoral mud, off Banyuls-sur-Mer, by pushing cores in sediment by scuba-diving at two different seasons of the year. The total density is particularly high for a sublittoral mediterranean mud, nematode and harpacticoid copepod numbers ranging from $2,46 \cdot 10^6$ to $3,52 \cdot 10^6$ m². Counting other meiofauna taxa, the value reaches $4,48 \cdot 10^6$ specimens per m² giving 3,76 g/m² (dry weight).

The free-living nematodes, here studied, represent 82 % of the total number of specimens and 22 % of the biomass.

Nematodes live in the mud as deep as 8 centimeters. According to the sampling season, their number is showing density maximum in the first or in the second centimeter layer.

The vertical distribution of 34 nematode species is given. The vertical abundances of the different feeding types, found in mud cores, are interpreted.

Discussion enabled the author to illustrate Gause's principle, to discuss the influence on dominance of depth penetration, to characterize the repartition of feeding types in the mud as well as the interdependency of metabolism and vertical location.

Zusammenfassung

Im Schlick einer Küstenversuchsstation wurde zweimal im Laufe eines Jahres die Meiofauna von einzelnen Tauchern anhand von Bohrungen gesammelt. Die gefundene Gesamtdichte ist besonders hoch für mediterranen Küstenschlamm, da sie von $2,46 \cdot 10^6$ bis zu $3,52 \cdot 10^6$ Nematoden und Harpacticoiden Copepoden pro Quadratmeter variiert. Wenn man die anderen Gruppen der Meiofauna berücksichtigt, so erreicht der Wert $4,48 \cdot 10^6$ Individuen pro Quadratmeter, beziehungsweise eine Biomasse von $3,76 \text{ g/m}^2$ P.S. Die freien Nematoden, die besonders erforscht wurden, stellen zahlenmäßig 82 %, gewichts mäßig 22 % der gesamten Individuen dar.

Die Nematoden bevölkern den Schlamm bis zu einer Höhe von acht Zentimeter. Entsprechend der Zeit der Entnahme stellt ihre Zahl eine Spitze im ersten oder im zweiten Zentimeter dar. Die senkrechte Verteilung von 34 Nematodarten ist damit gegeben. Die senkrechte Verteilung der Arten, die gemäß ihre Ernährungssysteme zusammengefaßt sind, wird untersucht.

Die Diskussion erlaubt, das kausale Ausleseprinzip zu erläutern, den Einfluß von der Tiefe des Eindringens in das Sediment auf das Verherrschen der Arten zu betonen, die senkrechte Verteilung der Arten, nach vergleichbaren Ernährungssystem, im Schlick zu charakterisieren, sowie die Korrelation des Metabolismus der Arten mit ihrer Lokalisierung im Substrat zu bestätigen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOUCHER, G., 1970 a. — Les Nématodes libres marins de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-mer. Systématique et Ecologie. *Thèse Fac. Sci. Paris*, 100 pp.
- BOUCHER, G., 1970 b. — Deux espèces nouvelles de Nématodes de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2^e sér., 42, 5, pp. 975-983.
- BOUCHER, G., 1971 a. — Redescription de neuf espèces de Nématodes libres marins de la Baie de Banyuls-sur-mer. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sous presse.
- BOUCHER, G., 1971 b. — Deux espèces nouvelles de Monhysterida (Nematoda) de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-mer. *Bull. Soc. Zool.*, 96 (4), pp. 557-562.
- BOUCHER, G., 1972. — Premières données écologiques sur les Nématodes libres marins d'une station de vase côtière de Banyuls. *Vie et Milieu*, 23 (1 B).
- BOUCHER, G. et F. DE BOVÉE, 1970 c. — *Trochamus carinatus* gen. et sp. n. et *Adeuchromadora megamphida* gen. et sp. n. Chromadoridae (Nematoda) à dix soies céphaliques de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, 23 (3 B).
- BOUGIS, P., 1946. — Analyse quantitative de la microfaune d'une vase marine à Banyuls. *C.R. hebdomadaire Séances Acad. Sc. Paris*, 222, pp. 1122-1124.
- BOUGIS, P., 1950. — Méthode pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins (Meiobenthos). *Vie et Milieu*, 1, pp. 23-38.
- FENCHEL, T.M., and R.J. RIEDL, 1970. — The sulfid system: a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Marine Biol.*, 7, pp. 255-268.
- GERLACH, S.A., 1971. — On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia* (Berl.), 6, pp. 176-190.
- GAUSE, G., 1934. — The struggle for existence. Baltimore, Williams and Wilkins Co., 163 pp.

- GUILLE, A. et J. SOYER, 1968. — La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-Mer. Premières données qualitatives et quantitatives. *Vie et Milieu*, 19, (2-3), pp. 323-359.
- HOPPER, B.E. et S.P. MEYERS, 1967. — Population studies on benthic Nematodes within a subtropical seagrass community. *Mar. Biol.*, 1, pp. 85-96.
- KING, C.H., 1962. — Some aspects of the ecology of psammolittoral Nematodes in the Northeastern gulf of Mexico. *Ecology*, 43, (3), pp. 515-523.
- MC INTYRE, A.D., 1964. — Meiobenthos of sublittoral muds. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 44, pp. 665-674.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon, Ile de Bimini, Bahamas). Suppl. *Vie et Milieu*, 15, 157 pp.
- SALVAT, B. et J. RENAUD-MORNANT, 1969. — Etude écologique du macrobenthos et du meiobenthos d'un fond sableux du lagon de Mururoa (Tuamotu-Polynésie). *Cah. Pacifique*, 13, pp. 159-179.
- SOYER, J., 1970. — Le meiobenthos du plateau continental de la côte des Albères. Copépodes Harpacticoïdes. *Thèse Fac. Sci. Paris*, 341 pp.
- TIETJEN, J.H., 1969. — The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia (Berl.)*, 2, pp. 251-291.
- TEAL, J.M. and W. WIESER, 1966. — The distribution and ecology of nematodes in a Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, 11, (2), pp. 217-222.
- VITIELLO, P., 1968. — Variations de la densité du microbenthos sur une aire restreinte. *Rec. Trav. St. mar. End.*, 43, (59), pp. 261-270.
- VITIELLO, P. et BOUCHER, G., 1971. — Nouvelles espèces de Chromadorida (Nematoda) des vases terrigènes méditerranéennes. *Bull. Soc. Zool. France*, 96 (2), pp. 187-196.
- WIESER, W., 1953. — Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Ark. Zool.*, Ser. 2 (4), pp. 439-484.
- WIESER, W., 1959. — Free-living marine Nematodes, IV. General part. Chile Reports. 34. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2* (55), pp. 1-111.
- WIESER, W., 1962. — Die trophische Struktur mariner Kleiltiergemeinschaften. *Naturw. Rdsch.*, 15, pp. 99-105.
- WIESER, W. et J. KANWISHER, 1961. — Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.*, 6, pp. 262-270.