

Distribution quantitative du méio- et macrobenthos dans des lagunes mixohalines : influence du confinement sur le partage des ressources

Méiobenthos
Macrobenthos
Abondance
Biomasse
Étangs mixohalins
Meiobenthos
Macrobenthos
Abundance
Biomass
Mixohaline ponds

Jacques CASTEL, Pierre-Jean LABOURG, Vincent ESCARAVAGE, Anne THIMEL
Institut de Biologie Marine, Université de Bordeaux-I, 2, rue du Professeur Jolyet,
33120 Arcachon, France.

Reçu le 16/2/89, révisé le 3/7/89, accepté le 9/7/89.

RÉSUMÉ

La distribution quantitative du méio- et macrobenthos peuplant les lagunes endiguées du bassin d'Arcachon (France) a été étudiée grâce à un échantillonnage saisonnier de sept stations pendant une année. Les stations ont été choisies en fonction d'un gradient hydrologique induit par la limitation des échanges avec la mer, et se traduisant soit par une dessalure, soit par une hypersalinité.

Pour la plupart des groupes, les variations spatiales sont plus importantes que les variations saisonnières. Seules les densités de copépodes et de larves de chironomides sont statistiquement corrélées avec la salinité. L'abondance de presque tous les taxons méiobenthiques est corrélée avec le taux de pérites. Au contraire, pour la macrofaune, les corrélations diffèrent suivant les groupes. L'abondance du méiobenthos est faiblement corrélée à celle du macrobenthos.

En terme de biomasse, la macrofaune est plus variable spatialement et temporellement que la méiofaune. La biomasse du méiobenthos suit le gradient général de salinité, de 0,5 g.m⁻² dans la station la plus oligohaline, à 7,9 g.m⁻² dans la station hyperhaline. Pour la macrofaune, la baisse de l'influence marine se traduit par une diminution de biomasse, de 9 g.m⁻² près de l'écluse, à 2,9 g.m⁻² dans la station la plus isolée. Il en résulte que le rapport de biomasse macrofaune/méiofaune est élevé près des arrivées d'eau de mer, et diminue au fur et à mesure que le degré d'isolement s'accroît, que ce soit vers le pôle dessalé ou vers le pôle sursalé. Toutefois ce schéma est modifié au niveau d'une station oligohaline soumise à des apports directs d'eau douce; dans ce cas, la biomasse de la macrofaune se maintient, tandis que l'abondance et la biomasse du méiobenthos atteignent des valeurs très faibles.

A partir de ces résultats et de données de la littérature, un essai a été fait de quantifier la demande trophique des deux compartiments méio- et macrofauniques le long du gradient de confinement. Il apparaît que, lorsque la demande benthique globale est peu élevée (en mer ouverte), la contribution de la macrofaune est forte. Au contraire, un accroissement de la demande trophique (et donc des ressources) est surtout causée par le méiobenthos, qui peut être responsable de près de 92 % de la demande totale dans la station la plus confinée. Il semble bien que, dans les milieux mixohalins, en dehors du régime de salinité, le degré d'isolement (par rapport à la mer d'une part, par rapport aux eaux douces d'autre part) entraîne des évolutions différentielles d'abondance et de distribution des divers compartiments benthiques, et donc influence les transferts d'énergie.

Oceanologica Acta, 1990. 13, 3, 349-359.

ABSTRACT

- Quantitative distribution of meio- and macrobenthos in mixohaline lagoons: influence of isolation and its consequence on resource partitioning

The abundance and distribution of the meio- and macrobenthos of the dyked lagoons of Arcachon Bay, France, were determined by seasonal sampling at 7 stations over a period of one year. The stations were positioned in accordance with a hydrological

gradient caused by the limitation of exchanges with the sea. The restriction of external flows resulted in both hypo- and hypersaline conditions.

For most of the taxa, spatial variations were stronger than the seasonal variations. Only the densities of copepods and chironomid larvae were statistically related to salinity. The abundance of the dominant groups of meiofauna was correlated with the percentage of silt-clay particles. For macrofauna, the correlations differed according to the taxa. Generally speaking, a correlation between macro- and meiofaunal abundance was not found.

In terms of biomass, macrofauna was more variable spatially and temporally than meiofauna. The biomass of meiobenthos followed the general salinity gradient, from $0.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ in the most oligohaline station to $7.9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ in the hyperhaline station. For macrofauna, distance from the marine influence resulted in a decrease of the biomass, from $9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ near the sluice, to $2.9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ in the most isolated station. Consequently, the biomass ratio macrofauna/meiofauna was high near the seawater input and decreased as the degree of isolation increased, in the direction either of hypo- or of hypersalinity. This pattern was, however, modified in an oligohaline station subjected to direct fluvial input: macrofauna biomass was maintained whereas meiofauna abundance and biomass decreased. On the basis of these results and data from literature, an attempt was made to quantify the food requirements of both meio- and macrofauna along the gradient of isolation. It was found that when the benthic trophic demand is low (in open water), the macrofaunal contribution is high. Conversely, an increase of the food requirements (*i. e.* of the trophic resources) is mainly due to the meiobenthos, which may contribute up to 92% of the total demand in the most isolated station. It is concluded that, in mixohaline habitats, besides the salinity regime, the degree of isolation (from the sea on the one hand, from the river on the other) induces differential patterns of abundance and distribution of the various benthic compartments and thus influences the energetic pathways.

Oceanologica Acta, 1990. 13, 3, 349-359.

INTRODUCTION

Les eaux saumâtres sont habitées par une flore et une faune différentes de celles vivant en milieu strictement marin ou dulçaquicole. La richesse spécifique est très généralement faible (Remane et Schlieper, 1958), et les espèces sont pour la plupart caractéristiques d'environnements à salinité variable.

Les relations entre la composition spécifique du benthos et les régimes de salinité ont été étudiées de manière intensive aussi bien pour la macrofaune (Aguesse, 1957; Amanieu, 1967, entre autres) que pour la méiofaune (Noodt, 1957; Bilio, 1966). Toutefois, Heerebout (1970), puis Den Hartog (1974) et Verhoeven (1980), indiquent que d'autres facteurs que la salinité doivent être pris en compte, comme par exemple l'histoire du milieu et le degré d'isolement par rapport au milieu marin.

Plus récemment, de Kroon *et al.* (1985) montrent que la distribution spécifique de la macrofaune d'un certain nombre de polders et d'étangs saumâtres de l'île de Texel (Pays-Bas) dépend, non seulement de la chlorinité, mais également de l'hydrologie, et plus particulièrement de l'existence ou non de connexions avec le milieu marin d'une part, ou dulçaquicole d'autre part. Des observations du même ordre ont été faites pour le méiobenthos de la côte atlantique (Castel, 1986), où il existe une bien plus grande affinité faunistique entre stations à salinités différentes, mais à granulométrie et hydrodynamisme comparables, qu'entre stations unies par une relation inverse.

Se fondant sur des arguments biologiques et géologiques, Guélorget et Perthuisot (1983) définissent la notion de confinement, qui peut s'exprimer comme le temps de renouvellement des éléments d'origine marine en un point donné. Il s'agit donc d'un isolement par rapport au milieu marin uniquement. A partir de données essentiellement qualitatives sur la macrofaune, les auteurs définissent une échelle de confinement s'appuyant sur des points particuliers de la zonation biologique. Cette notion peut s'appliquer au macrobenthos (Thimel et Labourg, 1987) et au méiobenthos (Escaravage et Castel, 1989) des lagunes endiguées du bassin d'Arcachon dans des régimes de salinité oligo-à polyhalins, voire sursalés.

La plupart des travaux mentionnés ci-dessus ne prennent en compte que l'aspect qualitatif (composition, diversité spécifique) des peuplements. Dans la présente étude, nous envisageons l'aspect quantitatif (densités, biomasses), et nous discutons des possibles conséquences sur les flux d'énergie.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Description du milieu

Les lagunes endiguées situées sur la côte est du bassin d'Arcachon ($44^{\circ}40'N$, $1^{\circ}10'W$) sont écologiquement bien définies (Amanieu, 1967; Labourg, 1976). Il s'agit d'anciens marais salants aménagés pour une aquaculture extensive de poissons « amphihalins », ou directe-

ment créés à cette fin et appelés réservoirs à poissons (fig. 1). Les bassins d'élevage se présentent sous la forme d'étendues d'eau de grande surface (1 000 à 32 000 m²) et de faible profondeur (0,2 à 0,5 m) nommés « plats », qui communiquent avec le bassin d'Arcachon par l'intermédiaire de canaux (profonds) et d'écluses s'ouvrant sur le domaine intertidal. Les manœuvres de mise en eau sont effectuées lors des marées hautes de vives eaux, et permettent le renouvellement de l'eau que l'on a laissé écouler à la marée basse précédente.

Les bassins sont envahis par une abondante végétation halophile : *Cladophora* sp., *Rhizoclonium* sp., *Chaetomorpha* sp., herbiers de *Ruppia cirrhosa* (Peta-gna) et *Potamogeton pectinatus* (Linné). Le sédiment, réduit en profondeur, est recouvert superficiellement par un tapis de débris d'origine végétale de quelques millimètres d'épaisseur. Dans ces étangs peu profonds, la matière organique et ses productions associées (microflore, bactéries, méiofaune) jouent un rôle déterminant dans les transferts d'énergie. L'accumulation de la matière organique, jointe à des périodes d'élévation de la température en été, provoque des crises dystrophiques intermittentes liées à l'activité métabolique des micro-organismes (Lasserre *et al.*, 1976). Le confinement de certaines parties des réservoirs accentue cette tendance à l'eutrophisation.

Les stations de prélèvement ont été choisies en fonction de l'emplacement de leur point d'alimentation en eau à caractéristique marine et/ou continentale. Trois domaines distincts du bassin d'Arcachon sont concernés par cette étude (fig. 1) :

– le Teich (LT) : il s'agit d'une station relativement profonde (1,5 m) qui communique par une écluse avec un bras de l'Eyre alimenté en période de crue. La présence d'un abondant tapis de *Potamogeton pectinatus* (Linné) témoigne de la dessalure du milieu et de l'enclavement dans le domaine dulçaquicole;

– l'île de Malprat (M) : elle est ceinturée par deux bras de l'Eyre qui se jettent dans le bassin d'Arcachon juste en aval de l'île. La profondeur de la station étudiée

n'excède guère 20 cm; l'écluse se situe à l'extrémité du plat, et donne donc sur le delta de l'Eyre. Les peuplements de macrophytes sont très clairsemés;

– le domaine de Certes : ce site est représenté dans cette étude par cinq stations choisies en fonction de leur distance à l'écluse :

Station C1

Située à l'extrémité orientale du domaine, il s'agit d'une petite étendue d'eau de 20 à 30 cm de profondeur et n'excédant pas 100 m². Elle est alimentée indirectement par l'intermédiaire d'un canal long de 500 m environ. La station est caractérisée par une dilution d'origine phréatique; en effet, cette zone du domaine présente des lits de sables et de graviers au travers desquels s'effectuent des remontées d'eau douce.

Station C2

Contrairement à la précédente, il s'agit d'une grande étendue d'eau (10 000 m²), d'une profondeur moyenne de 1 m. Les prélèvements sont effectués à proximité de l'écluse qui débouche sur un chenal. Le fond de cette station est tapissé de chaetomorphes et d'entéromorphes. La présence d'ulves témoigne de l'ouverture sur le milieu marin.

Station C3

Elle est située dans un plat étroit et de faible profondeur, raccordé indirectement à une écluse. Cette station, dernière à présenter un peuplement macrophytique important, est peuplée de chaetomorphes et d'entéromorphes, qui occupent les quatre cinquièmes de la surface du plan d'eau. Dans les quelques îlots restés libres, apparaissent des bouquets de *Ruppia cirrhosa*. De telles proliférations macrophytiques sont susceptibles d'agir sur l'hydrodynamisme par freinage des masses d'eau et ralentissement des échanges entre le plat et son écluse.

Stations C4 et C5

Elles sont situées dans un système de plats disposés en série dont l'extrémité se termine en cul-de-sac. La

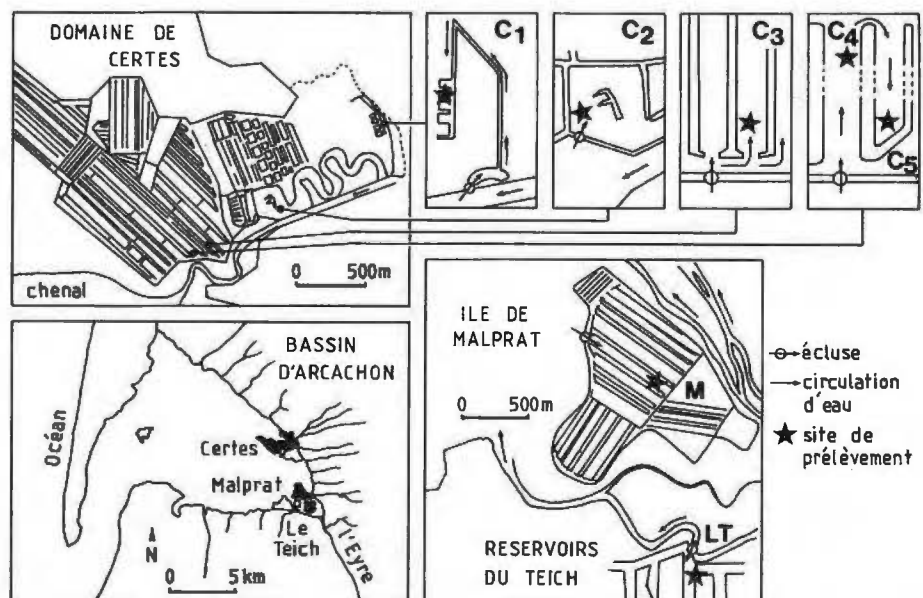


Figure 1
Emplacement des domaines aquacoles étudiés et localisation des points de prélèvement.

Map of the fish ponds of Arcachon Bay with location of the sampling sites.

station C4 est située à mi-parcours de ce système écluse/cul-de-sac, à peu près à 800 m de l'écluse. La station C5 au niveau du cul-de-sac se situe à 1 600 m de l'écluse.

La comparaison entre les stations LT, M, et celles du domaine de Certes, illustre la décroissance des influences dulçaquicoles au profit d'une influence plus typique du bassin d'Arcachon. Les stations C1 à C5 de Certes subissent, de part et d'autre de la station C2 (station d'écluse), une baisse de l'influence du bassin d'Arcachon vers un pôle dessalé C1 d'une part et vers un pôle sursalé C5 d'autre part.

Paramètres étudiés

Les prélèvements destinés à l'analyse des paramètres hydrobiologiques et sédimentaires ont été effectués mensuellement, sauf dans la station M, d'accès difficile où l'échantillonnage a été trimestriel. La température et la salinité ont été mesurées de décembre 1984 à octobre 1985. Le pourcentage de matière organique sédimentaire (pourcentage de perte au feu à 600°C pendant 2 heures) et le taux de pélites (particules < 63 µm) qui caractérisent la nature du substrat, ont également été mesurés mensuellement de décembre 1984 à octobre 1985.

Les prélèvements de méiofaune ont été réalisés pour l'ensemble des stations au cours de quatre missions saisonnières : décembre 1984, février, juin et novembre 1985. Les prélèvements ont été faits manuellement à l'aide d'un carottier (tube PVC de 3,2 cm de diamètre) enfoncé au maximum de 10 cm dans le sédiment; plus de 90 % de la méiofaune sont localisés dans les cinq premiers centimètres. Dans les milieux étudiés ici, trois ou quatre carottages sont généralement représentatifs d'une surface de 1 m² (Castel et Lasserre, 1977). Les

échantillons sont fixés au formol à 4 %, colorés au rose bengale et tamisés sur 63 µm. Après tamisage, les animaux sont ensuite extraits du sédiment grâce à une technique de séparation par différence de densité (solution colloïdale de silice LUDOX HS 40 diluée à 50 %, $d=1,15$), modifiée de celle de de Jonge et Bouwman (1977). Le tri est effectué à la loupe binoculaire, et permet de séparer et de dénombrer les principaux taxons.

Les biomasses sont estimées en multipliant le nombre d'individus par le poids sec individuel moyen déterminé pour chaque taxon. Ces poids moyens sont donnés par Lasserre *et al.* (1976), Van Damme *et al.* (1984) et Escaravage *et al.* (sous presse).

L'échantillonnage du macrobenthos a été réalisé trimestriellement comme pour le méiobenthos. Quatre prélèvements sont effectués avec une benne Eckman-Birge (15 × 15 cm) à chaque station et à chaque date de prélèvement. Les animaux retenus sur un tamis de 0,5 mm de vide de maille sont dénombrés et pesés après détermination; les biomasses sont exprimées en poids sec (48 heures à 60°C) décalcifié (HCl dilué).

Le traitement des données repose sur des analyses de variance et des corrélations. Dans de nombreux cas, les variances se sont avérées hétérogènes malgré une transformation logarithmique, aussi le test de Kruskal-Wallis a-t-il été utilisé comme équivalent non paramétrique de l'ANOVA (Elliott, 1971). Pour la même raison, nous avons utilisé le coefficient de corrélation de Spearman (Scherrer, 1984).

RÉSULTATS

Caractéristiques abiotiques

Dans un plan T/S regroupant les températures et les salinités mesurées à chaque date de prélèvement (fig. 2),

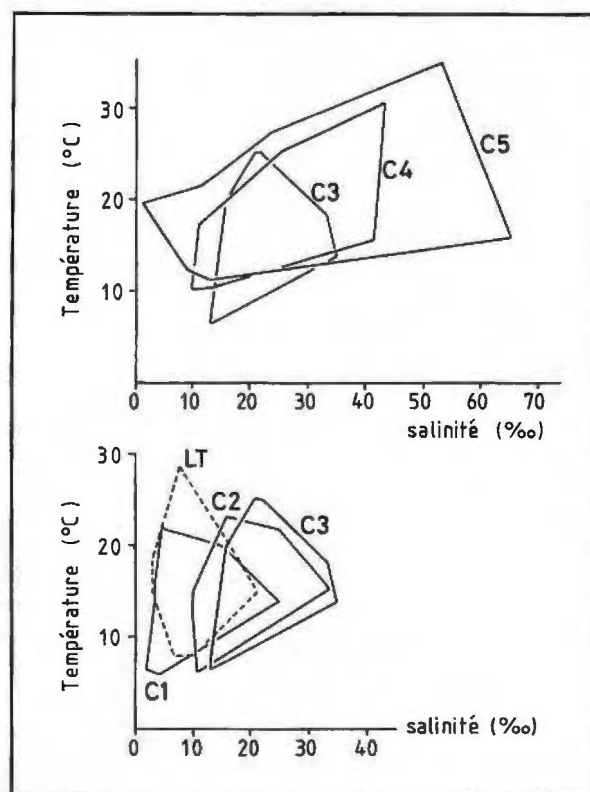


Figure 2

Diagrammes température/salinité des stations étudiées en 1984-1985. LT : Le Teich, C1 à C5 : Certes.

Temperature/salinity diagrams of the stations studied during 1984-1985. LT: Le Teich, C1 to C5: Certes.

les diagrammes des stations LT, C1, C2 et C3, de forme similaire, s'enchaînent vers des températures et des salinités de plus en plus élevées. En revanche, dans la série des diagrammes C3, C4 et C5, conjointement à l'augmentation des salinités moyennes, apparaît un étirement des diagrammes dans le sens de la sursalure et de la dessalure qui aboutit au profil de la station C5, englobant la plus grande partie des diagrammes des autres stations. L'isolement par rapport à la mer ou par rapport au bassin versant se traduit par une augmentation de l'amplitude des variations de salinité.

Les teneurs en pélites et en matière organique du sédiment sont ramenées à leur moyenne sur l'ensemble des prélèvements (tab. 1). Les stations M et C2 présentent

Tableau 1

Valeurs moyennes (\pm erreur standard) de la température (Temp. °C), de la salinité (Sal.), du taux de pélites (% poids sec), du pourcentage de matière organique (perte au feu) dans les réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon en 1984-1985. LT: Le Teich, M: Malprat, C1 à C5: Certes.

Annual averages (\pm standard error) of temperature (Temp. °C), salinity (Sal.), silt content (% dry weight), organic content (loss of ignition) in the fish ponds of Arcachon Bay, 1984-1985. LT: Le Teich, M: Malprat, C1 to C5: Certes.

Stn	Temp. (°C)	Sal.	Pélites (% p. s.)	M.O. (p. a. f. %)
LT	16,23 \pm 2,18	9,40 \pm 1,91	17,87 \pm 0,20	12,98 \pm 2,76
M	13,40 \pm 2,63	12,80 \pm 5,60	46,33 \pm 7,30	10,87 \pm 1,56
C ₁	13,40 \pm 1,73	10,50 \pm 2,64	35,58 \pm 0,76	17,42 \pm 2,02
C ₂	13,58 \pm 2,00	20,10 \pm 2,60	58,42 \pm 9,90	8,90 \pm 1,65
C ₃	14,84 \pm 2,03	23,90 \pm 2,50	30,32 \pm 3,30	16,12 \pm 2,11
C ₄	15,67 \pm 2,35	27,80 \pm 4,90	41,75 \pm 6,20	13,15 \pm 1,79
C ₅	17,78 \pm 2,17	29,30 \pm 6,30	38,92 \pm 5,50	13,20 \pm 1,50

les plus forts taux de pélites. Cette richesse en particules fines s'explique par la proximité des écluses par lesquelles transite l'eau d'alimentation. Celle-ci subit une perte de charge due au passage des chenaux à fort hydrodynamisme, aux lagunes endiguées à hydrodynamisme nul. En revanche, la station LT, en communication avec un bras de l'Eyre peu actif, présente le plus faible taux de pélites.

Au sein du domaine de Certes, la décantation des eaux d'alimentation au cours de leur transit depuis les écluses jusqu'aux stations les plus reculées, entraîne une baisse du taux de pélites, de C2 (58,4%) vers C1 (35,6%) et vers C5 (39%).

Toutefois, la valeur moyenne calculée pour la station C3 (30%) ne s'inscrit pas dans le gradient C2, C4, C5. Cette particularité provient des caractéristiques de la masse d'eau reliant la station C3 à son écluse; d'importantes quantités d'algues filamenteuses (chaetomorphes et entéromorphes) jouent le rôle de filtre mécanique à l'égard des particules fines parvenant jusqu'à la station C3.

Le pourcentage de matière organique (perte au feu à 600°C pendant 2 heures) est inversement proportionnel au taux de pélites: minimal dans les stations d'écluse, il augmente en fonction de la distance au point d'alimentation (corrélation de Spearman $r_s = -0,38$;

$p = 0,006$). Cette relation inverse entre le taux de pélites et la teneur en matière organique indique que ces particules fines sont en grande partie minérales; elles proviennent de l'érosion des vases de la slikke par les courants de flot alimentant les réservoirs. Une estimation directe de la charge organique fine des sédiments, effectuée en trois occasions, permet de confirmer cette hypothèse. Les taux passent de 3,3% en C2 à 8,9% en C1 et 6,3% en C5.

Une description plus détaillée de l'hydrologie est donnée par Escaravage et Castel (1989).

Les peuplements méiobenthiques

La méiofaune est composée principalement de nématodes, de copépodes et de turbellariés; ces trois groupes représentent toujours plus de 75% de l'abondance totale. Les annélides comprennent surtout des oligochètes et quelques stades jeunes de polychètes. Les ostracodes, toujours minoritaires, sont cependant présents dans presque tous les prélèvements.

De grandes variations ont été observées d'une saison à l'autre ou entre les stations (fig. 3). Pour chacun des groupes envisagés, les densités sont particulièrement faibles dans la station LT, la plus oligohaline car soumise à des apports fluviaux. Nématodes et copépodes sont les plus abondants, soit dans la station la plus proche d'une écluse (C2), soit dans les stations les plus confinées (C4 et C5). Si les nématodes ne montrent pas un rythme saisonnier très marqué, les copépodes, au contraire, sont nettement plus abondants en juin et en septembre. Les turbellariés sont les mieux représentés dans les stations C4 et C5, éloignées de l'écluse et ayant les salinités moyennes les plus élevées. Les annélides (polychètes et oligochètes) sont généralement peu abondants, sauf à la station M, notamment en juin. Les ostracodes ne présentent pas de tendance saisonnière bien marquée; en revanche, leur distribution spatiale est nettement délimitée, avec un maximum dans les stations les plus dessalées M et C1.

Le degré de signification des variations spatiales et temporelles a été testé par une analyse de variance non paramétrique ou test de Kruskal-Wallis (tab. 2). Cette

Tableau 2

Analyse de variance (Kruskal-Wallis) sur l'abondance des principaux groupes méiobenthiques dans les réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon (sept stations échantillonnées au cours de quatre périodes).

Analysis of variance (Kruskal-Wallis) for abundance estimates of the major meiobenthic taxa, considering the seven sampled stations and the four sampling periods (fish ponds of Arcachon Bay, 1984-1985).

Nématodes				
Entre stations	H = 18,87	d. d. l. = 6	$p < 0,01$	
Entre périodes	H = 0,95	d. d. l. = 3	$p > 0,05$ n. s.	
Copépodes				
Entre stations	H = 4,49	d. d. l. = 6	$p > 0,05$ n. s.	
Entre périodes	H = 9,80	d. d. l. = 3	$p < 0,05$	
Ostracodes				
Entre stations	H = 12,86	d. d. l. = 6	$p < 0,05$	
Entre périodes	H = 0,77	d. d. l. = 3	$p > 0,05$ n. s.	
Turbellariés				
Entre stations	H = 8,90	d. d. l. = 6	$p > 0,05$ n. s.	
Entre périodes	H = 6,15	d. d. l. = 3	$p > 0,05$ n. s.	
Annélides				
Entre stations	H = 13,31	d. d. l. = 6	$p < 0,05$	
Entre périodes	H = 6,42	d. d. l. = 3	$p > 0,05$ n. s.	

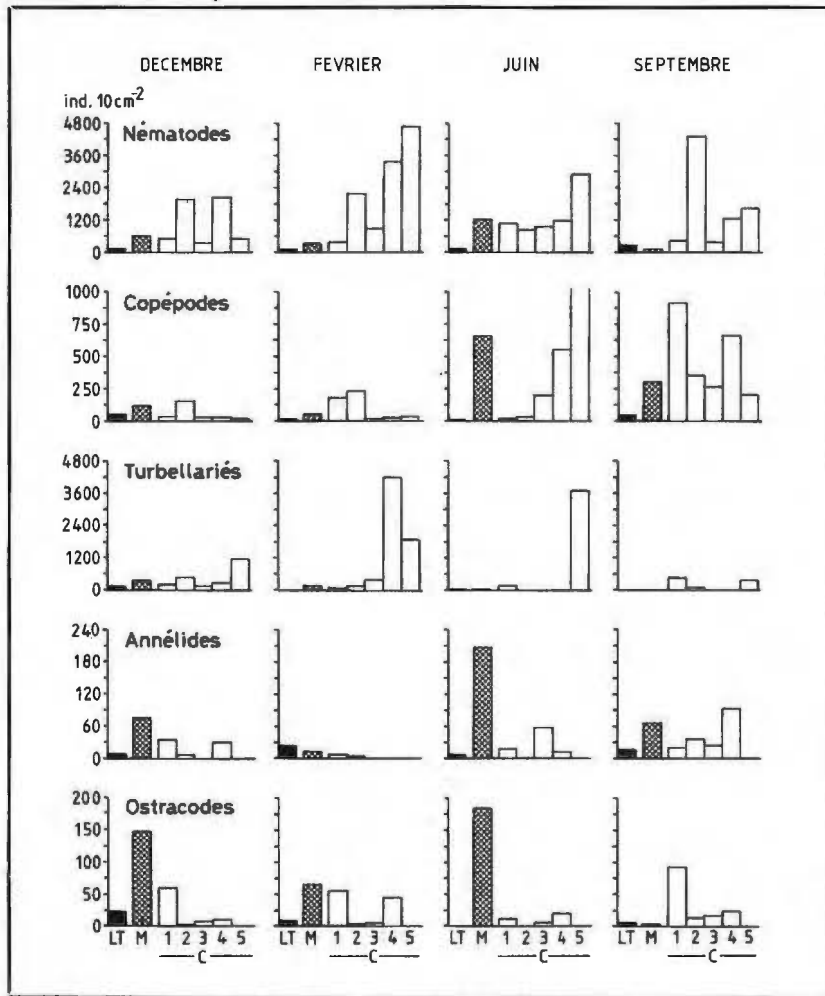


Figure 3

Évolution saisonnière de la densité des principaux groupes méiobenthiques (nbr. ind. 10 cm^{-2}) dans les réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon. LT : Le Teich, M : Malprat, C1 à C5 : Certes. Seasonal variations of the abundance of the major meiobenthic taxa (ind. 10 cm^{-2}) in the fish ponds of Arcachon Bay. LT: Le Teich, M: Malprat, C1 to C5: Certes.

analyse montre que, pour tous les taxons, sauf les copépodes et les turbellariés, les variations entre stations expliquent en grande partie la variance observée. Seuls les copépodes présentent une variation saisonnière significative, ce qui est en accord avec la figure 3. S'il existe une distribution différentielle significative du méiobenthos entre stations, celle-ci devrait pouvoir être reliée aux facteurs de l'environnement. Des corrélations de rang (Spearman) ont été calculées entre l'abondance des groupes méiofauniques considérés dans cette étude et les facteurs abiotiques mentionnés dans le tableau 1. La température et la salinité expliquent uniquement les variations d'abondance des copépodes ($r_s = 0,481$; $p < 0,01$ et $r_s = 0,664$; $p < 0,001$ respectivement). L'abondance de presque tous les taxons, sauf les annélides et les ostracodes, est corrélée avec le pourcentage de pélites ($p < 0,025$). En aucun cas, la matière organique telle qu'elle a été mesurée ne peut être considérée comme un paramètre explicatif. Elle n'est sans doute jamais limitante dans les milieux étudiés.

Les peuplements macrobenthiques

Comme le méiobenthos, le macrobenthos montre de grandes variations spatio-temporelles d'abondances (fig. 4). Les polychètes sont plutôt abondants en été et en automne, surtout dans les stations soumises à dessalures (M et C1). Leur abondance est pratiquement nulle dans la station LT, où les apports d'eau douce

sont directs. Les oligochètes ont une distribution hétérogène sans affinité particulière pour une station. Toutefois on remarque qu'ils sont très peu représentés, voire absents, dans les stations extrêmes du gradient, LT et C5. Les gastéropodes peuvent être très abondants ($> 1300 \text{ ind. } 400 \text{ cm}^{-2}$ en septembre) dans la station LT, la plus oligohaline. On les trouve également en densité non négligeable près des écluses (stations C2 et C3). Une analyse taxonomique (Thime! et Labourg, 1987) montre que plusieurs espèces sont en jeu dans cette distribution : *Potamopyrgus jenkinsi* dans la zone oligohaline, *Hydrobia ventrosa*, espèce lagunaire, et *H. ulvae*, espèce intertidale dans les stations C2 et C3. Les crustacés, essentiellement des amphipodes, sont généralement peu abondants dans les prélèvements. On les trouve préférentiellement près des écluses au printemps et en été. Les larves d'insectes (surtout de *Chironomus salinarius*) sont bien représentées dans le domaine de Certes, sauf en hiver. Leur distribution, assez hétérogène, résulte probablement des aléas de la reproduction des adultes qui sont aériens.

Les résultats du test de Kruskal-Wallis (tab. 3) montre, comme dans le cas du méiobenthos, que les variations d'abondance entre stations sont presque toujours significatives, sauf pour les polychètes. Aucune différence significative entre les périodes d'échantillonnage ne peut être mise en évidence, quel que soit le groupe considéré.

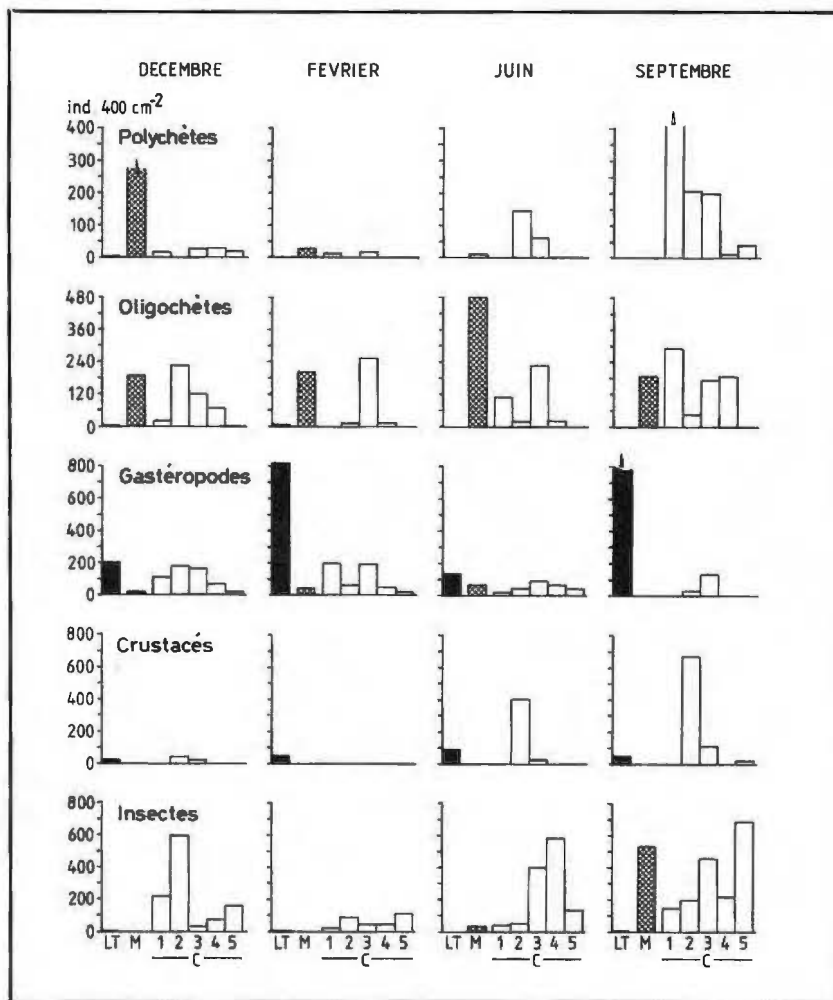


Figure 4

Évolution saisonnière de la densité des principaux groupes macrobenthiques (nbr. ind. 400 cm⁻²) dans les réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon. LT : Le Teich, M : Malprat, C1 à C5 : Certes.

Seasonal variations of the abundance of the major macrobenthic taxa (ind. 400 cm⁻²) in the fish ponds of Arcachon Bay. LT: Le Teich, M: Malprat, C1 to C5: Certes.

Tableau 3

Analyse de variance (Kruskal-Wallis) sur l'abondance des principaux groupes macrobenthiques dans les réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon (sept stations échantillonnées au cours de quatre périodes).

Analysis of variance (Kruskal-Wallis) for abundance estimates of the major macrobenthic taxa, considering the seven sampled stations and the four sampling periods (fish ponds of Arcachon Bay, 1984-1985).

Polychètes			
Entre stations	H = 8,39	d. d. l. = 6	$p > 0,05$ n. s.
Entre périodes	H = 3,56	d. d. l. = 3	$p > 0,05$ n. s.
Oligochètes			
Entre stations	H = 19,12	d. d. l. = 6	$p < 0,01$
Entre périodes	H = 0,49	d. d. l. = 3	$p > 0,05$ n. s.
Gastéropodes			
Entre stations	H = 16,04	d. d. l. = 6	$p < 0,05$
Entre périodes	H = 4,27	d. d. l. = 3	$p > 0,05$ n. s.
Crustacés			
Entre stations	H = 15,92	d. d. l. = 6	$p < 0,05$
Entre périodes	H = 1,89	d. d. l. = 3	$p > 0,05$ n. s.
Larves d'insectes			
Entre stations	H = 13,28	d. d. l. = 6	$p < 0,05$
Entre périodes	H = 4,77	d. d. l. = 3	$p > 0,05$ n. s.

Les corrélations de rang de Spearman indiquent que la température et la salinité expliquent uniquement les variations d'abondance des larves d'insectes ($r_s = 0,369$; $p < 0,05$ et $r_s = 0,603$; $p < 0,001$ respectivement). Ces dernières sont également corrélées avec le taux de particules fines ($r_s = 0,510$; $p < 0,005$). L'abondance des gastéropodes est, au contraire, inversement corrélée au taux de pélites ($r_s = -0,581$; $p < 0,001$). Ceci est à mettre en rapport avec le comportement général des

espèces de ce groupe, de type brouteur et s'enfonçant peu dans le sédiment. Comme pour le méiobenthos, aucune corrélation significative n'est obtenue avec la teneur en matière organique du sédiment.

Comparaison entre méio- et macrobenthos

Une corrélation entre l'abondance de la méiofaune et celle de la macrofaune a été recherchée, mais s'est avérée inexistante ($r_s = 0,207$; n. s.). La corrélation entre les densités méiofauniques et la biomasse de la macrofaune est pratiquement nulle ($r_s = 0,049$; n. s.). En revanche, si l'on ne tient pas compte des gastéropodes, présents surtout dans une station (LT) et qui ont un caractère saisonnier marqué, la corrélation est meilleure ($r_s = 0,507$; $p < 0,005$).

Étant donnée la différence de taille entre les deux catégories d'organismes, les comparaisons doivent se faire préférentiellement à partir des biomasses. Pour plus de clarté, celles-ci ont été moyennées sur l'année (fig. 5). L'évolution des biomasses le long du gradient de salinité et de confinement n'est pas identique pour les deux compartiments. Les biomasses méiobenthiques suivent bien le gradient général de salinité. Faibles dans la station LT (0,5 g. m⁻²) soumise à des apports directs d'eau douce, elles deviennent maximales (7,9 g. m⁻²) dans la station C5, la plus éloignée des apports marins

et présentant les plus fortes salinités moyennes. La station C3 ne s'inscrit pas dans ce gradient à cause d'une granulométrie plus grossière. En ce qui concerne la macrofaune, un éloignement croissant des stations par rapport aux apports marins (station C2) s'accompagne d'une diminution de la biomasse totale; elle passe de 9 g.m^{-2} en C2 à $3,6 \text{ g.m}^{-2}$ en M et $2,9 \text{ g.m}^{-2}$ en C5. Ce schéma comporte cependant une exception : la station LT présente une biomasse un peu supérieure à celle des stations M et C1. En LT le peuplement est dominé à 80 % par le gastéropode *Potamopyrgus jenkinsi*, de poids moyen individuel supérieur à celui des annélides oligochètes et spionidés qui dominent le peuplement en M et C1.

L'évolution différentielle des biomasses méio- et macrobenthiques se traduit par de fortes variations de leur rapport. Le rapport pondéral entre macrofaune et méiofaune est particulièrement élevé dans la station LT ($M/m=9$), et faible dans la station C5 ($M/m=0,4$). D'une manière générale, M/m a tendance à diminuer au fur et à mesure de l'éloignement par rapport au point de vivification marine, que ce soit vers le pôle sous-salé (M et C1) ou vers le pôle sursalé (C5). Globalement, la biomasse du zoobenthos (méio- + macrobenthos) augmente de la station LT (5 g.m^{-2}) à C2 ($13,4 \text{ g.m}^{-2}$) puis se stabilise à un niveau inférieur entre C3 et C5 ($8,6$ à $10,8 \text{ g.m}^{-2}$).

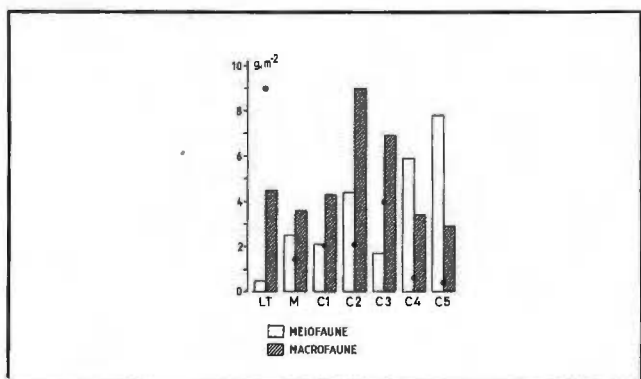


Figure 5

Biomasses moyennes de la méiofaune et de la macrofaune (g.m^{-2} poids sec) dans les réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon. LT : Le Teich, M : Malprat, C1 à C5 : Certes. Les points indiquent les rapports pondéraux macrofaune/méiofaune (même échelle des ordonnées mais sans unité).

Average biomass of meio- and macrofauna (g.m^{-2} dry weight) in the fish ponds of Arcachon Bay. LT: Le Teich, M: Malprat, C1 to C5: Certes. Spots indicate the macrofauna/meiofauna biomass ratios (same scale of ordinate but without unit).

DISCUSSION

L'abondance de la plupart des groupes étudiés, qu'ils soient méio- ou macrobenthiques, varie davantage en fonction d'un gradient spatial qu'en fonction des saisons. Ceci ne signifie pas une totale indépendance vis-à-vis des fluctuations saisonnières. Les cycles saisonniers sont, au contraire, bien marqués dans les milieux étudiés (Labourg, 1980; Castel, 1985; Thimel, 1988). Cette caractéristique indique seulement la prépondérance d'un déterminisme spatial parmi sept stations très diffé-

rentes les unes des autres. En outre, les peuplements envisagés de manière globale, comme c'est le cas ici, sont plus stables que les populations (Heip, 1980; Castel, *op. cit.*).

La salinité ne semble pas le facteur prépondérant dans l'évolution des peuplements méio- et macrobenthiques. Malgré l'étendue des valeurs de salinité observées (2 à 60‰), il n'a pas été possible de trouver de corrélation entre les abondances et la salinité. Il n'en serait pas de même au niveau des populations qui, bien qu'euryhalines, ont en général un optimum de salinité, ce qui permet de délimiter des peuplements en fonction de classifications halinométriques (Aguesse, 1957; Amanieu, 1967; Heerebout, 1970, *etc.*). Un exemple particulièrement typique concerne la comparaison entre les stations LT et C1, qui présentent le même régime de salinité mais où l'abondance du benthos est très différente. Ces deux stations se distinguent par la nature des apports d'eau douce. LT est située dans l'aire de dilution du bassin versant d'une rivière, alors que la station C1 est isolée du réseau dulçaquicole de surface, et la dessalure y est provoquée par des remontées de la nappe phréatique auxquelles s'ajoutent les précipitations. Il s'ensuit, par exemple, de très faibles abondances méiobenthiques en LT ($290 \text{ ind.} 10 \text{ cm}^{-2}$ en moyenne) par rapport à C1 ($1170 \text{ ind.} 10 \text{ cm}^{-2}$). Ceci correspond à un phénomène général pour le méiobenthos au voisinage des eaux douces (Noodt, 1957; Riemann, 1966). Au contraire, les abondances de macrofaune sont identiques ($700 \text{ ind.} 400 \text{ cm}^{-2}$ en LT et $680 \text{ ind.} 400 \text{ cm}^{-2}$ en C1). Par ces observations, nous rejoignons les travaux de de Kroon *et al.* (1985) qui, pour des milieux lagunaires de la mer de Wadden, font intervenir le degré d'isolement par rapport au domaine marin et par rapport aux eaux douces.

En terme de biomasse, l'évolution des compartiments méio- et macrobenthiques est différente. Le rapport pondéral macrofaune/méiofaune est élevé au voisinage des eaux douces d'une part, près des sources de vivification marine d'autre part. Il est le plus faible dans les stations éloignées de ces influences. A une échelle plus globale, le même phénomène est observé. Le tableau 4 présente quelques valeurs tirées de la littérature de ce même rapport et concernant des milieux divers (intertidal, estuarien, sous-tidal, saumâtre peu profond). Il existe de grandes variations, de 0,4 à 30. Globalement, les valeurs les plus élevées sont rencontrées en milieu marin intertidal (30,7 et 24,4), puis intertidal estuarien (13,1 et 14,4). Les maxima sont plus faibles en milieu sous-tidal (11,5 et 11,7) et surtout en milieu saumâtre peu profond (7,7 et 9). Le balancement des marées tend donc à favoriser la macrofaune, tandis que le confinement (non conjugué à des apports directs d'eau douce) entraîne une prédominance du méiobenthos. La variabilité du rapport pondéral est en majeure partie due aux différences qui existent au niveau des biomasses de macrofaune. Celles-ci varient dans une proportion de 1 à 28, tandis que les biomasses méiobenthiques varient dans le rapport de 1 à 15. La relative stabilité des biomasses méiobenthiques par rapport à celles de la macrofaune a déjà été indiquée par Elmgren (1978) et Schwinghamer (1983), en particulier.

Tableau 4

Comparaison des biomasses macro- et méiobenthiques ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ poids sec) dans différents milieux intertidaux et sous-tidaux, y compris lagunaires.
 Comparison of macro- and meiofauna biomass ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ dry weight) in several intertidal and subtidal areas (including lagoons).

Milieu	Biomasse			Sources
	Macrofaune (a)	Méiofaune (b)	Rapport (a/b)	
Étage intertidal				
Wadden Sea, Pays-Bas	27	1,1	24,4	Kuipers <i>et al.</i> (1981)
Peck's Cove, Canada	3,7	2,9	1,3	Schwinghamer (1983)
Balgzand, Pays-Bas	27	0,8	30,7	Witte et Zijlstra (1984)
Ile de Sylt, RFA	30	2	15	Reise (1985)
Arcachon-plage sableuse	5,7	0,6	9,4	Renaud-Debyser et Salvat (1963)
Arcachon-sablo vaseux	15,8	2,8	5,7	Castel <i>et al.</i> (1989)
False Bay, Afrique du Sud (rocheux)	39,6	2,8	14	Gibbons et Griffiths (1986)
Intertidal estuarien				
Lynher, Grande-Bretagne	13,5	3	4,5	Warwick <i>et al.</i> (1979)
Ythan, Grande-Bretagne	66,8	5,1	13,1	Baird et Milne (1981)
Dollard, Pays-Bas	4,7 (1)	±2,0 (2)	2,3	(1) Van Es <i>et al.</i> (1980)
				(2) Van Es (1982)
Gironde, France	8,8 (a)	0,8 (b)	11,4	(a) Bachelet <i>et al.</i> (1981)
				(b) Castel (non publié)
Étage sous-tidal				
Méditerranée (14-87 m)	2,4	0,4	6,8	Guille et Soyer (1971)
Helgoland Bight, R.F.A. (35 m)	9,2	0,8	11,5	Gerlach (1978)
Bothnian Bay (5-220 m)	0,2	0,5	0,4	Elmgren (1978)
Bothnian Sea (5-100 m)	3,7	1,6	2,3	Elmgren (1978)
Fladen Ground, Mer du Nord (150 m)	3,9	0,3	11,7	De Wilde <i>et al.</i> (1986)
South Island, Nouvelle-Zélande (200 m)	7,6	0,7	10,8	Probert (1986)
Baie de Douarnenez, France (0-30 m)	10,8	3	3,6	Bodin <i>et al.</i> (1985)
Gullmar Fjord, Suède (42-120 m)	3,8	0,5	7,6	Evans (1983)
Sous-tidal peu profond et saumâtre				
Tvärminne, Finlande (1 m)	9	1	9	Elmgren et Ganning (1974)
Byfjord, Suède (0-16 m)	—	—	2,2	Rosenberg <i>et al.</i> (1977)
Askö, Baltique (10 m)	—	—	7,7	Ankar (1979)
Narragansett Bay, USA (7 m)	—	3,2	3	Rudnick <i>et al.</i> (1986)
Arcachon, réservoir mésopolychalin (0,2 m)	14	4	3,5	Thimel (1988)
Arcachon, réservoirs (0,2-1,5 m)	4,9	3,6	1,4	Présent travail
Écosse, côte ouest (1-5 m)	3,7 (1)	1,1 (2)	3,4	(1) McIntyre et Eleftheriou (1968)
				(2) McIntyre et Murison (1973)

L'opposition entre milieu intertidal et sous-tidal peu profond (y compris saumâtre et lagunaire) est encore plus nette si l'on considère non plus les biomasses mais les demandes énergétiques entraînées par ces biomasses. Elles peuvent être estimées moyennant un certain nombre d'approximations fréquemment utilisées dans la littérature. Les biomasses sont exprimées en $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$, en admettant que la quantité de carbone représente 50 % du poids sec (Gerlach, 1978). A partir de ces biomasses, il est possible de faire une estimation de la production annuelle à l'aide de rapports standard. Pour la méiofaune, Warwick *et al.* (1979) proposent de distinguer les différents taxons en utilisant des rapports spécifiques, $P/B = 8,4$ pour les nématodes, 18 pour les copépodes, 5 pour les annélides et les turbellariés. En attribuant à la méiofaune une efficacité de production de 32,5 % (Warwick *et al.*, *op. cit.*), il est possible d'estimer les besoins annuels à partir des valeurs de production. De la même manière, les besoins trophiques de la macrofaune sont calculés en lui attribuant un P/B annuel de 2 et une efficacité de production de 30 % (Schwinghamer *et al.*, 1986). Ces valeurs, cumulées à celles obtenues pour la méiofaune, fournissent une estimation globale de la demande trophique. La figure 6 représente la part du méiobenthos dans la demande énergétique totale en fonction de cette dernière. Quelques valeurs issues de la littérature sont également figurées. Seuls sont pris en compte les travaux reposant sur une approche comparable. Les points correspondant aux sept stations étudiées ici s'ordonnent globalement sur une courbe de type puissance. La part du

méiobenthos s'accroît au fur et à mesure de l'augmentation de la demande trophique globale. Elle est particulièrement forte en C5, où le méiobenthos représente 92 % de la demande. On remarquera par ailleurs que, tout en s'ordonnant de façon convenable, les points correspondant aux stations confinées (M, C1, C4 et C5) sont situés au-dessus de la courbe, tandis que les points représentatifs des stations plus ouvertes sur l'intertidal se trouvent un peu en dessous. Le point G correspond à une station étudiée ultérieurement par l'un des auteurs (Thimel, 1988) dans les réservoirs à poissons. Il se place moins bien sur la courbe générale car l'auteur n'a considéré que la méiofaune au sens strict. Les valeurs fournies par la littérature confirment ce gradient.

L'ensemble des points permet de calculer un coefficient de corrélation de 0,82. Les peuplements du golfe de Bothnie ne réagissent pas de la même manière en raison d'une production primaire très faible (Elmgren, 1978) ne permettant pas le développement significatif de la macrofaune. L'exemple concernant le plateau continental néo-zélandais ne s'inscrit pas dans le gradient, car il s'agit d'un milieu relativement profond où la courantologie locale perturbe les apports organiques (Probert, 1986). Il semble donc que, dans les milieux sous-tidaux peu profonds, plus la quantité de ressources disponibles augmente, plus le méiobenthos prend de l'importance. Il est probable que ce phénomène est encore plus accentué pour la microfaune et les bactéries. Au terme de ce gradient (station C5 par exemple), le macrobenthos tend à disparaître au profit du méiobenthos et des

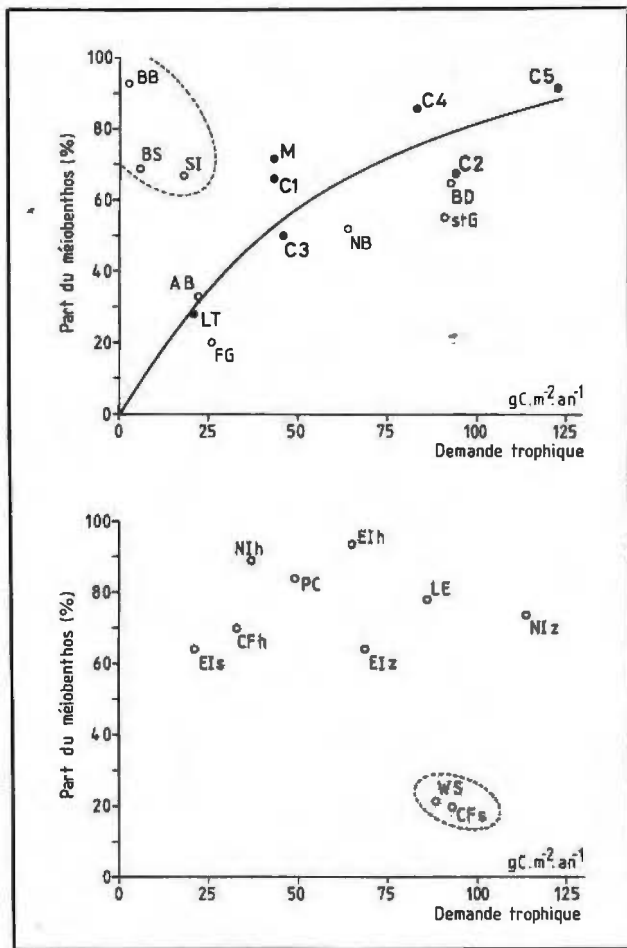


Figure 6

Estimation de la part du méiobenthos (%) dans la demande trophique benthique totale ($\text{g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) dans différents milieux lagunaires et sous-tidaux (en haut), intertidaux (en bas). LT : Le Teich, M : Malprat, C1 à C5 : Certes (présente étude). St G : réservoirs à poissons méso-polyhalins (Thimel, 1988). AB : Askö, Baltique (Ankar, 1979). FG : Fladen Ground (de Wilde *et al.*, 1986). NB : Narragansett Bay (Rudnick *et al.*, 1986). BD : baie de Douarnenez (Bodin *et al.*, 1985). BB : Bothnian Bay, BS : Bothnian Sea (Elmgren, 1978). SI : South Island (Probert, 1986). CFh, Eih, NIh : parcs à huîtres, EIs, CFs : intertidal sableux, EIs, NIz : herbiers de zostères dans le bassin d'Arcachon (Castel *et al.*, 1989). Peck's Cove (Schwinghamer, 1983). LE : Lynher estuary (Warwick *et al.*, 1979). WS : Wadden Sea, Balgzand (Witte et Zijlstra, 1984).

Estimation of the contribution of meiofauna (%) to the total benthic food demand in different lagoonal and subtidal (upper figure), and intertidal areas (lower figure). LT: Le Teich, M: Malprat, C1 to C5: Certes (present study). G: mesopolyhaline fish pond (Thimel, 1988). AB: Askö, Baltic (Ankar, 1979). FG: Fladen Ground (de Wilde *et al.*, 1986). NB: Narragansett Bay (Rudnick *et al.*, 1985). BD: Bay of Douarnenez (Bodin *et al.*, 1985). BB: Bothnian Bay, BS: Bothnian Sea (Elmgren, 1978). SI: South Island (Probert, 1986). CFh, Eih, NIh: oyster parks; EIs, CFs: intertidal sandbanks; EIs, NIz: *Zostera* bed sediments in Arcachon Bay (Castel *et al.*, 1989). PC: Peck's Cove (Schwinghamer, 1983). LE: Lynher estuary (Warwick *et al.*, 1979). WS: Wadden Sea, Balgzand (Witte et Zijlstra, 1984).

organismes de taille inférieure. Une intensification du confinement, en limitant les exportations de matière organique, aura donc tendance à enrichir le milieu et à favoriser les organismes de petite taille.

En milieu intertidal, les processus semblent complètement différents (fig. 6). Aucune relation ne peut être mise en évidence entre la demande trophique et la part du méiobenthos. Le renouvellement biquotidien des eaux induit probablement un certain équilibre entre méio- et macrobenthos. La proportion entre les deux compartiments dépendrait davantage des caractéristiques environnementales (sédimentaires en particulier), plutôt que des ressources trophiques, généralement non limitantes. La faible contribution du méiobenthos à Balgzand (WS) et à CFs où le sédiment est sableux (moins de 5% de pélites), indique d'ailleurs l'influence de la structure du sédiment.

En conclusion, il apparaît que, dans les milieux mixohalins, en plus du régime de salinité, le degré d'isolement (par rapport à la mer d'une part, par rapport aux influences fluviales d'autre part) entraîne des variations, non seulement qualitatives, mais aussi quantitatives, des différents compartiments benthiques. De telles variations doivent retentir sur les flux d'énergie.

Remerciements

Ce travail a été effectué dans le cadre d'un Groupement d'Intérêt Scientifique « Aquaculture Sud-Vilaine » et financé par l'IFREMER (convention 84/7647).

RÉFÉRENCES

Aguesse P. (1957). La classification des eaux poikilohalines, sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. *Vie Milieu*, **8**, 341-363.
 Amanieu M. (1967). Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Vie Milieu*, **18**, 381-446.
 Ankar S. (1979). Annual dynamics of a Northern Baltic bottom, in: *Cyclic phenomena in marine plants and animals*, E. Naylor, éditeur, Pergamon Press, Oxford, 29-36.
 Bachelet G., J.-M. Bouchet et J.-P. Lissalde (1981). Les peuplements benthiques dans l'estuaire de la Gironde : biomasse, productivité et évolution structurale. *Oceanis*, **6**, 593-620.

Baird D. et H. Milne (1981). Energy flow in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **13**, 455-472.
 Bilio M. (1966). Die aquatische Bodenfauna von Salzwiesen der Nord- und Ostsee. II : Ökologische Faunenanalyse : Hydrozoa, Nematodes, Rotatoria, Gastrotricha, Nemertini, Polychaeta, Oligochaeta, Halacaridae, Ostracoda, Copepoda. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **51**, 147-195.
 Bodin P., D. Boucher, J. Guillou et M. Guillou (1985). The trophic system of the benthic communities in the Bay of Douarnenez (Britany), in: *Proceedings of the 19th European Marine Biology Sympo-*

- sium, P. E. Gibbs, éditeur, Cambridge University Press, Cambridge, 361-370.
- Castel J.** (1985). Diversité spécifique et structure des peuplements méiobenthiques d'un écosystème lagunaire. *Acta Œcologica, Œcol-Gener.* **6**, 395-412.
- Castel J.** (1986). Facteurs de distribution des peuplements de Copépodes méiobenthiques dans des écosystèmes eutrophes littoraux (côte Atlantique). *Cah. Biol. Mar.*, **27**, 441-455.
- Castel J., P. J. Labourg, V. Escaravage, I. Auby et M. E. Garcia** (1989). Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of méio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **28**, 71-85.
- Castel J. et P. Lasserre** (1977). Colonisation et distribution spatiale des Copépodes dans des lagunes semi-artificielles, in : *Biology of benthic organisms*, B. F. Keagan, P. O. Ceidigh et P. J. S. Boaden, éditeurs, Pergamon Press, Oxford, 129-146.
- Elliott J. M.** (1971). *Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates*. Scientific Publication n° 25, Freshwater Biological Association, 144 pp.
- Elmgren R.** (1978). Structure and dynamics of Baltic benthos communities, with particular reference to the relationship between macro- and meiofauna. *Kieler Meeresforsch.*, **4**, 1-22.
- Elmgren R. et B. Ganning** (1974). Ecological studies of two shallow brackish water ecosystems. *Contr. Askö Lab. Univ. Stockholm*, **6**, 1-56.
- Es F. B. van** (1982). Some aspects of the flow of oxygen and organic carbon in the Ems-Dollard estuary, BOEDE publicaties en verslagen, **5**, 1-121.
- Es F. B. van, M. A. van Arkel, L. A. Bouwman et H. G. J. Schröder** (1980). Influence of organic pollution on bacterial, macrobenthic and méiobenthic populations in intertidal flats of the Dollard. *Neth. J. Sea Res.*, **14**, 288-304.
- Escaravage V. et J. Castel** (1989). Application de la notion de confinement aux peuplements méiobenthiques des lagunes endiguées du Bassin d'Arcachon (côte Atlantique). *Acta Œcologica, Œcol-Gener.*, **10**, 1-17.
- Escaravage V., M. E. Garcia et J. Castel** (in press). The distribution of meiofauna and its contribution to detritic pathway in tidal flats (Arcachon Bay, France), in : *Proceedings of the 22th European Marine Biology Symposium, Barcelona*.
- Evans S.** (1983). Production, predation and food. Niche segregation in a marine shallow soft-bottom community. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **10**, 147-157.
- Gerlach S. A.** (1978). Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Œcologia* (Berl.), **33**, 55-69.
- Gibbons M. J. et C. L. Griffiths** (1986). A comparison of macrofaunal and méiofaunal distribution and standing stock across a rocky shore, with an estimate of their productivities. *Mar. Biol.*, **93**, 181-188.
- Guélorget O. et J.-P. Perthuisot** (1983). Le domaine paraliq : expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. lab. Géol., E.N.S. Paris*, **16**, 1-136.
- Guille A. et J. Soyer** (1971). Contribution à l'étude comparée des biomasses du macrobenthos et du méiobenthos de substrat meuble au large de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu, suppl.*, **22**, 15-29.
- Hartog C. den** (1974). Brackish water classification, its development and problems. *Hydrobiol. Bull.*, **8**, 15-28.
- Heerebout G. R.** (1970). A classification system for isolated brackish inland waters, based on median chlorinity and chlorinity fluctuation. *Neth. J. Sea Res.*, **4**, 494-503.
- Heip C.** (1980). Méiobenthos as a tool in the assessment of marine environmental quality. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **179**, 182-187.
- Jonge V. N. de et L. A. Bouwman** (1977). A simple density separation technique for quantitative isolation of méiobenthos using the colloidal Silica LUDOX-TM. *Mar. Biol.*, **42**, 143-148.
- Kroon H. de, H. de Jong et J. T. A. Verhoeven** (1985). The macrofauna distribution in brackish inland waters in relation to chlorinity and other factors. *Hydrobiologia*, **127**, 265-275.
- Kuipers B. R., P. A. W. J. de Wilde et F. Creutzberg** (1981). Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **5**, 215-221.
- Labourg P. J.** (1976). Les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon et l'élevage extensif de poissons euryhalins (muges, anguilles, bars, daurades). *Piscic. fr.*, **45**, 35-52.
- Labourg P. J.** (1980). Structure et évolution de la macrofaune invertébrée des écosystèmes lagunaires aménagés du Bassin d'Arcachon. Application du concept de stratégie cénotique, in : *Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives*, R. Barbault, P. Blandin et J. A. Meyer, éditeurs, Maloine, Paris, 279-295.
- Lasserre P., J. Renaud-Mornant et J. Castel** (1976). Metabolic activities in a semi-enclosed lagoon. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish. in : *Proceedings of the 10th European Marine Biology Symposium, vol. 2, Population dynamics*, G. Persoone et E. Jaspers, éditeurs, Universa Press, Wetteren, 393-414.
- Mc Intyre A. D. et A. Eleftheriou** (1968). The bottom fauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48**, 113-142.
- Mc Intyre A. D. et D. J. Murison** (1973). The meiofauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **53**, 93-118.
- Noodt W.** (1957). Zur Œkologie der Harpacticoida (Crust. Cop.) des Eulitorals der deutschen Meeresküste und der angrenzenden Brackgewässer. *Z. Morphol. Œkol.*, **46**, 149-242.
- Probert P. K.** (1986). Energy transfer through the shelf benthos off the west coast of South Island, New Zealand. *N.Z.J. mar. Freshwat. Res.*, **20**, 407-417.
- Reise K.** (1985). *Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions*, Ecological Studies n° 54, Springer-Verlag, Berlin, 191 pp.
- Remane A. et C. Schlieper** (1958). *Die Biologie des Brackwassers*, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart, 348 pp.
- Renaud-Debyser J. et B. Salvat** (1963). Éléments de prospérité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie Milieu*, **14**, 463-550.
- Riemann F.** (1966). Die interstitielle Fauna im Elbe-Aestuar. Verbreitung und Systematik. *Arch. Hydrobiol., suppl.*, **31**, 1-179.
- Rosenberg R., I. Olsson et E. Olundh** (1977). Energy flow model of an oxygen-deficient estuary on the swedish west coast. *Mar. Biol.*, **42**, 99-107.
- Rudnick D. T., R. Elmgren et J. B. Frithsen** (1985). Méiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecologia*, **67**, 157-168.
- Scherrer B.** (1984). *Biostatistique*. Gaetan Morin, Chicoutimi, Canada, 850 pp.
- Schwinghamer P.** (1983). Generating ecological hypothesis from biomass spectra using causal analysis: a benthic example. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **13**, 151-166.
- Schwinghamer P., B. Hargrave, D. Peer et C. M. Hawkins** (1986). Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **31**, 131-142.
- Thimel A.** (1988). Étude *in situ* du métabolisme aérobie d'une communauté benthique dans une lagune mixohaline peu profonde. *Thèse de Doctorat Université de Bordeaux I*, 160 pp.
- Thimel A. et P. J. Labourg** (1987). Recherche d'indicateurs biologiques dans les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon en vue d'une caractérisation écologique. II : Macrofaune. *J. Rech. océanogr.*, **12**, 51-54.
- Van Damme D., C. Heip et K. A. Willems** (1984). Influence of pollution on the harpacticoid copepods of two North Sea estuaries. *Hydrobiologia*, **112**, 143-160.
- Verhoeven J. T. A.** (1970). The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe, 2: Synecological classification. Structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities. *Aquat. Bot.*, **8**, 1-85.
- Warwick R. M., I. R. Joint et P. J. Radford** (1979). Secondary production of the benthos in an estuarine environment. in : *Ecological Processes in coastal environments*, R. L. Jeffries et A. J. Davy, éditeurs, Blackwell, London, 429-450.
- Wilde P. A. W. J. de, E. M. Berghuis et A. Kok** (1986). Biomass and activity of benthic fauna in the Fladen Ground (Northern North Sea). *Neth. J. Sea Res.*, **20**, 313-323.
- Witte J. IJ. et J. J. Zijlstra** (1984). The méiofauna of a tidal flat in the Western part of the Wadden Sea and its role in the benthic ecosystem. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **14**, 129-138.

