



**HAL**  
open science

# PREMIÈRES DONNÉES ÉCOLOGIQUES SUR LES NÉMATODES LIBRES MARINS D'UNE STATION DE VASE CÔTIÈRE DE BANYULS

Guy Boucher

► **To cite this version:**

Guy Boucher. PREMIÈRES DONNÉES ÉCOLOGIQUES SUR LES NÉMATODES LIBRES MARINS D'UNE STATION DE VASE CÔTIÈRE DE BANYULS. *Vie et Milieu*, 1973, XXIII, pp.69 - 100. hal-02982002

**HAL Id: hal-02982002**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02982002>**

Submitted on 28 Oct 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# PREMIÈRES DONNÉES ÉCOLOGIQUES SUR LES NÉMATODES LIBRES MARINS D'UNE STATION DE VASE CÔTIÈRE DE BANYULS

par Guy BOUCHER

*Laboratoire de Zoologie (Vers), associé au C.N.R.S.  
Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*

## SOMMAIRE

Les Nématodes libres marins d'une station de vase terrigène côtière en baie de Banyuls-sur-Mer, par 35 mètres de profondeur, ont été récoltés à l'automne et au printemps. L'analyse faunistique a été réalisée par la méthode des dominances, par l'indice de Sanders et par l'indice de diversité. Elle a permis d'aborder les variations saisonnières des principales familles ainsi que de préciser l'unité du peuplement. L'observation de la morphologie fine de la capsule a facilité la compréhension de l'éthologie alimentaire des espèces dominantes et, par conséquent, l'analyse des rapports trophiques, au sein de la population étudiée.

Les recherches d'écologie quantitative amorcées par BOUGIS (1946-1950) en baie de Banyuls-sur-Mer ont ouvert une voie fructueuse dans l'analyse de la production de la méiofaune des fonds sublittoraux vaseux.

Ce n'est que récemment que les auteurs se sont attachés à définir les contingents faunistiques des différentes vases.

En baie de Banyuls, SOYER (1968-1970) a établi des communautés de Copépodes Harpacticoïdes bien individualisées. En baie de Villefranche-sur-mer, SCHUURMANS STEKHOVEN, dès 1950, a proposé des listes faunistiques de Nématodes de différents types de sédiment. Actuellement VITIELLO (1969-1970) termine l'étude des Néma-

todes des vases profondes du Golfe du Lion et de la région de Marseille. En mer du Nord, WARWICK et BUCHANAN (1970) ont défini la structure de peuplements de Nématodes des vases sublittorales de la côte du Northumberland.

Les investigations faunistiques en milieu sublittoral restent, malgré tout, fort limitées. J'ai donc entrepris une analyse de faunistique d'un peuplement de Nématodes, prélevé dans une station de vase terrigène côtière en baie de Banyuls-sur-Mer. Le recensement de la population a permis la description d'espèces nouvelles; BOUCHER (1970-1972). L'analyse de la structure fine de la capsule buccale, en vue latérale et apicale, sur des animaux vivants ou fixés, effectuée parallèlement à celle des contenus stomacaux, a facilité la compréhension de l'éthologie alimentaire des espèces dominantes. La comparaison des résultats obtenus, en automne et au printemps, a permis de préciser la structure trophique du peuplement étudié.

## I. — TECHNIQUE D'ÉTUDE

### 1. *Prélèvements.*

Les prélèvements ont été effectués en plongée autonome par 35 mètres de profondeur, afin de connaître très précisément les conditions de milieu. L'analyse qualitative a été menée sur des volumes de sédiment prélevés dans des bocaux, sur environ 10 cm de hauteur, à deux périodes de l'année : automne (novembre 1969) et printemps (mai 1970) sur la station de vase côtière 19 de GUILLE et SOYER (1968) en baie de Banyuls-sur-mer.

### 2. *Tri.*

Le sédiment prélevé, a été préfiltré sur une soie de 40  $\mu$  à grande eau, afin d'éliminer la plus grosse partie des particules fines. Un deuxième lavage plus précis a été effectué sur un tamis de granulométrie de 88  $\mu$ . Le surnageant de la fraction retenue a été placé dans des boîtes de Pétri à fond quadrillé. La faune de Nématodes a été triée sur le vivant à la loupe binoculaire (grossissement moyen) jusqu'à obtenir, pour chaque saison, trois échantillons de cent à cent cinquante individus. SANDERS (1968) montre qu'un lot de 300 individus prélevés au hasard dans une population suffit à avoir une bonne évaluation de la diversité.

### 3. *Fixation.*

La méthode qui a donné les meilleurs résultats est celle préconisée par GOODEY (1957) et employée couramment par INGLIS. Elle consiste

en une extension à chaud des Nématodes afin d'éviter l'enroulement des spécimens, préjudiciable à une observation correcte. Le corps du Nématode doit pouvoir rouler entre lame et lamelle. Cette méthode donne de bons résultats en général, cependant elle ne semble pas convenir aux Desmodoridae qui restent enroulés. Les animaux ainsi préparés sont conservés dans le fixateur T.A.F. (formol 40 % 7 ml; triéthanolamine 2 ml; eau de mer filtrée 91 ml). Le triéthanolamine a pour but de neutraliser l'acide formique libre et par ses propriétés hygroscopiques, il empêche les spécimens de se dessécher s'ils restent longtemps dans le fixateur. L'aspect des Nématodes, ainsi fixés, est très comparable à celui des animaux vivants.

#### 4. Montage et conservation.

Le montage à la glycérine (après traitement par la méthode glycérol-éthanol donne les meilleurs résultats car il évite toute déformation des structures par une dessiccation progressive) consiste à transférer les animaux dans une salière contenant 0,5 ml d'une solution : alcool à 96 % 20 ml; glycérol 1 ml; eau distillée 79 ml. Celle-ci est placée dans une enceinte contenant un dixième de son volume d'alcool à 96 %, pendant douze heures, à une température de 35 à 40 °C. Le récipient où l'eau s'est évaporée est alors rempli avec une solution de glycérol 5 ml; éthanol 96 % 95 ml, puis placé au dessiccateur à 40 °C jusqu'à évaporation de l'éthanol (3 heures).

Les Nématodes ainsi traités sont étudiés dans la glycérine pure sous une lamelle libre dont les côtés sont supportés par deux cales de papier optique d'une épaisseur légèrement supérieure à celle du corps. La consistance de la glycérine permet d'orienter le corps sans écrasement.

L'étude de la région antérieure du Nématode, en vue apicale, est capitale pour la compréhension des relations de symétrie et de la disposition des pièces buccales et soies sensorielles. La méthode préconisée par CHABAUD semble plus pratique que les méthodes mises au point par BASIR (1949), et ANDERSON (1958). La région antérieure du Nématode est placée à la périphérie d'une goutte de glycérine déposée sur une lamelle. La tête est coupée transversalement à l'aide d'un fragment de lame à rasoir monté sur mandrin. Le corps de l'animal est transféré immédiatement sur une deuxième lame grâce à une aiguille montée. Ce protocole évite de transférer la tête difficile à manipuler étant donné sa taille très petite. La tête coupée est alors amenée au centre de la goutte de glycérine. Deux petites bandes de papier optique, imbibées préalablement de glycérine, sont disposées sur les côtés de la goutte. La lamelle est alors placée délicatement en évitant les courants violents. La tête, baignant dans un film de glycérine, peut alors être orientée, déplacée selon le meilleur angle sans aucune déformation. La viscosité de la glycérine est favorable au maintien de l'orientation alors que le lactophénol, plus fluide, convient moins bien. Les lames sont lutées au vernis à ongles et conservées à plat.

A chacune d'elles un numéro a été attribué pour constituer une collection au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris).

## II. — CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU ÉTUDIÉ

Devant les difficultés systématiques prévisibles et la nécessité de mener de front l'étude des différents groupes de la méiofaune, l'analyse des Nématodes libres marins nécessitait le choix d'une zone de prélèvement déjà bien connue, où la méiofaune était partiellement étudiée et où la diversité spécifique ne semblait pas trop élevée. C'est pourquoi, notre choix s'est porté sur les vases terrigènes côtières de la baie de Banyuls-sur-mer. Cette zone avait en effet le double avantage d'avoir été étudiée par BOUGIS (1946-1950) quantitativement, d'être étudiée par SOYER (1968-1970) quantitativement et qualitativement sur le deuxième groupe dominant de la méiofaune (Copépodes Harpacticoïdes), mais surtout de présenter un indice de diversité spécifique particulièrement faible, conditions essentielles pour débiter raisonnablement une étude des Nématodes libres marins.

### 1. Définition.

Cette communauté de substrat meuble, a été individualisée dans la région de Marseille par PÈRES et PICARD (1958), en tant que communauté des vases molles à sédimentation rapide par opposition à une communauté des vases gluantes à sédimentation plus lente. En Atlantique, elle correspond aux communautés à *Amphiura filiformis* et aux fonds à Turritelles que l'on retrouve en Manche dans la Great West Bay, Poole Bay, Teignmouth; GLEMAREC (1969).

### 2. Localisation.

A Banyuls, l'aire occupée par ces vases côtières est localisée entre le cap Béar et le cap l'Abeille sur des fonds compris entre 30 et 50 mètres. Elle présente une forme triangulaire dont le grand axe est orienté nord-sud. Le point de prélèvement retenu est la station 19 de GUILLE et SOYER (1968), choisie pour sa proximité avec le point de prélèvement de BOUGIS (1946), mais aussi pour son accessibilité en plongée autonome. Cette station est située au large du cap l'Abeille, par 35 mètres de profondeur, en avant d'un plateau coralligène.

### 3. Données sédimentologiques et faunistiques.

Le substrat est particulièrement envasé avec une proportion de 55 % de poudres et 93 % de particules d'un diamètre inférieur à 100  $\mu$ . Les éléments sont très bien classés et la fraction grossière, entre 200 et 2 000  $\mu$ , est négligeable; GUILLE et SOYER (1968) - SOYER (1970).

Selon ces auteurs les différentes fractions granulométriques sont constituées de la manière suivante :

TABLEAU I  
*Caractéristiques granulométriques du sédiment*

Taille en mm	Graviers 2	2-1	1 - 0,5	0,5 - 0,2	0,2 - 0,1	0,1 - 0,004	Poudres 0,004	Médiane
%	0,13	0,47	0,64	1,16	3,09	39,81	54,70	40

Cette zone est caractérisée par une sédimentation intense favorable au dépôt rapide de particules fines. En effet, le matériel grossier, arraché au Cap Béar, est entraîné vers le sud et, en baie de Banyuls, s'établit un courant de retour de direction inverse qui heurte le Cap l'Abeille. Le sédiment semble pouvoir être affecté par la houle des tempêtes d'hiver par remise en suspension des particules fines. L'oxygénation du sédiment varie suivant la saison en fonction de la position de la thermocline. Les variations thermiques sont en effet sensibles jusqu'à 50 mètres de profondeur dans la région. En automne, la thermocline est une véritable barrière pour l'oxygène et le sédiment est fortement réduit. Au printemps, la thermocline disparaît et permet à l'oxygène d'arriver au niveau du fond plus facilement. Le sédiment est un milieu réduit et seule la couche superficielle (le premier centimètre) a la possibilité de contenir de l'oxygène. La couche sous-jacente, bien que totalement dépourvue d'oxygène, possède un pouvoir oxydant non négligeable grâce à la présence de sulfates, phosphates et nitrates.

Un grand nombre de coquilles de Turritelles mortes sont présentes dans le sédiment ainsi que des fibres de Posidonies qui s'accumulent dans cette région à la fin de l'automne. La plongée sur ces fonds, montre un sédiment très mou, peuplé de ci - de là par des *Alcyonium palmatum*, des *Phallusia*, mais surtout caractérisé par une densité assez exceptionnelle de terriers (Callianasses) et tumuli divers qui laissent préjuger de la compétition entre la macrofaune et la méiofaune. L'action mécanique de la macrofaune entraînerait une hétérogénéité dans la structure du sédiment. Ce phénomène pourrait expliquer l'effet mosaïque observé dans la répartition de la méiofaune.

Les prélèvements de macrofaune montrent une prédominance des Annélides (86,4 %) où *Scoloplos armiger* représente 31 %; GUILLE (1969). En méiofaune, elle est définie par SOYER comme faisant partie de la communauté à *Robertsonia knoxi* typique (Harpacticôide) car la dominance de cette espèce atteint 33 % à la station 19.

Ce milieu est aussi caractérisé par sa grande richesse en Diatomées benthiques; BOUGIS (1946a) signale 5 à 10.10<sup>8</sup> Diatomées au mètre carré pour la tranche superficielle de 1 cm dans les fonds de 30 mètres de la baie de Banyuls en mai et août (*Pleurosigma*, *Navicula pennata*, *Diploneis*). Ces Diatomées ne vivent pas uniquement à la surface du sédiment et les couches les plus profondes peuvent être peuplées (MEADOWS et ANDERSON, 1968). Elles sont plus abondantes pendant le printemps et l'été que pendant les autres saisons (MARE, 1942; ALEEM, 1950).

### III. — COMPOSITION GLOBALE DE LA POPULATION DE NÉMATODES

#### a) LISTE FAUNISTIQUE.

L'analyse faunistique de la population de Nématodes a été effectuée selon trois méthodes : les dominances, l'indice de Sanders, l'indice de diversité.

#### 1. *Dominance* (1).

Les espèces identifiées ont été classées dans le tableau II selon leur dominance générale moyenne, leur dominance partielle saisonnière de l'automne et du printemps. Quinze espèces sont dites dominantes car leur *dominance générale moyenne* est supérieure à 1 %. Elles occupent 90 % du peuplement alors que les 30 premières espèces recensées représentent 96,70 % de la population.

Deux espèces à forte dominance correspondent à 47,2 % du peuplement soit *Sabatiera proabyssalis* n. sp. 25,7 % et *Dorylaimopsis mediterraneus* 21,5 %. Un groupe de treize espèces, dont la dominance générale moyenne est comprise entre 6,4 % et 1,1 %, complète ensuite le peuplement. Parmi celles-ci, nous trouvons les espèces *Sabatiera granulosa* n. sp. 6,42 %, *Theristus* sp. 5,72 % et *Sphaerolaimus dispar* 5,58 % suivies de *Desmodora pontica* 4,74 %, *Parironus bicuspis* n. sp. 3,49 %, *Paramesacanthion catellus* n. sp. 3,21 %, *Rhabdodemia mediterranea* n. sp. 2,51 %, *Axonolaimus arcuatus* 2,23 % et *Sphaerolaimus macrocirculus* 2,09 %. La deuxième partie de ce groupe, est constituée de *Hypodontolaimus ponticus* 1,95 %, *Theristus* aff. *tenuispiculum*, 1,95 % *Polygastrophora attenuata* 1,81 % et *Paramonhystera pilosa* n. sp. 1,11 %. Viennent ensuite sept espèces représentées par plus de deux individus : espèce X (non identifiée, la fixation faisant éclater les individus de cette espèce en rendant la détermination impossible) 0,97 %, *Sabatiera hilarula* 0,83 %, *Longicyatholaimus complexus*

(1) *Dominance* : rapport entre le nombre d'individus de l'espèce considérée  $n$  et le nombre total  $N$  d'individus déterminés, multiplié par cent.  $d = n \times 100/N$ .

TABLEAU II  
Liste faunistique

ESPECES	Total			Automne		Printemps		Type buccal Wieser
	N	Domin. génér.	Cumulative	n <sup>1</sup>	Domin. partiel.	n <sup>2</sup>	Domin. partiel.	
1. <i>Sabatiera proabyssalis</i> n. sp.	184	25,69	25,69	98	25,19	86	26,29	1 B
2. <i>Dorylaimopsis mediterraneus</i> De Zio, 1968	154	21,50	47,19	87	22,36	67	20,48	1 B
3. <i>Sabatiera granulosa</i> Vitiello et Boucher, 1970	46	6,42	53,61	23	5,91	23	7,03	1 B
4. <i>Theristus</i> sp. 1 (non déterminable)	41	5,72	59,33	27	6,94	14	4,28	1 B
5. <i>Sphaerolaimus dispar</i> Filipjev, 1918	40	5,58	64,94	26	6,68	14	4,28	2 B
6. <i>Desmodora pontica</i> Filipjev, 1922	34	4,74	69,65	17	4,37	17	5,19	2 A
7. <i>Parironus bicuspidis</i> n. sp.	25	3,49	73,14	14	3,59	11	3,36	2 B
8. <i>Paramesacanthion catellus</i> n. sp.	23	3,21	76,35	18	4,62	5	1,52	2 B
9. <i>Rhabdodemia mediterranea</i> n. sp.	18	2,51	78,86	17	4,37	1	0,30	2 B
10. <i>Axonolaimus arcuatus</i> Stekhoven, 1950	16	2,23	81,09	5	1,28	11	3,36	1 B
11. <i>Sphaerolaimus macrotricus</i> Filipjev, 1918	15	2,09	83,18	4	1,02	11	3,36	2 B
12. <i>Hypodontolaimus ponticus</i> Filipjev, 1922	14	1,95	85,13	8	2,05	6	1,83	2 A
13. <i>Theristus aff. tenuispiculum</i> Ditlevsen, 1919	14	1,95	87,08	6	1,54	8	2,44	1 B
14. <i>Polygastrophora attenuata</i> De Man, 1922	13	1,81	88,89	3	0,77	10	3,05	2 B
15. <i>Paramonhystra pilosa</i> n. sp.	8	1,11	90,00	6	1,54	2	0,61	1 B
16. Espèce X (non déterminable)	7	0,97	90,97	4	1,02	3	0,91	2 A
17. <i>Sabatiera hilarula</i> De Man, 1922	6	0,83	91,80	4	1,02	2	0,61	1 B
18. <i>Longicyatholaimus complexus</i> Warwick, 1971	6	0,83	92,63	0	0	6	1,83	2 A
19. <i>Halichoanilaimus filicauda</i> Filipjev, 1918	4	0,55	93,18	2	0,51	2	0,61	2 B
20. <i>Endolaimus helica</i> Boucher, 1971	4	0,55	93,73	0	0	4	1,22	2 A
21. <i>Quadricoma trigentatres</i> Timm, 1970	3	0,41	94,14	2	0,51	1	0,30	1 A
22. <i>Terschellingia longicauda</i> De Man, 1907	3	0,41	94,55	0	0	3	0,91	1 B
23. <i>Desmodorella</i> sp. 157 AB-719 AB	2	0,27	94,81	1	0,25	1	0,30	2 A
24. <i>Epacanthion</i> sp. 322AB-625AB	2	0,27	95,08	1	0,25	1 juv.	0,30	2 B
25. <i>Enoplidae</i> 321AB-535AB	2	0,27	95,35	1 juv.	0,25	1 juv.	0,30	2 B
26. <i>Croconema aff. longiseta</i> Stekhoven, 1950	2	0,27	95,62	2	0,51	0	0	2 A
27. <i>Euchromadora</i> sp.1 26AB-27AB	2	0,27	95,89	2	0,51	0	0	2 A
28. <i>Adeuchromadora megamphida</i> Boucher et De Bovée, 1971	2	0,27	96,16	2	0,51	0	0	2 A
29. <i>Viscosia</i> sp.1 341AB-358AB	2	0,27	96,43	2	0,51	0	0	2 B
30. 591AB-724AB	2	0,27	96,70	0	0	2 juv.	0,61	1 A
31. 534AB-788AB	2	0,27	96,97	0	0	2	0,61	2 A
32. <i>Halalaimus</i> sp. 579-718AB	2	0,27	97,24	0	0	2 juv.	0,61	1 A
33. <i>Viscosia</i> sp.2 151AB	1	0,13	97,37	1	0,25	0	0	2 B
34. <i>Halalaimus</i> sp. 13AB	1	0,13	97,50	1	0,25	0	0	1 A
35. <i>Halalaimus</i> sp. 204AB	1	0,13	97,63	1	0,25	0	0	1 A
36. <i>Halaimus</i> sp. 334AB	1	0,13	97,76	1 juv.	0,25	0	0	1 A
37. <i>Thalassolaimus</i> sp.1 362AB	1	0,13	97,89	1	0,25	0	0	1 A
38. <i>Oxystomatina</i> sp. 331AB	1	0,13	98,02	1	0,25	0	0	1 A
39. <i>Xyalinae</i> 249AB	1	0,13	98,15	1	0,25	0	0	1 B
40. <i>Siphonolaimus banyulensis</i> n. sp. 493AB	1	0,13	98,28	0	0	1	0,30	2 A
41. <i>Euchromadora</i> sp.2 677AB	1	0,13	98,41	0	0	1	0,30	2 A
42. 592 AB	1	0,13	98,54	0	0	1 juv.	0,30	1 A
43. 506 AB	1	0,13	98,67	0	0	1	0,30	1 A
44. <i>Khugea</i> sp. 474AB	1	0,13	98,80	0	0	1	0,30	1 A
45. <i>Thalassolaimus</i> sp. 464AB	1	0,13	98,93	0	0	1	0,30	1 A
46. <i>Paralinhomoeus</i> sp. 463AB	1	0,13	99,06	0	0	1	0,30	1 B
47. <i>Anticoma</i> sp. 425AB	1	0,13	99,19	0	0	1 juv.	0,30	1 A
48. <i>Oncholaimus</i> sp. 412AB	1	0,13	99,32	0	0	1 juv.	0,30	2 B
49. 728 AB	1	0,13	99,45	0	0	1	0,30	1 B
50. 714 AB	1	0,13	99,58	0	0	1	0,30	1 A
TOTAL	716	99,58	99,58	389	-	327	-	-



0,83 %, *Halichoanolaimus filicauda* 0,55 %, *Endolaimus helica* (2) 0,55 %, *Quadricoma trigentatres* 0,41 % et *Terschellingia longicauda* 0,41 %.

## 2. Indice biologique de Sanders.

Cette méthode utilisée par Sanders, consiste à affecter les dix premières espèces classées par ordre de dominance partielle saisonnière dans chaque prélèvement d'un coefficient tel que la première espèce obtienne 10 et la dernière un. La somme des coefficients attribués à chaque espèce permet de les reclasser de manière différente en tenant compte de l'homogénéité des prélèvements. L'inconvénient de ce procédé est de faire apparaître des espèces présentes une seule fois avec une dominance forte, alors que des espèces régulièrement présentes avec une faible dominance ne sont pas prises en considération.

TABLEAU III  
Indice de Sanders

Indice biologique de SANDERS	IBT	Automne IB	Printemps IB	Variation
1. <i>Sabatiera proabyssalis</i>	59	29	30	0
2. <i>Dorylaimopsis mediterraneus</i>	52	25	27	0
3. <i>Sphaerolaimus dispar</i>	33	19	14	-
4. <i>Sabatiera granulosa</i>	31	15	16	0
5. <i>Theristus sp.</i>	30	18	12	-
6. <i>Desmodora pontica</i>	23	11	12	0
7. <i>Parironus bicuspis</i>	22	12	10	0
8. <i>Paramesacanthion catellus</i>	14	13	1	-
9. <i>Rhabdodemania mediterranea</i>	13	13	0	-
10. <i>Hypodontolaimus ponticus</i>	13	7	6	0
11. <i>Theristus aff. tenuispiculum</i>	12	6	6	0
12. <i>Axonolaimus arcuatus</i>	12	2	10	
13. <i>Sphaerolaimus macrocirculus</i>	8	0	8	
14. <i>Polygastrophora attenuata</i>	8	0	8	
15. <i>Longicyatholaimus complexus</i>	4	0	4	
16. <i>Paramonhystra pilosa</i>	4	4	0	

Le classement des espèces (tableau III) est extrêmement voisin dans notre étude, de celui obtenu par les dominances, ce qui rend compte de la très grande homogénéité des 6 prélèvements. Ce classement a cependant l'avantage de souligner les variations spécifiques saisonnières. C'est ainsi que certaines espèces demeurent stables entre les saisons étudiées : *Sabatiera proabyssalis*, *Dory-*

(2) L'espèce signalée sous ce nom est, en fait, *Pomponema multipapillatum* (Filipjev, 1922).

*laimopsis mediterraneus*, *Sabatiera granulosa*, *Desmodora pontica*, *Parironus bicuspis*, *Hypodontolaimus ponticus*, *Theristus tenuispiculum*. D'autres espèces subissent des variations importantes selon la saison. Les espèces *Paramonhystera pilosa*, *Paramesacanthion catellus*, *Rhabdodemia mediterranea*, diminuent ou disparaissent au printemps et sont remplacées par *Axonolaimus arcuatus*, *Polygastrophora attenuata*, *Longicyatholaimus complexus*. L'espèce *Sphaerolaimus macrocirculus* remplace partiellement *Sphaerolaimus dispar*.

### 3. Indice de diversité.

L'indice de diversité, a été calculé selon la formule de CORBETI et WILLIAM (1943).

$$S = \text{Log}(1 + N) / \alpha$$

$\alpha$  indice de diversité  
 N nombre d'individus  
 S nombre d'espèces

Cet indice rend compte de la très faible diversité avec une valeur de 12,24.

Les indices de diversité saisonniers sont cependant encore plus faibles et assez peu différents ( $\alpha = 8,61$  en automne et  $\alpha = 11,54$  au printemps). Ces résultats mettent en évidence une relative hétérogénéité saisonnière du peuplement de Nématodes ( $\alpha$  total supérieur à  $\alpha$  saisonnier). L'indice de diversité automnal, particulièrement faible, est la conséquence d'une sédimentation intense à cette période qui rend le milieu instable et permet l'épanouissement d'un nombre plus limité d'espèces. Cependant, le stock d'espèces dominantes reste très constant en proportion et en nombre. Comme le note SOYER (1970), les vases côtières possèdent une composition faunistique particulièrement stable car elles constituent un biotope homogène. L'auteur trouve, pour les Harpacticoides de la communauté parallèle à *Robertsonia knoxi*, la valeur très voisine de 12,0.

### b) VARIATION DES PRINCIPALES FAMILLES ENTRE L'AUTOMNE ET LE PRINTEMPS.

Les 50 espèces répertoriées appartiennent à 19 familles dont les 13 plus importantes représentent 95,5 % du peuplement en automne et 92,3 % au printemps (voir les figures 1 et 2).

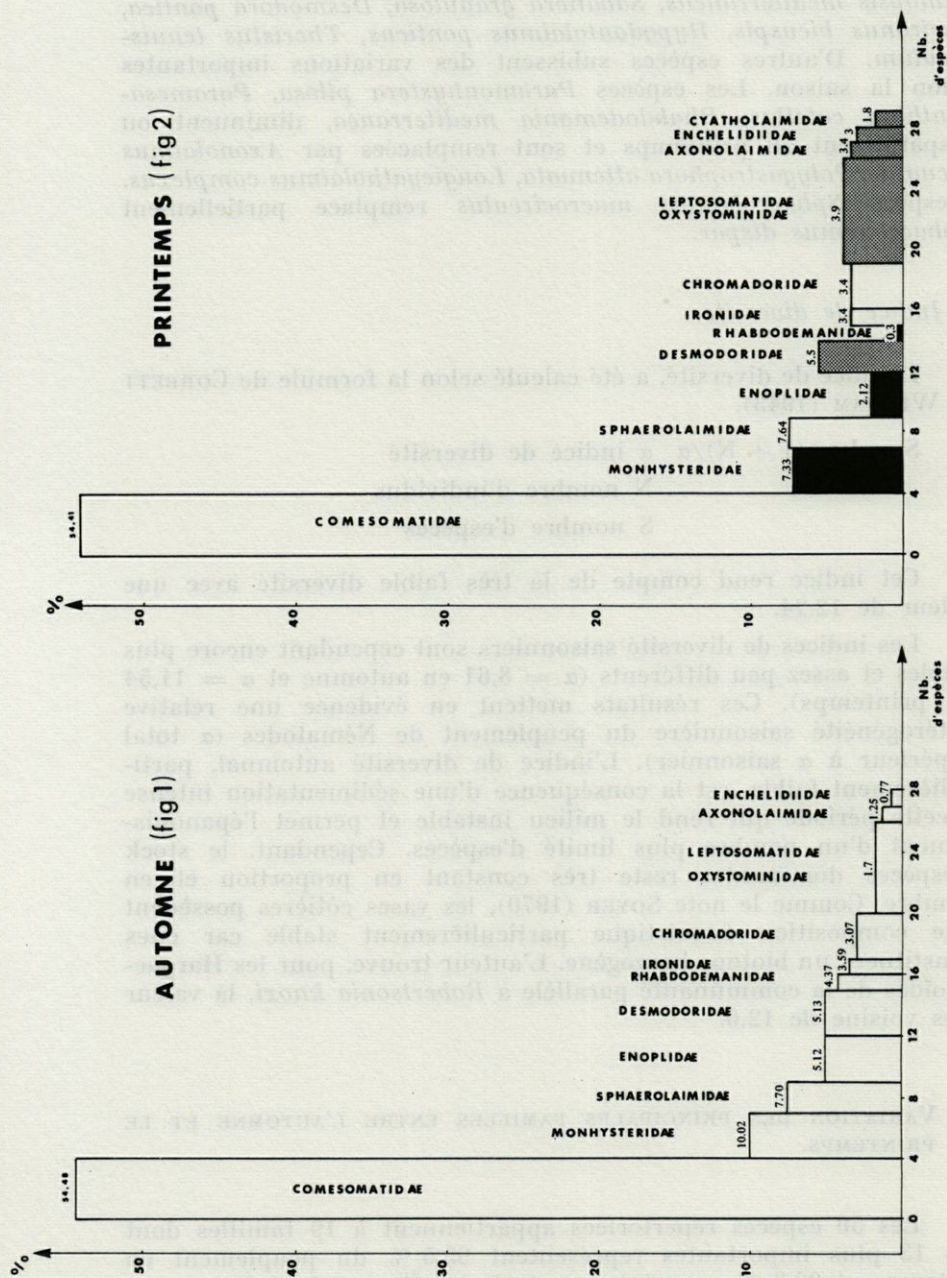


Fig. 1 et 2. — Principales familles de Nématodes de la vase terrigène côtière en automne et au printemps.

La famille des Comesomatidae occupe à elle seule 54,4 % du peuplement et reste remarquablement stable suivant la saison. Elle comporte les trois espèces de *Sabatiera* et *Dorylaimopsis mediterraneus*. Les Monhysteridae sont la deuxième famille dominante avec 10 % de la faune en automne et 7,3 % au printemps. Le genre *Theristus* constitue à lui seul 7,67 % du total (8,48 % en automne et 6,72 % au printemps) avec deux espèces. Les Sphaerolaimidae, très stables (7,67 %), sont représentés par deux espèces qui semblent en équilibre. *Sphaerolaimus dispar* domine toujours mais semble s'effacer devant *S. macrocirculus* au printemps. Les Desmodoridae constituent de 5,13 % à 5,5 % de la population avec trois espèces dont *Desmodora pontica* seule constituée 4,74 %. Les Enoplidae, avec trois espèces, occupent 3,75 %. Leur nombre diminue au printemps (5,1 à 2,1 %) de même que celui des Rhabdodemaniidae qui disparaissent presque complètement à cette saison (4,3 à 0,3 %). Les Ironidae (3,4 % à 3,6 %) et les Chromadoridae restent stables (3,1 à 3,4 %). Les Axonolaimidae, avec une seule espèce, augmentent fortement au printemps de 1,3 à 3,4 %, de même que les Enchelidiidae (0,8 à 3 %). Fait remarquable, la famille des Cyatholaimidae apparaît au printemps avec 1,8 %. Les Leptosomatidae et les Oxystomatidae passent de 1,7 % à 3,9 % à cette saison.

Ce peuplement est donc caractérisé par treize familles importantes parmi lesquelles la famille des Comesomatidae est très fortement dominante, comme dans la plupart des biotopes vaseux. Il faut noter l'importance de deux petites familles assez rarement rencontrées : les Rhabdodemaniidae et les Ironidae. Enfin, la quasi absence des Oncholaimidae est une caractéristique très importante de cette population.

#### IV. — UNITÉ DU PEUPLEMENT

Le rapprochement des différentes espèces de Nématodes trouvées dans les prélèvements de vase terrigène côtière permet de remarquer quelques constantes dans la composition faunistique de milieux comparables.

— A Banyuls, la dominance générale moyenne nous permet de distinguer les trois premières espèces : *Sabatiera proabyssalis* n. sp.; *Dorylaimopsis mediterraneus* de Zio 1968; *Sabatiera granulosa* n. sp. (L'indice biologique de Sanders classe comme troisième espèce *Sphaerolaimus dispar* Filipjev 1918, caractéristique de la plupart des biotopes vaseux réduits).

La comparaison avec les travaux antérieurs met en évidence des communautés parallèles décrites dans des régions différentes.

— En rade de Villefranche-sur-mer, à une profondeur de 80 m au large de la pointe de la Gravinette, dans une boue grise, SCHUURMANS STEKHOVEN (1950), fournit une liste faunistique (indice de diversité = 15,9) très comparable à celle obtenue à Banyuls, caractérisée par *Dorylaimopsis mediterraneus* 20,3 %; *Sabatiera abyssalis* Filipjev 1918, 9,6 %; *Sabatiera hilarula*, De Man 1922 8,5 %; *Hypodontolaimus ponticus* Filipjev, 7 %; *Sphaerolaimus dispar* 4,6 %. Ce milieu se signale donc par des espèces dominantes très voisines. Les dominances y sont moins prononcées et certaines espèces ne sont pas représentées : *Rhabdodemanina mediterranea*, *Parironus bicuspis*, *Paramesacanthion catellus*... Cependant, le manque de rigueur dans les déterminations de ce précurseur et l'absence totale de renseignements d'ordre écologique rendent difficile une comparaison.

— En Mer du Nord et Ecosse, sur Fladen et Loch Nevis, McINTYRE (1961) signale la dominance de *Dorylaimopsis punctatus* Ditlevsen et de *Sabatiera cupida* Bresslau et Schuurmans Stekhoven dans les vases littorales.

— En Mer du Nord (Northumberland), plus récemment, WARWICK et BUCHANAN (1970) définissent une communauté (indice de diversité = 15,3) dans une vase côtière de caractéristique granulométrique voisine. Les espèces dominantes sont : *Dorylaimopsis punctatus* Ditlevsen 15,9 %; *Leptolaimus elegans* Schuurmans Stekhoven et de Coninck 13,9 %; *Sabatiera cupida* Bresslau et Schuurmans Stekhoven 12,9 %; *Sabatiera ornata* Ditlevsen 9,2 %; (*Leptolaimus elegans*, espèce de très petite taille, serait caractéristique des vases sublittorales bien qu'elle n'ait pas été trouvée par McINTYRE).

La comparaison de ces quatre études permet de mettre en évidence une unité du peuplement par la présence d'un certain nombre de genres caractéristiques représentés par des espèces différentes selon les mers mais associées aux vases sublittorales.

Pour *Sabatiera*, les prélèvements de vase côtière sublittorale contiennent au moins trois espèces différentes dont *S. hilarula*.

En Méditerranée, je trouve *S. proabyssalis* n. sp. et *S. granulosa* n. sp. à Banyuls, de même, VITIELLO les signale à Marseille dans les vases terrigènes côtières. La situation est cependant moins claire pour Villefranche du fait des déterminations douteuses de SCHUURMANS-STEKHOVEN et peut-être de FILIPJEV pour *Sabatiera abyssalis*.

En Mer du Nord et Nord Atlantique, ces espèces sont remplacées par *S. cupida* et *S. ornata*, WARWICK et BUCHANAN *op. cit.*

McINTYRE *op. cit.* signale *S. cupida* en Mer du Nord et Ecosse ainsi que WIESER (1960a) à la Buzzard Bay (U.S.A.).

Sur les côtes du Chili, WIESER (1959) décrit *S. granifer*, *S. falcifera*, *S. furcillata*.

*Sabatiera hilarula* est présente dans toutes les localités étudiées avec une dominance variable selon la proportion de particules fines; WIESER (1962).

Le genre *Dorylaimopsis* est la plupart du temps recensé avec une forte dominance. En Méditerranée il est typiquement représenté par *D. mediterraneus* (Bari, Villefranche, Marseille, Banyuls), en Mer du Nord par *D. punctatus* (Northumberland, Fladen, Loch-Nevis) et la côte atlantique des Etats-Unis par *D. metatypicus* (Buzzard Bay).

Le genre *Paramesacanthion* présente des phénomènes de vicariance extrêmement intéressants, cependant encore difficiles à analyser. En Méditerranée, je décris *P. catellus* n. sp. à Banyuls, SCHUURMANS STEKHOVEN signale *P. tricuspis* à Villefranche et VITIELLO (communication personnelle) trouve *P. tricuspis*, *P. catellus*, ainsi qu'une troisième espèce de *Paramesacanthion* en cours de description. En Mer du Nord, WARWICK (1970) signale deux espèces nouvelles : *P. hirsutus* et *P. marei* dans les vases côtières sublittorales.

Le genre *Axonolaimus* est représenté en Méditerranée par *A. arcuatus*, en Mer Noire par *A. setosus* et *A. ponticus*, en Mer du Nord et Atlantique par *A. spinosus*.

Le genre *Parironus* que nous signalons pour la première fois en Méditerranée avec *P. bicuspis* n. sp. est retrouvé sur les côtes du Chili par WIESER (1959) avec *P. bipartitus*.

Le genre *Longicyatholaimus* est caractérisé par plusieurs espèces dans les vases sublittorales, mais il semble que *Longicyatholaimus complexus* Warwick 1971 soit présent, aussi bien dans la vase côtière de Mer du Nord, que dans celle de Marseille ou de Banyuls en Méditerranée.

Cette étude faunistique nous montre donc qu'un peuplement de Nématodes est caractéristique d'un milieu et qu'il reste stable dans le temps malgré quelques variations spécifiques. Bien que les travaux sur des milieux comparables soient encore peu nombreux, ils mettent déjà en évidence des communautés parallèles caractérisées par des assemblages d'espèces voisines.

Nos résultats illustrent la notion de communauté chez les Nématodes et s'insèrent donc dans le cadre des recherches antérieures qui ont établi cette notion pour d'autres groupes de la méiofaune.

## V. — ÉTHOLOGIE ALIMENTAIRE DES ESPÈCES DOMINANTES

Partant de l'hypothèse qu'à une morphologie buccale donnée correspond un type d'alimentation, WIESER (1953) a défini une classification éthologique des Nématodes à partir de quatre types buccaux.

WIESER et KANWISHER (1961), puis TEAL et WIESER (1966) ont confirmé la validité de ces subdivisions par des mesures de métabolisme.

J'ai tenté de suivre cette classification en observant parallèlement la structure fine des capsules buccales et les contenus intestinaux des espèces dominantes de la population.

### 1. COMESOMATIDAE. Type 1 B.

Cette famille fortement dominante dans le milieu (54,4 %) semble présenter une éthologie alimentaire originale.

#### *Sabatiera*.

##### *Observations.*

Les trois espèces de *Sabatiera* recensées montrent une grande similitude morphologique de leur capsule buccale. Celle-ci a une forme de petite coupe, peu profonde, armée d'une très petite dent pharyngienne. Les lèvres, sont légèrement mobiles mais ne présentent pas de renforcement cuticulaire marqué. L'observation à la loupe binoculaire du sédiment fraîchement prélevé, montre que ces espèces vivent préférentiellement dans les agrégats organiques. Particulièrement chez *Sabatiera proabyssalis*, l'observation des contenus intestinaux dévoile la présence de petites particules organiques d'origine végétale mais aussi des bactéries, notamment des bactéries pourprées détectées par le fait qu'elles deviennent rouges à la lumière alors qu'elles restent incolores à l'obscurité.

##### *Discussion.*

Les études de métabolisme de WIESER et KANWISHER (1961) donnent un taux de respiration de l'ordre de  $605 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{g/h}$ , intermédiaire entre celui des lécheurs de films et celui des avaleurs

de dépôts non sélectionnés. Cette valeur correspondrait donc à l'ingestion des agrégats organiques présents en très grande quantité dans le sédiment. D'après RILEY (1963), ces agrégats seraient des matrices amorphes contenant des substances organiques et inorganiques sur lesquelles se développent des bactéries. Dans la colonne d'eau, la quantité d'agrégat augmente avec la profondeur près du fond et les carottes de sédiment présentent une fine couche de matériel flocculant, brun, facilement remis en suspension, différent de la vase noire par la texture.

La contradiction apparente au principe d'exclusion de GAUSE (1934), due à la présence de trois espèces de *Sabatiera* dans le milieu, correspond au fait que ces espèces n'occupent pas la même strate dans le sédiment. Bien qu'elle occupent la même niche écologique, leur habitat n'est pas exactement le même, c'est-à-dire qu'un autre facteur que la nourriture interviendrait dans la répartition.

#### *Dorylaimopsis mediterraneus.*

##### *Observations.*

L'analyse fine de la morphologie buccale en vue apicale de *Dorylaimopsis mediterraneus* permet de lever le doute existant quant au fonctionnement des pièces buccales (BOUCHER, 1972).

Les trois lèvres, capables de s'écarter en triangle, permettent la succion des particules organiques contenues dans les agrégats et l'absorption des organismes qui leur sont associés (entre autre les bactéries pourprées comme chez *Sabatiera*). Ces agrégats doivent être considérés comme des milieux enrichis, intermédiaires entre les particules organiques sédimentées et les films pelliculaires. A côté de ces éléments non calibrés sont ingérées certaines espèces de bactéries se développant préférentiellement sur ce support.

Les substances dissoutes contenues dans les agrégats pourraient aussi constituer une source nutritive. Les élevages de *D. mediterraneus* montrent, en effet, une survie beaucoup plus longue dans un milieu peptoné additionné de streptomycine (pour éviter le développement bactérien) que dans de l'eau de mer filtrée.

##### *Discussion.*

Deux espèces très voisines, *Dorylaimopsis punctatus* Ditlevsen, 1919 et *Dorylaimopsis metatypicus* Chitwood, 1936 sont considérées, l'une comme carnivore par DITLEVSEN (1919) et SCHUURMANS STEKHOVEN (1950), l'autre comme avaleur de dépôts non sélectifs



par WIESER (1953), puis comme suceur d'épistrate par WIESER (1960a). Ces espèces ne lèchent certainement pas les films à la surface des grains de sable comme le note WIESER car elles sont très abondantes dans ce milieu où les particules fines dominent et par conséquent où les films sont plus rares. D'ailleurs CHIA et WARWICK (1969), montrent la possibilité d'assimilation du glucose chez *D. punctatus*, espèce très voisine de *D. mediterraneus* et vivant dans un milieu comparable.

Les Comesomatidae seraient des mangeurs d'agrégats particulaires et des organismes qui leur sont associés. Leur régime alimentaire est inféodé aux composants de ces agrégats sans être particulièrement sélectif.

## 2. MONHYSTERIDAE. Type 1 B.

### *Observations.*

Les représentants de cette famille sont dotés d'une capsule buccale en forme de coupe non cuticularisée, typique du groupe des mangeurs de dépôts non sélectifs. L'étude du contenu intestinal montre la présence, chez *Theristus* sp. 1, de nombreuses Diatomées (*Navicula* et *Gyrosigma*). La taille de celles-ci est souvent nettement supérieure au diamètre apparent de la capsule buccale, ce qui laisse préjuger des fortes possibilités d'extension des lèvres. Chez un individu dont la capsule buccale mesure 10  $\mu$  de diamètre, il est possible de rencontrer des *Navicula* d'un diamètre de 24  $\mu$  et longues de 97  $\mu$ , et des *Gyrosigma* d'un diamètre de 15  $\mu$  et longues de 220  $\mu$ . Ces Diatomées sont le plus souvent intactes, concentrées près de l'anus et semblent être difficilement digérables. Des fragments de végétaux divers (fibres de Posidonies) accompagnés de grains de sable témoignent d'un régime peu sélectif avec cependant une préférence pour les Diatomées. Les fortes densités de Diatomées contenues dans le sédiment n'impliquent pas d'ailleurs un choix.

*Theristus tenuispiculum* et *Paramonhystra pilosa* ne semblent pas se nourrir de Diatomées mais de morceaux de Posidonies et de particules organiques, régulièrement observés dans les contenus intestinaux.

### *Discussion.*

De nombreux auteurs ont aussi signalé l'ingestion de Diatomées chez les Monhysteridae : COBB (1893) chez *Monhystra diplops*, SCHNEIDER (1906) chez *Monhystra dubia*, COBB (1930)

chez *Monhystera naviculivora*. BUETCHLI (1874) observe des Diatomées et des Eugléniens chez *Theristus setosus*. CHITWOOD et MURPHY (1964) notent l'assimilation de bactéries par les Monhysteridae et HOPPER et MEYERS (1966) élèvent *Monhystera parelagantula*, avec des moisissures. TIETJEN (1967) observe sur *M. filicaudata* l'ingestion de petits morceaux de détrit. Cette espèce accepte en culture des Dinoflagellés et des bactéries.

Le régime des Monhysteridae est donc l'un des mieux établi grâce à une mise en évidence facile des Diatomées. L'abondance de celles-ci dans le milieu (MARE 1942; BOUGIS 1946a) offre à ces espèces une source de nourriture importante.

### 3. SPHAEROLAIMIDAE ET HALICHOANOLAIMIDAE.

#### *Sphaerolaimidae* : Type 2 B.

##### *Observations.*

Les deux espèces de Sphaerolaimidae rencontrées sont nettement différentes par la structure fine de leur capsule buccale et par leur contenus intestinaux.

*Sphaerolaimus dispar* possède trois grosses meules dans le fond de la capsule buccale susceptibles de broyer les aliments ingérés. Le contenu intestinal des adultes est constitué de particules écrasées. Chez les juvéniles, il semble que le système de broyage soit moins efficace ou même différent car le tube digestif peut contenir des Diatomées entières (diamètre =  $25 \mu$   $\times$  longueur =  $72 \mu$ ) et des spores d'origine végétale. Le régime serait donc végétarien, chez le juvénile, mais le fait qu'il puisse devenir carnivore chez l'adulte par l'amélioration de l'efficacité du système de broyage n'a pu être démontré, chez cette espèce, par l'observation du contenu intestinal.

*Sphaerolaimus macrocirculus* ne possède pas de meules comparables mais une sorte de lame triangulaire dans le fond de la cavité buccale dont le mécanisme est difficile à interpréter. Le régime, tout en restant à dominante carnivore, est probablement différent puisque les systèmes de broyage ne sont pas identiques; les deux espèces n'occupent pas la même niche écologique.

##### *Discussion.*

Cette famille est connue pour son mode de nutrition carnivore typique (2 B). SCHUURMANS STEKHOVEN (1929-1950) signale la présence de spicules de petits Nématodes dans l'intestin (appartenant

au genre *Theristus* et *Axonolaimus*) de même que VITIELLO (1970). TEAL et WIESER mesurent un métabolisme extrêmement bas, de l'ordre de 240 à 405 mm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>/g/h. Ces espèces, vivant dans les milieux réduits, riches en hydrogène sulfuré, il semblerait logique qu'elles vivent assez profondément dans le sédiment où l'oxygène manque. L'étude de la répartition verticale montre au contraire un préférendum vers deux à trois centimètres. Ce faible métabolisme pourrait être une caractéristique fondamentale du mode de nutrition.

#### *Halichoanolaimidae*. Type 2 B.

##### *Observations.*

La partie médiane de la capsule buccale est armée de nombreuses dents apparemment capables de dilacérer les proies par leur forme en aiguille. Ces dents, situées entre la partie prostomiale et la partie mésostomiale, constituent trois mâchoires portant une aiguille médiane et deux étages de six petites dents. Je n'ai pu confirmer le régime carnivore par manque de matériel.

##### *Discussion.*

Les *Halichoanolaimidae* sont aussi connus pour leur régime de prédateurs de Nématodes. DITLEVSEN (1919) note la présence de petits spicules de *Cyatholaimus* dans les contenus intestinaux, DITLEVSEN (1921) signale des spicules d'*Oncholaimus* et de *Parasabatiera*. La même source de nourriture est observée par ALLGEN (1939), WIESER (1960b), CHITWOOD et TIMM (1954). Leur métabolisme très faible (350 à 370 mm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>/h/g) les rapproche très fortement des *Sphaerolaimidae*.

Les *Sphaerolaimidae* et *Halichoanolaimidae* caractérisés par un régime prédateur de Nématodes et un métabolisme très faible semblent donc avoir une alimentation très sélective même au niveau des espèces de Nématodes ingérées.

#### 4. ENOPLIDAE. IRONIDAE.

#### *Enoplidae*. Type 2 B.

##### *Observations.*

Les *Enoplidae*, dont la structure buccale est très homogène dans toute la famille, sont représentés par des espèces à grande

cavité buccale armée de trois mâchoires puissantes capables de dilacérer les grosses particules. Celles-ci fonctionnent comme une « pince à sucre » à extrémités coupantes. A la base de chaque onchium, débouche une glande sécrétrice capable de libérer une substance à rôle probablement lytique. L'observation sur le vivant met en évidence trois canaux dotés de réservoirs où circule de façon alternative un liquide réfringent. L'intestin de *Paramesacanthion catellus* n. sp. peut contenir des petits spicules de Nématodes associés à des fragments organiques et animaux ainsi qu'à des grains de sable.

Les deux exemplaires d'*Epacanthion* recensés ont un contenu intestinal comparable à celui de *Paramesacanthion*. Nos observations en élevage d'*Epacanthion butschlii* Southern, 1914 et *Mesacanthion diplechma* Southern, 1914, espèces dominantes des sables fins bien calibrés de la Baie de Banyuls, montrent que ces espèces peuvent se nourrir des cadavres de leur congénères en les dépeçant mais aussi de fragments divers d'origine organique. Ces espèces très vagiles sont constamment en quête de nourriture.

#### Discussion.

Comme le notent WIESER et KANWISHER (1961) à propos des espèces à grande cavité buccale, il semblerait que les Enoplidae soient peu sélectifs et ingèrent une assez grande quantité de particules diverses. Ce qui caractériserait ce mode nutritionnel serait la faculté de fractionner les grosses particules ayant une certaine valeur nutritive. En effet, le métabolisme est assez faible :  $450 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{g/h}$  chez *Enoplus communis* selon WIESER et KANWISHER (1960). Ce sont donc des omnivores typiques.

#### *Ironidae*, Type 2 B.

##### Observations.

La capsule buccale de *Parironus bicuspis* est caractérisée par trois crochets bicupides, protractiles capables de se retourner en perçant les tissus probablement d'origine végétale mais aussi les débris organiques. J'ai observé des morceaux de tissus chlorophylliens dans l'intestin mais aussi des particules brunes non calibrées.

##### Discussion.

MICOLETSKY et KREIS (1930) signalent des morceaux d'Algues dans l'intestin de *P. javaensis* et *P. keiensis*. Les dents en forme

de crochets extrêmement mobiles de cette espèce semblent donc capables de dilacérer les feuilles de Posidonies ou même de les percer, pour permettre la succion du contenu.

#### 5. DESMODORIDAE. CHROMADORIDAE. CYATHOLAIMIDAE. Type 2 A.

##### *Observations.*

Les différentes familles qui sont supposées se nourrir d'épis-trates montrent rarement un contenu intestinal figuré. Les observations de morphologie fonctionnelle, en vue apicale, permettent cependant une analyse fructueuse des différences de fonctionnement dans les pièces buccales (voir la figure 3).

Chez les Desmodoridae, la capsule buccale de *Croconema* aff. *longiseta*, constitue l'organisation la plus simple avec une seule grosse dent dorsale fixe et des structures labiales digitées, constituées de douze fines baguettes rigides. Chez *Desmodora pontica*, appartenant à la même famille, apparaît en plus une petite dent ventrale fixe. Ces deux espèces possèdent donc des possibilités modestes de broyage puisque les dents paraissent pratiquement fixes. Les structures labiales assez rigides semblent fonctionner comme des filtres. Bien que ces espèces soient trouvées en abondance dans des biotopes sableux ou vaseux, particulièrement riches en détritrus organiques ou en fibres de Posidonies dans les stations de Villefranche de SCHUURMANS STEKHOVEN (1950), il ne semble pas qu'elles soient capables d'ingérer ces particules : elles se nourriraient plutôt des films constitués d'organismes de petite taille se développant à la surface de ces détritrus végétaux (Bactéries, mycélium, spores, Algues unicellulaires...).

Chez les Chromadoridae, un deuxième groupe d'espèces est constitué d'individus armés d'une grosse dent dorsale et de deux petites dents subventrales. Ce regroupement éthologique, qui correspond à un regroupement systématique, ne semble pas homogène.

Chez *Hypodontolaimus ponticus*, en effet, l'orifice œsophagien est placé dorsalement au-dessus de la grosse dent centrale. Les plaques cuticulaires portant les dents subventrales sont mobiles par rapport à la grosse dent médiodorsale en forme de S. L'ensemble fonctionne comme un ouvre-boîte. THUN (1968) a montré que *Hypodontolaimus balticus* est capable de percer les *Navicula* puis de sucer le contenu cellulaire en coinçant l'une des extrémités entre les dents. Les particules broyées sont donc d'assez grande taille et la limite des possibilités d'ingestion paraît constituée par le diamètre maximum d'écartement des dents.

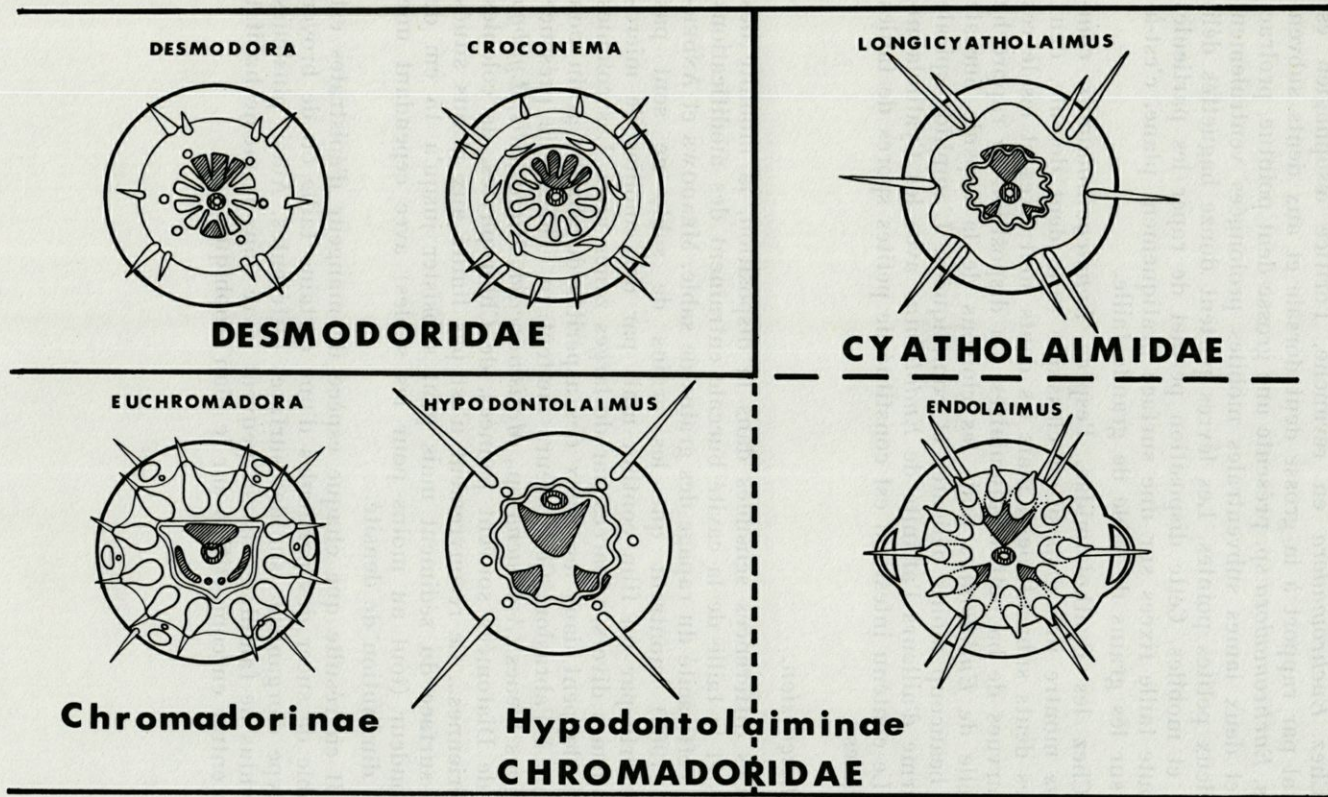


FIG. 3. — Structure de la capsule buccale des suceurs d'épistrates.

Chez *Euchromadora* en revanche, l'orifice œsophagien est central par rapport à la grosse dent dorsale et aux dents subventrales. *Euchromadora* sp. présente une grosse dent pointue, protractile, et deux lames subventrales mobiles prolongées ventralement par deux petites pointes. Les lèvres portent douze baguettes délicates et mobiles. Cette disposition permet de raper les particules de toute taille fixées sur une surface pratiquement plane, c'est-à-dire sur les grains de sable de grande taille.

Chez les Cyatholaimidae, l'espèce *Longicyatholaimus complexus* montre une disposition classique (une dent dorsale, deux petites dents subventrales), mais les dents sont fixes et les lèvres dépourvues de baguettes cuticulaires. La disposition se rapproche de celle de *Endolaimus* mais les cloisons de la capsule buccale sont beaucoup moins délicates et compliquées. L'amphide spirale confirme d'ailleurs l'affinité de *Endolaimus* avec les Cyatholaimidae. Le contenu intestinal est constitué de petites spores de tailles subégales.

#### *Discussion.*

Ces différences sensibles dans la disposition, la mobilité des dents et la taille de la cavité buccale entraînent des modifications dans l'efficacité du rapage des grains de sable. MEADOWS et ANDERSON (1968) montrent que les grains de sable ne sont pas recouverts par un film continu mais par des colonies de micro-organismes divers, séparées par de larges zones nues. Les colonies se développent dans les creux des aspérités de chaque grain non soumis à l'abrasion. Ces auteurs mettent en évidence la présence d'Algues bleues (*Anabaena* sp., *Merismopedia*, *Microcystis*, *Lynbya* sp.) de Diatomées souvent pennées, de Chlorophytes, de colonies bactériennes... Ce recouvrement n'est pas limité aux grains situés à la surface du sédiment mais peut subsister jusqu'à 15 cm de profondeur (tout au moins pour les sables) avec cependant une forte diminution de densité.

Il en résulte que chaque espèce de mangeur d'épistrates est capable de sucer des particules d'une certaine taille ou de broyer un type d'organisme sur des surfaces différentes. Ainsi, plusieurs individus de familles voisines peuvent vivre dans le même habitat sans entrer en compétition sur le plan trophique.

## VI. — ANALYSE DES RAPPORTS TROPHIQUES AU SEIN DE LA POPULATION ÉTUDIÉE

L'étude précédente permet une meilleure compréhension des rapports trophiques dans la communauté.

### 1. RÉPARTITION DES TYPES ALIMENTAIRES.

L'analyse des types alimentaires selon la classification de WIESER montre que la population de Nématodes est constituée de :

- 2,25 % de mangeurs de dépôts, sélectifs .. type 1 A
- 10,65 % de suceurs d'épistrates ..... type 2 A
- 66,25 % d'avaleurs de dépôts, non sélectifs. type 1 B
- 20,40 % d'omnivores ou prédateurs ..... type 2 B

Cette étude apporte des précisions à cette classification schématique. Il semble que l'on puisse distinguer des espèces qui effectuent une sélection des aliments (21 %) et des espèces beaucoup plus omnivores (79 %).

Les espèces sélectives sont constituées de : 2,25 % de mangeurs de dépôts sélectifs, de suceurs d'épistrates 10,65 % et de carnivores sélectifs 8,22 % (*Sphaerolaimidae*, *Halichoanolaimidae*). Les espèces non sélectives comportent 54,45 % de mangeurs d'agrégats, 11,81 % d'avaleurs de particules sédimentées dont les Diatomées (*Monhysteridae* *Axonolaimidae*) et enfin 12,22 % de broyeurs de grosses particules et de cadavres (*Enoplidae*, *Rhabdodemaniidae*, *Enchelidiidae*).

Cette interprétation conserve la catégorie 1 A des mangeurs de dépôts sélectifs et la catégorie 2 A des suceurs d'épistrates telles que les a définies WIESER (1953).

Ces observations permettent cependant de subdiviser les catégories 1B et 2B dont le statut était incertain.

WIESER (1960a) semblait rencontrer certaines difficultés à classer les *Sabatiera* et les *Dorylaimopsis* puisqu'il note :

« It may be assumed, therefore, that... *Sabatiera ornata* with their buccal armature are deposit-feeders while... *Dorylaimopsis metatypicus* are epistrate-feeders, scraping food off



sand grains. However, it is not likely that every species of benthic animals can be assigned unequivocally to either of these two types, and as the so called predators show, there exist also animals of more omnivorous habits. Similarly, some epistrate feeders may be able to feed on fine deposits and vice versa. A possible example of the first case is *Dorylaimopsis metatypicus* which occurred at all stations in relative abundance ».

La catégorie 1B de WIESER peut, nous semble-t-il, être scindée en deux groupes : les mangeurs d'agrégats particuliers tels qu'ils ont été définis page 83 et 84 et les avaleurs de particules non sélectionnées. Pour ces derniers les possibilités d'extension de la capsule buccale limitent la taille des particules ingérées.

La catégorie 2B des espèces dites « prédatrices » peut, elle aussi, être subdivisée en : un groupe parfaitement omnivore capable de fractionner toutes particules d'une certaine taille et bien sûr d'aspirer les plus petites; PERKINS (1958) montre que le contenu intestinal de 16 prédateurs selon la dénomination de WIESER est constitué essentiellement de Diatomées, Bactéries et probablement de petits Flagellés; et un deuxième groupe constitué de carnivores beaucoup plus sélectifs (*Sphaerolaimus*, *Halichoan-laimus*) à métabolisme très bas.

C'est donc l'étude de la source de nourriture ainsi que son mode de prélèvement par le consommateur qui doit être envisagée pour comprendre la structure trophique d'une communauté. En effet, les possibilités nutritionnelles de certains milieux naturels sont diversifiées à l'extrême et les observations sont faussées par le fait que certains éléments sont surestimés dans les contenus intestinaux (Diatomées, spicules de Nématodes) alors que d'autres sont sous-estimés (Ciliés, Flagellés). C'est alors l'étude du mode de prélèvement et des mécanismes buccaux essentiellement qui permet de comprendre la sélection de certaines particules privilégiées. Cette méthode d'analyse est, actuellement, la plus fructueuse pour la compréhension de l'éthologie alimentaire. Les suceurs d'épistrate, par exemple, effectuent une sélection des particules, beaucoup plus par les possibilités mécaniques des dents (mobilité, écartement) que par une sensibilité à certaines substances stimulantes. Cependant les expériences de GRAY (1967) montrent une attirance préférentielle, chez quelques espèces de *Protodrilus* (Archianélide), pour des substrats enrichis par certaines bactéries. Il faut donc envisager une possibilité de sélection de la nourriture par des critères autres que mécaniques, notamment chez les Nématodes mangeurs de dépôts sélectifs type 1A.

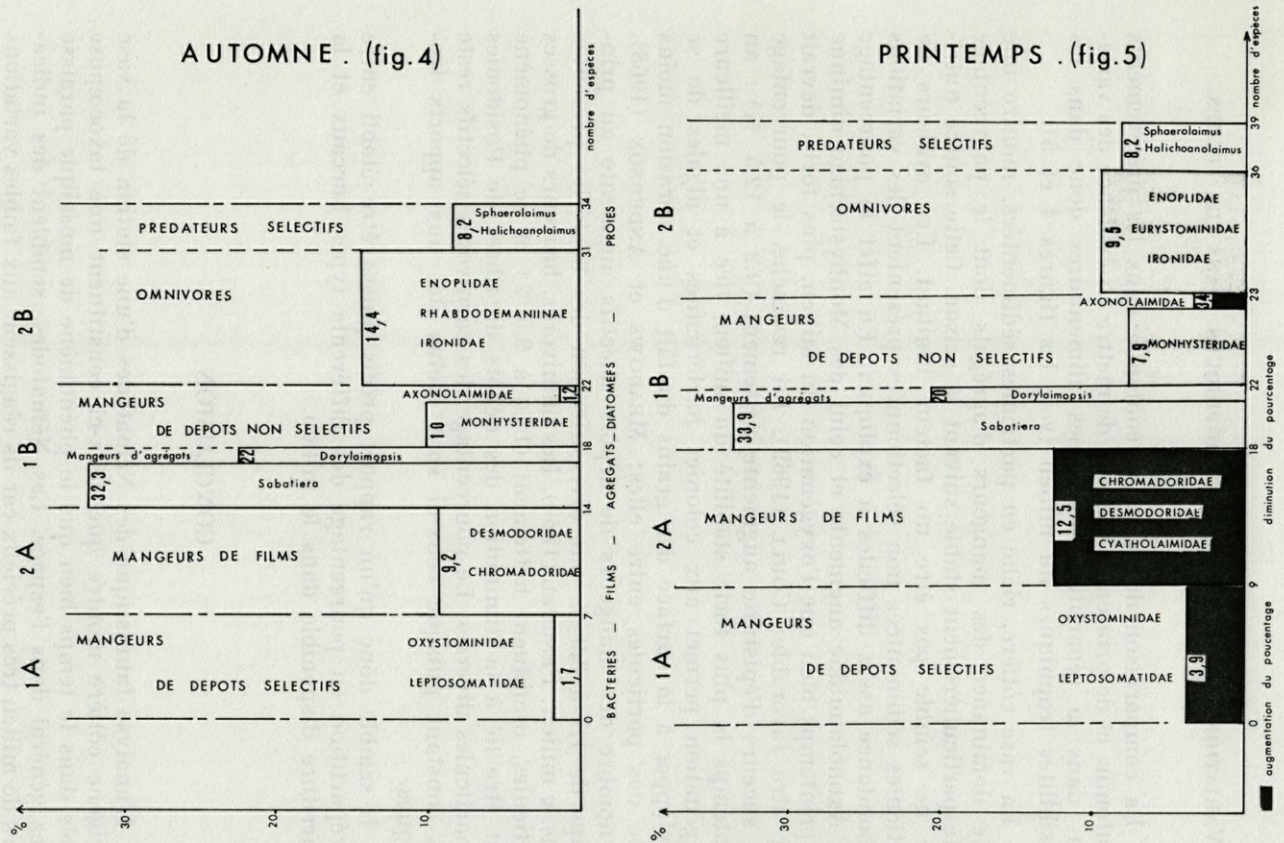


FIG. 4 et 5. — Schéma trophique des Nématodes de la vase terrigène côtière en automne et au printemps.

## 2. VARIATIONS DES RAPPORTS TROPHIQUES DANS LE TEMPS.

La comparaison de la faune contenue dans les prélèvements d'automne et de printemps, permet de mettre en évidence des variations dans la répartition des types alimentaires donc dans les possibilités trophiques du milieu (voir les figures 4 et 5).

La vase côtière, riche en particules sédimentées, montre une forte dominance des mangeurs d'agrégats dont le pourcentage reste particulièrement stable suivant la saison. Cette source nutritive ne semble pas être un facteur limitant. Les avaleurs de particules sédimentées non sélectionnées présentent des variations d'abondance assez difficiles à expliquer. En effet le pourcentage des Axonolaimidae augmente et celui des Monhysteridae diminue au printemps bien que l'oxygénation du milieu, plus forte, devrait leur être favorable; COULL (1969). En revanche, le pourcentage des suceurs d'épistrate augmente nettement (9,2 à 12,5 %) : au printemps la plus forte stabilité du milieu, liée à une meilleure oxygénation permet aux colonies bactériennes et algales de se développer à la surface des grains du fait d'une abrasion moins forte des particules entre elles; MEADOWS et ANDERSON (1968). Le nombre des mangeurs de dépôts sélectifs augmente au printemps de 1,7 à 3,9 % par diversification des bactéries présentes dans le milieu; FENCHEL (1969). Les omnivores, broyeurs de grosses particules, diminuent nettement (14,4 à 9,5 %) et ce phénomène peut être lié à la diminution des dépôts de fibres de Posidonies et particules diverses. Le pourcentage des carnivores sélectifs reste très constant puisque ceux-ci sont moins liés aux apports trophiques.

Il semble donc qu'un rapport précis puisse être établi entre la répartition en pourcentage des différents types buccaux et la nourriture disponible dans le milieu.

## CONCLUSION

L'analyse faunistique des Nématodes d'une station de la vase terrigène côtière montre que ceux-ci constituent une taxocœnose stable dans le temps bien que le phénomène de mosaïque paraisse assez général dans l'espace. Les Nématodes, semblent des indicateurs de milieu très précieux car ils réagissent aux faibles variations du biotope.

La comparaison avec les travaux effectués sur des milieux voisins permet d'envisager une stabilité mondiale du peuplement par l'existence de communautés parallèles. Ainsi, quelques genres dominants présentant des phénomènes de vicariance, ou quelquefois les mêmes espèces, caractérisent la vase côtière dans les différentes mers déjà étudiées.

L'étude de l'éthologie alimentaire a été précédée d'une analyse détaillée du fonctionnement de la capsule buccale. La morphologie fonctionnelle a mis en évidence le fait que certaines structures ne sont pas homologues entre elles (position et mobilité des dents, place de l'orifice œsophagien). L'unité de certaines familles paraît ainsi discutable.

L'analyse des régimes alimentaires des espèces dominantes, a permis de préciser le schéma trophique de la communauté en automne et au printemps. Des modifications à la classification éthologique de WIESER sont proposées, en créant la catégorie « mangeurs d'agrégats particuliers » et en dissociant les « carnivores » des « fractionneurs de grosses particules » qui sont en réalité omnivores.

Les Nématodes libres, marins sont pratiquement le seul groupe de la méiofaune capable de coloniser le milieu sur une grande épaisseur, même dans des conditions d'oxygénation très défavorables. Un des aspects intéressants de leur biologie sera donc d'étudier leur répartition verticale au sein du sédiment afin de préciser la structure de la communauté.

## RÉSUMÉ

Les Nématodes libres marins de la vase terrigène côtière constituent une taxocoenose stable dans le temps. Ils semblent être des indicateurs de milieu très précieux. Leur peuplement paraît présenter une stabilité mondiale grâce à l'existence de communautés parallèles. Quelques genres dominants montrant des phénomènes de vicariance, ou même quelquefois les mêmes espèces, caractérisent la vase côtière. L'étude fine de la morphologie fonctionnelle de la capsule buccale des espèces dominantes a mis en évidence le fait que certaines structures ne sont pas homologues. L'analyse des régimes alimentaires a permis de préciser le schéma trophique de la communauté et de proposer des modifications à la classification éthologique de WIESER.

## SUMMARY

The freelifving marine Nematodes from the terrigenous coastal mud constitute a taxocoenose which remains stable in time. They appear to be valuable indicators of certain milieus. Their population seems to show a world wide stability due to the existence of parallel communities. The coastal mud is characterized by a few dominant genera showing vicariance, or even by the same species sometimes. The detailed study of the functional morphology of the buccal capsule of the dominant species revealed the fact that some structures are not homologous. The analysis of the diet allowed to establish the trophic scheme of the community and to propose some modifications of the ethological classification by WIESER.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die freilebenden marinen Nematoden des terrigenen Küstenschlammes stellen eine zeitlich stabile Taxozönose dar. Sie scheinen sehr wertvolle Milieuindikatoren zu sein. Ihr Bestand ist durch eine weltweite Stabilität, offenbar infolge paralleler Gemeinschaften, gekennzeichnet. Einige vorherrschende Gattungen, die Vikarianzerscheinungen zeigen, oder zuweilen sogar die gleichen Arten, kennzeichnen den Küstenschlamm. Die genaue Untersuchung der funktionellen Morphologie der Buccalkapsel vorherrschender Arten hat gezeigt, dass gewisse Strukturen nicht homolog sind. Die Analyse der Ernährungsweisen erlaubt es, das Ernährungsbild der Gemeinschaft genauer zu zeichnen und Änderungen der ethologischen Klassierung von WIESER vorzuschlagen.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALEEM, A., 1950. The diatom community inhabiting the mud-flats at Whistable, Kent. *New Phytol.*, 49 : 174-188.
- ALLGEN, C., 1939. Räuberische Ernährungsweise mariner Nematoden, insbesondere Halichoanolaimi. *Folia zool. hydrobiol.*, 9 (2) : 321-325.
- ANDERSON, R.C., 1958. Méthode pour l'examen des Nématodes en vue apicale. *Annls Parasit. hum. comp.*, 33 : 171-172.

- BASIR, M.A., 1949. An easy method for the preparation of en face view of small Nematodes. *Trans. Am. microsc. Soc.*, **58** : 123-126.
- BOADEN, P.J.S., 1964. Grazing in the interstitial habitat : a review. In *Grazing in terrestrial and marine environments*. Ed., D.J. Crisp, Oxford. Blackwell, pp. 299-303.
- BAYLOR, E.R. and W.H. SUTCLIFFE, 1963. Dissolved organic matter in sea-water as a source of particulate food. *Limnol. Oceanogr.*, **8** : 369-381.
- BOUCHER, G., 1970 a. *Paramesacanthion catellus*, nouvelle espèce d'Enoplidae (Nematode) de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-mer. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> sér., **42** (3) : 570-576.
- BOUCHER, G., 1970 b. Les Nématodes libres marins de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-mer. Systématique et écologie. *Thèse de troisième cycle Fac. Sci. Paris*, pp. 100.
- BOUCHER, G., 1970 c. Deux espèces nouvelles de Nématodes de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> sér., **42** (5) : 975-983.
- BOUCHER, G., 1972. Redescription de neuf espèces de Nématodes libres marins de la baie de Banyuls-sur-Mer. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3<sup>e</sup> sér., **40** (34) : 449-474.
- BOUCHER, G. et F. de BOVEE, 1971. *Trochamus carinatus* gen. et sp. n. et *Adeuchromadora megamphida* gen. et sp. n., Chromadoridae (Nematoda) à 10 soies céphaliques de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **22** (2 A) : 231-242.
- BOUGIS, P., 1946a. Méthode pour l'étude quantitative des Diatomées vivant sur les fonds de vase. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **223** : 1166-1168.
- BOUGIS, P., 1950. Méthode pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins (Meiobenthos). *Vie Milieu*, **1** : 23-38.
- BUETCHLI, O., 1874. Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, insb. der des Kieler Hafens. *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.a.M.*, **9** : 237-292.
- CHIA, F.S. et R.M. WARWICK, 1969. Assimilation of labelled glucose from seawater by marine Nematodes. *Nature*, **224** : 720-721.
- CHITWOOD, B.G. et D.G. MURPHY, 1964. Observations on two marine Monhysterids, their classification, culture and behaviour. *Trans. Am. microsc. Soc.*, **83** : 311-329.
- CHITWOOD, B.G. et R. TIMM, 1954. Free-living Nematodes of the Gulf of Mexico. *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.*, **55** (89) : 313-320.
- COBB, N.A., 1893. *Tricoma* and other new Nematode genera. *Proc. Linn. Soc. N.S. W.*, ser. **2**, **8** (3) : 389-421.
- COBB, N.A., 1929. The nemic genus *Sphaerolaimus* Bastian composed of carnivorous forms. *J. Parasit.*, **15** : 284.
- COBB, N.A., 1930. Free-living marine Nemas. *Australasian Antarctic Expedition 1911-14. Scientific. Rep. Ser. C*, **6** (7) (Sydney) : 1-28.
- COULL, B.C., 1969. Hydrographic control of meiobenthos in Bermuda. *Limnol. Oceanogr.*, **14** (6) : 953-857.

- DITLEVSEN, H., 1919. Marine free-living Nematodes from Danish waters. *Vidensk. Meddr. Dansk. naturh. foren.*, **70** : 147-214.
- DITLEVSEN, H., 1921. Marine free-living Nematodes from Auckland and Campbell Islands. *Vidensk. Meddr. Dansk. naturh. foren.*, **73** : 1-32.
- FENCHEL, T., 1968. The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine benthic ciliates. *Ophelia*, **5** : 73-121.
- 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.
- FILIPJEV, I.N., 1918-1921. Free-living marine Nematodes in the vicinity of Sevastopol (Russe). *Trudy osob. zool. Lab. sevastop. biol. Sta.*, **2** : 1-611.
- FISHER, R.A., S.A. CORBETT et C.B. WILLIAM, 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, **12** : 42-58.
- GAUSE, G.F., 1934. The struggle for existence. Baltimore; Williams and Wilkens Co., 163 pp.
- GERLACH, S.A., 1969. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *International Council for the Exploration of the sea Shellfish and Benthos committee*, **37** : 1-12.
- GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse Fac. Sci. Paris*.
- GOODEY, J.B., 1957. Laboratory methods for work with plant and soil Nematodes. *Ministry of Agriculture, Fisheries and food. Technical Bulletin*, **2** : 1-70.
- GRAY, J.S., 1967. Substrate selection by the archiannelid *Protodrilus hypoleucus* Armenante. *J. exp. mar. biol. Ecol.*, **1** : 47-54.
- GUILLE, A., 1969. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. *Thèse Fac. Sci. Paris*.
- GUILLE, A. et J. SOYER., 1968. La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-mer. Premières données qualitatives et quantitatives. *Vie Milieu*, **19** (2-B) : 323-359.
- HOPPER, B.E. and S.P. MEYERS, 1966 a. Aspects of the life cycle of marine Nematodes. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **13** : 444-449.
- HOPPER, B.E. and S.P. MEYERS, 1966 b. Observations on the bionomics of the marine Nematode, *Metoncholaimus*, sp. *Nature. Lond.*, **209** : 889-900.
- HOPPER, B.E. and S.P. MEYERS, 1967. Population studies on benthic Nematodes within a subtropical seagrass community. *Mar. Biol.*, **1** : 85-96.
- JANSSON, B.O., 1969. Factors and fauna of a Baltic mud Bottom. *Limnologia*, **7** : 47-52.
- KING, C.H., 1962. Some aspects of the ecology of psammolittoral Nematodes in the Northeastern gulf of Mexico. *Ecology*, **43** (3) : 515-523.
- MARE, M.F., 1942. A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **25** : 517-554.

- McINTYRE, A.D., 1961. Quantitative differences in the fauna of boreal mud associations, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **41** : 599-616.
- McINTYRE, A.D., 1964. Meiobenthos of sub-littoral muds. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **44** : 665-674.
- McINTYRE, A.D., 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, **44** : 245-290.
- MEADOWS, P.S. et J. ANDERSON, 1968. Micro-organisms attached on sand grains. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** : 161-175.
- MICOLETZKY, H. et H. KREIS, 1930. Freilebende Nematoden von den Sunda-Inseln; I. Enoplidae. *Vidensk. Meddr. Dansk. naturh. foren.*, **87** : 243-339.
- PERES, J.M. et J. PICARD, 1958. Manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **23** (14) : 5-122.
- PERKINS, E.J., 1958. The food relationships of the microbenthos, with particular reference to that found at Whitstable, Kent. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 13<sup>e</sup> sér., **1** : 64-67.
- RILEY, G.A., 1963. Organic aggregates in sea water and the dynamics of their formation and utilization. *Limnol. Oceanogr.*, **8** : 372-381.
- SANDERS, H.L., 1968. Marine benthic diversity : a comparative study. *Am. Nat.*, **102** (925) : 243-282.
- SCHNEIDER, G., 1906. Beitrag zur Kenntnis der un Uferschlamm des finnischen Meerbusens frei lebenden Nematoden. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.*, **27** (7) : 1-40.
- SCHUURMANS STEKHOVEN, J.H., 1929. Ein Carnivor unter den marinen Nematoden. *Zool. Anz.*, **81** : 261-269.
- SCHUURMANS STEKHOVEN, J.H., 1950. The free-living marine Nematodes of the Mediterranean. I. The bay of Villefranche. *Mem. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 2<sup>e</sup> ser., **37** : 1-220.
- SOYER, J., 1970. Le Méiobenthos du plateau continental de la côte des Albères. Copépodes Harpacticoides. *Thèse Fac. Sci. Paris*, 341 pp.
- TEAL, J.M. et WIESER, W., 1966. The distribution and ecology of Nematodes in a Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, **11** : 217-222.
- THUN, W. von., 1968. Autökologische Untersuchungen an freilebenden Nematoden des Brackwassers. *Thesis Kiel University*.
- TIETJEN, J.H., 1966. The ecology of estuarine meiofauna with particular reference to the class Nematoda. *Ph. D. Dissertation, Univ. of R.I.* 238 p.
- TIETJEN, J.H., 1967. Observations on the ecology of the marine Nematode *Monhystera filicauda* Allgen 1929. *Trans. Am. microsc. Soc.*, **86** : 304-306.
- VITIELLO, P., 1969. *Hopperia*, nouveau genre de Nématode libre marin (Comesomatidae) *Téthys.*, **1** (2) : 485-491.
- VITIELLO, P., 1969. Linhomoeidae (Nematoda) des vases profondes du golfe du Lion. *Téthys*, **1** (2) : 493-527.
- VITIELLO, P., 1970. Nématodes libres des vases profondes du golfe du Lion. I. Enoplida. *Téthys*, **2** (1) : 139-210.



- VITIELLO, P., 1970. Nématodes libres des vases profondes du golfe du Lion. II. Chromadoridae. *Tethys*, 2 (2) : 449-500.
- VITIELLO, P., 1970. Nématodes libres des vases profondes du golfe du Lion. III. Monhysterida, Araelaimida, Desmodorida. *Tethys*, 2 (3) : 647-690.
- VITIELLO, P. et G. BOUCHER, 1971. Nouvelles espèces de Chromadorida (Nematoda) des vases terrigènes méditerranéennes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 96 (2) : 187-196.
- WARWICK, R.M., 1970. The genus *Paramesacanthion* Wieser (Nematoda, Enoplidae) off the coast of Northumberland. *Cah. Biol. mar.*, 11 (2) : 187-195.
- WARWICK, R.M. et J.B. BUCHANAN, 1970. The meiofauna off the coast of Northumberland. I. The structure of the Nematode population. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 (1) : 129-146.
- WIESER, W., 1953. Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Ark. Zool. Ser.*, 2 (4) : 439-484.
- WIESER, W., 1959. Free-living marine Nematodes. IV. General part. Chile Reports 34. *Lunds Univ. Arsskr.*, 55 (5) : 1-111.
- WIESER, W., 1960 a. Benthic studies in Buzzards bay. II. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5 : 121-137.
- WIESER, W., 1960 b. Populationsdichte und Vertikalverteilung der Meiofauna mariner Böden. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 45 : 487-492.
- WIESER, W., 1962. Die trophische Struktur mariner Kleintiergemeinschaften. *Naturw. Rdsch.*, 15 : 99-105.
- WIESER, W. and J. KANWISHER, 1960. Growth and metabolism in a marine Nematode, *Enoplus communis* Bastian. *Z. vergl. Physiol.*, 43 : 29-36.
- WIESER, W. and J. KANWISHER, 1961. Ecological and Physiological studies on marine Nematodes from a small salt marsh near Woods Hole. *Limnol. Oceanogr.*, 6 : 262-270.

Reçu le 3 mai 1971.