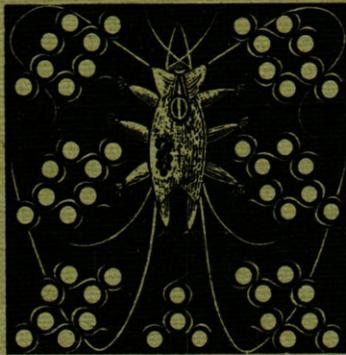


JACQUELINE. RENAUD-DEBYSER

Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables

Bassin d'Arcachon
île de Bimini, Bahamas

Supplément n° 15 à "Vie et Milieu"



LABORATOIRE ARAGO

BANYULS-SUR-MER

1963

HERMANN

115, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS VI'

PUBLICATIONS DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS

SUPPLÉMENTS A VIE ET MILIEU

Des fascicules spéciaux sont consacrés à diverses questions considérées sous l'angle écologique, questions pour lesquelles ils représenteront un essai de synthèse. Ces *Suppléments*, publiés sans périodicité fixe, sont acquis isolément et en dehors de *Vie et Milieu*.

- N° 1. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux, 1-360, 65 figures, 1951.
- N° 2. — Océanographie méditerranéenne. Journées d'études du Laboratoire Arago, 1-298, 1952.
- N° 3. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». I. Algérie 1952, 1-209, 1 carte hors-texte 1954, épuisé.
- N° 4. — J. THÉODORIDÈS. — Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres, 1-310, 57 figures, 1955.
- N° 5. — P. AX. — Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale, 1-215, 53 figures, 1956.
- N° 6. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». II. Algérie 1952 et Baléares 1953, 1954, 1-238, 1 carte hors-texte, 1957.
- N° 7. — H. COIFFAIT. — Les Coléoptères du sol, 1-204, 103 figures, 1958.
- N° 8. — E. ANGELIER et coll. — Hydrobiologie de la Corse, 1-277, 1959.
- N° 9. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Biologie des eaux souterraines et continentales, 1-740, 254 figures, 1 carte hors-texte, 1960.
- N° 10. — J.-P. CHANGEUX. — Contribution à l'étude des animaux associés aux Holothurides, 1-124, 30 figures, 1961.
- N° 11. — J. PARIS. — Greffes et sérologie chez les Éponges siliceuses, 1-82, 20 figs, 1961.
- N° 12. — P. ILLG et P. DUDLEY. — Notodelphyid Copepods from Banyuls-sur-Mer, 1-126, 41 figs, 1961.
- N° 13. — K. MANGOLD-WIRZ. — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane.
- N° 14. — J. TRAVÉ. — Ecologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles.
- N° 15. — J. RENAUD-DEBYSER. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas.

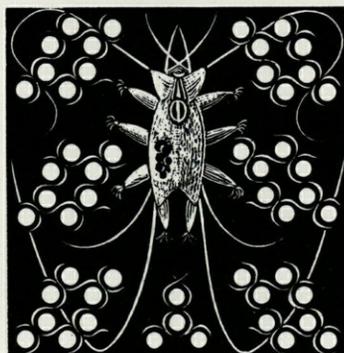
Les suppléments à *VIE ET MILIEU* sont en vente chez HERMANN, 115, boulevard Saint-Germain, Paris VI^e.

JACQUELINE RENAUD-DEBYSER

Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables

Bassin d'Arcachon
île de Bimini, Bahamas

Supplément n° 15 à "Vie et Milieu"



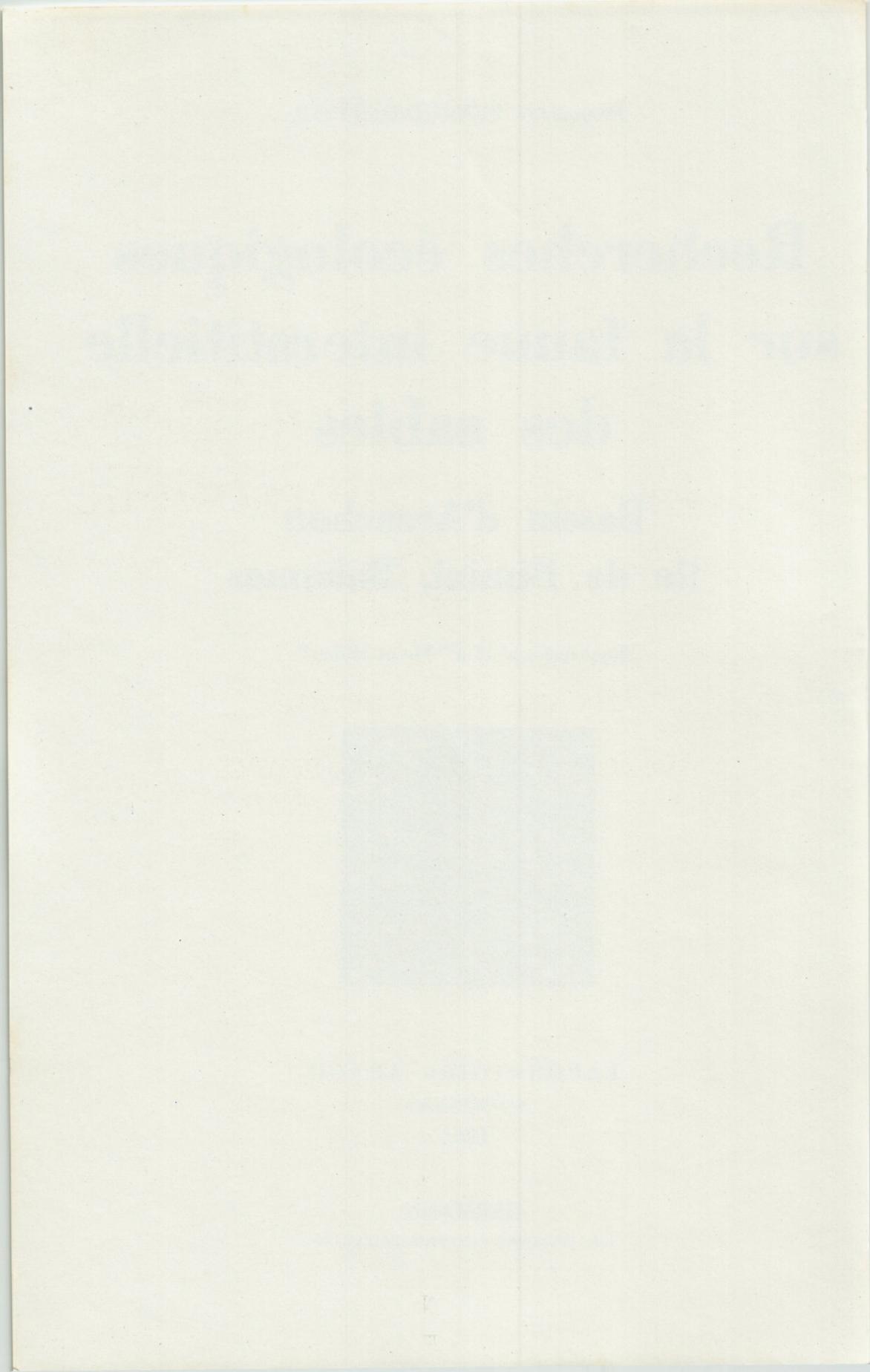
LABORATOIRE ARAGO

BANYULS-SUR-MER

1963

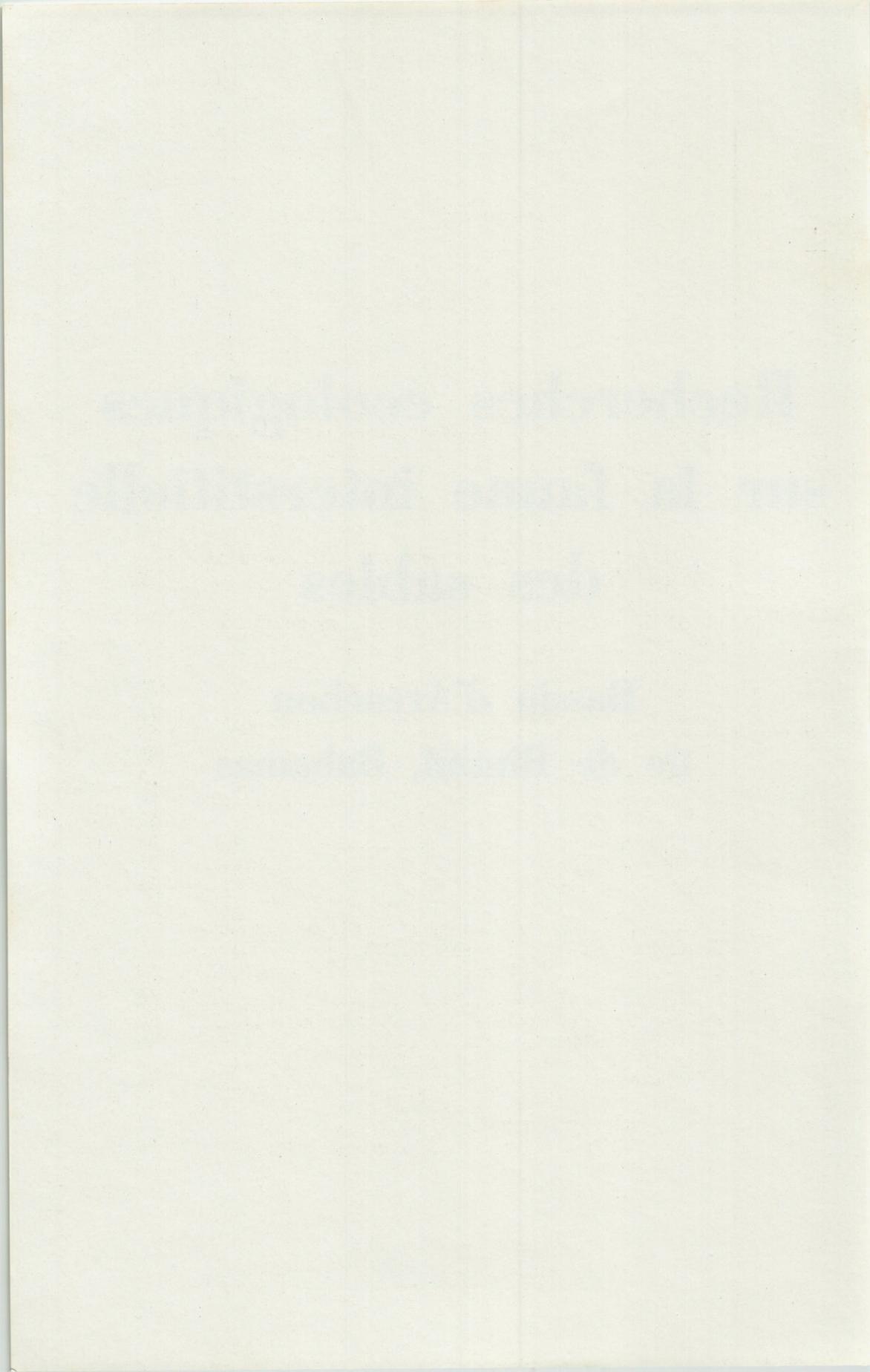
HERMANN

115, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS VI*



**Recherches écologiques
sur la faune interstitielle
des sables**

**Bassin d'Arcachon
île de Bimini, Bahamas**



II

CHAPITRE IV. — COMPOSITION QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DES BIOCÉNOSES ET SES VARIATIONS. PLAGE D'EYRAC	61
A) Constituants fondamentaux	62
B) Influence du niveau	63
C) Influence de la saison	70
a) Variations quantitatives	72
b) Repeuplement de la plage, 1956	73
c) Déplacements	87
D) Repeuplement des sables stériles	88
a) Sable siliceux	88
b) Sable calcaire	95
E) Influence de la marée	99
a) Composition de la biocénose et variations qua- litatives	100
b) Déplacement et variation du centre de gravité de la population au cours de la marée	105
F) Résumés et conclusions	112
 <i>DEUXIEME PARTIE. — RECHERCHES SUR LA FAUNE INTERSTI- TIELLE DES ÎLOTS DE BIMINI (BAHAMAS)</i>	 115
CHAPITRE I. — CONDITIONS GÉOGRAPHIQUES ET OCÉANOGRAP- HIQUES	117
CHAPITRE II. — CARACTÈRES DU BIOTOPE SABLEUX	119
A) Espace habitable	119
B) Pente et circulation de l'eau interstitielle	122
C) Stabilité des plages	124
D) Température, salinité	126
CHAPITRE III. — COMPOSITION QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DE LA BIOCÉNOSE ET SES VARIATIONS	127
A) Liste faunistique et constituants fondamentaux	127
B) Composition de la biocénose dans les différentes pla- ges de l'archipel	130
C) Composition de la biocénose à Sharktown	131
D) Densité de peuplement	131
a) Influence des conditions topographiques	135
b) Influence du niveau	137
c) Influence de la marée	138
 RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	 141
BIBLIOGRAPHIE	144

INTRODUCTION

HISTORIQUE CRITIQUE DES TECHNIQUES ET DES RÉSULTATS

La découverte et l'étude de la faune interstitielle sont relativement récentes. Au début de ce siècle GIARD (1904) et COBB (1914) avaient signalé certaines formes intéressantes vivant dans les sables marins (principalement Gastrotriches et Nématodes). Mais c'est seulement depuis une trentaine d'années que l'on a étudié systématiquement le benthos interstitiel dans les sables des rivières, des lacs, des eaux souterraines, et des rivages marins. En Europe et aux Etats-Unis de nombreux travaux permirent de découvrir une faune remarquablement originale et très bien adaptée à ce milieu très particulier que forment les espaces lacunaires des sédiments sableux. Les premières études furent d'inspiration systématique : des groupes entiers furent découverts et déterminés.

En ce qui concerne les eaux douces, il faut signaler les recherches de SASSUCHIN (1927) en Russie, de WISNIEWSKY (1932-1947) en Pologne et de PENNAK (1939) aux U.S.A. CHAPPUIS (1940-1954) fut le premier à récolter en abondance la faune interstitielle des rivières et des lacs grâce à sa méthode des sondages ; il creusait un trou dans la zone humide et laissait l'eau y filtrer et s'y rassembler ; brassant alors cette eau avec un petit filet à plancton cet auteur récoltait en abondance la faune souterraine, en particulier Crustacés et Acariens. Cette méthode a conduit aux belles recherches d'ANGELIER (1947) et aux travaux très poussés de DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1951-1960).

Le milieu interstitiel marin ou « mésopsammon » a été magistralement étudié en baie de Kiel par REMANE et son équipe depuis 1925. Lui-même étudiant les Cnidaire, les Bryozoaires, les Rotifères, les Gastrotriches, les Archiannélides et les Echinodères, ses coéquipiers les autres groupes : AX (Turbellariés), GERLACH (Nématodes), SCHULZ (Tardigrades), VON BÜLOW (Oligochètes) et NOODT (Copépodes Harpacticides). Leurs recherches étant appuyées sur une base systématique très solide ils ont pu aborder les problèmes écologiques que pose le milieu interstitiel des sables marins.

Du côté français il faut signaler les beaux travaux de FAURÉ-FRÉMIET (1951) et ceux de DRAGESCO (1954-1958) sur les Ciliés, ainsi que ceux de SWEDMARK (1950-1958) et de LÉVI (1950-1953) sur les Annélides et les Gastrotriches, de TEISSIER (1957) sur les Cnidaire, recherches entreprises à Roscoff.

Il faut ici faire une place à part au remarquable ouvrage récemment paru (1960) de DELAMARE DEBOUTTEVILLE. Ce livre est la somme de toutes nos connaissances actuelles sur la biologie des eaux souterraines littorales et continentales. L'auteur a pu joindre à ses propres recherches considérables effectuées sur le bassin méditerranéen un exposé de tous les travaux concernant la faune interstitielle déjà parus dans le monde entier. Un tel livre permet de connaître à la fois dans leur détail et dans leur ensemble tous les problèmes que soulève la biologie des eaux souterraines.

Le champ d'études écologiques ouvert par le mésopsammon est immense, mais en écologie les facteurs qui entrent en jeu sont si nombreux et variés qu'il est toujours très difficile de connaître et de mettre en lumière l'influence de chacun. Cependant il me semble que dans ce domaine, l'étude précise des peuplements doit apporter beaucoup à l'écologie du benthos interstitiel. En effet, c'est par milliers que ces animaux, insoupçonnés encore il y a quelques années, peuplent les interstices des plages. Ces peuplements existent partout où les interstices sont de taille logeable et suffisamment oxygénés. Il est donc surprenant que des études quantitatives de peuplement n'aient pas été entreprises à une grande échelle sur la faune interstitielle : études semblables à celles effectuées depuis longtemps sur le plancton. A ma connaissance à l'exception de PENNAK (1950), de DELAMARE DEBOUTTEVILLE, de NOODT (1957) et de WEISER (1953), peu d'auteurs ont étudié avec précision la répartition quantitative et qualitative de la microfaune.

Ceci est dû au fait qu'il n'existait pas de méthodes sûres pour récolter la totalité des animaux emprisonnés dans le sédiment. En effet, la méthode des « sondages » ne se préoccupe pas du volume de sable drainé par l'eau rassemblée dans le trou, et la méthode de récolte par asphyxie des animaux dans un bocal, excellente pour récolter des formes rares, ne permet pas la capture de la totalité de la faune contenue dans l'échantillon.

Si ces méthodes se sont révélées efficaces pour l'étude systématique de la microfaune elles ne le sont plus lorsqu'il s'agit d'études quantitatives sur un volume de sable connu. Si l'on veut étudier les populations interstitielles d'une manière aussi poussée que les recherches faites sur les populations planctoniques, il faut appliquer à la microfaune des techniques de prélèvement rapides et précises permettant d'aboutir à des diagrammes clairs et facilement comparables.

Il faut donc :

- prélever avec précision le même volume de sable dans différents types de sédiment et dans différentes régions,
- en extraire la totalité de la faune,
- dénombrer la faune par comptage précis et l'analyser quantitativement et qualitativement.

De telles techniques permettent de connaître la répartition des populations (coupes de plages); on peut alors essayer de comprendre le déterminisme de telles répartitions par l'étude comparative des facteurs en interaction dans le milieu même où est capturée la faune. Un tel milieu peut être étudié avec précision puisque, contrairement à ce qui se passe dans les récoltes planctoniques, l'échantillon complet de sédiment est prélevé et ramené au laboratoire avec la faune qu'il contient.

J'ai donc utilisé de telles méthodes pour étudier la répartition de la microfaune sur des plages de mer à marées. En effet, à l'exception de Roscoff, les stations où l'on a étudié le plus la faune interstitielle marine se trouvent situées sur des mers sans marées (REMANE à Kiel et DELAMARE DEBOUTTEVILLE en Méditerranée). Ainsi les études sur la répartition verticale et horizontale de la faune dans la zone intercotidale n'ont donné lieu qu'à des recherches fragmentaires (NOODT 1957, DELAMARE DEBOUTTEVILLE, GERLACH et SIEWING 1954). J'ai donc essayé d'entreprendre un travail suivi dans l'étage « mésolittoral » (nomenclature de PÉRÈS et PICARD 1955) à l'aide de carottages nombreux et précis effectués dans des horizons très étroits. Le mésopsammon étant composé d'animaux très petits, j'ai travaillé sur un volume de sable très réduit (75 cm³ en général) et dans une aire très délimitée (radiale de plage) en essayant de cerner le problème du « microclimat » en rapport avec la biocénose qu'on y trouve.

Les localités de l'Atlantique (Bassin d'Arcachon et îles Bahamas) que j'ai étudiées sont intéressantes pour les raisons suivantes. Le sédiment sableux du Bassin d'Arcachon est très bien classé, c'est-à-dire très homogène du haut en bas de la plage. Il en résulte que les variations granulométriques sont très faibles et que les problèmes écologiques que pose le substrat dans lequel vit la microfaune se trouvent ainsi un peu simplifiés. D'autre part, le Bassin d'Arcachon étant une baie relativement bien abritée, il possède des plages assez stables pour permettre une étude suivie et comparée de la faune pendant plusieurs saisons.

L'étude des facteurs régissant l'habitabilité des espaces lacunaires du sable d'Arcachon m'a amenée à penser qu'il n'y avait aucun obstacle spatial au peuplement des sables coralliens par la microfaune, contrairement aux idées généralement admises (WILSON

1935, PENNAK 1950 et DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1953). Je suis donc allée vérifier mon hypothèse dans les sables coralliens détritiques des îles Bahamas. Ceux-ci se sont trouvés être richement peuplés, renfermant des formes variées et entièrement nouvelles, ou des espèces déjà connues d'autres régions. Faune très intéressante du point de vue biogéographique (RENAUD 1955).

Le même plan de travail et les mêmes techniques ont été employés dans les deux régions, les résultats obtenus sont exposés séparément, le plan suivant a été réalisé :

PLAN DE RECHERCHES

1°) *Etude du biotope* : en particulier, étude du milieu intérieur des sables et des espaces lacunaires dans leurs rapports avec la faune qui s'y trouve. Granulométrie, tassement, circulation de l'eau, pente. Etude des différents facteurs physico-chimiques susceptibles d'influencer les concentrations ou dispersions faunistiques.

2°) *Recherches sur les répartitions quantitatives et qualitatives* de la faune dans différents faciès avoisinant une plage type, choisie en général pour son peuplement abondant et sa relative stabilité.

3°) *Etudes quantitatives des grands groupes composant la biocénose*. Certaines proportions se sont révélées assez stables, d'autres ont présenté des variations.

4°) *Etudes des variations saisonnières* (Eyrac à Arcachon), portant à la fois sur l'ensemble de la faune et diverses espèces. Repeuplement d'une plage après de grands froids.

5°) *Mise en évidence de déplacements de la faune* par des expériences de peuplement de places vides.

6°) *Recherches sur l'influence très complexe* du rythme de la marée. Déplacements et mouvements propres de certaines espèces.

7°) *Conclusions comparées* entre les deux régions étudiées.

Groupes étudiés

Les organismes unicellulaires (Infusoires, Ciliés, Foraminifères) n'ont pas fait l'objet de comptages.

Les Cnidaires, les Turbellariés, les Nématodes (à l'exclusion de la famille des Epsilonématidés), les Echinodères, les Rotifères, les Ostracodes, les Isopodes, les Acariens, les Mollusques et les Insectes ont été dénombrés par groupes.

Les Epsilonématodes, les Polychètes, les Archiannélides, les Oligochètes, les Gastrotriches, les Copépodes Harpacticides, les Mystacocarides et les Tardigrades ont été étudiés quantitativement

et qualitativement, c'est-à-dire qu'une étude systématique a permis l'étude écologique et biogéographique de nombreuses espèces dans chacun de ces groupes.

TECHNIQUES DE PRÉLÈVEMENT ET D'ANALYSE

Le matériel est extrêmement simple, peu coûteux à construire, facile à transporter.

1°) *Carottier*

J'ai pu aisément traverser la couche de sable habitée par la micro-faune et prélever le sable avec précision grâce à un carottier d'une conception nouvelle (RENAUD-DEBYSER, 1957). Partant du principe souvent vérifié qu'il est impossible de forcer à la main un cylindre de métal dans une masse compacte comme le sable des plages, j'ai conçu un carottier formé de quatre lames s'emboîtant les unes dans les autres et qui pénètrent aisément dans le sédiment. Il a l'avantage d'être facilement démonté pour livrer une carotte d'un mètre de long que l'on peut découper en tronçons de la longueur désirée.

2°) *Appareil permettant l'extraction de la faune* (dispositif de BOISSEAU, 1957)

Une fois prélevés, les échantillons sont débarrassés de la faune qu'ils contiennent par le dispositif inventé par J.-P. BOISSEAU. Son principe est le suivant : l'échantillon de sable est placé dans une ampoule à sérum dans laquelle on envoie un courant d'eau assez fort pour agiter violemment les grains de sable. Les matières organiques et la faune plus légères que le sédiment sont alors entraînées dans plusieurs tubes qui permettent de décanter les particules les plus lourdes alors que la faune interstitielle est recueillie sur de très petits filtres en soie à bluter où elle forme un culot très réduit. La quasi-totalité de la population est ainsi séparée du sable à condition d'avoir, au préalable, laissé séjourner quelques minutes l'échantillon dans une solution de chlorure de magnésium isotonique à l'eau de mer.

3°) *Comptages*

Les animaux vivants sont alors dénombrés au binoculaire sur une lame de verre à rainures étroites, de la largeur du champ de la loupe; prisonniers de ces espaces exigus ils ne peuvent s'échapper au comptage.

L'étude du biotope (mesures de température, salinité, pH, étude granulométrique du sable, porosité et tassement) n'a pas donné lieu à l'emploi de techniques nouvelles.

REMERCIEMENTS

Avant d'exposer ce mémoire, je tiens à remercier ici les personnes qui en ont permis la réalisation.

Monsieur le Professeur R. WEILL m'a donné le goût de la zoologie et du travail sur le terrain, il m'a proposé ce sujet de recherches et n'a ménagé ni sa peine ni son temps pour me guider, m'encourager et me faciliter le travail à Arcachon; je lui renouvelle ici ma profonde gratitude.

Monsieur le Professeur M. PRENANT m'a accueillie dans son laboratoire avec une grande bienveillance, j'ai pu ainsi profiter de sa grande expérience en écologie marine; qu'il reçoive ici l'expression de toute ma reconnaissance.

Monsieur le Professeur P.-P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, a bien voulu être mon parrain au C.N.R.S., je l'en remercie vivement.

Messieurs les Professeurs FAGE, Membre de l'Institut, PETIT et DRACH ont bien voulu s'intéresser à mon travail et m'encourager, je les en remercie chaleureusement.

La compréhension et la générosité du Museum of Natural History de New-York ont permis mon séjour dans les Bahamas au Lerner Marine Laboratory; je remercie le Dr C. BREEDER, tout particulièrement le Dr L.A. KRUMHOLZ et Monsieur et Madame LERNER pour l'accueil qu'ils m'ont réservé.

L'intérêt qu'a porté à mon travail l'éminent spécialiste de la faune interstitielle Monsieur le Professeur Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE a été le meilleur des stimulants, je lui dois beaucoup et lui en suis très reconnaissante.

Monsieur J.-P. BOISSEAU, Chef de Travaux, a suivi ce travail de très près; j'ai tiré grand profit des longues discussions que j'ai eues avec lui, je le remercie très amicalement.

J'adresse tous mes remerciements à tous ceux qui m'ont aidée, soit à l'Institut de Biologie Marine d'Arcachon, en particulier Mademoiselle BERRIER, Messieurs DEYZI et IMBERT, soit au Lerner Marine Laboratory, Bimini, Bahamas.

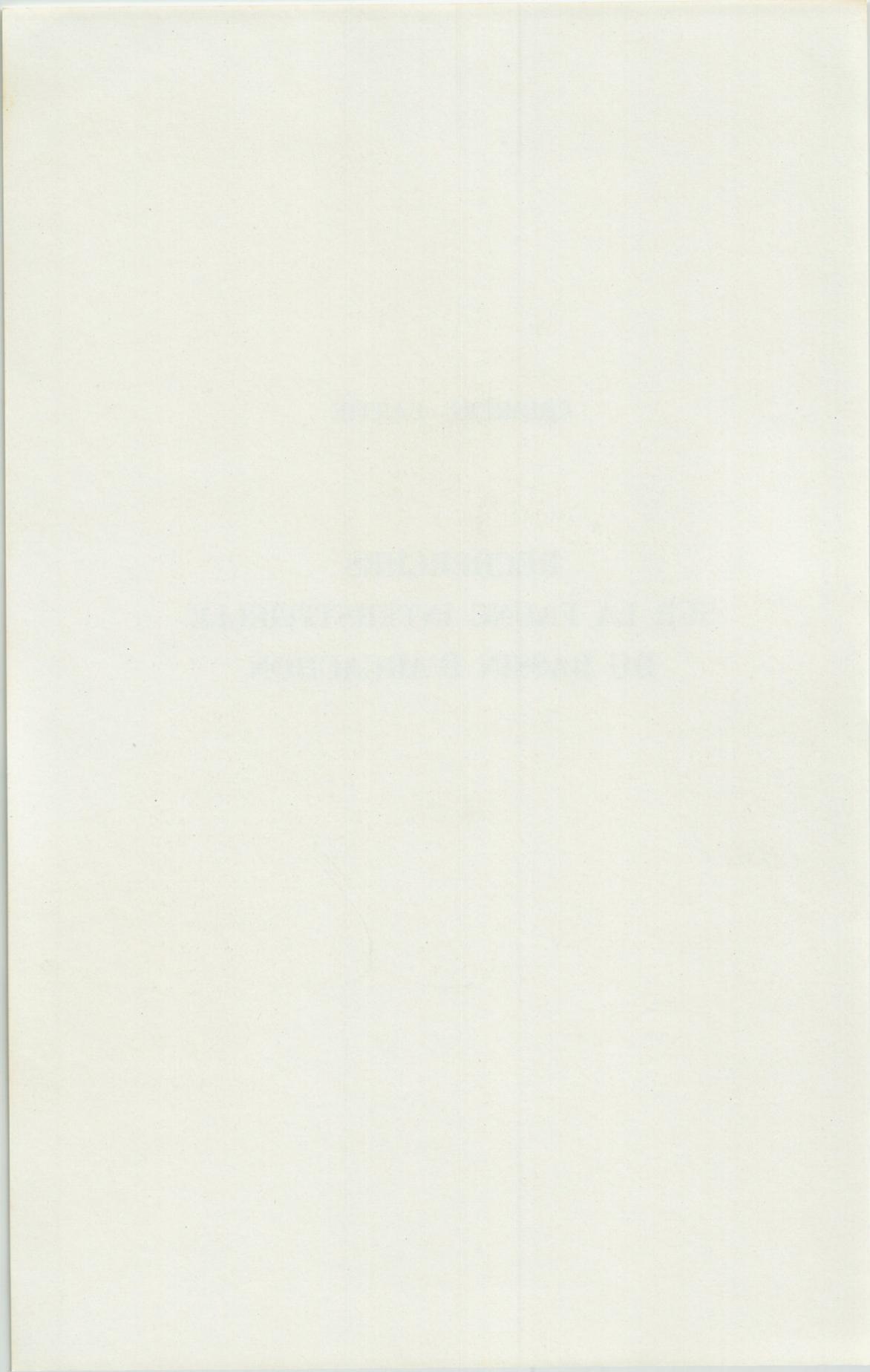
*Laboratoire d'Anatomie Comparée de la
Faculté des Sciences de Bordeaux,*

*Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie
Comparées de la Faculté des Sciences
de Paris,*

*Institut de Biologie Marine d'Arcachon,
Lerner Marine Laboratory, Bimini (Ba-
hamas)*

PREMIÈRE PARTIE

**RECHERCHES
SUR LA FAUNE INTERSTITIELLE
DU BASSIN D'ARCACHON**



CHAPITRE PREMIER

CONDITIONS GÉOGRAPHIQUES ET OCÉANOGRAPHIQUES

Le Bassin d'Arcachon (fig. 1), qui constitue une très large échancrure de la côte des Landes, a une superficie de 160 km² à mer haute; à mer basse un tiers seulement de cette surface est recouverte par les flots. Cette baie a la forme d'un triangle isocèle communiquant au sud avec l'océan par une large passe. Il est alimenté en eau douce au nord par le canal de Lège et à l'ouest par l'Eyre.

Au point de vue géologique (DEBYSER, 1957) il est limité sur sa côte ouest par un cordon dunaire l'isolant du Golfe de Gascogne, sur son côté nord-ouest par des sédiments pliocènes à caractères sableux et sur son flanc sud à la fois par le pliocène et la dune actuelle. L'importance des dunes est donc très grande puisque 60 % des rives du bassin sont constituées par du sable dunaire, sable presque entièrement siliceux. Le Bassin d'Arcachon est très peu profond : plus de 50 % de sa superficie est située au-dessus du niveau des basses mers et sa profondeur maximale n'excède pas 18-20 mètres. A mer basse le Bassin n'est plus formé que par des chenaux plus ou moins anastomosés, séparés par des bancs de sable ou de vase; ces bancs de vase sont généralement recouverts par les zostères : *Zostera nana* dans la partie basse de l'étage mésolittoral et l'étage infralittoral et *Zostera marina* dans la partie basse de l'étage infralittoral (LUBET, 1957).

Le Bassin d'Arcachon peut être considéré comme un estuaire de plus en plus envasé à mesure que l'on s'éloigne de l'océan et que les courants de marée sont moins forts. Ces courants ne se font plus alors sentir que dans les chenaux et leurs tributaires : les « esteys ». La salinité diminue également en allant vers le fond du Bassin en décembre 1954 elle était de 34 ‰ à l'entrée des passes,

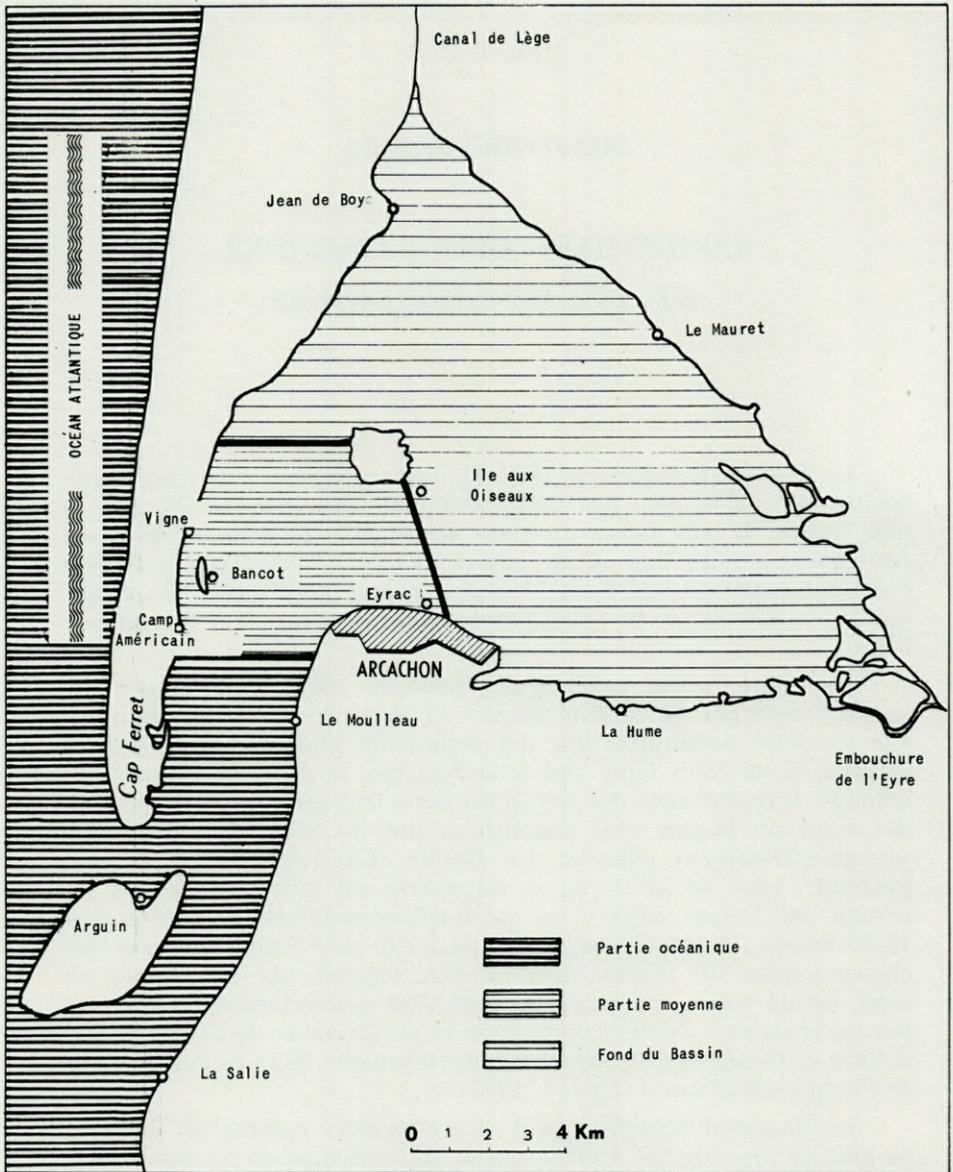


FIG. 1. — Bassin d'Arcachon (marée haute).

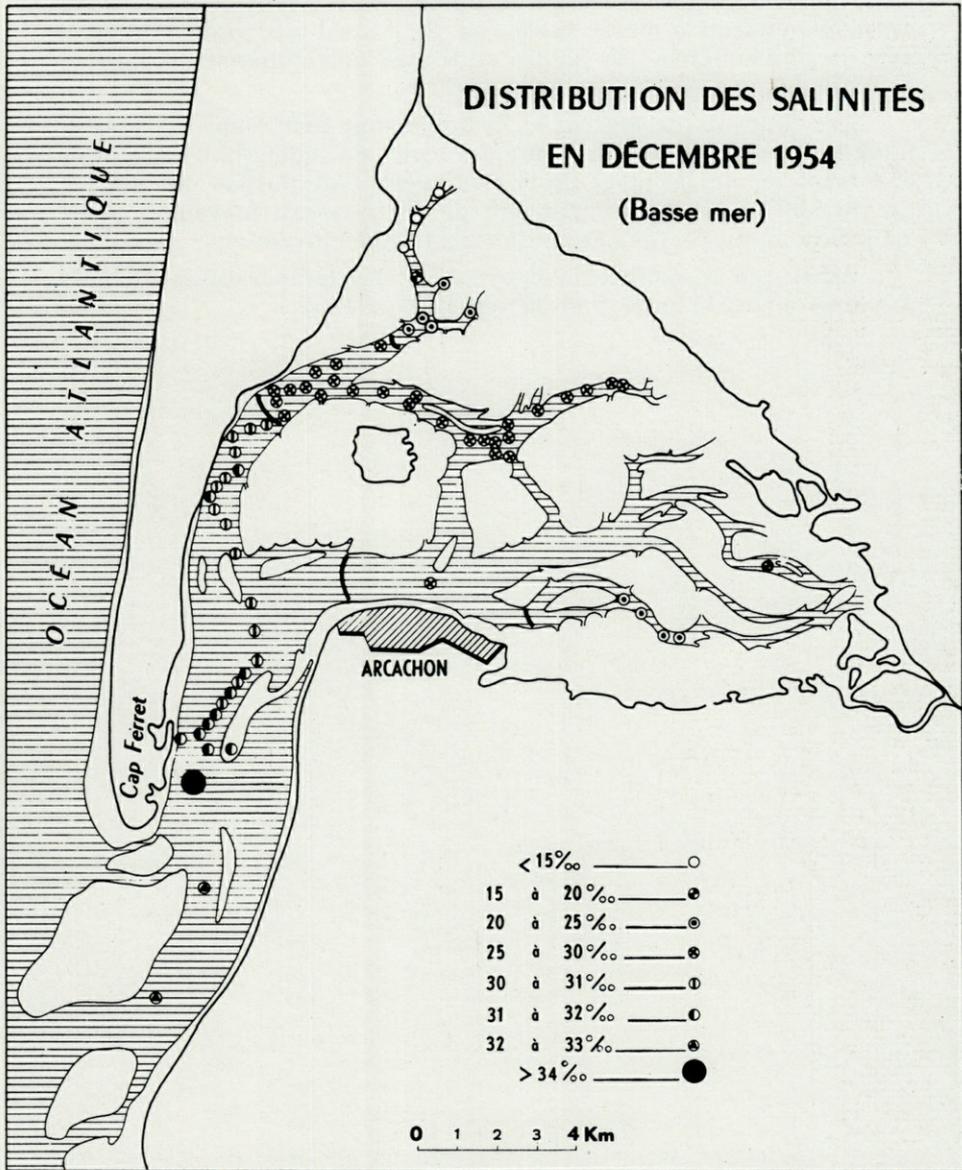


FIG. 2. — Salinités.

de 15 à 20 ‰ dans le fond du Bassin et l'embouchure de l'Eyre, entre 30 et 33 ‰ à Arcachon à marée haute et entre 30 et 25 ‰ au même endroit à marée basse (fig. 2). La salinité varie beaucoup avec la pluviométrie : le Bassin se trouve particulièrement dessalé pendant les mois pluvieux.

Les courants de marées et la houle sont forts dans les passes, modifiant constamment la forme des bancs de sable qui s'y trouvent et faisant reculer la plage de la rive ouest. L'amplitude des marées est de 4,50 m pour un coefficient de 95 (vive-eau moyenne) et de 2,10 m pour un coefficient de 45 (morte-eau moyenne).

Ainsi que le montre la figure 15 B, les températures relevées à Eyrac ont varié entre 0 et 25° en 1956 et 1957.

CHAPITRE II

CARACTÈRES DU BIOTOPE SABLEUX

Deux facteurs doivent entrer en ligne de compte pour interpréter les caractéristiques du milieu spécial que constitue le sable des plages. Il s'agit d'une part du volume des espaces habitables, d'autre part des caractéristiques physico-chimiques et dynamiques de cet habitat.

A) ESPACE HABITABLE, POROSITÉ

Pour la faune interstitielle la nature du sédiment joue un rôle considérable en contrôlant les espaces habitables. Les caractéristiques dimensionnelles du sable, la forme des grains et le tassement doivent être envisagés ici simultanément.

L'étude granulométrique du sable effectuée à Arcachon, — Eyrac, Camp Américain (rive ouest), La Vigne (rive ouest), La Salie (sud des passes) — a donné les courbes rassemblées dans les figures 3, 4 et 5. On constate que les courbes sont très voisines, caractéristiques de sables bien classés. En effet, le sable de ces plages est un sable d'origine dunaire et par conséquent très homogène, (So ou coefficient de classement compris entre : 1,11 et 1,2); les diamètres moyens (Md) diffèrent peu selon les stations, et sont en général compris entre 275 et 325 microns.

L'examen microscopique des grains de sable d'Arcachon a montré (fig. 6) que le sable est presque entièrement siliceux et que les grains sont très arrondis, ce qui est une caractéristique des sables très évolués.

Quelle est la signification écologique de ces deux séries d'observations ? Autrement dit comment la taille et la forme des grains influent-elles sur l'espace habitable ? C'est le problème de la pro-

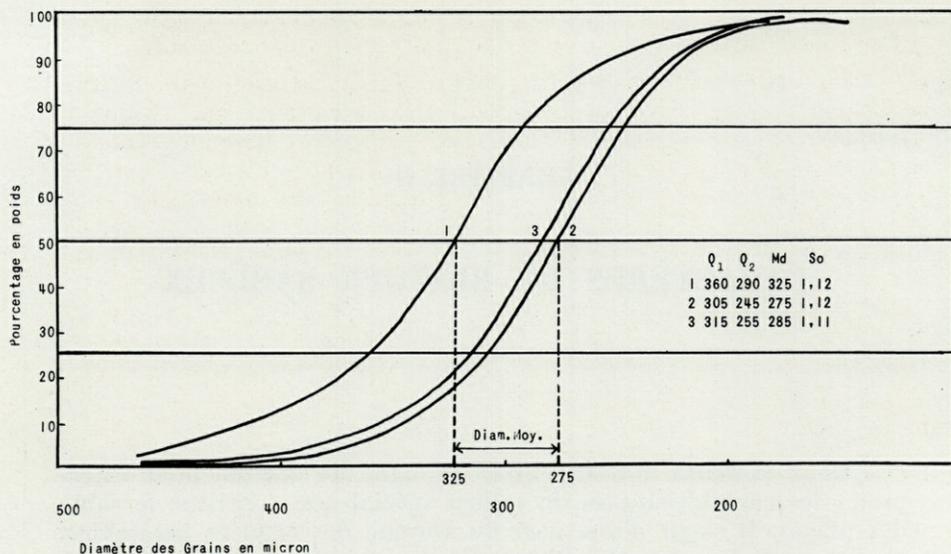


FIG. 3. — Courbes cumulatives des sables du Bassin d'Arcachon. Station B, plage d'Eyrac. 1, sable de surface; 2, sable prélevé entre 30 et 40 cm de profondeur; 3, sable prélevé entre 50 et 60 cm de profondeur.

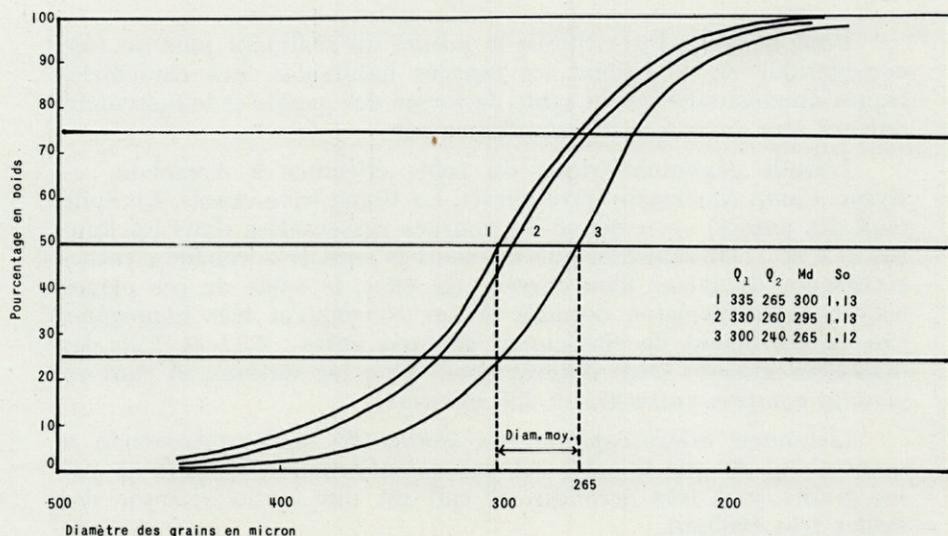


FIG. 4. — Courbe cumulative des sables du Bassin d'Arcachon. Station C, plage d'Eyrac. 1, sable de surface; 2, sable prélevé entre 30 et 40 cm de profondeur; 3, sable prélevé entre 50 et 60 cm de profondeur.

sité du sable. Il serait donc intéressant de calculer la taille des interstices et de la comparer aux organismes qui y circulent.

Dans le cas des sables d'Arcachon l'étude est grandement facilitée par les caractéristiques du sédiment : les grains sont ronds et peuvent être assimilés à des sphères; il est très homogène et on peut considérer en une deuxième approximation qu'il est constitué par des sphères de taille égale à celle du diamètre moyen. Le pro-

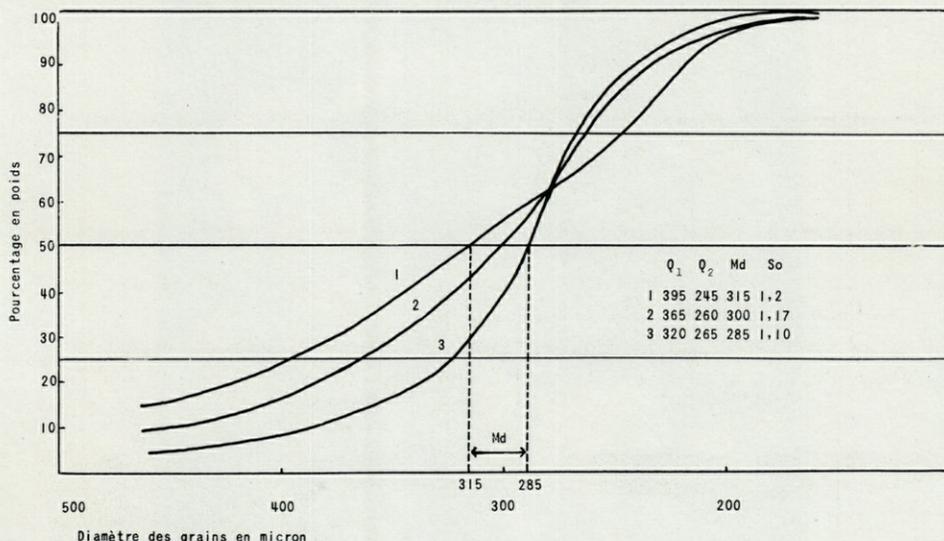


FIG. 5. — Courbe cumulative des sables du Bassin d'Arcachon. 1, La Vigne; 2, La Salie; 3, le Camp Américain; station des HMME; prélèvements entre 30 et 40 cm de profondeur.

blème est donc celui de l'arrangement des sphères entre elles. On sait (PETTJOHN, 1957) qu'il existe différentes façons pour des sphères de même diamètre de se placer les unes par rapport aux autres. L'arrangement qui laisse le plus de vide entre les grains est une disposition cubique, dans laquelle chaque sphère se trouve centrée sur un des huit coins d'un cube. L'arrangement qui laisse le moins d'espace est une disposition rhomboédrique : les centres des sphères étant placés aux huit coins d'un rhomboèdre.

Dans la disposition cubique l'espace poral occupe 47,64 % du volume total, dans l'arrangement rhomboédrique il n'est que de 25,95 %. Les mesures que j'ai effectuées au Camp Américain et à Eyrac (tableau 1) (rives ouest et sud du Bassin), révèlent une porosité moyenne de 45,5 % en haut de la plage, on peut donc assimiler la répartition des grains de sable dans la haute plage à un arran-

gement cubique. Dans le bas de la plage où la porosité tombe à 35 et 25 % on peut supposer que les grains y sont entassés en une disposition rhomboédrique. Dans les deux cas il existe entre les



FIG. 6. — Sable siliceux d'Arcachon, grains subsphériques diamètre moyen compris entre 275 et 325 microns ($\times 75$).

sphères des espaces vides reliés entre eux par des étranglements. GRATON et FRASER (1935) ont calculé les diamètres de ces étranglements et de ces vides. Ils ont donné les valeurs suivantes ($D =$ diamètre des sphères) :

	ARRANGEMENT cubique	ARRANGEMENT rhomboédrique
Diamètre des étranglements ..	0,414 D	0,154 D
Diamètre des vides	0,732 D	I } 0,250 D II } 0,414 D

Sur la figure 7, j'ai reporté la variation du diamètre des sphères en fonction du diamètre des étranglements et des vides, j'ai reporté

aussi les valeurs extrêmes des diamètres moyens des sables d'Arcachon dont la faune a été recensée. On constate que sur la haute plage où le tassement est minimum le diamètre des étranglements varie entre 104 et 146 microns et celui des vides entre 194 et 258 microns, en fonction du diamètre moyen des grains (aux environs

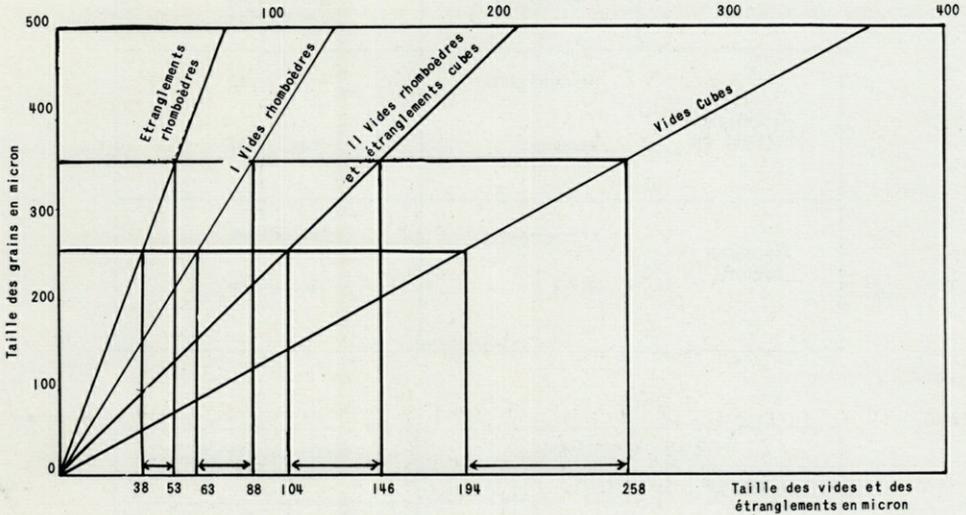


FIG. 7. — Relation entre la taille des grains et celle des vides et des étranglements dans l'assemblage hexagonal (rhomboédrique) et l'assemblage cubique. Sable d'Arcachon.

TABLEAU I

Porosité du sable (volume des vides en %) observée à Eyrac et au Camp Américain, Bassin d'Arcachon, 1957.

Profondeurs (en cm)	EYRAC		CAMP AMÉRICAIN		
	NM	HMME	NM	HMME	NM BMME
0-10	47	46,5	42		35
10-20	—	—	45		25
20-30	—	—	—		—
30-40	46	44	45		—
40-50	—	—	43		—
50-60	—	—	—		—
60-70	47	47	39,5		—
70-80	—	—	38		—

de 300 microns sur cette plage). Si le tassement est maximum dans le bas de la plage par exemple, le diamètre des étranglements varie de 38 à 53 microns et celui des espaces vides entre 63 et 88 microns.

	ESPACES HABITABLES	DIAMETRE des INTERSTICES (en micron)
ASSEMBLAGE RHOMBOEDRIQUE	Etranglements	38 à 53
	Vides	63 à 88
ASSEMBLAGE CUBIQUE	Etranglements	104 à 146
	Vides	194 à 258

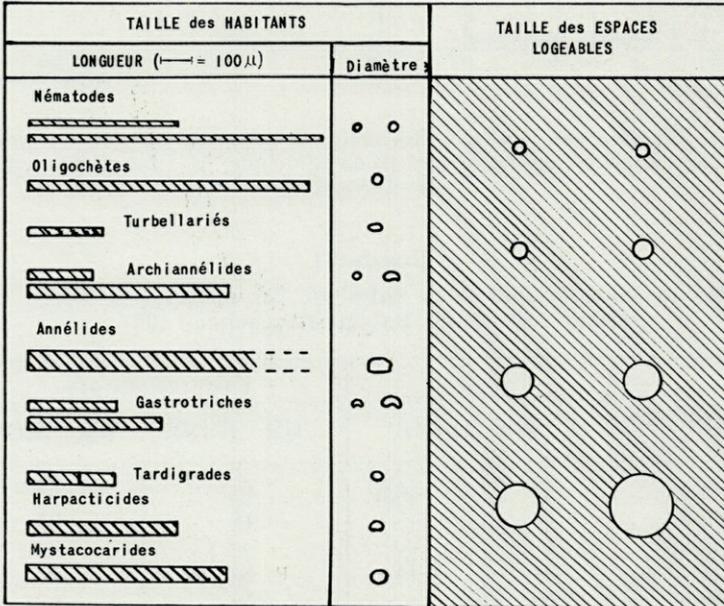


FIG. 8. — Comparaison entre la taille de quelques habitants du psammon et le volume habitable dont ils disposent dans le sable siliceux d'Arcachon (chiffres obtenus d'après la figure précédente).

Il est intéressant de comparer la taille des espaces logeables et celle des organismes étudiés. C'est pourquoi j'ai réuni dans la figure 8 un schéma montrant la taille des animaux et la taille des vides. Bien que schématique, cette figure permet de constater, en particulier, que le diamètre des organismes est en général d'une taille égale ou inférieure à celles des étranglements, et que, dans la majorité des cas, les variations granulométriques ne sont pas assez importantes pour créer des barrières empêchant le déplacement des habitants par entraînement ou par mouvement propre des organismes. On verra au chapitre IV, C et E, le parti que l'on peut tirer de cette étude pour l'interprétation des « migrations » de la faune à Arcachon et de la rapidité de dispersion et de concentration de la population psammique dans des plages de sable très meuble comme le sable corallien de Bimini.

Cette étude de la porosité permet aussi de s'apercevoir que seules des particules inférieures à 30 microns sont susceptibles d'être entraînées à l'intérieur du sédiment et d'en colmater les interstices; des grains plus gros n'y pénétreront pas.

A Arcachon, par exemple, dans les bas de plage les particules fines de la vase s'accumulent, le sable est colmaté et devient abiotique; c'est pourquoi les prélèvements en profondeur n'ont pas été effectués au-delà de la ligne de basses mers de morte-eau.

La composition chimique du milieu intérieur des sables est contrôlée par des facteurs physiques et dynamiques qui sont : la perméabilité, la pente et la stabilité de la plage; ces facteurs agissent simultanément. En effet, plus le sédiment est perméable, plus les eaux circulent et moins elles se différencient, plus la perméabilité est faible, plus la stagnation est importante et plus la composition chimique de l'eau interstitielle est altérée. Mais à perméabilité égale, la circulation dépend de la pente de la plage; la pente dépend de la stabilité de la plage.

B) PERMÉABILITÉ

La perméabilité est un des facteurs qui contrôlent le degré d'habitabilité du milieu intérieur du sable. Elle peut se définir par le débit de liquide qui passe par une pente donnée à travers le sable; c'est une fonction complexe des caractéristiques granulométriques, de la forme des grains et de leur tassement. Bien que je n'aie pas fait de mesure de perméabilité, il est possible de remarquer deux faits : le sable des plages que j'ai étudiées est très bien « classé », c'est-à-dire que ses grains sont d'une taille très uniforme, donc la perméabilité devrait être grande; en effet, si les grains sont

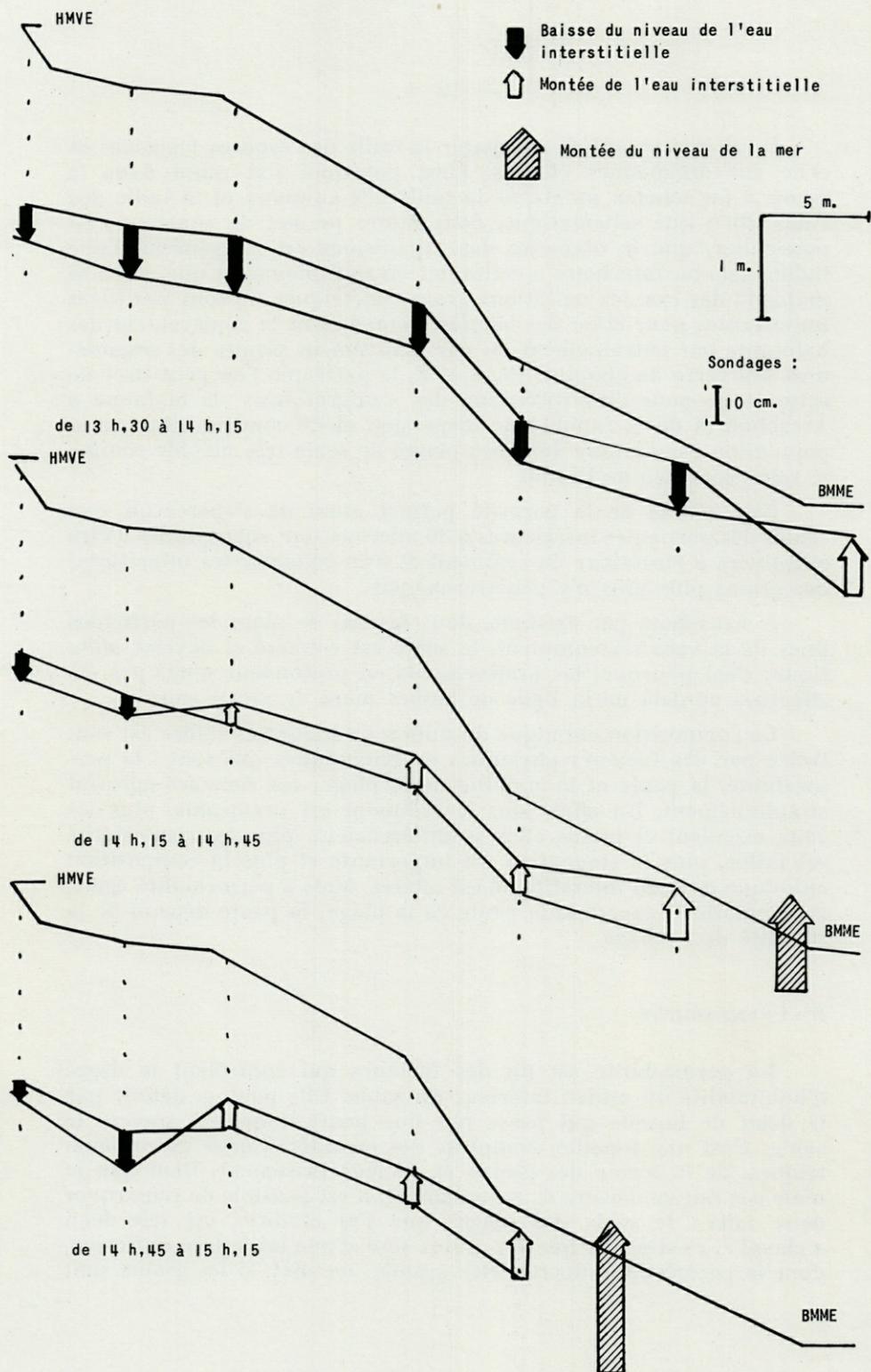


FIG. 9. — Variations du niveau du plan d'eau interstitielle en fonction de la marée montante. 29/3/1956. Plage d'Eyrac. Marée basse à 13 h 20.

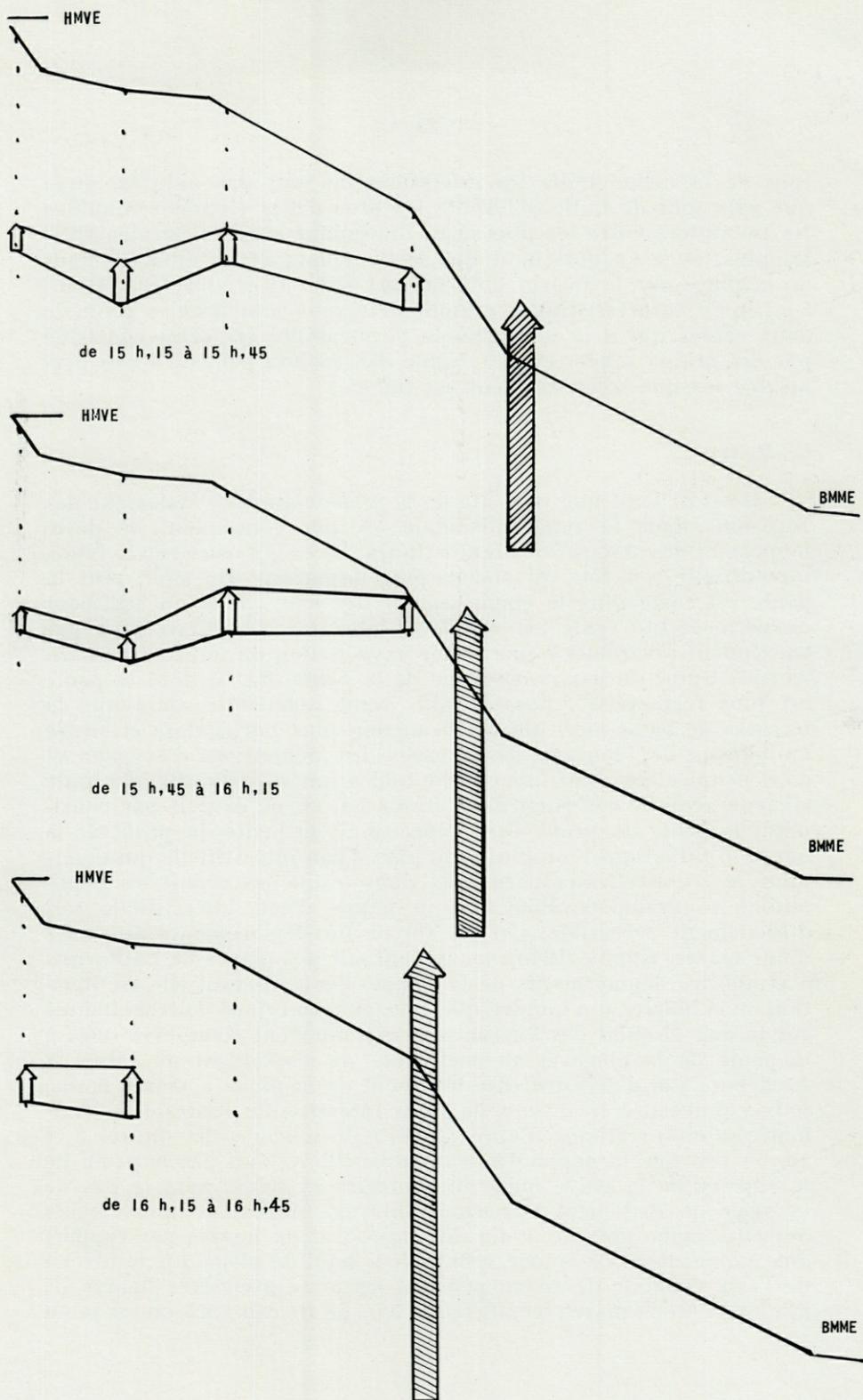


FIG. 10. — Variations du niveau du plan d'eau interstitielle en fonction de la marée montante. 29/3/1956. Plage d'Eyrac. Marée basse à 13 h 20.

tous de la même taille les interstices ne sont pas obturés, alors que s'ils sont de taille différente les plus petits viennent colmater les interstices entre les plus gros, diminuant ainsi la perméabilité. De plus, on a vu plus haut que le tassement était faible en haut de la plage sur le Bassin d'Arcachon. Enfin il semble (ΡΕΤΤΙΟΝΗ l. c.), qu'à caractéristiques granulométriques comparables celui de deux sables qui a la plus grande perméabilité est celui constitué par des grains ronds. Donc le sable d'Arcachon peut être très perméable lorsque son tassement est faible.

C) PENTE

Il est évident que la pente de la plage contrôle l'étalement des zonations dans la zone intertidale, et, par conséquent, le développement des associations faunistiques; en ce qui concerne la faune interstitielle son rôle est encore plus important. En effet, plus la pente est forte plus le cheminement des eaux pour un sédiment de perméabilité égale est rapide et plus les conditions sont par conséquent favorables à une bonne oxygénation du milieu intérieur. Ainsi à Eyrac, la partie moyenne de la plage (fig. 9) dont la pente est plus forte (7 %), possède une faune abondante alors que la terrasse de basse-mer, qui est beaucoup plus horizontale et située au-dessous de l'horizon des sources, est dépourvue d'oxygène et n'est peuplée que dans une couche tout à fait superficielle. En toute rigueur, dans le cas particulier étudié ici, on ne devrait pas considérer la pente du profil de la plage, mais la pente du profil de la nappe « phréatique » ou plutôt du plan d'eau interstitielle qui détermine le renouvellement des eaux dans lesquelles vivent les populations psammiques. Bien que la nappe d'eau interstitielle soit difficilement accessible, j'ai pu suivre ses déplacements au cours d'une marée. EMERY (1948), travaillant sur des plages de Californie, a étudié les déplacements de la nappe d'eau interstitielle en fonction de la marée; il a montré que celle-ci a un retard de trois heures sur la mer et subit des fluctuations extrêmement complexes dues à la pente de la plage et au coefficient de classement du sable. A Arcachon, j'ai d'abord dressé un profil de la plage à marée basse, puis j'ai mesuré le niveau de l'eau interstitielle toutes les demi-heures à cinq stations. D'après la série de schémas des figures 9 et 10, on voit que la nappe d'eau interstitielle ne suit pas le profil de la surface de la plage mais au contraire se relève vers le bas de la plage où justement la perméabilité est faible; les mouvements de cette nappe présentent un décalage de deux heures par rapport aux mouvements de la mer, ceci pour le haut de plage. Là, le niveau de l'eau s'abaisse de 15 cm pendant les deux premières heures de la montée de la marée (coefficient : 95). Ce niveau varie aussi selon

les pluies et les saisons ainsi que j'ai pu le constater en suivant l'évolution de la plage d'Eyrac (Chapitre IV, C).

D) STABILITÉ DES PLAGES

La plage étant une bande de terrain meuble située entre le continent et le milieu marin, son profil ne traduit qu'un équilibre très changeant. Les innombrables études faites par les spécialistes de défense des côtes insistent sur le caractère précaire de cet équilibre. Cette instabilité a une répercussion sur la biocénose qui peuple le sable des plages. Les conditions de peuplement sont donc beaucoup plus favorables sur une plage abritée que sur une côte en constant remaniement. Les deux localités que j'ai étudiées comprenaient trois types de plages : des plages océaniques instables, des plages semi-stables situées entre l'océan et le fond de la baie ou lagune, et des plages très stables occupant le fond de la baie ou de la lagune. J'ai pu établir des stations dans ces trois types de plages, mais j'ai choisi les plages semi-stables pour y faire des études de peuplement plus poussées car elles sont les plus peuplées.

Il y a donc dans le Bassin d'Arcachon trois zones (fig. 1) : la zone océanique, la partie moyenne et le fond du Bassin. Dans la partie océanique le profil de la plage compris entre la terrasse de haute mer et la terrasse de basse mer est constamment soumis aux actions combinées de la marée, de la houle et de la tempête (les hauts de plage engraisent en été et s'amenuisent en hiver). En l'espace d'une marée des épaisseurs de sédiment supérieures à 50 cm peuvent être enlevées ou apportées. Dans un milieu aussi instable les associations n'ont pas le temps de s'établir, les organismes étant continuellement éliminés par le remaniement incessant du sable. C'est pourquoi les plages de La Salie, d'Arguin et du Moulleau soumises aux actions de la houle ont une faune moins abondante (moyenne de 110 individus par 75 cm³ de sable) que des plages mieux abritées.

Sur les plages de la partie moyenne, l'action de la houle ne se fait sentir qu'en de rares occasions; le sable est relativement stable sans pourtant que cet équilibre soit définitif. Il est remanié de temps à autre mais il est propre et bien irrigué. Les organismes s'y développent librement. Ce sont les plages du Camp Américain, d'Eyrac, de La Vigne et du Bancot (moyenne de 300 individus par 75 cm³ de sable) (fig. 11).

Sur les plages du fond du Bassin, tous les phénomènes dynamiques sont amortis; seul subsiste le jeu alternant du flot et du jusant qui dépose sur la bande de marnage des débris de végétaux (en particulier des zostères) et d'organismes. Le sable est sale, les

pores en sont colmatés. La plage trop stable s'envase et la perméabilité étant restreinte, le renouvellement des eaux contenant de l'oxygène dissous se fait mal, la plage tend à devenir abiotique, sauf en surface à quelques centimètres de profondeur. C'est le cas des plages du Mauret, de La Hume, l'Aiguillon et celles de l'Est de l'île aux Oiseaux. La plage de Jean de Boye fait exception, elle est plus peuplée parce que mieux irriguée, au pied d'une dune.

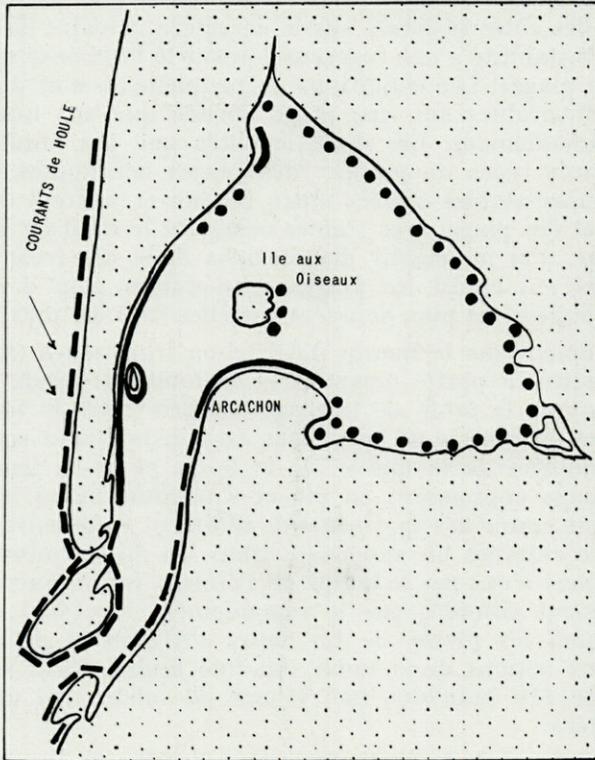


FIG. 11. — Types de plages du Bassin d'Arcachon.
--- Plages instables
— Plages semi-stables
... Plages stables et colmatées.

E) TEMPÉRATURE

Les températures varient du haut en bas de la plage et de la surface vers la profondeur. Les écarts sont les plus grands en haut de la plage et varient selon le coefficient de la marée. Les parties

les plus profondes en haut de la plage sont les plus stables, bien qu'elles subissent de larges variations saisonnières.

J'ai consigné dans les figures 12 et 13 les écarts maximum de température du sable observés à différents niveaux et profondeurs à Eyrac pendant deux années. Dans les figures 14 et 15 on voit les températures du sable en surface comparées à celles de l'eau interstitielle et de l'eau de mer à différentes époques de l'année. Au chapitre IV on verra quels changements s'effectuent dans la population en fonction des variations saisonnières de température.

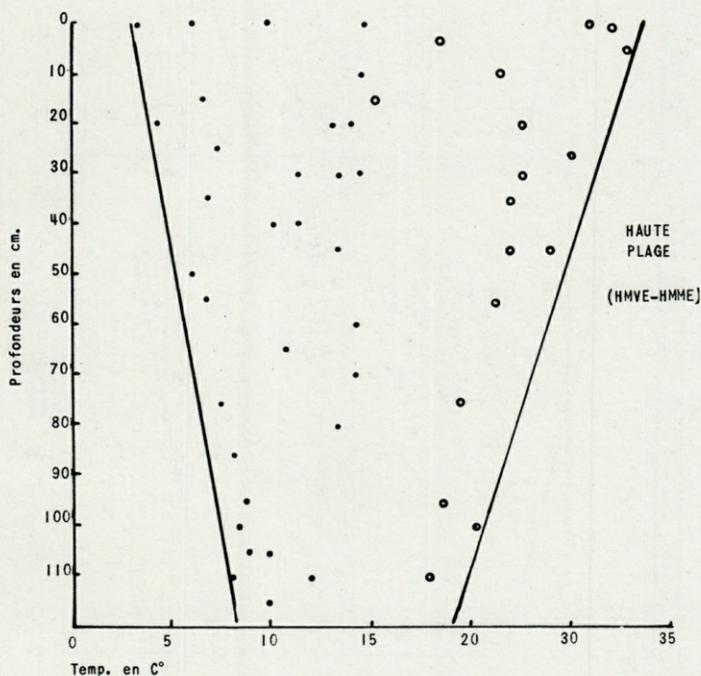


FIG. 12. — Ecart maximum des températures du sable à différentes profondeurs à Eyrac (Arcachon), d'après 50 mesures effectuées dans la haute plage entre janvier 1955 et janvier 1958.

- Hiver
- Été.

F) SALINITÉ

La zone mésolittorale se trouve située au point de rencontre entre l'eau de mer et les eaux douces continentales qui proviennent du haut de la plage. La teneur en sel de l'eau interstitielle en un

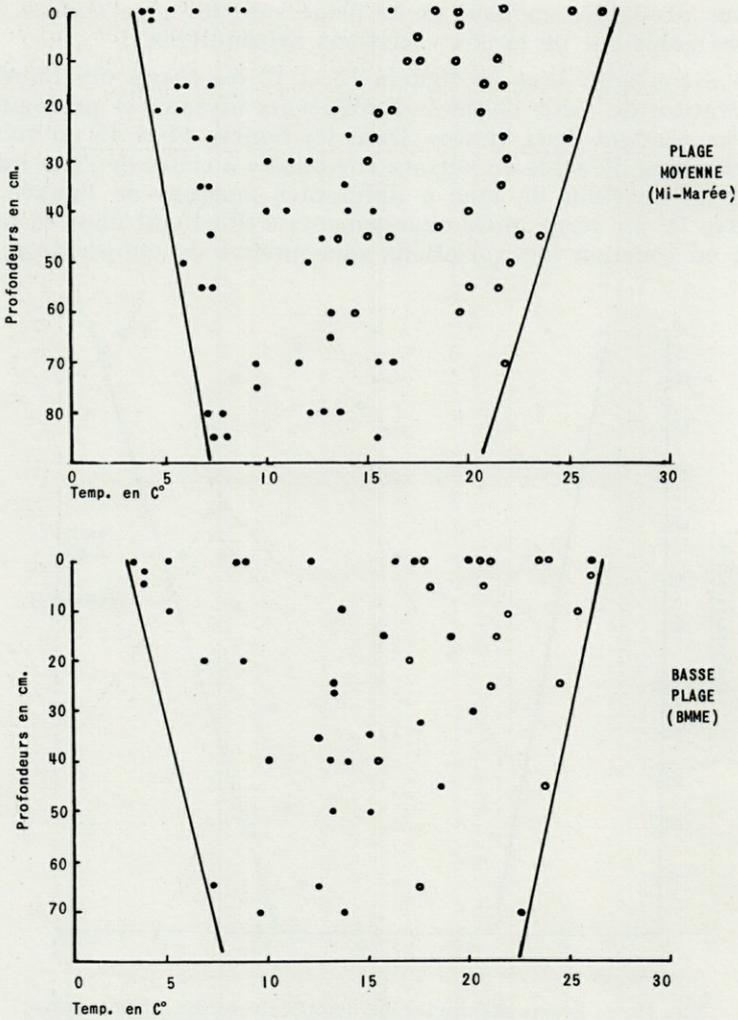


FIG. 13. — Ecart maximum des températures du sable à différentes profondeurs à Eyrac (Arcachon), d'après 131 mesures effectuées entre janvier 1955 et janvier 1958.
• Hiver, ◦ Eté.

point donné de la plage est donc une variable qui dépend de l'importance respective des apports d'eau de mer et d'eau douce en ce point. L'apport d'eau de mer étant déterminé par la marée et l'apport d'eau douce par les infiltrations souterraines et la pluviosité. Toute variation de l'un quelconque de ces facteurs entraîne

une variation de la salinité du haut en bas de la plage et une variation saisonnière. Ce sont de telles observations que j'ai consignées dans les figures 14 et 15, l'amplitude de ces variations étant déterminée par des caractéristiques strictement locales.

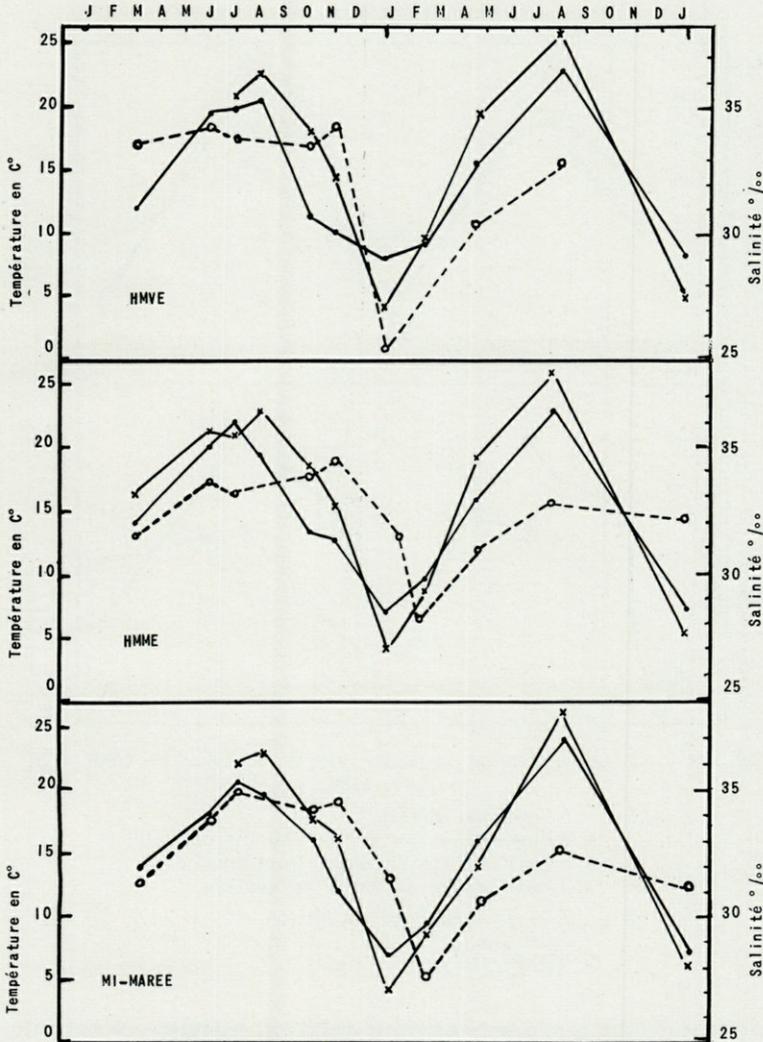


FIG. 14. — Températures et salinités relevées sur la plage d'Eyrac en 1956, 1957 et janv. 1958.

- x Températures du sable en surface
- Températures du plan d'eau interstitielle
- o Salinités du plan d'eau interstitielle.

Il faut cependant, sur le plan écologique général, souligner le fait suivant : le milieu interstitiel des plages marines de mer à marées est très comparable au milieu d'estuaire. Comme dans un estuaire, la pénétration des eaux salées est déterminée par la pente

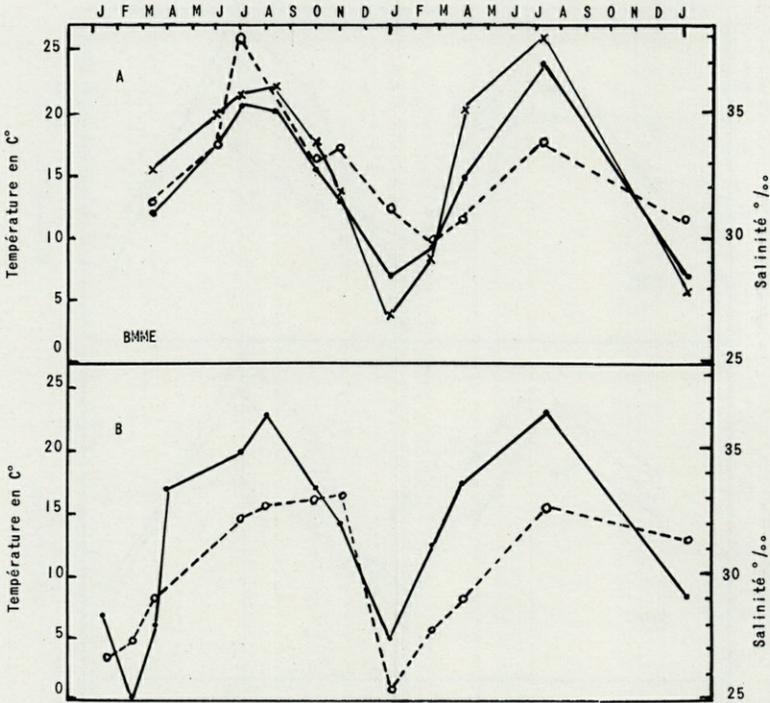


Fig. 15. — Températures et salinités relevées à Eyrac en 1956, 1957 et janv. 1958.

- A. Niveau des BMME
 - Températures du plan d'eau interstitielle
 - Salinités du plan d'eau interstitielle
 - × Températures du sable en surface.
- B. Eau de mer, bord du chenal
 - Salinités
 - Températures.

et l'amplitude du marnage; comme dans un estuaire la salinité en un point donné de la plage dépend du débit d'eau douce venant de la terre. Pour ces raisons, il est dangereux de généraliser les observations faites sur les zonations dans des mers différentes et dans des points différents de l'océan, sans tenir compte de l'amplitude locale de la marée et de l'importance de la pluviosité. De même,

si les eaux de la nappe « phréatique » qui caractérisent la nappe d'eau alimentant l'horizon des sources peuvent correspondre à un milieu bien défini en mer Baltique ou en Méditerranée, il l'est beaucoup moins à Arcachon par exemple où l'amplitude du marnage,

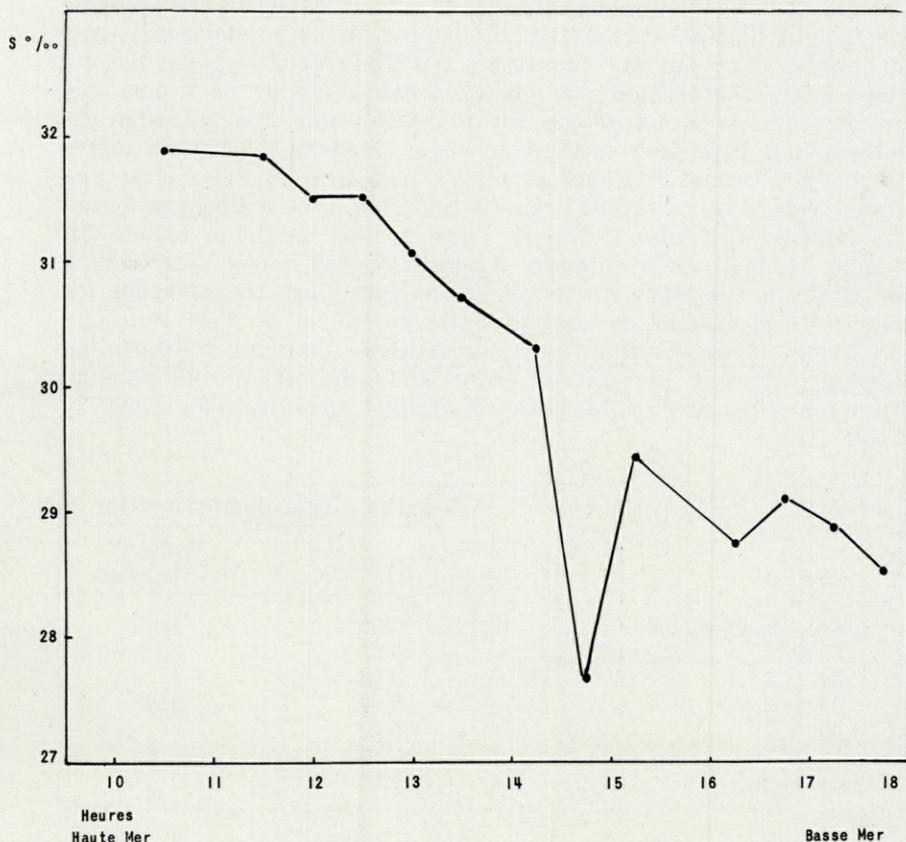


FIG. 16. — Variation de la salinité en fonction de la marée. Eyrac.
Coefficient : 55 (décembre 1954).

sans être considérable, est de 4,50 m pour des coefficients de 95. Ce milieu n'étant pas défini, il est donc abusif de parler en tant que tel de la nappe « phréatique ». La nappe d'eau qui sépare toute terre émergée de la mer présente une salinité variable dans le temps et dans l'espace, et les problèmes écologiques qu'elle pose doivent être traités d'un point de vue dynamique, de la même façon que sont abordés les problèmes d'écologie d'estuaire (fig. 16).

G) OXYGÈNE DISSOUS

La présence d'oxygène dans l'eau interstitielle est indispensable à la respiration des organismes. On peut se demander si la concentration en oxygène dissous est, dans le milieu interstitiel des plages, un facteur limitant de l'activité biologique. A ma connaissance, peu de publications ont été consacrées à l'étude de l'oxygène dissous dans l'eau d'imbibition des plages. PENNAK (1950) ne donne des valeurs que pour les plages d'eau douce : une concentration de 5,5 cm³ par litre pour le bord de l'eau s'abaisse à 0,4 à un mètre du bord de l'eau. Il s'agit de plages lacustres où l'eau n'est pas renouvelée. ANGELIER (1953) sur la plage du Troc à Banyuls donne les chiffres suivants : 5,8 pour l'eau de mer et 2,8 à 0,50 m du rivage. Il s'agit, bien entendu, d'une mer sans marée. Sur la côte du Golfe de Gascogne des observations faites par DEBYSER sur les plages de la Conche des Baleines (Ile de Ré) et de Vert Bois (Ile d'Oléron) montrent que l'eau interstitielle contient toujours de l'oxygène dissous. Le tableau suivant donne les valeurs obtenues de 10 m en 10 m depuis la laisse de haute mer jusqu'au bord de l'eau.

	Oxygène dissous (cm ³ par litre)	
	Vert Bois	Conche des Baleines
Laisse de haute-mer	2,62	2,07
10 m	3,92	2,15
20 m	3,93	4
30 m	3,02	2,28
40 m	3,02	
50 m	2,12	
Eau de mer	7,35	

On voit qu'à l'intérieur de la plage la teneur en O₂ varie de 2,12 cm³ par litre à 4 cm³.

Pour l'atoll de Bikini, EMERY (1954) donne des valeurs comprises entre 3,82 et 5,42 pour l'eau interstitielle alors que pour l'eau de mer ces valeurs sont comprises entre 3,60 et 6,21. Quelle est la signification de ces résultats ? Dans les cinq cas envisagés ici, l'eau interstitielle contient moins d'O₂ que l'eau de mer ou de lac, mais elle n'en est jamais dépourvue. Bien que basées seulement sur deux exemples concernant une mer à marées, il semble que ces données soient généralisables. L'eau interstitielle n'est pas stagnante, elle est renouvelée à chaque marée haute par l'eau de mer

de la zone de déferlement, c'est-à-dire par une eau de mer saturée en oxygène. D'autre part, il n'est pas nécessaire de doser l'oxygène dissous dans les eaux interstitielles pour savoir quand celle-ci en contient. Si l'oxygène est absent de l'eau interstitielle le milieu devient réducteur, le sable noircit à cause de la formation de sulfures de fer. Ceci est souvent le cas au-dessous du niveau de l'horizon des sources où la perméabilité est faible et la circulation de l'eau ralentie; le sable est noir et abiotique, au contraire aux niveaux supérieurs où la circulation de l'eau est rapide, l'oxygène est toujours présent, le sable n'est jamais noir et quand il y a la moindre trace de substances ferrifères, celles-ci sont oxydées donnant au sédiment une couleur légèrement ocrée due aux sels ferriques révélant ainsi la présence de l'oxygène. En d'autres termes, la teneur en oxygène dissous est plus faible dans l'eau interstitielle que dans l'eau de mer sus-jacente mais rarement nulle. Ceci a une répercussion sur la répartition des organismes : les sables noirs, réducteurs, ne contiennent que très peu de faune, alors que celle-ci est toujours présente dans les sables bien irrigués de la partie haute et moyenne des plages.

H) MATIÈRE ORGANIQUE

Dans le sable des plages la matière organique est présente à l'état solide ou dissous. A l'état solide sous forme de débris d'algues à un stade plus ou moins avancé de décomposition. A l'état soluble la matière organique est inidentifiable sinon par voie chimique dans l'eau interstitielle.

Dans les plages peuplées par la microfaune, la concentration en matière organique est toujours très faible. Ceci est normal : si des détritiques organiques sont accumulés dans le sable de la plage, ces débris sont immédiatement attaqués par les bactéries qui consomment rapidement l'oxygène du milieu interstitiel rendant celui-ci impropre à l'activité biologique aérobie. La teneur en matière organique des plages de sable n'est pas dosable par les techniques applicables à la vase parce que les teneurs en carbone et en azote y sont beaucoup trop faibles. Cependant des variations saisonnières doivent exister, tout au moins dans les pays tempérés en relation avec les pullulations planctoniques de printemps et d'automne.

I) ACIDITÉ

Les quelques mesures faites sur l'eau interstitielle montrent que le pH de ces eaux est voisin de celui de l'eau de mer tout en étant souvent plus acide. Ceci est encore une répercussion de l'acti-

tivité biologique. On sait que dans les couches supérieures de l'eau et même dans les mares supralittorales (EMERY, 1946), le pH des eaux dépend de l'activité biologique : la photosynthèse appauvrissant le milieu en gaz carbonique et entraînant une alcalinisation des eaux, les phénomènes respiratoires acidifient le milieu parce qu'ils sont producteurs de gaz carbonique. Dans le milieu interstitiel des plages le pH est donc dans la plupart des cas plus acide, seuls les phénomènes respiratoires étant actifs dans l'intérieur de la plage. Cette baisse de pH n'est cependant pas considérable. Les valeurs les plus basses sont données par EMERY (1954) qui relève une valeur de 7,44 dans l'atoll de Bikini; DEBYSER observe un pH de 7,55 à l'île d'Oléron. A Eyrac le pH oscille autour de 7,80, l'eau de mer étant à 8,18.

CHAPITRE III

PRINCIPALES ESPÈCES ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DANS LES DIFFÉRENTES PARTIES DU BASSIN D'ARCACHON

Ainsi qu'on l'a vu au chapitre II, ce sont des conditions analogues à celles d'un estuaire qui règnent dans les différentes parties du Bassin d'Arcachon. Il était donc à priori intéressant de prospecter largement cette baie; en effet, la recherche des espèces parmi des milieux aussi variés s'imposait et devait permettre de préciser leurs préférences écologiques et par là même leur biologie.

Le Bassin d'Arcachon peut être divisé en trois parties (fig. 1) qui ont des caractéristiques hydrologiques et sédimentologiques très différentes (chapitre I); dans chacun de ces secteurs, j'ai établi des stations sur les rives droites et gauches et une station intermédiaire sur les bancs de sable ou îles situés à mi-chemin entre les rives. Ces stations sont les suivantes (fig. 17) :

— dans les passes ou partie océanique permettant la communication avec la mer :

rive sud : La Salie, Le Moulleau,
rive nord : Hortense,
station intermédiaire : banc d'Arguin.

— dans la partie moyenne :

rive sud : Eyrac,
rive nord : Camp Américain, La Vigne,
stations intermédiaires : banc du Bancot, Ile aux Oiseaux.

— dans le fond du Bassin où les plages sont stables et le sable presque toujours colmaté :

rive sud : l'Aiguillon, La Hume,

rive nord : Jean de Boye,
station intermédiaire : partie est de l'Ile aux Oiseaux.

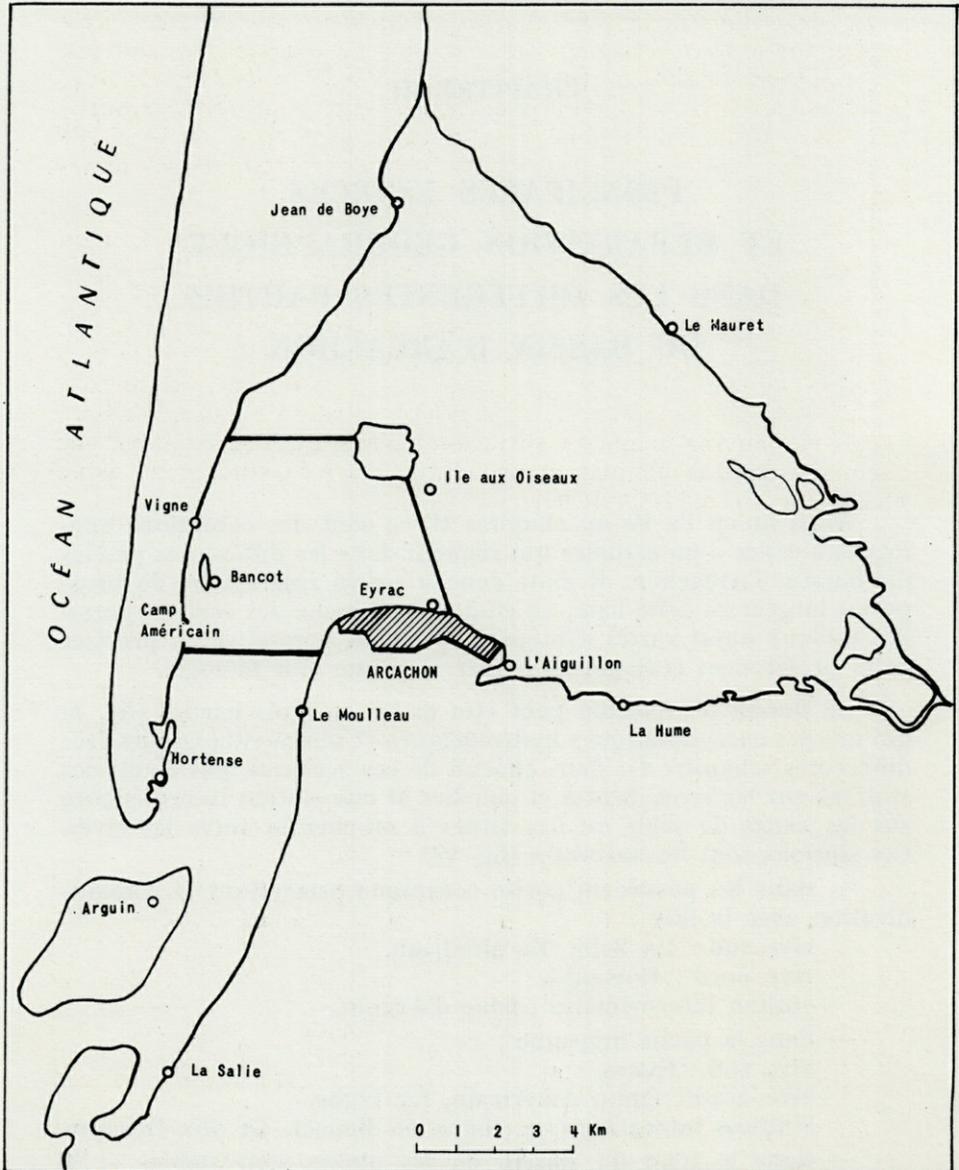


Fig. 17. — Principales stations prospectées en avril 1957.

La plupart des prélèvements comprennent un carottage au niveau moyen des hautes mers et un autre au niveau moyen des basses mers. Ainsi on atteint la nappe d'eau d'imbibition en haut de la plage dans la plupart des cas et on traverse également cette nappe vers le bas de la plage ou au niveau de l'horizon des sources. Dans le fond du Bassin, à l'exception de la station de Jean de Boye le sédiment est trop colmaté pour être peuplé en profondeur, aussi les prises n'ont été effectuées qu'entre la surface et — 20 cm de profondeur. Des mesures de salinité ont accompagné les prises (tableau II).

Au point de vue quantitatif, la répartition de la faune suit les grandes divisions fondamentales du Bassin (voir p. 23), les passes étant en général moins peuplées (moyenne de 110 individus par cm³ de sable) que la partie centrale (300 individus par cm³). Quant au fond du Bassin les résultats obtenus se sont montrés trop hétérogènes pour être comparables; en effet, certaines stations sont très peuplées en surface sur une mince couche de sable, d'autres sont très pauvres même en surface, et d'autres, Jean de Boye par exemple, ont une population abondante entre la surface du sable et la nappe d'eau interstitielle.

TABLEAU II

Salinités relevées aux principales stations du Bassin d'Arcachon prospectées en avril 1957.

(Prélèvements effectués à marée basse).

STATIONS	EAU INTERSTITIELLE		EAU DE MER
	Haute plage	Basse plage	
La Salie	13,12	— —	34,04
Banc d'Arguin	34,00	33,87	34,65
Hortense	— —	34,05	34,18
Le Moulleau	33,87	32,56	— —
Camp Américain	30,86	32,56	27,18
Banc du Bancot	— —	31,22	27,11
Eyrac	31,09	30,86	28,98
Ile aux Oiseaux	— —	28,66	20,35
Jean de Boye	25,30	— —	— —
Mauret	19,25	20,43	— —
La Hume	— —	26,94	— —

J'ai dénombré les différentes espèces par comptage précis, puis j'ai fait la moyenne du nombre obtenu pour chaque station; j'ai pu ainsi dresser des cartes de répartition qui ne sont d'ailleurs valables que pour avril 1957.

Au point de vue qualitatif cet échantillonnage du Bassin d'Archachon a permis de récolter et de déterminer les espèces dont la liste suit. Les espèces les plus abondantes ont fait l'objet de cartes de répartition ou de tableaux de fréquence.

CNIDAIRES : *Protohydra* sp. et *Halammohydra* sp.

ECHINODERMES : Synaptés naines : *Leptosynapta minuta* (Becher).

TURBELLARIÉS : *Promesostoma* sp., *Convoluta schulzei* Ax, *Promonotus marcei* Ax.

NÉMATODES : Espèces très nombreuses et variées. Seules familles étudiées :

— Epsilonématodes avec : *Bathepsilonema pustulatum* Gerlach et *Metepsilonema hagmeieri* Steiner;

— Desmoscolescidés avec : *Desmoscolex frontalis* Gerlach.

ANNÉLIDES POLYCHÈTES : Larves de Phyllodociens, de *Nereis*, de *Sphaerosyllis*. *Hesionides arenarius* Friedrich, *Stygocapitella subterranea* Knöllner, *Manayunkia estuarina* Bourne et *Platyneris dumerili* Audouin et Milne Edwards.

ARCHIANNÉLIDES : *Protodrilus pardii* Gerlach, *Diurodrilus minimus* Remane, *Dinophilus gyrocolius* (Schmidt), *Trilobodrilus heideri* Remane et *Nerillidium* sp.

OLIGOCHÈTES : *Michaelsena subterranea* Knöllner, *Michaelsena* sp., *Aktedrilus monospermathecus* Knöllner.

ROTIFÈRES : *Colurella dicentra* (Gosse), *Colurella colurus* Ehrenberg, *Encentrum marinum* (Dujardin), *Encentrum rousseleti* (Lie-Pettersen), *Lindia tecusa* Haring et Myers.

GASTROTRICHES : *Turbanella cornuta* Remane, *Turbanella hyalina* Schultze, *Paraturbanella* sp., *Macrodasys* sp., *Aspidiophorus marinus* Remane, *Diplodasys minor* Remane, *Thaumastoderma heideri* Remane, *Chaetonotus* sp., *Xenotrichula pygmaea* Remane, *Xenotrichula velox* Remane, *Tetranchyroderma* sp.

ECHINODÈRES : *Cyclorhages* sp.

OSTRACODES : *Cyprideis littoralis* Brady et Robertson, *Microcythere subterranea* Hartmann.

COPÉPODES HARPACTICIDES : *Arenosetella germanica* Kunz, *Arenosetella pectinata* Chappuis, *Arenosetella mediterranea* Chappuis, *Pararenosetella* sp., *Parastenhelia spinosa* (Fischer), *Schizopera nana* Noodt, *Robertgurneyia intermedia* Bózic, *Nitroca typica* Bøeck, *Leptomesochra elongata* Bózic, *Leptomesochra eulitoral* Noodt, *Leptomesochra* sp., *Leptomesochra confluens* Nicholls, *Leptomesochra tenuicornis* Sars, *Paramesochra* sp., *Paramesochra constricta* (Nicholls), *Stenocaris pygmaea* Noodt, *Evansula incerta* (Scott), *Leptastacus aberrans* Chappuis, *Leptastacus laticaudatus* Nicholls, *Paraleptastacus spinicauda* (T. et A. Scott), *Psammastacus confluens* Nicholls,

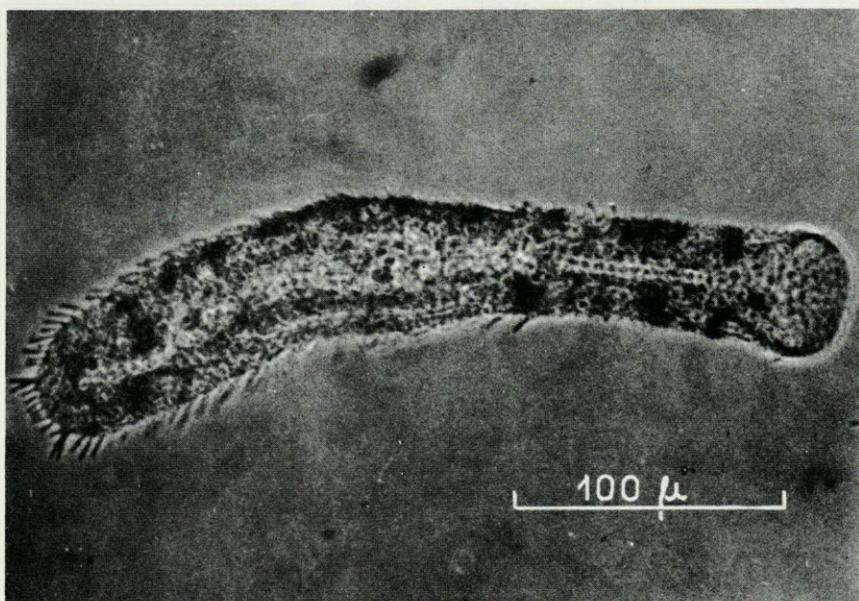
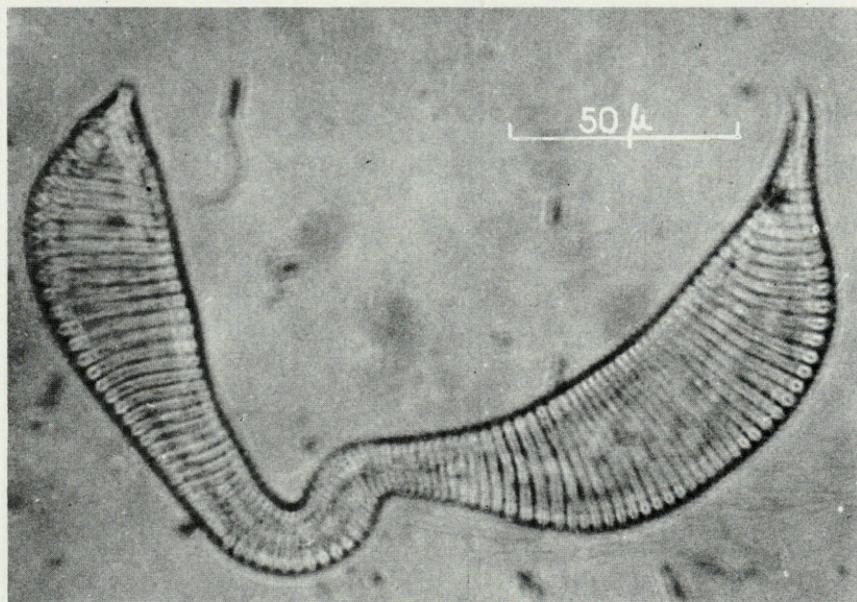


FIG. 18. — Habitants du mésopsammon d'Arcachon. En haut: un Epsilonématidé, *Metepsilonema hagmeieri* Steiner; en bas: un Gastrotriche, *Tetranchyroderma* sp.

Arenopontia subterranea Kunz, *Arenopontia stygia* Noodt, *Psammotopa vulgaris* Pennak, *Psammotopa polyphylla* Noodt, *Psammotopa phyllosetosa* Noodt, *Rhyzothrix gracilis* (Scott), *Rhyzothrix reducta* Noodt, *Laophontina acantha* Noodt, *Paralaophonte brevirostris* (Claus).

MYSTACOCARIDES : *Derocheilocaris remanei* f. *biscayensis* Delamare Deboutteville.

ISOPODES : *Eurydice affinis* Hansen.

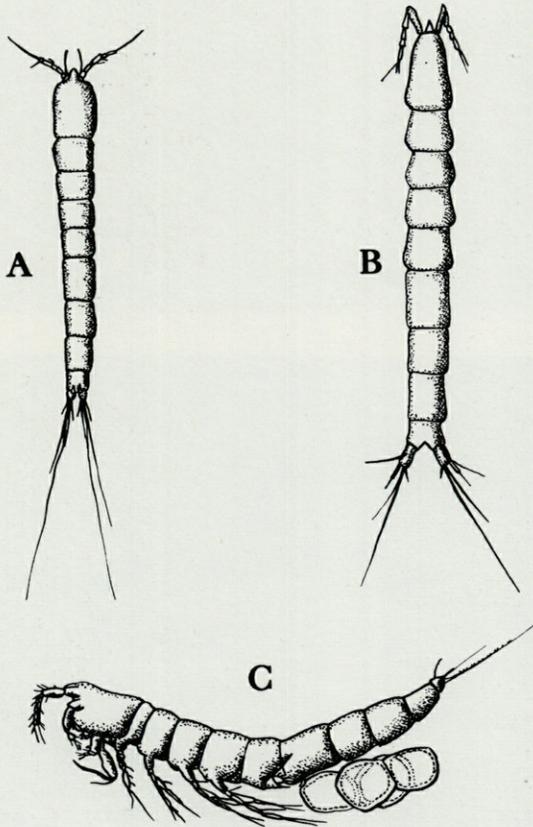


FIG. 19. — Copépodes Harpacticides du psammon du Bassin d'Arcachon.

A, *Arenosetella germanica* Kunz (d'après Kunz); B, *Arenopontia subterranea* Kunz (d'après Kunz); C, *Paraleptastacus spinicauda* (T. A. Scott) (d'après Wilson).
In DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1954).

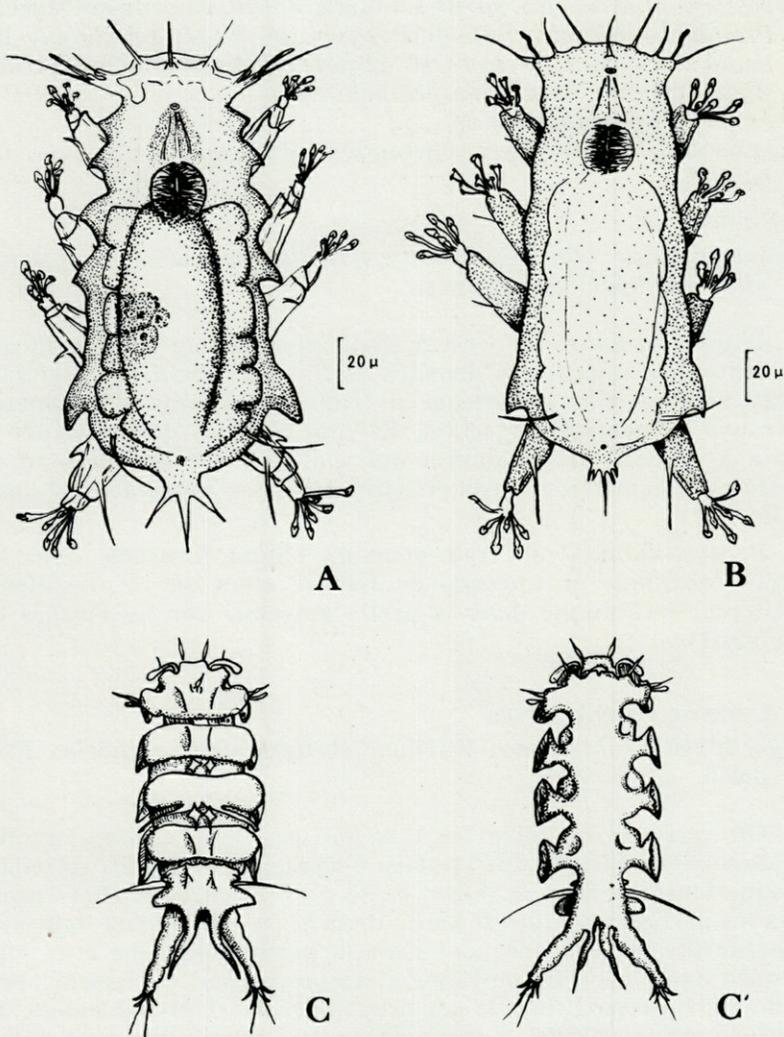


FIG. 20. — Tardigrades du psammon du Bassin d'Arcachon. En haut : A, *Batillipes littoralis* Renaud-Debyser; B, *Batillipes phreaticus* Renaud-Debyser. En bas : *Stygarctus bradypus* Schulz (d'après Schulz) C, vue dorsale; C', vue ventrale.

AMPHIPODES (1) : *Haustorius arenarius* (Slabber), *Talitrus saltator* (Montagu), *Bathyporeia robertsoni* Bate.

MOLLUSQUES : Opisthobranche : *Microhedyle* sp.

(1) Amphipodes déterminés par M. SALVAT.

TARDIGRADES : *Batillipes mirus* Richters, *Batillipes pennaki* Marcus, *Batillipes littoralis* Renaud-Debyser, *Batillipes phreaticus* Renaud-Debyser, *Halechiniscus remanei* Schulz, *Stygarctus bradyus* Schulz, *Orzeliscus belopus* Schulz.

ACARIENS : *Copidognathus* sp.

COLLEMBOLLES : nombreuses espèces non étudiées.

A) NÉMATODES

Epsilonématidés : *Bathepsilonema pustulatum* Gerlach et *Metepsilonema hagmeieri* Steiner.

D'après la figure 21, c'est à Eyrac et au Camp Américain que l'on trouve les plus fortes densités de *B. pustulatum*; c'est aussi à Eyrac, mais en plus à Hortense et Jean de Boye que *M. hagmeieri* se trouve en nombre important. Ils sont tous les deux absents de l'Île aux Oiseaux et du Mauret qui sont des stations du fond du Bassin. *M. hagmeieri* n'a pas été trouvé sur les bancs de sable ni à La Hume.

B. pustulatum trouverait donc un climat favorable dans les parties océanique et moyenne du Bassin, alors que *M. hagmeieri* serait plutôt cantonné dans la partie moyenne sur les rivages les plus abrités.

B) ANNÉLIDES POLYCHÈTES

Stygocapitella subterranea Knöllner et *Hesionides arenarius* Friedrich.

On verra au chapitre IV, C b, que ces deux espèces ont des zonations assez strictes sur la plage d'Eyrac, *H. arenarius* se tenant presque toujours dans la partie basse de l'estran et *S. subterranea* dans les parties moyenne et haute de la plage. D'après la figure 22, *H. arenarius* est plus fréquent dans la partie océanique et *S. subterranea* dans la partie moyenne et même le fond du Bassin (Jean de Boye). La répartition de ces deux espèces est probablement déterminée par la salinité, *S. subterranea* supportant mieux un milieu plus extrême qu'*H. arenarius*.

C) ARCHIANNÉLIDES

Protodrilus pardii Gerlach, *Dinophilus gyrotilatus* Schmidt et *Diurodrilus minimus* Remane.

Aucune de ces trois espèces n'est fréquente dans le fond du Bassin d'Arcachon puisqu'elles étaient absentes des récoltes d'avril

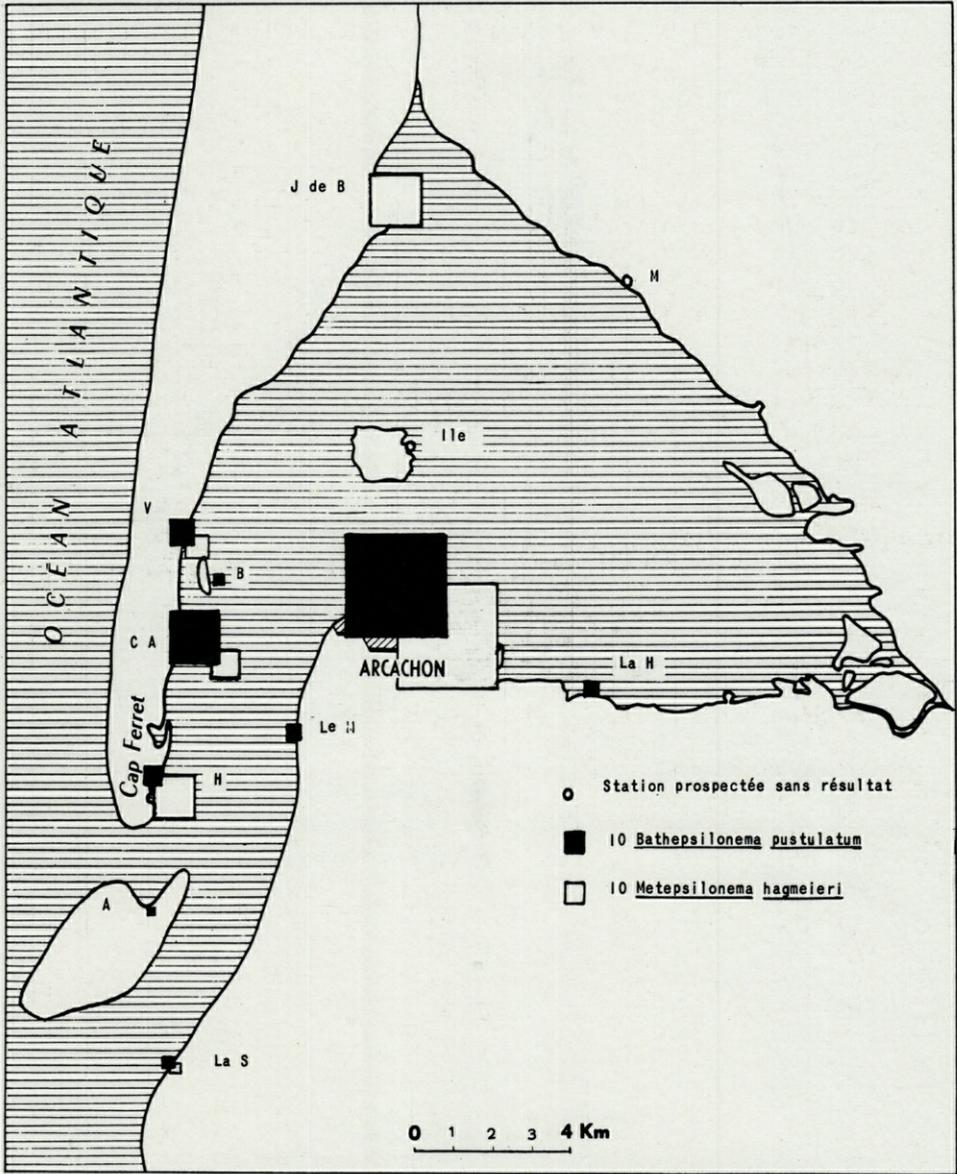


FIG. 21. — Répartition des Nématodes.

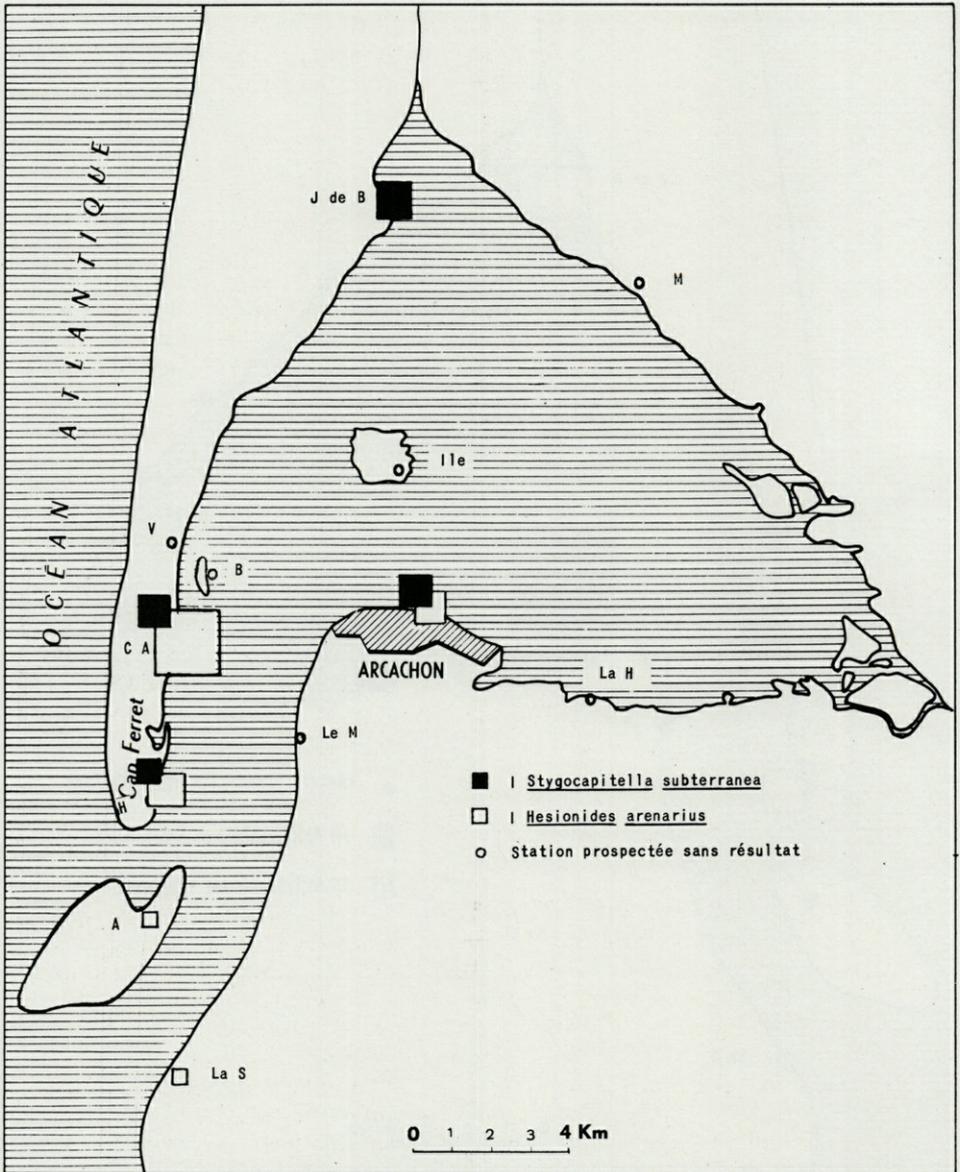


FIG. 22. — Répartition des Annélides.

1957. *Pr. pardii* se trouve dans la partie océanique ouest et à Eyrac, c'est donc un habitant des sables propres et des plages abritées. *D. gyrociliatus* se trouve dans des habitats très semblables, mais il s'enfonce plus au loin dans le Bassin d'Arcachon puisqu'on le trouve à La Hume. *D. minimus* beaucoup plus rare n'a été trouvé qu'à Eyrac (fig. 23).

D) GASTROTRICHES

Turbanella cornuta Remane et *Xenotrichula pygmaea* Remane.

Les Gastrotriches sont représentés par de très nombreuses espèces dans le Bassin d'Arcachon, je n'ai pu les étudier toutes. Les deux espèces ci-dessus ont une répartition assez semblable à celle des Archiannélides. Elles se trouvent abondamment représentées aux stations des parties océanique et moyenne, *T. cornuta* étant en nombre important à Hortense et au Camp Américain. *X. pygmaea* a une large expansion puisqu'il se rencontre même dans le fond du Bassin au Mauret (fig. 24).

E) MYSTACOCARIDES

Derocheilocaris remanei f. *biscayensis* Delamare Debutteville.

Au cours des recherches antérieures sur la plage d'Eyrac et au cours de cette prospection générale des différents faciès du Bassin, ce Mystacocaride n'a jamais été trouvé en grande abondance (fig. 25) : rien de comparable aux récoltes de DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1955) sur les côtes des Landes où *D. remanei* fut capturé par milliers. Il est vrai qu'il ne s'agissait pas dans ces cas d'un recensement effectué sur 75 cm³ de sable, mais sur une grande masse d'eau interstitielle. Sur le pourtour du Bassin, il était absent des bancs de sable et du voisinage de l'île aux Oiseaux et de toutes les stations du fond du Bassin (Jean de Boye excepté). Ainsi que de nombreuses espèces de la faune interstitielle, il ne peut vivre dans un sable colmaté. Ceci confirme les observations de DELAMARE *et alter* (1954). La forme *biscayensis* se rencontre dans un sable nettement plus grossier que *Derocheilocaris remanei* de la Méditerranée (DELAMARE, 1953), puisque le diamètre moyen du sable d'Arcachon se situe aux environs de 300 μ , alors que le diamètre maximum toléré par l'espèce méditerranéenne atteint seulement 200 μ . De plus, l'espèce du Bassin d'Arcachon peut vivre dans un sable à grains arrondis alors que *D. remanei* exige des grains à angles vifs.

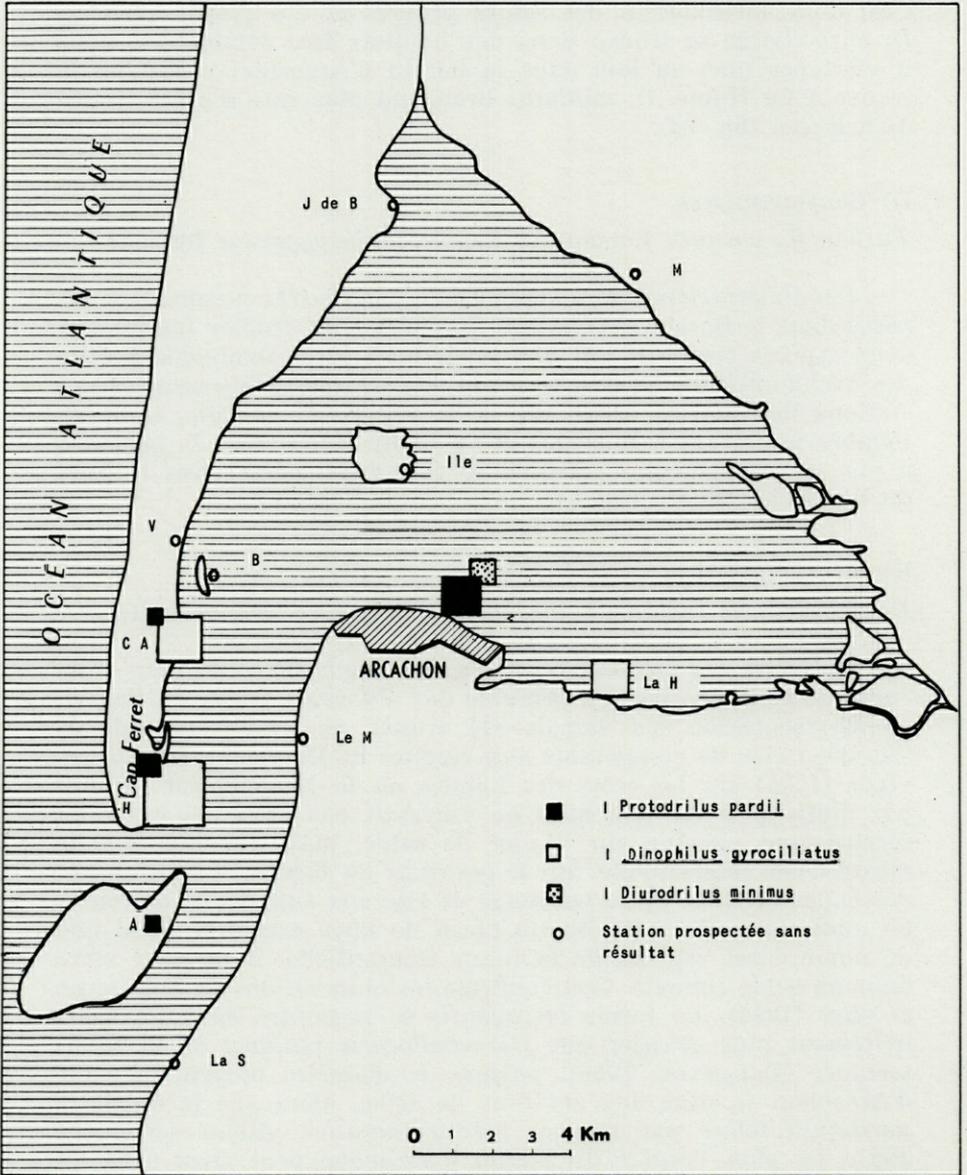


FIG. 23. — Répartition des Archiannelides.

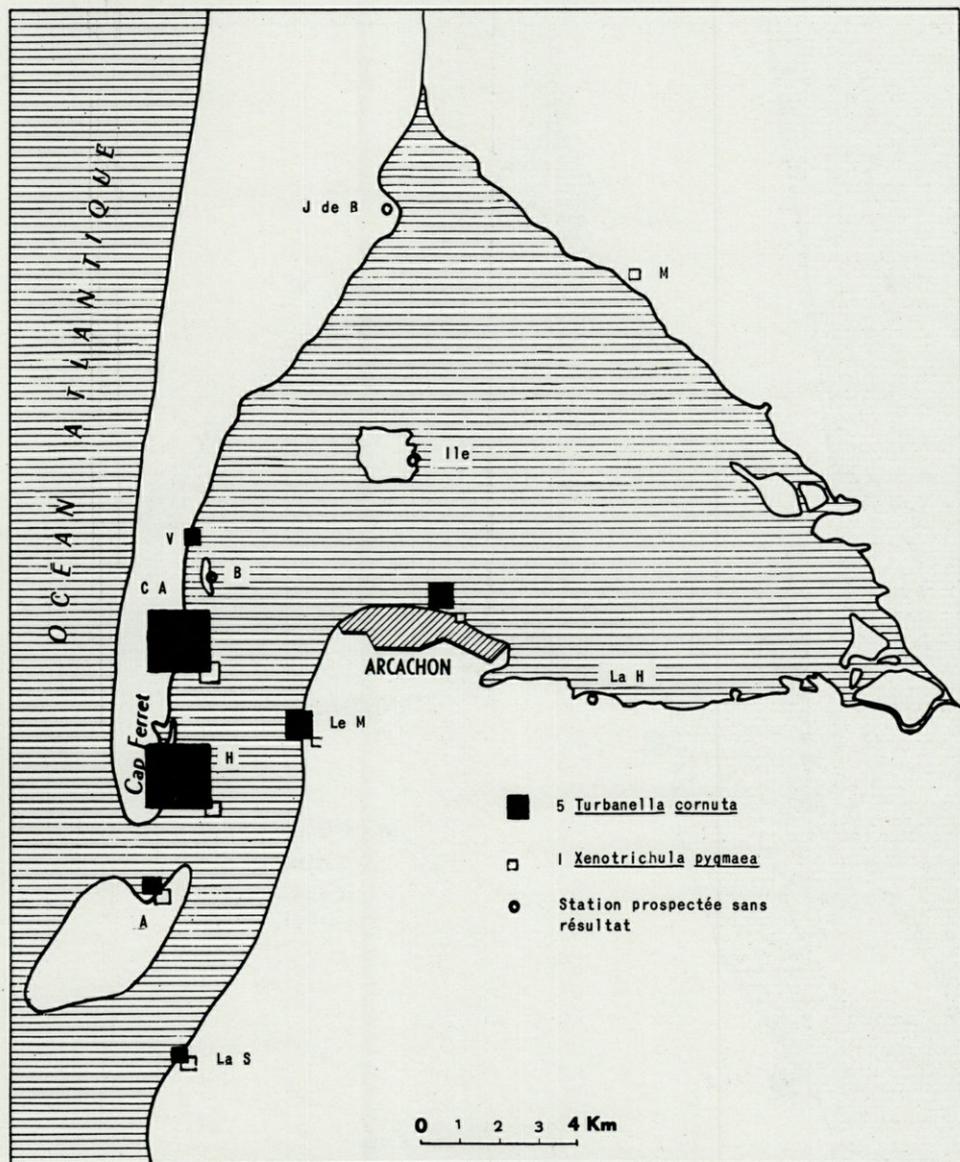


FIG. 24. — Répartition des Gastrotriches.

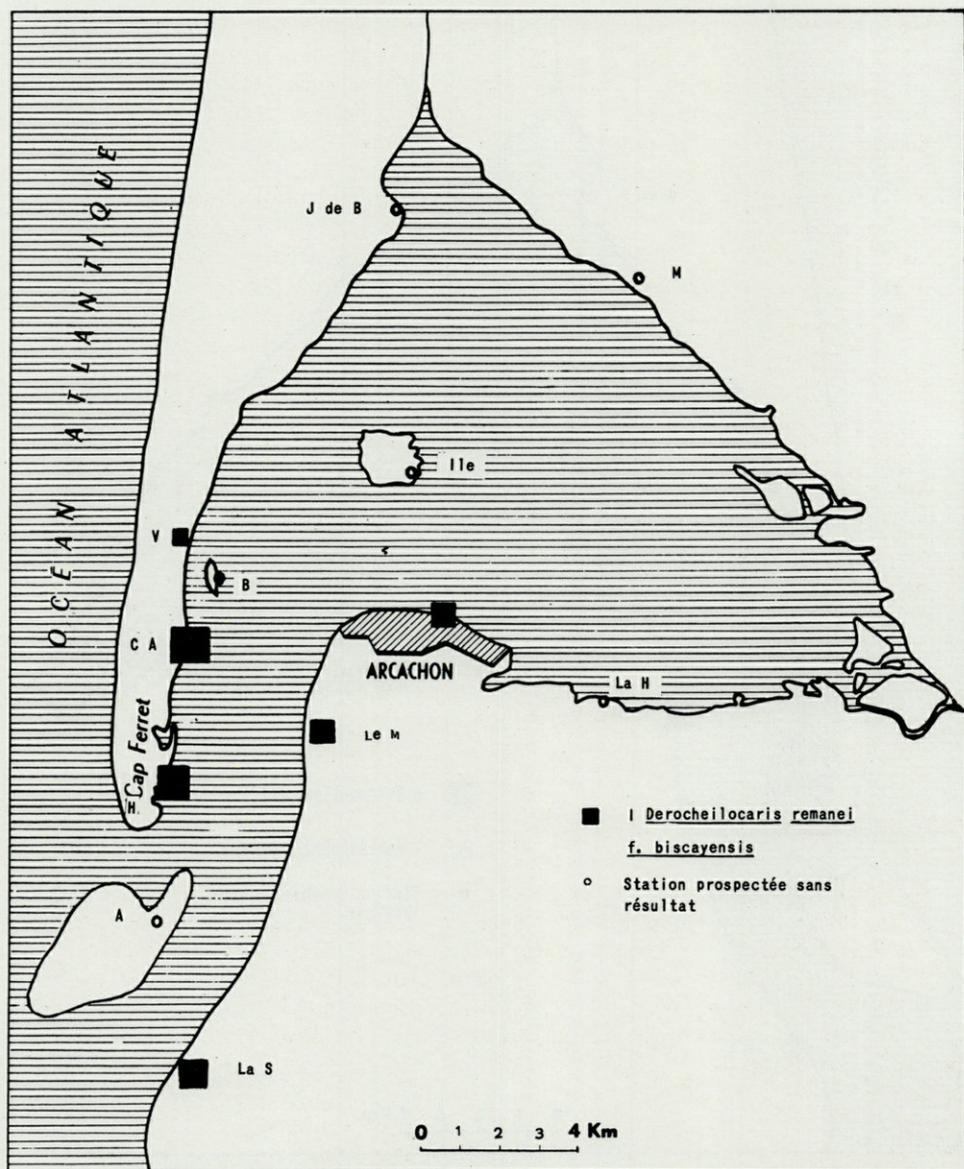


FIG. 25. — Répartition des Mystatocarides.

F) TARDIGRADES

Stygartus bradypus Schulz et différentes espèces de *Batillipes*.

On verra (chapitre IV), le rôle extrêmement important joué par les Tardigrades dans l'ensemble de la faune interstitielle de cette région (RENAUD-DEBYSER, 1959). A ma connaissance, à l'exception de BAUDOUIN (1952), aucun auteur ne signale avoir trouvé des Tardigrades marins en grande abondance. Ici, non seulement ils sont abondants dans les plages d'Eyrac, du Camp Américain et de La Vigne (partie centrale du Bassin) et aussi de Jean de Boye, mais ils sont présents à toutes les autres stations (à l'exception du Mauret et île aux Oiseaux trop colmatées). Ceci montre combien cette région est favorable à l'établissement d'espèces de Tardigrades nombreuses et variées. En effet, *Batillipes mirus* Richters n'est pas la seule espèce présente dans le Bassin d'Arcachon ainsi que je l'avais cru dans mon travail sur la plage d'Eyrac (RENAUD-DEBYSER, 1956). En réalité, quatre espèces cohabitent plus ou moins étroitement dans le sable de ces plages. Ce sont : *B. mirus* abondant à Eyrac, *B. pennaki* Marcus, *B. littoralis* Renaud-Debyser et *B. phreaticus* Renaud-Debyser. Ne pouvant les représenter toutes sur la carte de la figure 26 j'ai simplement figuré le genre *Batillipes* sp.

S. bradypus par sa grande abondance et son ubiquité est à rapprocher de *Bathepsilonema pustulatum* Gerlach. Leurs cartes de répartition sont assez étroitement superposables et on verra (chapitre IV) en étudiant leur zonation détaillée sur la plage d'Eyrac que ces deux espèces se rapprochent par des préférences écologiques très nettes.

G) COPÉPODES HARPACTICIDES

Moins nombreux que les Nématodes ils forment un groupe très important du mésopsammon de la zone intertidale. La moyenne sur le pourtour du Bassin atteint 31 par cm³ de sable. La variété des espèces, des groupements est très grande : les 1 516 harpacticides déterminés au cours de cette étude se groupent en 8 familles, 17 genres et 28 espèces (certaines espèces sont nouvelles et seront étudiées ultérieurement).

Au point de vue répartition, j'ai pu constater que, des passes vers le fond du Bassin, du haut de la plage à la limite des basses mers et de la surface à — 80 cm de profondeur, les groupements d'Harpacticides sont très hétérogènes. On ne peut impliquer ici des facteurs saisonniers puisque les récoltes furent effectuées entre le 14 et le 23 avril. L'hétérogénéité de ces populations avait déjà été

signalée par CHAPPUIS (1954), DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1954) et NOODT (1957).

Etant donné ce manque d'homogénéité de la faune et la discontinuité des milieux étudiés, il n'est pas possible de dresser des cartes de répartition pour chaque espèce d'Harpacticides. Mais on peut dresser des tableaux de dominance des espèces les plus fréquentes dans les trois régions du Bassin d'Arcachon. Dans les tableaux suivants les chiffres de gauche représentent la *fréquence* de capture en pourcentage, et la colonne de droite la *dominance* de cette espèce, c'est-à-dire le pourcentage du nombre d'individus de cette espèce par rapport au nombre total d'individus capturés. En bas de chaque tableau sont inscrites les espèces trouvées en une seule prise (en 75 cm³ de sable) et qui ne peuvent donc entrer dans les calculs de fréquence.

Les tableaux III, IV et V rendant compte de l'état de la population d'Harpacticides dans les trois parties du Bassin d'Arcachon (fig. 1) permettent de faire les remarques suivantes. Les groupe-

TABLEAU III
Partie océanique

Nombre d'Harpacticides récoltés	380
Nombre de prélèvements	18
Moyenne d'individus par cm ³ de sable	21
Nombre d'espèces	16

ESPÈCES	FRÉQUENCE	DOMINANCE
	(en pourcentage)	
<i>Arenopontia subterranea</i> Kunz	72	29
<i>Paraleptastacus spinicauda</i> (T.A. Scott)	61	12
<i>Arenosetella germanica</i> Kunz	55	9,4
<i>Paramesochra constricta</i> (Nicholls)	39	15
<i>Pararenosetella</i> sp.	39	4,3
<i>Paramesochra</i> sp.	33	8
<i>Stenocaris pygmæa</i> Noodt	22	8,7
<i>Leptastacus aberrans</i> Chappuis	22	2,9
<i>Arenopontia stygia</i> Noodt	22	2,9
<i>Psammotopa vulgaris</i> Pennak	16	2
<i>Psammotopa phyllosetosa</i> Noodt	9	2,2

Espèces trouvées en une seule prise :

<i>Leptomesochra eulitoralis</i> Noodt	1
<i>Leptomesochra</i> sp.	2
<i>Psammastacus confluens</i> Nicholls	102
<i>Psammotopa polyphylla</i> Noodt	3
<i>Rhyzothrix reducta</i> Noodt	1

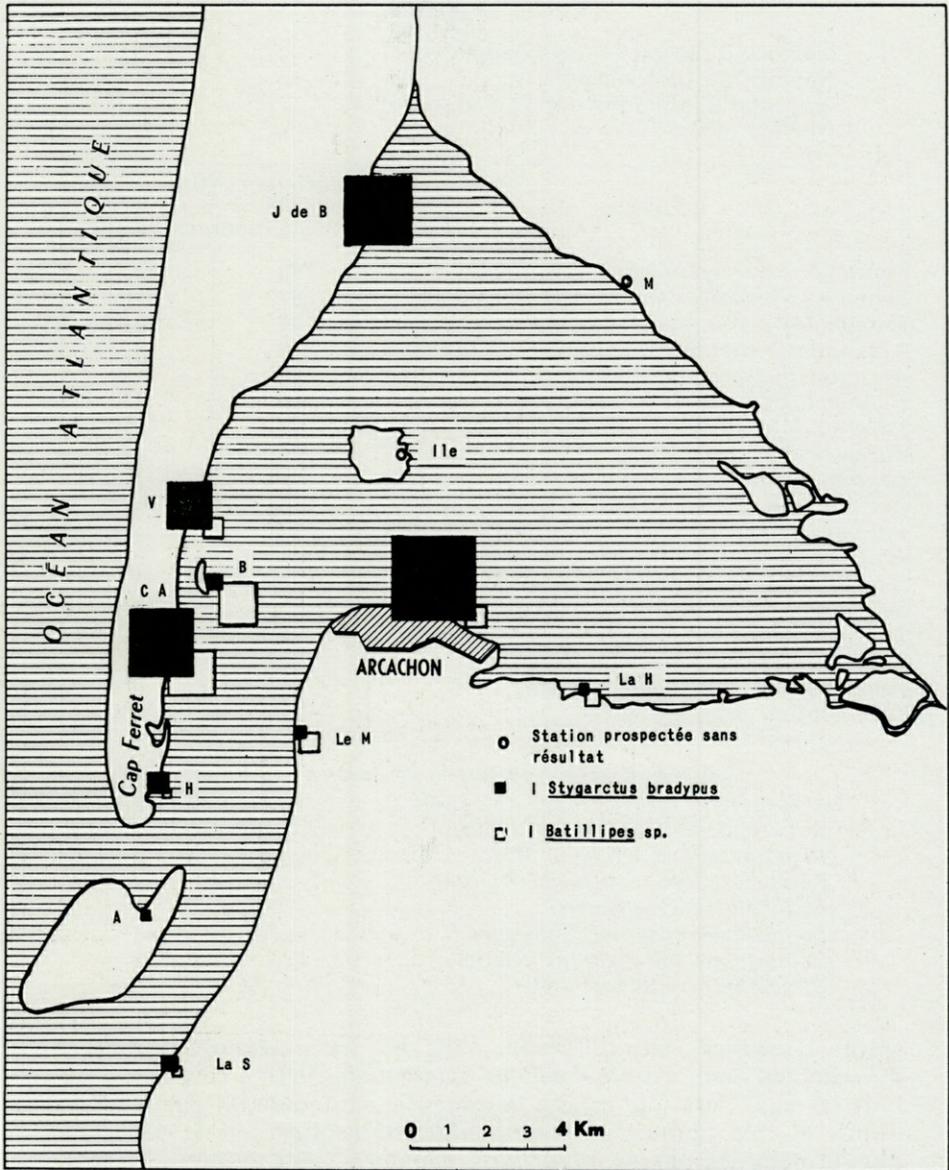


FIG. 26. — Répartition des Tardigrades.

TABLEAU IV
Partie moyenne

Nombre d'Haracticides récoltés	1013
Nombre de prélèvements	27
Moyenne d'individus par 75 cm ³ de sable	42
Nombre d'espèces	28

ESPÈCES	FRÉQUENCE	DOMINANCE
	(en pourcentage)	
<i>Paraleptastacus spinicauda</i> (T.A. Scott)	83	32,5
<i>Stenocaris pygmaea</i> Noodt	67	11,4
<i>Psammotopa polyphylla</i> Noodt	58	10,8
<i>Arenopontia subterranea</i> Kunz	42	9,5
<i>Arenosetella germanica</i> Kunz	33	1,4
<i>Psammotopa vulgaris</i> Pennak	29	2,2
<i>Pararenosetella</i> sp.	29	1,4
<i>Paramesochra</i> sp.	21	4,5
<i>Leptomesochra</i> sp.	21	4,3
<i>Arenopontia stygia</i> Noodt	21	4
<i>Paramesochra constricta</i> (Nicholls)	21	1,2
<i>Rhyzothrix gracilis</i> (Scott)	16	0,5
<i>Arenosetella pectinata</i> Chappuis	12	3,2
<i>Schizopera nana</i> Noodt	12	2,7
<i>Leptomesochra eulitoralis</i> Noodt	12	2,4
<i>Leptomesochra tenuicornis</i> Sars	12	0,5
<i>Psammastacus confluens</i> Nicholls	12	0,3
<i>Laophontina acantha</i> Noodt	12	0,4

Espèces trouvées en une seule prise :

<i>Arenosetella mediterranea</i> Chappuis	7
<i>Robertgurneyia intermedia</i> Bózic	3
<i>Leptomesochra elongata</i> Bózic	3
<i>Leptomesochra confluens</i> Nicholls	5
<i>Evansula incerta</i> (Scott)	1
<i>Leptastacus aberrans</i> Chappuis	5
<i>Leptastacus laticaudatus</i> Nicholls	1
<i>Rhyzothrix reducta</i> Noodt	3

ments d'espèces sont différents dans les trois parties du Bassin d'Arcachon. Seul, *Paraleptastacus spinicauda* est très fréquent dans tous les cas, c'est une espèce dominante, sauf dans la partie océanique, et très ubiquiste. *Arenopontia subterranea* est la plus fréquente dans les passes. *Stenocaris pygmaea* vient en seconde position dans la zone intermédiaire du Bassin, mais est beaucoup plus rare dans le fond de la baie. *Arenosetella germanica* est un habitant très constant de la région étudiée : il est en troisième position dans

TABLEAU V
Fond du Bassin

Nombre d'Harpacticides récoltés	97
Nombre de prélèvements	6
Moyenne d'individus par 75 cm ³ de sable	16
Nombre d'espèces	12

ESPÈCES	FRÉQUENCE	DOMINANCE
	(en pourcentage)	
<i>Paraleptastacus spinicauda</i> (T.A. Scott)	80	27
<i>Arenosetella germanica</i> Kunz	40	38
<i>Parastenhelia spinosa</i> (Fischer)	40	34

Espèces trouvées en une seule prise :

<i>Leptastacus aberrans</i> Chappuis	17
<i>Nitocra typica</i> Bøeck	9
<i>Arenosetella tenuissima</i> Chappuis	4
<i>Stenocaris pygmaea</i> Noodt	2
<i>Rhyzothrix gracilis</i> (Scott)	1
<i>Psammotopa vulgaris</i> Pennak	1
<i>Paramesochra</i> sp.	1
<i>Arenopontia subterranea</i> Kunz	1
<i>Paralaphonte brevirostris</i> (Claus)	1

la partie océanique, en cinquième position dans la partie moyenne et en seconde au fond du Bassin. *Psammotopa polyphylla* est un habitant fréquent de la zone moyenne alors qu'il n'a été trouvé qu'une seule fois dans les deux autres zones. Au point de vue du nombre des espèces il est frappant de constater que c'est la partie moyenne du Bassin ou zone intermédiaire qui est la plus riche en nombre d'espèces, et le fond du Bassin ou partie interne qui est la plus pauvre.

Ainsi qu'il a été noté plus haut, cette étude est basée sur des carottages effectués en haut en en bas de la plage à chaque station chaque fois que le sable n'est pas trop colmaté au niveau des basses mers. Il est donc intéressant de savoir si les groupements de population sont les mêmes aux différents niveaux intertidaux. J'ai donc dressé les mêmes tableaux pour les niveaux de haute et basse plage. En ce qui concerne la haute plage, j'ai dû diviser les carottages en deux parties vu l'hétérogénéité des groupements en profondeur à ce niveau. En effet, ainsi que l'on peut le voir sur les figures 27 et 28, certaines espèces sont plus fréquentes entre la surface et — 35 cm de profondeur et d'autres, étant plus particulièrement sensibles à la teneur en eau du sédiment, se tiennent

plus fréquemment en dessous de — 40 cm, et juste au-dessus du niveau de la nappe d'eau interstitielle à marée basse. Le temps d'émersion étant plus grand en haut de la plage, il est normal que la zonation en profondeur des espèces soit plus stricte que vers le bas de l'estran. De même, ce niveau élevé présentant des conditions de milieu plus extrêmes renferme un nombre d'espèces moins grand que le niveau de basse mer.

D'après les tableaux VI, VII et VIII qui traitent de la haute plage, on voit que *Paraleptastacus spinicauda* est l'espèce la plus fréquente et qui domine de la surface à — 70 cm de profondeur; mais dans les horizons les plus hauts, il est accompagné par *Arenopontia subterranea* tandis que dans les horizons les plus profonds il cohabite avec *Stenocaris pygmaea* et *Psammotopa polyphylla*. De plus, la densité de peuplement est différente entre la surface et — 70 cm, puisque l'on trouve une moyenne de 10 individus par 75 cm³ de sable dans les 40 premiers centimètres et une moyenne de 37 dans les couches les plus profondes. Ceci est illustré par la figure 27 où l'on voit la répartition en profondeur de cinq espèces

TABLEAU VI
Haute plage
(de la surface à — 35 cm de profondeur)

Nombre moyen d'Harpacticides par 75 cm ³ de sable..	10
Nombre d'espèces	15
Nombre de genres	10

ESPÈCES	FRÉQUENCE	DOMINANCE
	(en pourcentage)	
<i>Paraleptastacus spinicauda</i> (T.A. Scott)	60	27
<i>Arenopontia subterranea</i> Kunz	46	8,5
<i>Arenosetella germanica</i> Kunz	39	5
<i>Arenopontia stygia</i> Noodt	30	23
<i>Stenocaris pygmaea</i> Noodt	30	16
<i>Psammotopa polyphylla</i> Noodt	15	6,3
<i>Leptastacus aberrans</i> Chappuis	15	3,3
<i>Leptomesochra</i> sp.	15	2,5
<i>Paramesochra</i> sp.	15	2,5
<i>Paramesochra constricta</i> (Nicholls)	15	2,5
<i>Pararenosetella</i> sp.	15	1,6

Espèces trouvées en une seule prise :

<i>Arenosetella pectinata</i> Chappuis	2
<i>Leptastacus laticaudatus</i> Nicholls	1
<i>Psammotopa vulgaris</i> Pennak	1
<i>Rhyzothrix gracilis</i> (Scott)	1

d'Harpacticides d'Eyrac et du Camp Américain. D'après ces diagrammes, si *Paraleptastacus spinicauda* est capable de peupler la totalité des horizons entre la surface et — 70 cm, les couches supérieures sont occupées par *Arenopontia stygia* et les couches plus profondes par *Stenocaris pygmaea*, *Psammotopa polyphylla* et *Arenopontia subterranea*. Cette dernière espèce est un habitant typique des sables humides, elle se tient constamment légèrement au-dessus ou dans la nappe d'eau interstitielle. Ceci se voit très bien sur la figure 28 où à Eyrac le carottage effectué au niveau de l'horizon des sources a livré de nombreux exemplaires d'*Arenopontia subterranea*; il en est de même pour la prise du niveau des basses mers au Camp Américain.

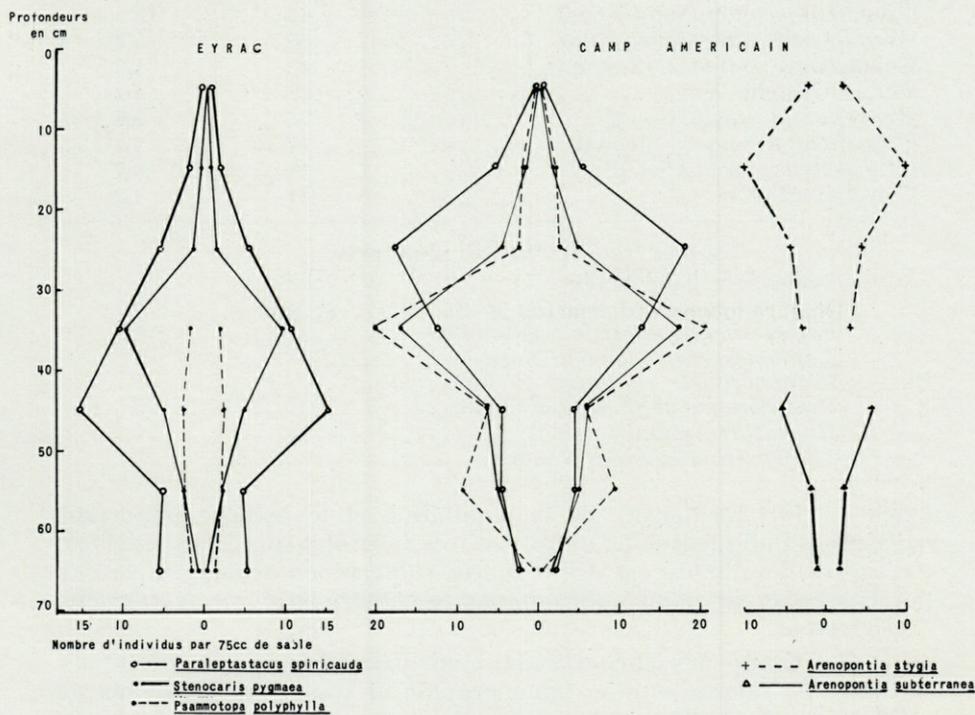


FIG. 27. — Répartition en profondeur de cinq espèces d'Harpacticides cohabitant au niveau des Hautes Mers de Morte-eau au Camp Américain et à Eyrac. Avril 1957.

La liste des espèces récoltées au niveau des basses mers sur le pourtour du Bassin d'Arcachon est donnée dans le tableau VIII. Le nombre d'espèces (23) est bien plus grand que dans la haute plage, mais le nombre de genres seulement un peu plus élevé (13 au

TABLEAU VII

Haute plage

(de — 40 cm à — 70 cm de profondeur)

Nombre moyen d'Harpacticides par 75 cm ³ de sable .	33
Nombre d'espèces	18
Nombre de genres	14

ESPÈCES	FRÉQUENCE	DOMINANCE
	(en pourcentage)	
<i>Paraleptastacus spinicauda</i> (T.A. Scott)	88	45
<i>Stenocaris pygmæa</i> Noodt	70	20
<i>Psammotopa polyphylla</i> Noodt	44	16
<i>Arenopontia subterranea</i> Kunz	35	5,3
<i>Leptastacus aberrans</i> Chappuis	22	1,5
<i>Pararenosetella</i> sp.	22	1,2
<i>Arenopontia stygia</i> Noodt	22	2,8
<i>Psammotopa vulgaris</i> Pennak	17,5	2,1
<i>Arenosetella germanica</i> Kunz	11	0,7
<i>Paramesochra</i> sp.	11	1,2

Espèces trouvées en une seule prise :

<i>Schizopera nana</i> Noodt	7
<i>Robertgurneyia intermedia</i> Bózic	3
<i>Paramesochra constricta</i> (Nicholls)	1
<i>Leptomesochra elongata</i> Bózic	3
<i>Psammastacus confluens</i> Nicholls	1
<i>Psammotopa phyllosetosa</i> Noodt	6
<i>Rhyzothrix gracilis</i> (Scott)	1
<i>Laophontina acantha</i> Noodt	1

lieu de 10). La densité de la population et le nombre important d'espèces indiquent donc un milieu très favorable aux Harpacticides. L'espèce dominante est *Arenopontia subterranea* accompagnée par *Arenosetella germanica*, *Paramesochra constricta* et *Paraleptastacus spinicauda*.

Les Copépodes Harpacticides étant parmi les groupes les mieux étudiés du mésopsammon (monographie de LANG, 1948; travaux de CHAPPUIS, 1940-1954 et DELAMARE DEBOUTTEVILLE en Méditerranée, et de l'équipe de Kiel : KLIE, 1925-1950; KUNZ, 1935-1954 et NOODT, 1952-1957) leur écologie commence à être connue et NOODT (1957) a pu classer certaines espèces d'après leurs préférences écologiques.

De nombreuses espèces de la mer du Nord et de la Méditerranée se trouvant à Arcachon, il est intéressant de passer en revue quelques-uns des facteurs dynamiques et physico-chimiques influençant leur répartition dans ces différentes régions et à Arcachon.

TABLEAU VIII
Basse plage
 (de 0 à — 70 cm de profondeur)

Nombre moyen d'Harpacticides par 75 cm ³ de sable .	37
Nombre d'espèces	23
Nombre de genres	13

ESPÈCES	FRÉQUENCE	DOMINANCE
	(en pourcentage)	
<i>Arenopontia subterranea</i> Kunz	87	27
<i>Arenosetella germanica</i> Kunz	80	5,8
<i>Paramesochra constricta</i> (Nicholls)	60	9
<i>Paraleptastacus spinicauda</i> (T.A. Scott)	53	4,5
<i>Paramesochra</i> sp.	46	9
<i>Pararenosetella</i> sp.	46	2,5
<i>Psammotopa vulgaris</i> Pennak	40	3
<i>Leptomesochra</i> sp.	27	7
<i>Psammotopa polyphylla</i> Noodt	27	1,5
<i>Psammotopa phyllosetosa</i> Noodt	27	1,2
<i>Psammastacus confluens</i> Nicholls	20	19
<i>Leptomesochra tenuicornis</i> Sars	20	5
<i>Leptomesochra eulitoralis</i> Noodt	20	4,5
<i>Rhyzothrix reducta</i> Noodt	20	1,2
<i>Stenocaris pygmæa</i> Noodt	20	0,5
<i>Arenosetella pectinata</i> Chappuis	13	2,5
<i>Arenopontia stygia</i> Noodt	13	0,5
<i>Rhyzothrix gracilis</i> (Scott)	13	0,5
<i>Laophontina acantha</i> Noodt	13	0,5

Espèces trouvées en une seule prise :

<i>Arenosetella mediterranea</i> Chappuis	7
<i>Leptomesochra confluens</i> Nicholls	5
<i>Evansula incerta</i> (Scott)	1
<i>Schizopera nana</i> Noodt	1

FACTEURS RÉGISSANT LA RÉPARTITION DES HARPACTICIDES
 SUR LE POURTOUR DU BASSIN D'ARCACHON

a) *Le sable, les espaces lacunaires*

Les espèces suivantes de la mer du Nord sont classées par NOODT comme des espèces de sable « grossier » ou graveleux. Ce sont : *Arenosetella germanica*, *Pararenosetella* sp., *Leptomesochra eulitoralis*, *Paramesochra constricta*, *Evansula incerta*, *Paraleptastacus spinicauda*, *Psammotopa phyllosetosa*, *Arenopontia subterra-*

nea, *Rhyzothrix gracilis*, *Rh. reducta*. NOODT (1957), malheureusement, ne donne aucune indication dimensionnelle sur sa définition des sables moyens, grossiers ou fins. Cette définition variant tellement avec les auteurs (CAILLEUX, 1954) il est difficile de comparer ses observations aux miennes. Cependant, en première approximation, le sable dans lequel se trouvent toutes ces espèces à Arcachon et sur le pourtour du Bassin n'est pas un sable grossier. De même, *Arenosetella tenuissima*, espèce des sables fins, n'a pas été trouvée à Arcachon. Il faudrait donc admettre que ce n'est pas la taille des grains qui régleme l'établissement d'une colonie d'Harpacticides (parmi d'autres facteurs), mais la taille des espaces lacunaires dans lesquels ils doivent vivre. On se souvient (chapitre II) que le sable d'Arcachon, par son excellent classement et l'homogénéité de la forme de ses grains, a une porosité élevée et un espace interstitiel permettant la circulation de l'eau et des individus du mésopsammon.

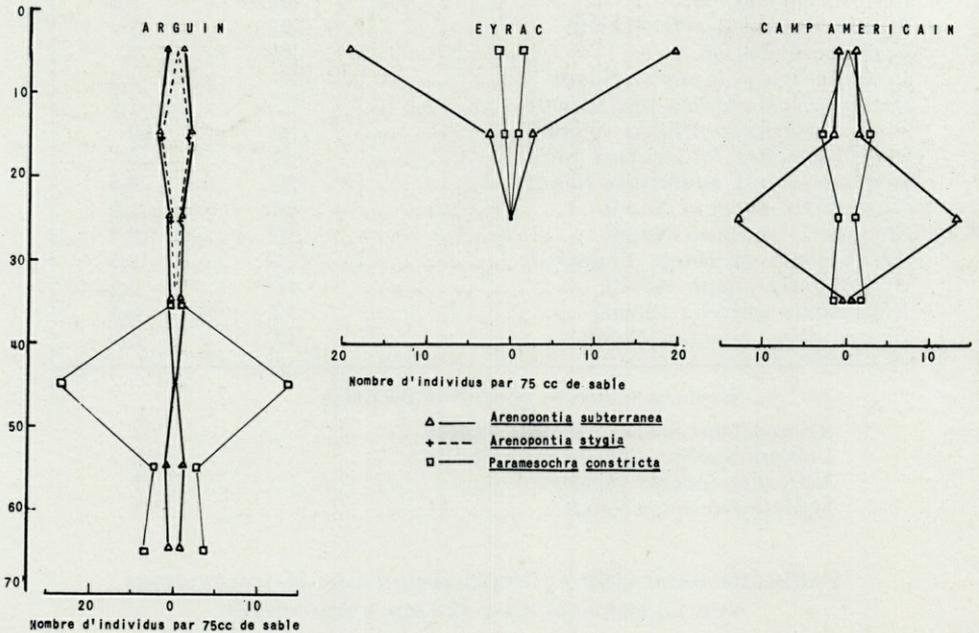


FIG. 28. — Répartition en profondeur de trois espèces d'Harpacticides cohabitant au niveau des Basses Mers de Mortes eaux en avril 1957 à trois stations du Bassin d'Arcachon.

Par leur forme allongée (« wurmformierg-Typ »), les Harpacticides dont les espèces sont citées ci-dessus sont extrêmement bien adaptés au système lacunaire présenté par le sable d'Arcachon. On verra

plus loin, page 87 et suivantes, qu'ils sont capables d'y effectuer des déplacements importants. En revanche, dans les plages à substrat colmaté et dont seule la couche superficielle est peuplée (fond du Bassin), on trouve *Nitocra typica* classée par NOODT comme une espèce des sables fins et obturés par les détritrus.

b) *Les horizons intertidaux*

Sur les rives de la mer du Nord, d'après NOODT (1957), les espèces suivantes sont caractéristiques de la zone à *Bathyporeia-Haustorius*. Ce sont *Pararenosetella* sp., *Evansula incerta*, *Paramesochra constricta*, *Rhizophrix gracilis* et *Rh. reducta*, espèces retrouvées à Arcachon (1). Ce sont bien des habitants de la basse plage (tableau VIII), mais *Paramesochra constricta* et *Rhizophrix gracilis* peuvent se rencontrer beaucoup plus haut sur l'estran, à la limite des hautes mers moyennes dans un sable beaucoup plus sec entre la surface et — 35 cm de profondeur, donc nettement au-dessus de la nappe d'eau interstitielle à marée basse. Par contre, à Arcachon, *Leptomesochra eulitoralis* semble être beaucoup moins tolérant vis-à-vis des facteurs physiques qu'en mer du Nord : en effet, signalé comme un habitant de la zone de déferlement du niveau des hautes mers, il se trouve sur le pourtour du Bassin d'Arcachon dans le bas de la plage (tableau VIII).

Quant aux espèces caractéristiques de la nappe d'eau interstitielle telles que *Arenopontia subterranea* et *Arenosetella germanica*, on les retrouve bien dans le même habitat en mer du Nord (NOODT, 1957), en Méditerranée (CHAPPUIS, 1954) et sur la côte des Landes (NOODT, 1955) et le Bassin d'Arcachon. Mais dans cette dernière région les deux espèces peuvent peupler les couches plus superficielles d'un sable beaucoup plus sec (haute plage de la surface à — 35 cm de profondeur, tableaux VI et VII, et figures 27 et 28).

Il semble que dans la région d'Arcachon la récolte des Harpacticides par carottages et l'étude de leur zonation précise aient permis de montrer que certaines espèces sont moins limitées dans leur habitat qu'on ne le pense généralement.

c) *La salinité*

Le Bassin d'Arcachon étant analogue à un estuaire, la classification des Harpacticides en fonction de leur appartenance à la zone océanique, la zone moyenne ou le fond du Bassin (tableaux III, IV, V)

(1) A Arcachon (Eyrac) et au Camp Américain, *Bathyporeia robertsoni* Bate et *Haustorius arenarius* (Slabber) vivent entre le niveau de l'horizon des sources et celui des BMME. Je remercie M. SALVAT de cette communication orale.

constitue déjà un essai de classification des principales espèces selon la salinité.

Cependant, même vers le fond de la baie, les eaux deviennent rarement méiomésahalines (en-dessous de 8 ‰). Le tableau II donne une idée de la répartition des salinités à marée basse lors des prélèvements d'avril 1957.

D'après NOODT (*l. c.*), *Leptomesochra eulitoralis* et *Rhyzothrix reducta* sont des espèces marines sténohalines; ceci se trouve confirmé à Arcachon : en effet, elles n'ont pas pénétré dans le fond du Bassin. Il en est de même pour *Arenopontia stygia* et *Psammotopa polyphylla*, espèces de la côte des Landes récemment découvertes par NOODT (1955) et dont l'écologie est encore inconnue. Quant aux espèces suivantes leur euryhalinité se trouve bien mise en valeur par leur large répartition dans toute la zone moyenne du Bassin; il s'agit de : *Arenosetella germanica*, *Leptastacus aberrans*, *Paramesochra constricta*, *Arenopontia subterranea*, *Psammotopa vulgaris*, *Psammotopa phyllosetosa*, *Rhyzothrix gracilis*. D'autre part, il est à remarquer que lors de cette prospection du Bassin il n'a pas été trouvé d'espèces d'eau saumâtre, même à la station du Mauret qui était la plus dessalée au moment des prélèvements. Les espèces d'eau saumâtre n'ont pas pénétré dans le fond du Bassin.

H) CONCLUSIONS

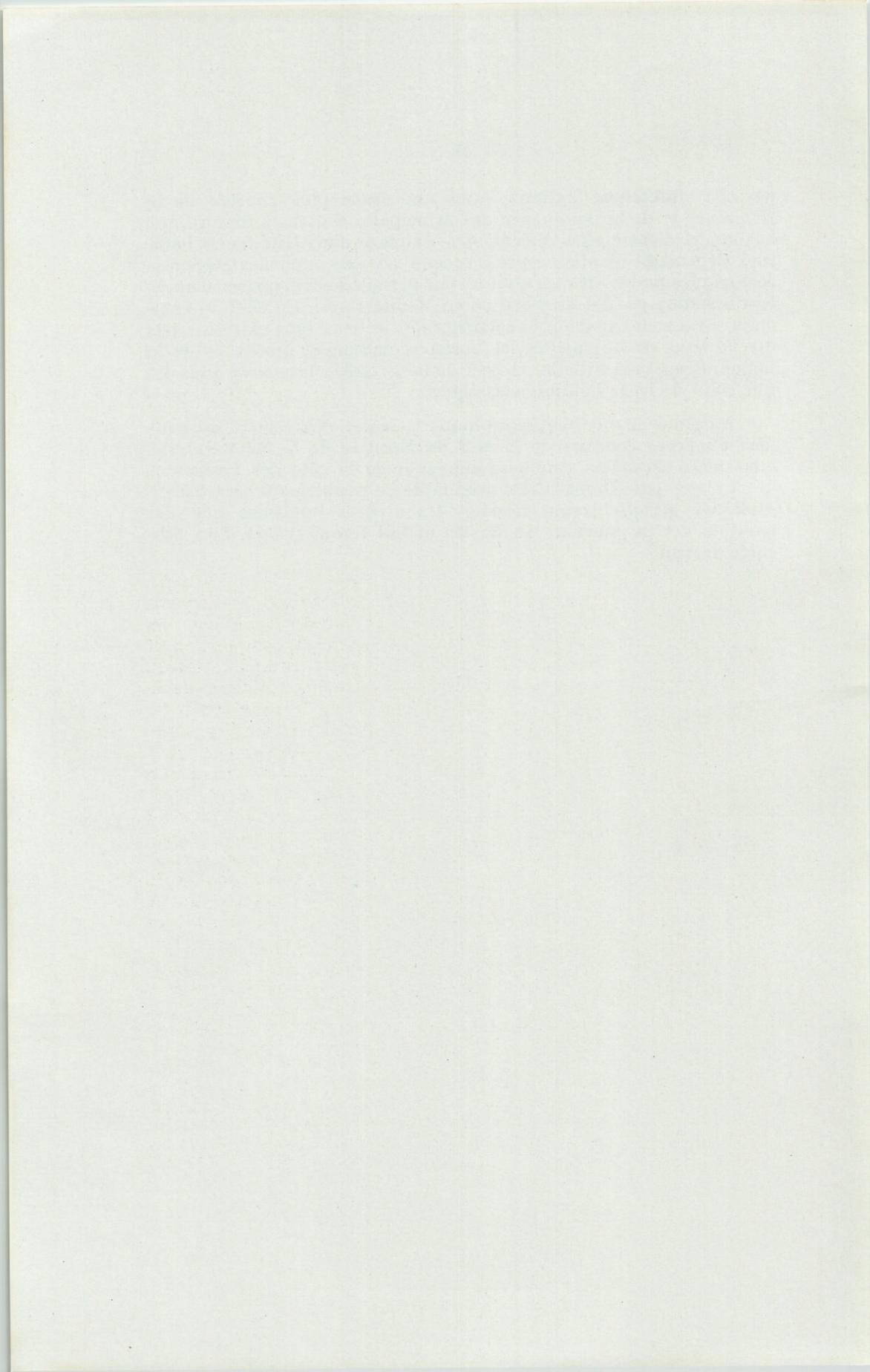
Au cours de ce chapitre on a pu montrer que :

1°) Les trois divisions du Bassin d'Arcachon délimitées d'après des considérations géologiques, dynamiques et hydrologiques sont valables aussi du point de vue faunistique. La région intermédiaire avait été jugée à priori comme un faciès favorable à l'établissement d'une faune interstitielle, étant donnée la combinaison des deux facteurs suivants : stabilité relative de ces plages, et pente assez forte permettant la circulation de l'eau à l'intérieur du sédiment. On a vu que la plupart des espèces étudiées au cours de ce chapitre se trouvent en abondance dans cette partie du Bassin. Ce biotope est favorable à l'établissement d'un grand nombre de Nématodes et en particulier *Bathepsilonema pustulatum* dont la répartition est à rapprocher de celle du Tardigrade *Stygarcetus bradypus*. En ce qui concerne ce dernier, le peuplement important découvert sur le pourtour du Bassin d'Arcachon apparaît comme un fait nouveau dans l'écologie et la biogéographie des Tardigrades marins dont on connaît la rareté. Des faits nouveaux ont été apportés aussi dans la répartition des Gastrotriches, des Annélides et des Archiannélides.

2°) Les récoltes d'Harpacticides se sont montrées très intéressantes. Ceux-ci forment des groupements en apparence hétérogè-

nes aux différentes stations; mais une étude plus poussée de la fréquence et de la dominance des principales espèces a montré que la plupart d'entre elles étaient bien en place dans leur faciès habituel. Cependant d'autres espèces se sont révélées avoir des exigences écologiques moins strictes qu'il n'était permis de le supposer d'après leur zonation en Mer du Nord ou en Méditerranée. En effet, à Arcachon, elles sont capables de coloniser des milieux plus extrêmes tels que le haut de la plage et les horizons nettement au-dessus de la nappe d'eau interstitielle, et ceci dans un sable beaucoup plus fin que celui de leurs habitats classiques.

Au point de vue biogéographique la région d'Arcachon est peuplée d'espèces connues de la Mer du Nord et de la Méditerranée, mais aussi d'espèces connues seulement de la côte des Landes et découvertes par NOODT. Cette originalité de peuplement sera encore soulignée lorsque seront décrites les espèces nouvelles que j'ai trouvées sur le pourtour du Bassin et qui feront l'objet d'un prochain travail.



CHAPITRE IV

COMPOSITION QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DES BIOCÉNOSES ET SES VARIATIONS PLAGE D'EYRAC

On a vu (chapitre II) que les facteurs écologiques qui règnent dans le biotope sableux sont nombreux et variables. Le jeu très complexe et simultané de ces facteurs détermine la composition et la répartition de la faune interstitielle dans la zone intertidale. A Arcachon, j'ai pu étudier l'influence des niveaux cotidaux, de la marée, de la saison sur la composition de la biocénose interstitielle et également les modalités de peuplement des sables stériles. Pour une telle étude il fallait obtenir des données très nombreuses, c'est pourquoi j'ai choisi une plage abondamment peuplée dans laquelle j'ai multiplié les carottages : il s'agit de la plage d'Eyrac à Arcachon (fig. 17). Cette plage située dans la partie moyenne du Bassin d'Arcachon est relativement stable, n'étant pas exposée aux vagues fortes ni aux courants de houle. Le profil varie peu et ceci permet de comparer les répartitions en profondeur à différentes époques de l'année (BOISSEAU et RENAUD, 1955). Les principales caractéristiques physico-chimiques et dynamiques de cette plage ont été étudiées au chapitre II; au point de vue topographique, il faut signaler :

1°) *Les dimensions* : la portion de plage étudiée mesure 50 mètres environ de la limite des hautes mers moyennes aux basses mers moyennes. Je n'ai pas poursuivi l'étude des vingt mètres situés entre les BMME et les BMVE car ces niveaux sont constitués par un sable plus vaseux où la faune interstitielle s'est révélée extrêmement rare, sauf en surface.

La zone la plus activement prospectée s'étend donc sur une trentaine de mètres situés dans les parties haute et moyenne de la plage jusqu'aux BMME. Les stations distantes en général de cinq mètres ont été établies selon la figure 34, où les lignes verticales représentent les sondages effectués au carottier démontable entre la surface et 80 cm ou 1 m de profondeur.

2°) *La pente* : le profil réel de la plage est donné par les figures 9 et 10, pages 20 et 21, qui donnent aussi le profil de la nappe d'eau interstitielle au cours de la marée. La pente moyenne est de 7 %, mais le profil n'est pas régulier, la pente est assez faible jusqu'au niveau de mi-marée, puis augmente rapidement jusqu'au niveau des BMME où apparaît l'horizon des sources, à partir de ce niveau la pente est très faible (4 à 3 %). Dans cette dernière partie de la plage l'eau ne ruisselle qu'en surface, le sable est mal irrigué et se trouve progressivement mélangé à des quantités plus ou moins grandes de vase fine, ce qui en fait un milieu réducteur dès les premiers millimètres de profondeur. En haut de la plage, par contre, le sable est relativement propre bien que d'importants amas de *Zostera nana* soient souvent abandonnés aux lisses de hautes mers.

3°) *Les sondages* : des carottes ont été extraites de la plage à différentes époques de l'année. Leurs positions étaient en général les suivantes : HMMVE, HMME, trois mètres au-dessous des HMME, niveau de mi-marée, BMME. Chaque carotte était découpée en tronçons de 10 cm de longueur. La faune contenue dans 75 cm³ de sable de chaque tronçon était dénombrée par comptage précis après lavage d'après la méthode BOISSEAU.

A) CONSTITUANTS FONDAMENTAUX

En moyenne, au cours des années 1955-1956, les proportions entre les principaux groupes composant la biocénose à Arcachon ont été les suivantes :

	Pourcentage		Pourcentage
Turbellariés	2	<i>Autres groupes</i> Archiannélides Gastrotriches Amphipodes Ostracodes Mystacocarides Isopodes Mollusques Acariens Insectes	} 2 à 4
Epsilonématodes	10 à 11		
Autres Nématodes ...	40 à 50		
Polychètes	0,5		
Oligochètes	1 à 5		
Harpacticides	15		
Tardigrades	15 à 20		

Ce tableau montre qu'à Eyrac la faune interstitielle se compose principalement de Nématodes, Crustacés et Tardigrades. Ce sont ces trois groupes qui, malgré leurs variations propres, fournissent en général les 70 à 80 % de la population interstitielle à Arcachon. Il faut signaler ici la place très importante occupée par les Tardigrades marins. Réputé pour sa rareté, ce groupe représenté

par *Stygarcus bradypus* Schulz et plusieurs espèces de *Batillipes* (*B. mirus* Richters, *B. pennaki* Marcus, *B. littoralis* et *B. phreaticus* Renaud-Debyser), fournit ici une population abondante, surtout dans la partie moyenne du Bassin d'Arcachon et en particulier à Eyrac.

Les proportions globales données ci-dessus sont soumises à des variations plus ou moins grandes suivant le niveau intertidal, il est intéressant de les étudier.

B) INFLUENCE DU NIVEAU

Les différences observées portent à la fois sur les proportions entre les divers groupes composant la biocénose à un étage donné et aussi sur le nombre total d'individus par volume connu de sable. J'étudierai donc successivement les variations des proportions entre les groupes du haut en bas de la plage et la répartition de la population totale dans cette même zone.

a) Proportions entre les groupes

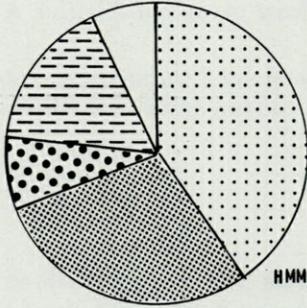
Les observations ont porté sur janvier et août 1955, mai et août 1956 et juillet 1957, les résultats sont exprimés par les diagrammes des figures 29, 30, 31, 32 et 33. Sur la figure 29, on constate que le groupe des Nématodes (non compris la famille des Epsilonématidés) est en forte proportion en haut de la plage puis diminue vers le bas de la plage; les Epsilonématodes évoluent en sens contraire. Les Oligochètes sont en forte proportion vers le milieu de la plage. Les Harpacticides augmentent du haut en bas de la plage et les Tardigrades sont très nombreux au niveau de mi-marée.

En août 1955, les Nématodes diminuent du haut en bas de la plage au profit des Harpacticides qui sont très nombreux au niveau des BMME. A ce même niveau, les Tardigrades sont rares. Les Oligochètes étaient trop peu nombreux pour figurer sur les diagrammes (fig. 30).

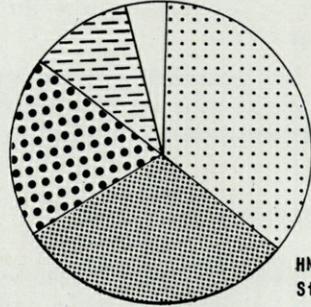
En mai 1956, environ 50 % de la population est représentée par les Nématodes à presque tous les niveaux à l'exception du niveau de mi-marée où l'on remarque, ainsi qu'en janvier 1955, une forte proportion de Tardigrades. Les Harpacticides sont en proportion à peu près constante du haut en bas de la plage (fig. 31).

En août 1956, la composition de la faune est très semblable à celle du mois de mai, à l'exception du nombre des Oligochètes qui a fortement diminué et du nombre des Tardigrades en augmentation à la station des BMME (fig. 32).

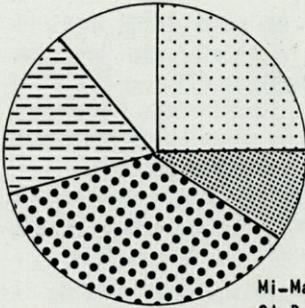
Aout 1955



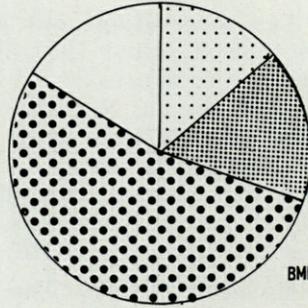
HMME, St. B



HMME + 3 m.
St. C



Mi-Marée
St. D



BMME, St. E

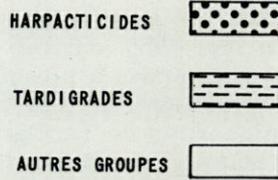
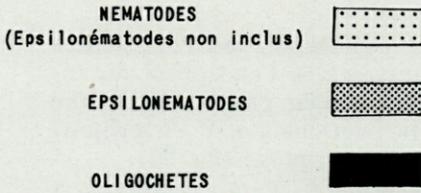


FIG. 30. — Composition de la biocénose en août 1955. Plage d'Eyrac, Arcachon.
Pourcentage d'individus par groupes aux différents niveaux.

Janvier 1955

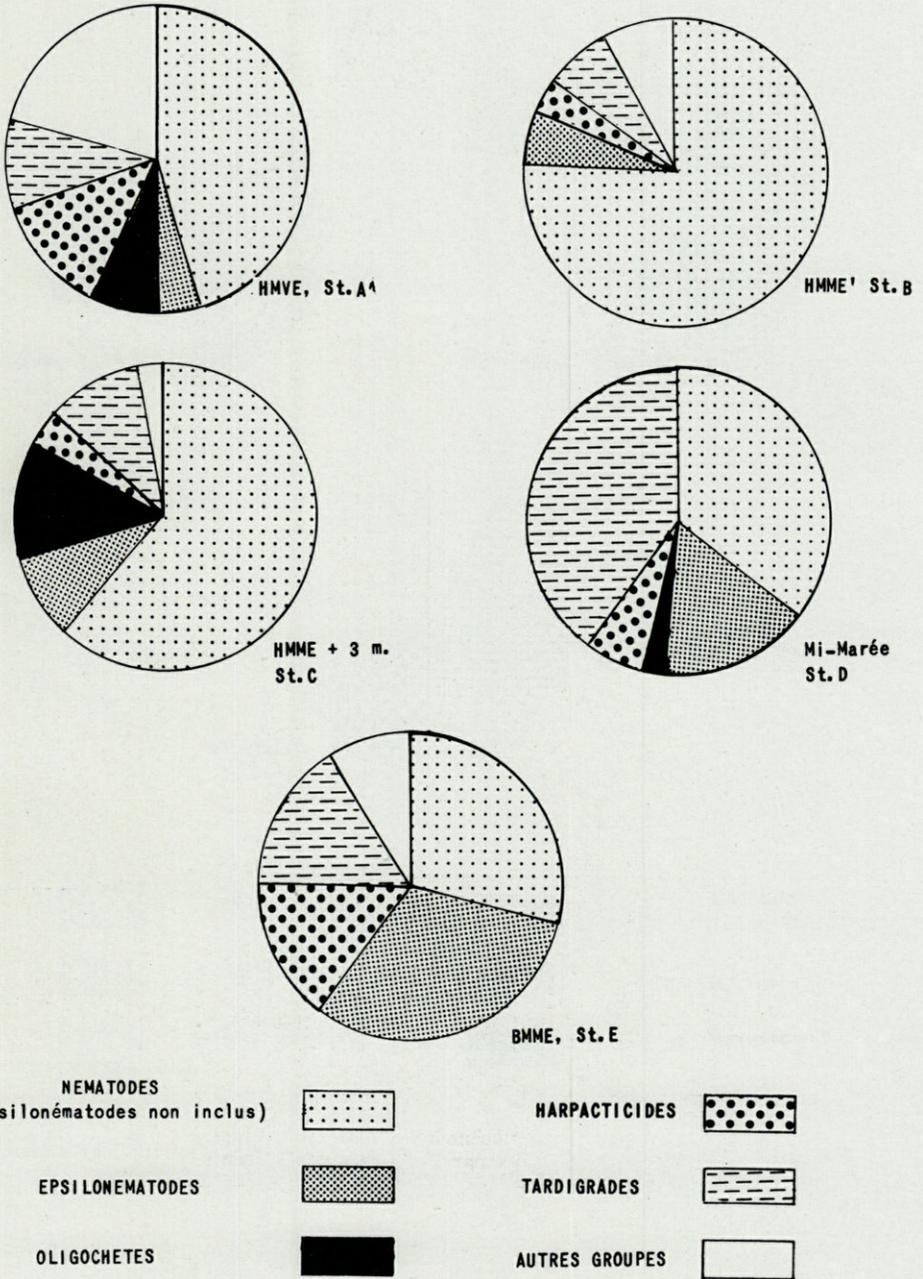


FIG. 29. — Composition de la biocénose en janvier 1955. Plage d'Eyrac, Arcachon.
Pourcentage d'individus par groupes aux différents niveaux.

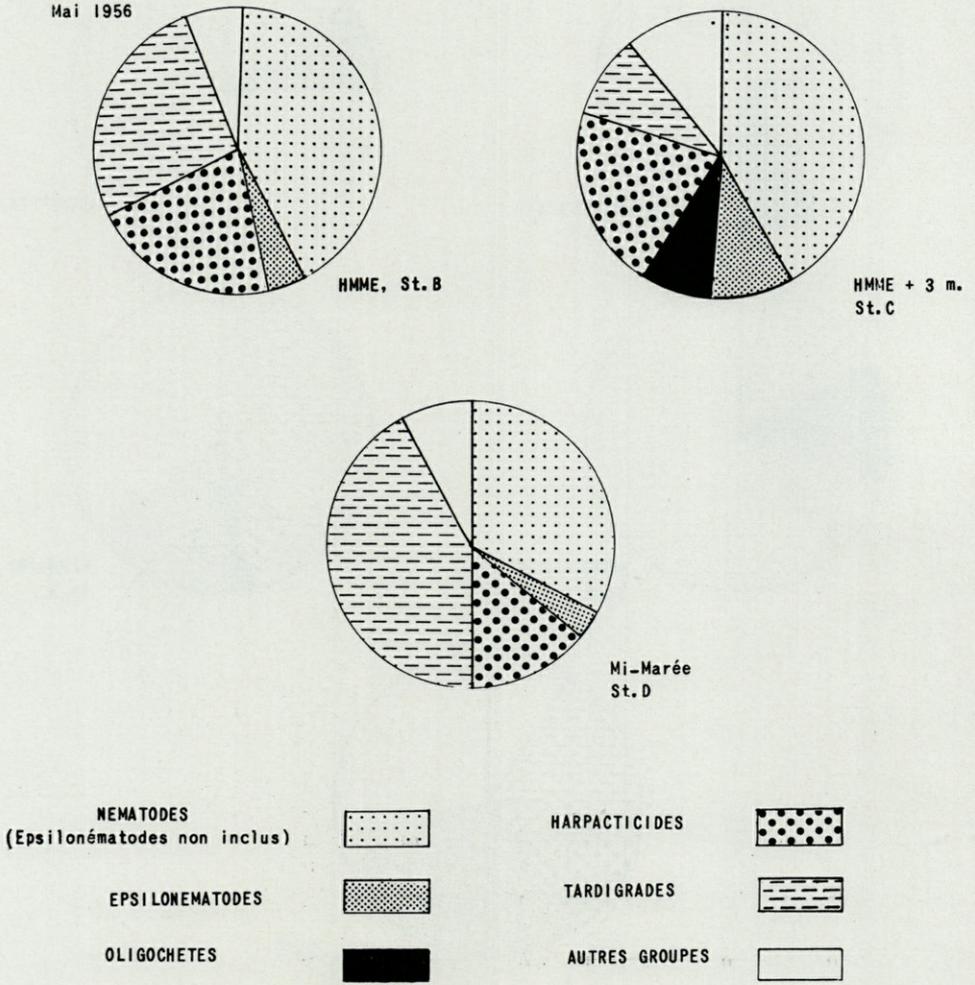
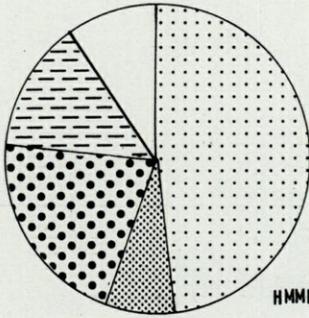
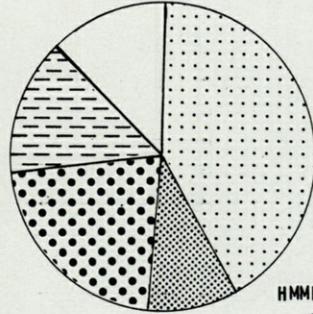


FIG. 31. — Composition de la biocénose en mai 1956. Plage d'Eyrac, Arcachon.
Pourcentage d'individus par groupes aux différents niveaux.

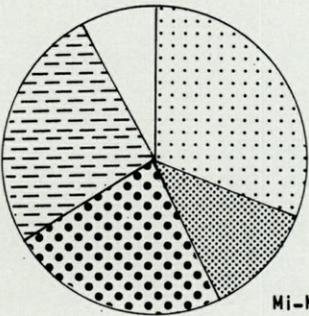
Aout 1956



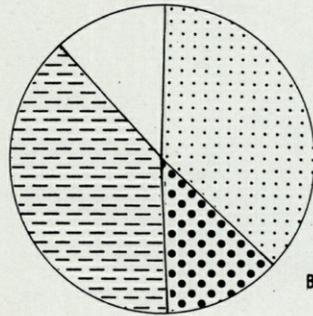
HMME, St. B



HMME + 3 m.
St. C



Mi-Marée
St. D



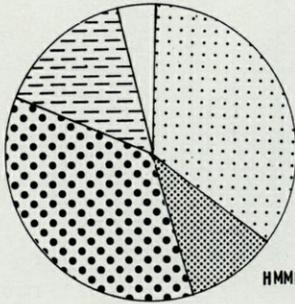
BMME, St. E

NEMATODES
(Epsilonématodes non inclus) 
EPSILONEMATODES 
OLIGOCHETES 

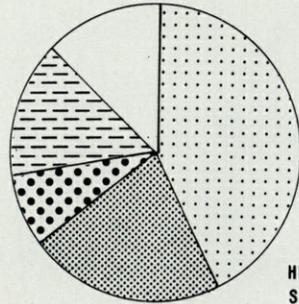
HARPACTICIDES 
TARDIGRADES 
AUTRES GROUPES 

FIG. 32. — Composition de la biocénose en août 1956. Plage d'Eyrac, Arcachon.
Pourcentage d'individus par groupes aux différents niveaux.

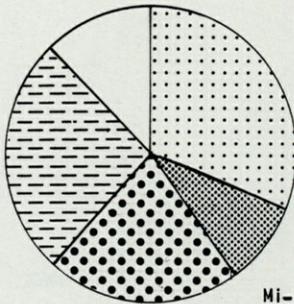
Juillet 1957



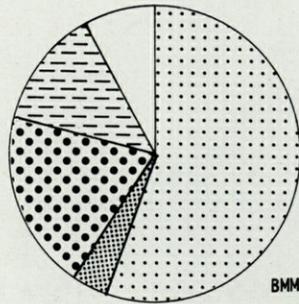
HMME, St. B



HMME + 3 m.
St. C



Mi-Marée
St. D



BMME, St. E

NEMATODES
(Epsilonématodes non inclus) 

EPSILONEMATODES 

OLIGOCHETES 

HARPACTICIDES 

TARDIGRADES 

AUTRES GROUPES 

FIG. 33. — Composition de la biocénose en juillet 1957. Plage d'Eyrac, Arcachon.
Pourcentage d'individus par groupes aux différents niveaux.

En juillet 1957 la situation est inversée par rapport à l'été précédent puisque les Harpacticides dominent en haut de la plage et les Nématodes en bas (fig. 33).

L'étude de ces diagrammes montre une variabilité relative des groupements du haut en bas de la plage, variabilité difficile à analyser car elle intéresse surtout deux grands groupes du psammon : les Nématodes et les Harpacticides qui, on l'a vu au chapitre précédent pour les Harpacticides, renferment un très grand nombre d'espèces. Il y a donc des variations saisonnières importantes auxquelles chaque espèce répond d'une manière qui lui est propre. Il faut donc analyser les fluctuations des différentes espèces par des sondages plus fréquents, c'est ce qui a été fait en détail dans la troisième partie de ce chapitre.

b) Répartition horizontale et verticale

Les sondages de janvier et août 1955 ont permis de dresser deux coupes de plage (fig. 34 et 35) qui montrent la répartition horizontale et verticale de la faune interstitielle.

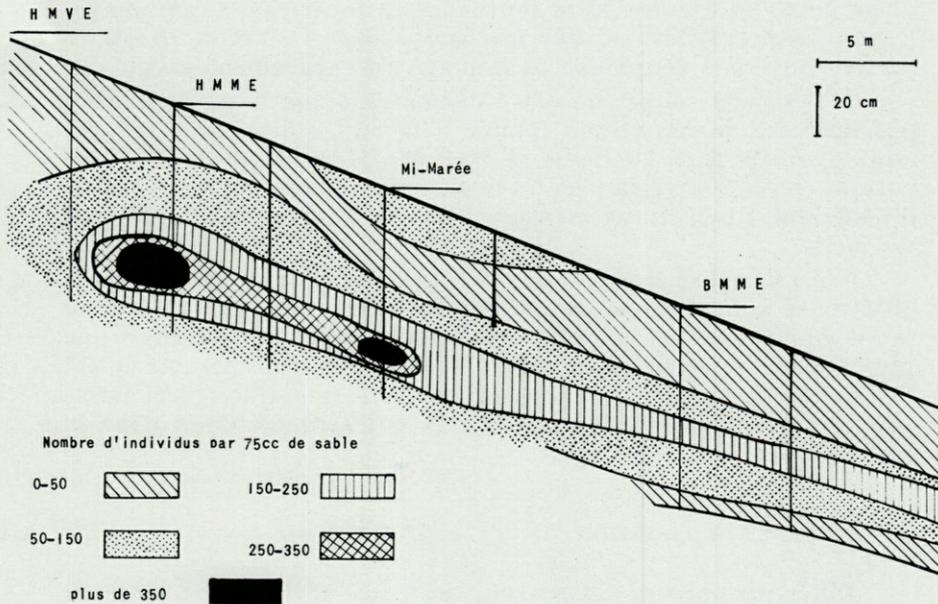


FIG. 34. — Répartition de la faune interstitielle à Eyrac en janvier 1955.

Ces diagrammes en isolignes représentent la densité réelle de la faune puisqu'ils ont été effectués d'après des comptages précis sur un volume de sable constant.

En janvier 1955, on voit que la densité maximum s'observe entre — 50 et — 70 cm de profondeur du niveau des hautes mers moyennes au niveau de mi-marée; là se trouve une concentration supérieure à 250 et même 350 individus par 75 cm³ de sable. Deux foyers encore plus importants sont formés aux HMME et mi-marée. L'abondance de la faune diminue vers la surface et vers le bas de la plage où elle ne dépasse pas 150 individus par 75 cm³.

En août 1955, la faune est moins riche dans l'ensemble et se tient à moindre profondeur. Les foyers les plus importants se trouvent au niveau des HMME et à un niveau légèrement inférieur; là, on observe une concentration supérieure à 250 individus par 75 cm³. Le niveau de mi-marée se trouve dépeuplé par rapport au mois de janvier 1955, mais le reste de la plage fournit une densité variant entre 50 et 150 individus (fig. 35).

La comparaison des deux diagrammes conduit aux observations suivantes :

1. Dans les deux cas, la faune se concentre dans le haut de la plage entre les Hautes Mers moyennes et le niveau de mi-marée. Le niveau des HMME est très favorable entre — 30 et — 70 cm de profondeur, mais l'ensemble de la plage est entièrement peuplé.

2. Ces deux coupes de plage démontrent que le psammon n'a pas une aire de répartition limitée à la nappe d'eau interstitielle (voir figure 9, page 20) mais se tient plutôt au-dessus de celle-ci, surtout en été. On verra page 74 et suivantes la répartition détaillée de différentes espèces du mésopsammon au cours d'une période de six mois.

3. La faune se trouve à une plus grande profondeur en janvier 1955 qu'en août de la même année; il y a donc une remontée de la faune en été. En effet, les foyers de concentration se trouvent à une plus grande profondeur en hiver 1955, et on constate qu'en été l'ensemble de la plage est plus peuplé vers la surface. Ceci laisse présager des déplacements saisonniers qui seront étudiés dans la troisième partie de ce chapitre.

C) INFLUENCE DE LA SAISON

Différents auteurs (SWEDMARK, 1955, 1956*b*; DELAMARE DEBOUTVILLE, 1956; NOODT, 1957) ont déjà fait remarquer que la plupart des espèces de la faune des sables étaient capables de se reproduire tout au long de l'année. J'ai également constaté ce fait parmi le

psammon du Bassin d'Arcachon. Des observations portant sur plusieurs années sur cette plage d'Eyrac m'ont montré qu'il existait des variations saisonnières de la faune extrêmement complexes. Je me suis efforcée de mettre en évidence une variation quantitative et un déplacement de la faune liés au rythme saisonnier. Ces recherches forment trois parties

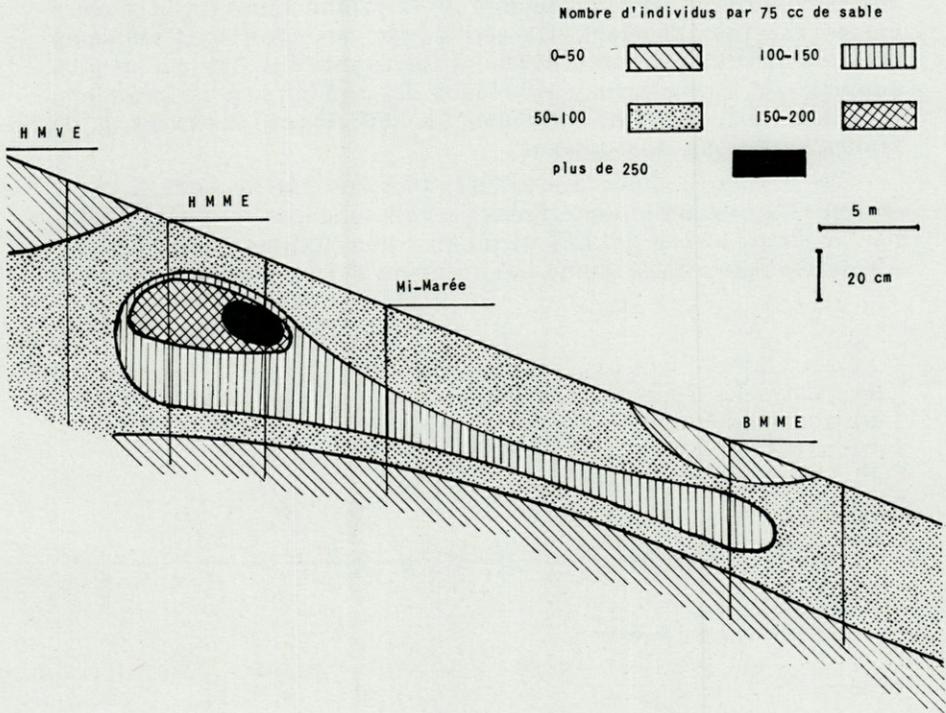


FIG. 35. — Répartition de la faune interstitielle à Eyrac en août 1955.

— *Etude des variations quantitatives* de la faune de six stations dans la zone mésolittorale et déplacement de cette faune en 1955, avec recherches plus détaillées sur une station pendant deux années.

— *Etude du repeuplement* de la plage après les grands froids de l'année 1956. Etude des différents groupes zoologiques et des principales espèces.

— *Déplacements.*

a) Variations quantitatives 1955

J'ai représenté sur la figure 36 les résultats des carottages effectués en janvier et août 1955, du haut en bas de la plage. Ces résultats, exposés déjà au chapitre précédent, sont représentés ici par des diagrammes différents qui permettent de saisir l'ampleur du déplacement de la faune au cours des changements de saisons. On voit nettement que la faune est plus abondante en hiver et que son maximum de densité remonte de la profondeur vers la surface en été. Ces faits devaient être vérifiés par des carottages beaucoup plus nombreux; j'ai donc cherché à suivre une des stations les plus peuplées de la plage en y effectuant des sondages plus fréquents, espérant ainsi pouvoir rattacher les différences observées à de réelles variations saisonnières.

La station C, située trois mètres plus bas que les HMME, a été choisie. Les résultats numériques de huit sondages sont représentés par les figures 37 et 38. Les variations quantitatives et les déplacements verticaux de la faune montrent qu'à cette station également

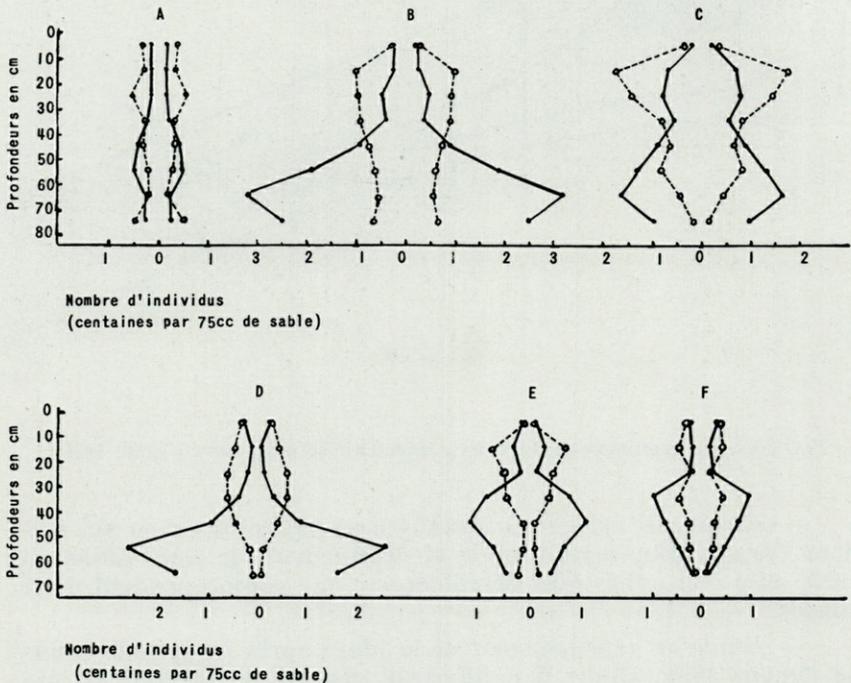


FIG. 36. — Répartition de la faune interstitielle à Eyrac en hiver et en été. A, B, C, stations de haute plage; D, station de mi-marée; E, F, stations de basse plage. —●— janvier 1955; —○— août 1955.

le mésopsammon, qui est plus abondant en automne et en hiver, a tendance pendant ces mêmes mois à vivre à des niveaux plus profonds que pendant les mois d'été ou de printemps.

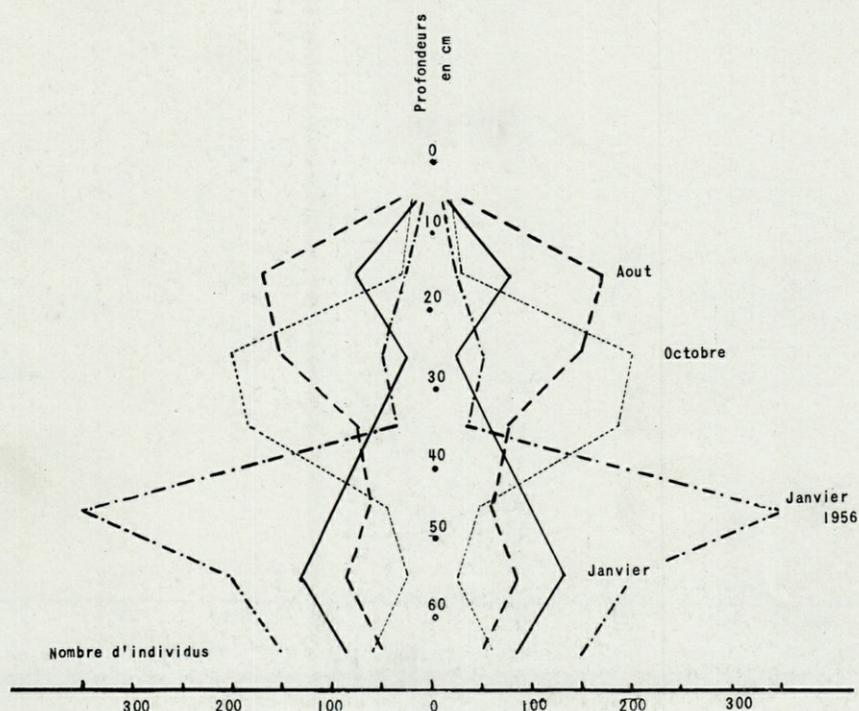


FIG. 37. — Déplacement saisonnier de la faune entre 0 et —70 cm de profondeur au cours de l'année 1955 (plage d'Eyrac, station située 3 m au-dessous des Hautes Mers moyennes de mortes eaux).

Les relations de causalité entre cette remontée de la faune en été, son enfouissement en hiver et les variations de température du sable et de salinité de l'eau interstitielle sont illustrées par la figure 39. En abscisse, j'ai porté les mois où ont été effectués les sondages, et en ordonnée, les profondeurs auxquelles se trouvaient les densités de population les plus fortes avec les températures et salinités de l'eau interstitielle aux mêmes dates. La concordance entre les courbes est très satisfaisante.

b) Repeuplement de la plage, mars-août 1956

La région d'Arcachon a connu des froids exceptionnels; en février 1956, les températures sont restées en dessous de 0° pendant

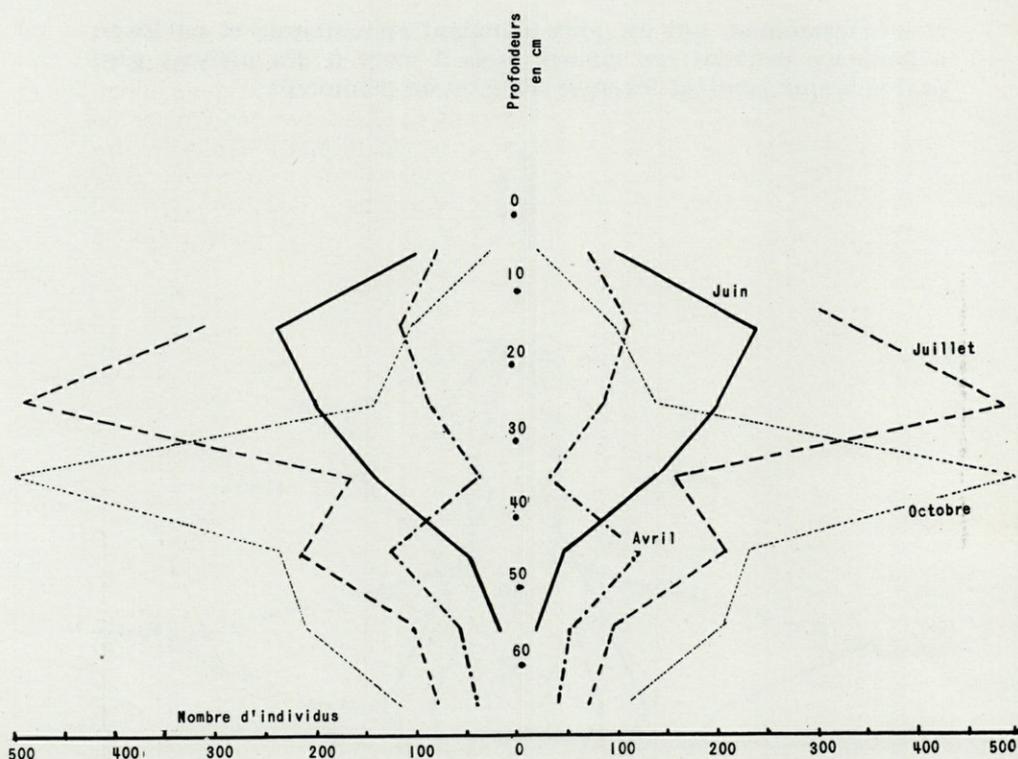


FIG. 38. — Déplacement saisonnier de la faune entre 0 et — 70 cm de profondeur au cours de l'année 1956 (plage d'Eyrac, station située 3 m au-dessous des Hautes Mers moyennes de mortes eaux).

un mois et une abondante couche de neige a recouvert la plage pendant trois semaines. Les températures moyennes de l'air et de l'eau de mer relevées à Eyrac sont représentées par la figure 40 (1). De tels froids, assez rares dans la région, ont donné aux variations saisonnières une très grande amplitude. La faune subit alors une forte hécatombe, puis effectua un taux de reproduction élevé qui permit un repeuplement de la plage plus ou moins rapide selon les espèces. Ce sont les modalités de ce repeuplement que j'ai pu suivre de mars à août à l'aide de prélèvements faits du haut en bas de la plage tous les mois. Ces carottages furent effectués à marée basse et accompagnés de mesures de température et de salinité de l'eau interstitielle. Les carottes, longues de 80 cm à 1 m, furent découpées

(1) Données aimablement communiquées par l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes.

en tronçons de 10 cm selon les méthodes habituelles. Le profil exact de la plage et la position des cinq stations sont donnés par la figure 39, page 105. Les températures et les salinités du plan d'eau interstitielle aux différents niveaux sont données par les figures 45 et 46. Je n'ai pu effectuer de mesures sur la nappe d'eau à la station A parce qu'à ce niveau elle se trouve à une profondeur trop grande et ne peut être atteinte par les carottages habituels.

Le premier échantillonnage complet de la plage (5 stations) a

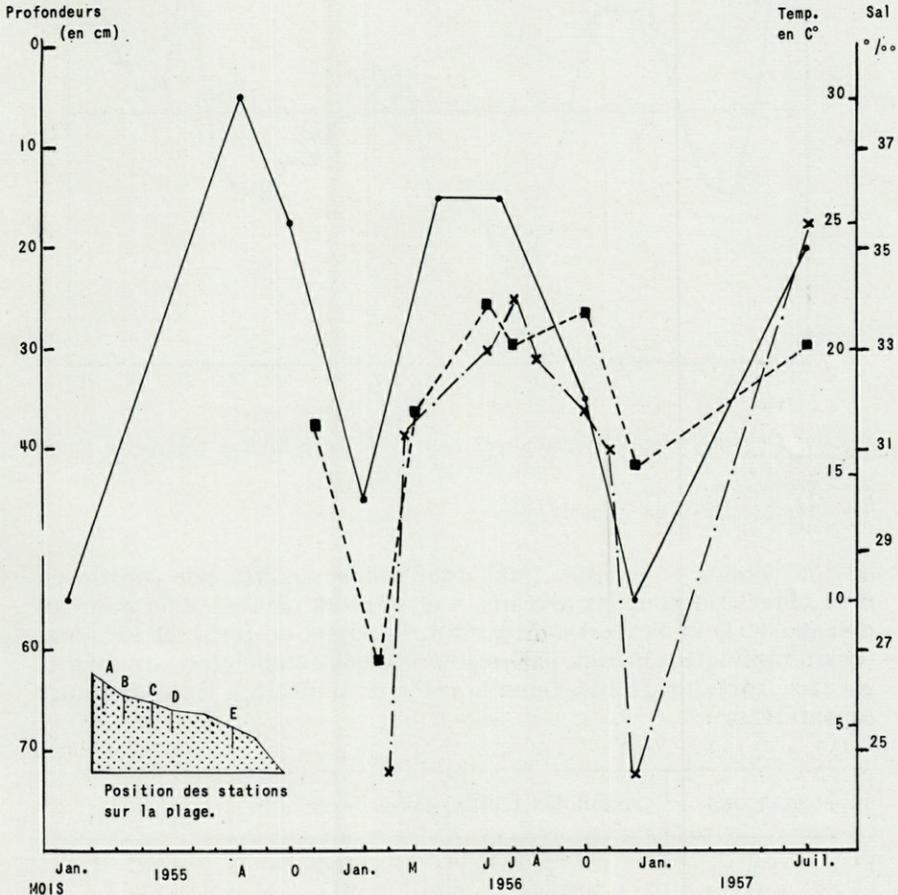


FIG. 39. — Déplacement vertical du maximum de densité de la population au cours des années 1955, 1956, 1957. Station C (3 m au-dessous des HMME), ■-- Salinité du plan d'eau interstitielle. x—• Température du plan d'eau interstitielle. ●— Déplacement de la faune.

eu lieu en mars. En comparant le nombre d'animaux obtenu à cette date avec celui des carottages précédant les froids, on peut se faire une idée de l'hécatombe subie par la faune. Le tableau ci-

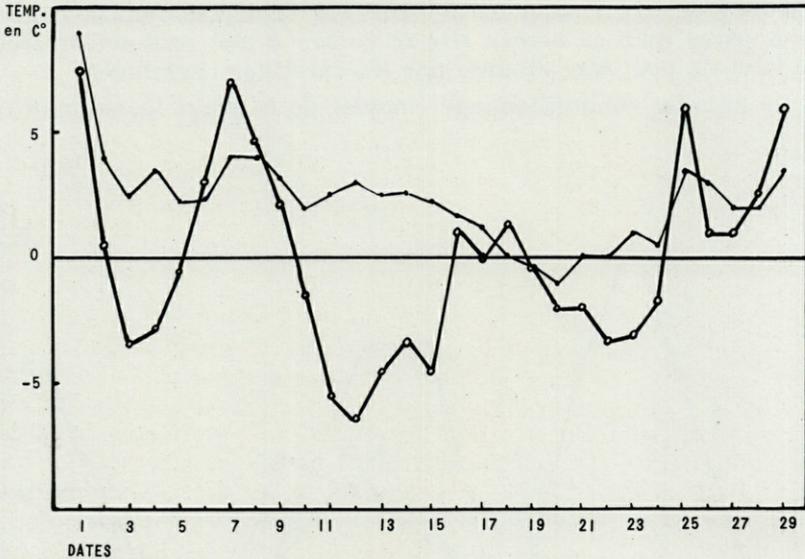


FIG. 40. — Températures moyennes de l'air et de l'eau de mer relevées à Eyrac en février 1956.

○ — Températures de l'air.
● — Températures de l'eau de mer.

dessous donne le nombre total d'individus récoltés *par carotte* en décembre 1955 pour les niveaux A et B, et en octobre 1955 pour les niveaux C, D et E, c'est-à-dire avant la vague de froid, et les nombres d'individus obtenus par des carottages semblables aux mêmes niveaux après les froids. Dans la colonne de droite : le pourcentage de survivance.

STATIONS	Avant les froids	Après les froids	% de survivants
A	389	200	53
B	2.469	714	34
C	1.569	290	18,5
D	639	207	33
E	383	102	27
TOTAL	5.449	1.513	

Donc après la fonte des neiges on observe une diminution de la faune de 67 % en moyenne. L'hécatombe la plus forte a eu lieu au niveau C (trois mètres plus bas que les HMME); là, 18,5 % seulement de la faune a survécu. Donc au cours de ces froids les différents niveaux intertidaux ont été plus ou moins favorables et de même, certains groupes et espèces ont plus ou moins bien résisté à des températures excessives.

La planche I donne une vue d'ensemble du repeuplement. Les six coupes de plage montrent la densité de la population tous les mois pendant six mois; en regard de chaque coupe sont représentées les proportions entre les groupes responsables d'un tel repeuplement. Ces diagrammes mettent en évidence non seulement les étapes d'un repeuplement rapide intéressant tous les groupes, mais aussi une pullulation intense s'effectuant à divers niveaux et surtout en mai. En observant les faits plus en détail, on peut noter que :

— En mars, la population décimée subsiste seulement entre les niveaux des HMVE et HMME entre la surface et — 50 cm de profondeur, avec un foyer plus important entre — 20 et — 30 cm de profondeur comprenant 100 à 250 individus par 75 cm³ de sable. Les Tardigrades et les Turbellariés sont parmi les groupes qui ont le plus souffert du froid. Les Nématodes et les Harpacticides sont en fortes proportions.

— En avril, il se produit une forte poussée de la population du haut vers le bas de la plage et un étalement entre la surface et la nappe d'eau d'imbibition. Le foyer existant en mars s'enfonce légèrement. La proportion d'Harpacticides augmente aux deux stations du haut de la plage, et celle des Tardigrades est également en hausse aux deux stations de la basse plage.

— En mai, de très grands changements ont lieu : une brusque pullulation apparaît avec des foyers de plus de 600 et 750 individus par 75 cm³ de sable aux stations de Haute Mer moyenne et de mi-marée, accompagnée par une population très dense (250 à 500 par 75 cm³) dans toute la zone intertidale. Les Epsilonématodes sont présents à tous les niveaux, les Tardigrades sont en nombre très important et la proportion d'Harpacticides est en régression. Ceci correspondrait à une nourriture abondante apportée par la rentrée du phytoplancton dans le Bassin d'Arcachon.

— En juin, l'un des deux foyers de pullulation du niveau de Hautes Mers moyennes a disparu ainsi que celui du niveau de mi-marée. Malgré une régression importante de la faune, une population dense est quand même présente dans l'épaisseur de la plage (de — 20 à — 60 cm de profondeur) aux trois stations les plus hautes.

— En juillet, peu de changements ont lieu, à l'exception

d'un enfoncement de la population à la station des Hautes Mers moyennes.

— En août, la situation est très semblable à celle du mois précédent en ce qui concerne la répartition quantitative de la faune et les proportions entre les grands groupes zoologiques.

En résumé, en ce qui concerne la population totale, le repeuplement de la plage s'est effectué en trois mois : du début de mars à mai et un retour à une certaine stabilité a eu lieu à partir du mois de juin. Ce repeuplement rapide ainsi que les points de densité maximum se sont tous localisés nettement en haut de la plage et toujours au-dessus du niveau de la nappe d'eau interstitielle à marée basse.

Le dénombrement rigoureux des différents groupes zoologiques et de certaines espèces a permis également de représenter leur évolution détaillée par les mêmes procédés graphiques.

NÉMATODES (Epsilonématodes non compris). D'après la planche II, on voit qu'en mars le foyer de survivance est situé à égale distance entre HMVE et HMME, entre — 20 et — 30 cm de profondeur. En avril, le repeuplement est plus sensible en surface et plus bas sur la plage au niveau de mi-marée. En mai, une augmentation importante intéresse toute la plage entre la surface et la nappe d'eau interstitielle. Cette forte densité (plus de 200 par 75 cm³) diminue au mois de juin. Au mois de juillet la plupart des Nématodes s'enfouissent pour remonter légèrement en août (voir le niveau des hautes mers moyennes).

S'il est intéressant de suivre l'évolution de tout un groupe il est encore plus intéressant de suivre celle d'une espèce que l'on est capable d'isoler rigoureusement. C'est ce que j'ai pu faire avec l'Epsilonématode : *Bathepsilonema pustulatum* Gerlach qui est fréquent sur la plage et y occupe une aire de répartition assez vaste (planche III). En mars, son foyer de survie se situe entre — 20 et — 30 cm de profondeur au niveau des hautes mers moyennes. En avril, il se trouve en abondance plus bas (HMME) entre la surface du sable et — 40 cm de profondeur. En mai, cette densité augmente et s'étale plus en profondeur vers les HMVE. Il se produit une légère régression en juin, un enfouissement en juillet et une légère diminution en août. Il est à remarquer que *Bathepsilonema pustulatum* Gerlach a une zone préférentielle située dans les niveaux supérieurs de la zone intertidale et que seulement en mai il s'étale largement au-delà du niveau de mi-marée.

ANNÉLIDES POLYCHÈTES. Les deux Annélides Polychètes : *Stygocapitella subterranea* Knöllner et *Hesionides arenarius* Friedrich ont fait l'objet d'une étude comparée. Une représentation graphique dif-

férente des précédentes a été employée, ces deux espèces n'étant pas en assez grand nombre pour que soient utilisés les diagrammes avec isolignes dans les coupes de plage. La figure 41 donne la répartition et la fréquence de ces deux espèces au cours des six mois étudiés. En mars, *S. subterranea* K. est réfugié dans le haut de la zone intertidale et *H. arenarius* F. à la limite des BMME. En avril, les deux espèces se rapprochent du milieu de la plage en s'étageant entre la surface et la nappe d'eau interstitielle. En mai, les individus sont plus nombreux et se partagent surtout la plage moyenne. En juin seulement, leur distribution reprend l'aspect habituel observé les autres années, c'est-à-dire que *S. subterranea* K. occupe de préférence les niveaux les plus élevés de la plage et *H. arenarius* F. les niveaux moyens et celui des BMME. Les deux aires de répartition de ces deux espèces ne se superposent donc que dans un espace assez étroit.

ARCHIANNÉLIDES. La figure 42 montre l'évolution de *Protodrilus pardii* Gerlach, habitant très constant de la plage d'Eyrac. En mars, il occupe un niveau (B) élevé et inhabituel et se trouve absent des autres sondages. Il abandonne ce niveau par la suite et peuple un niveau inférieur aux HMME et le niveau de mi-marée (avril, mai, juin); il connaît son maximum de densité en juillet puisqu'on le trouve même au niveau des BMME. Faible régression en août.

OLIGOCHÈTES. Le genre *Michaelsena* est abondant parmi les Oligochètes qui peuplent le sable d'Eyrac, malheureusement le tri des deux espèces *Michaelsena* sp. et *M. subterranea* Knöllner n'a pas été possible au cours des comptages, c'est pourquoi, l'évolution du genre *Michaelsena* sp., seule, fait l'objet des diagrammes de la planche IV. Ainsi que les groupes et espèces analysés précédemment, il a survécu en mars en haut de la plage aux niveaux des HMVE et HM moyenne, et en surface. En avril il gagne des niveaux plus bas entre les HMME et mi-marée et les BMME. En mai il occupe toute la plage avec un très fort foyer de pullulation au-dessous des HMME de la surface à — 60 cm de profondeur. En juin la situation est très semblable, mais en juillet et en août il s'enfonce aux niveaux élevés de la plage, abandonnant presque complètement la partie inférieure de la plage.

GASTROTRICHES. Le Gastrotriche *Turbanella cornuta* Remane (fig. 43) était habituellement assez abondant sur la plage d'Eyrac. En mars 1956, deux représentants de cette espèce seulement ont été trouvés au-dessous des HMME, entre 20 et 30 cm de profondeur. En avril, on le trouve en nombre relativement important dans tous les échantillons de la carotte extraite au niveau de mi-marée et dans deux échantillons de surface du niveau des BMME. En mai,

il est abondant (jusqu'à 20 et 25 individus par 75 cm³ de sable) au niveau de mi-marée et BMME et gagne aussi les HMME. En juin, il occupe toujours les mêmes positions mais son nombre est en régression. En juillet, il est encore abondant toujours aux mêmes niveaux, et en août, on ne le rencontre plus qu'aux deux stations les plus basses non loin de la surface. En conclusion, sur cette plage et pendant ces six mois, *T. cornuta* R. n'a jamais occupé la station la plus haute de la plage, son niveau préférentiel est celui de la mi-marée. En avril, mai, juin et jusqu'en juillet on le trouve au cœur de la nappe d'eau interstitielle.

MYSTACOCARIDES. A Arcachon, *Derocheilocaris remanei* f. *biscayensis* Delamare Deboutteville n'a jamais été trouvé en très grande abondance, mais il a montré une assez grande résistance aux froids puisqu'il est encore présent aux niveaux des HM moyennes et au-dessous des HMME; il est absent de deux stations les plus basses. Cette résistance aux écarts de température avait déjà été signalée par DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1953) pour *D. remanei* Del. et Chap., qui vit sur le pourtour de la Méditerranée. La variété d'Eyrac s'est montrée relativement abondante en avril, elle est présente dans presque tous les prélèvements du haut et du milieu de la plage. En mai et juin, il y a une forte régression, en juillet et en août on la trouve seulement aux stations C et D à mi-chemin entre la surface et la nappe d'eau interstitielle (fig. 44).

TARDIGRADES. Les Tardigrades sont en nombre important à Eyrac; l'évolution de deux espèces a été suivie au cours de ces six mois (RENAUD-DEBYSER, 1956). Celle de *Batillipes mirus* Richters est représentée par la planche V. En mars, il subsiste au niveau moyen de la plage (de la surface à — 80 cm de profondeur) pour s'avancer en avril vers la basse plage, et en mai à la fois vers la basse et la haute plage. Au niveau des BMME, la densité est la plus forte en mai. En juin, la densité s'abaisse très nettement. Les diagrammes de juillet et août sont semblables et montrent deux foyers de peuplement importants aux niveaux des BMME entre la surface et — 30 cm de profondeur.

Stygarctus bradypus Schulz, généralement présent en beaucoup plus grand nombre que l'espèce précédente, a une évolution toute différente. En mars, on le trouve (planche VI) partout en faible quantité, et avec une densité maximum de 38 par 75 cm³ au niveau des HM moyennes, entre — 20 et — 30 cm de profondeur. En avril, ce foyer s'enfonce et un autre s'établit au niveau de mi-marée. En mai, ces deux foyers sont le siège d'une très forte densité : 300 individus au niveau des HM moyennes entre — 40 et — 60 cm de profondeur, et 375 au niveau de mi-marée entre — 10 et — 30 cm. En juin, il ne subsiste que l'un des deux foyers, celui des HM moyennes.

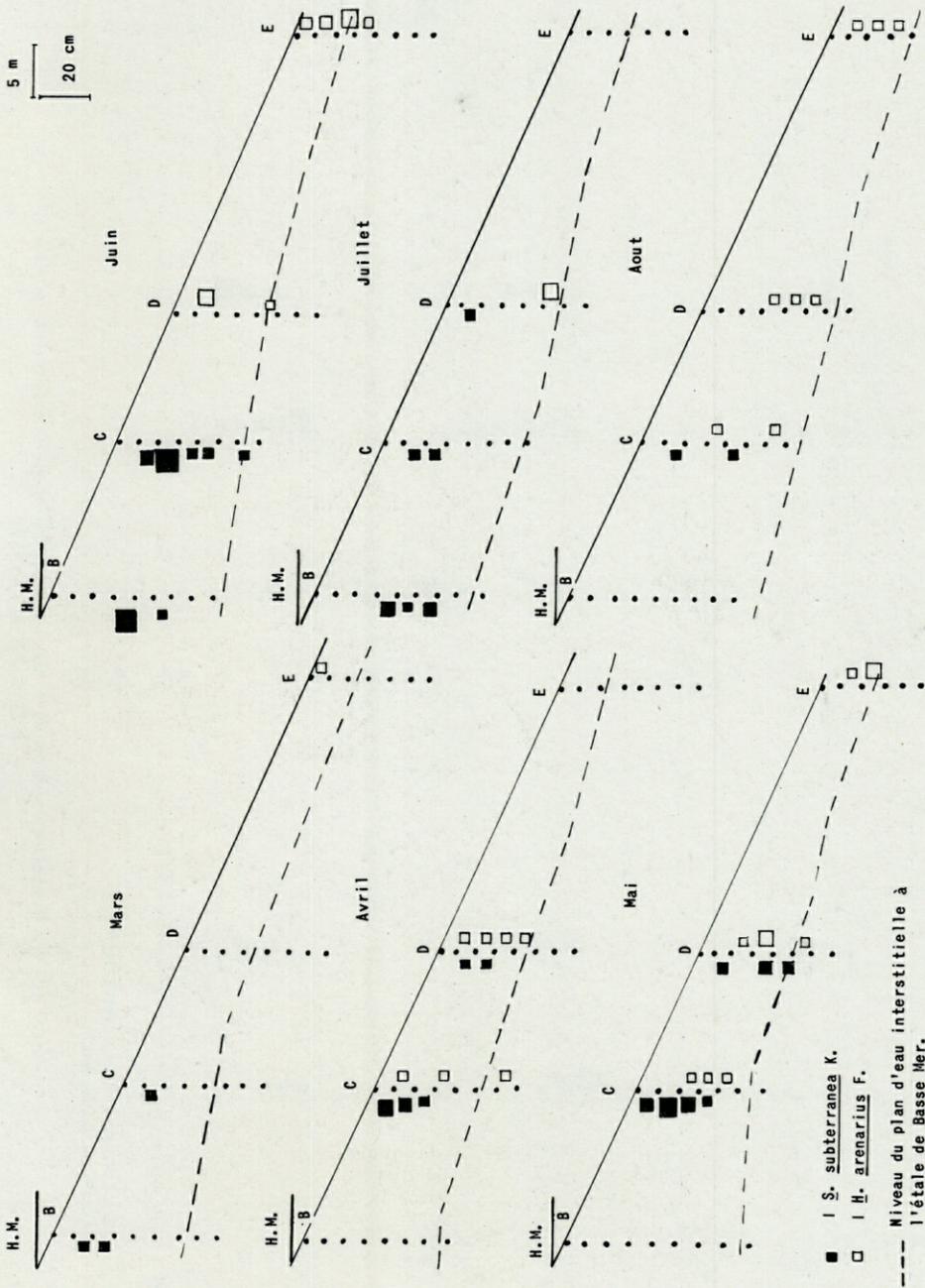


FIG. 41. — Evolution saisonnière de la population de *Stygocapitella subterranea* K. et *Hesionides arenarius* F. Plage d'Eyrac, 1956.

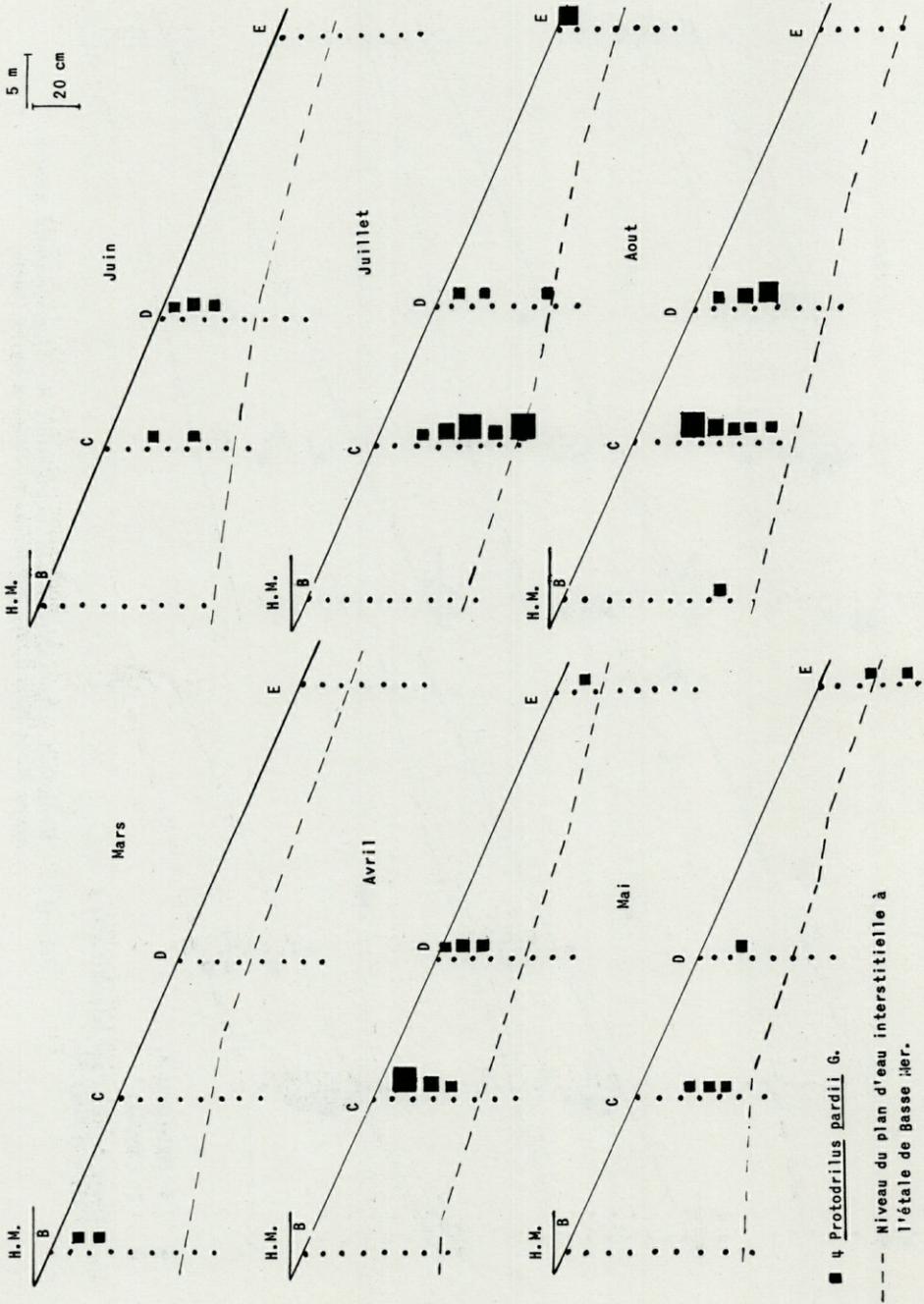


Fig. 42. — Evolution saisonnière de la population de *Protodrilus pardii* G. Plage d'Eyrac, 1956.

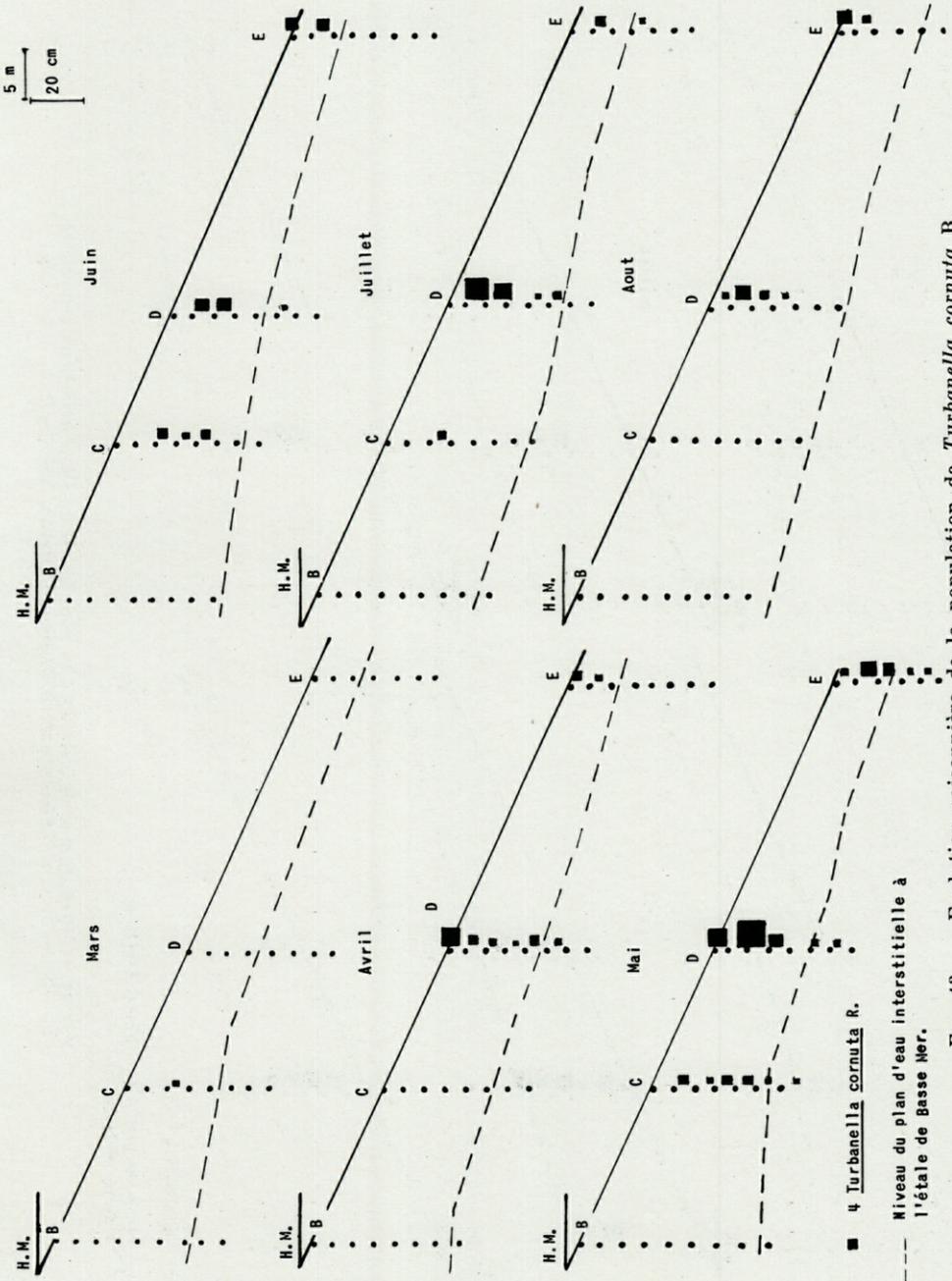


Fig. 43. — Evolution saisonnière de la population de *Turbanella cornuta* R. Plage d'Eyrac 1956.

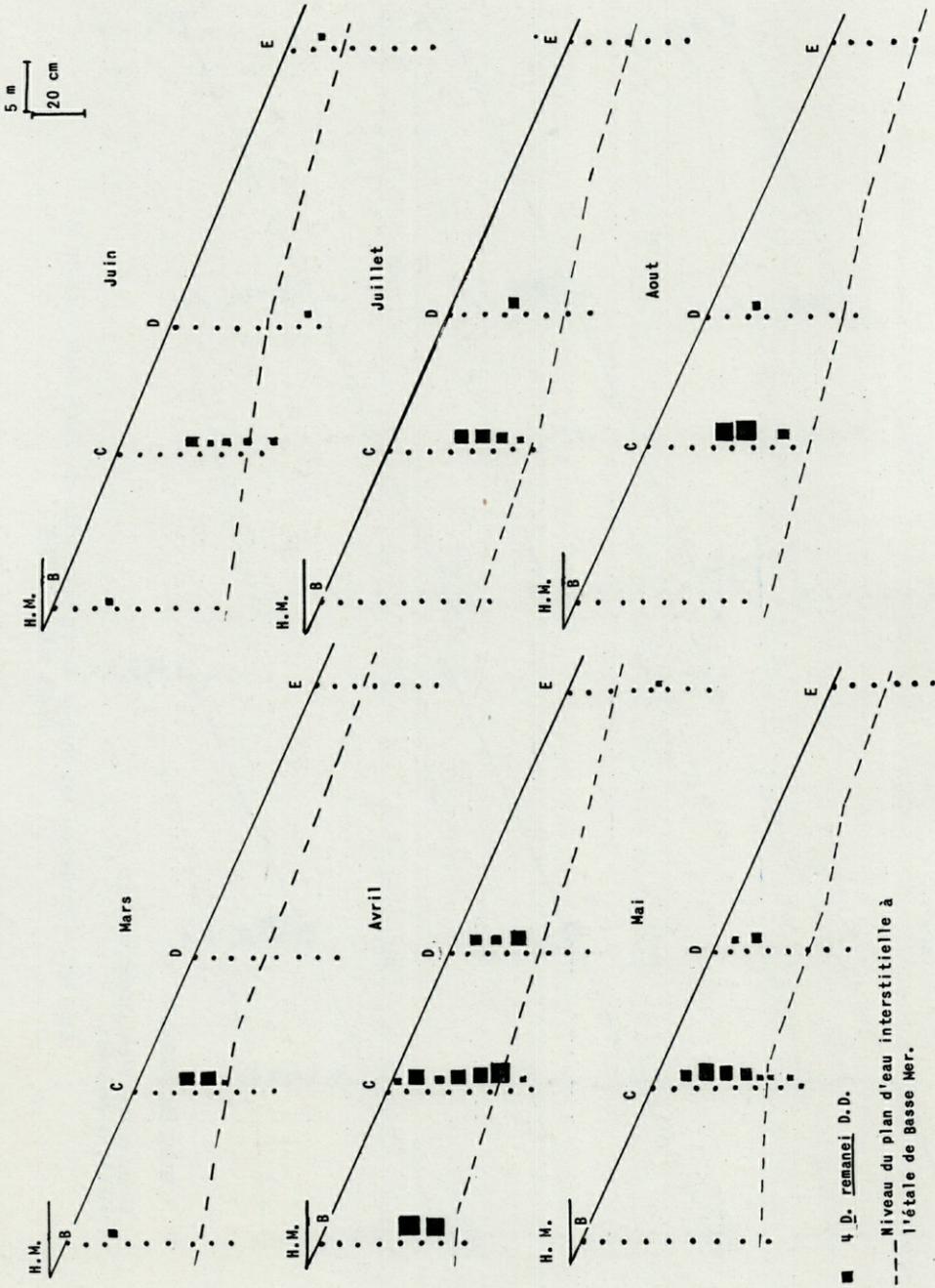


FIG. 44. — Evolution saisonnière de la population de *Derocheilocaris remanei f. biscayensis D.D.* Plage d'Eyrac, 1956.

En juillet, *S. bradypus* S. s'enfonce pour remonter légèrement en août.

Au chapitre III, j'avais déjà noté l'existence possible d'une

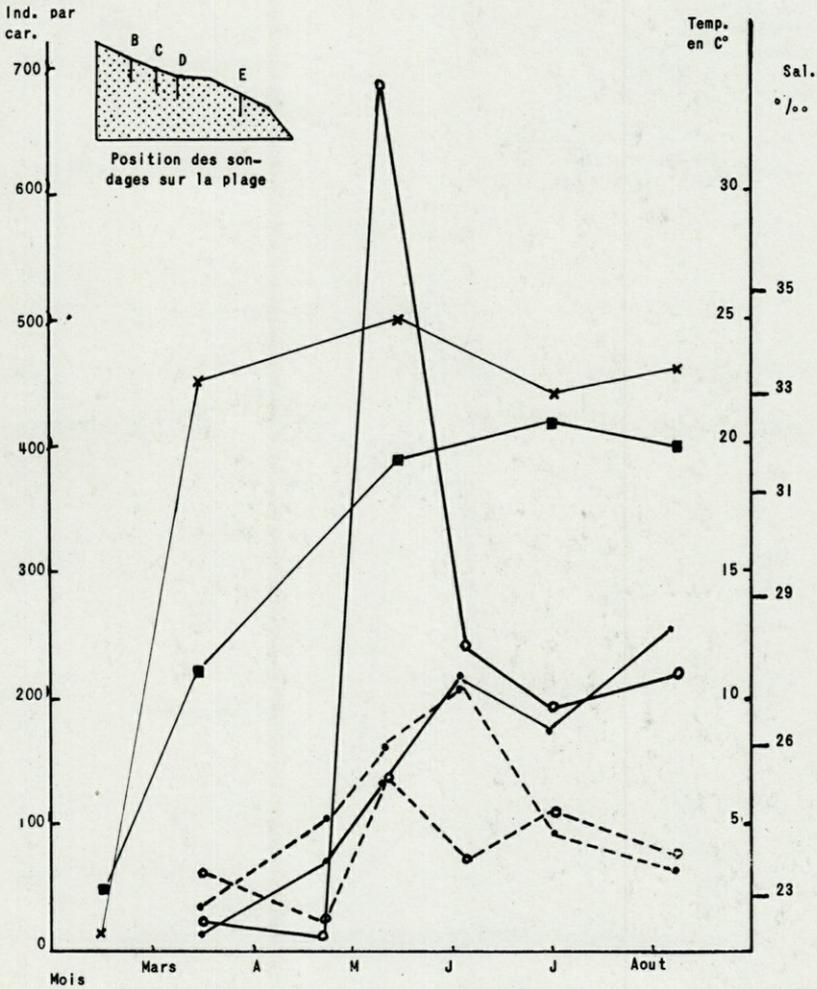


FIG. 45. — Variation saisonnière du nombre de *Bathepsilonema pustulatum* G. et *Stygarctus bradypus* S. à Eyrac (1956). Nombre d'individus par carottages.

B. pustulatum -----

S. bradypus ———

○ Niveau B.

● Niveau C.

■ Salinité du plan d'eau interstitielle.

× Température du plan d'eau interstitielle.

association entre *B. pustulatum* G. et *Stygarectus bradypus* S., espèces qui me paraissent cohabiter assez étroitement dans les mêmes biotopes. Il est donc intéressant de comparer leur évolution saison-

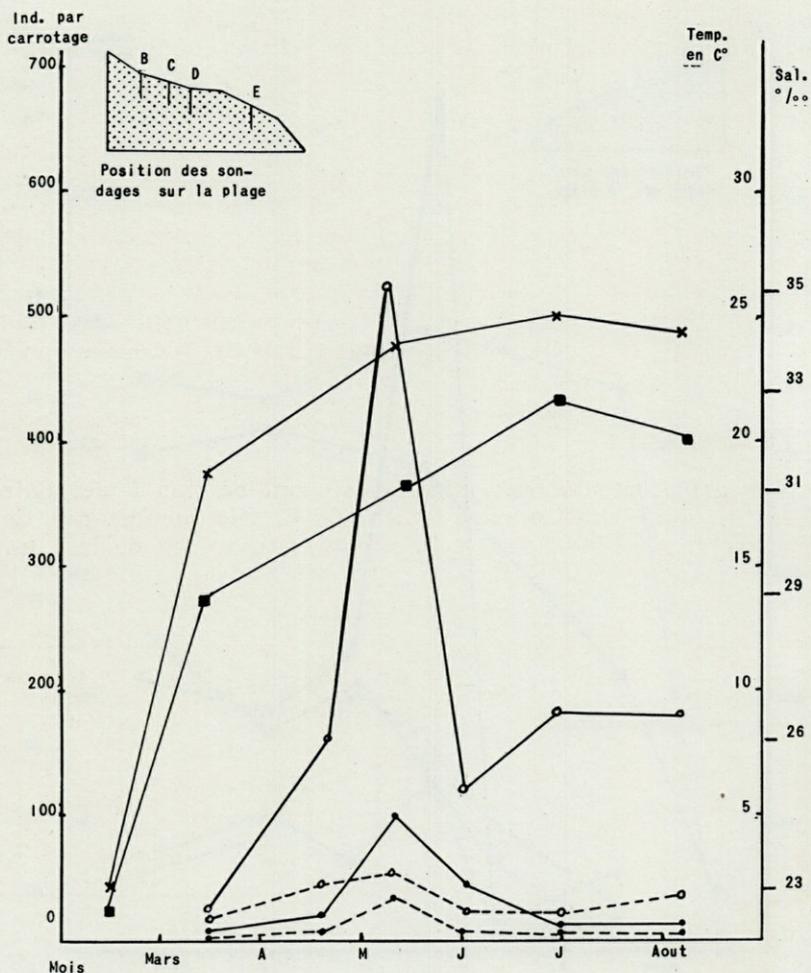


FIG. 46. — Variation saisonnière du nombre de *Bathepsilonema pustulatum* et *Stygarectus bradypus* S. à Eyrac (1956). Nombre d'individus par carottages.

B. pustulatum ----

S. bradypus ———

○ Niveau D,

• Niveau E,

■ Salinité du plan d'eau interstitielle.

× Température du plan d'eau interstitielle.

nière pendant les six mois étudiés. J'ai donc réuni dans un même diagramme, à la fois les variations numériques de *B. pustulatum* G. et de *S. bradypus* S. par rapport aux différents sondages effectués tous les mois, et la température et la salinité subies par les animaux à l'intérieur du sable. Il semble, d'après les figures 45 et 46, que ces deux espèces aient réagi d'une manière très semblable aux facteurs saisonniers et ceci pour les mêmes niveaux.

En conclusion, les phénomènes observés au cours de ce chapitre sont extrêmement complexes car chaque espèce réagit aux facteurs écologiques d'une manière qui lui est propre et, à quelques exceptions près, les différents cas observés se trouvent être difficilement comparables. Cependant il est certain que sur cette plage, la plupart des espèces étudiées ont trouvé un niveau favorable à leur survie (stations du haut de la plage), pendant les froids, puis d'autres niveaux favorables à des foyers de peuplement important, zone favorable probablement due au fait que la nourriture apportée par la mer se concentre dans cette zone.

c) Déplacements

Des déplacements ou « migrations » ont eu lieu à des dates différentes. J'ai résumé dans le tableau IX de tels phénomènes. Ces déplacements sont-ils dus à de véritables migrations de la faune

TABLEAU IX

	Niveau favorable au repeuplement le 29 mars		Epoque et niveaux favorables aux foyers de pullulation		
	Station	Profondeur (en cm)	Date	Station	Profondeur (en cm)
NÉMATODES					
(Epsilonématodes non compris) ..	B	20-30	12/5	B	60-70
<i>Bathepsilonema pustulatum</i> Gerlach ..	B	20-30	12/5	C	0-20
<i>Hesionides arenarius</i> Friedrich	E	0-10	1/6	E	20-30
<i>Stygocapitella subterranea</i> Knöllner ..	B	10-30	1/6	C	20-30
<i>Protodrilus pardii</i> Gerlach	B	0-20	21/3	C	10-20
<i>Michaelsena</i> sp.	B	0-10	12/5	D	10-20
<i>Turbanella cornuta</i> Remane	C	20-30	12/5	D	10-20
<i>Derocheilocaris remanei</i> Delamare ..	C	20-40	21/3	B-C	40-50
<i>Stygarctus bradypus</i> Schulz	B	20-30	12/5	B	50-60
<i>Batillipes mirus</i> Richters	E	0-20	1/7	E	0-20

cherchant un milieu plus favorable au cours des saisons ? Et ces foyers de pullulation bien localisés sont-ils seulement le résultat d'un taux de reproduction plus rapide à certains niveaux ? On ne peut encore répondre à la deuxième question, mais il est possible d'essayer de vérifier la première ce qui fera l'objet du chapitre suivant.

D) REPEUPLEMENT DE SABLES STÉRILES

Les recherches exposées au chapitre précédent permettent de penser que la microfaune est capable de se déplacer à l'intérieur du sable. J'ai tenté de mesurer ces possibilités de déplacement grâce à des expériences de peuplement de places vides. En effet, si on introduit dans la plage une certaine masse de sable ne contenant pas de faune on peut observer si le mésopsammon est capable d'y pénétrer, et, si un peuplement a lieu, quelles en sont les modalités et quelles espèces en sont responsables.

a) *Sable siliceux* (octobre 1956)

Du sable prélevé à la station même (Eyrac, HMME) où devait avoir lieu l'expérience a été entièrement débarrassé de sa faune par lavage et introduit dans trois tubes en fibrociment de 12 cm d'ouverture et de 70 cm de long. Ils ont été enfouis selon la position donnée par la figure 47. Le tube D affleure à la surface et les deux autres étaient res-

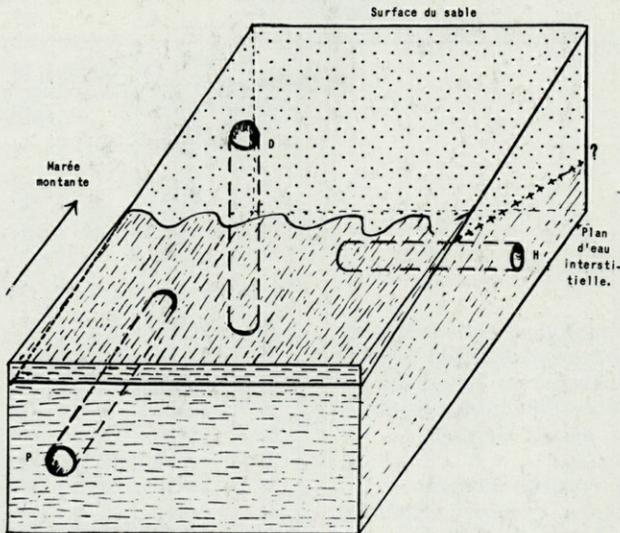


Fig. 47. — Position des tubes dans le sable (schéma à la marée montante).

pectivement enfoncés à — 30 et — 40 cm de profondeur, le tube P ouvert au front de la marée montante, le tube H lui étant perpendiculaire. Le même jour a été effectué au même niveau, à quelques mètres, un carottage ayant pour but de contrôler l'état de la faune interstitielle à cette station. Ce carottage témoin a révélé une population abondante, et le résultat quantitatif de cette récolte a été consigné dans les diagrammes de la figure 49.

Les tubes restèrent enfouis dix jours; pour obtenir des échantillons comparables avec ceux de la carotte témoin et des prélèvements antérieurs effectués sur cette plage, j'ai prélevé le sable à l'intérieur des tubes mêmes avec le carottier démontable habituel. J'ai obtenu ainsi 7 échantillons de 75 cm³ par tube. En tout 21 échantillons.

Tous ces échantillons étaient peuplés et contenaient de la microfaune.

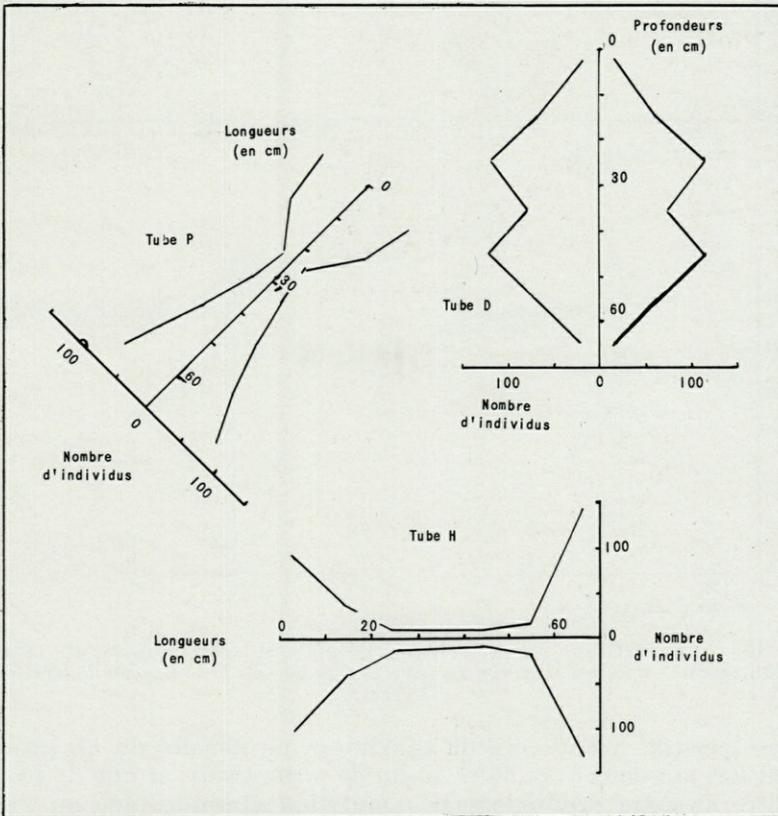


FIG. 48. — Répartition de la faune interstitielle dans les trois tubes expérimentaux (position des tubes dans l'espace).

Le tube D, enfoui verticalement, contenait 932 individus répartis tout au long du tube, les deux autres tubes P et H abritaient respectivement 605 et 564 représentants de la microfaune groupés aux extrémités, non loin des orifices (fig. 48).

Dans le tube D, la microfaune est distribuée comme dans les carottages habituels à ce niveau de la plage (fig. 50) c'est-à-dire

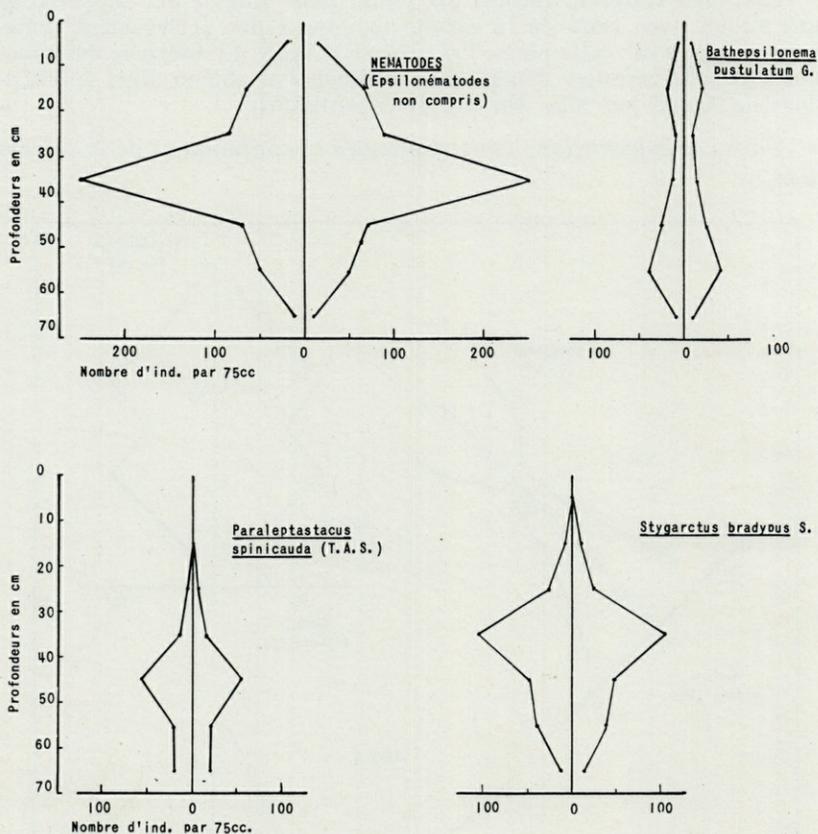


FIG. 49. — Répartition des principaux groupes et espèces dans une carotte témoin récoltée à l'emplacement du tube D lors de son enfouissement (station C, Eyraç).

qu'en général, on observe un maximum de densité dû au groupement des animaux vers 30 et 40 cm de profondeur, et que de part et d'autre de cette profondeur la population diminue plus ou moins régulièrement. Ici (fig. 50), il y a deux maximum, l'un entre 20 et 30 cm dû à l'abondance de Nématodes, l'autre entre 40 et 50 cm

formé par la concentration du Copépode Harpacticide *Paraleptastacus spinicauda* (T.A.S.). Le Tardigrade *Stygarctus bradypus* S. occupait les niveaux supérieurs du sable. Ce tube était donc largement peuplé vers l'intérieur, la faune y avait profondément pénétré. Etant donné qu'il était enfoui verticalement dans le sable il est permis de penser que l'eau de mer qui pouvait y percoler à chaque marée a joué un grand rôle dans la pénétration des espèces dans le tube. De même cette eau renouvelée par le rythme semi-diurne de la marée permettait la survie des habitants (apport d'oxygène et de nourriture).

Dans les tubes P et H, la situation est différente; il n'y a pas

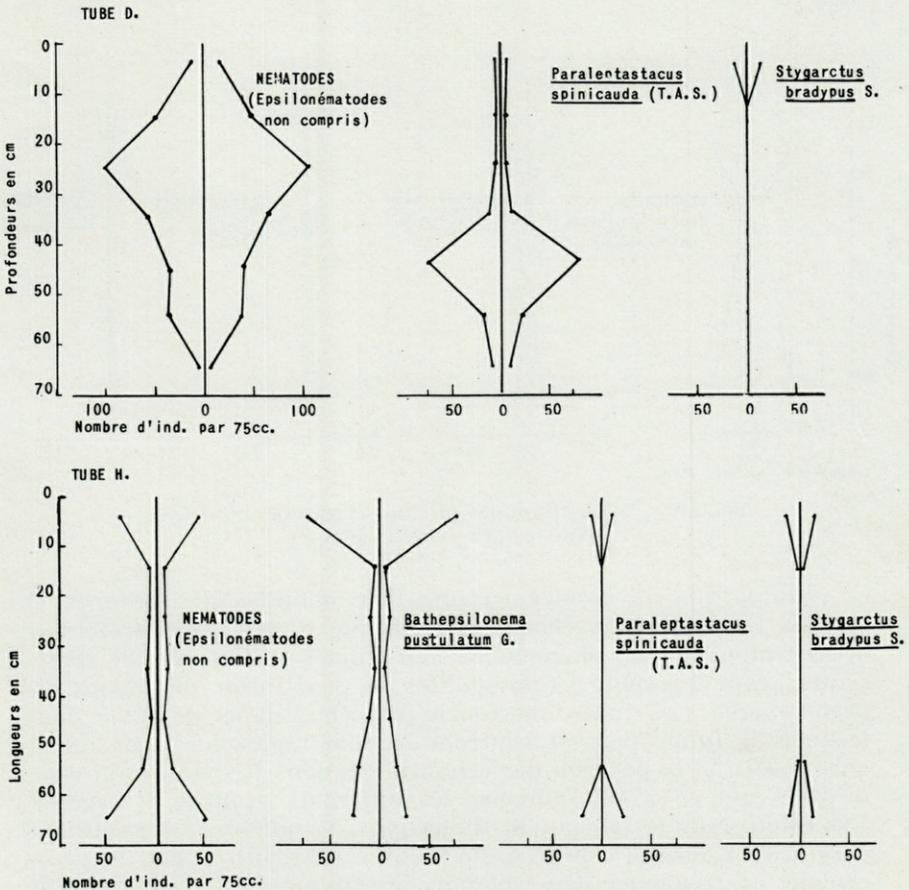


Fig. 50. — Répartition des principaux groupes et espèces dans les tubes expérimentaux D et H.

à proprement parler de courant qui pénètre de part en part dans ces tubes, il n'y a que des infiltrations à chaque marée. Le tube P ouvert en direction du flot recevait l'eau de mer à chaque marée mais la circulation y était certainement plus faible que dans le tube D. Dans le tube H le va-et-vient de l'eau ne pouvait être sensible qu'aux deux extrémités. On voit (fig. 51) que la faune n'a pas pénétré jusqu'à l'intérieur des deux tubes en aussi grande abondance que dans le premier, et cependant il s'agit de la même population puisque les maximum de densité observés vers les extrémités sont dus aux Nématodes, à *Bathepsilonema pustulatum* G., à *Paraleptastacus spinicauda* (T.A.S.) et à *Stygarcetus bradypus* S.

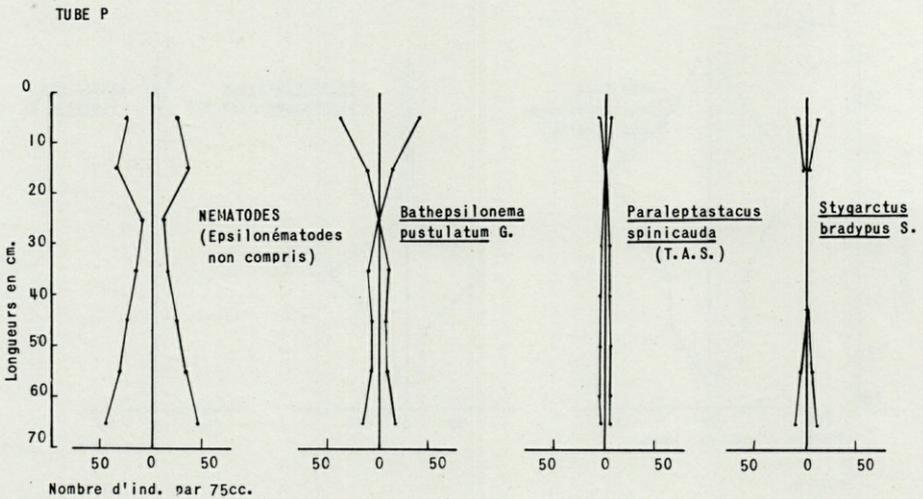


FIG. 51. — Répartition des principaux groupes et espèces dans le tube expérimental P.

Plutôt que de donner ici une liste détaillée des groupes et espèces recensés dans chaque échantillon, il m'a paru préférable de ne traiter que des phénomènes statistiques et d'essayer de représenter graphiquement les possibilités de pénétration de chaque espèce repérée. Les tubes ont fourni 21 échantillons de sable dans lesquels la faune pouvait s'introduire; j'ai représenté dans les figures 52 et 53 la position des échantillons dans l'espace, et la colonisation qui en a été faite par les différents groupes et espèces. J'ai réuni dans le tableau X, d'une part, le nombre d'échantillons dans lequel chaque espèce a été trouvée et, d'autre part, le pourcentage de fréquence. On voit que, les Otoplanides, *Stygocapitella subterranea* K. (Annélide polychète), *Protodrilus pardi* G. (Archianélide) et *Turbanella cornuta* R. (Gastrotriche) sont parmi les es-

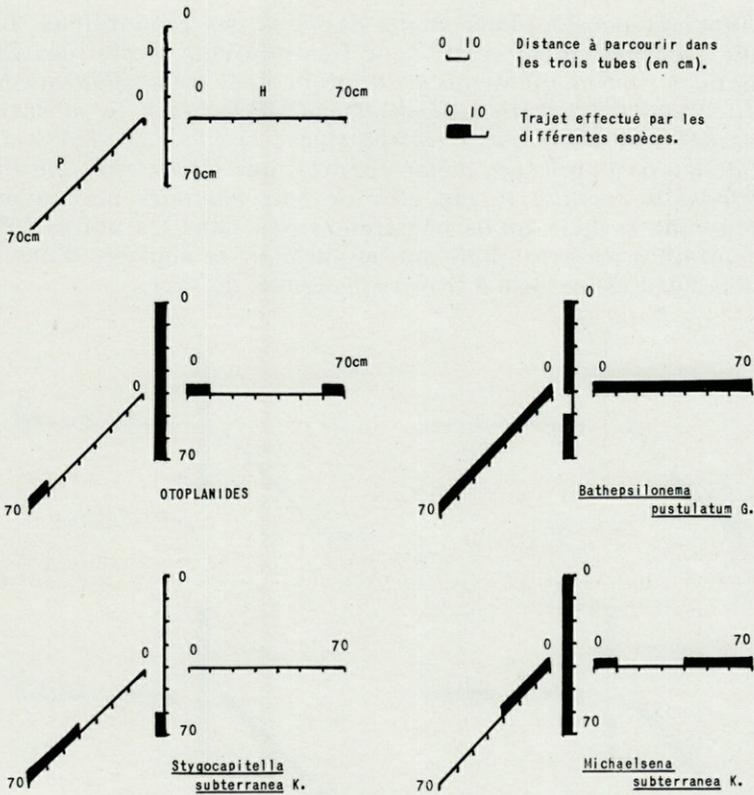


FIG. 52. — Possibilité de pénétration des différents groupes ou espèces dans les tubes expérimentaux.

TABLEAU X

	Fréquence (sur 21 prises)	Pourcentage de fréquence
OTOPLANIDES	10	48
<i>Bathepsilonema pustulatum</i> Gerlach	20	95
<i>Metepsilonema hagmeieri</i> Steiner	16	76
<i>Stygocapitella subterranea</i> Knöllner	4	19
<i>Michaelsona subterranea</i> Knöllner	14	67
<i>Protodrilus pardii</i> Gerlach	3	14
<i>Turbanella cornuta</i> Remane	7	33
<i>Paraleptastacus spinicauda</i> (T.A. Scott) ..	18	86
<i>Stygarctus bradypus</i> Schulz	17	82
COLLEMBOLÉS	10	48

pèces qui ont pénétré dans moins de 50 % des échantillons. Leur pouvoir de déplacement serait donc très inférieur à celui des Epsilonématides : *Bathepsilonema pustulatum* G. et *Metepsilonema hagmeieri* S., des Oligochètes : *Michaelsena subterranea* K. et surtout des Harpacticides tels que *Paraleptastacus spinicauda* (T.A.S.). On constate aussi, d'après ces mêmes figures, que *Protodrilus pardii* G. et *Turbanella cornuta* R. ont effectué leur parcours maximum le long du tube D alors qu'ils pénétraient peu dans les autres tubes. Ceci tendrait à prouver qu'ils ont besoin pour se déplacer d'une circulation d'eau assez forte à travers les grains de sable.

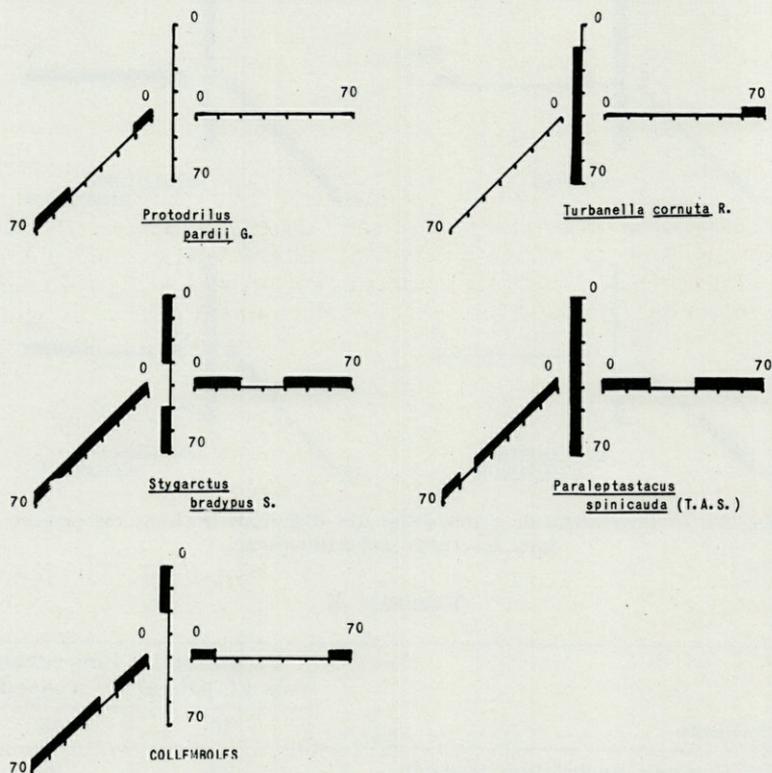


FIG. 53. — Possibilité de pénétration des différents groupes ou espèces dans les tubes expérimentaux.

Il est à remarquer aussi que l'on peut classer les différentes espèces en deux groupes morphologiques séparés : ceux qui sont munis de soies : Oligochètes à soies raides, Annélides à soies souples, Epsilonématodes à soies ambulacraires, Harpacticides à soies barbulées et Tardigrades munis de soies et de griffes, et ceux qui

possèdent au contraire des organes adhésifs tels que les Otoplanides, les Archiannélides et les Gastrotriches du type *Turbanella*. Il apparaît alors que les animaux du premier groupe ont pénétré dans plus de 50 % des échantillons alors que ceux du second groupe, faits surtout pour adhérer aux grains de sable, se sont déplacés relativement peu. Ceci permet de souligner l'influence de la morphologie des animaux de la microfaune prisonniers d'un espace discontinu, sur leur comportement et par là-même leur biologie.

De ces expériences on peut tirer deux *conclusions* :

— la microfaune est capable de peupler des espaces vides (1) qui lui sont immédiatement accessibles.

— le peuplement est d'autant plus rapide et riche en espèces que la circulation de l'eau environnante est plus forte.

b) *Sable calcaire* (juillet 1957)

Puisque le mésopsammon est capable de venir peupler les interstices vides d'un sédiment semblable à celui dans lequel il vit normalement, il m'a paru intéressant de savoir s'il serait attiré par un sable de nature complètement différente. Le sable d'Arcachon étant presque totalement siliceux, j'ai pensé à utiliser du sable corallien détritique provenant des îles Bahamas, formé entièrement par du calcaire. Ce sable est plus grossier que celui d'Eyrac puisque son diamètre moyen se situe entre 530 et 325 μ alors que le sable d'Arcachon a 80 % de ses grains compris entre 310 et 250 μ . Pour que l'expérience soit valable, il fallait que les grains de sable dont on voulait comparer les peuplements, soient d'une taille sinon rigoureusement identique mais tout au moins semblable.

Etant en possession d'une assez grande quantité de sable corallien j'ai pu le tamiser, et n'en conserver que les fractions comprises sur les tamis allant de 310 μ à 135 μ . J'ai donc ainsi constitué un sable corallien ayant des caractéristiques granulométriques assez voisines de celles du sable siliceux dans lequel devait avoir lieu l'expérience (2). Celle-ci a porté sur 200 cm³ de sable calcaire, et sur la même quantité de sable d'Arcachon prélevé à la station des HMME où devait avoir lieu l'expérience, et débarrassé de sa faune par lavage. Ces deux échantillons furent enfermés dans des sacs confectionnés avec du filet à plancton, puis enfouis dans la

(1) Le sable expérimental ayant été « lavé » pour le débarrasser de sa faune, les éléments fins, bien que peu importants ont été entraînés réduisant toute chance de colmatage.

(2) Les interstices entre les grains sont forcément différents dans les deux types de sable puisque les grains sont de forme différente, mais étant donné que la faune était abondante à Bimini j'ai pensé que les espaces poraux qui s'y trouvaient étaient favorables à l'établissement d'un peuplement.

plage d'Eyrac entre — 70 et — 80 cm de profondeur, à la station des HMME. Ils restèrent enfouis dix jours (du 7 au 17 juillet 1957). J'ai effectué simultanément quatre carottages aux stations habituelles B, C, D et E pour vérifier l'état de la faune dans cette plage au moment de l'expérience. Elle s'est révélée abondante et variée, atteignant une moyenne de 354 individus par 75 cm³ de sable.

Dans chacun des deux sacs expérimentaux, 75 cm³ de sable furent prélevés et lavés par les méthodes habituelles. Le dénombrement minutieux de la faune qu'ils contenaient a donné les résultats suivants :

- sable siliceux : 247 individus,
- sable calcaire : 203 individus.

D'après le tableau XI on voit que si la population est quantitativement très semblable dans les deux échantillons elle ne l'est pas qualitativement. En effet, elle est beaucoup moins variée dans le sable corallien puisque 14 espèces seulement y ont été identifiées alors qu'il y en a 23 dans le sable siliceux.

Il est intéressant de faire un examen détaillé de chaque groupe dénombré.

1. Otoplanides.

Ils sont trois fois plus nombreux dans le sable siliceux puisque 4 individus seulement peuplent le sable calcaire.

2. Epsilonématodes.

Ils sont en nombre presque égal dans les deux échantillons et sont représentés par les deux mêmes espèces; cependant *Metepsilonema hagmeieri* S. est en nombre beaucoup plus important dans le sable corallien.

3. Nématodes.

Ils n'ont pu être étudiés systématiquement, on peut seulement faire remarquer qu'ils sont en nombre presque égal dans les deux cas (30 et 35).

4. Polychètes.

Ils sont présents uniquement dans le sable d'Arcachon, et n'ont pas pénétré dans le sédiment calcaire. Les deux espèces *Hesionides arenarius* F. et *Stygocapitella subterranea* Knöllner se rencontrent habituellement dans la moyenne plage (voir page 78).

5. Oligochètes.

Ils sont en nombre important dans les deux cas, mais ils sont deux fois plus nombreux dans le sable d'Arcachon (84 et 41). La répartition des espèces est la suivante : trois espèces sont présentes dans le sable siliceux alors que deux d'entre elles seulement ont colonisé le sable calcaire. C'est *Michaelsena subterranea* K. qui était déjà en moins grand nombre dans le sable siliceux, qui est absent

TABLEAU XI

	Siliceux	Calcaire
Turbellariés (Otoplanides)	12	4
Epsilonématodes :		
<i>Metepsilonema hagmeieri</i> Steiner	5	8
<i>Bathepsilonema pustulatum</i> Gerlach	4	2
Autres Nématodes	30	35
Polychètes :		
<i>Hesionides arenarius</i> Friedrich	2	0
<i>Stygocapitella subterranea</i> Knöllner	2	0
Oligochètes :		
<i>Michaelsena subterranea</i> Knöllner	17	0
<i>Michaelsena</i> sp.	35	30
<i>Aktedrilus monospermathecus</i> Knöllner	32	11
Archiannélides :		
<i>Protodrilus pardii</i> Gerlach	9	5
<i>Diurodrilus minimus</i> Remane	4	6
Gastrotriches :		
<i>Aspidiophorus marinus</i> Remane	1	2
Mystacocarides :		
<i>Derocheilocaris remanei f. bis.</i> Delamare D. ..	3	0
Copépodes Harpacticides :		
<i>Arenosetella</i> sp.	7	0
<i>Arenosetella germanica</i> Kunz	1	0
<i>Arenosetella pectinata</i> Chappuis	12	4
<i>Pararenosetella psammæ</i> Noodt	2	0
<i>Schizopera nana</i> Noodt	20	43
<i>Leptomesochra</i> sp.	1	0
<i>Paramesochra constricta</i> (Nicholls)	9	2
<i>Stenocaris pygmæa</i> Noodt	2	4
<i>Psammotopa polyphylla</i> Noodt	1	1
<i>Arenopontia subterranea</i> Kunz	1	0
<i>Paraleptastacus spinicauda</i> (T.A. Scott)	1	1
<i>Psammostacus confluens</i> Nicholls	1	0
Total adultes	58	58
Copépodites	17	18
Nauplii	14	14
Mollusques	0	1
Tardigrades :		
<i>Stygarctus bradypus</i> Schulz	0	1
Acariens	3	2
Collemboles	0	1

du sable corallien. Par contre *Michaelsena* sp. a colonisé en grand nombre (35 et 30) les deux échantillons. *Aktedrilus monospermathicus* K. était en nombre trois fois plus élevé dans le sable siliceux (32 et 11).

6. Archiannélides.

Protodrilus pardii G. et *Diurodrilus minimus* R. étaient presque également répartis dans les deux cas. La première espèce est un habitant très fréquent de la plage depuis le niveau des HMME jusqu'au bas de la plage (fig. 42) entre — 20 cm de profondeur jusqu'à la nappe d'eau d'imbibition.

7. Gastrotriches.

Il est assez surprenant de ne trouver *Turbanella cornuta* R. dans aucun des échantillons; seul le très petit *Aspidiophorus marinus* R. (200 μ environ) s'était glissé dans les deux sacs.

8. Copépodes Harpacticides.

Ils se trouvaient en nombre rigoureusement identique dans les deux cas, et ont fourni un assez grand nombre d'espèces. Il a été trouvé le même nombre d'adultes (58), de copépodites (18) et de nauplii (14) dans les deux sables. Les deux populations d'adultes étaient en pleine prospérité, certains mâles portaient des spermatophores et de nombreuses femelles leurs œufs. Si les deux populations sont numériquement identiques, la moitié (6 sur 12) des espèces manque dans le sable corallien. Six espèces peuplent à la fois les deux sables, mais la diversité est deux fois plus grande dans le sable siliceux, puisqu'on y trouve 12 espèces. De plus, aucune espèce présente dans le sable corallien n'est absente du sable siliceux. Dans celui-ci, trois espèces dominent. Elles occupent respectivement 20,5 % (*Arenosetella pectinata*), 34,5 % (*Schizopera nana*) et 15 % (*Paramesochra constricta*) de la population d'Harpacticides adultes. Dans le sable corallien, une seule espèce (*Schizopera nana*) forme les 75 % de la faune totale d'Harpacticides adultes, les autres espèces présentes ne sont représentées que par un très petit nombre d'individus (2 à 4).

9. Mystacocarides.

Trois exemplaires de *Derocheilocaris remanei* f. *biscayensis* furent trouvés dans le sable siliceux, ils n'avaient pas pénétré en milieu calcaire. Le volume de sable étudié lors de cette expérience est bien entendu trop réduit pour que l'on puisse conclure à une impossibilité, pour les Mystacocarides de cette espèce, à vivre en milieu calcaire. Il faut signaler cependant que lors du recensement de la faune contenue dans les deux cents prélèvements provenant des îles Bahamas, il n'a pas été trouvé de Mystacocarides.

10. Tardigrades.

Il est étonnant de ne pas trouver de Tardigrades dans le sable

siliceux; un seul exemplaire de *Stygarctus bradypus* S. a été capturé dans le sable corallien. Cette espèce est d'ailleurs connue des îlots de Bimini (RENAUD-DEBYSER, 1959) où je l'ai récoltée sur de nombreuses plages.

11. Un Mollusque, un Collemboule, deux Acariens se trouvaient dans l'échantillon calcaire; trois Acariens seulement dans l'échantillon siliceux.

En conclusion, parmi les groupes étudiés plus haut on voit que 23 espèces différentes se trouvaient dans le sable siliceux, et seulement 14 dans le sable calcaire; bien que le nombre d'individus récoltés ne soit pas très différent dans les deux cas, il est certain qu'une faune beaucoup plus diverse a peuplé le sable siliceux. Celui-ci est donc plus favorable à un peuplement varié; cependant, on ne peut pas dire que le sable calcaire forme un obstacle au mésopsammon d'Arcachon; il lui est seulement moins favorable, puisqu'ainsi qu'on l'a vu pour les Oligochètes et les Harpacticides, un moins grand nombre d'espèces y pénètre, mais, par contre, certaines espèces s'y développent largement (*Michaelsena* sp. et *Schizopera nana* N.). Il semble que l'on ait pu vérifier ici une loi biocénotique : un milieu moins favorable permet le développement d'un moins grand nombre d'espèces mais d'un plus grand nombre d'individus d'une même espèce.

Il serait intéressant de reprendre ces deux types d'expériences mais sur une beaucoup plus grande échelle.

E) INFLUENCE DE LA MARÉE

On a vu dans les chapitres précédents qu'il existait une répartition très complexe de la faune qui, cependant, présentait en général un maximum de densité au voisinage de la ligne des HM moyennes; on a vu également que la circulation de l'eau dans une masse de sable permettait le déplacement de la faune psammique. Répartition et circulation de l'eau sont donc des phénomènes étroitement liés entre eux, et dépendent obligatoirement du rythme de la marée. Il est donc intéressant de savoir selon quelles modalités la marée influence la répartition verticale et horizontale de la faune. A priori, cette influence doit être double : action combinée du rythme lunaire (marée de morte-eau ou de vive-eau) et du rythme semi-diurne (marée haute ou marée basse).

A l'exception du travail de NOODT (1957), à ma connaissance, peu de recherches ont été entreprises sur un tel problème. Ceci est sans doute dû au fait que les études sur la faune interstitielle ont presque toutes été poursuivies sur des plages de mers à marées de

faible amplitude (équipe de REMANE à Kiel, de DELAMARE DEBOUTEVILLE en Méditerranée). J'ai essayé d'aborder ce problème très complexe par une série d'observations effectuées pendant toute la durée d'une marée complète (12 heures).

Pour tenter de voir si la faune interstitielle effectue des déplacements verticaux en rapport avec le rythme semi-diurne de la marée, j'ai comparé une station atteinte par la mer avec une station qui ne l'était pas.

Le mois d'octobre a été choisi pour ce travail parce que c'est une période de l'année où les écarts de température sont faibles et où, par conséquent, l'influence des variations nycthémerales masquent moins les phénomènes dus à la marée. Deux stations I et II ont été établies au niveau des HMME; elles étaient distantes de trois mètres l'une de l'autre et recouvertes à marée haute par 10 à 20 cm d'eau. La station X, établie cinq mètres plus haut sur la plage, n'était pas atteinte par la mer le jour où devait avoir lieu cette série d'observations (23 octobre 1955, coefficient : 39) puisque l'on était en période de morte eau. Des carottages ont été effectués en I et II de la surface à — 70 cm de profondeur, toutes les deux heures pendant 12 heures : c'est-à-dire à partir de 9 heures, heure de la marée haute, pendant le jasant, à l'étale de basse mer (15 heures), et pendant tout le flot jusqu'à l'étale de haute mer. Sept carottes ont ainsi été retirées de chaque station, puis découpées en tronçons de 10 cm de long livrant ainsi 98 échantillons de sable. De la station X, non atteinte par la mer en période de morte-eau, ont été extraites trois carottes : une à marée haute, une prélevée trois heures plus tard et une à l'étale de basse mer; 21 échantillons de sable furent ainsi obtenus.

L'exploitation de telles récoltes (119 échantillons au total), s'est révélée très longue et très complexe. Le travail a été divisé en deux parties : dénombrement des organismes par groupes à l'aide de comptages précis, puis détermination des espèces d'Epsilonématidés, Annélides, Archiannélides, Oligochètes, Mystacocarides et Tardigrades. Ceci a permis de connaître :

— la composition de la biocénose aux trois stations étudiées et ses variations,

— la répartition exacte de la faune de 10 en 10 cm de profondeur au cours de la marée, et les déplacements du « centre de gravité » de la population.

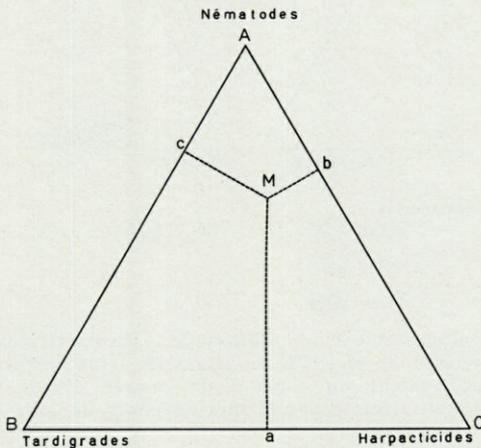
a) *Composition de la biocénose et variations qualitatives*

Il est très important de connaître la composition de la biocénose aux trois stations étudiées. En effet, les 14 carottes des stations I et II et les 3 carottes de la station X ne pouvant être prises au même endroit ont été prélevées sur un même niveau. A chaque station I, II ou X il était impossible, sans troubler la structure du sable, de répéter des carottages dans un espace réduit, les carottes ont donc été prélevées à un même niveau, chacune d'entre elles étant

distante d'environ 50 cm. Il fallait cependant s'assurer de l'homogénéité de la population à chacun de ces niveaux, parce que si tel n'avait pas été le cas (répartition lenticulaire à un niveau cotidal), les variations observées d'une carotte à l'autre à la même station pouvaient être aussi bien attribuées à l'hétérogénéité du milieu qu'à la variation due à la marée.

Ainsi qu'il a été montré au chapitre IV, A, la population de la plage à ces niveaux est formée par trois groupes principaux : les Nématodes, les Harpacticides et les Tardigrades. Ils forment 90 % de la faune; en ce qui concerne les Nématodes, la moitié du groupe est représentée par la famille des Epsilonématidés.

J'ai calculé pour chaque prélèvement les proportions entre ces trois groupes principaux. Je me suis servie pour traduire graphiquement ces résultats de diagrammes triangulaires. Le principe du diagramme triangulaire est le suivant : considérons un point M situé à l'intérieur du triangle équilatéral ABC dont la hauteur est prise égale à 100. Les trois perpendiculaires Ma, Mb, Mc aux côtés BC, CA et AB sont telles que $Ma + Mb + Mc = 100$. Considérons des valeurs proportionnelles à trois nombres d'organismes et telles que leur somme soit égale à 100 : Nématodes, Harpacticides et Tardi-



grades, par exemple; je peux représenter le nombre de Nématodes par la distance Ma d'un point M au côté BC, le nombre d'Harpacticides par la distance Mc de M au côté AB et le nombre de Tardigrades par la distance Mb au côté AB. Par exemple, la composition faunistique suivante : Nématodes 60 %, Harpacticides 25 % et Tardigrades 15 % sera représentée par un point M. Les trois pourcen-

tages A, B, C proportionnels à a, b, c caractérisant les nombres de Nématodes, Harpacticides et Tardigrades effectivement recensés.

$$A + B + C = 100 \text{ et}$$

$$A = \frac{100 a}{a + b + c} \quad B = \frac{100 b}{a + b + c} \quad \text{et} \quad C = \frac{100 c}{a + b + c}.$$

Il est ainsi possible de caractériser par un point les rapports numériques de trois groupes d'animaux composant une population, et de suivre par le déplacement de ce point l'évolution de cette population en fonction d'un paramètre quelconque (temps, marée, profondeur). Les figures 54 et 55 montrent les proportions entre les groupes obtenus aux différentes profondeurs aux trois stations au cours du jusant et du flot.

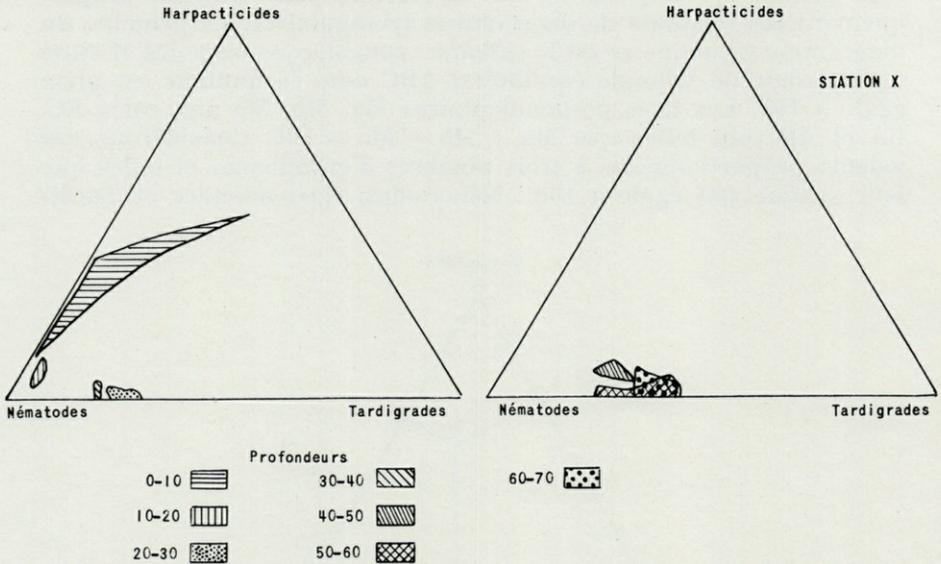


FIG. 54. — Pourcentages entre les Nématodes, Harpacticides et Tardigrades obtenus à Eyrac, station de HMGVE au cours de trois carottages effectués de 0 à —70 cm de profondeur au cours d'une marée diurne (8 h, 14 h, 18 h). Station X non atteinte par la mer au cours de cette marée.

Si au cours de la marée, les proportions entre les trois groupes à un niveau donné ne varient pas, le point figuratif de ces rapports aura toujours la même place dans le diagramme triangulaire. Si, au contraire, les proportions varient avec le temps, les points caractérisant l'équilibre faunistique ne se situeront plus au même endroit dans le diagramme triangulaire. Il est possible alors de tracer la surface enveloppante de ces points. La surface enveloppante matérialise la variabilité de la population à un niveau donné.

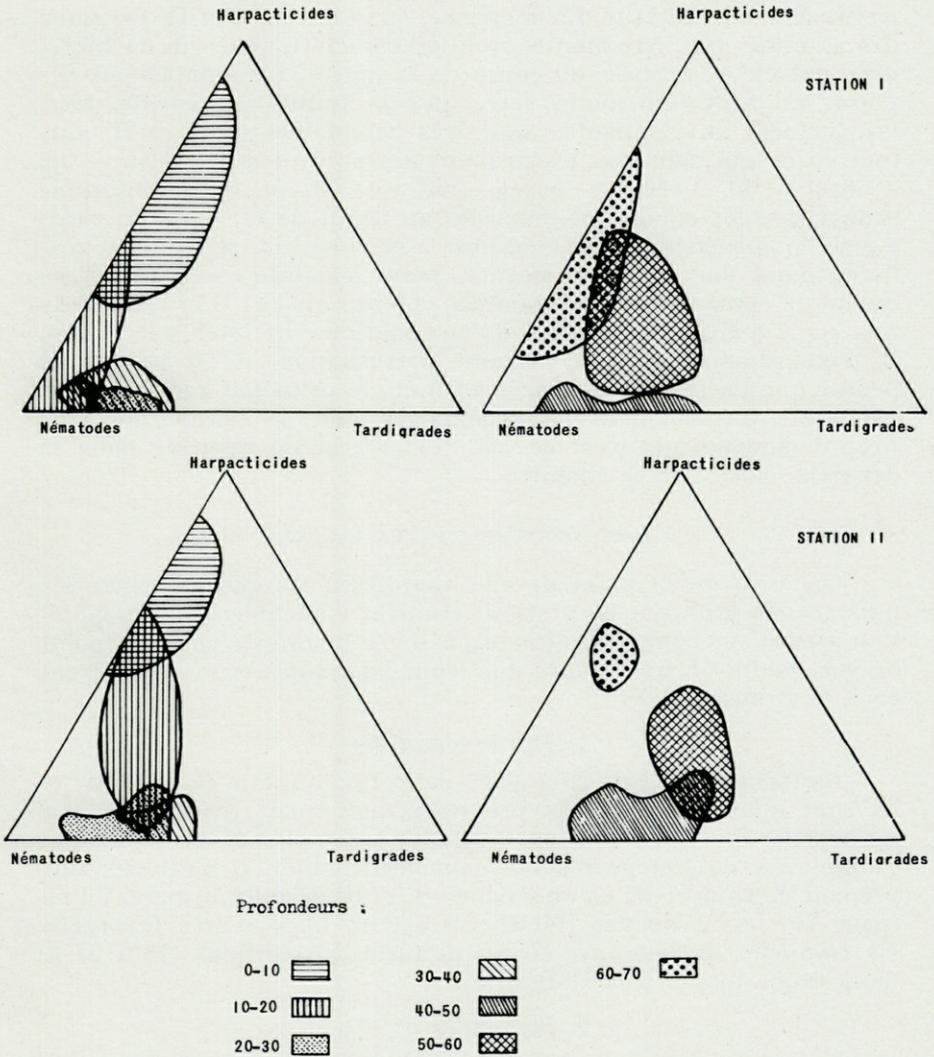


FIG. 55. — Pourcentages entre les Nématodes, Harpacticides et Tardigrades obtenus à Eyrac, en station de HMME, au cours de 7 carottages (de 0 à — 70 cm) effectués toutes les deux heures au cours d'une marée diurne. Stations I et II atteintes par la mer.

A la station X (non atteinte par la mer) (fig. 54), cette surface est très petite à toutes les profondeurs sauf entre 0 et — 10 cm. Cela signifie que les pourcentages des organismes n'ont pas varié au cours de la journée, et que le rythme semi-diurne de la marée n'a

pas joué sur ce facteur. En revanche, aux stations I et II, l'examen des résultats (fig. 55) montre que les caractéristiques de la biocénose ont été perturbées au cours de la marée. Le groupement des points est beaucoup moins serré qu'à la station précédente, mais les surfaces enveloppantes sont très semblables en I et II, surtout en ce qui concerne les profondeurs suivantes : — 20 à — 30, — 30 à — 40, — 40 à — 50 et — 50 à — 60 cm. Cette similitude prouve que les conditions énoncées au début de ce chapitre, c'est-à-dire l'homogénéité de la biocénose à ces niveaux, se trouvent réalisées dans une certaine mesure, mais les différences observées quand on considère les diagrammes obtenus en I et II et ceux obtenus en X tendent à prouver, qu'aux stations atteintes par le flot, la population a subi une certaine perturbation. Il est permis de penser que l'action de la marée en a été le principal agent, soit en déplaçant verticalement les organismes, soit en permettant leur propre mouvement; c'est ce que je tenterai de montrer dans la deuxième partie de ce chapitre.

ETUDE DES PRINCIPALES ESPÈCES

On a vu qu'au point de vue quantitatif (proportion entre les plus grands groupes) les stations étudiées contenaient une population assez homogène. Cette homogénéité se manifeste aussi du point de vue qualitatif, c'est-à-dire que les mêmes espèces se rencontrent en I, II et aussi en X.

1. *Epsilonématidés*

Ils forment en I de 20 à 35 % de la faune totale et en II 25 %, ils sont dans les deux cas presque exclusivement représentés par *Bathepsilonema pustulatum* Gerlach, accompagnés de quelques exemplaires de *Metepsilonema hagmeieri* Steiner. Il n'est pas surprenant de trouver ici en abondance *B. pustulatum* puisqu'on l'a vu (page 78) le niveau des HMME lui est un biotope très favorable. En revanche, on le trouve en moins fortes proportions (18 à 25 % de la faune totale) à la station X.

2. *Annélides*

La seule espèce rencontrée est *Stygocapitella subterranea* Knöllner; elle se trouve régulièrement en I et II à raison de deux ou trois individus par prélèvements compris entre — 20 et — 50 cm de profondeur. Ceci est en accord avec la zonation observée pour cette espèce en 1956 (voir page 78).

3. *Archiannelides*

Protodrilus pardii Gerlach a été trouvé régulièrement aux trois stations I, II et X, à raison de un individu par carotte.

4. *Mystacocarides*

Assez rare en X, *Derocheilocaris remanei* f. *biscayensis* Delamare est présent dans tous les carottages en I et II, entre — 50 et — 70 cm de profondeur.

5. *Tardigrades*

Ils forment un groupe très important : entre 16 et 22 % en I, 16 et 32 %, en II et 22 % en X de la faune totale. Les individus, très nombreux sont exclusivement représentés par *Stygarcus bradypus* Schulz, formant une population extrêmement homogène.

L'étude de ces 119 échantillons formant un peuplement de 30 000 individus a donc montré une homogénéité assez grande des biocénoses des stations I, II et X. On peut donc les considérer comme constituant une seule et même population dont l'étude des fluctuations sous l'influence de la marée peut être valable.

b) *Déplacements et variation du centre de gravité de la population au cours de la marée*

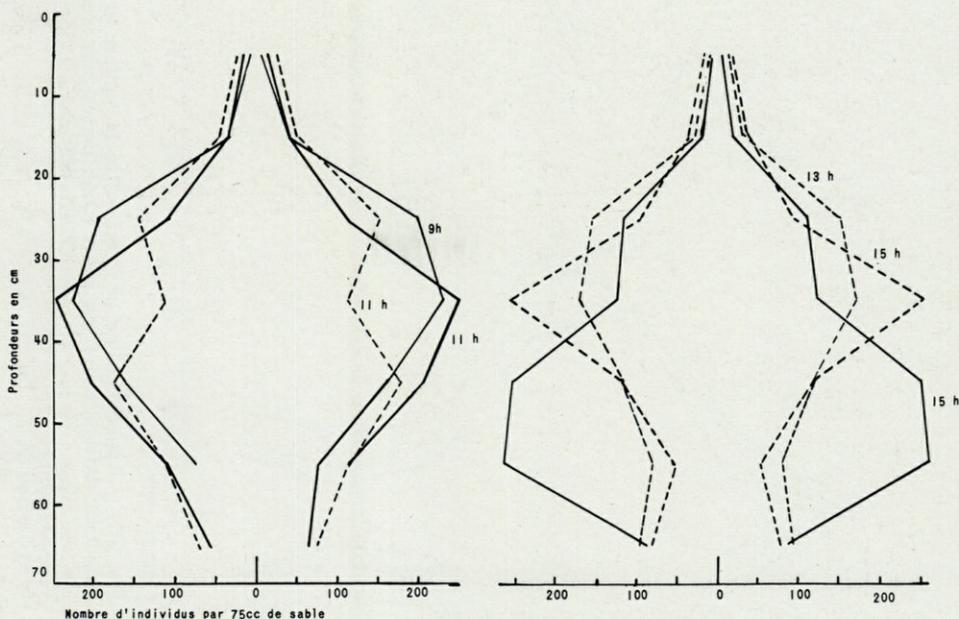


FIG. 56. — Répartition de la faune entre la surface et — 70 cm de profondeur aux deux stations I et II au cours d'une marée descendante (9 h à 15 h).
Plage d'Eyrac.

— Station I.
--- Station II.

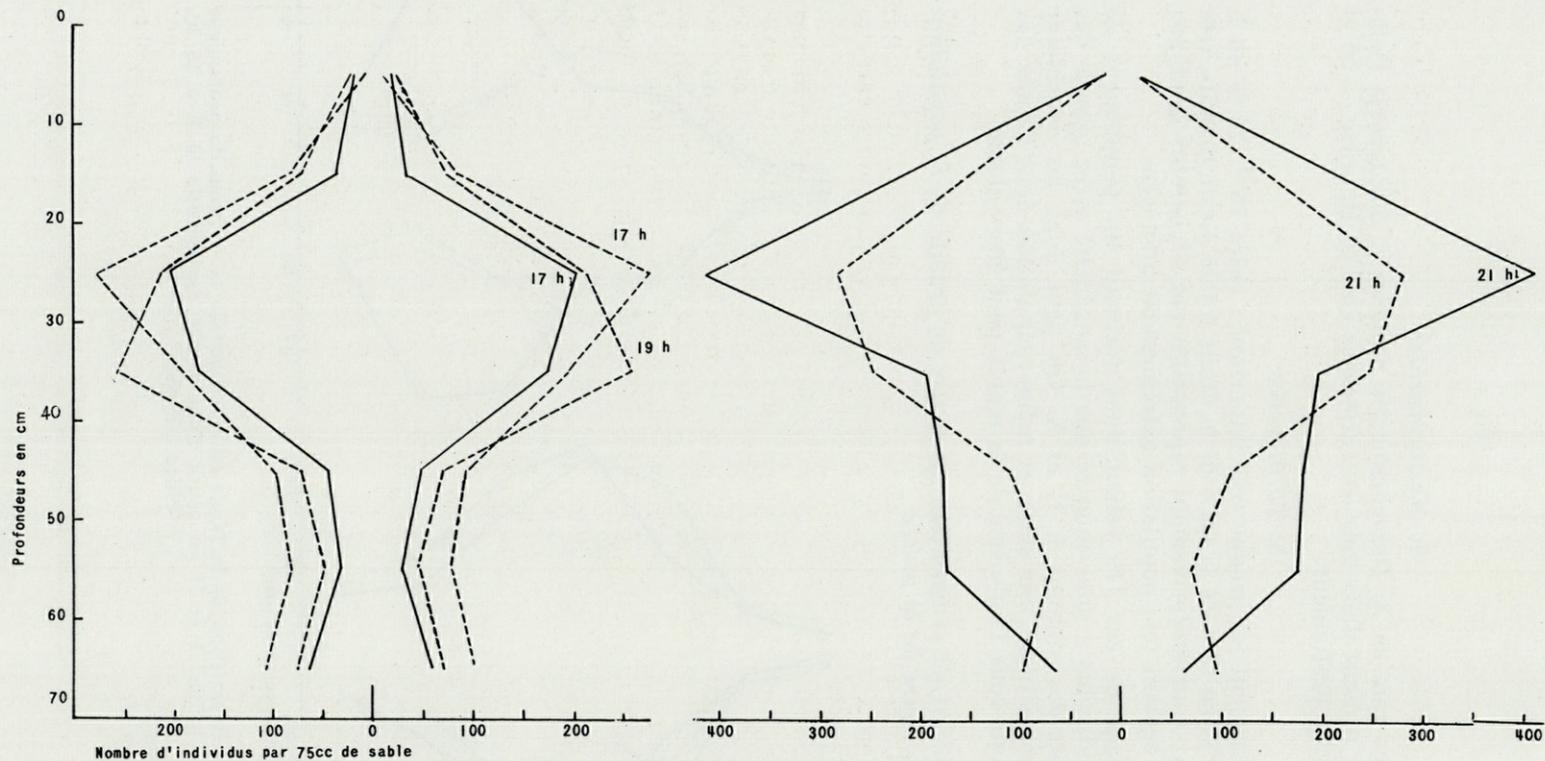


Fig. 57. — Répartition de la faune entre la surface et — 70 cm de profondeur aux deux stations I et II au cours d'une marée montante (marée haute à 21 h).
Plage d'Eyrac.

— Station I
 --- Station II

Les diagrammes des figures 56 et 57 montrent la répartition numérique de la population en fonction de la profondeur au cours de la marée. A l'exception des diagrammes obtenus aux stations I et II à 21 heures, montrant une population plus nombreuse à marée haute et se tenant dans les couches les plus élevées, les autres diagrammes sont difficilement interprétables et ne peuvent rendre compte d'une influence possible de la marée sur la masse de la faune.

Cependant toutes les carottes ayant été prélevées entre 0 et — 70 cm de profondeur, on peut représenter les résultats obtenus à l'aide d'autres procédés graphiques. Il est d'usage dans les travaux écologiques (études de plancton, par exemple) d'utiliser des graphiques dans lesquels le nombre d'organismes est représenté de façon symétrique de part et d'autre d'un axe médian. Les résultats sont alors présentés sous forme d'un histogramme ou d'un polygone de fréquence (voir chapitre IV, page 72, fig. 36). Ces polygones ont l'avantage de montrer à quelle profondeur ou niveau la population a la plus forte densité (ici nombre d'organismes par 75 cm³ de sable, de 10 en 10 cm). Ainsi qu'on le constate ici, cette fréquence maximum (mode) est difficilement interprétable. J'ai donc, en m'inspirant de procédés statistiques, cherché à utiliser une autre caractéristique de ces diagrammes de fréquence.

La profondeur moyenne à laquelle se trouvent les organismes (moyenne arithmétique) s'obtient en multipliant le nombre d'organismes dénombrés à chaque niveau par la profondeur, en en faisant la somme et en divisant par le nombre total d'organismes. Cette donnée est sans intérêt dans le cas présent. En revanche, on peut définir encore la profondeur à laquelle il existe un nombre égal d'organismes au-dessus et au-dessous dans la couche totale de sable étudiée (70 cm.). Cette profondeur ou « centre de gravité de la population » est l'équivalent de la médiane dans une courbe de fréquence. En calculant le pourcentage d'organismes observés tous les 10 cm, on peut établir une courbe cumulative de la façon suivante :

PROFONDEURS (en cm)	POURCENTAGE d'organismes	POURCENTAGE d'organismes cumulé
0-10	<i>a</i>	<i>a</i>
10-20	<i>b</i>	<i>a + b</i>
20-30	<i>c</i>	<i>a + b + c</i>
30-40	<i>d</i>	<i>a + b + c + d</i>
40-50	<i>e</i>	<i>a + b + c + d + e</i>
50-60	<i>f</i>	<i>a + b + c + d + e + f</i>
60-70	<i>g</i>	<i>a + b + c + d + e + f + g</i>

Cette courbe est construite comme une courbe de fréquence ordinaire avec, en abscisse, la profondeur et en ordonnée, le pour-

centage cumulé. L'intersection de l'ordonnée 50 % avec la courbe cumulée définit l'abscisse correspondant à la profondeur du centre de gravité de la population.

J'ai donc calculé le pourcentage d'organismes recensés pour chaque carotte dans chaque profondeur, puis le pourcentage cumulé, et j'ai établi ainsi 16 courbes (1) cumulatives dans lesquelles j'ai obtenu une profondeur où se tient le « centre de gravité de la population » à une heure donnée de la marée (fig. 58). Puis le même travail a été accompli pour les principaux groupes : les Epsilon-

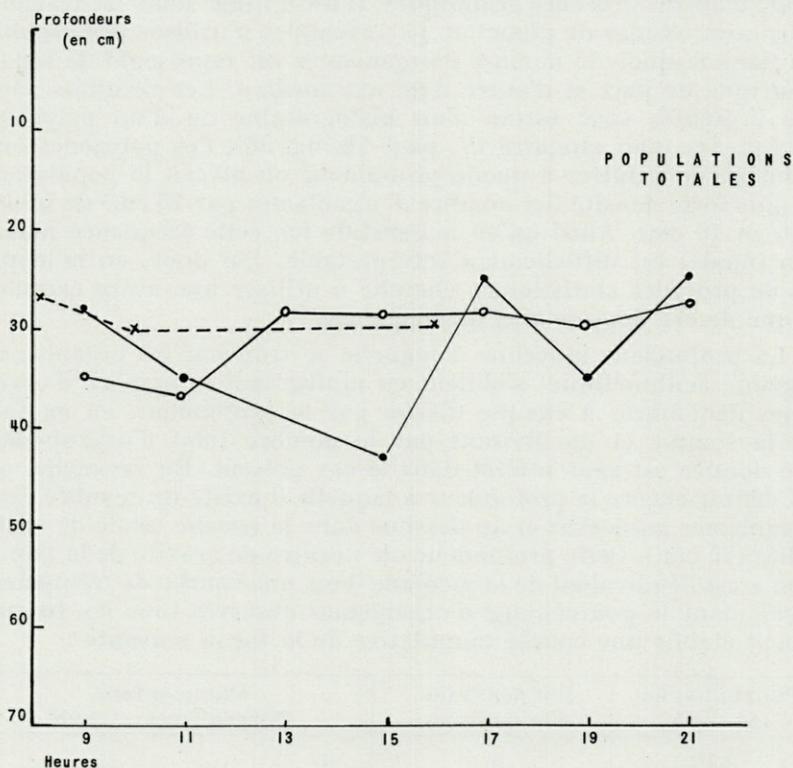


FIG. 58. — Déplacement de la population au cours de la marée.
 x --- Station X non atteinte par la mer.
 ● — Station I.
 ○ — Station II.

(1) Le carottage effectué à 13 heures à la station I n'est pas entré dans les calculs parce qu'ayant traversé une couche compacte de débris de *Zostera nana*, le volume de sable récolté n'était pas comparable à celui des autres carottes.

matidés (*B. pustulatum*), les autres Nématodes, les Harpacticides et enfin pour les Tardigrades (*S. bradyus*).

Dans la série de figures 58, 59 et 60, j'ai représenté les résultats obtenus à la fois en I, II et aussi en X, sur les mêmes diagrammes, puisque l'intérêt de l'étude réside dans le fait que l'on essaie de

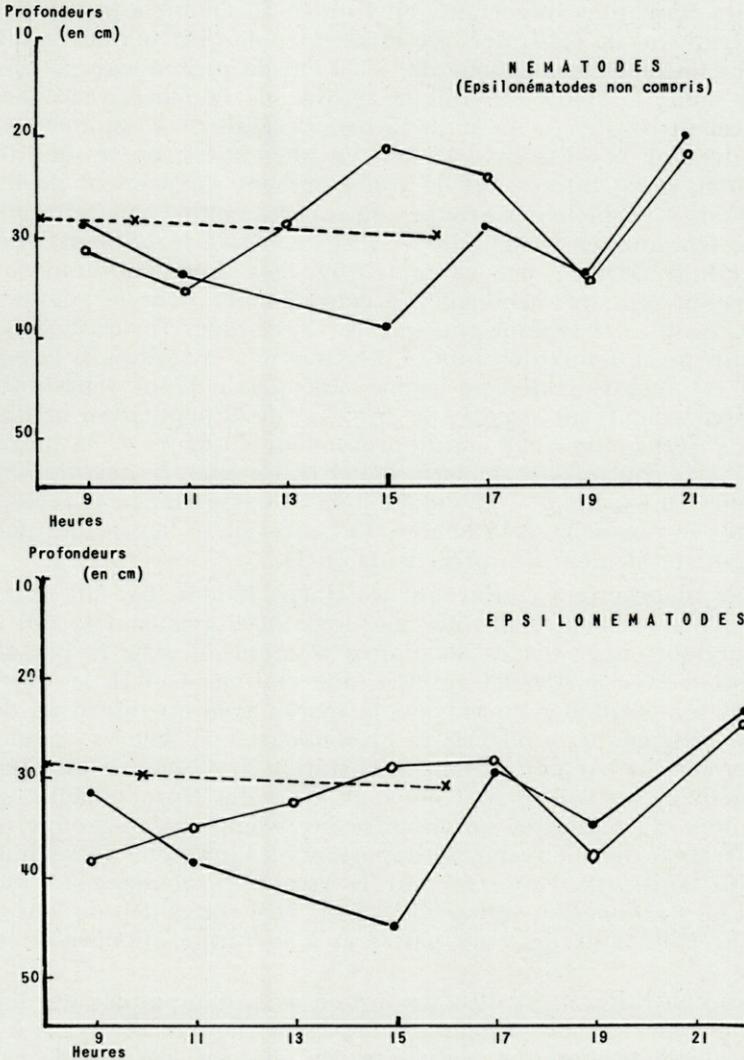


FIG. 59. — Déplacement de la population au cours de la marée.

- x --- Station X non atteinte par la mer.
- — Station I.
- — Station II.

comparer ce qui se passe à deux stations atteintes par la mer avec une station non perturbée par le flot.

On voit (fig. 58) qu'aux stations I et II les points représentant le « centre de gravité » de la population totale se déplacent au cours de la marée entre — 25 et — 45 cm de profondeur, ces déplacements étant plus importants en I qu'en II. Quant à la station X, il est frappant de constater que le « centre de gravité » de la faune se tient toujours très proche de — 30 cm de profondeur. A la station I seule, la faune suivrait le rythme de la marée, c'est-à-dire s'enfonçant jusqu'à — 45 cm à 15 heures (étale de basse mer) pour remonter par la suite avec le flot. Ce phénomène ne se manifeste pas en II. Il est intéressant de voir comment s'expriment de telles variations à l'échelle des groupes ou espèces composant cette population, tels que les Nématodes et l'Epsilonématide *Bathepsilonema pustulatum* Gerlach par exemple (fig. 59). Les diagrammes les concernant sont très semblables à ceux obtenus pour la population totale (ce qui est logique puisque les Nématodes forment plus de la moitié de la population totale). Là encore, à la station X, la population est remarquablement stable, puisque le point représentatif des déplacements du « centre de gravité » de la population ne quitte pas le voisinage de — 28 cm de profondeur au cours de la journée. Ce point au contraire se déplace en I et II. En effet, *B. pustulatum* G. s'enfonce en I jusqu'à — 45 cm à l'étale de basse mer pour remonter ensuite; en revanche, à 11 heures, 13 heures et 15 heures, les points divergent totalement des précédents en II.

Les diagrammes concernant les Harpacticides (fig. 60) sont les seuls qui pourraient confirmer une hypothèse avançant le fait que ces habitants des espaces lacunaires s'enfoncent avec le jusant et remontent avec le flot. Ici en effet, aux stations I et II, le « centre de gravité » s'enfonce en suivant la marée avec un retard de deux heures (atteignant — 55 cm de profondeur à 17 heures) pour remonter ensuite irrégulièrement. A la station X, on ne constate aucun déplacement vertical. Il faut noter au sujet des Harpacticides, qu'il avait déjà été remarqué au chapitre précédent que ce groupe pouvait effectuer des mouvements importants à l'intérieur du sédiment. Il suffit d'ailleurs d'observer sur le vivant *Paraleptastacus spinicauda* ou *Arenopontia subterranea* pour être convaincu de leur agilité due à la taille de leurs pattes et à la forme allongée de leur corps.

Au contraire, il est difficile, à mon avis, d'impliquer les déplacements observés chez *Stygarctus bradypus* (fig. 60) en I et II à des mouvements propres des individus. En effet, ce Tardigrade est si petit (100 à 120 μ de long) et si lent dans sa marche qu'il paraît impossible qu'il puisse se concentrer par mouvements autonomes à tels ou tels niveaux distants verticalement d'une quinzaine de

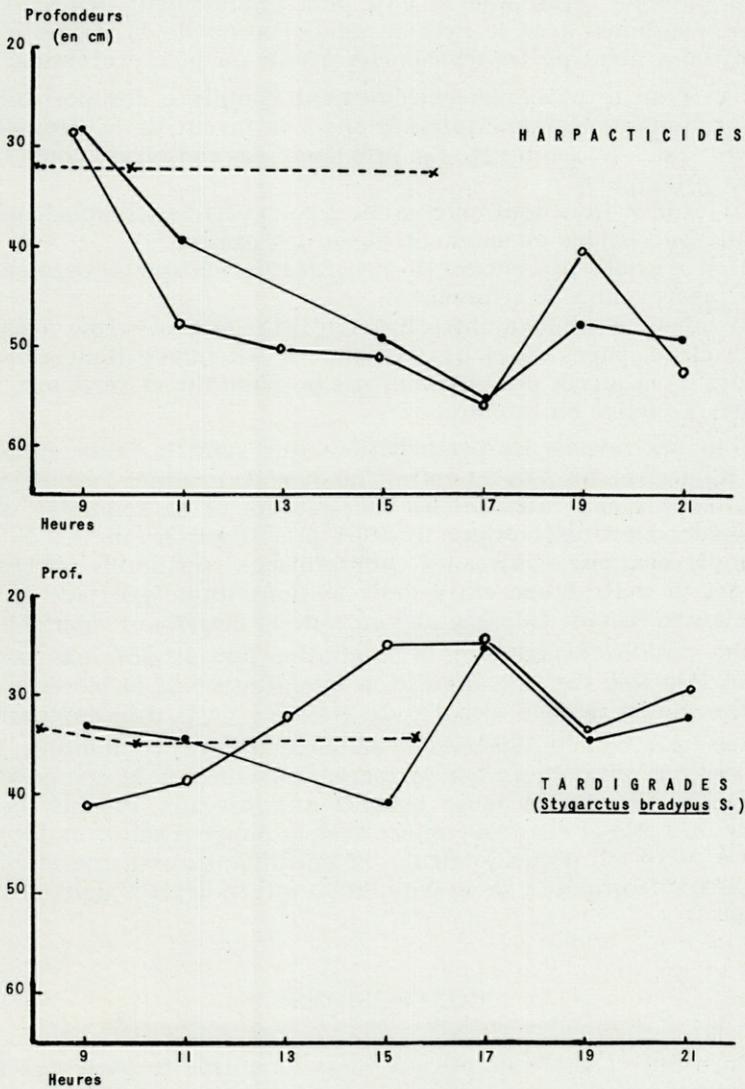


FIG. 60. — Déplacement de la population au cours de la marée.
x — Station X non atteinte par la mer
● — Station I
○ — Station II

centimètres, et ceci en quelques heures. La seule explication actuellement possible serait que le flot, puis l'écoulement des eaux de la mer, combinés avec le rythme de pulsation de la nappe d'eau interstitielle, aient pu les transporter à telle ou telle profondeur.

Ceci pose le problème extrêmement complexe des possibilités de migrations de la faune interstitielle à la faveur de la circulation de l'eau dans le sédiment. Ce problème est complexe pour trois raisons principales :

1) les individus dont on cherche à connaître les comportements ne sont pas visibles au moment où on les prélève,

2) il n'existe pas encore de procédés de marquage permettant de les repérer dans le sédiment,

3) ainsi que l'ont montré EMERY (1948) et moi-même à Eyrac (figs. 9 et 10, pages 20 et 21) la nappe d'eau interstitielle effectuée au cours de la marée des mouvements horizontaux et verticaux très difficiles à mettre en lumière.

Pour ces raisons les perturbations que subit la faune interstitielle, à l'arrivée du flot, au retrait du jusant, pendant l'écoulement de la nappe d'eau interstitielle sous-jacente et sa remontée, sont impossibles à connaître d'une manière précise par les méthodes que j'ai employées. Par contre, les comparaisons constantes effectuées au cours de cette étude entre deux stations immergées par le flot et une autre restant émergée au cours de la marée ont montré :

une stabilité évidente de la population non atteinte par le flot, portant à la fois sur la composition quantitative de la biocénose et le niveau où se tient le « centre de gravité » de la dite population;

une certaine hétérogénéité de peuplements très comparable, aux deux stations immergées par la marée, portant sur la composition quantitative de la biocénose surtout aux niveaux proches de la surface du sable et ceux en contact avec la nappe d'eau sous-jacente (— 60 à — 70 cm de profondeur), et entraînant aussi une mobilité du « centre de gravité » de la population qui se déplace dans le sens vertical.

CONCLUSIONS

On a vu au cours de ces premiers chapitres le parti que l'on peut tirer de prélèvements nombreux et précis pour l'étude de la biocénose que forme le mésopsammon.

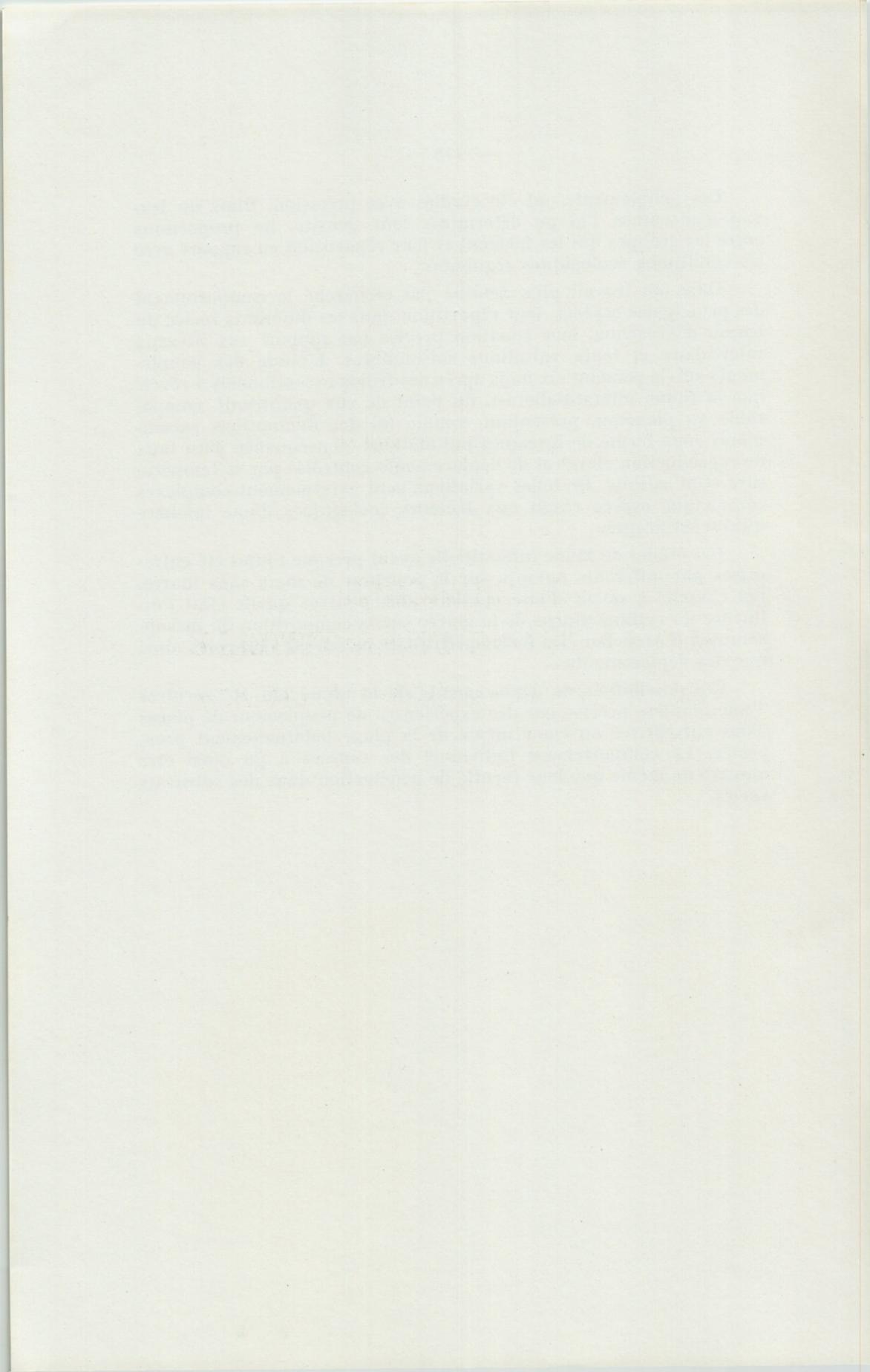
Cette faune souterraine littorale de la région d'Arcachon s'est révélée abondante et très variée. On a pu alors aborder le problème capital et encore peu connu de la composition des peuplements interstitiels.

Ces peuplements ont été étudiés avec précision. Dans un travail d'ensemble, j'ai pu déterminer leur densité, les proportions entre les groupes qui les forment et leur répartition en rapport avec les conditions écologiques régnantes.

Dans un travail plus détaillé j'ai recherché le comportement des principales espèces, leur répartition dans les différents faciès du bassin d'Arcachon, leur zonation précise par rapport aux niveaux intertidaux et leurs variations saisonnières. L'étude des peuplements suivie pendant six mois après des froids exceptionnels a révélé que la faune interstitielle est, du point de vue quantitatif, comparable au plancton, présentant comme lui des fluctuations saisonnières sous forme de brusques pullulations (conséquence d'un taux de reproduction élevé) et de déplacements contrôlés par la température et la salinité. De telles variations sont extrêmement complexes car chaque espèce réagit aux facteurs écologiques d'une manière qui lui est propre.

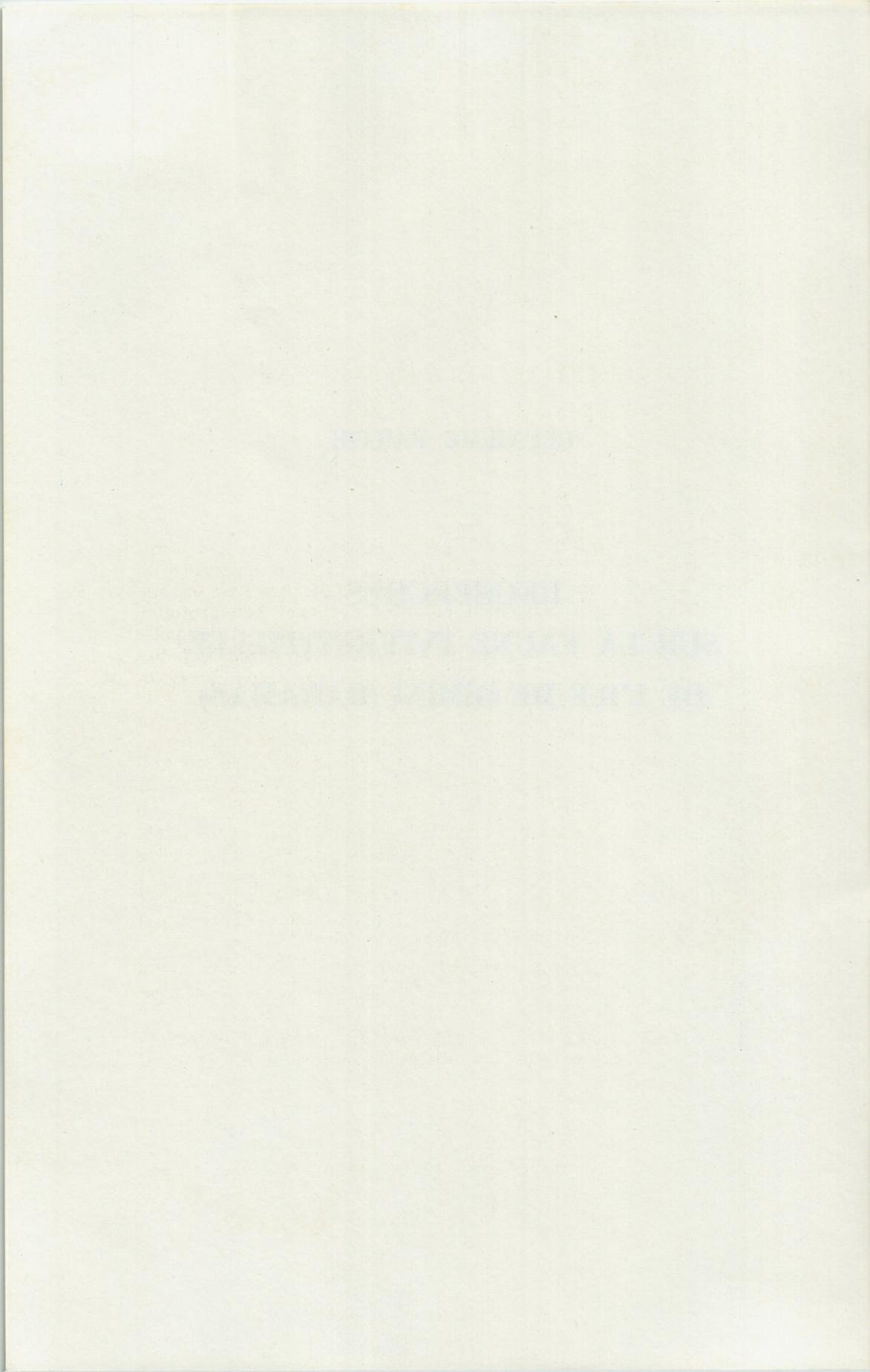
Les études de faune interstitielle ayant presque toutes été entreprises par différents auteurs sur le pourtour de mers sans marée, j'ai cherché à savoir d'une manière plus poussée quelle était l'influence du rythme diurne de la marée sur la composition du mésosammon d'Arcachon. De fortes perturbations ont été observées ainsi que des déplacements.

Ces possibilités de déplacements de la faune ont été vérifiées l'une manière précise par des expériences de peuplement de places vides entreprises au cœur même de la plage habituellement prospectée. Le comportement individuel des espèces a pu ainsi être observé de même que leur faculté de pénétration dans des substrats variés.



DEUXIÈME PARTIE

**RECHERCHES
SUR LA FAUNE INTERSTITIELLE
DE L'ILE DE BIMINI (BAHAMAS)**



CHAPITRE PREMIER

CONDITIONS GÉOGRAPHIQUES ET OCÉANOGRAPHIQUES

L'île de Bimini (fig. 61) se trouve à l'extrémité ouest de l'archipel des Bahamas par $26^{\circ}15'$ de latitude N et $79^{\circ}19'$ de longitude W. Baignée à l'ouest par le gulf-stream, elle s'étale vers l'est en une lagune très découpée largement entourée de bancs peu profonds (1 à 9 mètres). C'est le domaine des récifs frangeants et des palétuviers abritant une faune extrêmement riche et variée. De petite taille (7,5 km de long), l'île ne s'élève pas au-dessus de 10 m du niveau de la mer et ne possède pas de source d'eau douce. Elle est formée d'un socle rocheux de calcaire corallien qui a subi au cours des temps géologiques de nombreuses émerSIONS et immersions pendant lesquelles, surtout au Pliocène, se déposait du carbonate de calcium et où prospéraient les polypiers (VAUGHAN, 1914; NEWELL et IMBRIE, 1955).

Les plages actuelles sont de dimensions réduites et de faible épaisseur. Celles que j'ai étudiées n'avaient pas plus d'un mètre cinquante d'épaisseur de sable et ne mesuraient pas plus de 19 à 20 mètres de la laisse de HMVE à la ligne de BMVE. Ces plages sont de consistance très molle; ceci est dû au manque de cohésion entre les grains de sable qui les forment.

Le climat de Bimini est subtropical comportant une saison sèche en hiver et humide en été (hurricane season); les vents d'est sont prédominants.

Les marées sont de faible amplitude : 78,5 cm pour les marées de vive-eau et 35,2 cm pour les marées de morte-eau en février et mars 1955.

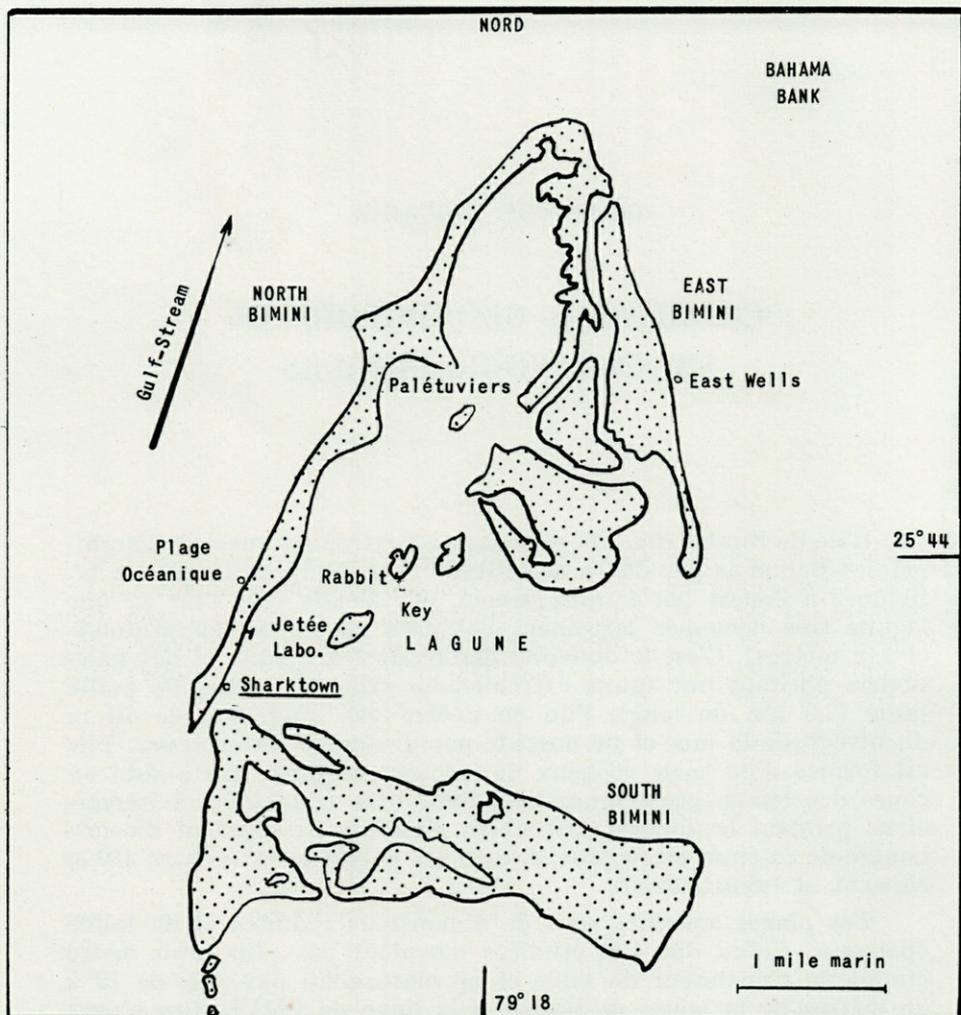
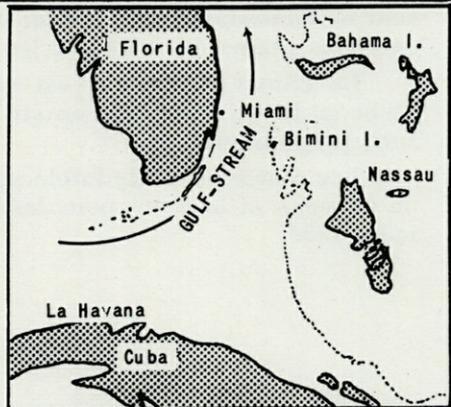


FIG. 61. — Topographie de l'archipel de Bimini (Bahamas). Principales stations.



CHAPITRE II

CARACTÈRES DU BIOTOPE SABLEUX

A) ESPACE HABITABLE

Le sable de Bimini est un sable corallien strictement organogène, formé uniquement de débris d'organismes sans aucun apport terrigène. Il entre dans la catégorie des sables « moyens », son diamètre moyen étant compris entre 530 et 325 μ (le diamètre des sables grossiers se situant entre 1 000 et 500 μ , celui des sables fins, entre 250 et 125 μ).

L'examen microscopique d'échantillons prélevés dans la moyenne plage, entre 20 et 40 cm de profondeur, a révélé que :

— la fraction grossière (diamètre supérieur à 417 μ), qui représente environ 59 % des échantillons est caractérisée par des débris de Lamellibranches et des grands Foraminifères (Pénéroplidés);

— la fraction intermédiaire, diamètre de 417 à 246 μ , qui constitue environ 38 % des échantillons, est caractérisée par de nombreux petits Foraminifères;

— la fraction fine (diamètre inférieur à 246 μ) comprend surtout des radioles d'Oursins.

Dans toute la masse du sédiment se trouve un fond continu et très important de débris de polypiers et d'algues calcaires.

Au point de vue morphologique, on constate (fig. 62) que les éléments qui composent ce sable ne forment pas de grains sphériques mais ont tous des angles plus ou moins émoussés. On verra le rôle que joue une telle structure dans l'arrangement des grains et par là même, la délimitation de l'espace lacunaire.

L'analyse granulométrique a été effectuée sur quatre échantillons de sable provenant de la plage de Sharktown à l'entrée de la lagune, une des plages les plus peuplées de l'île. Les résultats sont donnés dans les courbes réunies sur la figure 63. D'après ces cour-

bes on voit que le sable de cette plage est un sable très bien classé, c'est-à-dire assez homogène (tous les sables dont le coefficient de classement est inférieur à 2,5 sont bien classés). L'échantillon prélevé à 45 cm de profondeur est légèrement plus grossier que les autres.

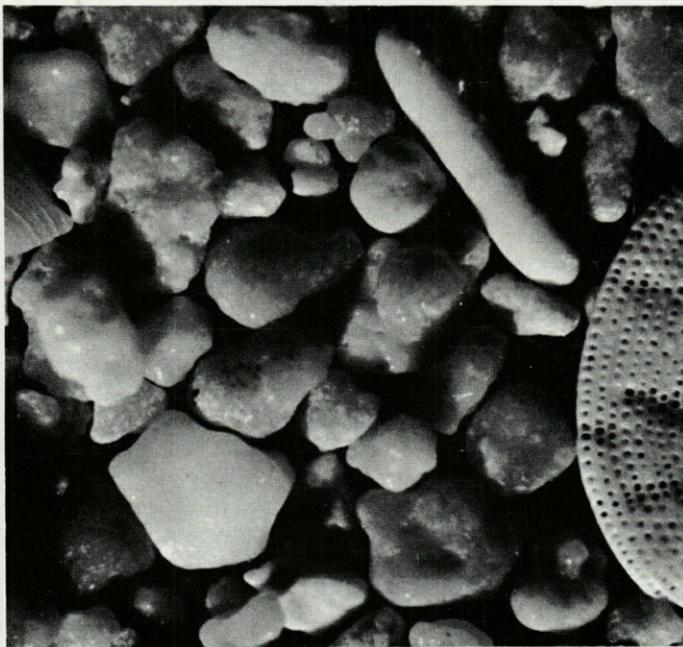


FIG. 62. — Sable corallien de Bimini (Bahamas), diamètre moyen compris entre 325 et 530 μ ($\times 75$).

En ce qui concerne la porosité et la perméabilité, que peut-on tirer de ces deux séries d'observations ?

On a vu pour le sable d'Arcachon qu'il était possible de calculer le volume des vides en comparant l'arrangement des grains de sable à celui de sphères amoncelées suivant un tassement plus ou moins important. A Bimini, les particules qui forment le sable sont plus difficilement assimilables à des sphères puisqu'elles sont plus anguleuses; de plus, nombreux sont les auteurs qui ont écrit que l'angulosité des grains de sable diminue l'espace habitable interstitiel, parce que les angles permettent aux grains de s'encaster les uns dans les autres. Plusieurs auteurs (WILSON, 1935, PENNAK, 1950 et DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1953) en ont conclu que, de ce fait, les sables coralliens étaient difficilement colonisables et donc extrême-

ment pauvres en faune interstitielle. Or j'ai montré (RENAUD, 1955) que le peuplement interstitiel est abondant à Bimini, ce qui laisse supposer l'existence d'un espace poral assez grand. En fait, la question de la porosité des sables à grains anguleux n'est pas encore tranchée; elle serait régie par le coefficient de classement, c'est-à-dire par l'uniformité de la taille des grains et non par leur forme. PETIJOHN (l. c.) rapporte à ce sujet une expérience de FRASER où il est montré que des grains de sable ronds d'une taille déterminée tendent à s'entasser pour donner la porosité minimum limite tandis que des grains anguleux de la même taille conservent une porosité élevée. La porosité à la fin de l'expérience est de 38 % pour les grains ronds et de 44 % pour les grains anguleux.

De même, EMERY (1954) remarque une « porosité élevée » dans les sables coralliens de l'atoll de Bikini, le manque de cohésion entre les grains rendant les plages très molles.

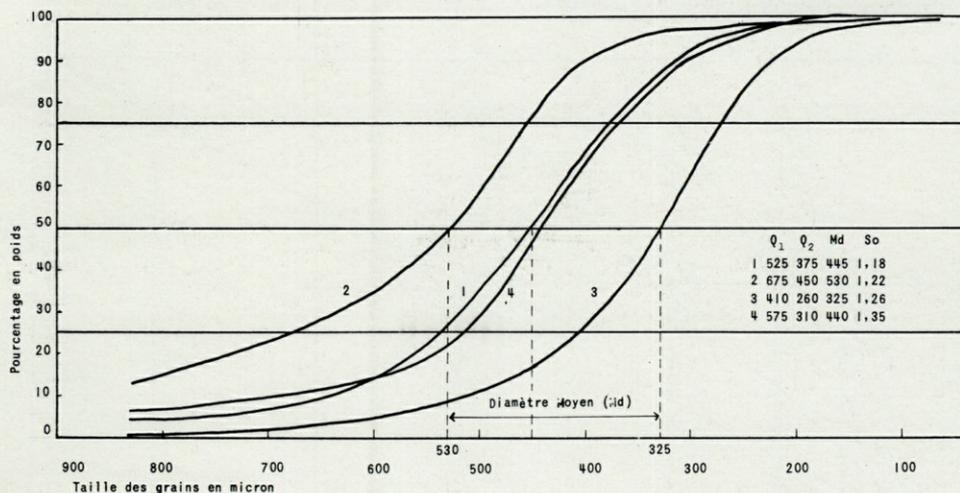


FIG. 63. — Courbe cumulative des sables de Bimini. Plage de Sharktown. 1, Mi-marée, 15 cm de profondeur. 2, HMME, 45 cm de profondeur. 3, Haute Mer moyenne, 35 cm de profondeur. 4, HMME, 35 cm de profondeur.

Il faut remarquer d'ailleurs que les angles des grains de sable de Bimini sont assez émoussés et peu aigus. Rien de comparable aux arêtes très vives des sables peu évolués des fjords de la côte nord-ouest du Groënland, par exemple, où vit aussi une faune interstitielle.

Il résulte de ces observations que les sables de Bimini, par leur angulosité, leur excellent classement et leur diamètre moyen élevé,

doivent présenter a priori une porosité au moins égale sinon plus grande que ceux d'Arcachon. Ils constituent donc un milieu dans lequel les espaces logeables sont considérables.

Il est intéressant de calculer la taille de ces espaces grâce aux données de GRATON et FRASER (voir page 16); étant donné le diamètre moyen des grains assez élevé, on trouve, d'après le diagramme de la figure 64, les valeurs suivantes :

— pour un tassement maximum, le diamètre des étranglements varie de 48 à 82 μ et celui des vides entre 84 et 134 μ ,

— pour un tassement minimum, les étranglements sont compris entre 134 et 220 μ et les espaces vides entre 238 et 392 μ . Ainsi qu'on peut le constater sur la figure 65, les diamètres de ces espaces sont largement supérieurs à ceux des animaux qui les fréquentent et souvent supérieurs même à leur longueur, à l'exception des Microcerbérinés qui, grâce à la puissance de leurs appendices, sont capables de déplacer les grains.

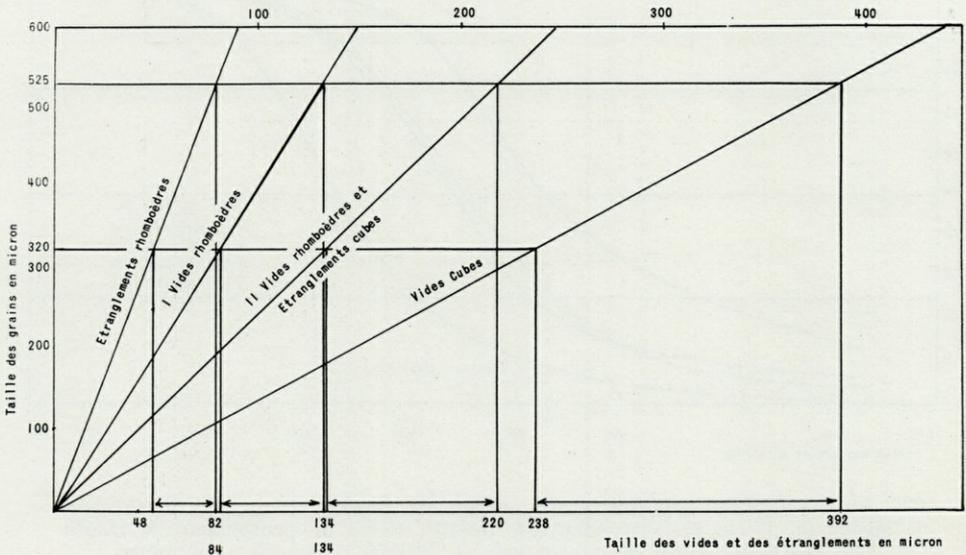


FIG. 64. — Relation entre la taille des grains et celles des vides et des étranglements dans l'assemblage rhomboédrique et l'assemblage cubique. Cas du sable corallien de Bimini (Bahamas), diamètre moyen compris entre 320 et 525 μ .

B) PENTE ET CIRCULATION DE L'EAU INTERSTITIELLE

Les plages de sable détritique de l'île de Bimini sont de dimension réduite. Elles sont en général supportées par un socle rocheux

corallien qui se relève au-delà du niveau des HMVE pour former une petite falaise de 1 à 4 mètres de haut empêchant tout échange avec l'arrière pays. Du côté des basses mers, le soubassement rocheux apparaît et affleure sous l'eau à une profondeur comprise

	ESPACES HABITABLES	DIAMETRE des INTERSTICES (en micron)
ASSEMBLAGE RHOMBOEDRIQUE	Etranglements	48 à 82
	Vides	84 à 134
ASSEMBLAGE CUBIQUE	Etranglements	134 à 220
	Vides	238 à 392

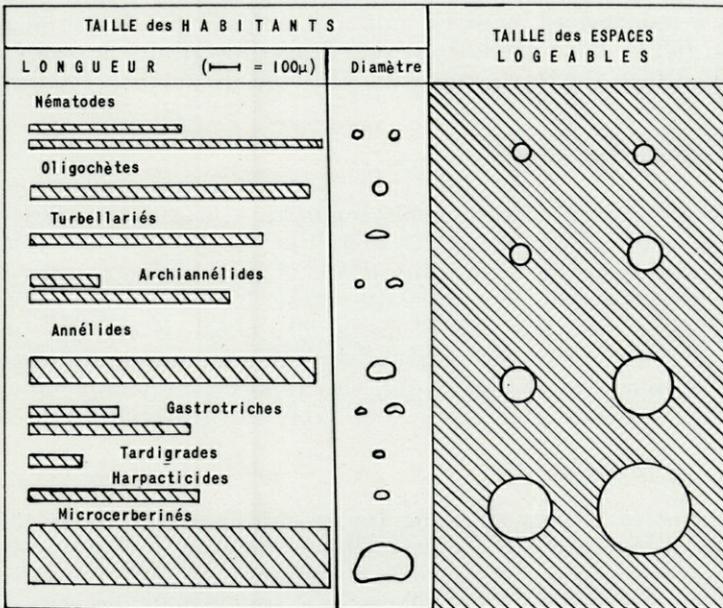


FIG. 65. — Comparaison entre la taille de quelques habitants du psammon et le volume habitable dont ils disposent dans le sable corallien de Bimini (chiffres obtenus d'après la figure précédente).

entre 0,50 et 2 m. A marée basse, il n'y a qu'une dizaine de mètres de distance entre le bord de l'eau et l'aplomb rocheux au-delà des HMVE (voir figure 71).

La pente est en général assez forte; à Sharktown, plage type, située à l'entrée de la lagune de Bimini, elle est d'environ 10 %. Ainsi qu'on l'a vu plus haut, le sable de ces plages est très meuble et peu tassé; de plus, la couche de sable peu épaisse est limitée par un plan rocheux qui empêche l'infiltration en profondeur de l'eau de mer à chaque marée et favorise un ruissellement rapide de l'eau interstitielle vers le bas de la plage.

Pendant mon séjour, qui a eu lieu en saison sèche, il n'y a pas eu de mélange entre l'eau de mer et l'eau douce puisque les précipitations ont été presque nulles. Mais, d'autre part, pendant les heures chaudes, l'évaporation intense qui a lieu au cours de l'ensoleillement fait remonter l'eau d'imbibition par capillarité.

On peut donc conclure que ces quatre facteurs : pente forte, tassement faible, sous-sol rocheux, et espaces intergranulaires larges font des plages de Bimini un biotope bien irrigué et à priori favorable à la colonisation par une faune interstitielle.

Il n'en est pas de même des espaces sableux situés dans les marais à palétuviers. Ceux-ci sont mal irrigués parce que la pente est trop faible. Il se produit un colmatage des grains de sable, rendant le milieu abiotique; seule la pellicule de surface est peuplée.

C) STABILITÉ DES PLAGES

Cette dernière remarque nous amène à la question des différents types de plage rencontrés à Bimini. La topographie relativement compliquée de ce groupe d'îles et îlots entraîne une assez grande diversité dans la nature du rivage. Rocheux et très escarpé, surtout dans certaines parties de la côte ouest, il est très plat et envahi par les palétuviers vers l'Est. Entre ces deux extrêmes, on trouve de nombreuses plages qui, en rapport avec leur peuplement interstitiel, peuvent être classées en trois catégories.

1°) *Plages instables*

Elles sont situées (fig. 66) sur la côte ouest et exposées à la houle du gulf stream. De fortes vagues peuvent emporter ou déposer plusieurs dizaines de centimètres d'épaisseur de sable en marée de vive-eau principalement. Ces plages constituent donc des abris assez médiocres pour la faune interstitielle. La moyenne de nombreux prélèvements effectués dans ce biotope a révélé un peuplement de 27 individus par 50 cm³ de sable. Il faut noter que ces sables abri-

taient des Microcerbérédés, animaux assez résistants et ayant des exigences écologiques moins strictes que les Mystacocarides par exemple (voir DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960, p. 414).

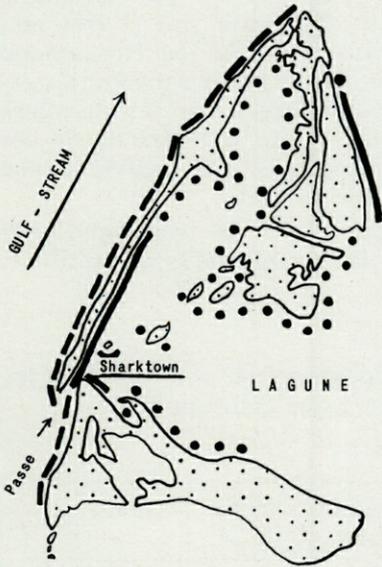


FIG. 66. — Types de plages des flots de Bimini.

- Plages instables.
- Plages semi-stables.
- Plages stables et colmatées, ou marais à Palétuviers.

2°) Plages semi-stables

Ce sont des plages situées à l'entrée de la lagune et au Nord-Est de l'île.

A l'entrée de la lagune, les vagues sont très amorties et la plage n'est que faiblement remaniée en période de calme. Les courants de marée qui pénètrent et sortent de la lagune sont cependant assez forts dans la « passe » pour que le sable soit bien irrigué et propre. Le peuplement de ces plages est riche et diversifié. A Sharktown, il atteint une moyenne de 120 individus pour 50 cm³ de sable et à la jetée du laboratoire, station située plus loin de la « passe », il est encore de 68 individus pour le même volume de sable.

Au Nord-Est de l'île, la plage d'East Wells présente des caractéristiques semblables. Elle s'ouvre sur un banc peu profond (1 à 9 mètres) où ne se produit pas de forte houle, bien qu'exposée aux vents d'Est prédominants. Cette plage, semi-stable et bien irriguée à chaque marée, est richement peuplée : moyenne de 192 individus par 50 cm³ de sable avec une densité maximum pouvant atteindre 912 individus.

3°) *Plages stables*

Au fond de la lagune et dans les parties les plus abritées se trouvent les marais à palétuviers et quelques petites plages à très faible pente. Dans cette région, le sable est colmaté par les débris végétaux (*Halimeda* sp., *Sargassum* sp., *Thaliassa* sp.) et très mal irrigué. En effet, ces espaces ne reçoivent que le jeu très amorti des vagues et des courants de marée et, ayant une perméabilité restreinte, ils ne tardent pas à devenir abiotiques dès les premiers centimètres d'épaisseur. Néanmoins, la couche superficielle de ces sables est parfois riche en faune interstitielle (50 individus par 50 cm³ de sable dans des prélèvements de surface).

Ces quelques observations montrent l'influence très importante des conditions océanographiques sur les peuplements interstitiels.

D) TEMPÉRATURE, SALINITÉ

Les températures et salinités suivantes ont été relevées dans les différents points de l'archipel à *marée basse* (tableau XII).

TABLEAU XII

	Stations	Niveaux	Profondeur en cm	Température en °C	Salinité ‰	Dates
Partie océanique	Plage du laboratoire	HMVE	120	22	36,98	3/4
		HMME	70	23	37,03	30/3
		HMME	80	22	36,71	11/3
Passe et Entrée de la Lagune	Plage de SHARKTOWN	HMME	Surface	26	—	16/3
		<i>id.</i>	10	26	—	»
		<i>id.</i>	20	25,3	—	»
		<i>id.</i>	30	24,1	—	»
		Mi-marée	50	24	37,03	»
		<i>id.</i>	Surface	26,5	—	3/3
		<i>id.</i>	30	24,5	—	»
		<i>id.</i>	40	22	37,12	»
		BMME	25	25	37,12	17/3
	Chenal de la passe		Surface	23	37,2	17/3
Fond de la Lagune	Marais à palétuviers	HMME	Surface	32,1	—	22/3
		<i>id.</i>	10	30	—	»
		<i>id.</i>	50	26,2	37,12	»

D'après ce tableau on voit que la température du sable s'abaisse assez rapidement de la surface vers la profondeur; ceci est dû à l'ensoleillement important qui a lieu en saison sèche.

On constate aussi que la nappe d'eau interstitielle n'est pas dessalée; ceci est dû au fait qu'il n'y a aucun apport d'eau douce continentale ni de pluies assez fortes pour modifier la salinité.

CHAPITRE III

COMPOSITION QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DE LA BIOCÉNOSE ET SES VARIATIONS

A) LISTE FAUNISTIQUE ET CONSTITUANTS FONDAMENTAUX

Au point de vue qualitatif la faune riche et très diversifiée n'a pu être étudiée que partiellement, mais à l'aide de spécialistes, j'ai pu dresser la liste de faune suivante :

FORAMINIFÈRES : nombreux Pénéroplidés.

TURBELLARIÉS : nombreux Kalyptorynchidés.

NÉMATODES : espèces très nombreuses avec pourcentage très important d'Epsilonématodes.

ANNÉLIDES POLYCHÈTES (1) : larves de *Polydora* et de Sabelliens, *Mystides elongata* Southern, *Hesionides arenarius* Friedrich, *Hesionura fragilis* Hartmann-Schröder, *Petitia amphophthalma* Siewing, *Eusyllis homocirrata* Hartmann-Schröder, *Sphaerosyllis renaudae* Hartmann-Schröder, *Tylorrhynchus bahamensis* Hartmann-Schröder, *Ctenodrilus serratus* (O. Schmidt).

ARCHIANNÉLIDES : *Protodrilus* sp., *Trilobodrilus heideri* Remane, *Nerillidium* sp.

OLIGOCHÈTES : quelques espèces non étudiées.

ROTIFÈRES : *Proales* sp., *Wierzejkia* sp. et *Encentrum marinum* (Dujardin).

GASTROTRICHES : les genres suivants ont été trouvés : *Paraturbannella*, *Macrodasys*, *Aspidiophorus*, *Xenotrichula*, *Dichaetura*, *Thaumastoderma*, *Tetranchyroderma* et *Diplodasys minor* Remane.

(1) Déterminées par HARTMANN-SCHRÖDER (1958).

COPÉPODES HARPACTICIDES (1) : *Arenosetella papilabra* Nicholls, *Horsicella trisetosa* Kunz, *Oniscopsis robinsoni* Chappuis et Delamare Deboutteville, *Paraleptastacus incertus* Chappuis et Delamare Deboutteville, *Arenopontia longiremis* Chappuis, *Paralaophonte brevisrostris* Claus, *Paralaophonte zimmeri* Douwe, *Laophontina renaudi* Chappuis et Delamare Deboutteville, *Laophontina arenicola* Chappuis et Delamare Deboutteville.

ISOPODES : Microcerberinés (2) : *Microcerberus renaudi* Chappuis et Delamare Deboutteville, *Microcerberus mirabilis* Chappuis et Delamare Deboutteville, *Microcerberus littoralis* Chappuis et Delamare Deboutteville.

TARDIGRADES : *Halechiniscus subterraneus* Renaud-Debyser, *Tanarctus tauricus* Renaud-Debyser (fig. 67), *Stygarcus bradypus* Schulz, *Archechiniscus pacifici* Schulz.

MOLLUSQUES : Acochlidiacés : *Microhedyle* sp.

ACARIENS : nombreux genres et espèces non encore étudiés.

INSECTES : un Collembole (1) : *Archisotoma renaudi* Delamare Deboutteville.

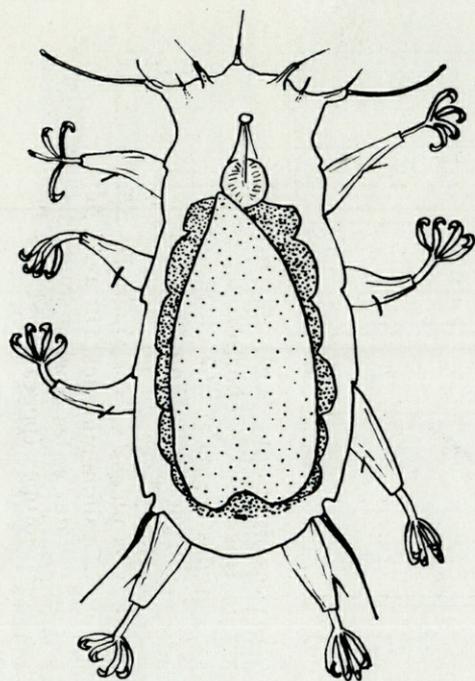
Au point de vue quantitatif les variations portent à la fois sur les *proportions* entre les groupes composant les biocénoses et sur la *densité* de peuplement. Ces variations ont été observées dans les divers faciès de l'île et dans les différents niveaux intertidaux.

La biocénose était composée par les groupes suivants en février et mars 1955 (moyenne des 200 prélèvements en différents points de l'île) :

	Pourcentage		Pourcentage
Turbellariés	3	<i>Autres groupes :</i>	} 8 à 9
Epsilonématodes	31	Archiannélides	
Autres Nématodes	29	Gastrotriches	
Polychètes	2	Ostracodes	
Oligochètes	2	Mystacocarides	
Harpacticides	24	Isopodes	
Tardigrades	0,2	Amphipodes	
		Mollusques	
		Acariens	
		Insectes	

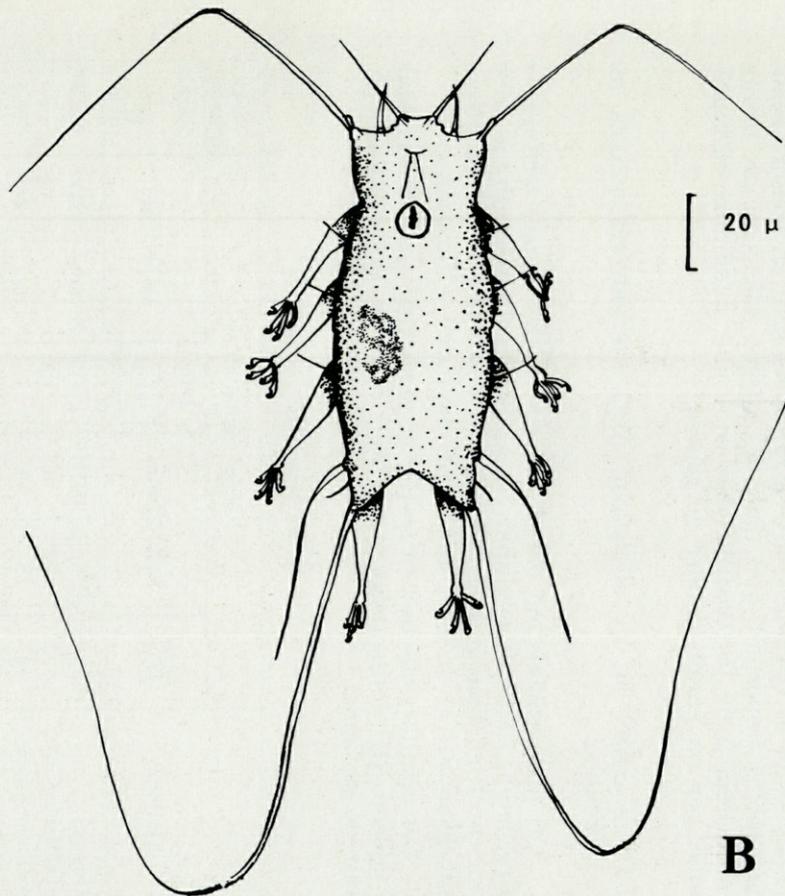
(1) Déterminés par DELAMARE DEBOUTTEVILLE et CHAPPUIS (1956).

(2) Déterminé par DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1956).



A

[20 μ



B

[20 μ

FIG. 67. — Tardigrades des îlots de Bimini (Bahamas) : vue dorsale. A, *Halechisiscus subterraneus* Renaud-Debyser; B, *Tanarctus tauricus* Renaud-Debyser.

Il s'agit donc d'une biocénose fondamentalement composée de Nématodes et de Crustacés. Les Tardigrades sont en nombre beaucoup moins important que dans les plages siliceuses du bassin d'Arcachon, mais les Gastrotriches sont plus nombreux et représentés par un grand nombre de genres.

B) COMPOSITION DE LA BIOCÉNOSE DANS DIFFÉRENTES PLAGES DE L'ARCHIPEL

Les prélèvements ont été effectués selon les mêmes techniques de recherche de la faune employées à Arcachon, c'est-à-dire à l'aide d'un carottier démontable. Les carottes découpées de 10 en 10 cm sont débarrassées de leur faune dans l'appareil « Boisseau ».

Les résultats obtenus en février et mars 1955 sont réunis dans le tableau XIII donnant les proportions entre les différents composants de la faune.

TABLEAU XIII

Stations	Plages semi-stables						Plage colmatée
	East Wells	East Bimini		Jetée du laboratoire	Rabbit Key		Marais à palétuviers
	HMmoy.	HMmoy.	HMME	BMVE	HMmoy.	BMVE	HMME
Niveaux	0,5	2,3	0,8	1,5	1	1,6	3,3
Turbellariés	44	55	49	54	10,2	22,5	23,5
Epsilonématodes	20	14	15	25	31,5	54	29
Polychètes	1	1,2	0,8	0	1	0	0
Oligochètes	3,9	1,6	0	0	0	0	4,2
Gastrotriches	0,3	0	3,5	1	2	1,6	4,7
Harpacticides	26	12	14	20	53	20	32,5
Tardigrades	1	12	3,5	4,3	0	0	0
Autres groupes	4,6	2	13,4	5,8	1,3	0,3	2,8

On voit que dans les différents faciès de l'archipel, la faune est partagée entre une très forte proportion de Nématodes dans lesquels les Epsilonématodes occupent une place importante, et une proportion plus faible d'Harpacticides. Comme à Arcachon, les Tardigrades prospèrent dans les plages du pourtour de la lagune qui sont considérées comme des plages semi-stables. De même, ces biotopes sont favorables aux Epsilonématodes. On avait déjà remarqué à Arcachon que les Tardigrades et les Epsilonématodes colonisaient en abondance les mêmes biotopes (pages 85 et 86).

C) COMPOSITION DE LA BIOCÉNOSE A SHARKTOWN

Influence du niveau

Cette plage semi-stable, exposée à l'Est, à l'entrée de la lagune a été choisie pour une étude plus détaillée des peuplements interstitiels. Ainsi qu'on l'a vu, c'est une plage semi-stable c'est-à-dire qu'elle n'est pas trop perturbée par les vagues mais qu'elle est quand même bien irriguée à chaque marée grâce à un faible tassement du sable et à une pente assez forte. La pente, le profil et les niveaux intertidaux sont indiqués dans la figure 71.

a) La station H_1 correspond au niveau moyen des hautes mers; une faune interstitielle abondante y a été trouvée, composée en moyenne de 31 % de Nématodes, 32 % d'Epsilonématodes et 25 % d'Harpacticides. Les résultats de six carottages sont donnés dans la figure 68. La population s'est montrée stable au cours des deux mois étudiés.

b) La station H_2 qui correspond au niveau des hautes mers de morte-eau renfermait une faune très semblable quantitativement; seuls les Epsilonématodes furent trouvés en plus grande abondance le 3 mars (fig. 69).

c) A la station H_3 ou station de mi-marée (fig. 70) les Epsilonématodes sont beaucoup plus nombreux; les autres Nématodes plus rares et les Harpacticides sont en proportions égales avec les Epsilonématodes.

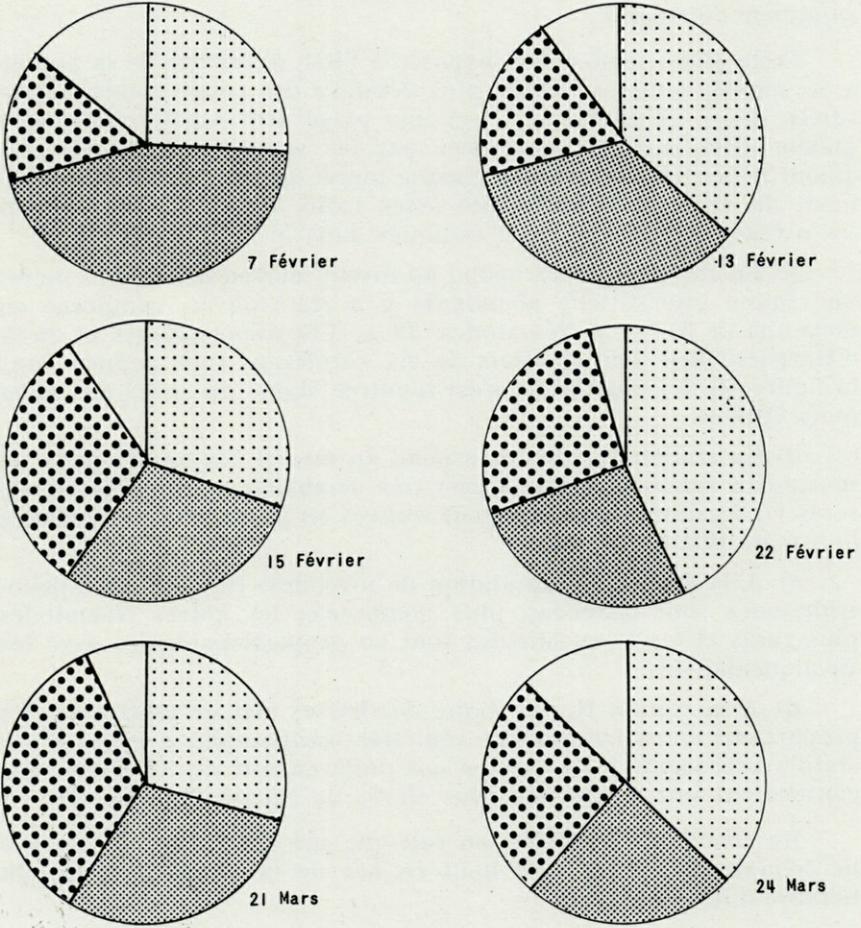
d) A la station H_4 , ou limite des basses mer de morte-eau, les proportions entre les groupes sont très comparables à celles de la station précédente à l'exception des prélèvements du 24 février qui contenaient une proportion plus élevée de Nématodes (fig. 70).

En conclusion générale, on voit que sur cette plage, le nombre de Nématodes diminue du haut en bas de la plage au profit du nombre d'Harpacticides.

D) DENSITÉ DE PEUPLEMENT

On a vu page 128 quelles sont les densités moyennes de peuplement dans les différents faciès de l'île; il est intéressant d'étudier la répartition des peuplements en détail en effectuant des coupes de plage. Ces coupes permettent d'étudier l'influence des conditions topographiques, des niveaux intertidaux et de la marée. De telles études ont été faites sur la plage de Sharktown à l'entrée de la lagune et sur la plage du laboratoire, du côté de l'océan.

STATION H₁ (H M M E)



LEGENDE : Pourcentage d'individus appartenant aux groupes suivants :

NEMATODES
(Epsilonématodes non inclus) 

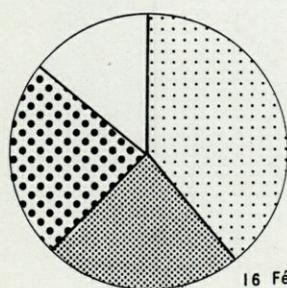
HARPACTICIDES 

EPSILONEMATODES 

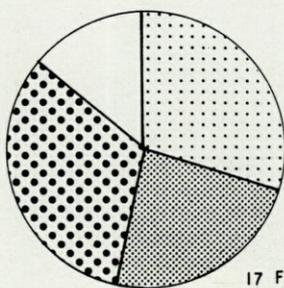
AUTRES GROUPES 

FIG. 68. — Composition de la biocénose à la station H₁, Plage de Sharktown, Ilot de Bimini, 1955.

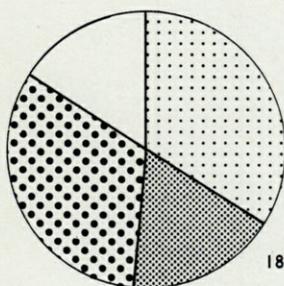
STATION H₂



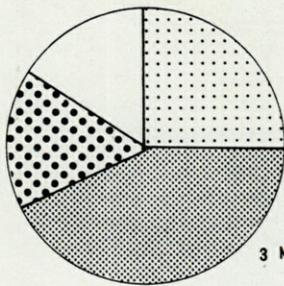
16 Février



17 Février



18 Février



3 Mars

LE G E N D E : Pourcentage d'individus appartenant aux groupes suivants :

NEMATODES
(Epsilonématodes non inclus)



EPSILONEMATODES



HARPACTICIDES

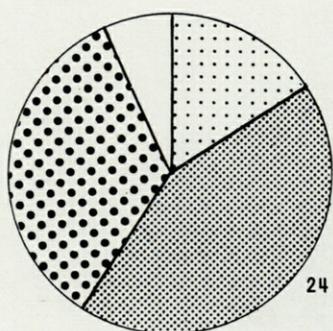


AUTRES GROUPES

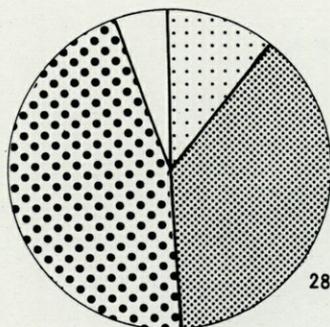


FIG. 69. — Composition de la biocénose à la station H₂. Plage de Sharktown. Ilot de Bimini. 1955.

STATION H₃

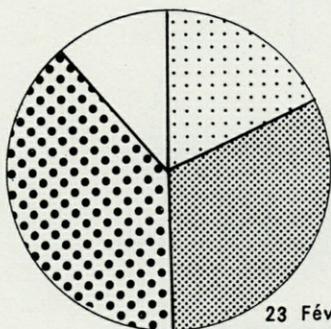


24 Février

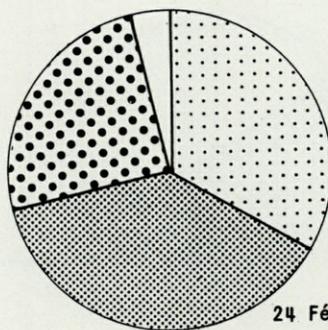


28 Février

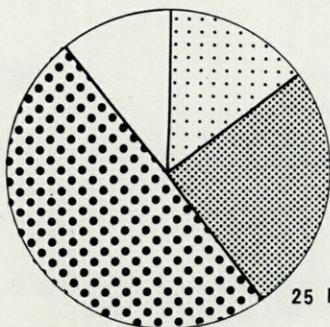
STATION H₄



23 Février



24 Février



25 Février

FIG. 70. — Composition de la biocénose aux stations H₃ et H₄. Plage de Sharktown. Ilot de Bimini. 1955.

a) *Influence des conditions topographiques*

Les conditions topographiques, les niveaux intertidaux et la marée agissent d'une manière simultanée sur la répartition de la faune interstitielle. Il sera donc très difficile de mettre en valeur l'action propre de chacun de ces facteurs. Cependant on peut s'en faire une idée en étudiant la distribution de la faune dans plusieurs plages différentes et en comparant ces plages entre elles.

Pour une telle étude il faut employer des méthodes précises. Des profils de plage doivent être faits et les carottages doivent être effectués toujours aux mêmes horizons, pour que les comparaisons soient valables. Le dénombrement rigoureux de la faune donne la densité de peuplement dans le segment de plage étudié (BOISSEAU et RENAUD, 1955). A Bimini, le travail se trouve facilité par l'exiguïté des plages; un nombre de carottages restreint donne une idée précise de la répartition continue de la faune sur ces plages.

J'ai fait deux coupes de plages distantes de trois mètres l'une de l'autre à Sharktown, station « semi-stable » située à l'entrée de la lagune, et je les ai comparées avec une coupe effectuée sur une plage océanique et assez « instable » : il s'agit de la plage du laboratoire. La pente (voir figs. 71, 72) de ces deux plages est très semblable et les caractéristiques granulométriques très voisines. Seules diffèrent l'épaisseur de la couche sableuse, plus élevée sur la plage océanique, et la force des vagues, plus grande sur cette même plage. La « zone de frottement » y est donc plus importante et le brassage du sable plus actif à chaque marée. Cette zone de brassage est nettement défavorable au peuplement interstitiel ainsi qu'on le constate très clairement sur la coupe de la figure 72. La densité s'abaisse de 0 à 20 individus par 50 cm³ de sable au niveau de mi-marée et, de ce niveau dans toute la partie basse de la plage qui subit plus longtemps le va-et-vient des vagues. Dans les coupes de la plage de Sharktown, on voit que la moitié la plus basse de la plage est favorable à un peuplement assez riche puisqu'on y trouve des densités allant de 50 à 250 individus par 50 cm³ de sable. Une faune interstitielle variée y prospère.

Du haut en bas de la plage océanique les peuplements sont très inférieurs à ceux trouvés dans la plage de Sharktown; il semble que la rareté de la faune puisse être impliquée à l'instabilité de cette plage. Au point de vue qualitatif, il faut signaler qu'au niveau des basses mers de morte-eau entre 20 et 40 cm de profondeur se trouvaient *Microcerberus renaudi* Delamare Debutteville et plusieurs exemplaires de *Microhedyle* sp., *Petitia amphophthalma* Siewing et *Eusyllis homocirrata* Hartmann-Schröder (1958).

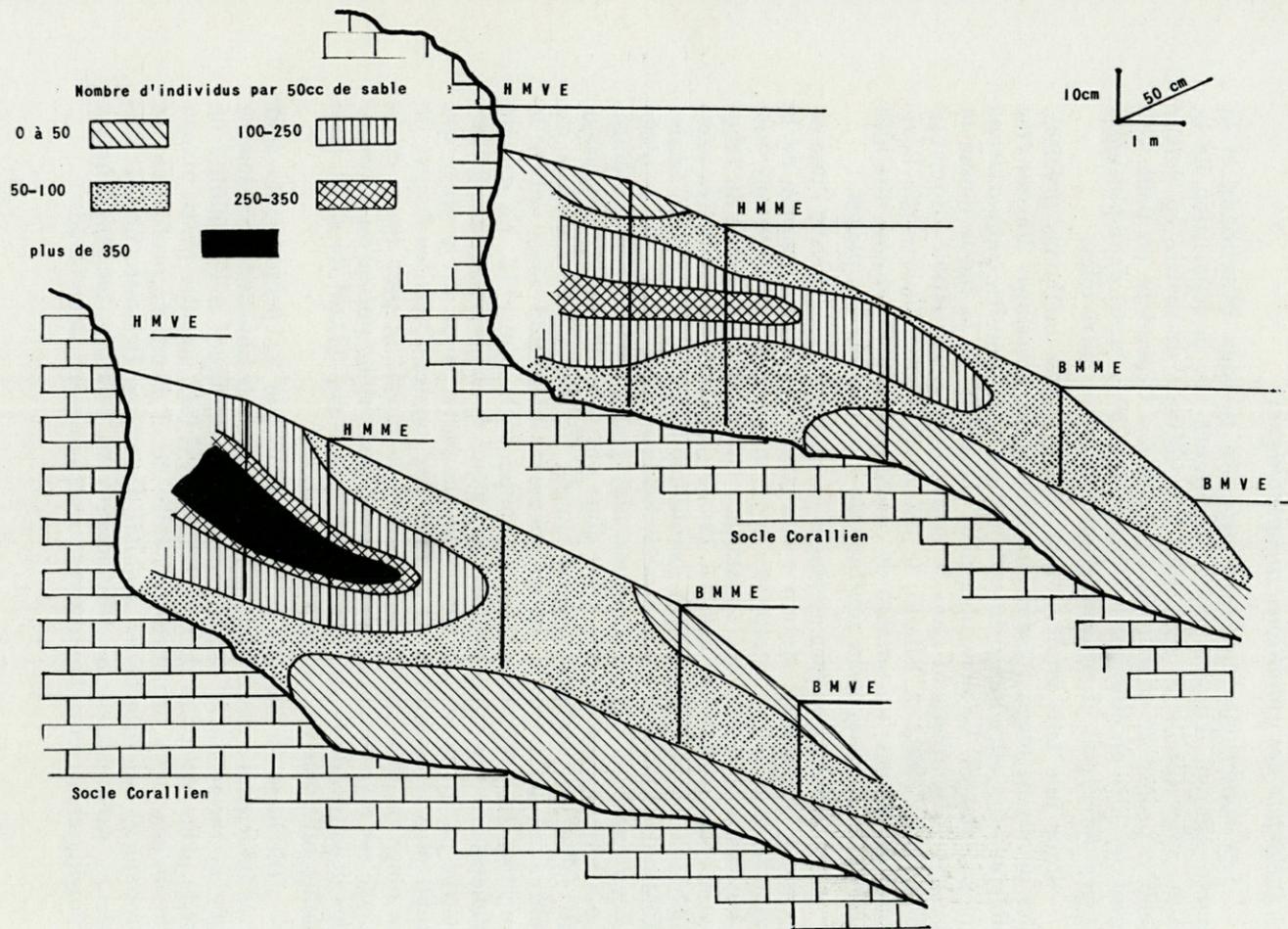


FIG. 71. — Répartition de la faune interstitielle (Plage de Sharktown, Bimini, févr.-mars 1955).

b) *Influence du niveau*

Il suffit de regarder les deux coupes de plage effectuées à Sharktown (fig. 71) pour constater que les densités maximum de peuplement (1) se situent au même endroit. C'est au niveau moyen des hautes mers, entre 20 et 40 cm de profondeur, que les densités dépassent 250 et même 350 individus par 50 cm³ de sable dans ces deux segments de plages situés à 3 mètres l'un de l'autre. Dans les deux cas, la faune diminue du haut en bas de la plage, elle est encore assez abondante au niveau de mi-marée mais s'abaisse de 0 à 50 individus par 50 cm³ au voisinage du socle rocheux.

Quant à la plage océanique (fig. 72), on constate que son maximum de densité se situe également en haut, au niveau des hautes mers moyennes entre 10 et 20 cm de profondeur. Il est intéressant de rappeler ici que la répartition horizontale et verticale de la faune interstitielle se fait de façon très semblable dans

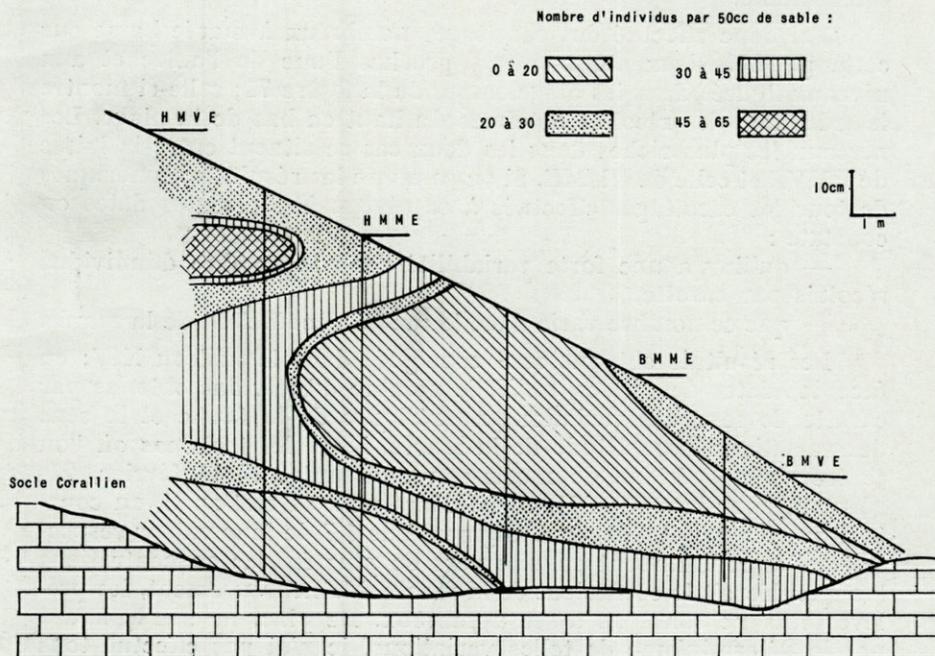


FIG. 72. — Répartition de la faune interstitielle à Bimini (côte ouest, avril 1955).

(1) Au point de vue qualitatif, c'est dans ces « niveaux favorables » qu'a été trouvé la plupart des genres et espèces énumérés page 127.

un faciès pourtant très différent de celui de Bimini : il s'agit d'Arcachon. A Arcachon également, c'est au même niveau (HM moyenne) que s'effectuent de fortes concentrations de faune entre 20 et 50 cm de profondeur. Il est bien évident que si l'on a pu comparer ces plages entre elles, c'est parce qu'elles sont toutes ouvertes sur des mers à marées, et que c'est le rythme semi-diurne de la marée qui contrôle la circulation de l'eau et par là les apports d'oxygène et de nourriture, la température du sable et enfin les variations de salinité. Ceci nous amène à étudier l'influence de la marée sur la répartition quantitative de la faune interstitielle.

c) *Influence de la marée*

J'ai essayé sur la plage de Sharktown d'étudier l'influence de l'amplitude de la marée sur les déplacements éventuels du psammon, c'est-à-dire sur le rassemblement ou la dispersion de la faune interstitielle.

J'ai donc effectué des carottages nombreux à marée basse sur cette plage à deux stations très proches l'une de l'autre et aux niveaux figurés dans les diagrammes de la figure 71; celle-ci montre les résultats des récoltes obtenues du haut en bas de la plage. Les niveaux les plus riches dans les deux cas se situent entre la laisse de HMVE et celle de HMME. Si on compare les résultats numériques de tous les carottages effectués à ce niveau à différentes dates on constate :

- qu'il y a une forte variabilité dans le nombre d'individus récoltés par carotte,
- que ce nombre varie dans le sens du coefficient de la marée.

Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau XIV; en face des dates des prises, on lit le nombre d'individus obtenus par carotte, le sens des variations numériques de la faune et le sens des variations d'amplitude de la marée. Dans les trois cas où l'on se trouve en période de morte-eau croissante, 15-22 février, 21-25 mars pour la station H, et 4-7 mars pour la station G, on constate que les populations ont augmenté de 1,7 de leur valeur respective; elles rediminuent ensuite vers de plus faibles concentrations lorsque décroît le coefficient de la marée. Malheureusement, les prélèvements ne sont pas assez nombreux. De plus, ne soupçonnant pas le déterminisme de telles variations, je n'ai pas effectué tous mes carottages à des dates permettant de suivre le rythme lunaire complet de la marée.

Il serait donc tout à fait prématuré de vouloir définir de façon précise les modalités d'action du rythme lunaire de la marée sur la faune psammique d'après ces chiffres. Néanmoins, ils permettent d'avancer l'hypothèse que, sur tel type de plage de taille réduite

TABLEAU XIV

*Relation entre le sens de la variation
du nombre total d'animaux (par carottage)
et le sens de la variation de la marée.*

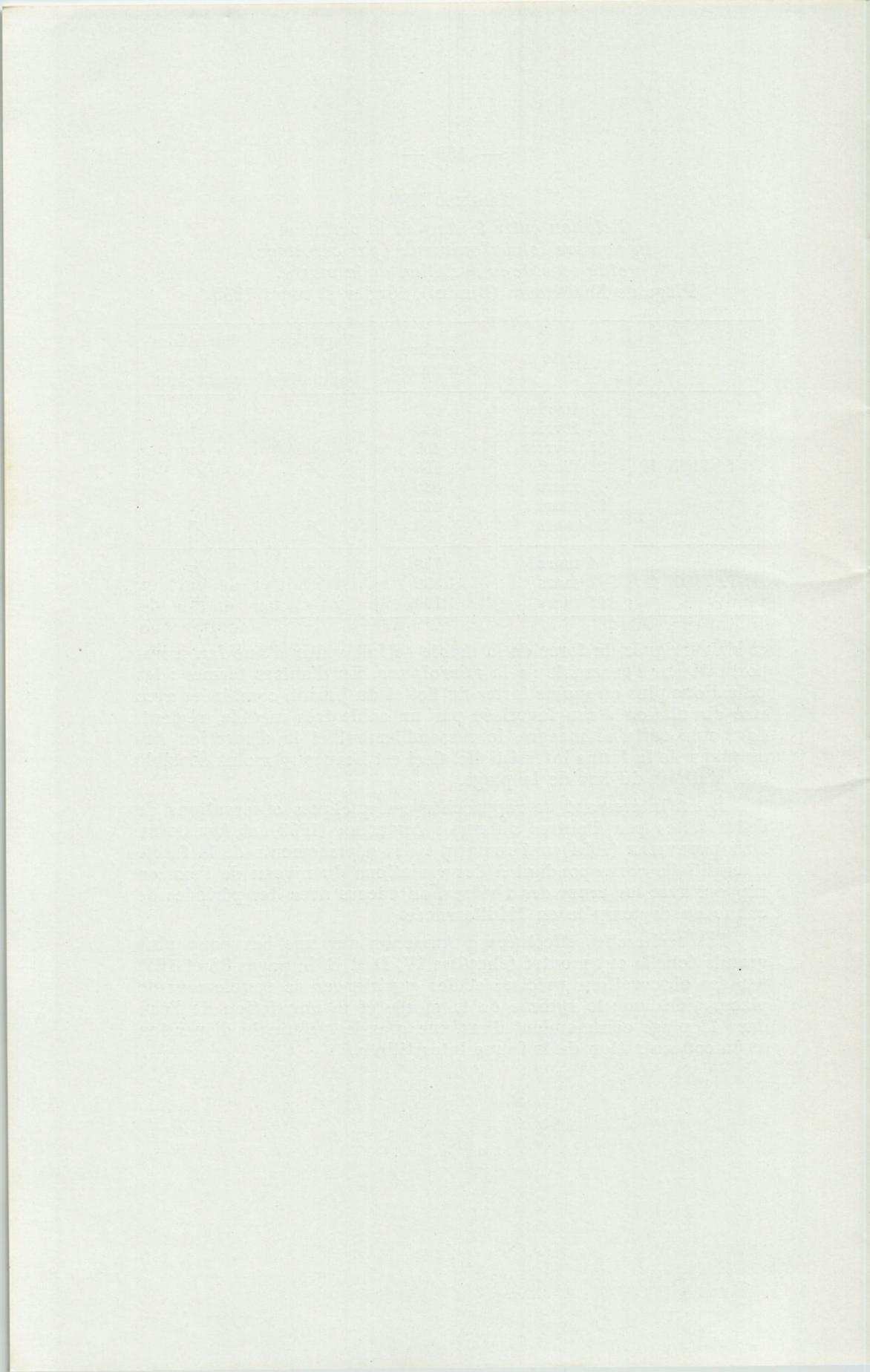
Plage de Sharktown (Bimini), février et mars 1955.

	Date	Nombre d'animaux	Variation de la population	Variation du coefficient
STATION H	7 février	600		
	13 février	440	↘	↘
	15 février	400	↘	↘
	22 février	550	↗	↗
	11 mars	890		
	21 mars	420	↘	↘
	25 mars	700	↗	↗
STATION G	4 mars	780	↗	↗
	7 mars	1 350		
	11 mars	1 100	↘	=

et bien irriguée, la force de la marée se fait sentir d'une façon importante sur l'ensemble de la microfaune. En d'autres termes : les pulsations plus ou moins fortes du flot et du jusant, combinées avec une circulation d'eau favorisée par un sable très meuble, règlent, dans une certaine mesure, le rassemblement et la dispersion des animaux de la faune interstitielle. Ceci est beaucoup moins sensible aux stations du bas de la plage.

Il est intéressant de rapprocher ces quelques observations de celles faites par d'autres auteurs : ANGELIER (1953) et DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1954) ont remarqué des déplacements de la faune interstitielle correspondant à des variations du niveau de l'eau en rapport avec les crues des rivières, ou encore avec des périodes de calme ou de tempête en Méditerranée.

Les recherches effectuées à Arcachon sur une beaucoup plus grande échelle ont montré (chapitre IV, D et E, b, pages 88 et 105) par des observations précises et des expériences de peuplement de places vides que le rythme de la marée et la circulation de l'eau dans la plage commandent dans une grande mesure la dispersion ou la concentration de la faune interstitielle.



RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Des conclusions partielles ayant été exposées à la fin de chacun des chapitres précédents, je ne ferai ici qu'un court résumé des faits essentiels exposés dans ce travail.

A l'aide de techniques nouvelles qui permettent de prélever le sable des plages avec précision et d'en extraire la faune qu'il contient, j'ai pu faire une étude quantitative et qualitative du mésosammon des sables littoraux de deux régions situées de part et d'autre de l'Atlantique, à savoir le bassin d'Arcachon et l'île de Bimini (Bahamas). Dans cette dernière région, j'ai pu montrer que les sables coralliens réputés extrêmement pauvres, ont un peuplement aussi abondant et varié que celui des sables siliceux de nos côtes tempérées.

1°) Le substrat qui compose les plages de ces deux secteurs a été étudié dans ses rapports étroits avec la faune très dense qu'il contient. Ceci m'a amenée à considérer plutôt la forme et la taille des espaces lacunaires que la taille même des grains de sable. En effet, il me semble que c'est surtout la forme des grains et leur arrangement qui déterminent l'espace habitable et par là-même, la circulation de l'eau. Il n'est alors pas étonnant de trouver une faune interstitielle abondante aussi bien dans les sables coralliens que siliceux, à la condition qu'un espace interstitiel suffisant y soit ménagé.

2°) La répartition de la faune interstitielle dans les différentes parties du bassin d'Arcachon a été étudiée, en rapport avec les caractéristiques hydrologiques et sédimentologiques de cette baie. Des cartes de distribution des espèces suivantes ont pu être dressées : *Bathepsilonema pustulatum* et *Metepsilonema hagmeieri* (Nématodes Epsilonématodes), *Stygocapitella subterranea* et *Hesionides arenarius* (Annélides Polychètes), *Turbanella cornuta* et *Xenotrichula pygmaea* (Gastrotriches), *Protodrilus pardii*, *Dinophilus gyro-ciliatus* et *Diurodrilus minimus* (Archiannélides), *Derocheilocaris remanei f. b.* (Mystacocaride) et *Stygarcus bradypus* et *Batillipes*

sp. (Tardigrades), ainsi que des tableaux de dominance et de fréquence de *trente espèces* de Copépodes Harpacticides.

3°) La faune interstitielle des îles Bahamas étant totalement inconnue, j'ai pu, avec l'aide de spécialistes, dresser une première liste de la microfaune de cette région. De nombreuses espèces sont nouvelles.

A Arcachon le mésopsammon n'ayant pas encore fait l'objet d'une étude suivie, toutes les espèces que j'ai déterminées sont nouvelles pour le bassin d'Arcachon. Deux espèces de Tardigrades étaient nouvelles pour la science.

4°) Sur les plages d'Eyrac (Arcachon) et de Sharktown (Bimini) la répartition verticale et horizontale de la faune est donnée en rapport avec les particularités topographiques des stations. Dans les deux cas, on constate que les plus fortes densités s'observent au niveau des Hautes Mers moyennes dans les couches de sable comprises entre — 20 et — 60 cm de profondeur, et que le peuplement s'étend sans discontinuité dans la zone mésolittorale entre la surface et — 1 m de profondeur, avec une densité plus ou moins forte. Le peuplement n'est pas limité à la nappe d'eau interstitielle sous-jacente.

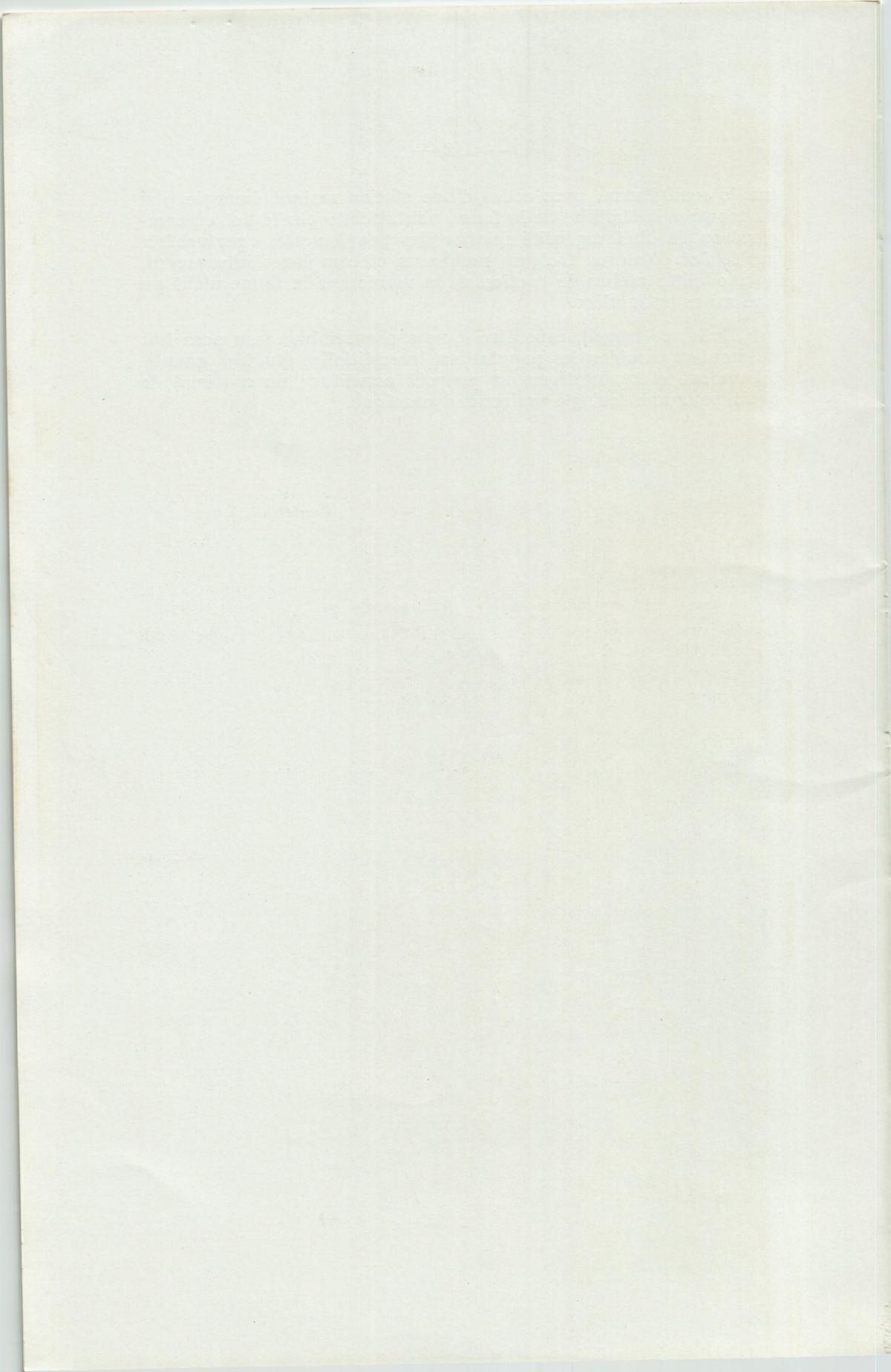
5°) Les variations saisonnières ont fait l'objet d'une étude continuée pendant six mois à Eyrac; les variations quantitatives des principales espèces ont été suivies avec précision ainsi que leurs déplacements horizontaux et verticaux. Ceci a permis de dresser des coupes de plage montrant l'évolution saisonnière de la population totale, des Nématodes (*B. pustulatum*), des Annélides Polychètes (*St. subterranea* et *Hesionides arenarius*), des Oligochètes (*Michaelsona* sp.), des Archiannélides (*Protodrilus pardii*), des Gastrotriches (*Turbanella cornuta*), des Mystacocarides (*D. remanei* f. *biscayensis*) et des Tardigrades (*St. bradyppus* et *B. mirus*).

6°) L'étude des déplacements de ces mêmes espèces à l'intérieur du substrat a été poursuivie par des expériences de peuplement de places vides entreprises sur la plage même d'Eyrac. Celles-ci ont montré que la faune interstitielle est capable de se déplacer pour coloniser un sable qui lui est immédiatement accessible grâce à la circulation de l'eau environnante. Un sable corallien calcaire enfoui dans cette même plage est également colonisable mais par un nombre d'espèces plus restreint.

7°) L'influence de la circulation de l'eau liée au rythme de la marée, sur la faune qui séjourne dans le sédiment immergé a été étudiée. En comparant quantitativement et qualitativement des populations récoltées à des stations atteintes par le flot au cours d'une

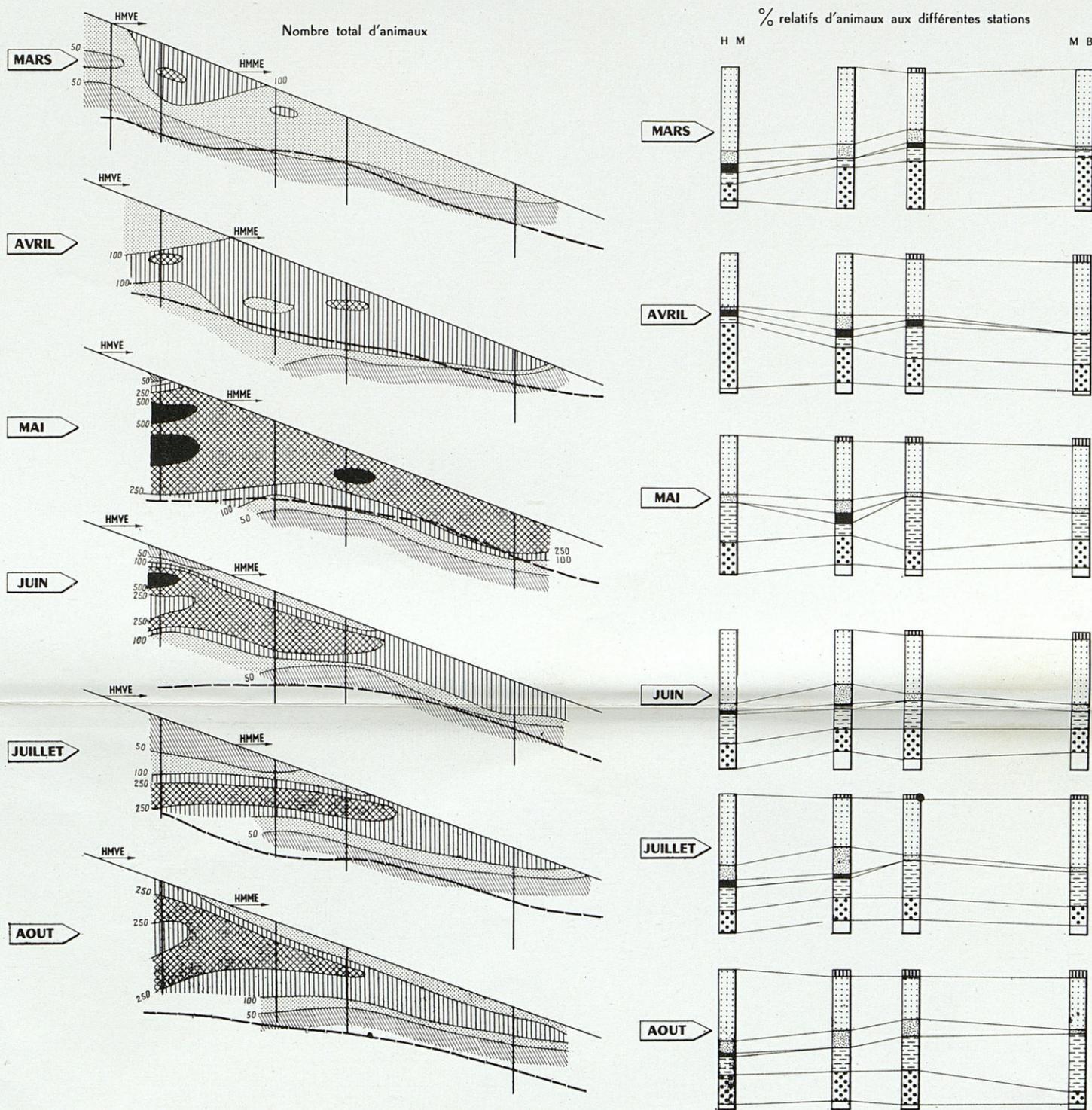
marée semi-diurne, avec celles d'une station restant émergée, j'ai pu montrer la stabilité de la faune non atteinte par le flot en comparaison de l'hétérogénéité relative des peuplements « perturbés » par le flot. D'autres facteurs nombreux et complexes intervenant, les modalités réelles de l'action de la marée sur la faune n'ont pu être mises en lumière.

Enfin, ce travail, considéré dans son ensemble, a eu pour but de montrer combien les populations interstitielles étudiées quantitativement et qualitativement peuvent constituer un matériel de choix pour une écologie vraiment dynamique.



ÉTUDE DU REPEUPLEMENT D'UNE PLAGE

(Plage d'Eyrac, Printemps 1956)



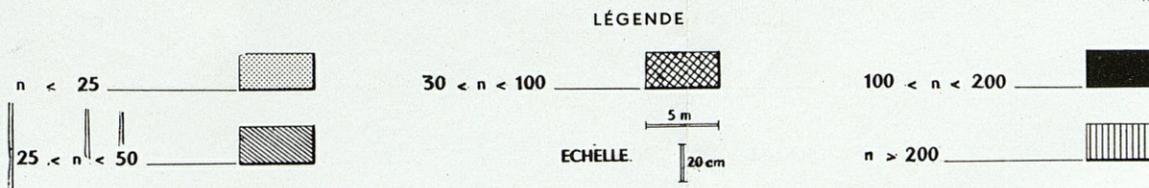
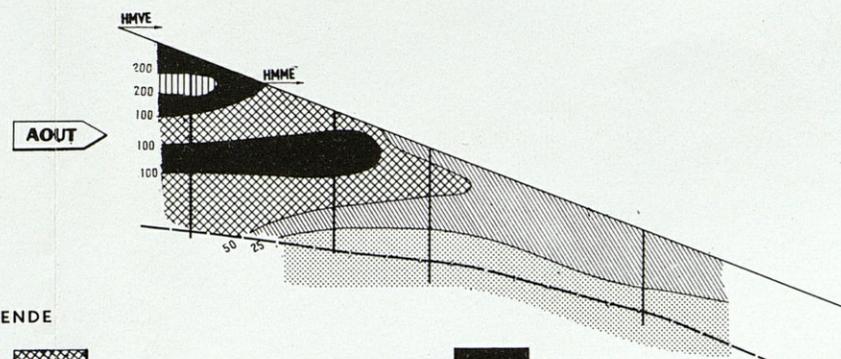
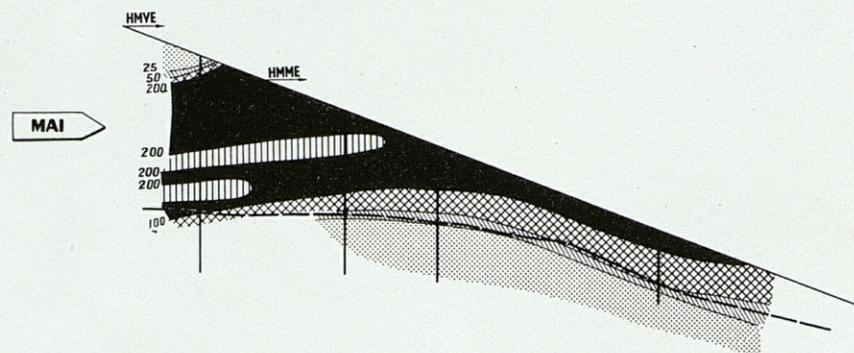
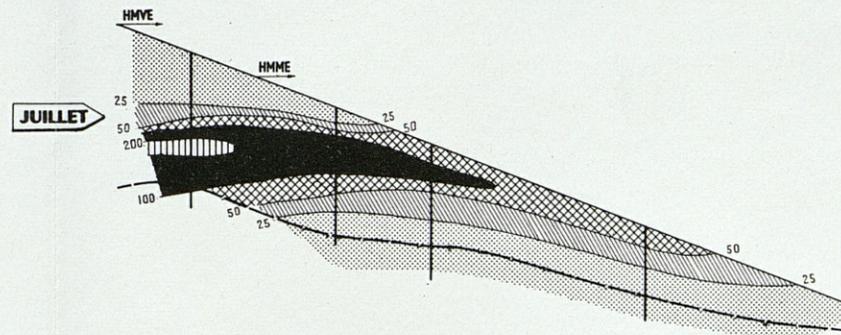
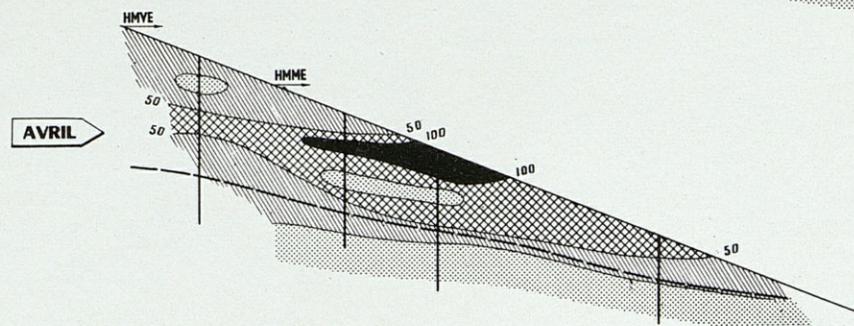
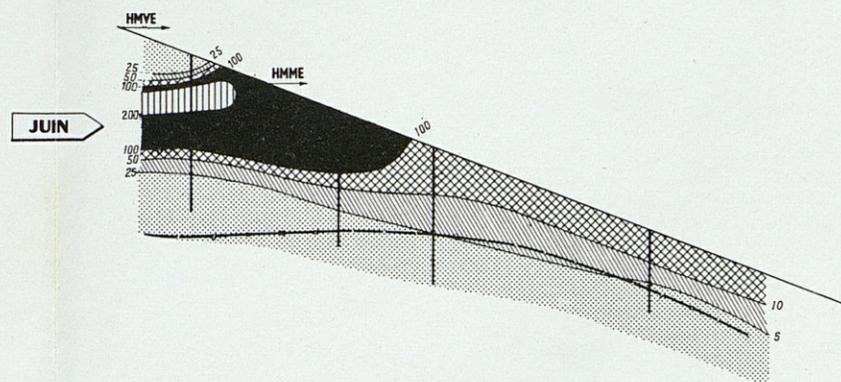
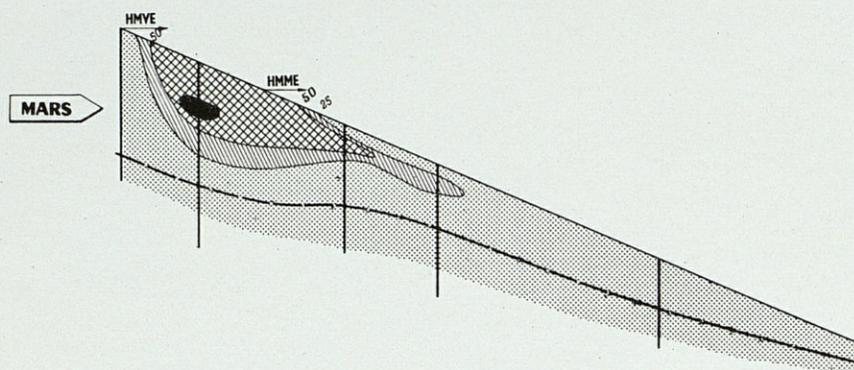
LÉGENDE

< 50		TURBELLARIES	
50 à 100 animaux		NEMATODES	
100 à 250 animaux		ÉPSILONÉMATODES	
250 à 500 animaux		OLIGOCHÈTES	
> 500		TARDIGRADES	
Nappe phréatique?*		HARPACTICIDES	
		AUTRES GROUPES	

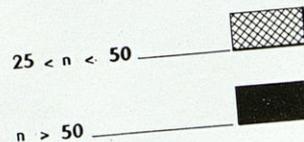
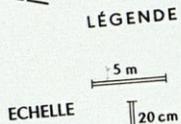
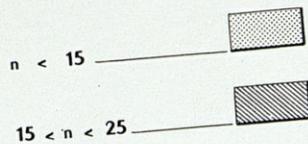
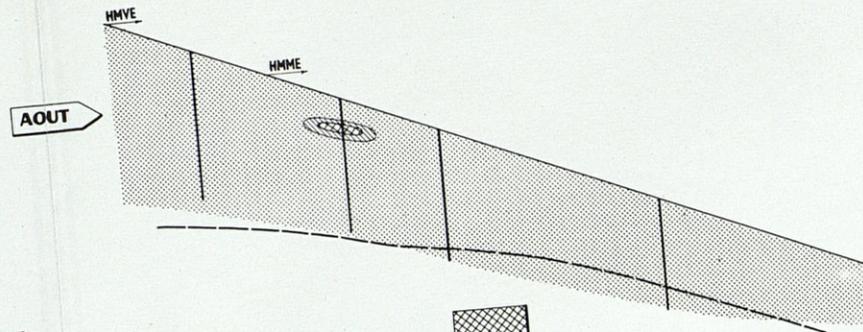
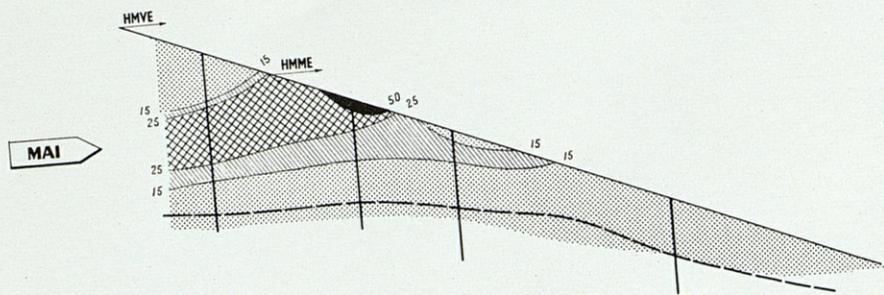
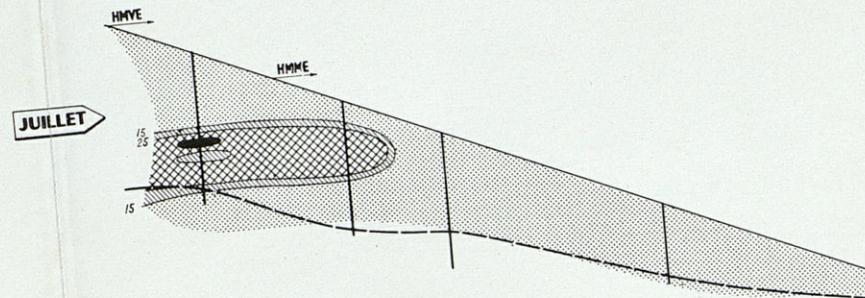
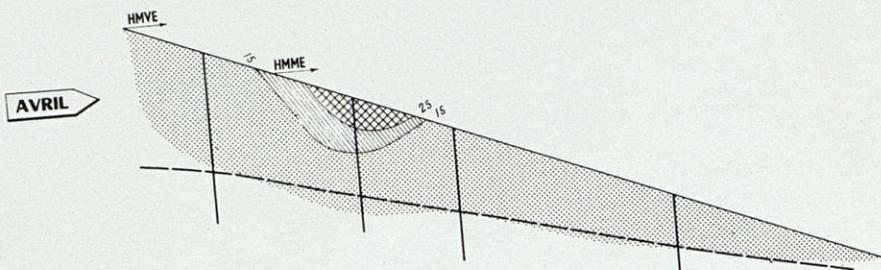
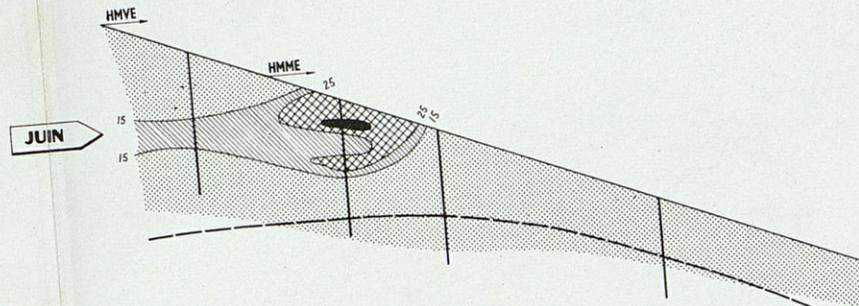
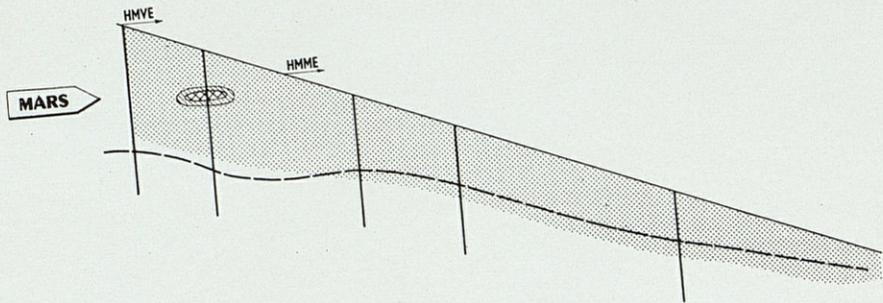
ÉCHELLE
 5 m
 20 cm

ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA POPULATION DE NEMATODES (Plage d'Eyrac, 1956)

PLANCHE II



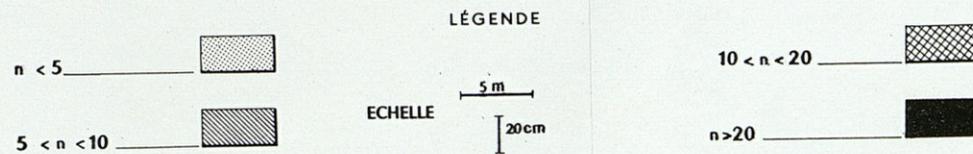
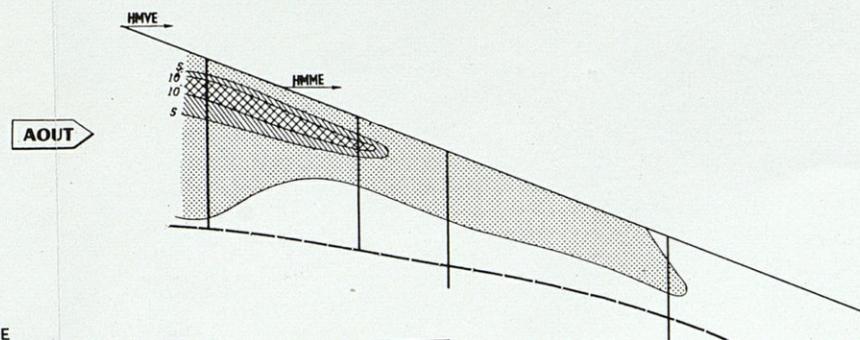
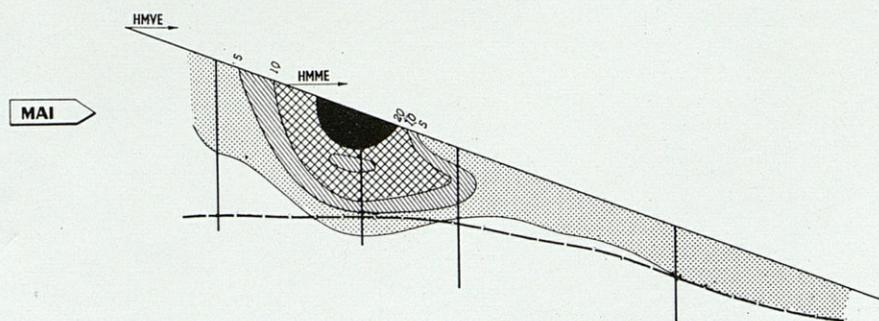
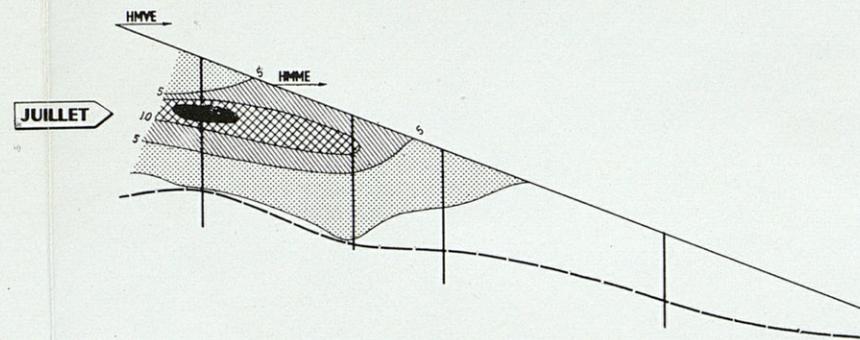
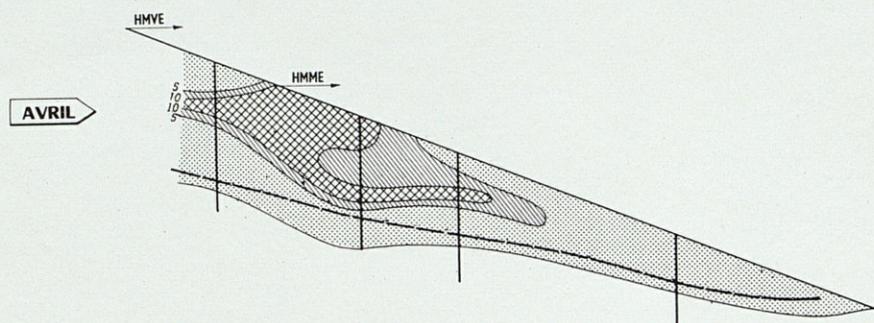
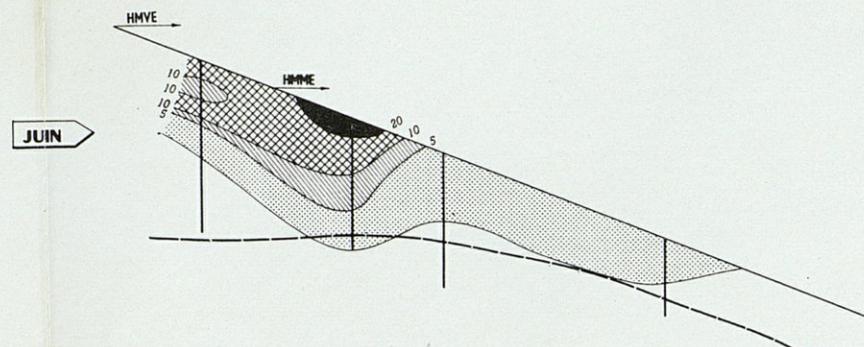
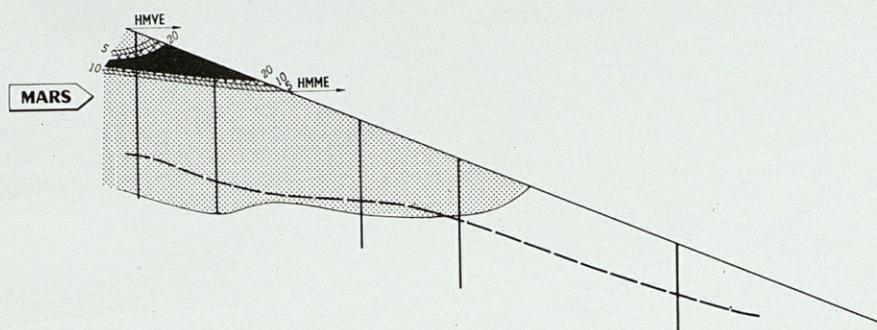
ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA POPULATION DE *Bathepsilonema pustulatum* G.



ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA POPULATION DES

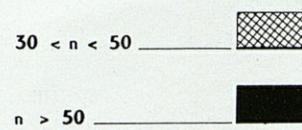
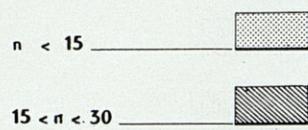
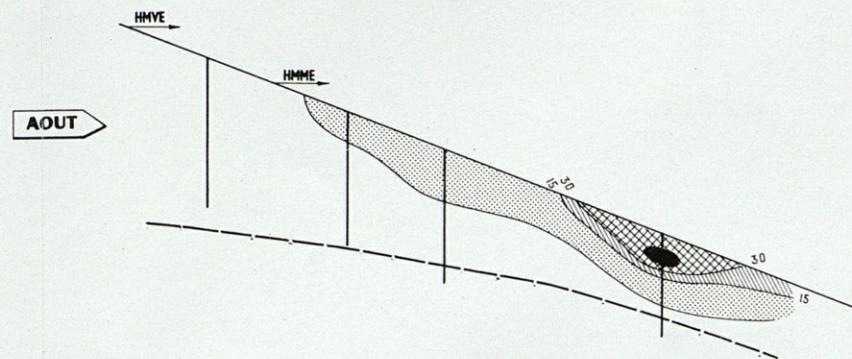
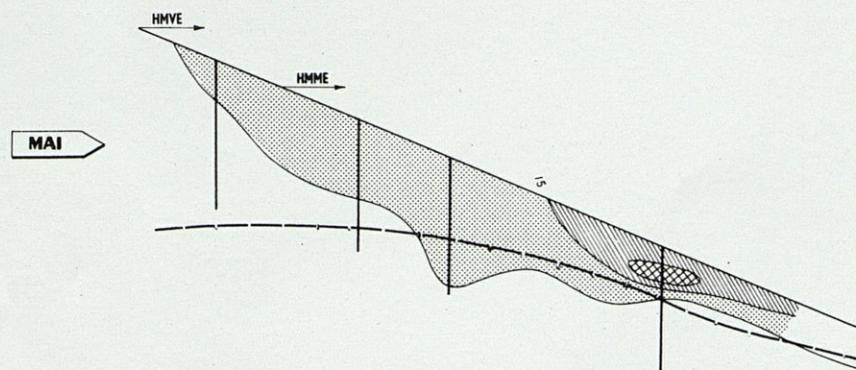
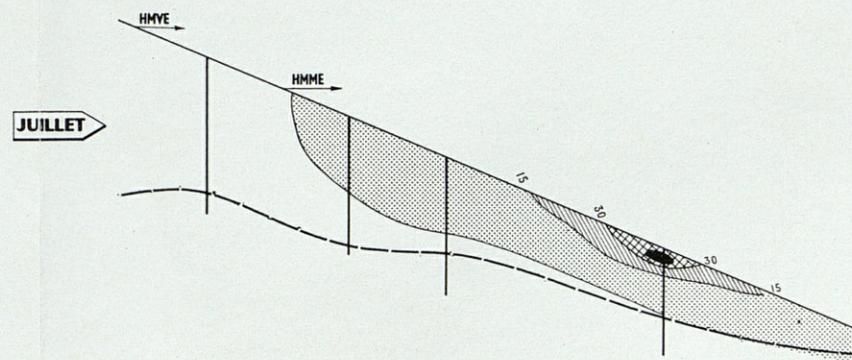
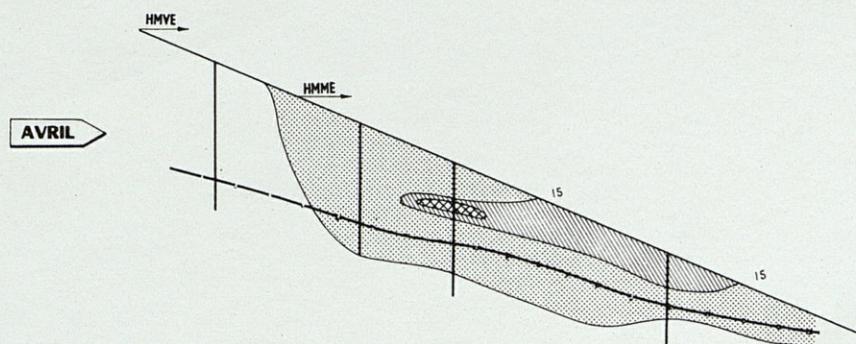
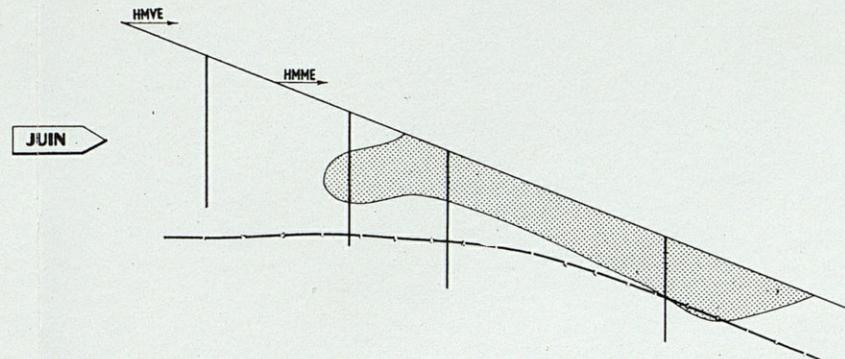
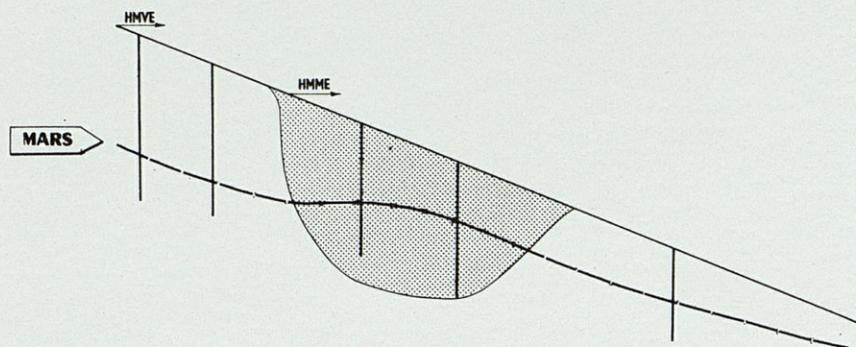
PLANCHE IV

Michaelsena sp.



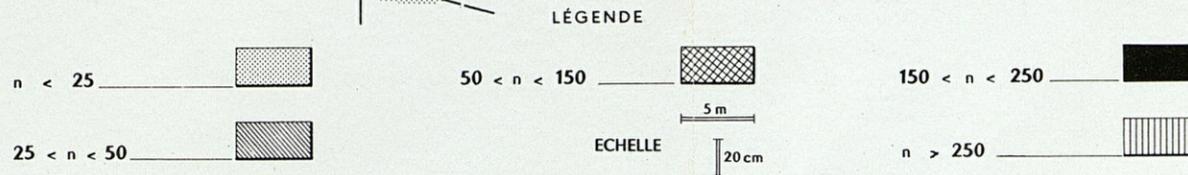
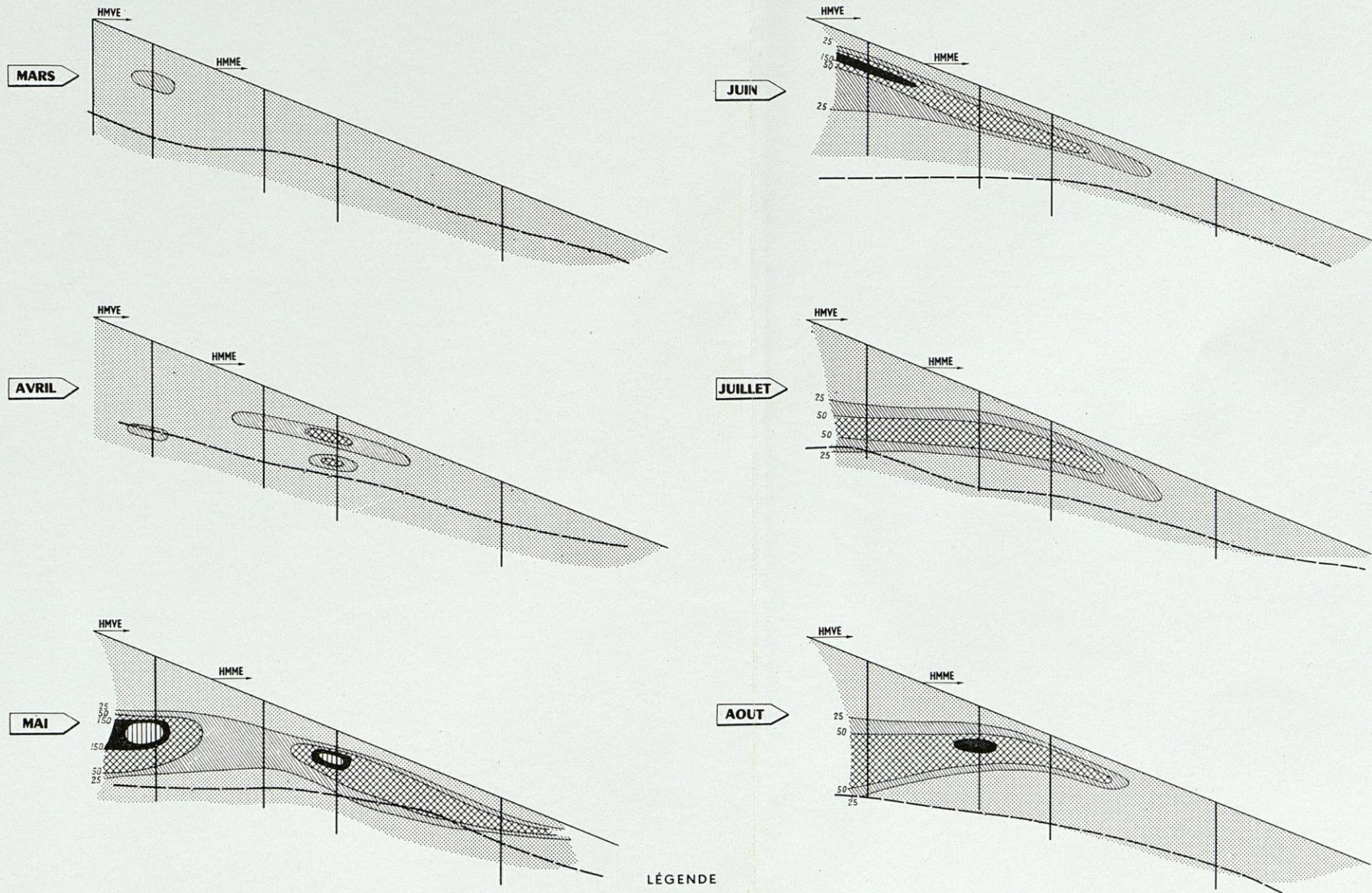
ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA POPULATION DE *Batillipes mirus* R.

PLANCHE V



ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA POPULATION DE *Stygarcus bradypus* S.

PLANCHE VI



BIBLIOGRAPHIE

- AIYAR, R.G. et ALIKUNHI, K.H., 1944. — On some Archiannelids of the Madras coast. *Proc. Nat. Inst. Sci. India*, Calcutta, **10** : 113-140.
- ALLEE, W.C., EMERSON, A.E., PARK, T., SCHMIDT, K.P., 1949. — Principles of animal ecology. 837 p. Saunders et Cie, Philadelphie et Londres.
- ANGELIER, E., 1950. — Recherches sur la faune des sables littoraux méditerranéens. *Vie et Milieu*, **1** : 185-190.
- ANGELIER, E., 1953. — Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. exp. gén.*, **90** (2) : 37-162.
- AX, P., 1951. — Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht. *Zool. Jb., Abt. Syst. Okol. n. Geogr.*, **80** : 272-378.
- AX, P., 1956. — Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale. *Suppl. Vie et Milieu*, **5**, 215 p.
- BAUDOIN, R., 1952. — Contribution à l'écologie et à la biogéographie de la zone intercotidale des Charentes. *C.R. Som. Soc. Biogéogr.*, **251** : 72-82.
- BAUDOIN, R., 1954. — Géologie des sables alvéolaires de l'ancien monde. *Bull. Soc. Géol. France*, **4** : 571-584.
- BAUDOIN, R., 1956. — Observations sur l'emploi de méthodes quantitatives en zoologie. *C.R. Soc. Biogéogr.*, **285** : 13-18.
- BLEGVAD, H., 1914. — Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. *Rep. Danish Biol. Stat.*, **22** : 41-78.
- BLEGVAD, H., 1922. — Animal communities in the southern North sea. *Proc. Zool. Soc.*, Londres, 27-32.
- BOISSEAU, J.-P., 1957. — Technique pour l'étude quantitative de la faune interstitielle des sables. *C.R. Congr. Soc. Sav.*, 117-119.
- BOISSEAU, J.-P. et RENAUD, J., 1955. — Répartition de la faune interstitielle dans un segment de plage du Bassin d'Arcachon. *C.R. Acad. Sci.*, **241** : 123-125.
- BOUGIS, P., 1946. — Analyse quantitative de la microfaune d'une vase marine à Banyuls. *C.R. Acad. Sci.*, **222** : 1122-1124.

- BOUGIS, P., 1950. — Méthode pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins. *Vie et Milieu*, 1 (1) : 23-37.
- BÓZIC, B., 1955. — Copépodes Harpacticides des sables des environs de Roscoff. Description de quelques formes nouvelles. *Arch. Zool. exp. gén.*, 92, Notes et Rev., 1-12.
- BRUCE, J.R., 1928. — Physical factors on the sandy beach. Part I. Tidal, climatic and edaphic. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, n. s., 15 (2) : 535-552.
- BRUCE, J.R., 1928b. — Physical factors on the sandy beach. Part II. *Ibid.* : 553-565.
- BRUICK, P., DAHL, E. et WIESER, W., 1955. — On the littoral subsoil fauna of the Simrishmann beach in Eastern Scania. *Kungl. Fysiog. Sällsk. I. Lund Forh.*, 25 (14) : 109-129.
- BÜLOW, T. von, 1955. — Oligochaeten aus den Endgebieten der Schlei. *Kieler Meeresf.*, 11 : 253-264.
- BÜLOW, T. von, 1957. — Systematisch-autökologische Studien an eulitoralen Oligochaeten der Kimbrischen Halbinsel. *Kieler Meeresf.*, 12 (1) : 69-116.
- CAILLEUX, A., 1954. — Limites dimensionnelles et noms des fractions granulométriques. *Bull. Soc. Géol. France*, 6^e série, 4 : 643-646.
- CHAPOUTHIER, P., 1961. — L'hydraulique souterraine dans son cadre historique. *Bull. Ass. Fr. Avancement Sci.*, 68 : 9-27.
- CHAPPUIS, P.A., 1954. — Copépodes psammiques des plages du Roussillon. *Arch. Zool. exp. gén.*, 91 (1) : 35-50.
- CHAPPUIS, P.A., 1954b. — Harpacticides psammiques récoltés par Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE en Méditerranée. *Vie et Milieu*, 4 (2) : 254-276.
- CHAPPUIS, P.A. et DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1954. — Les Isopodes psammiques de la Méditerranée. *Arch. Zool. exp. gén.*, 91 (1) : 103-185.
- CHAPPUIS, P.A., REMANE, A. et DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1951. — Découverte sur les côtes du Roussillon d'un ordre de Crustacés nouveau pour l'ancien monde : les *Mystacocarida* Pennak et Zinn. *Vie et Milieu*, 2 (1) : 129-130.
- CHAPPUIS, P.A. et DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1956. — Etudes sur la faune interstitielle des îles Bahamas récoltée par Madame RENAUD-DEBYSER. I. Copépodes et Isopodes. *Vie et Milieu*, 7 (3) : 373-397.
- CLARK, R.B., 1955. — The sublittoral fauna of two sandy bays on the Isle of Cumbae Firth of Clyde. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 24 : 161-180.
- COBB, N.A., 1929. — Initial stratigraphic survey of Nemas in the upper 20 mm of marine beach sand near low tide mark. *Jour. Washington Acad. Sci.*, 29 : 199-200.
- CONINCK, L. DE, SCHUURMANS-STEKHOVEN, J.H. et ADAMS, W., 1933. — Free living Nemas of the Belgian coast. Part II. Remarks on structure. *Mém. Mus. Hist. Nat. Belgique*, 49 : 1-163.

- CUÉNOT, L., 1932. — Tardigrades. Faune de France, 24, 96 p., P. Lechevalier, Paris.
- DAHL, E., 1948. — On the smaller Arthropoda of marine algae, especially in the polyhaline waters of the Swedish west coast. *Undersokn. ov. Oresund Lund*, 35 : 1-193.
- DAHL, E., 1953. — Some aspects of the ecology and zonation of the fauna of sandy beaches. *Oikos*, 4 (1) : 1-27.
- DEBYSER, J., 1957. — La sédimentation dans le Bassin d'Arcachon. *Bull. Cent. Et. Rech. Sci. Biarritz*, 3 : 405-418.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Suppl. *Vie et Milieu*, 1, 360 p.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1953. — Description d'un appareil pour la capture de la faune des eaux souterraines littorales sous la mer, et premiers résultats. *Vie et Milieu*, 4 (3) : 411-422.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1953b. — La faune des eaux souterraines littorales des plages de Tunisie. *Ibid.*, (2) : 141-170.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1953c. — Recherches sur l'écologie et la répartition du Mystacocaride *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis en Méditerranée. *Ibid.*, 4 (3) : 321-380.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1953d. — Révision des Mystacocarides du genre *Derocheilocaris* Pennak et Zinn. *Ibid.*, 4 (3) : 459-469.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1953e. — La faune des eaux souterraines littorales en Algérie. *Ibid.*, 4 (3) : 470-503.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1954. — Eaux souterraines littorales de la côte catalane française. *Ibid.*, 5 (3) : 408-451.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1956. — Etudes sur la faune interstitielle des îles Bahamas récoltée par M^{me} RENAUD-DEBYSER. II. Un nouveau Collembole marin. *Ibid.*, 7 (3) : 397-399.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Suppl. *Vie et Milieu*, 9, 740 pages.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., GERLACH, S. et SIEWING, R., 1954. — Recherches sur la faune des eaux souterraines littorales du Golfe de Gascogne. Littoral des Landes. *Ibid.*, 5 (3) : 373-407.
- DRACH, P., 1948. — Limite d'expansion des peuplements benthiques sessiles en zone littorale profonde (faciès rocheux). *C.R. Acad. Sci.*, 227 : 1397-1399.
- DRACH, P., 1951. — Les peuplements de fonds rocheux en zone littorale profonde (recherches en scaphandre autonome). *Ann. Biol.*, 27 (7) : 503-511.
- DRAGESCO, J., 1953. — Sur l'écologie des Ciliés psammophiles littoraux de la région de Banyuls (Pyr.-Or.). Note préliminaire. *Vie et Milieu*, 4 (3) : 627-632.

- EKMAN, S., 1953. — Zoogeography of the sea. Sidwick et Jackson, 418 p., Londres.
- EMERY, K.O., 1945. — Entrapment of air in beach sands. *Jour. Sedim. petrol.*, 15 : 39-49.
- EMERY, K.O., 1946. — Marine solution basins. *Jour. Geol.*, 54 (4) : 209-229.
- EMERY, K.O. et DIETZ, R.S., 1941. — Gravity coring instruments and mechanics of sediments coring. *Bull. Geol. Soc. America*, 52 : 1685-1714.
- EMERY, K.O. et FOSTER, J.F., 1958. — Water-tables in marine beaches. Sears Found. *Jour. Mar. Res.*, 644-653.
- EMERY, K.O. TRACEY, J.I. Jr et LADD, H.S., 1954. — Geology of Bikini and nearby atolls. Part I. *U.S. Geol. survey, Prof. pap.*, 260 A, 265 p., 84 figs, 11 cartes.
- FAURÉ-FRÉMIET, E., 1950. — Ecologie des Ciliés psammophiles littoraux. *Bull. Biol. France et Belgique*, 84 : 35-75.
- FAURÉ-FRÉMIET, E., 1950b. — Rythme de marée d'un *Chromulina* psammophile. *Ibid.*, 84 : 207-214.
- FAURÉ-FRÉMIET, E., 1951. — Ecologie des protistes littoraux. *Ann. Biol.*, 27 (6) : 437-447.
- FAUVEL, P., 1927. — Polychètes sédentaires. Faune de France, 16, 494 p. P. Lechevalier, Paris.
- FISHER, R.A., CORBET, A.S. et WILLIAMS, C.B., 1943. — The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample of an animal population. *Jour. Anim. Ecol.*, 22 : 142-158.
- FORD, E., 1923. — Animal communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 13 : 164-224.
- FRASER, H.J., 1935. — Experimental study of the porosity and permeability of clastic sediments. *Jour. Geol.*, 43 : 910-1010.
- FRIEDRICH, H., 1937. — Polychaetenstudien. I et III. *Kieler Meeresf.*, 1 (2) : 343-351.
- FRIEDRICH, H., 1938. — Polychaeta. Grimpe et Wagler, Tierwelt d. Nord und Ostsee. Leipzig. VII, 1-202.
- FRIEDRICH, H., 1939. — Polychaetenstudien. IV. *Kieler Meeresf.*, 3 (1) : 123-132.
- FRIEDRICH, H., 1940. — Polychaetenstudien. V à X. *Ibid.*, 3 (2) : 362-374.
- FRIEDRICH, H., 1951. — Zwei neue Bestandteile in der Fauna der Nordsee. *Zool. Anz.*, 145 : 171-177.
- GERLACH, S., 1952. — Nematoden aus dem Küstengrundwasser. *Ab. d. mathemnaturw. Klasse der Akademie der Wiss. Lite.*, 315-372.

- GERLACH, S., 1953. — Gastrotrichen aus dem Küstengrundwasser des Mittelmeeres. *Zool. Anz.*, **150** (9-10) : 203-211.
- GERLACH, S., 1953b. — Zur Kenntnis der Archianneliden des Mittelmeeres. *Kieler Meeresf.*, **9** (2) : 248-251.
- GERLACH, S., 1953c. — Les Nématodes marins libres des eaux souterraines littorales d'Esposende (Portugal). *Vie et Milieu*, **4** (1) : 85-94.
- GERLACH, S., 1953d. — Nouveaux Nématodes libres des eaux souterraines littorales françaises. *Ibid.*, **4** (1) : 95-110.
- GERLACH, S., 1953e. — Nématodes marins libres des eaux souterraines littorales de Tunisie et d'Algérie. *Ibid.*, **4** (2) : 221-237.
- GERLACH, S., 1953f. — Archianneliden von den französischen Mittelmeerküsten. *Ibid.*, **4** (4) : 745-747.
- GERLACH, S., 1953g. — Die Nematodenbesiedlung des Sandstrandes und der Küstengrundwasser an der italienischen Küste. I. Systematischer Teil. *Arch. Zool. ital.*, **37** : 517-640.
- GERLACH, S., 1953h. — Die biocönotische Gliederung der Nematodenfauna an den deutschen Küsten. *Z. morph. Okol. Tiere*, **41** : 411-512.
- GERLACH, S., 1954. — Das Supralitoral der sandigen Meeresküsten als Lebensraum einer Mikrofauna. *Kieler Meeresf.*, **10** (1) : 121-129.
- GIARD, A., 1904. — Sur une faunule caractéristique des sables à diatomées d'Ambleteuse (Pas-de-Calais). *C.R. Soc. Biol.*, **56** : 295-298.
- GINSBURG, R.N., 1956. — Environmental relationships of grain size, Florida carbonate sediments. *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, **40** : 2384-2427.
- GISIN, H., 1947. — Analyses et synthèses biocénotiques. *Arch. Sci. Phys. Nat. Genève, Série 5*, **29** : 42-75.
- GISIN, H., 1949. — L'écologie. *Acta Bioth.*, **9**, 89-100.
- GRASSÉ, P.-P., 1929. — Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux ? *C.R. Soc. Biol.*, **6** : 57-61.
- GRASSÉ, P.-P., 1937. — Ecologie animale et microclimat. *Sciences*, **16** : 383-390.
- GRASSÉ, P.-P., 1951. — Biocénotique et phénomène social. *Ann. Biol.*, **27** : 143-150.
- GRATON, L.C. et FRASER, H.J., 1935. — Systematic packing of spheres, with particular relation to porosity and permeability. *Jour. Geol.*, **43** : 785-909.
- HALMITON, E.L. et MÉNARD, H.W., 1956. — Density and porosity of the sea-floor surface sediments of San Diego, California. *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, **40** (4), 754-761.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1958. — Einige Polychaeten aus dem Küstengrundwasser der Bimini-Inseln (Bahamas). *Kieler Meeresf.*, **14** (2) : 233-240.

- HESS, R., ALLEE, N.C. et SCHMIDT, K.P., 1951. — Ecological animal geography, 715 p. John Wiley, Londres.
- ILLING, L.V., 1954. — Bahamian calcareous sands. *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, **38** : 1-95.
- KAPLAN, G., 1958. — Premières observations sur les Gastrotriches psammophiles des côtes du Calvados. *Arch. Zool. exp. gén.*, **96**, Notes et Rev., (1) : 27-37.
- KARLING, T.G., 1937. — Ein Apparat zum Auffangen von Kleintieren des Meeressandes. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.*, **60** : 387-391.
- KARLING, T.G., 1954. — Ueber einige Kleintiere des Meeressandes des Nordsee-Ostsee-Gebietes. *Ark. Zool.*, **7** (4) : 241-249.
- KLIE, W., 1929. — Die Copepoda Harpacticoidea der südlichen und westlichen Ostsee mit besonderer Berücksichtigung der Sandfauna der Kieler Bucht. *Zool. Jb. Syst. Okol. u. Geog.*, **57** (3-4) : 329-386.
- KLIE, W., 1934. — Die Harpacticoiden des Küstengrundwassers bei Schilksee (Kieler Förde). *Schr. Naturwiss. Ver. f. Schleswig-Holstein*, **20** : 409-434.
- KLIE, W., 1949. — Harpacticoiden (Cop.) aus dem Bereich von Helgoland und der Kieler Bucht. II. *Kieler Meeresf.*, **6** (1) : 1-4.
- KLIE, W., 1950. — Harpacticoiden (Cop.) aus dem Bereich von Helgoland und der Kieler Bucht. II. *Kieler Meeresf.*, **7** (1) : 76-128.
- KNÖLLNER, F., 1935. — Die Oligochaeten des Küstengrundwassers. *Schr. Naturwiss. Ver. f. Schleswig-Holstein*, **21** : 135-139.
- KNÖLLNER, F., 1935b. — *Stygocapitella subterranea* n. g., n. sp. *Ibid.*, **20** : 468-472.
- KNÖLLNER, F., 1935c. — Oekologische und systematische Untersuchungen über litorale und marine Oligochaeten der Kieler Bucht. *Zool. Jb. (Syst.)*, **66** : 425-512.
- KROGH, A. et SPARCK, R., 1936. — On a new bottom sampler for the investigation of the microfauna of the sea-bottom, with remarks on the quantity and significance of the benthonic microfauna. *Kgl. danske Vidensk. Selsk., Biol. Medd.*, **13** (4) : 1-12.
- KUNZ, H., 1935. — Zur Oekologie der Copepoden Schleswig-Holsteins und der Kieler Bucht. *Schr. Naturwiss. Ver. f. Schleswig-Holstein*, **21** (1) : 84-132.
- KUNZ, H., 1936. — Neue Harpacticoiden (Crust. Cop.) von Helgoland. *Kieler Meeresf.*, **1** (1) : 352-358.
- KUNZ, H., 1937. — Zur Kenntnis der Harpacticoiden des Küstengrundwassers der Kieler Förde (Studien an marinen Copepoden, I). *Ibid.*, **2** (1) : 94-115.
- KUNZ, H., 1937b. — Die sandbewohnenden Copepoden von Helgoland I (Studien an marinen Copepoden II). *Ibid.*, **2** (1) : 223-254.

- KUNZ, H., 1938. — Harpacticoiden vom Sandstrand der Kurischen Nehrung (Studien an marinen Copepoden III). *Ibid.*, 3 (1) : 148-157.
- KUNZ, H., 1949. — Die sandbewohnenden Copepoden von Helgoland II. *Ibid.*, 6 (1) : 51-59.
- KUNZ, H., 1954. — Beitrag zur Kenntnis der Harpacticoiden der Deutschen Bucht. *Ibid.*, 10 (2) : 224-228.
- LANG, K., 1948. — Monographie der Harpacticiden. 2 vol., 1863 p., H.O. Lund.
- LÉVI, C., 1950. — Contribution à l'étude des Gastrotriches de la région de Roscoff. *Arch. Zool. exp. gén.*, 87 (1) : 31-42.
- LÉVI, C., 1953. — Archiannélides Nerillidae de la région de Roscoff. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90, Notes et Rev., (2) : 64-70.
- LUBET, P., 1953. — Les variations saisonnières du Zooplancton du Bassin d'Arcachon. *Bull. Soc. Zool. France*, 78 : 204-216.
- LUBET, P., 1955. — Note sur le Phytoplancton du Bassin d'Arcachon. *Vie et Milieu*, 6 (1) : 53-59.
- LUBET, P., 1957. — Considérations écologiques sur les herbiers du Bassin d'Arcachon. *P.V. Soc. Lin. Bordeaux*, 89 : 1-9.
- MARCUS, E., 1936. — Tardigrada. Das Tierreich., 66, 340 p., de Gruyter, Leipzig.
- MARCUS, E., 1946. — *Batillipes pennaki* a new marine Tardigrade from the North and South American Atlantic coast. *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 2 (33) : 163.
- MARE, M., 1942. — A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 25 : 517-554.
- MICHAELSEN, W., 1889. — Synopsis der Enchytraeiden. *Abd. Naturwiss. Verein Hamburg*, 11 : 1-59.
- MICHAELSEN, W., 1900. — Oligochaeta. Das Tierreich, 10, 575 p., de Gruyter, Leipzig.
- MICHAELSEN, W., 1927. — Oligochaeten. Grimpe et Wagler : Tierwelt d. Nord-u. Ostsee., VI c, p. 1-44.
- MONARD, A., 1928. — Les Harpacticoides marins de Banyuls. *Arch. Zool. exp. gén.*, 67 : 259-443.
- MONARD, A., 1935. — Etude sur la faune des Harpacticoides marins de Roscoff. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, 13 : 3-89.
- MOORE, H.B., 1931. — The muds of the Clyde sea area. III. Chemical and physical conditions. Rate and nature of sedimentation — and Fauna. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 17 : 325-358.
- MOORE, H.B., 1959. — Marine ecology, 494 p. John Wiley, Londres.
- NEWELL, N.D. et IMBRIE, J., 1955. — Biological reconnaissance in the Bimini area. Great Bahama Bank. *New-York Acad. Sci. Trans.*, 3-14.

- NEWELL, N.D. et RIGBY, J.K., 1957. — Geological studies on the Great Bahama Bank. *Soc. Econ. Paleo. Miner., Spec. Publ.*, 5 : 15-72.
- NICHOLLS, A.G., 1935. — Copepods from the interstitial fauna of a sandy beach. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 20 : 379-405.
- NICHOLLS, A.G., 1939. — Some new sand-dwelling copepods. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 23 : 327-341.
- NOODT, W., 1952. — Subterrane Copepoden aus Norddeutschland. *Zool. Anz.*, 148 : 331-343.
- NOODT, W., 1952b. — Marine Harpacticiden (Cop.) aus dem eulitoralischen Sandstrand der Insel Sylt. *Math-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. Lit.*, 3 : 105-142.
- NOODT, W., 1953. — Bemerkenswerte Copepoda Harpacticoida aus dem Eulitoral der deutschen Meeresküste. *Zool. Anz.*, 51 : 6-20.
- NOODT, W., 1955. — Harpacticiden (Crust. Cop.) aus dem Sandstrand der französischen Biscaya-Küste. *Kieler Meeresf.*, 11 (1) : 86-109.
- NOODT, W., 1956. — Verzeichnis der im Eulitoral der schleswig-holsteinischen Küsten angetroffenen Copepoda Harpacticoida. *Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst.*, 28 (1) : 42-64.
- NOODT, W., 1957. — Zur Oekologie der Harpacticoida (Crust. Cop.) des Eulitorals der deutschen Meeresküste und der angrenzenden Brackgewässer. *Z. Morph. u. Okol. Tiere*, 46 : 149-242.
- OTTO, G., 1936. — Die Fauna der *Enteromorpha*-Zone in der Kieler Bucht. *Kieler Meeresf.*, 1 (1) : 1-48.
- PEARSE, A.S., 1939. — Animal ecology. 642 p., Mac Graw Hill, New-York.
- PEARSE, A.S., HUMM, H.J. et WHARTON, G.W., 1942. — Ecology of sandy beaches at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monog.*, 12 : 135-190.
- PENNAK, R.W., 1939. — The microscopic fauna of sandy beaches. *American Ass. Adv. Sci.*, 10 : 94-106.
- PENNAK, R.W., 1942. — Harpacticoid Copepods from some intertidal beaches near Woods Hole, Massachusetts. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 61 : 274-285.
- PENNAK, R.W., 1942b. — Copepods inhabiting intertidal beaches near Woods Hole, Massachusetts. *Ecology*, 23 : 446-456.
- PENNAK, R.W., 1950. — Comparative ecology of the interstitial fauna of fresh water and marine beaches. *Ann. Biol.*, 27 (10) : 217-250.
- PENNAK, R.W. et ZINN, D.J., 1943. — *Mystacocarida*, a new order of Crustacea from intertidal beaches in Massachusetts and Connecticut. *Smith. Misc. Coll.*, 103 : 1-11.
- PÉRÈS, J.M. et PICARD, J., 1955. — Biotopes et biocoenoses de la Méditerranée occidentale comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique nord oriental. *Arch. Zool. exp. gén.*, 92 (1) : 1-72.
- PETIT, G. et SCHACHTER, D., 1951. — Le problème des eaux saumâtres. *Ann. Biol.*, 27 (7) : 533-543.

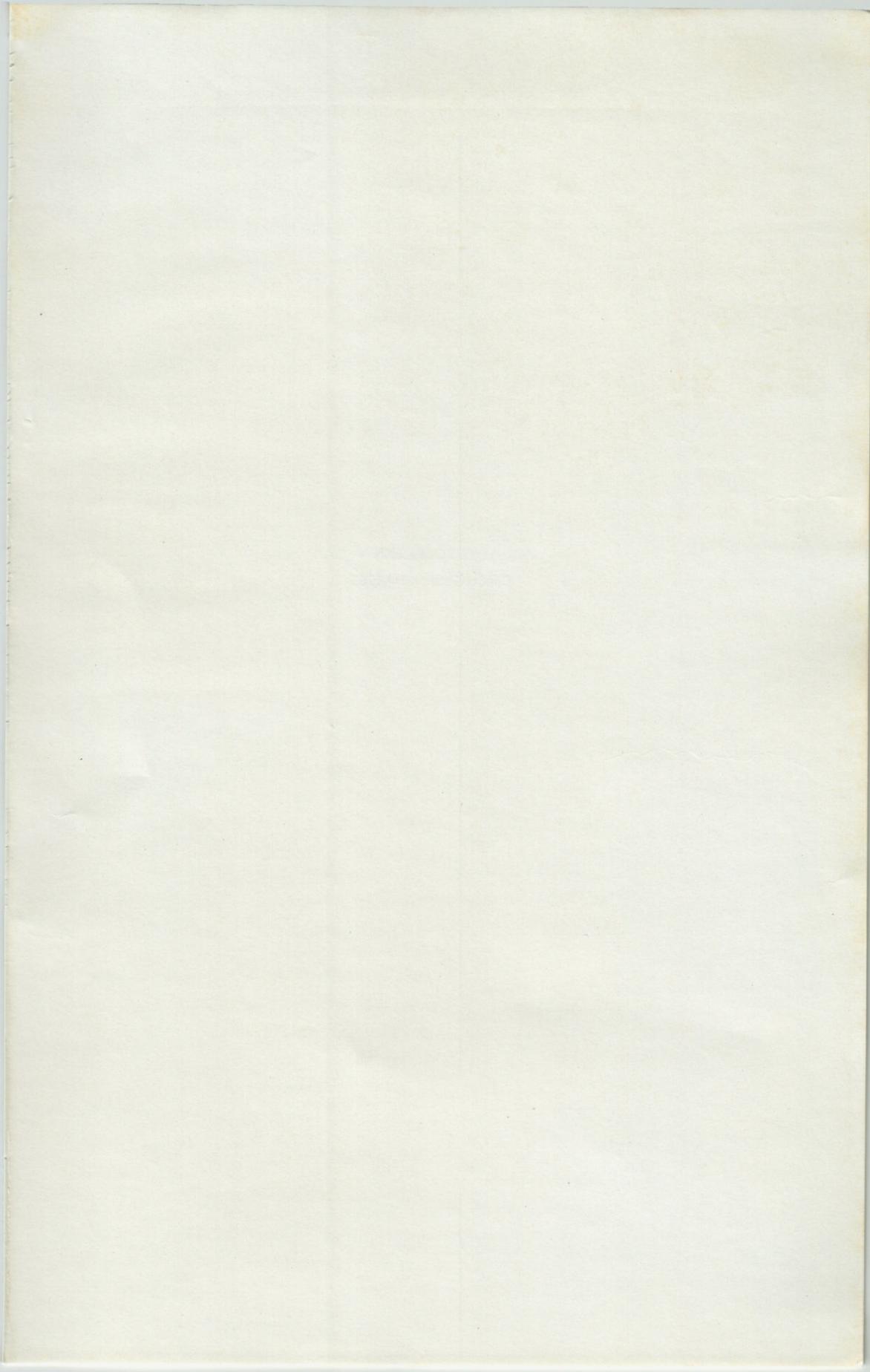
- PETTJOHN, F.J., 1957. — Sedimentary rocks. 2^e édition, Harper and Bros. New-York, 718 p.
- PICARD, F., 1933. — Les associations ou biocoenoses. *C.R. Soc. Biogéog.*, **83** : 45-47.
- PLESA, C., 1956. — Contribution à la faune des Cyclopoïdes (Crustacés Copépodes) de la république populaire roumaine. *Anal. Inst. Cercet. Pisc.*, serie noua, **1** : 363-372.
- PLESA, C., 1959. — Etude sur la faune interstitielle littorale de la Mer Noire. I. Description du *Halicyclops brevispinosus psammophilus* n. subsp. (Crustacé Copépode). *Lucr. Ses. St. Stat. Zool. Marine, Agigea*, 303-307.
- PRENANT, M., 1932. — L'analyse mécanique des sables littoraux et leurs qualités écologiques. *Arch. Zool. exp. gén.*, **24** : 581-595.
- PRENANT, M., 1934. — Adaptation, écologie et biocoenotique. *Actual. Scient. Indust.*, **103**, 59 p.
- PRENANT, M., 1951. — Les interactions en biocoenotique. *Ann. Biol.*, **27** (2) : 143-152.
- PRENANT, M., 1958. — Ecologie des sables intercotidaux et traduction approximative des données granulométriques en nombre de grains. *C.R. Acad. Sci.*, **246** : 1582-1585.
- PRENANT, M., 1960. — Etudes écologiques sur les sables intercotidaux. I. Questions de méthode granulométrique. Application à trois anses de la Baie de Quiberon. *Cahiers de Biol. Mar.* **1**, (3) : 295-340.
- PURASJOKI, K.J., 1945. — Quantitative Untersuchungen über die Mikrofauna des Meeresbodens in der Umgebung der Zoologischen Station Tvärminne an der Südküste Finnlands. *Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol.*, **9** (14) : 1-24.
- REES, C.B., 1940. — A preliminary study of a mud-flat. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **24** : 185-199.
- REID, D.M., 1930. — Salinity interchange between sea-water in sand and overflowing fresh water at low-tide. Part 1. *Journ. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **16** : 609-614.
- REID (D.M.), 1932. — Salinity interchange between sea-water in sand and overflowing fresh water at low-tide. Part 2. *Ibid.*, **17** : 299-306.
- REMANE (A.), 1925. — Neue aberrante Gastrotrichen. II. *Turbanella cornuta* n. sp. und *T. hyalina* M. Schultze, 1853. *Zool. Anz.*, **64** : 309-314.
- REMANE (A.), 1925b. — Diagnosen neuer Archianneliden. *Zool. Anz.*, **65** : 15-17.
- REMANE, A., 1926. — *Protodrilidae* aus der Nord-und Ostsee. *Ibid.*, **67** : 119-125.
- REMANE, A., 1932. — Archiannelida. Grimpe et Wagler : Tierwelt d. Nord u. Ostsee., **6 a** : 1-36.

- REMANE, A., 1933. — Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel.*, 21 : 161-221.
- REMANE, A., 1934. — Die Brackwasserfauna. *Verh. dtsh. Zool. Ges.*, Suppl. 7 : 34-74.
- REMANE, A., 1934b. — Die Gastrotrichen des Küstengrundwassers von Schilksee. *Schrift. Naturwiss. Ver. f. Schles-Holstein.*, 20 (2) : 473-478.
- REMANE, A., 1936. — Gastrotrichen u. Kinorhyncha. *Das Tierreich.*, 4 (1) : 1-242, de Gruyter, Leipzig.
- REMANE, A., 1940. — Einführung in die Zoologische Oekologie der Nord- u. Ostsee. Grimpe et Wagler : *Tierwelt d. Nord- u. Ostsee*, 1 a : 1-238.
- REMANE, A., 1949. — Archianneliden der Familie *Nerillidae* aus Südwest-Afrika. *Kieler Meeresf.*, 6 : 45-50.
- REMANE, A., 1949b. — Die psammobionten Rotatorien der Nord-u. Ostsee. *Ibid.*, 6 : 59-67.
- REMANE, A., 1951. — Die Besiedlung des Sandbodens im Meer und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Oekologie. *Verh. dtsh. Zool. Ges. Wilhelmshaven*, 327-359.
- REMANE, A., 1951b. — *Mesodasys* ein neuer Genus der Gastrotricha. *Kieler Meeresf.*, 8 : 102-105.
- REMANE, A., 1953. — Zwei neue *Turbanella*-Arten aus dem marinen Küstengrundwasser. *Ibid.*, 9 (1) : 62-65.
- REMANE, A., 1955. — Die Brackwasser-Submergenz und die Umkomposition der Coenosen in Belt- u. Ostsee. *Ibid.*, 11 (1) : 59-73.
- REMANE, A. et SCHULZ, E., 1934. — Das Küstengrundwasser als Lebensraum. *Schrift. Naturwiss. Ver. Schles-Holstein.*, 20 (2) : 399-408.
- RENAUD, J., 1955. — Sur l'existence et les caractères généraux d'une faune interstitielle des sables coralliens tropicaux (île de Bimini, Bahamas). *C.R. Acad. Sci.*, 241 : 256-257.
- RENAUD, J., 1956. — A report on some Polychaetous Annelids from the Miami Bimini area. *American Mus. Novi.*, 1812 : 1-40.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1956b. — Répartition de deux Tardigrades *Batillipes mirus* Richters et *Stygarctus bradypus* Schulz dans un segment de plage du Bassin d'Arcachon. *C.R. Acad. Sci.*, 243 : 1365-1369.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1957. — Essai d'études quantitatives de la faune interstitielle sur une plage du Bassin d'Arcachon. *C.R. 82^e Cong. Soc. Sav.*, 125-126.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1957b. — Description d'un carottier adapté aux prélèvements des sables de plage. *Rev. Inst. Fr. Pétr.*, 12 (4) : 501-502.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1958. — Contribution à l'étude de la faune interstitielle du Bassin d'Arcachon. *Proc. XVth Inter. Cong. Zool. London*, 323-326.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1959. — Sur quelques Tardigrades du Bassin d'Arcachon. *Vie et Milieu*, 10 (2) : 135-146.

- RENAUD-DEBYSER, J., 1959b. — Etude sur la faune interstitielle des îles Bahamas. III. Tardigrades. *Ibid.*, 10 (3) : 296-302.
- RICHTERS, F., 1908. — Marine Tardigraden. *Zool. Anz.*, 33 : 77-85.
- RULLIER, F., 1957. — Teneur en air et en eau interstitiels des sables marins et son influence sur les conditions d'habitat. *C.R. Acad. Sci.*, 245 : 936-938.
- SARS, G.O., 1910. — Copepoda Harpacticoidea. An account of the Crustacea of Norway, 5 : 337-368.
- SARS, G.O., 1921. — Copepoda, supplement. An account of the Crustacea of Norway, 7 : 16-24.
- SASSUCHIN, D.N., KABANOV, N.M. et NIESWESINOVA, K.S., 1927. — Ueber die mikroskopische Pflanzen- und Tierwelt der Sandfläche des Okaufers bei Murom. *Russ. Hydrobiol. Zeitschr.*, 6 : 59-83.
- SCHULZ, E., 1937. — Das Farbsterifensandwatt und seine Fauna, seine ökologisch biozonotische Untersuchungen an der Nordsee. *Kieler Meeresf.*, 1 : 359-378.
- SCHULZ, E., 1939. — Ueber eine Mikrofauna im oberen Eulitoral auf Amrum. *Ibid.*, 3 (1) : 158-164.
- SCHULZ, E., 1951. — Ueber *Stygarctus bradypus* n. g., n. sp., einen Tardigraden aus dem Küstengrundwasser u. seine phylogenetische Bedeutung. *Ibid.*, 8 (1) : 86-97.
- SCHULZ, E., 1953. — *Orzeliscus septentrionalis* n. sp., ein neuer mariner Tardigrad aus der deutschen Nordseeküste. *Kieler Meeresf.*, 9 (2) : 288-293.
- SCHULZ, E., 1955. — Studien an marinen Tardigraden. *Ibid.*, 11 (1) : 73-79.
- SCHUURMANS-STEKHOVEN, J.H., 1950. — The free-living nemas of the Mediterranean. I. The Bay of Villefranche. *Mem. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, 7 (37-38) : 1-220.
- SIEWING, R., 1955. — *Petitia amphophthalma* n. gen. n. sp., ein neuer Polychaet aus dem Sandluckensystem. *Vie et Milieu*, 6 (3) : 413-425.
- SMIDT, E.L.B., 1952. — Animal production in the Danish Waddensea. *Medd. Comm. Danmarks Fisk.-og Havunders.*, Ser. Fis., 11 (6) : 1-151.
- SMITH, J.E., 1932. — The shell gravel deposits and the infauna of the Eddystone grounds. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 18 : 243-278.
- SMITH, R.I., 1955. — Salinity variations in interstitial water of sand at Kaunes Bay Millport, with reference to the distribution of *Nereis diversicolor*. *Ibid.*, 34 : 33-46.
- SOUTHERN, R., 1914. — Archiannelida and Polychaeta. Clare Island survey. *Proc. Roy. Irish. Acad.*, 31 (41) : 1-160.
- STEPHENSON, T.A. et STEPHENSON, A., 1950. — Life between tide-marks in North America. I. The Florida Keys. *Jour. Ecol.*, 38 : 354-408.
- STOWELL, F.P., 1927. — The absorption of ions from sea-water by sand. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 14 : 955-966.

- SWEDMARK, B., 1950. — Contribution à l'étude de la microfaune des sables de Roscoff. *Arch. Zool. exp. gén.*, **87**. Notes et Rev. : 22-24.
- SWEDMARK, B., 1955. — Recherches sur la morphologie, le développement et la biologie de *Psammodrillus balanoglossoides*. *Ibid.*, **92** (3) : 142-219.
- SWEDMARK, B., 1955*b*. — Gastrotriches marins de la région de Roscoff. *Ibid.*, **93**. Notes et Rev., (1) : 10-19.
- SWEDMARK, B., 1956. — Nouveaux Gastrotriches Macrodasyoïdes de la région de Roscoff. *Ibid.*, **94**. Notes et Rev., (1) : 43-57.
- SWEDMARK, B., 1956*b*. — Etude de la microfaune des sables marins de la région de Marseille. *Ibid.*, **94**. Notes et Rev., (2) : 70-95.
- THORSON, G., 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Medd. Comm. Danmarks Fisk.-og Havunders.*, Ser. Plankton., **14** : 1-523.
- THORSON, G., 1955. — Modern aspects of marine level-bottom animal communities. *Jour. Mar. Res.*, **14** (4) : 387-397.
- THORSON, G., 1956. — Marine level-bottom communities of recent seas, their temperature, adaptation and their « balance » between predators and food animals. *Trans. New-York Acad. Sci.*, Sér. 2, **18** (8) : 697-700.
- THORSON, G., 1957. — Bottom Communities (Sublittoral and shallow shelf). *Geol. Soc. America. Memoir*, **64** (1) : 461-534.
- THORP, E.M., 1936. — Calcareous shallow-water marine deposits of Florida and the Bahamas. *Pap. Tortugas Lab.*, **29** (452) : 37-120.
- VAUGHAN, T.W., 1914. — Geological investigations in the Bahamas and southern Florida. *Ibid.*, **13** : 227-233.
- WELCH, P., 1920. — The genera of the Enchytraeidae (Oligochaeta). *Trans. American Micr. Soc.*, **39** : 25-50.
- WIESER, W., 1953. — Die Beziehung zwischen Mundhohlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. Eine ökologisch-morphologische Studie. *Ark. f. Zool.*, **4** (26) : 439-484.
- WILKE, U., 1954. — Méditerrané Gastrotrichen. *Zool. Jb. Ab. Syst.*, **82** (6) : 497-550.
- WILLIAMS, C.B., 1947. — The generic relations of species in small ecological communities. *Jour. Anim. Ecol.*, **16** : 11-18.
- WILSON, C.B., 1932. — The Copepods of the Woods Hole region, Massachusetts. *U.S. Nat. Mus. Bull.*, **98** : 1-635.
- WILSON, C.B., 1935. — A new and important Copepod habitat. *Smith. Misc. Coll.*, **94** : 1-13.

- WILSON, D.P., 1951. — The influence of the nature of the substratum on the metamorphosis of the larvae of marine animals, especially the larvae of *Ophelia bicornis* Savigny. *Ann. Inst. Océanog.*, 27 (2): 49-156.
- WISNIEWSKY, J., 1934. — Recherches écologiques sur le psammon, et spécialement sur les Rotifères psammiques. *Arch. Hydrobiol. Rybactwa.*, 8 : 149-272.
- WISNIEWSKY, J., 1947. — Remarques relatives aux recherches récentes sur le psammon d'eau douce. *Ibid.*, 13 : 7-36.
- ZANEVELD, J.S., 1938. — Marine Gastrotricha and Kinorhyncha from Scheveningen. *Zool. Med. Leiden*, 20 : 257-262.



IMPRIMERIE LOUIS-JEAN - GAP

Dépôt légal 182 - 1963

PUBLICATIONS DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS

FAUNE DES PYRÉNÉES-ORIENTALES

Cette série, publiée avec l'aide du Conseil général des Pyrénées-Orientales, est avant tout une récapitulation des documents acquis par les chercheurs ayant travaillé dans la région de Banyuls.

Faune marine des Pyrénées-Orientales :

1. — Céphalopodes, par K. WIRZ. — Parasites de Céphalopodes, par R.-Ph. DOLLFUS, 1-72, 1958.
2. — Echinodermes, par G. CHERBONNIER, 1-67, 1958.
3. — Opisthobranches, par K. WIRZ-MANGOLD et U. WYSS, 1-71, 1958.
4. — Annélides Polychètes, par L. LAUBIER et J. PARIS, 1-81, 1962.

Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales :

1. — Hyménoptères Vespiformes des environs de Banyuls, par H. NOUVEL et H. RIBAUT, 1-32, 1958.
2. — *Aphidoidea*, par G. REMAUDIÈRE, 1-66, 1958.
3. — Névroptéroïdes, par J. AUBER, 1-42, 1958.
4. — Odonates, par P. AGUESSE, 1-54, 1958.
5. — Thécamoebiens du sol, par L. BONNET et R. THOMAS, 1-103, 1960.
6. — Lépidoptères. I. Macrolépidoptères, par Cl. DUFAY, 1-153, 1961.

Les fascicules de la **Faune des Pyrénées-Orientales** sont en vente à la librairie Hermann, 115 boulevard Saint-Germain, Paris (6^e).

IMPRIMERIE
LOUIS-JEAN
— GAP —