

Régulation biologique du meiobenthos d'un écosystème lagunaire par un alevinage expérimental en soles (*Solea vulgaris*)

Meiobenthos
Soles
Dynamique populations
Prédation
Aquaculture extensive

Meiobenthos
Soles
Population dynamics
Predation
Extensive aquaculture

J. Castel, P. Lasserre

Institut de Biologie Marine, Laboratoire d'Océanographie Biologique, Université de Bordeaux I, 33120 Arcachon, France.

RÉSUMÉ

Les « réservoirs à poissons » du Bassin d'Arcachon (France) sont des enclos aménagés par l'homme dans le marais lagunaire (zone humide). Ces structures d'aquaculture traditionnelle de type extensif sont comparables aux « valli » de la côte adriatique et aux « tambaks » tropicaux d'Indonésie. L'évolution annuelle du réseau trophique dans les « réservoirs à poissons » présente des phases alternées d'ordre, au printemps et à l'automne et de désordre, en été et en hiver, commandées par des perturbations naturelles et anthropiques. Les populations opportunistes de microorganismes et de méiofaune ont tendance à exacerber l'état de déséquilibre estival en provoquant, notamment, des crises dystrophiques.

Des essais d'acclimatation de soles juvéniles (*Solea vulgaris*) dans les réservoirs lagunaires d'Arcachon, ont permis d'apprécier l'influence d'une activité prédatrice et perturbatrice (bioturbation) de ces poissons plats sur le réseau trophique, en période d'équilibre (printemps, automne) et de déséquilibre (été) et de tester l'hypothèse d'une éventuelle régulation biologique du réseau trophique induite par les soles.

Le mécanisme d'interaction méiofaune - sole a été étudié dans des enclos expérimentaux ayant reçu : une sole/m² (enclos P₁) et dix soles/m² (enclos P₁₀) et comparés à des enclos témoins (pas de sole). L'action prédatrice des soles juvéniles de 20-30 mm s'exerce sélectivement sur les copépodes et entraîne une augmentation de l'abondance des autres groupes meiobenthiques pour une densité d'une sole/m². La présence de dix soles/m² tend à diminuer l'abondance des populations « opportunistes » de méiofaune et à modifier ainsi les interactions compétitives en améliorant l'hétérogénéité spatiale de l'écosystème.

En outre, dans une station située à l'extérieur des réservoirs, dans le marais lagunaire intertidal, l'émigration massive des poissons juvéniles vers l'océan, en automne (octobre-novembre), s'accompagne d'une diminution de la diversité de l'écosystème et d'une augmentation corrélative de la dominance des espèces « opportunistes » meiobenthiques. Ces résultats suggèrent également l'éventualité d'une régulation biologique de la méiofaune par la prédation.

Dans les lagunes et les marais côtiers modifiés par l'homme pour l'aquaculture extensive, un alevinage actif approprié devrait améliorer l'hétérogénéité spatiale du réseau trophique en régulant, par la prédation, la structure déséquilibrée des peuplements opportunistes de microorganismes et de méiofaune. On peut espérer ainsi une amélioration notable des rendements en espèces d'intérêt économique, dans la mesure où l'activité prédatrice (et bioturbatrice) de certaines de ces espèces s'exerce au niveau benthique ou suprabenthique, comme c'est le cas pour les poissons plats et les mugilidés.

Oceanol. Acta, 1982. Actes Symposium International sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, 243-251.

ABSTRACT

Biological regulation of meiobenthos by experimental fry stocking of soles (*Solea vulgaris*) into a lagoonal fish farm.

The " fish reservoirs " of the Arcachon Basin (France) are man-modified enclosures created in lagoonal marshes (wetlands). These structures, designed for traditional extensive aquaculture,

are comparable to "valli", situated along the Adriatic coast, and also, to tropical "tambaks" in Indonesia. In the "fish reservoirs", the annual evolution of the food web is characterized by alternate periods of order, in spring and autumn, and disorder, in summer and winter, as a result of natural and anthropic disturbances. Opportunistic populations of microorganisms and of meiofauna increase the tendency towards an unbalanced condition during summer and create, notably, dystrophic crisis.

Fry stocking trials of soles (*Solea vulgaris*) into the fish ponds have been made to estimate the influence of the predatory activity and bioturbation on the food web: 1) during the relatively stable period in spring and autumn; 2) during the unstable summer period, in view of testing the hypothesis of biological regulation of the food web by the soles.

The interacting mechanism meiofauna-sole has been studied in experimental enclosures stocked with one sole/m² (P₁ enclosure) and ten soles/m² (P₁₀ enclosure), and compared to control enclosures (no sole). Juvenile soles, measuring 20-30 mm, feed selectively on copepods; for 1 sole/m², meiofaunal abundance, outside copepods, is increased significantly. For 10 soles/m², the abundance of opportunistic populations of meiofauna decreases and this result indicates a modification in competitive interactions contributing to a better spatial heterogeneity in the ecosystem.

Moreover, in lagoonal intertidal marshes, situated outside the "fish reservoirs", massive emigration of juvenile fish, towards the ocean, occurs at the end of autumn (October-November). This emigration is paralleled with an increase in dominance shown by opportunistic meiofauna. Again, these results suggest that predation regulates meiofauna.

In lagoons and coastal marshes man-modified for extensive aquaculture, appropriate fry stocking could regulate opportunistic microorganisms and meiofauna and, therefore, could lead to a better spatial heterogeneity of the food web. A significant improvement in the yield of cultivated species could be attained since the predatory and/or perturbing activity of some of these species is acting at the benthic boundary layer.

Oceanol. Acta, 1982. Proceedings International Symposium on coastal lagoons, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, France, 8-14 september, 1981, 243-251.

INTRODUCTION

Le Bassin d'Arcachon (44°40'N, 1°10'W) recèle sur sa rive orientale des écosystèmes lagunaires remarquables, transformés en marais salants au Moyen Age, puis aménagés à la fin du XVIII^e siècle en « réservoirs à poissons » pour une aquaculture de type extensif. Ces écosystèmes d'origine anthropique sont très comparables aux « valli » de la côte adriatique italienne et plus encore aux « tambaks » ou étangs aménagés d'eau saumâtre en Indonésie (Lasserre, 1979 b); ils couvrent une surface de 1 000 ha environ. Dans ces lagunes eutrophes s'établissent deux types de peuplements:

1) Des peuplements d'espèces autochtones, d'une taille inférieure à 2 mm, qui obéissent à une dynamique non équilibrée (« opportunistes ») à taux de croissance très rapides et de type malthusien. Ces peuplements indigènes prolifèrent pendant les périodes de pleine eutrophie (printemps, été, automne) et entretiennent une hétérogénéité temporelle, génératrice de déséquilibre énergétique et de dystrophie (Castel, Lasserre, 1979 a; Lasserre *et al.*, 1976).
2) Des peuplements de prédateurs à dynamique équilibrée constitués par une majorité d'espèces immigrantes venant le plus souvent de l'océan et dont le recrutement se fait au printemps (principalement poissons mugiliformes, bars, anguilles; Amanieu, 1967; Labourg, 1976; Lasserre, 1979 a).

L'évolution annuelle du réseau trophique, dans ce type d'écosystème lagunaire, présente des phases alternées d'ordre et de désordre (Krumbein *et al.*, 1981). Dans le premier cas (période d'équilibre), au printemps et en automne, ce réseau est contrôlé par les interactions biologiques (compétition interspécifique, prédation). Dans le deuxième cas (période de déséquilibre), en été et en hiver, le réseau trophique est en partie détruit par des perturbations physiques, chimiques et biologiques (basse tempéra-

ture, dystrophie estivale, pullulement bactérien et meiofaunique).

Des essais d'acclimatation de soles juvéniles (*Solea vulgaris*) dans les réservoirs lagunaires d'Arcachon, nous ont permis d'apprécier l'influence d'une activité prédatrice et perturbatrice (bioturbation) de ces poissons plats sur le réseau trophique, en période d'équilibre (printemps, automne) et de déséquilibre (été) et de tester l'hypothèse d'une éventuelle régulation biologique du réseau trophique induite par les soles.

A cette fin, en mai 1977, une population de 4 000 soles juvéniles obtenues par ponte induite et d'un poids de 54 mg, a été introduite dans un réservoir lagunaire de 1 000 m². Cette expérience a permis de suivre l'évolution démographique de cette population (stock, biomasse, croissance, production) et d'estimer l'apport trophique nécessaire, compte tenu de la demande respiratoire des soles au cours de leur croissance (Lasserre, Lasserre, 1979).

La dynamique des peuplements meiobenthiques, dont les copépodes constituent un élément trophique essentiel pour les soles juvéniles, est étudiée en détail dans le présent travail. Une comparaison est établie entre, d'une part les surfaces de réservoirs lagunaires constituant la station « P » et abritant respectivement zéro (témoin), une et dix soles par mètre carré (enclos P₀, P₁ et P₁₀) et, d'autre part un écosystème lagunaire contigu soumis à l'influence des marées qui constitue la station « B ».

Les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon s'avèrent des modèles d'écosystèmes lagunaires très adaptés pour l'étude expérimentale des phénomènes de régulation spatio-temporelle des communautés et de leurs stratégies adaptatives. En outre, de telles recherches permettent d'envisager une amélioration sensible des rendements en aquaculture extensive par une meilleure gestion de l'alevinage tenant compte des particularités de l'écosystème lagunaire exploité.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Milieux étudiés

Les réservoirs à poissons sont peuplés d'espèces amphihalines (muges, bars, dorades, anguilles, soles). Le renouvellement partiel des eaux et l'alevinage naturel sont assurés au niveau d'écluses distribuées le long des digues (fig. 1). Suivant la situation plus ou moins continentale des enclos lagunaires, les régimes thermiques et salins peuvent être fort différents car le renouvellement des eaux n'atteint pas les réservoirs isolés. La faible profondeur du milieu (0,4 à 1,5 m) associée au confinement entraîne des variations importantes des facteurs abiotiques : salinité, température, oxygène dissous, etc. L'amplitude de ces variations est grandement atténuée dans le marais lagunaire intertidal contigu aux réservoirs.

Deux stations ont été étudiées de 1975 à 1977. La station « P » est située dans les réservoirs à poissons de Certes (Bassin d'Arcachon, région d'Audenge), la station « B » est dans l'intertidal abrité, au niveau d'un « lac de tonne ». Les « lacs de tonne » sont des retenues d'eau circulaires de 500 m² environ, aménagées pour la chasse traditionnelle dans la partie haute du marais lagunaire (haute slikke, Amanieu, 1969). Ces structures abritent, du printemps à la fin de l'automne, des populations juvéniles de poissons migrateurs saisonniers (muges, athérines, bars essentiellement). Elles jouent un rôle de « nursery ». Les stations « P » et « B » sont distantes d'une centaine de mètres (fig. 1).

La station « P » présente de fortes variations thermiques, diurnes et saisonnières (3 °C à 12 °C en hiver et 18 °C à 30 °C en été). La pluviosité n'est pas compensée par les apports marins, ce qui entraîne de faibles salinités en hiver et au printemps (13 ‰) tandis que l'évaporation en été est à l'origine de salinités élevées (jusqu'à 40 ‰).

La station « B », contiguë aux réservoirs, a fondamentalement la même structure que la station précédente. Cependant, elle présente une plus grande stabilité physico-chimique grâce aux mouvements de marée (température : 8,5-24 °C ; salinité : 15-32 ‰).

répartis sur une aire de 1 m² sont suffisants pour donner une bonne image de l'évolution des populations dominantes. Les prélèvements sont immédiatement fixés au formaldéhyde à 4 %. Après lavage à l'eau douce sur un tamis de 63 µm, les animaux sont extraits du sédiment par différence de densité selon une méthode adaptée de de Jonge et Bouwman (1977). Le liquide d'extraction utilisé est un polymère de silice colloïdale chimiquement et osmotiquement inerte (Ludox HS 40). L'échantillon est homogénéisé dans une solution de Ludox à 40 %. Après centrifugation, les organismes meiobenthiques sont récupérés dans le surnageant. L'efficacité de l'extraction dépasse toujours 95 %. Tous les taxons représentatifs sont séparés et comptés. Les copépodes, les plus abondants après les nématodes, sont déterminés jusqu'à l'espèce.

Enclos d'acclimatation

L'expérience d'acclimatation proprement dite de la population de soles juvéniles a porté sur la période du 23 mai au 20 décembre 1977.

Un enclos de 1 000 m² (enclos P₁) a été délimité dans la station « P » au moyen d'une toile grillagée tendue transversalement aux deux extrémités du réservoir à poissons délimitant une zone de 131 m de long sur 8 m de large. La profondeur moyenne de l'enclos est uniforme et comprise entre 0,4 et 0,6 m. Le sédiment vaseux est recouvert d'une épaisse couche de débris végétaux. Une population de 4 000 soles d'élevage obtenues par ponte induite (Centre Océanologique de Bretagne, CNEXO, Brest) et d'un poids de 54 mg a été introduite dans cet enclos (soit 4 soles/m² en début d'expérience, et 1 sole/m² après un mois du fait de la mortalité initiale). L'évolution de cette population a été étudiée par Lasserre et Lasserre (1979). L'expérience a été poursuivie jusqu'à la fin décembre 1977.

L'effet d'une charge plus importante (10 individus/m²) en soles juvéniles d'un poids de 100 à 200 mg a été testé dans un petit enclos de 10 m² (P₁₀) aménagé le 22 septembre dans l'enclos principal P₁ de 1 000 m².

L'évolution spatio-temporelle de la meiofaune dans les deux types d'enclos (P₁ et P₁₀) a été comparée à celle observée dans un enclos témoin de 400 m² (P₀) délimité dans le même réservoir mais n'ayant pas été aleviné.

Contenus digestifs des soles

L'estimation des stocks et de la croissance des soles introduites, d'une part (Lasserre, Lasserre, 1979), la caractérisation des contenus stomacaux, d'autre part, ont été faites simultanément. A intervalles de temps réguliers un échantillonnage d'une vingtaine d'individus a été réalisé pour une analyse des préférences alimentaires et du nombre de proies ingérées.

Les organismes meio- et macrobenthiques présents dans l'estomac et l'intestin ont été identifiés et comptés. Plusieurs indices sont utilisés pour caractériser les contenus digestifs. L'indice de fréquence d'une proie, Fp, est défini comme le rapport en pourcentage entre le nombre de poissons *n* qui ont ingéré une proie déterminée et le nombre N_i de poissons ayant ingéré une proie quelconque (Todd, 1907). On calcule ainsi un indice de fréquence pour chaque proie, ce qui permet d'avoir une idée des préférences alimentaires des poissons (Hureau, 1970). En pratique, une proie est considérée comme préférentielle si Fp > 50 %. Deux autres indices ont été utilisés : l'abondance relative (C_n) de chaque proie (pourcentage en nombre) et le coefficient de vacuité (C_v) qui est défini comme le rapport entre le nombre de contenus digestifs dépourvus de proies et le nombre de poissons examinés.

RÉSULTATS - ÉVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DU MEIOBENTHOS

Abondance de la meiofaune

Les variations mensuelles de l'abondance du meiobenthos (nombres d'individus/10 cm²) au cours de deux années de

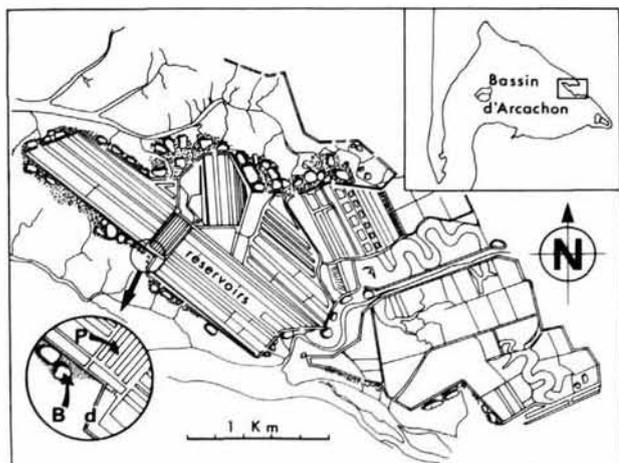


Figure 1

Carte des lagunes aménagées avec emplacement des stations : « lac de tonne » (station « B ») et « réservoirs à poissons » (station « P ») ; d = digue.

Map of the man-made lagoon enclosures with diagram of the two stations : intertidal pool (station 'B') and fish ponds (station 'P') ; d = sea embankment.

Échantillonnage du meiobenthos

Les prélèvements ont été effectués deux fois par mois à l'aide d'un carottier de 3,2 cm de diamètre enfoncé de 5 cm dans le sédiment. La taille et la représentativité de l'échantillonnage ont été déterminées pour ce type de milieu par Castel et Lasserre (1977). En pratique, quatre échantillons,

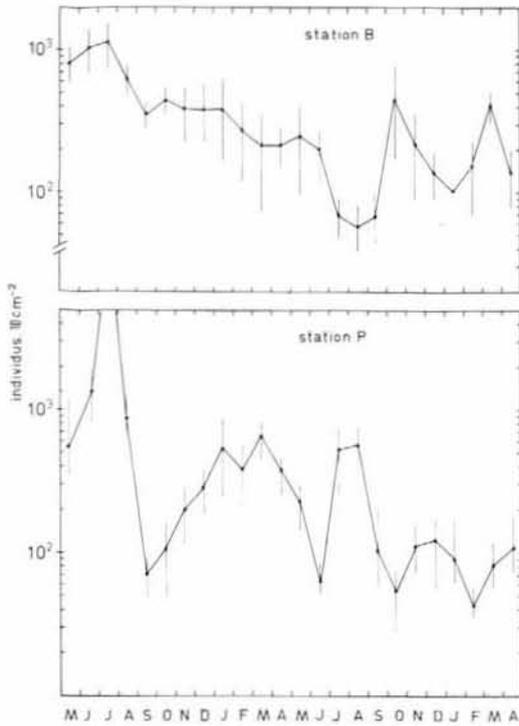


Figure 2
Variations mensuelles de l'abondance du meiobenthos dans les deux stations étudiées au cours de la période 1975-1977 (nombre d'individus/10 cm² ± erreur standard).
Monthly fluctuations in the abundance of total meiofauna in the two investigated stations during the 1975-1977 period (number of individuals/10 cm² ± standard error).

prélèvements (1975-1977) sont indiquées dans la figure 2 pour les stations « B » et « P » (avant introduction expérimentale de soles juvéniles). Les groupes les plus abondants sont les nématodes et les copépodes mais d'autres taxons comme les oligochètes, turbellariés, ostracodes et polychètes atteignent parfois des densités considérables. Dans les réservoirs (station « P ») le maximum des populations de nématodes est atteint avec 7 000 individus/10 cm² tandis que les copépodes viennent en second avec une abondance maximale de 1 000 individus/10 cm².

Globalement, l'abondance du meiobenthos est plus élevée dans la station « P » qu'à l'extérieur des réservoirs (station « B ») ; parallèlement, les variations d'abondance sont bien plus importantes dans les réservoirs que dans le marais lagunaire. Dans la station « P » on note un maximum en été. Par exemple il a dépassé 12 000 individus/10 cm² en juillet 1975 (Lasserre *et al.*, 1976). Un déclin des populations se produit d'août à octobre suivant les années et l'on observe une deuxième période d'abondance en hiver. Il semblerait que les faibles températures hivernales aient pour conséquence de favoriser certaines espèces, qui présentent alors des densités comparables à celles des espèces estivales (Castel, Lasserre, 1979 b).

Dans la station « B », les variations d'abondance ne manifestent pas de tendance très marquée. On observe toutefois une baisse des effectifs en été (août-septembre) et en hiver (janvier-février).

Structure des peuplements

Composition faunistique

L'étude de la structure des peuplements ne concerne que les copépodes meiobenthiques, groupe dominant après les nématodes et proies sélectives des alevins de soles. Le tableau 1 montre la proportion relative entre les espèces de

Tableau 1

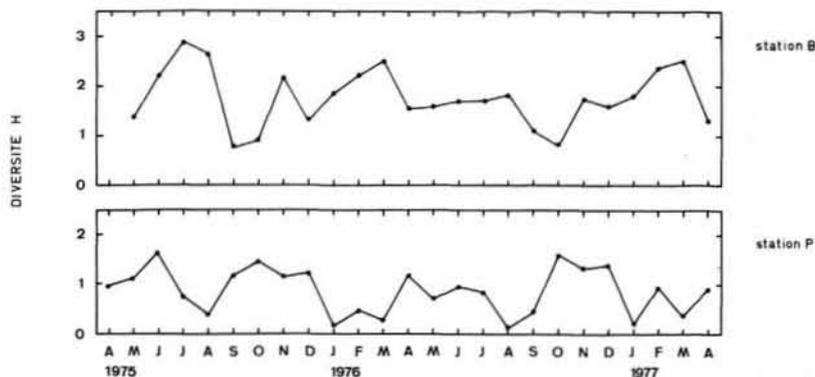
Composition spécifique et abondance relative des copépodes meiobenthiques récoltés dans la lagune intertidale (station « B ») et dans les réservoirs à poissons (station « P »).
Species composition and relative abundance (in percent) of the copepods living in the intertidal pool (station « B ») and in the fish ponds (station « P »).

Espèces	Station « B »	Station « P »
Cyclopoïdes :		
<i>Halicyclops neglectus</i> Kiefer, 1935	2,62	5,53
<i>Cyclopina gracilis</i> Claus, 1863	28,62	0,06
<i>Paracyclopina nana</i> Smirnov, 1935	1,31	32,65
Harpacticoides :		
<i>Canuella perplexa</i> T. and A. Scott, 1893	6,28	3,57
<i>Canuella furcigera</i> Sars, 1903	3,66	—
<i>Brianola stebleri</i> (Monard, 1926)	0,79	0,04
<i>Ectinosoma dentatum</i> Steuer, 1940	4,36	—
<i>Ectinosoma melaniceps</i> Boeck, 1864	2,01	0,02
<i>Halectinosoma curticorne</i> (Boeck, 1872)	2,88	—
<i>Tachidius discipes</i> Giesbrecht, 1882	1,40	—
<i>Microarthridion fallax</i> Perkins, 1956	10,30	—
<i>Harpacticus littoralis</i> Sars, 1903	0,79	0,48
<i>Tisbe</i> sp.	12,65	0,02
<i>Dactylopodia</i> sp.	0,35	—
<i>Paradactylopodia</i> sp.	0,35	—
<i>Amonardia normani</i> (Brady, 1872)	2,27	—
<i>Bulbamphiascus inermis</i> (Sewell, 1940)	16,40	—
<i>Robertgurneya erythraeus</i> (A. Scott, 1902)	1,40	—
<i>Schizopera</i> sp.	—	0,04
<i>Mesochra lilljeborgi</i> Boeck, 1864	0,17	23,25
<i>Enhydrosoma gariene</i> Gurney, 1930	0,52	0,22
<i>Enhydrosoma caeni</i> Raibaut, 1965	0,09	0,14
<i>Cletocamptus confluens</i> (Schmeil, 1894)	0,26	33,31
<i>Nannopus palustris</i> Brady, 1880	0,17	0,66
<i>Heterotaophonte strömi</i> (Baird, 1837)	0,35	0,02

Figure 3

Variations mensuelles de la diversité des copépodes meiobenthiques (indice de Shannon) au cours de la période 1975-1977.

Monthly diversity (Shannon index) of meiobenthic copepods at the two stations during the 1975-1977 period.



copépodes récoltés dans chacune des deux stations au cours de la période 1975-1977.

La station soumise aux mouvements des marées (station « B ») comporte le plus grand nombre d'espèces ($N = 25$) ce qui se traduit par une diversité moyenne ($H = 3,36$) plus élevée que dans le réservoir à poissons. La station « P », présente une richesse spécifique ($N = 15$) et une diversité moyenne ($H = 2,09$) beaucoup plus faibles.

L'analyse de la composition spécifique et des variations d'abondance des copépodes dans les réservoirs à poissons a fait l'objet de plusieurs travaux (Castel, Lasserre, 1977 ; 1979 ; 1979 b). Le peuplement établi dans ces milieux est caractérisé par un fort degré « d'opportunisme » : abondance et taux de reproduction élevés, très forte dominance, décalage des pics d'abondance entre espèces dominantes, évitant ainsi la compétition interspécifique. D'une manière générale, les successions d'espèces sont bien plus évidentes dans les réservoirs à poissons que dans le marais lagunaire exondable et les peuplements meiobenthiques colonisant les réservoirs sont appauvris par rapport aux écosystèmes de marais lagunaires dont ils sont issus en grande partie (Castel, 1980).

Diversité et évolution structurale

L'évolution mensuelle de la diversité spécifique (indice de Shannon) des copépodes meiobenthiques est indiquée figure 3. Bien que faibles dans la station « P » (H moyen = 2,09), les valeurs de l'indice de Shannon présentent des variations assez reproductibles d'une année à l'autre. Globalement, les maximums de diversité sont notés au printemps et en automne. Au contraire, dans le « lac de tonne » (station « B »), les valeurs moyennes sont plus élevées (H moyen = 3,36) et l'évolution saisonnière est différente ; les périodes de diversité maximale sont plutôt l'été et l'hiver.

Au cours des périodes climatiquement perturbées (été, hiver), l'indice de Shannon est corrélé très significativement avec la dominance, plus qu'avec la richesse spécifique, en particulier à la station « P » ; quelques espèces seulement dominant, entraînant une faible diversité (fig. 3). En automne et au printemps, lorsque les conditions climatiques sont plus homogènes, diversité et équitabilité sont à leur maximum. Dans ce dernier cas l'hétérogénéité spatiale du système est globalement améliorée (Castel, Lasserre, 1979 a). Lorsque les saisons sont bien marquées, on note au printemps une tendance vers l'équilibre des peuplements de copépodes avec une diversité maximum en mai-juin. En juillet, période d'eutrophisation intense, l'abondance des espèces dominantes est telle que le peuplement est déséquilibré, la diversité étant très faible. Après une période de restructuration en automne, les peuplements sont à nouveau déséquilibrés par la dominance des espèces les plus opportunistes en hiver (par exemple *Mesochra lilljeborgi*). Ces espèces hivernales sont différentes des espèces estivales et elles présentent des abondances comparables (Castel, Lasserre, 1979 b ; Castel, 1980).

Dans la station « B » (lac de tonne) soumise à l'alternance des marées, il n'y a pas de corrélation entre les variations de

l'indice de diversité et l'abondance des copépodes. Les espèces dominantes sont différentes (tab. 1) et elles sont généralement moins résistantes que celles des réservoirs (Castel, Lasserre, 1977). Pour cette station « B » la reproduction de la meiofaune est liée à la température ; son abondance est minimale en hiver. L'hétérogénéité spatiale est maintenue pendant une bonne partie de l'année sauf en septembre-octobre où l'on assiste à une émigration massive des poissons juvéniles vers l'océan, après avoir estivé dans les lacs de tonne. Ce phénomène, correspondant à une diminution de la prédation, paraît entraîner une perturbation des interactions biologiques et une baisse de la diversité (fig. 3).

Si, dans les réservoirs à poissons (station « P ») les interactions biologiques semblent avoir moins d'importance que les fluctuations des facteurs climatiques (Castel, Lasserre, en prép.), elles n'en jouent pas moins un rôle non négligeable, plus marqué encore dans le système lagunaire ouvert (station « B »). L'expérience d'introduction d'un prédateur sélectionné (soles) dans les réservoirs endigués permet d'apprécier l'influence des interactions biologiques dans l'écosystème « réservoir à poissons ».

MODIFICATION EXPÉRIMENTALE DE LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS MEIOBENTHIQUES

L'introduction expérimentale des soles juvéniles dans les réservoirs à poissons a permis de tester l'hypothèse d'une régulation biologique du meiobenthos par la macrofaune. Les résultats préliminaires sont donnés par Castel et Lasserre (1979 a).

Régime alimentaire des soles

Il ressort de la figure 4 que, d'une part les alevins de soles se nourrissent de meiofaune et que, d'autre part, le régime alimentaire de la sole évolue en fonction de la taille. Les variations de régime, au cours de la croissance, sont nettes.

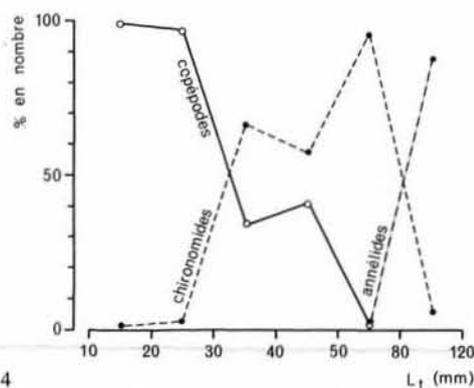


Figure 4

Régime alimentaire des soles juvéniles (*Solea vulgaris*) : pourcentage en nombre des proies principales ingérées par la sole en fonction de la taille des poissons (L_1 en mm).

Percentage composition of all gut contents of the juvenile soles (*Solea vulgaris*) in relation to the length of the fish (L_1 in mm).

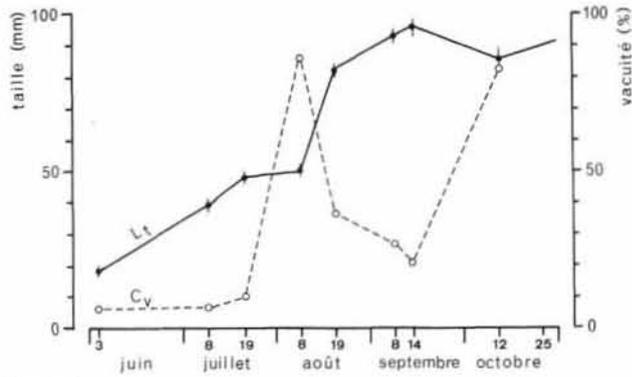


Figure 5

Croissance en longueur (L , en mm) et coefficient de vacuité (C_v) des soles juvéniles au cours de l'expérience.

Variation in the length (L , in mm) and percentage of empty stomachs of the soles (C_v) during the experiment.

Pour une taille comprise entre 10 et 30 mm, les soles se nourrissent presque exclusivement des copépodes meiofauniques colonisant l'interface eau/sédiment (*Halicyclops neglectus*, *Paracyclops nana*, *Eurytemora velox*). On remarquera que le copépode fouisseur *Cletocampus confluens*, pourtant abondant dans le milieu, n'entre jamais dans la composition du régime alimentaire des soles. Il en est de même pour les nématodes, très abondants en début d'expérience. Cette étape dure tout le mois de juin. A partir d'une taille de 30 mm, les larves de chironomides (*Chironomus salinus*) deviennent prépondérantes dans les contenus stomacaux ($C_n > 50\%$; $F_p = 71\%$). Toutefois les soles d'une classe de taille 30-50 mm ingèrent encore des copépodes ($C_n = 37\%$; $F_p = 11\%$) comme proies secondaires. Pour une taille comprise entre 50 et 80 mm (correspondant à la période fin juillet-fin août) les jeunes soles ne capturent pratiquement que des larves de chironomides ($C_n = 97\%$; $F_p > 71\%$). Enfin, les soles ayant atteint 80 mm se nourrissent préférentiellement de polychètes (notamment *Nereis diversicolor*) et d'oligochètes, les larves de chironomides constituent alors des proies secondaires.

L'évolution du coefficient de vacuité (C_v moyen = 34,6 %) est en rapport direct avec la croissance des soles (fig. 5). Deux périodes de croissance nulle ont été notées : l'une entre le 19 juillet et le 8 août, l'autre entre le 19 septembre et le 12 octobre. Parallèlement, ces périodes correspondent à une augmentation très forte du coefficient de vacuité (respectivement 86,3 et 83,3 %). Il est à remarquer que ces arrêts de croissance sont très rapidement compensés (fig. 5).

Évolution quantitative de la meiofaune dans le cas d'une prédation limitée (station P_1 : une sole/m²)

Les 4 000 soles d'élevage, d'une taille moyenne de 19 mm, ont été introduites le 23 mai dans un enclos de 1 000 m² (enclos P_1). L'évolution de cette population sera suivie en détail jusqu'en décembre 1977. On peut considérer que la densité moyenne en soles était de 1-2 individus/m² répartis dans l'enclos de 1 000 m², après un mois d'acclimatation, la mortalité naturelle initiale ayant été estimée à 50 % par Lasserre et Lasserre (1979) ; elle est presque nulle ensuite. L'abondance totale du meiobenthos (fig. 6) est toujours plus élevée dans l'enclos de prédation (P_1) que dans le témoin (P_0). Cependant, si l'on compare les abondances des seuls copépodes, proies sélectionnées par les jeunes soles de 10 à 30 mm, aucune différence n'est mise en évidence entre l'enclos expérimental (P_1) et l'enclos témoin (P_0) pendant la période juin-juillet (fig. 6). En revanche, l'abondance des copépodes dans l'enclos P_1 augmente du 25 juillet au 25 octobre (alors que la sole ne s'en nourrit plus) de même que celle des autres groupes meiofauniques (nématodes, oligochètes).

Il est intéressant de noter qu'au printemps (mai-juin)

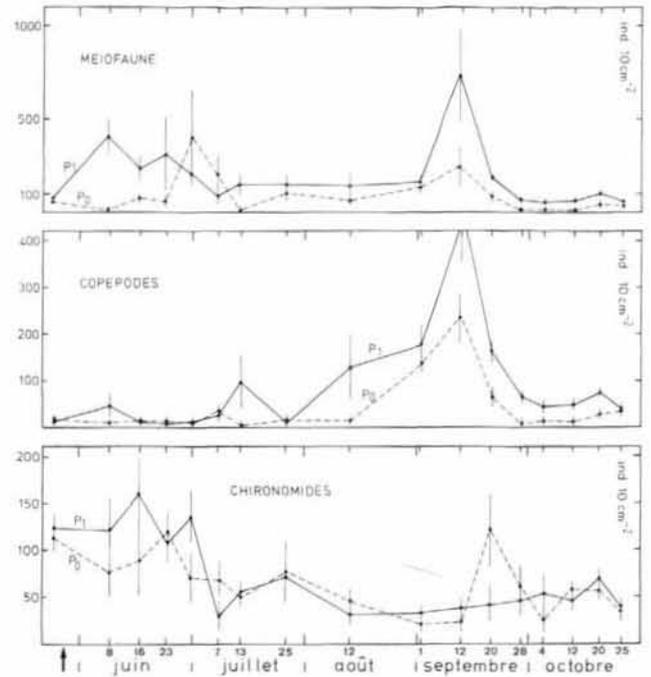


Figure 6

Fluctuations d'abondance du meiobenthos, des copépodes et des larves de chironomides au cours de l'expérience d'acclimatation des soles (1 ind./m²). P_0 : enclos témoin (tirets), P_1 : enclos d'acclimatation (trait continu). La flèche indique la date d'introduction des soles juvéniles dans l'enclos P_1 .

Variations in abundance of the total meiofauna, the copepods and the chironomid larvae during the experiment of sole acclimation (1 ind./m²). P_0 : control enclosure (broken line), P_1 : acclimation enclosure (solid line). The introduction of soles in the enclosure P_1 is indicated (arrow).

l'abondance du meiobenthos est significativement plus élevée dans l'enclos P_1 contenant les soles. En revanche, l'abondance des copépodes n'a pas varié (fig. 6). On peut interpréter ce phénomène comme l'indication d'une prédation sélective exercée par les soles sur quelques espèces de copépodes.

En automne, l'abondance de la meiofaune totale et des copépodes est accrue très significativement dans l'enclos expérimental (P_1) par rapport au témoin (P_0). Remarquons ici que le régime alimentaire des soles qui ont atteint une taille de 80 millimètres a changé radicalement ; les proies sélectionnées sont alors composées d'Annélides et de larves de chironomides. L'abondance des larves de chironomides n'est jamais modifiée par la présence de soles (fig. 6).

En conclusion, il nous est permis d'avancer l'hypothèse que l'introduction d'une population de soles dans une lagune aménagée entraîne une accélération du « turn over » des peuplements meiobenthiques. La perturbation mécanique du sédiment produite par l'activité fouisseuse des soles favorise le développement d'espèces meiobenthiques et bactériennes à taux de renouvellement rapide. Par ailleurs, nous avons montré (Castel, Lasserre, 1979 a) que la structure des peuplements meiobenthiques dans le réservoir lagunaire ayant reçu les soles n'était pas modifiée avant la fin du printemps (fin juin). Pendant tout le mois de juillet la diversité est plus élevée dans l'enclos soumis à la prédation (P_1) que dans l'enclos témoin (P_0). Au mois d'août, la situation s'inverse ; durant cette période estivale on a relevé une moyenne de température élevée (25 °C) assortie d'une forte consommation d'oxygène benthique (Lasserre *et al.*, 1976). Les espèces meiobenthiques les moins résistantes sont éliminées et la diversité est alors moins importante dans l'enclos expérimental (P_1) que dans le témoin (P_0). En automne (septembre-octobre) la diversité de la meiofaune est à nouveau plus élevée dans l'enclos expérimental.

Tableau 2

Fluctuations de la meiofaune totale, des copépodes et des larves de chironomides dans les enclos P₀, P₁ et P₁₀.
 Mean number of total meiofauna, copepods and chironomid larvae in enclosures P₀, P₁ and P₁₀.

	P ₀ (enclos témoin)	P ₁ (1 sole/m ²)	P ₁₀ (10 soles/m ²)
28 septembre 1977			
Meiofaune totale	9,2 ± 4,4	77,1 ± 28,3	78,1 ± 23,2
Copépodes	3,1 ± 2,2	63,5 ± 9,9	26,8 ± 10,4
Larves de Chironomides	61,9 ± 21,2	46,7 ± 12,6	49,8 ± 17,7
4 octobre 1977			
Meiofaune totale	14,5 ± 10,1	53,1 ± 34,3	19,9 ± 13,0
Copépodes	16,1 ± 6,7	44,9 ± 17,4	10,7 ± 5,1
Larves de Chironomides	26,0 ± 10,0	56,0 ± 21,6	35,2 ± 11,3
12 octobre 1977			
Meiofaune totale	11,2 ± 1,8	58,3 ± 32,8	18,7 ± 3,4
Copépodes	10,8 ± 3,1	49,0 ± 19,3	7,7 ± 2,3
Larves de Chironomides	59,6 ± 19,7	39,0 ± 11,3	46,7 ± 15,9
19 octobre 1977			
Meiofaune totale	48,6 ± 37,8	96,8 ± 17,1	46,8 ± 21,4
Copépodes	27,6 ± 14,3	76,5 ± 6,9	33,6 ± 15,3
Larves de Chironomides	58,1 ± 21,6	69,6 ± 20,5	37,5 ± 16,8
25 octobre 1977			
Meiofaune totale	31,5 ± 11,6	53,0 ± 25,2	32,4 ± 13,2
Copépodes	33,9 ± 8,4	37,5 ± 13	10,7 ± 3,5
Larves de Chironomides	36,0 ± 13,2	40,5 ± 18,1	32,2 ± 12,3

Évolution quantitative de la meiofaune dans le cas d'une prédation intensive (station P₁₀ : dix soles/m²)

Dans ce type d'expérience, un lot de 100 soles (taille 25-30 mm ; poids 100-200 mg) maintenues au laboratoire, a été introduit le 22 septembre dans un enclos lagunaire (P₁₀) de 10 m² construit dans l'enclos principal (P₁). La mortalité pour ce lot de soles est pratiquement nulle dans la période étudiée (22 septembre-25 octobre). Le régime alimentaire des soles, au cours de cette période est composé principalement de copépodes, les larves de chironomides n'étant que des proies secondaires.

Les résultats présentés dans le tableau 2 montrent que la prédation dans l'enclos P₁₀ est suffisante pour diminuer significativement l'abondance des copépodes, ce qui n'était pas le cas dans l'enclos contenant 1 sole/m². L'abondance des autres groupes meiofauniques est également diminuée par rapport à celle notée dans l'enclos P₁. Même en fin d'expérience (fin octobre), l'abondance des larves de chironomides, proies préférentielles des soles d'une taille supérieure à 50 mm, ne présente pas de différence significative entre les trois types d'enclos.

L'indice de Shannon (tableau 3) indique une tendance au maintien de la diversité des copépodes dans l'enclos P₁₀ soumis à la prédation intensive des soles alors que cette même diversité tend à décroître dans l'enclos P₁. La diversité dans l'enclos P₁₀ est légèrement supérieure à celle de l'enclos témoin P₀. Il faut remarquer toutefois que le

nombre des espèces de copépodes est réduit (N = 4) et que l'information tirée d'un indice de diversité ne doit pas être surestimée.

Cette stabilité de la diversité (vérifiée également par la richesse spécifique) est due surtout à un maintien de l'équitabilité consécutif à la diminution de l'abondance des espèces dominantes résultant de la prédation exercée par les soles.

L'action déséquilibrante pour l'écosystème des espèces meiobenthiques les plus opportunistes peut donc être régulée par une prédation, si celle-ci est suffisamment intensive et sélective.

DISCUSSION

Dans les milieux côtiers instables (estuaires, lagunes, zones humides littorales) les communautés sont, pour une large part, « physiquement contrôlées » par des événements climatiques à caractère catastrophique (crises dystrophiques estivales, hivers rigoureux) qui contrôlent alors directement l'ensemble de la distribution et de l'abondance des espèces (Sanders, 1969 ; Paine, 1974). Les taux de mortalité parfois très élevés, observés dans les écosystèmes lagunaires exploités par l'homme sont le résultat très général d'effets immédiats ou chroniques du stress (osmotique, thermique etc., Lasserre, 1976 b ; Vernberg, 1975). Dans ces conditions, le déséquilibre de l'écosystème est favorisé par le

Tableau 3

Diversité des copépodes meiobenthiques (indice de Shannon) dans les enclos P₀, P₁ et P₁₀.
 Diversity (Shannon index) of the meiobenthic copepods in the enclosures P₀, P₁ and P₁₀.

Dates	P ₀ (enclos témoin)	P ₁ (1 sole/m ²)	P ₁₀ (10 soles/m ²)
28 septembre 1977	0,92	1,25	1,23
4 octobre 1977	0,95	1,13	1,20
12 octobre 1977	0,85	0,56	0,88
19 octobre 1977	1,08	1,05	1,14
25 octobre 1977	1,02	0,43	1,24

développement rapide d'espèces de petite taille (microflore, microfaune, meiofaune, macrofaune détritivore) spécifiquement adaptées et qui tendent à désorganiser le réseau trophique (Lasserre, 1977 ; 1976 a ; 1980 ; Lasserre *et al.*, 1976).

La meiofaune littorale a des temps de renouvellement généralement plus courts que ceux de la macrofaune (Fenchel, 1969). Dans les écosystèmes estuariens et lagunaires, des densités très élevées en meiobenthos ont été observées (Tietjen, 1969 ; Gerlach, 1971 ; Lasserre *et al.*, 1976). La meiofaune, dans ces conditions, entretient une hétérogénéité temporelle dont les effets en période estivale sont spectaculaires : consommation d'oxygène *in situ* excessive ne pouvant plus être compensée par la photosynthèse suivie d'une période d'anoxie.

Des interactions compétitives entre meiobenthos et macrofaune peuvent alors apparaître (Lasserre, 1977 ; Marshall, 1970). Une telle compétition est décrite en détail dans le cas des poissons mugilidés élevés dans les « réservoirs à poissons » lagunaires du Bassin d'Arcachon (Lasserre *et al.*, 1976).

L'introduction expérimentale de soles dans ces mêmes « réservoirs à poissons » du Bassin d'Arcachon nous a permis de constater un fait important : l'activité perturbatrice sur le sédiment (activité fousseuse) et la prédation exercée par ces poissons plats juvéniles modifient la structure des peuplements de meiofaune.

1) La présence d'une sole/m² dans l'enclos lagunaire d'acclimatation (P₁) favorise le développement d'espèces meiobenthiques à fort taux de renouvellement (« opportunistes ») assorti d'un déséquilibre énergétique du réseau trophique.

2) La présence de dix soles/m² tend à diminuer l'abondance des populations opportunistes et à modifier ainsi les interactions compétitives et améliorer l'hétérogénéité spatiale.

Dans la station « B » (lac de tonne) située à l'extérieur des réservoirs dans le marais lagunaire, en fin d'automne, l'émigration massive vers l'océan de poissons juvéniles venus estiver dès le printemps s'accompagne d'une diminution de la diversité de la meiofaune et d'une augmentation rapide de la dominance des espèces les plus opportunistes, indiquant l'éventualité d'une régulation biologique de la meiofaune par la prédation exercée par ces poissons.

Un autre exemple de régulation des communautés meiobenthiques par la macrofaune est décrit par Bell et Coull (1978). Ces auteurs montrent que l'introduction d'une population de crevette (*Palaemonetes pugio*) dans des bassins de 7 m² maintenus au laboratoire et reconstituant un écosystème de marais (Caroline du Sud, États-Unis), entraîne une diminution de l'abondance de la meiofaune qui s'exerce sur tous les groupes dominants (nématodes, oligo-

chètes, polychètes) par rapport au bassin témoin. La diversité spécifique, en revanche, n'est pas modifiée. Les auteurs concluent à une régulation biologique de la meiofaune par la macrofaune dans l'écosystème de marais étudié. Bell (1980) arrive à la même conclusion en étudiant des enclos expérimentaux *in situ* disposés dans un marais maritime. L'exclusion de toute macrofaune dans les enclos expérimentaux entraîne une augmentation significative de tous les groupes meiobenthiques.

Les différences observées avec notre expérience d'introduction de soles sont notables. En effet, la présence de soles de 20-30 mm dans l'enclos s'accompagne d'une augmentation de l'abondance de la meiofaune, excepté les copépodes ; ces derniers sont en effet contrôlés par l'activité prédatrice sélective des soles. On montre en outre qu'une régulation de la dynamique des peuplements meiobenthiques améliore l'équilibre interspécifique chez les copépodes quand la prédation est suffisante (10 soles/m²). Les variations de l'abondance globale de la meiofaune après l'introduction de soles sont à relier avec l'activité fousseuse de celle-ci. Le même phénomène est observé dans le cas d'introduction expérimentale de mollusques lamellibranches (Castel, Lasserre, en prép.).

Ce type d'interaction macrofaune-meiofaune existe dans d'autres milieux. Plusieurs auteurs ont montré que les modifications du sédiment par l'activité bioturbatrice de la macrofaune affectent la structure des peuplements meiobenthiques (Lee *et al.*, 1977 ; Bell *et al.*, 1978 ; Thistle, 1978 ; Eckman, 1979 ; Fleeger *et al.*, 1982).

Les exploitations traditionnelles en enclos lagunaires (réservoirs, valli, etc...) tendent à exacerber, par le confinement du milieu, l'hétérogénéité temporelle et la tendance dystrophique de l'écosystème. L'introduction contrôlée de petite macrofaune, de stades juvéniles de poissons, de crustacés sélectionnés devrait augmenter l'hétérogénéité spatiale du milieu et améliorer l'équilibre du réseau trophique lagunaire en atténuant l'hétérogénéité temporelle de l'écosystème.

Remerciements

Ce travail a bénéficié d'aides du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) et du Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO ; programme Ecotron). Nous remercions la Société Civile d'Exploitation du Domaine de Certes qui nous a permis d'effectuer des recherches dans leurs « réservoirs à poissons ». Nous remercions également les collègues et étudiants de la Station Biologique d'Arcachon pour leur aide durant l'expérimentation et M. Amanieu et G. Lasserre (Université de Montpellier) pour leurs commentaires.

RÉFÉRENCES

- Amanieu M., 1967. Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon, *Vie Milieu*, **18**, 2-B, 381-446.
- Amanieu M., 1969. Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées de la région d'Arcachon, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **19**, 455-557.
- Bell S. S., 1980. Meiofauna-macrofauna interaction in a high salt marsh habitat, *Ecol. Monogr.*, **50**, 487-505.
- Bell S. S., Coull B. C., 1978. Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna, *Oecologia (Berl.)*, **35**, 141-148.
- Bell S. S., Watzin M. C., Coull B. C., 1978. Biogenic structure and its effect on the spatial heterogeneity of meiofauna in a salt marsh, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **35**, 99-107.
- Castel J., 1980. Description des peuplements de copépodes meiobenthiques dans un système lagunaire du Bassin d'Arcachon. Utilisation de modèles de distribution d'abondances, *Cah. Biol. Mar.*, **21**, 73-89.
- Castel J., Lasserre P., 1977. Colonisation et distribution spatiale des copépodes dans des lagunes semi-artificielles, in : *Biology of benthic organisms*, edited by B. F. Keegan, P. O. Ceidigh and P. J. S. Boaden, Pergamon Press, Oxford — New York, 129-146.
- Castel J., Lasserre P., 1979 a. Modifications de l'équilibre démographique de la meiofaune dans les lagunes aménagées de Certes, *Publ. Sci. Tech. CNEXO, Actes Colloq.*, **7**, 575-590.
- Castel J., Lasserre P., 1979 b. Opportunistic copepods in temperate lagoons of Arcachon Bay : differential distribution and temporal heterogeneity, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **9**, 357-368.
- Castel J., Lasserre P., en préparation. Interactions biologiques, structure et dynamique du meiobenthos dans les écosystèmes lagunaires.
- Eckman J. E., 1979. Small-scale patterns and processes in a soft-substrate intertidal community, *J. Mar. Res.*, **37**, 437-457.

- Fenchel T.**, 1969. The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated Protozoa, *Ophelia*, **6**, 1-182.
- Fleeger J. W., Whipple S. A., Cook L. L.**, 1982. Field manipulation of tidal flushing, light exposure and natant macrofauna in a Louisiana salt marsh: effect on the meiofauna, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **56**, 87-100.
- Kerlach S.A.**, 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities, *Oecologia (Berl.)*, **6**, 176-190.
- Hureau J. C.**, 1970. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae), *Bull. Inst. Oceanogr., Monaco*, **68**, 1391, 244 p.
- Jonge V. N. de, Bouwman L. A.**, 1977. A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using the colloidal silica Ludox - TM, *Mar. Biol.*, **42**, 143-148.
- Krumbein W., Lasserre P., Jansson B. O., Nixon S. W.**, 1981. Biological processes and ecology, in: Coastal lagoon research, present and future, edited by P. Lasserre and H. Postma, *Unesco Tech. Pap. Mar. Sci.*, **32**, 53-79.
- 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.
- Lasserre G., Lasserre P.**, 1979. Croissance, production et demande d'énergie d'une population de soles (*Solea vulgaris*) introduite dans une lagune aménagée de Certes, *Publ. Sci. Tech. CNEXO, Actes Colloq.*, **7**, 689-712.
- Lasserre P.**, 1976 a. Metabolic activities of benthic microfauna and meiofauna, in: *The benthic boundary layer*, edited by I.N. McCave, Plenum Press, New York, NATO Sci. Conf., Les Arcs, 1974, 95-142.
- Lasserre P.**, 1976 b. Osmoregulatory responses to estuarine conditions: chronic osmotic stress and competition, in: *Estuarine processes, vol. 1: uses, stresses and adaptation to the estuary*, edited by M.L. Wiley, Academic Press, New York - London, 395-413.
- Lasserre P.**, 1977. Aspects de l'adaptation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherches écophysiologicals sur la meiofaune et les poissons mugilidés, *Thèse Doct. État, Univ. Bordeaux I*.
- Lasserre P.**, 1979 a. Programme coordonné Ecotron sur le site d'Arcachon (Aquitaine, France): contrôle de la production biologique marine dans un écosystème lagunaire aménagé (réservoirs à poissons). Bilan, synthèse et perspectives, *Publ. Sci. Tech. CNEXO, Actes Colloq.*, **7**, 463-502.
- Lasserre P.**, 1979 b. Les lagunes côtières: des écosystèmes refuges, des foyers de culture, des cibles d'expansion économique, *Nature et Ressources. Bulletin du programme sur l'homme et la biosphère (MAB) de l'Unesco*, **15**, 4, 2-21.
- Lasserre P.**, 1980. Energetic role of meiofauna and epifaunal deposit-feeders in increasing level of microbial activity in estuarine ecosystems, at the water sediment interface, in: Biogéochimie de la matière organique à l'interface eau-sédiment marin, *Actes Colloq. Inter. CNRS*, **293**, 309-318.
- Lasserre P., Renaud-Mornant J., Castel J.**, 1976. Metabolic activities of meiofaunal communities in semi enclosed lagoon. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish, *Proc. 10th Europ. Symp. Mar. Biol.*, vol. 2, edited by G. Persoone and E. Jaspers, Universa Press, Wetteren, 393-414.
- Lee J. J., Tietjen J. H., Mastropaolo C., Rubin H.**, 1977. Food quality and the heterogeneous spatial distribution of meiofauna, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **30**, 272-282.
- Marshall M.**, 1970. Food transfert through the lower trophic levels of the benthic environment, in: *Marine food chain*, edited by J.H. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh, 52-66.
- Paine R. T.**, 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator, *Oecologia (Berl.)*, **15**, 93-120.
- Sanders H. L.**, 1969. Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis, *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 71-80.
- Thistle D.**, 1978. Harpacticoid dispersion patterns: implications for deep-sea diversity maintenance, *J. Mar. Res.*, **36**, 377-397.
- Tietjen J. H.**, 1969. The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries, *Oecologia (Berl.)*, **2**, 251-291.
- Todd R. A.**, 1907. Second report on the food of fishes. I. 1904-1905, *Rep. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **2**, 1, 49 p.
- Vernberg F. J.**, 1975. *Physiological ecology of estuarine organisms*, University of South Carolina Press, Columbia, 397 p.

