

L'environnement trophique méiobenthique en dehors des nourriceries côtières est-il favorable à l'installation des jeunes soles ?

Solea solea
Métamorphose
Nutrition
Méiofaune

Solea solea
Metamorphosis
Nutrition
Meiofauna

Rachid AMARA ^a et Philippe BODIN ^b

^a IFREMER, Laboratoire ECOHAL, B.P. 1105, 44311 Nantes Cedex 03.

Adresse actuelle : Laboratoire d'ontogénie et recrutement des poissons, Station marine 28, avenue Foch, B.P. 80, 62930 Wimereux.

^b Laboratoire « Flux de matière et réponses du vivant », I.U.E.M., Université de Bretagne Occidentale, Faculté des Sciences, 6, avenue Le Gorgeu, B.P. 809, 29285 Brest Cedex.

Reçu le 26/01/95, révisé le 23/05/95, accepté le 25/05/95.

RÉSUMÉ

L'une des causes possibles de l'absence de jeunes soles benthiques (*Solea solea*) en dehors des nourriceries côtières peut être d'ordre nutritionnel. Afin de vérifier cette hypothèse, une étude de l'environnement trophique méiobenthique sur différents sites du plateau continental Nord-Gascogne susceptibles d'être colonisés par les larves de sole a été entreprise. Les cinq stations prospectées, situées entre les fonds de 100 m et l'embouchure de l'estuaire de la Vilaine, offrent des quantités importantes de nourriture potentielle aux jeunes soles. Au niveau de la frayère, où les larves en majorité commencent à se métamorphoser, les Copépodes Harpacticoïdes, proies préférées des jeunes soles benthiques, sont abondants et variés. On les retrouve d'ailleurs dans le tractus digestif des jeunes stades benthiques d'une autre espèce de Soleidae, la sole-perdrix *Microchirus variegatus*. Ces résultats suggèrent que le devenir des larves de sole qui s'établiraient sur le fond avant d'atteindre la côte n'est probablement pas limité par la qualité et la quantité de nourriture benthique disponible sur ces fonds.

ABSTRACT

Could the meiobenthic environment offshore be favourable for the settlement of young sole ?

We tested the hypothesis that the absence of newly settled Dover soles (*Solea solea*) outside the estuarine nurseries of this species is due to a lack of suitable benthic prey. The availability of potential prey was studied at five stations within the distribution area of metamorphosing Dover sole on the northern continental shelf of the Bay of Biscay. Station locations ranged from the offshore spawning grounds to the coastal zone. Suitable feeding conditions for metamorphosing flatfish were found at all five stations. Harpacticoid copepods, the preferred prey of newly settled juvenile sole, are abundant and diversified on the spawning grounds where a majority of Dover sole larvae begin their metamorphosis. Furthermore, harpacticoid copepods were preyed upon by newly settled thickback sole *Microchirus variegatus*, a closely related species. We conclude that the apparent lack of survival of Dover sole larvae metamorphosing offshore is not due to a low availability of suitable benthic prey.

Oceanologica Acta, 1995, 18, 5, 583-590

INTRODUCTION

Dans le golfe de Gascogne, les écosystèmes côtiers peu profonds et les estuaires sont connus pour être d'importantes nourriceries de sole, *Solea solea* (L.) (Désaunay *et al.*, 1981; Marchand, 1991). Dans la partie nord du golfe de Gascogne, la reproduction de la sole a lieu de janvier à avril (Arbault *et al.*, 1986; Amara *et al.*, 1994). Les oeufs se retrouvent au large, principalement dans le secteur entre Belle-Ile et l'Île d'Yeu, à une distance de 40 à 80 km de la côte (Koutsikopoulos et Lacroix, 1992). Ces derniers auteurs ont montré que la forme de la distribution spatiale des oeufs se maintient tout au long du développement larvaire, dont la durée varie de 25 à 40 jours selon la température et l'abondance des ressources trophiques (Amara et Lagardère, 1995). Selon Koutsikopoulos *et al.* (1991), seule une faible partie de la population larvaire diffuse vers la côte et colonise les nourriceries de la région. En effet, les larves qui commencent à se métamorphoser sont récoltées pour la plupart entre 20 et 90 km au large de la côte (Amara *et al.*, 1993). Cependant, au-delà de ce stade, les larves en fin de métamorphose sont rarement prélevées au niveau de la frayère, alors qu'elles le sont en plus grand nombre dans le secteur côtier où se retrouvent également les juvéniles.

Au cours de la métamorphose, les larves de soles et de poissons plats en général se concentrent davantage à proximité du fond et présentent souvent un comportement alternativement pélagique et benthique (Blaxter et Staine, 1971; Marchand et Masson, 1989). Bien qu'elles y fassent l'apprentissage de la vie benthique, les larves de soles se nourrissent encore durant cette écophase essentiellement de Copépodes planctoniques (Amara, 1995). Au terme de la métamorphose, elles abandonnent la vie pélagique et acquièrent un comportement alimentaire typiquement benthique. Au niveau des nourriceries côtières, les jeunes soles se nourrissent de la méiofaune épibenthique (essentiellement de Copépodes Harpacticoides); plus âgées, elles consomment des proies endobenthiques vivant dans la couche superficielle du sédiment (Marchand, 1992).

Hjort (1926) suggère que les larves en métamorphose transportées vers des fonds inappropriés à leur installation pourraient être perdues pour la population. Le devenir des larves de soles qui commencent à se métamorphoser au niveau de la frayère est incertain, car aucun juvénile du groupe-0 n'a été capturé en dehors des nourriceries côtières (Koutsikopoulos *et al.*, 1989; Amara *et al.*, 1993). Deux possibilités peuvent être envisagées pour ces larves : 1) elles arrivent à rejoindre rapidement les nourriceries côtières, 2) elles se métamorphosent dans un environnement trophique benthique défavorable et meurent de faim. Les études réalisées à ce jour n'ont pas permis de confirmer ou d'infirmer chacune de ces deux éventualités. Entre la frayère du large et les nourriceries côtières de soles du secteur Nord-Gascogne, l'environnement trophique méio-benthique est peu connu. Aussi, pour essayer de comprendre quel peut être le devenir des larves qui s'établiraient sur le fond avant d'atteindre la côte, nous avons analysé la méiofaune sur différents sites du plateau continental susceptibles d'être colonisés par les larves de sole. En complément à cette analyse, l'identification des proies ingérées par les jeunes stades benthiques de *S. solea* ainsi

que ceux d'une autre espèce de Soleidae, la sole-perdrix *Microchirus variegatus* a été entreprise afin de comparer leur régime alimentaire à la méiofaune présente sur le plateau continental.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Étude de la méiofaune

Cinq stations situées entre l'isobathe des 100 m et l'embouchure de l'estuaire de la Vilaine ont été prospectées en avril 1993 au cours de la campagne SOLMAR (fig. 1). Ces stations ont été choisies de manière à échantillonner des sédiments aussi variés que possible du point de vue de la granulométrie et de la teneur en pélites, pouvant abriter différentes faunes et, réparties sur différents sites susceptibles d'être colonisés par les larves de sole.

La méiofaune a été prélevée à l'aide d'un carottier de type « Reineck » modifié qui recueille des échantillons de 50 cm² sur une profondeur d'environ 10 cm. A chaque station, cinq prélèvements ont été effectués, dont l'un a servi pour l'analyse granulométrique. Aussitôt à bord, les échantillons destinés à l'analyse de la méiofaune ont été fixés au formol (5 %) mélangé à un colorant de la matière organique (Phloxine B, rose vif), en vue de faciliter le tri ultérieur. Au laboratoire, les échantillons ont été concentrés par mise en suspension dans l'eau (élutriation) et filtration sur une colonne de tamis de mailles carrées de 1 mm (séparation méio-macrofaune), 100 et 40 µm de côté. Les refus des deux tamis les plus fins ont été triés à la loupe binoculaire (× 25).

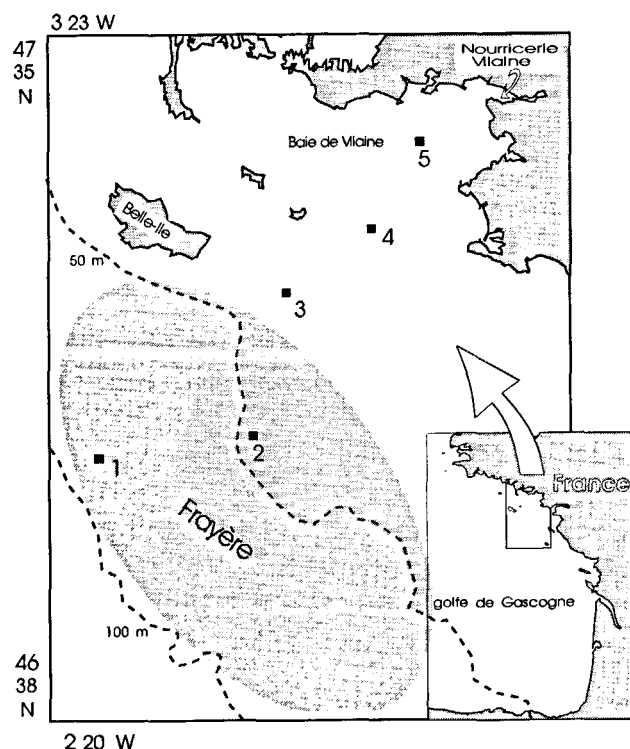


Figure 1

Carte des stations

Location of sampling stations.

Les différents groupes zoologiques composant la méiofaune ont été dénombrés, à l'exception des Nématodes. En effet, ce groupe, pourtant le plus abondant en général, ne semble pas constituer une source de nourriture pour la sole (Castel et Lasserre, 1982; Marchand et Masson, 1989; Jinadasa *et al.*, 1991), pas plus que pour d'autres poissons plats (Gee, 1989; Coull, 1990). Les espèces de Copépodes Harpacticoides ont été déterminées sur au moins un échantillon de chaque station (en totalité aux stations 4 et 5) afin, d'une part, de tenir compte des principales classes de taille dans le calcul de la biomasse et, d'autre part, de comparer les espèces identifiées à celles éventuellement contenues dans le tractus digestif des jeunes soles benthiques.

Les densités sont exprimées en nombre d'individus pour 10 cm², surface de référence en méiofaune. Les biomasses ont été calculées à partir de ces densités et des poids individuels moyens des animaux. Pour simplifier, les espèces de Copépodes ont été regroupées en trois classes de taille : 0-400 µm (0,4 µg/ind), 400-800 µm (2,2 µg/ind) et > 800 µm (5,7 µg/ind). Les poids individuels moyens des Nauplii, des Bivalves, des Ostracodes et des Cumacés ont été respectivement fixés à 0,1; 2; 2,5 et 5 µg à partir de données de la littérature (Ankar et Elmgren, 1976; Dinet, 1980; Faubel, 1982; Widbom, 1984; Le Guellec et Bodin, 1992; Huys *et al.*, 1992). Les résultats sont exprimés en µg de matière organique pour 10 cm² et en g/m² (PSSC : poids sec sans cendre), sachant que le PSSC est considéré comme étant égal à 20 % du poids humide et à 80 % du poids sec avec cendre (Ankar et Elmgren, 1976).

Analyses des contenus du tractus digestif

Parallèlement aux prélèvements de la méiofaune, de nombreuses pêches ont été réalisées au niveau de la frayère (station 2), avec un traineau, le Zébulon (2 m de large et 1 m de haut muni de deux filets à plancton de 1 m² d'ouverture chacun et de 1,3 mm de maille étirée), destiné à prélever l'ichtyoplancton dans la couche d'eau suprabenthique. En dehors des larves pélagiques, seules quatre larves de soles en fin de métamorphose (stade 5b; Lt : 9 à 12 mm) ont été capturées. Toutefois, ces larves n'étaient pas complètement métamorphosées et n'avaient pas acquis la pigmentation des juvéniles. Du fait de l'absence de jeunes soles benthiques au niveau de la frayère, les analyses du tractus digestif ont porté sur 19 individus, neuf larves en métamorphose (Lt : 8 à 12 mm) et dix jeunes soles benthiques (Lt : 12,5 à 20 mm), capturés au mois de mai 1993 à l'entrée et dans l'estuaire de la Vilaine. L'échantillonnage de ces individus a été réalisé de jour, avec un petit chalut à perche (1 m de large et 0,3 m de haut, muni d'un filet de 5 mm de maille étirée à l'ouverture et de 1,5 mm au niveau du cul de chalut) (Marchand et Masson, 1989). Il faut rappeler ici que cet engin, utilisé au cours de nombreuses campagnes, n'a jamais permis la capture de jeunes stades benthiques de *S. solea* en dehors des nourriceries côtières (Amara *et al.*, 1993).

Par ailleurs, au niveau de la station 2, des larves en fin de métamorphose et jeunes stades benthiques (Lt : 9 à 15 mm) de *M. variegatus* ont été capturées avec le Zébulon. Contrairement à *S. solea*, cette espèce reste typiquement

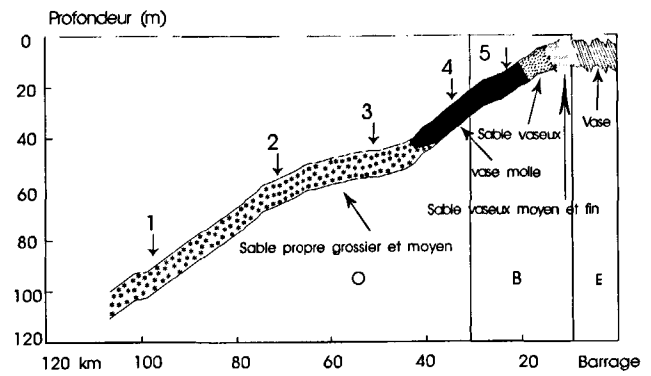


Figure 2

Profil bathymétrique et type de substrat le long de la radiale prospectée. E : estuaire, B : baie et O : zone océanique. (Repris de Dorel *et al.* (1991) et complété d'après Glémarec *et al.* (1986).)

Depth profile and grain-size distribution along the transect. E : estuarine sector, B : bay and O : offshore area. (After Dorel *et al.* (1991) and Glémarec *et al.* (1986).)

inféodée au plateau continental et n'a pas de nourricerie côtière. Ces deux espèces de Soleidae se métamorphosant à une taille relativement similaire (Amara, 1995), il est fort probable qu'elles se nourrissent de proies benthiques de même taille. Il était donc intéressant d'examiner le contenu digestif des jeunes stades benthiques de *M. variegatus* et de le comparer avec la méiofaune trouvée au niveau des stations prospectées sur le plateau.

RÉSULTATS

Caractéristiques granulométriques des sédiments

La figure 3 représente les courbes granulométriques obtenues pour les différentes stations. Les stations 2 et 3 présentent des granulométries assez proches de sables hétérogènes très grossiers, mal classés, à médianes largement supérieures à 200 µm (1100 et 700 µm respectivement) et à faible taux de pélites (0,8 et 1,5 %). Le sédiment de la

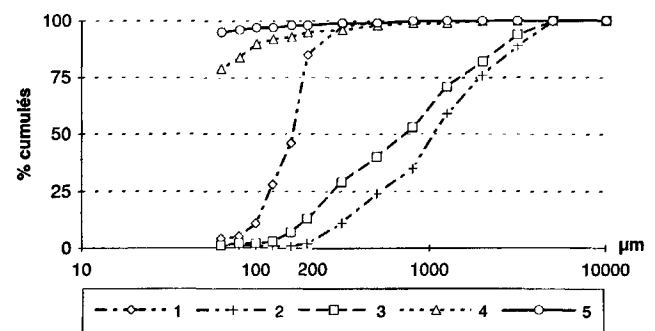


Figure 3

Courbes granulométriques aux différentes stations.

Granulometric curves for each station.

station 1 est un sable beaucoup plus fin, bien classé, de médiane égale à $165 \mu\text{m}$ et à taux de pélites encore relativement faible (3,7 %). Enfin, les stations 4 et 5 sont constituées par des sédiments très envasés, la station 5 pouvant même être considérée comme de la vase pure (94 % de pélites). Ces résultats sont conformes aux cartes biosédimentaires dressées par Chassé et Glémarec (1973) et par Glémarec *et al.* (1986).

Densités et biomasses de la méiofaune

Densités

La figure 4 montre la répartition des différents groupes zoologiques (sauf les Nématodes) aux cinq stations prospectées. Il apparaît immédiatement deux sites relativement pauvres: la station 1, avec une moyenne de $154 \text{ ind}/10 \text{ cm}^2$, et la station 4, avec $168 \text{ ind}/10 \text{ cm}^2$. A l'inverse, les stations 2 et 3, situées au niveau de la frayère sont beaucoup plus riches, avec respectivement une moyenne de 445 et $473 \text{ ind}/10 \text{ cm}^2$. Tous les sites analysés sont dominés principalement par les Copépodes et les Nauplii. Ces derniers représentent la plus grande part (75 à 80 %) du méiobenthos « vrai » (c'est-à-dire sans les jeunes de la macrofaune qui constituent le méiobenthos « temporaire ») (fig. 5). Pour les autres groupes zoologiques, il existe également des différences inter-sites. Parmi le méiobenthos vrai, les Ostracodes sont bien représentés dans toutes les stations, particulièrement à la station 2 où ils représentent 17,6 % du méiobenthos total. Les Kinorhynques se trouvent essentiellement dans les sédiments envasés des stations 4 et 5 (13,3 et 9,5 %). A l'inverse, les Tardigrades, animaux essentiellement sabulicoles, sont totalement absents de ces stations, mais représentent environ 5 % de la méiofaune vraie aux stations 2 et 3. Les Rotifères ne sont abondants qu'à la station 5 (14,2 %), un peu moins aux stations 1 (5,8 %) et 4 (4,4 %); les Gastrotriches représentent au maximum 5,2 % à la station 3 et sont absents de la station 4; enfin, les Acariens représentent un peu plus de 3 % du méiobenthos vrai aux stations 2 et 3.

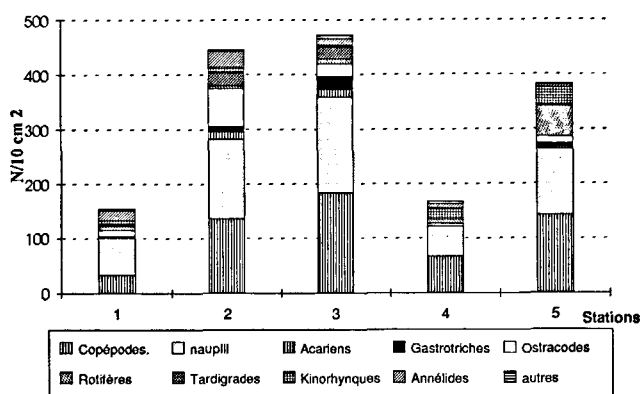


Figure 4

Densité des groupes zoologiques aux différentes stations.

Density of faunistic group at each station

En ce qui concerne le méiobenthos temporaire, il représente moins de 12 % du méiobenthos total. Les Annélides sont relativement abondants aux stations 1 et 2; les Cumacés n'ont été récoltés (en très petit nombre) qu'à la station 5; les Bivalves sont présents à toutes les stations, mais ne représentent pas plus de 1 % du méiobenthos total; les autres groupes sont en quantités négligeables.

Biomasses

Les biomasses n'ont été évaluées que pour les Copépodes, les nauplii, les Bivalves, les Ostracodes et les Cumacés, groupes considérés comme proies potentielles puisque les seuls à avoir été rencontrés dans le tractus digestif (T.D.) des jeunes *S. solea* examinées. Il faut rappeler ici que les Copépodes ont fait l'objet d'une répartition en trois groupes selon la taille moyenne de l'espèce à laquelle ils appartiennent. On remarque que le groupe I (0-400 μm) est majoritaire aux stations 1 et 2, le groupe II (400-800 μm) est très largement dominant aux stations 3, 4 et 5, et le groupe III (> 800 μm) ne semble relativement important qu'à la station 1 (fig. 6). Bien que les sédiments de la station 3 soient à peu près de même nature qu'à la station 2, ils renferment 88 % de Copépodes du groupe II (poids individuel = $2,2 \mu\text{g}$), alors que ceux de la station 2 n'en comportent que 23 %, contre 64 % du groupe I (poids individuel = $0,4 \mu\text{g}$). Ces différences de taille interviennent fortement dans le calcul des biomasses. La figure 7 représente la distribution des biomasses des proies potentielles des jeunes soles en fonction des stations prospectées. La station 3 présente la biomasse la plus importante ($0,44 \text{ g}/\text{m}^2$), alors que la station 1 présente la biomasse la plus faible ($0,09 \text{ g}/\text{m}^2$). L'essentiel de la biomasse est constitué par les Copépodes. Toutefois, les Ostracodes présentent une forte biomasse à la station 2 ($0,17 \text{ g}/\text{m}^2$). Malgré de fortes densités de nauplii, ces derniers contribuent faiblement à la biomasse du fait de leur faible poids individuel ($0,1 \mu\text{g}$). Les jeunes Bivalves interviennent surtout, encore que très faiblement, aux stations 2 et 4, et les Cumacés n'ont été rencontrés qu'à quelques exemplaires à la station 5.

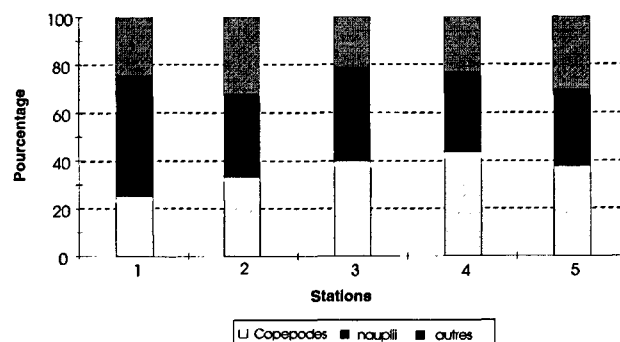


Figure 5

Distribution spatiale du méiobenthos vrai (en pourcentage).

Spatial distribution of meiobenthos sensu stricto (in percentage).

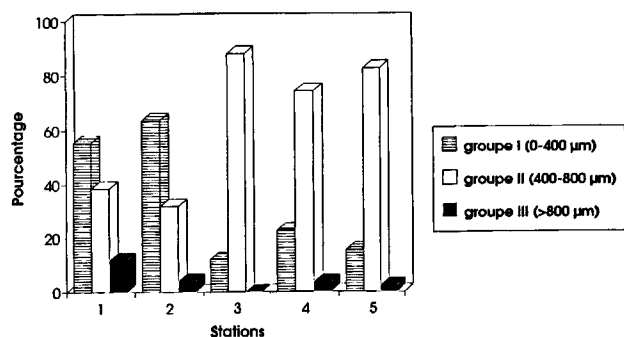


Figure 6

Pourcentage moyen des groupes de tailles des Copépodes dans les stations.

Average percentage of the different copepod size groups at each station.

Richesse spécifique des Copépodes Harpacticoïdes

Au total, 106 espèces réparties en 17 familles ont été recensées. Selon les espèces, ces Harpacticoïdes ont une taille moyenne comprise entre 0,2 et 1,2 mm, ce qui offre une grande variété de tailles de proies aux jeunes soles. La figure 8 montre la différence de richesse spécifique existant entre les sites. La station 2 est de loin la plus riche (32 espèces récoltées) et les stations envasées sont les plus pauvres, notamment la station 5 la moins diversifiée (14 espèces), probablement en raison de la dessalure.

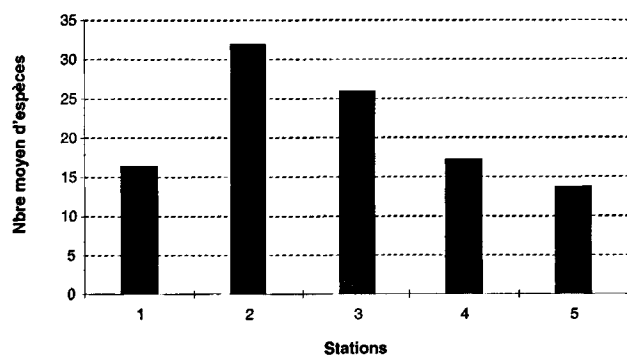


Figure 8

Variabilité spatiale de la richesse spécifique des Copépodes Harpacticoïdes.

Spatial variability of harpacticoid copepod specific richness.

Étude des contenus de tractus digestifs (T.D.)

S. solea : Sur les quatre larves de soles en fin de métamorphose capturées au niveau de la frayère, une seule contenait deux Calanoïdes, les trois autres avaient un T.D. complètement vide. Par contre, toutes les jeunes soles échantillonnées à l'entrée et dans l'estuaire de la Vilaine avaient ingéré des proies. Le tractus digestif des larves en métamorphose contenait peu de proies (3 ou 4 par T.D.), essentiellement des Copépodes Calanoïdes (en principe

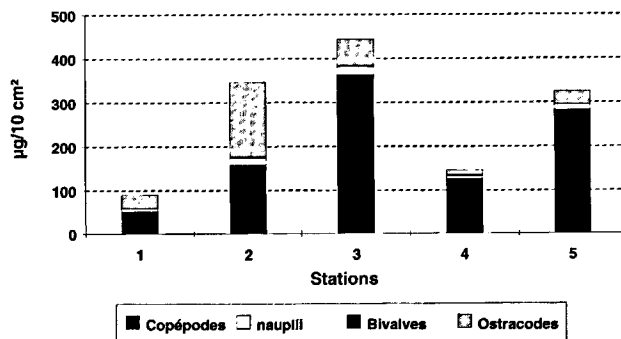


Figure 7

Biomasse des proies potentielles aux différentes stations.

Biomass of potential preys at each station.

planctoniques) et quelques petits Bivalves et Cumacés. Chez les stades benthiques, seuls certains éléments de la méiofaune figurent parmi les proies ingérées. Quelques Cyclopoïdes, nauplii, Cumacés et Bivalves ont été retrouvés chez ces individus, mais aucun Copépo de Calanoïde. L'essentiel des proies ingérées est constitué de Copépodes Harpacticoïdes (benthiques). Le tractus digestif de certains individus échantillonnés dans l'estuaire même contenait plus de 100 Harpacticoïdes. Six espèces différentes de Copépodes Harpacticoïdes ont été recensées dans les T.D. des jeunes soles analysés (tab. 1). Toutes sont de taille plutôt « grande » (entre 0,5 et 1 mm). Les espèces comme *Microarthridion littorale*, *Halectinosoma curticorne*, apparaissent plus fréquemment. A l'exception de *Halectinosoma propinquum* (quelques individus aux stations 1, 2 et 5), aucune des espèces identifiées dans les T.D. des jeunes soles n'a été récoltée dans les sédiments prospectés. Cela s'explique du fait que les espèces ingérées sont plutôt euryhalines. En plus des Copépodes eux-mêmes, les jeunes soles ingèrent un grand nombre de sacs ovigères portés par les femelles de ces Copépodes. Si l'on considère que, par exemple, les sacs ovigères de *M. littorale* comptent environ 20 à 30 œufs, on peut supposer que cela constitue un apport de nourriture non négligeable. Certains T.D. contenaient aussi des stades « copépodites » de ces espèces, ainsi que des larves nauplii.

Tableau 1

Espèces de Copépodes Harpacticoïdes recensées dans le tractus digestif des jeunes stades benthiques de *S. solea* et *M. variegatus*.

Species of harpacticoid copepods found in the gut of newly settled *S. solea* and *M. variegatus*.

<i>S. solea</i>	<i>M. variegatus</i>
<i>Microarthridion littorale</i>	<i>Hastigeralla bodini</i>
<i>Halectinosoma curticorne</i>	<i>Haloschizopera exigua</i>
<i>Halectinosoma propinquum</i>	<i>Halectinosoma propinquum</i>
<i>Longipedia minor</i>	<i>Halectinosoma cooperatum</i>
<i>Pseudobryadia minor</i>	<i>Longipedia scotti</i>
<i>Harpactisus flexus</i>	<i>Euterpina acutifrons</i>
	<i>Dactylopedela flava</i>

M. variegatus : sur les treize individus échantillonnés au niveau de la station 2, sept (Lt : 11 à 14 mm) avaient un T.D. complètement vides, deux autres (Lt : 9 et 10,5 mm) contenaient des Copépodes planctoniques (Harpacticoïdes et Calanoïdes), et quatre (Lt : 12,5 à 15 mm) contenaient des Copépodes benthiques, des Ostracodes et quelques petits Gastéropodes. Les Harpacticoïdes benthiques appartenaient à sept espèces différentes (tab. 1). Parmi ces espèces, cinq ont été retrouvées au niveau des sédiments prospectés. Ce qui montre que ce que nous appelons les « proies potentielles » de *S. solea* sont effectivement consommées par les jeunes stades benthiques de *M. variegatus* présents au niveau de la frayère.

DISCUSSION

Certaines espèces se reproduisent en mer ouverte et leurs larves doivent de toute nécessité rejoindre des nurseries côtières, ou estuariennes, pour achever leur développement. Selon Miller *et al.* (1983), les nurseries servent de refuge contre la prédation tout en offrant d'importantes quantités de nourriture. Ces conditions favorisent ainsi la croissance des juvéniles avant qu'ils ne soient recrutés dans la population adulte. Dans de nombreuses études, la distribution des juvéniles de sole a été associée à divers facteurs biotiques et abiotiques tels que la profondeur, la salinité, la nature du sédiment, la qualité et la quantité de nourriture disponible (Tito de Morais et Bodiou, 1984; Coggan et Dondo, 1988; Marchand, 1991; Dorel *et al.*, 1992; Rogers, 1992; Jager *et al.*, 1993).

Dans la partie nord du golfe de Gascogne, où la frayère et les nurseries de sole sont distinctes, Koutsikopoulos *et al.* (1991) suggèrent que les larves qui se métamorphosent au niveau de la frayère seraient perdues pour le stock si elles n'arrivaient pas à rejoindre le littoral. Or, les résultats de cette étude montrent que le secteur situé au sud de Belle-Ile, entre les fonds de 100 m et l'entrée de l'estuaire de la Vilaine, offre d'importantes densités et biomasses de proies méiobenthiques pour les jeunes soles qui s'établiraient sur ces fonds. Ces résultats sont du même ordre de grandeur que ceux obtenus dans des biotopes semblables dans les baies de Douarnenez et de Saint-Brieuc (Bodin, 1984; Bodin et Le Guellec, 1992; Le Guellec et Bodin, 1992). Seules les stations 1 et 4 peuvent être considérées comme relativement pauvres. En raison du faible nombre de stations analysées, mais aussi du fait que cette étude ne représente qu'une observation ponctuelle, il est difficile de dire si les différences observées entre les stations sont significatives et permanentes. Par ailleurs, la fenêtre temporelle au cours de laquelle les larves de sole se métamorphosent étant relativement large, de l'ordre de trois mois, il faut être prudent sur l'interprétation des résultats obtenus. Néanmoins, dans la mesure où cette étude a été réalisée durant la période de présence du maximum de larves de sole en métamorphose (Koutsikopoulos *et al.*, 1991; Amara *et al.*, 1993), les résultats obtenus peuvent être considérés comme représentatifs des conditions que rencontrerait la majorité des larves.

Les Copépodes Harpacticoïdes, proies préférées des jeunes soles benthiques (Castel et Lasserre, 1982; Marchand et Masson, 1989; Jinadasa *et al.*, 1991; cette étude) sont présents à toutes les stations prospectées. Étant donné l'absence de jeunes stades benthiques de *S. solea* en dehors des nurseries côtières, il ne nous a pas été possible de vérifier l'utilisation réelle de cette nourriture par cette espèce. Sur le plateau continental Sud-Gascogne, les Copépodes sont consommés par les juvéniles de nombreux poissons démersaux (Sorbe, 1981). Si, au niveau de la frayère, les jeunes stades benthiques de *M. variegatus* se nourrissent de Copépodes Harpacticoïdes présents dans les sédiments environnants, pourquoi en serait-il autrement pour les jeunes *S. solea* qui s'installeraient sur ces fonds ?

Au laboratoire, il a été montré que le comportement de nage des soles nouvellement métamorphosées est influencé par la quantité et la qualité de nourriture présente sur ou à proximité immédiate du fond : tant que les larves ne trouvent pas une nourriture benthique appropriée, elles continuent à effectuer des migrations verticales (Macquart-Moulin *et al.*, 1991). Le même comportement a été observé par Creutzberg *et al.* (1978) chez des larves de plies (*Pleuronectes platessa*) en métamorphose. Ainsi, les larves qui se métamorphosent dans un environnement trophique inadéquat ont la possibilité de tester chaque jour un nouveau type de fond et, par conséquent, augmenter leur chance de transport vers la côte. À l'inverse, la présence de nourriture benthique adéquate provoque une réduction ou un blocage complet de l'activité de nage (Macquart-Moulin *et al.*, 1991). De ce fait, si un environnement trophique opportun favorise la survie des jeunes soles, il entraîne en contre-partie leur rétention au niveau du fond. Étant donné la qualité et la quantité de nourriture benthique disponible sur le plateau continental, cela devrait favoriser la sédentarisation des jeunes soles au niveau de ces fonds. Dans ce cas, peut-on envisager l'existence de nurseries en mer ouverte ? Dans une synthèse récente sur la sole, Horwood (1993) a souligné le manque d'information concernant cette possibilité. L'existence de telles nurseries a été montrée pour la sole anglaise, *Parophrys vetulus* (Laroche et Richardson, 1979; Krygier et Percy, 1986) et la limande, *Limanda ferrugina* (Walsh, 1992). De même, *M. variegatus* réalise l'ensemble de son cycle de vie sur le plateau continental. Cette hypothèse est donc tout à fait plausible. Cependant, malgré les nombreuses campagnes de prospection, les jeunes soles benthiques n'ont jamais été capturées en dehors des nurseries côtières (Désaunay *et al.*, 1981; Koutsikopoulos *et al.*, 1989; Amara *et al.*, 1993).

Outre l'environnement trophique, la nature du sédiment a souvent été considérée comme un facteur délimitant les nurseries de poissons plats (voir Gibson, 1994, pour une synthèse). Chez la sole comme chez la plie, les larves se métamorphosent indépendamment de la nature du sédiment (Gibson et Batty, 1990; Champalbert *et al.*, 1992). Toutefois, au laboratoire comme en mer, il a été montré une préférence des juvéniles de soles pour les sédiments fins (Champalbert *et al.*, 1992; Rogers, 1992). Ce dernier auteur suggère que ce type de sédiment favorise l'enfouissement et sert donc de refuge contre la prédation. De plus, selon Howell et Canario (1987), l'enfouissement des jeunes soles leur permet de réduire leur activité métabo-

lique et, par conséquent, leur consommation d'énergie. Il a été montré expérimentalement que la nature du substrat affecte la capacité d'enfouissement des jeunes soles: elles s'enfouissent totalement dans la vase ou le sable fin, partiellement dans les sables grossiers ou pas du tout dans les sédiments graveleux (Champalbert *et al.*, 1992). Or, le taux de prédation sur les juvéniles de poissons plats dépend des possibilités d'enfouissement dans un substrat adéquat (Gibson et Robb, 1992; Seika *et al.*, 1993; Bailey, 1994). Dans cette optique, on pourrait envisager que la nature du sédiment au niveau de la frayère (sables grossiers) augmente les risques de mortalité par prédation des jeunes soles après leur passage à la vie benthique.

En conclusion, sans perdre de vue les réserves précédemment émises concernant l'utilisation réelle des proies benthiques par les jeunes soles, nos résultats suggèrent que le devenir des larves qui s'établiraient sur le fond avant d'atteindre la côte n'est probablement pas déterminé (du moins directement) par un manque de nourriture, étant donnée la disponibilité des proies méiobenthiques appropriées sur ces fonds. Compte-tenu de ces résultats, il est difficile de supposer la perte, pour le stock, de la totalité des larves qui se métamorphosent au large. Dès lors,

puisque le passage par les nourriceries littorales semble être une étape indispensable au cours du cycle de vie de la sole, les jeunes soles maintenues au niveau de la frayère doivent probablement se comporter de telle sorte qu'elles puissent être transportées vers la côte. C'est ce que suggère également Horwood (1993) pour la sole du canal de Bristol. Les travaux sur le comportement plaident en faveur d'une telle possibilité (Champalbert *et al.*, 1994; Champalbert et Koutsikopoulos, 1995).

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du PNDR-Sole. Nous remercions Y. Désaunay, C. Koutsikopoulos et F. Lagardère pour son organisation, ainsi que toute l'équipe du laboratoire ECOHAL et l'équipage de la *Thalassa* pour leur aide durant la campagne. Nous remercions également G. Cohat (URA 1513) pour l'analyse granulométrique des sédiments, et B. Carré pour le tri de nombreux échantillons de méiofaune.

RÉFÉRENCES

- Amara R. (1995). La sole *Solea solea* (L.) du golfe de Gascogne : métamorphose, transfert des larves vers la côte et colonisation des nourriceries. Thèse Univ. Paris 6, 250 p.
- Amara R., L. Lagardère (1995). Taille et âge au début de la métamorphose chez la sole *Solea solea* (L.) du golfe de Gascogne. *ICES J. mar. Sci.* **52**, 247-256.
- Amara R., F. Lagardère, Y. Désaunay (1993). Seasonal distribution and duration of the planktonic stage of Dover sole, *Solea solea* (L.) larvae in the bay of Biscay: an hypothesis. *J. Fish. Biol.* **43**, 17-30.
- Amara R., Y. Désaunay, F. Lagardère (1994). Seasonal variation in growth of larval sole *Solea solea* (L.) and consequences on the success of larval immigration. *Neth. J. Sea Res.* **32**, 287-298.
- Ankar S., R. Elmgren (1976). The benthic macro- and meiofauna of the Askö-Landsort area (northern Baltic Proper). A stratified random sampling survey. *Contr. Askö Lab., Sweden* **11**, 1-115.
- Arbault S., P. Camus, C. Le Bec (1986). Estimation du stock de sole (*Solea vulgaris*, Quensel) dans le Golfe de Gascogne à partir de la production d'œufs. *J. Appl. Ichthyol.* **2**, 145-156.
- Bailey K.M. (1994). Predation on juvenile flatfish and recruitment variability. *Neth. J. Sea Res.* **32**, 175-189.
- Blaxter J.H.S., M.E. Staines (1971). Food searching potential in marine fish larvae. In: *Fourth European Marine Biology Symposium*, D.J. Crisp, éditeur, University Press, Cambridge, 467-485.
- Bodin P. (1984). Densité de la méiofaune et peuplements de Copépodes Harpacticoïdes en baie de Douarnenez (Finistère). *Annls. Inst. Océanogr.* **60**, 5-17.
- Bodin P., C. Le Guellec (1992). Meibenthos of the Bay of Saint-Brieuc (North Brittany, France). II: Harpacticoïd copepod diversity and species assemblages. *Oceanologica Acta* **15**, 673-686.
- Castel J., P. Lasserre (1982). Régulation biologique du méiobenthos d'un écosystème lagunaire par un alevinage expérimental en soles (*Solea vulgaris*). *Oceanologica Acta* vol. sp. n°4, 243-251.
- Champalbert G., C. Koutsikopoulos (1995). Behaviour, transport and recruitment of bay of Biscay sole (*Solea solea*): laboratory and field studies. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **75**, (sous presse).
- Champalbert G., J. Marchand, J. Le Campion (1994). Rhotaxis in juvenile sole *Solea solea* (L.): influence of salinity and light conditions. *Neth. J. Sea Res.* **32**, 309-319.
- Champalbert G., C. Macquart-Moulin, B. Howell (1992). Effects of sediment on the settlement of larvae and juvenile sole (*Solea solea* (L.)) in laboratory conditions. *Mar. Behav. Physiol.* **21**, 255-276.
- Chassé C., M. Glémarec (1973). Peuplements marins du plateau continental ouest et sud Armoricaïn. *Rapp. Contrat CNEXO/UBO* 72/602, 37 p.
- Coggan R.A., P.R. Dondo (1988). Movements of juvenile Dover sole, *Solea solea* (L.) in the Tamar estuary, south-western England. *J. Fish. Biol.* **33**, 177-184.
- Coull B.C. (1990). Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? *Trans. am. Microsc. Soc.* **109**, 233-246.
- Creutzber F., A.T.G.H. Eltink, G.J. van Noort (1978). The migration of plaice larvae *Pleuronectes platessa* into the western Wadden Sea. In: *Physiology and behaviour of marine organisms*. D.S. McLusky, A.J. Berry, eds. Pergamon Press, Oxford and New York, 243-251.
- Dinet A. (1980). Répartition quantitative et écologique du méiobenthos de la plaine abyssale atlantique. *Thèse Univ. Aix-Marseille II*, 576 p.
- Désaunay Y., J.B. Perodou, P. Beillois (1981). Étude des nurseries de poissons du littoral de la Loire-Atlantique. *Sci. pêche, Bull. Inst. Pêches Maritimes* **319**, 1-23.
- Dorel D., C. Koutsikopoulos, Y. Désaunay, J. Marchand (1991). Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern bay of Biscay). *Neth. J. Sea Res.* **27**, 297-306.
- Faubel A. (1982). Determination of individual meiofauna dry weight values in relation to definite size classes. *Cah. Biol. mar.* **23**, 339-345.
- Gee J.M. (1989). An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zool. J. Linn. Soc.* **96**, 243-261.
- Gibson R.N. (1994). Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth. J. Sea Res.* **32**, 191-206.

- Gibson R.N., R.S. Batty (1990). Lack of substratum effect on the growth and metamorphosis of larval plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **66**, 219-223.
- Gibson R.N., L. Robb (1992). The relationship between body size, sediment grain size and the burying ability of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J. Fish. Biol.* **40**, 771-778.
- Glémarec M., H. Le Bris, C. Le Guellec (1986). Modifications des écosystèmes des vasières côtières du sud-Bretagne. *Hydrobiologia* **142**, 159-170.
- Hjort J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.* **1**, 5-38.
- Horwood J. (1993). The Bristol Channel sole (*Solea solea* (L.)): a fisheries case study. *Adv. Mar. Biol.* **29**, 215-366.
- Howell B.R., A.V.M. Canario (1987). The influence of sand on the estimation of resting metabolic rate of juvenile sole, *Solea solea* (L.). *J. Fish. Biol.* **31**, 277-280.
- Huys R., P.M.J. Herman, C.H.R. Heip, K. Soetaert (1992). The meiobenthos of the North Sea: density, biomass trends and distribution of copepod communities. *ICES J. mar. Sci.* **49**, 23-44.
- Jager Z., H.L. Kleef, P. Tydeman (1993). The distribution of 0-group flatfish in relation to abiotic factors on the tidal flats in the brackish Dollard (Ems Estuary, Wadden Sea). *J. Fish. Biol.* **43**, 31-43.
- Jinadasa J., B.R. Howell, S.M. Baynes (1991). Preliminary experiment on the sole development of extensive culture methods for juvenile sole, *Solea solea* (L.). *Aquat. Fish. Manage* **22**, 25-36.
- Koutsikopoulos C., N. Lacroix (1992). Distribution and abundance of sole *Solea solea* (L.) eggs and larvae in the bay of Biscay between 1986 and 1989. *Neth. J. Sea Res.* **29**, 81-91.
- Koutsikopoulos C., Y. Désaunay, D. Dorel, J. Marchand (1989). The role of coastal areas in the life history of sole (*Solea solea* (L.)) in the bay of Biscay. *Scient. mar.* **53**, 567-575.
- Koutsikopoulos C., L. Fortier, J.A. Gagné (1991). Cross-shelf dispersion of Dover sole eggs and larvae (*Solea solea*) in Biscay bay and recruitment to inshore nurseries. *J. Plank. Res.* **13**, 923-945.
- Krygier E.E., W.G. Pearcy (1986). The role of estuarine and offshore nursery areas for young English sole, *Parophrys vetulus* Girard, of Oregon. *Fish. Bull.* **84**, 119-132.
- Laroche W.A., R.L. Richardson (1979). Occurrence of 0-age english sole, *Parophrys vetulus*, along the Oregon coast: an open coast nursery area? *Northwest Science* **53**, 94-96.
- Le Guellec C., P. Bodin (1992). Meiobenthos of the bay of Saint-Brieuc (North Brittany, France). I: Quantitative distribution in subtidal and intertidal zones. *Oceanologica. Acta* **15**, 661-671.
- Macquart-Moulin C., G. Champalbert., B. Howell., G. Patriti, C. Ranaivoson (1991). La relation alimentation fixation benthique chez les jeunes soles *Solea solea* (L.) métamorphosées. Évidences expérimentales. *Mar. Beh. Physiol.* **153**, 195-205.
- Marchand J. (1991). The influence of environmental conditions on the settlement, distribution and growth of 0-group sole (*Solea solea* (L.)) in a macrotidal estuary (Vilaine, France). *Neth. J. Sea Res.* **27**, 307-316.
- Marchand J. (1992). Métamorphose et passage pelagos/benthos chez la sole (*Solea solea*): synthèse des données acquises dans le site atelier de la vilaine (1986-1990) et perspectives de recherche. *Annls. Inst. Océanogr.* Paris, **68**, 141-150.
- Marchand J., G. Masson (1989). Process of estuarine colonization by 0-group sole (*Solea solea*): hydrological conditions, behaviour, and feeding activity in the Vilaine estuary. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer.* **191**, 287-295.
- Miller J.M., L.B. Crowder, M.L. Moser (1983). Migration and utilisation of estuarine nurseries by juvenile fishes: an evolutionary perspective. *Contr. Mar. Sci.* **27**, 338-352.
- Rogers S.I. (1992). Environmental factors affecting the distribution of sole (*Solea solea* (L.)) within a nursery area. *Neth. J. Sea Res.* **29**, 153-161.
- Seika T., I. Kinoshita, M. Tanaka (1993). Predation by a crangonid shrimp *Crangon affinis* on a juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* under laboratory conditions. *Bull. Jap. Soc. Fisheries.* **59**, 321-326.
- Sorbe J.C. (1981). Rôle du benthos dans le régime alimentaire des poissons démersaux du secteur Sud Gascogne. *Kieler Meeresforschung* **5**, 479-489.
- Tito de Morais L., J.Y. Bodiou (1984). Predation on meiofauna by juvenile fish in a Western Mediterranean flatfish nursery ground. *Mar. Biol.* **85**, 209-215.
- Walch S.J. (1992). Factors influencing distribution of juvenile yellowtail flounder (*Limanda ferrugina*) on the Grand Bank of Newfoundland. *Neth. J. Sea Res.* **29**, 193-203.
- Widbom B. (1984). Determination of average individual dry weights in different sieve fractions of marine meiofauna. *Mar. Biol.* **4**, 101-108.