

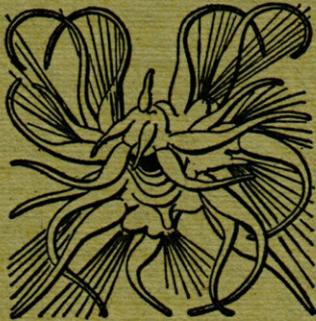
VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Banyuls-sur-Mer

Série B : Océanographie

Tome XVI - 1965 - Fasc. 2 - B



MASSON & C^{ie}

120, Bd St-Germain, Paris VI^e

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITE DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel, comprenant six fascicules, contient environ 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries :

Série A : Biologie marine; Série B : Océanographie; Série C : Biologie terrestre.

Pour chaque toison, deux fascicules sont en principe réservés à chacune des trois séries. La succession des trois séries au cours de l'année peut être sujette à variations d'un tome au suivant. La Rédaction se réserve de modifier la répartition en trois sections suivant l'abondance relative des manuscrits acceptés pour chaque série.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur P. DRACH, Directeur de la Publication, ou M. L. LAUBIER, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, 66, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C. BOCQUET (Paris, France), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), J. MAETZ (C.E.A., Villefranche-sur-Mer, France), M. PAVANS DE CECCATTY (Lyon, France), G. PETIT (Paris, France), G. TEISSIER (Paris, France), O. TUZET (Montpellier, France).

Série B : Océanographie

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), J. BROUARDEL (Monaco), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOV (Paris, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÈRES (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France).

Série C : Biologie terrestre

E. ANGELIER (Toulouse, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), B. POSSOMPES (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT-GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France).

L'abonnement part du n° 1 de chaque année (6 fascicules par an).
Les abonnements sont reçus par la Librairie MASSON & Cie, 120, boulevard Saint-Germain, Paris VI.

France et zone franc (Pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) 60 FF

Règlement par chèque bancaire ou chèque postal (C.C.P. 599, Paris) ou mandat.

Belgique et Luxembourg 650 FB

Autres pays 65 FF

Prix payables dans les autres monnaies au cours des règlements commerciaux du jour du paiement, par l'une des voies suivantes : chèque sur Paris d'une banque étrangère; virement par banque sur compte étranger; mandat international.

Prix du fascicule séparé 18 FF

Changement d'adresse 0,50 FF

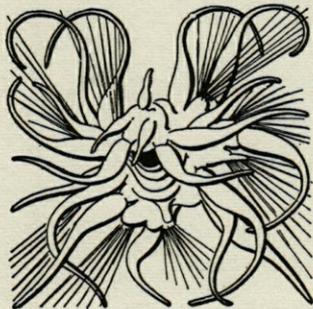
VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Banyuls-sur-Mer

Série B : Océanographie

Tome XVI - 1965 - Fasc. 2 - B



MASSON & C^{ie}

120, Bd St-Germain, Paris VI^e

SOMMAIRE

Claude MONNIOT. — Les « Blocs à Microcosmus » des fonds chalutables de la région de Banyuls-sur-Mer	819
Craig B. KENSLER. — Distribution of crevice species along the iberian peninsula and northwest africa	851
Alan E. BRAFIELD. — Quelques facteurs affectant la teneur en oxygène des eaux interstitielles littorales	889
A. LÉVY. — Contribution à l'étude sédimentologique du littoral roussillonnais entre le cap Racou et Port-la-Nouvelle.	899
Guy CAHET. — Contribution à l'étude des eaux et des sédiments de l'étang de Bages-Sigean (Aude). III. - Réduction des composés soufrés	917

LES « BLOCS A MICROCOSMUS » DES FONDS CHALUTABLES DE LA RÉGION DE BANYULS-SUR-MER ⁽¹⁾

par Claude MONNIOT

SOMMAIRE

L'auteur fournit la liste des espèces d'Invertébrés vivant en épibiotés sur la tunique des *Microcosmus* des fonds chalutables. Les rapports entre les épibiotés et les facteurs qui influencent leur répartition sur la tunique sont envisagés.

Les grandes Ascidies couvertes d'épibiotés si communes sur les fonds chalutables de Méditerranée ont de tous temps frappé les observateurs. Dès 1815, CUVIER donnait à l'Ascidie support le nom d'*Ascidia microcosmus* et dès cette époque le concept d'une épibiose à *Microcosmus* était posé. Puis il fallut attendre les recherches modernes sur les associations de faune pour que cette notion commence à être précisée.

HARANT, 1931, cite 26 espèces sur le bloc à *Microcosmus*. D'autres travaux, en particulier PÉRÈS et PICARD 1958, MOLINIER 1958, et PARENZAN 1960, ont fourni des listes d'espèces connues des fonds à *Microcosmus* sans préciser quelles espèces vivaient sur le fond et quelles autres avaient pour habitat sinon exclusif du moins préférentiel la tunique des Ascidies.

Dans ce travail nous donnerons la liste des espèces rencontrées sur les blocs à *Microcosmus* de la zone chalutable située au large du cap Béar, puis nous tenterons de définir les rapports de l'Ascidie et de ses épibiotés, ainsi que l'importance de l'épibiose dans la

(1) Ce travail est extrait d'un mémoire inédit présenté à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris le 14 décembre 1961 pour l'obtention du titre de Docteur en Océanographie biologique.

biologie des fonds chalutables de la partie Sud-Ouest du Golfe du Lion.

Les *Microcosmus* récoltés dans cette zone sont pour 95 % des *M. sabatieri* Roule et pour 5 % des *M. vulgaris* Heller. Il n'a pas été possible de mettre en évidence de différences entre les couvertures de ces deux espèces, aussi dans cette étude nous n'en avons pas tenu compte.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

ORIGINALITÉ ET ÉVOLUTION DU SUBSTRAT

L'étude d'une association se développant sur un milieu vivant nécessite une connaissance préalable de ce milieu et de son évolution, ainsi que de l'aspect sous lequel il se présente.

Le *M. sabatieri* se fixe sur la totalité des substrats solides qu'il rencontre sur la vase côtière : schistes, galets, coquilles (Huitres, Pectens, Turritelles, Cardium, Serpules...), mâchefer (très abondant à Banyuls à cause du trafic de Port-Vendres), débris métalliques divers, caoutchouc, vieux cordages, Ascidies diverses, en particulier *Polycarpa pomaria* (Savigny) et *Phallusia mammillata* (Cuvier). Il a tendance à former des blocs complexes qui comprennent de nombreuses Ascidies enchevêtrées et fixées les unes sur les autres.

La fixation s'effectue par des expansions tunicales parcourues par un sinus sanguin. Au contact du support et de la vase, les crampons prennent une allure de racine irrégulièrement dichotomisée et tendent à enrober toute particule solide à leur contact. Si ces rhizoïdes ne sont pas en contact direct avec la vase (Ascidie fixée sur un support émergeant largement), ils forment alors des lames courtes qui embrassent étroitement le support. Exceptionnellement, ils sont dichotomisés, mais leurs ramifications très courtes et serrées ressemblent vaguement à un chou-fleur.

Le *Microcosmus* est fixé, le siphon inhalant vers le haut, le siphon exhalant disposé latéralement. Cette disposition n'est respectée que dans le cas des Ascidies isolées et de celui de l'Ascidie centrale d'un bloc complexe : les autres *Microcosmus* de ce bloc peuvent prendre des positions moins franches. Dans les fonds rocheux, loin de la vase, nous n'avons pas remarqué d'orientation spéciale des siphons. Cet aspect dressé du *Microcosmus* semble lié à la vie sur fond vaseux.

Il se présente tel un cylindre surmonté d'un tronc de cône, le siphon cloacal est porté par un prolongement court de l'angle latéro-supérieur. L'ensemble émerge de la vase de 6 à 10 cm. La fixation et la croissance des épibiotés sont limitées par deux facteurs inhabituels : d'une part, les propriétés physiques et chimiques de la tunique, d'autre part, la contractilité du *Microcosmus*.

La partie la plus externe de la tunique est formée d'une sorte de cuticule très mince et très résistante; c'est cette cuticule qui porte les bandes pigmentaires des siphons et les spinules. Elle est formée par la condensation de la couche la plus distale de la tunique. Sur cette cuticule, se fixent les épibiotés; de la variation de ses propriétés chez les Ascidies, dépend la possibilité de la vie épibiotique.

Ses propriétés principales sont :

a) Sa relative imputrescibilité, donc sa résistance aux différents agents chimiques; il arrive de trouver des cuticules isolées, l'Ascidie et la tunique ayant été complètement décomposées.

b) Sa résistance mécanique : elle peut être déprimée ou déformée par la paroi de l'animal fixé, en particulier par les *Musculus* et les *Hiattella*, mais nous ne l'avons jamais rencontrée entamée par des épibiotés, ni percée par des prédateurs tels les Mollusques ou les Ophiures.

c) Son inextensibilité : pour grandir l'Ascidie doit la faire éclater, nous reviendrons plus loin sur l'importance de ce facteur.

Les déformations du *Microcosmus* dépendent de deux facteurs : la puissance musculaire de l'animal et la rigidité de la tunique.

Des expériences faites par HARANT, et citées dans sa thèse, prouvent qu'une couche d'eau de 6 cm au-dessus du siphon buccal peut être aspirée par un *Microcosmus* de grande taille, alors qu'une *Phallusia* de taille équivalente n'aspire l'eau que dans un rayon de 4 cm. Cette puissance musculaire, peut-être la plus considérable parmi les Ascidies, s'exerce en deux points seulement : les deux siphons; car le vaisseau sanguin irrigant la tunique est le seul autre point d'adhérence de la masse viscérale à la tunique.

La tunique du *Microcosmus* est épaisse, rigide, de consistance presque cartilagineuse. L'épaisseur varie beaucoup d'un individu à l'autre, et localement sur un même individu : mince et molle autour des siphons, elle s'épaissit et prend la dureté maximale à l'angle postéro-ventral. Malgré cette épaisseur et cette rigidité, la puissance de la contraction est telle qu'au contraire de certaines Ascidies simples qui se contractent et se déplacent au sein de leur tunique, les *Microcosmus* entraînent celle-ci dans leurs mouvements. La tunique joue alors le rôle d'un squelette qui équilibre par des déformations élastiques les tensions internes. L'intensité de ces déformations varie depuis les points d'application des forces jusqu'au support fixe de l'Ascidie.

Les zones de contraction seront donc, dans un ordre d'intensité décroissante : les siphons — la zone dorsale entre les siphons — le pourtour des trois zones précédentes, c'est-à-dire l'ensemble de la moitié antérieure et dorsale de l'animal. La partie ventrale et postérieure n'est pratiquement plus intéressée par la contraction.

La rigidité de la tunique tend à faire jouer celle-ci comme un ensemble de panneaux. Le phénomène n'est pas général, certaines

Ascidies semblent cloisonnées par un jeu de bourrelets servant de joints alors que d'autres sont lisses et la contraction s'y répartit régulièrement. Dans le cas où les panneaux sont apparents, le schéma général de leur répartition est à peu près constant et permet de définir les lignes de force de la contraction.

Ce *Microcosmus*, considéré comme un support, va évoluer en même temps que ses épibiotes, modifiant par là même les conditions de fixation et de vie de la faune fixée.

Quelles sont les principales modifications qui peuvent surgir ?

Modification du milieu dans lequel vit l'Ascidie. — Seul le cas de l'envasement progressif peut être envisagé. Dans ce cas, le *Microcosmus* réagit en se « hissant à l'intérieur de sa tunique », dont il abandonne quelquefois un prolongement de 5 à 8 cm. Ces prolongements sont formés par un rapprochement des deux côtés de la tunique, ce qui réduit à une fente étroite l'espace primitivement occupé par la masse viscérale de l'Ascidie. Les épibiotes qui ne peuvent quitter la surface périssent au fur et à mesure de l'envasement.

Croissance du Microcosmus. — La croissance semble, dans de nombreux cas, irrégulière; le processus est alors commandé par des éclatements de la cuticule supérieure de la tunique. Nous avons souvent remarqué des fentes, des déchirures de cette cuticule. Les bords sont largement écartés et l'espace entre eux est rempli par de nouveaux tissus dont la teinte claire tranche sur la couleur foncée de l'ancienne cuticule. Dans certains cas extrêmes, l'individu semble gonflé et perd presque l'allure générale de l'espèce. La tunique est alors mince et souple. Cette croissance irrégulière permet peut-être d'expliquer le manque de constance des proportions qu'il est facile de mettre en évidence chez ces espèces.

La ligne principale de déchirure suit l'axe médiodorsal et tourne autour des siphons. Elle est quelquefois remplacée par un éclatement en étoile sur l'espace intersiphonal, d'autres fois, mais rarement, une ligne allant du siphon buccal à l'angle postéro-dorsal a été observée. Nous n'avons jamais vu de phénomènes semblables dans les régions postérieure et ventrale. Il est d'ailleurs facile de se rendre compte de l'ancienneté de la tunique : au fur et à mesure du vieillissement de la cuticule, celle-ci prend des teintes de plus en plus foncées.

Ce phénomène de croissance a une grande importance vis-à-vis des conditions de vie et de fixation de l'épifaune.

— A la suite de ces différentes remarques, il devient évident que l'on ne peut considérer les différentes régions du *Microcosmus* comme équivalentes vis-à-vis d'une épibiose possible et qu'il faut faire entrer en ligne de compte l'influence de trois facteurs principaux dont au moins deux sont inhabituels dans les études d'associations de faune fixée.

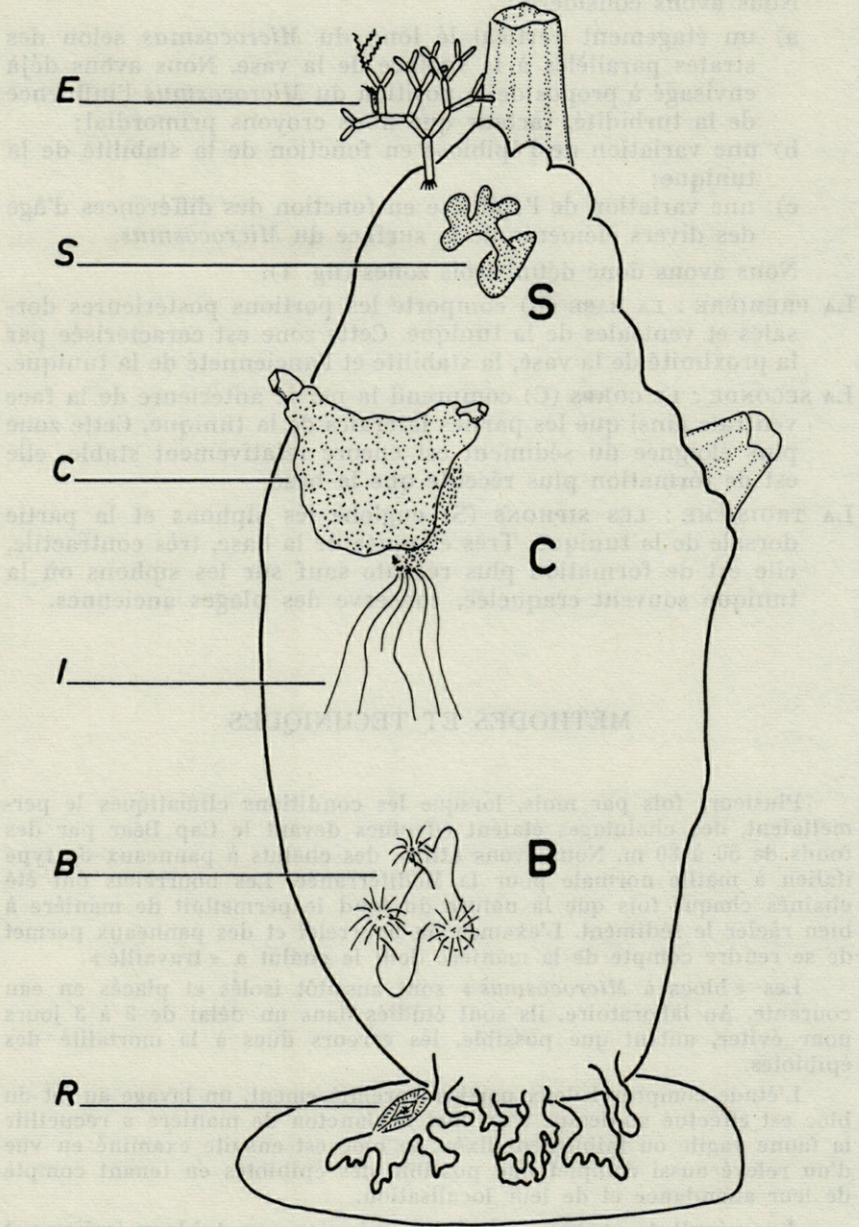


FIG. 1. — Les zones du *Microcosmus*.

Nous avons considéré :

- a) un étagement vertical le long du *Microcosmus* selon des strates parallèles à la surface de la vase. Nous avons déjà envisagé à propos de la position du *Microcosmus* l'influence de la turbidité, facteur que nous croyons primordial;
- b) une variation de l'épibiose en fonction de la stabilité de la tunique;
- c) une variation de l'épibiose en fonction des différences d'âge des divers éléments de la surface du *Microcosmus*.

Nous avons donc défini trois zones (fig. 1).

LA PREMIÈRE : LA BASE (B) comporte les portions postérieures dorsales et ventrales de la tunique. Cette zone est caractérisée par la proximité de la vase, la stabilité et l'ancienneté de la tunique.

LA SECONDE : LE CORPS (C) comprend la partie antérieure de la face ventrale ainsi que les parties latérales de la tunique. Cette zone plus éloignée du sédiment est encore relativement stable, elle est de formation plus récente que la base.

LA TROISIÈME : LES SIPHONS (S) englobe les siphons et la partie dorsale de la tunique. Très éloignée de la base, très contractile, elle est de formation plus récente sauf sur les siphons où la tunique souvent craquelée, conserve des plages anciennes.

MÉTHODES ET TECHNIQUES

Plusieurs fois par mois, lorsque les conditions climatiques le permettaient, des chalutages étaient effectués devant le Cap Béar par des fonds de 50 à 80 m. Nous avons utilisé des chaluts à panneaux de type italien à maille normale pour la Méditerranée. Les bourrelets ont été chaînés chaque fois que la nature du fond le permettait de manière à bien râcler le sédiment. L'examen du bourrelet et des panneaux permet de se rendre compte de la manière dont le chalut a « travaillé ».

Les « blocs à *Microcosmus* » sont aussitôt isolés et placés en eau courante. Au laboratoire, ils sont étudiés dans un délai de 2 à 3 jours pour éviter, autant que possible, les erreurs dues à la mortalité des épibiotés.

L'étude comprend deux parties : premièrement, un lavage au jet du bloc est effectué au-dessus d'un filet à plancton de manière à recueillir la faune vagile ou faiblement fixée; le bloc est ensuite examiné en vue d'un relevé aussi complet que possible des épibiotés en tenant compte de leur abondance et de leur localisation.

Les résultats obtenus ont été réunis dans un tableau indiquant la localisation des épibiotés sur le *Microcosmus* et l'époque de l'année pendant laquelle ils ont été reconnus.

TABLEAU I
Résumé des résultats
LISTE FAUNISTIQUE GÉNÉRALE

Date des prélèvements - Espèces -	Oct. 1958 Nov. 1959	Déc. 1960	Jan. 1961	Mars 1961	Avr. 1961	Mai 1961 Juin 1961
FORMANIFERES						
<u>Spiroloculina excavata</u> d'Orb.			50 à 120 m			
<u>Spiroloculina tenuisepta</u> Brady			120 m			
<u>Triloculina oblonga</u> Mont.			50 à 90 m			
<u>Triloculina schreibersiana</u> d'Orb.			120 m			
<u>Triloculina marioni</u> Schlumb.			120 m			
<u>Quinqueloculina ungeriana</u> d'Orb.			50 à 90 m			
<u>Quinqueloculina contorta</u> d'Orb.			50 à 90 m			
<u>Quinqueloculina stelligera</u> Schlumb.						
<u>Sigomoilina edwardsi</u> (Schlumb.)			120 m			
<u>Pyrgo</u> sp.			50 à 90 m			
<u>Nonion asterizans</u> F. et M.			50 à 90 m			
<u>Nonion umbilicatum</u> (Mont.)			50 à 90 m			
<u>Elphidium crispum</u> Linné			50 à 120 m			
<u>Elphidium excavatum</u> (Mont.)			50 à 90 m			
<u>Lenticulina orbicularis</u> (d'Orb.)			120 m			
<u>Vaginulina legumen</u> Linné			120 m			
<u>Guttulina problema</u> d'Orb.			120 m			
<u>Eponides concentricus</u> (P. et J.)			50 à 90 m			
<u>Rotalia beccarii</u> Linné			50 à 120 m			
<u>Discorbis globularis</u> d'Orb.			50 à 90 m			
<u>Discorbis globularis</u> var. <u>bradyi</u> Cush.			120 m			
<u>Valculineria bradyi</u> Cush.			50 à 90 m			
<u>Cancris auriculus</u> (F. et M.)			120 m			
<u>Globigerina</u> sp.			50 à 90 m			
<u>Textularia saggitula</u> DeFr.			120 m			
<u>Textularia sagglutinans</u> d'Orb.			120 m			
<u>Cibicides lobatulus</u> (W. et J.)			50 à 120 m			
<u>Cibicides advenum</u> (d'Orb.)			50 à 90 m			
<u>Cibicides pseudoungerianus</u> (Cush.)			120 m			

LISTE FAUNISTIQUE GÉNÉRALE (suite)

Date des prélèvements - Espèces -	Oct. 1958 Nov. 1959	Déc. 1960	Jan. 1961	Mars 1961	Avr. 1961	Mai 1961 Juin 1961
<u>Planorbina mediterranea</u> d'Orb.			120 m			
<u>Orbina univasa</u> d'Orb.			120 m			
SPONGIAIRES						
<u>Microciona toxiteuis</u> Topsent	BC	C	BC	BC	CE	BCE
<u>Halisarca dujardini</u> (John.)	BC	BC	C	BC	C	C
<u>Stylopus</u> sp.	B		B	BC		C
<u>Adocia simulans</u> (John.)	B	C	B	BC		B
<u>Dysidea fragilis</u> (Mont.)	BC	C	C	BC	C	C
<u>Pronax</u> sp.	B	B C S	B	BC	C	
<u>Terpios</u> sp.	BC	C	BC	C	C	B
<u>Clione</u> sp.	R		R			
CNIDAIRES						
HYDRAIRES						
<u>Campanularia alta</u> Steckow	SE	S		C		C
<u>Clytia paulensis</u> (Vanhöffen)	E		E			
<u>Eudendrium capillare</u> Alder	S	S	S	CS	S	S
<u>Eudendrium ramosum</u> (Linné)	CS	CS	CS	CS	CS	CS
<u>Filellum serratum</u> (Clarke)	SE	E		E		
<u>Garveia grisea</u> (Most-Kossowska)	S	S		CS	S	
<u>Halecium beani</u> (Johnston)	S		S		S	CS
<u>Halecium pterosum</u> Steckow	S	S	S		CS	
<u>Kirchenpaueria echinulata</u> (Lamarck)						
<u>F. similis</u> (Hincks)	CS	CS		CS		
<u>Lafoea dumosa</u> (Fleming)	HCS	CS	CS	CS	S	S
<u>Nemertesia antennina</u> (Linné)	R BCS			R	S	
<u>Nemertesia ramosa</u> Lamouroux				R BCS	B	S
<u>Obelia dichotoma</u> (Linné)	CSE	SE	E	CS	S	C
<u>Podocoryna</u> sp.				E		

LISTE FAUNISTIQUE GÉNÉRALE (suite)

Date des prélèvements - Espèces -	Oct. 1958 Nov. 1959	Déc. 1960	Jan. 1961	Mars 1961	Avr. 1961	Mai 1961 Juin 1961
<u>Sertularella gayi</u> (Lamouroux)	C S	S	C S	C S	C S	S
<u>Sertularella polyzonias</u> (Linné)	C S		S			
<u>Stegopoma fastigiatum</u> (Alder)	E		E		E	
<u>Zanclaea implexa</u> Alder	C S		E			
ANTHOZOAIRES						
<u>Epizoanthus arenacea</u> (Delle Chiaje)	R B C S	R B C S	R B C S	R B C S	R B C S	R B C S
<u>Calliactis bellis</u> (Ell.)		B		B R		R B
<u>Actinothoë</u> sp.	R B		R	B	R B	R B
<u>Balanophyllia</u> sp.		R	C	R		
<u>Eunicella verrucosa</u> (Pall.)				C		
BRYOZOAIRES ectoproctes CHEILOSTOMES						
<u>Aetea recta</u> Hincks	B C	B C	B C	B C	B C	B C
<u>Adeona violacea</u> (Johnston)		R				
<u>Bulgula flabellata</u> (Thompson)	E					
<u>Callopora lineata</u> (Linné)			B C	B		
<u>Cellaria fistulosa</u> (Linné)	C S	C S	C S	C S	C S	C S
<u>Cellepora armata</u> Hincks	C S	B C S	B C	B C	B C	B C
<u>Cellepora ramulosa</u> Hincks	C		C	C	B C	C
<u>Costazia costazi</u> (Audouin)	S	B C	B	C	B C	B
<u>Fenestrulina malusi</u> (Audouin)	B C	B C	B C	B C	B C	B C
<u>Microporella ciliata</u> (Linné)	B C	B C	B C	B C	B C	B C
<u>Mucronella ventricosa</u> (Hassall)	B C	B C	B C	B C	B C	B C
<u>Schizoporella auriculata</u> (Hassall)		B		C		
<u>Schizoporella linearis</u> (Hassall)	B C	B C	B C	B C	B C	B C
<u>Schizoporella longirostris</u> Hincks	C		B		B	
<u>Scrupocellaria scrupea</u> Busk.	C S	C S	C S	C S	C S	C S

LISTE FAUNISTIQUE GÉNÉRALE (suite)

Date des prélèvements - Espèces -	Oct. 1958 Nov. 1959	Déc. 1960	Jan. 1961	Mars 1961	Avr. 1961	Mai 1961 Juin 1961
CYCLOSTOMES						
<u>Amathia lendigera</u> (Linné)		E				
<u>Crisia denticulata</u> (Lamarck)	BCSE	BCSE	BCSE	BCSE	BCSE	BCSE
<u>Lichenopora</u> sp.		B		C	B	
<u>Stomatopora</u> sp.			B		B	
CTENOSTOMES						
<u>Alcyonidium albidum</u> Alder	B	B				
<u>Alcyonidium duplex</u> (Prouho)		B				
<u>Alcyonidium polyoum</u> (Hassall)	B	BC	BC	B	C	B
ANNELIDES Polychètes ERRANTES						
<u>Hermonia histrix</u> (Savigny)	I					
<u>Scalisetosus pellucidus</u> (Ehlers)		I				
<u>Lagisca extenuata</u> (Grube)	I	EI	E		EI	E
<u>Pholoë minuta</u> (Fabricius)	M		M	M		
<u>Chrysopetalum debile</u> Grube					M	M
<u>Phyllococe</u> sp.		EI				
<u>Hypoeulalia bilineata</u> (Johnston)	R	BC		S		I
<u>Eumidia sanguinea</u> (Oersted)	RBCSI	RBCI	S		RBCSI	RBCSI
<u>Notophyllum foliosum</u> (Sars)	RBCSI					RBCSI
<u>Podarke agilis</u> Ehlers	M		M		M	
<u>Syllidia armata</u> Quatrefage				M		
<u>Amblyosyllis formosa</u> (Claparède)		M				
<u>Autolytus pictus</u> (Ehlers)	EM	EM				
<u>Autolytus</u> sp.		EM			EM	
<u>Brania pusilla</u> (Dujardin)	M					
<u>Haplosyllis spongicola</u> Grube		I	I			
<u>Sphaerosyllis histrix</u> Claparède	M	M	M	M	M	M

LISTE FAUNISTIQUE GÉNÉRALE (suite)

Date des prélèvements - Espèces -	Oct. 1958 Nov. 1959	Déc. 1960	Jan. 1961	Mars 1961	Avr. 1961	Mai 1961 Juin 1961
<u>Typosyllis variegata</u> (Grube)	I M	I M	I M	I M	I M	I M
<u>Trypanosyllis zebra</u> Grube		I				
<u>Ceratonereis hircinicola</u> (Eisig)	I		I			
<u>Laeonereis glauca</u> (Claparède)		I		I		
<u>Glycera tessellata</u> Grube	R		R I	R		
<u>Eunice harassii</u> (Aud. et Milne-Edw.)	R		I			
<u>Eunice vittata</u> (Delle Chiaje)		R	R	R	R	
<u>Lumbrineris labrofimbriata</u> (St. Joseph)		I				
<u>Lumbrineris latreilli</u> (Aud. et Milne Edw.)			I			
<u>Lumbrineris funchalensis</u> (Kimberg)	I			I		
SEDENTAIRES						
<u>Polydora</u> sp.	I	I				I
<u>Pygospio elegans</u> Claparède				M	M	
<u>Scolecopsis fuliginosa</u> (Claparède)			I M			
<u>Spio</u> sp.				M	M	M
<u>Chaetopterus variopedatus</u> (Renier)	R B	C	R B	B	B	B
<u>Cirriformia filigera</u> (Delle-Chiaje)		I				
<u>Amphitrite cirrata</u> O. F. Müller	R I	I		I		
<u>Nicolea venustula</u> (Montagu)	I	I	I	I	I	I
<u>Polycirrus pallidus</u> (Claparède)	E S	S I E	S I E	S I E	S I E	S I E
<u>Terebella lapidaria</u> Linné	S I	S I	S I	S I	S I	S I
<u>Thelepus cincinnatus</u> (Fabricius)	C S	C S	C S	C S	C S	C S
<u>Branchioma bombyx</u> (Dalyell)		E				
<u>Hydroides norvegica</u> Gunnerus	E	E	E	E	E	E
<u>Jasmineria candela</u> (Grube)	E M			E M		
<u>Oriopsis armandi</u> (Claparède)			M			
<u>Potamilla thorei</u> Malgreen	R		R			
<u>Pseudopotamilla reniformis</u> (O. F. Müller)	R B	R B I	R	R B	R B I	R
<u>Sabella crassicornis</u> M Sars	R					
<u>Sabella peniculus</u> Linné	B C	R B C	R	R C	R	R B C

LISTE FAUNISTIQUE GÉNÉRALE (suite)

Date des prélèvements - Espèces -	Oct. 1958 Nov. 1959	Déc. 1960	Jan. 1961	Mars 1961	Avr. 1961	Mai 1961 Juin 1961
<u>Spirographis spallanzanii</u> Viviani	R	R	R	R	R	R
<u>Euratella salmacidis</u> (Claparède)	R B C E	C	C E	R B C E	E	B C
<u>Pomatoceros triqueter</u> (Linné)	R B C	B C	B C	B C	B C	B C
<u>Protula intestinum</u> Savigny	R B C	B C	B C	B C	B C	B C
<u>Serpula vermicularis</u> (Linné)	R B C	R B C	R B C	R B C	R B C	R B C
SIPUNCULIDES						
<u>Aspidosiphon clavatus</u> (de Blaville)	R	R	R	R	R	R
NEMERTES						
<u>Micrura fasciolata</u>	M			M		
<u>Micrura pupurea</u> (Dalyel)	M			M		
MOLLUSQUES GASTEROPODES PROSOBRANCHES						
<u>Baleis incurva</u> (Renier)	I E M	I E M	I E M	I E M	I E M	I E M
<u>Bittium reticulatum</u> (Da Costa)	C M	C	E	I	C S	S
<u>Diodora aperta</u> -(Montagu)	B	C	B C	B		C
<u>Emarginula fissura</u> (Linné)	B	C				B
<u>Fusus pulchellus</u> Phillipi		C	C			
<u>Triphora perversa</u> (Linné)						
f. <u>minor</u> (Montagu)	I E M	I E M	I E M	I E M	I E M	I E M
<u>Trivia artica</u> (Pulteney)		C				
OPISTOBRANCHES						
<u>Dotto</u> sp.	E	E				
<u>Facellina</u> sp.	E		E			E
<u>Lamellidoris depressa</u> (Alder et Hanc.)		E				
<u>Limacia clavigera</u> Müller					E	
<u>Rostranga rubra</u> (Risso)	E					

LISTE FAUNISTIQUE GÉNÉRALE (suite)

Dates des prélèvements - Espèces -	Oct. 1958 Nov. 1959	Déc. 1960	Jan. 1961	Mars 1961	Avr. 1961	Mai 1961 Juin 1961
<u>Tritonia gracilis</u> Risso					E	
<u>Tyloidinia perversa</u> (Gmelin)		E				
MOLLUSQUES PELYCIPODES						
<u>Anomia ehippium</u> Linné	R B C	R B C	B C	S	E	R B C
<u>Arca lactea</u> Linné	R	R			I	
<u>Arca tetragona</u> Poli	R	R	R		R	R
<u>Chlamys</u> sp.			E			
<u>Hiatella artica</u> (Linné)	S I E	S I E	S I E	S I E	S I E	S I E
<u>Modiolus barbatus</u> (Linné)	R			R		
<u>Musculus marmoratus</u> (Forbes)	S I	S I	S I	S I	S I	S I
<u>Pteria hirundo</u> (Linné)	C		S		E	
CRUSTACES						
<u>Copépodes harpacticides</u>	M	M	M	M	M	M
<u>Alteutha interrupta</u> (Goodsir)	M		M			
<u>Idyella exigua</u> Sars		M			M	
ISOPODES						
<u>Gnathidae</u>	M	M	M	M	M	M
<u>Anisopodes</u>	M	M	M	M	M	M
AMPHIPODES						
<u>Phtisica marina</u> Slaber	B C S I E	B C S I E	B C S I E	B C S I E	B C S I E	B C S I E
<u>Pseudoprotella phasma</u> (Montagu)	E	E	E	E	E	E
DECAPODES MACROURES						
<u>Thoralus cranchi</u> (Leach)		I			I	I

LISTE FAUNISTIQUE GÉNÉRALE (suite)

Date des prélèvements - Espèces -	Oct. 1958 Nov. 1959	Déc. 1960	Jan. 1961	Mars 1961	Avr. 1961	Mai 1961 Juin 1961
ANOMOURES						
Petits pagures			C S	I		I
NOTOPODES						
<u>Galathaea-intermedia</u> Lillj	S		SE		S	
<u>Munida bamffia</u> Pennant			E	SE		
<u>Porcellana longicornis</u> Pennant	B C S I E M	B C S I E M	B C S I E M	B C S I E M	B C S I E M	B C S I E M
BRACHYOURES						
<u>Macropodia rostrata</u> Linné		C E		E		E
<u>Pilumnus hirtellus</u> - (Linné)	R		R	R		R
<u>Pisa gibbsi</u> Leach	C	B C	B	C		B
HALACARIENS						
<u>Agaua chevreuxi</u> Trouessart	M		M			
<u>Halacarus ctenopus</u> Grosse				M		
PYCNOGONIDES						
<u>Anoplodactylus petiolatus</u> Krøyer				E		
<u>Ammothea longipes</u> Hodge	E	E				
ECHINODERMES						
ASTERIDES						
<u>Asterina gibbosa</u> Pennant	B		C			
HOLOTURIDES						
<u>Ludwigia planci</u> Brant	R B C	R B C	R B C	R B C	R B C	R B C

LISTE FAUNISTIQUE GÉNÉRALE (suite)

Date des prélèvements - Espèces -	Oct. 1958 Nov. 1959	Déc. 1960	Jan. 1961	Mars 1961	Avr. 1961	Mai 1961 Juin 1961
ECHINIDES						
<u>Echinus acutus</u> Lamarck		C				
OPHIURIDES						
<u>Amphipholis squamata</u> (Delle Chiaje)	E	E	E	E	E	E
<u>Amphiura</u> sp.				E	E	
<u>Ophiotrix fragilis</u> Abildgaard	C					
<u>Ophiotrix quinquemaculata</u> Delle-Chiaje	R C B I E S	R B C I E S	R B C I E S	R B C I E S	R B C I E S	R B C I E S
CRINOIDES						
<u>Antedon mediterranea</u> Lamarck	C S E	C S E	C S E	C S E	C S E	C S E
UROCORDES						
<u>Clavelina nana</u> Lahille					R B	R B
<u>Distaplia rosea</u> Della Valle	C		C			
<u>Aplidium (Amaroucium) densum</u> (Girard)	R B C	R B C	R B C	R B C	R B C	R B C
<u>Aplidium (Amaroucium) proliferum</u> (Milne-Edwards)			B C			
<u>Didemnum maculosum</u> (Milne-Edwards)	R B C				C	
<u>Diplosoma listerianum</u> (Milne-Edw.)	C S	C S		C S		C S
<u>Ciona intestinalis</u> (Linné)			R			R
<u>Rhopalea neapolitana</u> Philippi	B				R	
<u>Ascidia aspersa</u> (Müller)				R		
<u>Ascidia mentula</u> Müller	B		C	B		B
<u>Phallusia fumigata</u> Grube f. <u>chloroea</u> (Lacaze-Duthiers)					B	
<u>Botryllus schlosseri</u> Pallas	R C S		B	S	C S	B
<u>Botryllus schlosseri renieri</u>		C B		E		B C

LISTE FAUNISTIQUE GÉNÉRALE (suite)

Date des prélèvements - Espèces -	Oct. 1958 Nov. 1959	Déc. 1960	Jan. 1961	Mars 1961	Avr. 1961	Mai 1961 Juin 1961
<u>Distomus variolosus</u> (Gaertner)						
f. <u>fusca</u> (Delle Chiaje)	R B C S E	R B C S E	R B C S E	R B C S E	R B C S E	R B C S E
<u>Styela partita</u> (Stimpson)	C B S	B C S	B C S	B C S	B C S	B C S
<u>Polycarpa pomaria</u> (Savigny)	B C S	B C S	B C S	B C S	B C S	B C S
<u>Pyura corallina</u> (Roule)				S		
<u>Pyura microcosmus</u> (Savigny)	B C S	B C S	B C S	B C S	B C S	B C S
<u>Pyura tessellata</u> (Forbes)					C	
<u>Microcosmus savignyi</u> Monniot				C	B	
<u>Ctenicella appendiculata</u> Heller	B C S	B C S	B C S	B C S	B C S	B C S

Nous avons utilisé les symboles suivants (fig. 1) :

- R — Espèce récoltée entre les rhizoïdes.
- B — Espèce récoltée sur la base du *Microcosmus*.
- C — Espèce récoltée sur le corps du *Microcosmus*.
- S — Espèce récoltée sur les siphons.
- I — Espèce récoltée entre le *Microcosmus* et un de ses épibiotes.
- E — Espèce récoltée sur un épibiote.
- M — Espèce faisant partie de la microfaune vagile ou faiblement fixée.

L'abondance relative des épibiotes sera étudiée dans un tableau spécial.

A la partie supérieure de ce tableau sont indiquées les dates des prélèvements.

REMARQUES

Ce tableau groupe les espèces rencontrées au cours des mois d'octobre et novembre 1958, 1959 et 1960, de décembre 1960 et du premier semestre de 1961. 212 espèces ont été observées avec des abondances très diverses.

Une certaine topographie de l'épibiose se dégage immédiatement. Certaines espèces sont indifférentes et se rencontrent partout, d'autres par contre sont strictement localisées.

Nous avons relevé sur les différentes parties de la tunique :

- 41 espèces entre les rhizoïdes (R),
- 63 espèces sur la base (B),
- 82 espèces sur le corps (C),
- 49 espèces sur les siphons (S),
- 36 espèces entre le *Microcosmus* et ses épibiotes (I),
- 50 espèces sur les épibiotes (E),
- 29 espèces appartenant à la microfaune des blocs (sans compter les 31 Foraminifères).

La plupart des espèces classées en (I) vivent entre les *Microcosmus* et les Ascidies épibiotes qui se disposent principalement au niveau du corps. De même, les espèces classées en (E) et (M) vivent dans les intervalles des épibiotes rameux des siphons.

Nous pouvons donc admettre que :

- 41 espèces vivent au niveau des rhizoïdes,
- 63 espèces vivent au niveau de la base,
- 118 espèces vivent au niveau du corps,
- 128 espèces vivent au niveau des siphons.

Ces chiffres montrent que la plupart des épibiotes recherchent les régions éloignées du sédiment. C'est d'autant plus remarquable

que les régions supérieures de la tunique sont les plus récentes et les plus contractiles.

Afin de donner une idée plus précise de l'épibiose des « Blocs à *Microcosmus* » nous avons relevé et compté les individus rencontrés sur 25 blocs pris au hasard.

La fréquence des espèces a été représentée par un pourcentage général de présence sur le bloc. Puis à chacune des localisations définies plus haut, nous avons fait correspondre un pourcentage partiel. Des individus de certaines espèces ont été rencontrés dans des régions différentes d'un même bloc; dans ce cas, la somme des pourcentages partiels dépasse le pourcentage général.

Pour constituer ce second tableau, nous avons négligé les petites espèces exceptionnelles telles de nombreux petits Hydraires et les Foraminifères. Lorsque les genres voisins présentant plusieurs espèces ont les mêmes exigences vis-à-vis du *Microcosmus*, nous les avons groupés. Ex. : *Cellepora* et *Costazia*, *Microporella* et *Fenestulina*, ainsi que l'ensemble des jeunes de différentes familles de Polychètes et de petits Crustacés.

Nous avons ainsi défini le pourcentage de 82 espèces ou groupes d'espèces les plus courantes et par cela même ayant une importance certaine dans la biologie du Bloc.

REMARQUES SUR LES DIFFÉRENTS GROUPES

I. — PROTOZOAIRES

Les Foraminifères sont abondants entre les rhizoïdes et dans le chevelu d'Hydraires et de Bryozoaires. Plusieurs espèces sont même fixées sur des Hydraires en particulier *Obelia dichotoma*. Cette faune semble en rapport direct avec la nature du fond sur lequel vit le *Microcosmus* : les espèces notées de 50 à 90 m ont été récoltées sur fond vaseux, celles de 120 m sur fond sableux à débris de coquilles.

Les Ciliés libres sont peu abondants. Par contre, sur certains blocs, on observe une prolifération extraordinaire de Folliculinides fixés sur la tunique. En d'autres cas, ces Ciliés occupent des loges de Bryozoaires chilostomes, en particulier de *Cellepora fistulosa*, le col de la thèque sortant par l'aperture.

II. — SPONGIAIRES

Les éponges sont abondantes, elles se localisent presque exclusivement sur la base et le corps, Sauf *Cliona* sp. qui creuse les

substrats calcaires au contact des rhizoïdes, et *Dysidea fragilis* qui peut englober la base des touffes d'Hydres.

III. — CNIDAIRES

Toutes les espèces citées sont bien connues en Méditerranée. Les Hydres se disposent principalement sur le corps et les siphons. Ils sont très abondants (plus de 50 % des blocs), surtout les grandes espèces rameuses; celles-ci abritent une faune extrêmement riche de Foraminifères, de petits Hydres épibiotiques, de jeunes Mollusques et de petits Crustacés.

Les *Nemertesia* se fixent aussi sur la base des blocs; bien que communs, ils ne peuvent être considérés comme faisant partie de la faune associée aux *Microcosmus*. Ils vivent fixés directement sur la vase par un paquet de rhizoïdes : ils forment de vastes prairies sous-marines auxquelles nous ferons allusion dans les pages suivantes.

Les Anthozoaires se rencontrent, entre les rhizoïdes, entre les Ascidiens d'un même bloc, ou bien directement fixés sur la base. *Epizoanthus arenaceus* est l'une des espèces les plus communes des blocs (64 %). Les colonies, souvent très vastes, prennent naissance sur la base de l'Ascidie, puis peuvent envahir toute la surface de la tunique.

IV. — BRYOZAIRES

Dans ce groupe, des espèces présentant un même type d'organisation peuvent avoir des localisations très différentes et renseigner ainsi sur les exigences des épibiotiques vis-à-vis du *Microcosmus*. Certains genres de Bryozoaires rameux articulés sont abondants sur les blocs : *Cellaria*, *Crisia*, *Scrupocellaria* mais, alors que les *Crisia* et les *Scrupocellaria* vivent sur toute la surface de la tunique, les *Cellaria* sont strictement localisés à la partie supérieure du bloc. Il semble que ce soit le facteur proximité de la vase qui limite l'extension des colonies.

Inversement, la mobilité de la tunique est le facteur principal limitant l'accroissement des Bryozoaires encroûtants. Les genres *Callopora*, *Costazia* et *Mucronella* ont leur maximum de densité sur la base. Les genres *Fenestrulina* et *Microporella* préfèrent le corps du *Microcosmus* malgré le manque de rigidité. *Cellepora ramulosa* pousse de grandes colonies à partir d'une très petite surface de fixation aussi se rencontre-t-il partout sur le bloc.

L'extension des colonies est limitée par les plis de la tunique sauf pour le genre *Callopora* qui forme plusieurs assises successives de loges; dans ce cas, la colonie prend l'aspect d'une croûte épaisse couvrant plusieurs panneaux de la tunique et n'adhérant que par des zones limi-

tées. L'espace entre la tunique et la colonie est occupé par une abondante microfaune de Némertes, de Planaires, de petites Polychètes, etc...

V. — POLYCHÈTES

Les Polychètes ont été trouvées en grand nombre sur les blocs ; mais il est possible de préciser les exigences de la plupart d'entre elles.

Entre les rhizoïdes vivent des espèces fouisseuses : *Glyceridae*, ou perforantes qui se glissent entre les rhizoïdes et le substrat : *Potamilla* et *Pseudopotamilla*.

La base du *Microcosmus* est l'habitat électif des *Serpulidae*. Le manque de rigidité de la tunique limite la taille des exemplaires. Il est rare qu'ils dépassent 2 à 3 cm. Les tubes calcaires sont plus contournés que ceux trouvés sur d'autres substrats.

Les deux milieux les plus riches en Polychètes sont l'espace compris entre le *Microcosmus* et les épibiotes (en particulier Ascidies et Bryozoaires) et les bouquets d'Hydriaires et de *Cellaria*.

En I, nous rencontrons une faune abondante de jeunes *Aphroditidae*, de *Syllidae* et de *Terebellidae* (les noms des familles de Polychètes citées sont les noms donnés par FAUVEL, 1927. HARTMAN a publié une révision de la nomenclature dont nous avons tenu compte dans les tableaux). Les tubes membraneux des *Terebellidae* (*Nicolea*, *Terebella*, *Amphitrite*...) sont édifiés, soit dans les sillons de la tunique, soit au contact de deux Ascidies. Le chevelu des filaments pêcheurs s'étend très loin et recouvre la quasi-totalité de la surface des *Microcosmus*. Les *Syllis* s.l., les *Nereis* et les *Lumbrineris* déforment la tunique à leur contact et vivent dans un tube virtuel. Les *Lagisca* restent tapies entre deux Ascidies, seules les élytres dorsales sont visibles.

Les épibiotes rameux abritent un nombre élevé de petites formes. Des *Syllidae* : *Sphaerosyllis*, *Autolytus* ; des *Hesionidae* ; des *Chrysopetalidae* ; des *Spionidae* ; des *Fabriciinae*. De nombreux *Polycirrus* vivent dans les bouquets d'Hydriaires. La petite *Serpulidae* : *Hydroïdes norvegica* est abondante sur les rameaux de *Cellaria fistulosa*.

Les blocs servent de support à de grandes espèces de Polychètes sédentaires : *Branchiomma bombyx*, *Sabella*, *Spirographis spallanzanii*. Le fond du tube est alors lové entre les rhizoïdes ou entre deux Ascidies. *Chaetopterus variopedatus* se fixe latéralement au niveau de la base : les deux extrémités du tube sont à des niveaux équivalents.

VI. — MOLLUSQUES

La plupart des Mollusques présents sur les blocs ne s'y rencontrent qu'accidentellement, seules quelques espèces sont fréquentes.

Musculus marmoratus (= *Modiolaria marmorata*), comme l'avait signalé BOURDILLON, 1950, déprime sans l'entamer la tunique des siphons; les Mollusques disparaissent entièrement dans des cavités qui ne s'ouvrent à l'extérieur que pour ménager le passage des siphons. Les deux lèvres de la loge sont rapprochées par un feutrage de byssus. La cavité s'accroît avec la taille du *Musculus* et ses parois restent toujours en contact avec la coquille. Ce Mollusque se rencontre également entre les Ascidies d'un même bloc. *M. marmoratus* vit incrusté dans la tunique d'autres Ascidies : certaines formes d'*Ascidia mentula*, *Ctenicella appendiculata*, *Distomus variolosus*, etc... Les jeunes très actifs rampent sur les épibiotes.

Hiatella arctica (= *Saxicava arctica*) est également abondant, on le rencontre dans toutes les dépressions de la tunique, soit entre les plis sur les siphons, soit entre les Ascidies, soit enfin sur les rhizoïdes mais il ne déprime jamais la tunique.

De nombreux Gastéropodes vivent sur le bloc; *Baleis incurva*, *Triforis perversus* ... Les Opisthobranches se localisent sur les Hydraires sauf le petit *Tyrodina perversa*, d'un beau rose homochrome des *Costazia* sur lesquels il vit.

VII. — ARTHROPODES

Aucune idée précise ne peut se dégager d'une étude statistique des Arthropodes. La plupart des espèces sont vagiles et seules des observations prolongées du comportement de certains Crustacés permettent de se faire une idée du degré d'inféodation. Des observations *in situ* effectuées grâce à la « Soucoupe plongeante » ont montré que sur des fonds vaseux, les petits Arthropodes sont très abondants et très actifs, beaucoup plus que la drague ou le chalut ne pouvaient le laisser supposer. Les *Microcosmus*, dans un tel milieu, sont des points de concentration.

CRUSTACÉS

a) Copépodes

De très nombreux Harpacticides vivent sur les *Microcosmus*, en particulier dans les buissons d'épibiotes rameux.

b) Isopodes

Quelques *Gnathiidae* et de rares Anisopodes vivent dans la microfaune du bloc.

c) Amphipodes

Une espèce est abondante sur le bloc, circulant partout, elle nettoie les parties de l'épifaune en décomposition.

d) *Décapodes*

Aucun n'est caractéristique, tous sont plus abondants hors du bloc que dessus. Il faut néanmoins signaler que deux fois nous avons observé une « association » entre *Pilumnus hirtellus* et *Adamsia palliata*. Cette dernière fixée à l'entrée du « terrier » du crabe.

VIII. — ÉCHINODERMES

Tous les groupes d'Échinodermes sont présents sur les blocs. Mais seule la *Ludwigia planci* vit à demeure sur le *Microcosmus*. Tous les stades de développement, depuis le premier stade fixé (pentacuta) sont représentés. Elle peut être considérée comme sédentaire; elle adhère complètement à son support, au point de déformer la tunique et d'empêcher la fixation des épibiotes entre l'Ascidie et elle.

IX. — ASCIDIÉS

Le groupe des Ascidiés constitue à la fois le support et la part la plus notable de l'épibiose.

HARANT en 1931 avait signalé, dans sa thèse, que les *Polycarpa* étaient d'autant plus abondants que le couple *Styela-Distomus* n'était pas représenté. Statistiquement, nous n'avons pu vérifier cette remarque. Les Ascidiés épibiotes ont tendance à se grouper sur les blocs mais aucune préférence spécifique n'a pu être mise en évidence. La présence d'une Ascidié sur un bloc n'exclut pas les autres. Une double attraction se manifeste : la première espèce fixée attire en général d'abord des larves de la même espèce, puis ensuite d'autres espèces.

La *Clavelina nana* Lahille, abondante dans le coralligène se rencontre exceptionnellement sur le *M. sabatieri* des fonds vaseux, mais nous l'avons rencontrée plusieurs fois sur des *M. vulgaris* provenant des fonds de 150 à 200 m des bords des rechs. C'est la station la plus profonde connue pour cette espèce.

Une étude approfondie de ces formes est souhaitable. Il est d'usage de citer *Clavelina nana* de Banyuls et de Roscoff, et *Pycnoclavella aurilucens* Garstang de Plymouth. La différence principale entre ces deux espèces réside dans la forme des colonies. Or, les colonies de *Pycnoclavella* de Plymouth et celles de *Clavelina* de Roscoff affectent la même forme de manchons entourant les rameaux de Gorgones, alors qu'à Banyuls, station type des *Clavelina*, les colonies se présentent sous la forme de bouquets réunis par des stolons et vivent sur le coralligène. Nous n'avons rencontré sur les Gorgones, pourtant plus abondantes à Banyuls qu'à Roscoff, qu'une seule fois une colonie de *Clavelina lepadiiformis*.

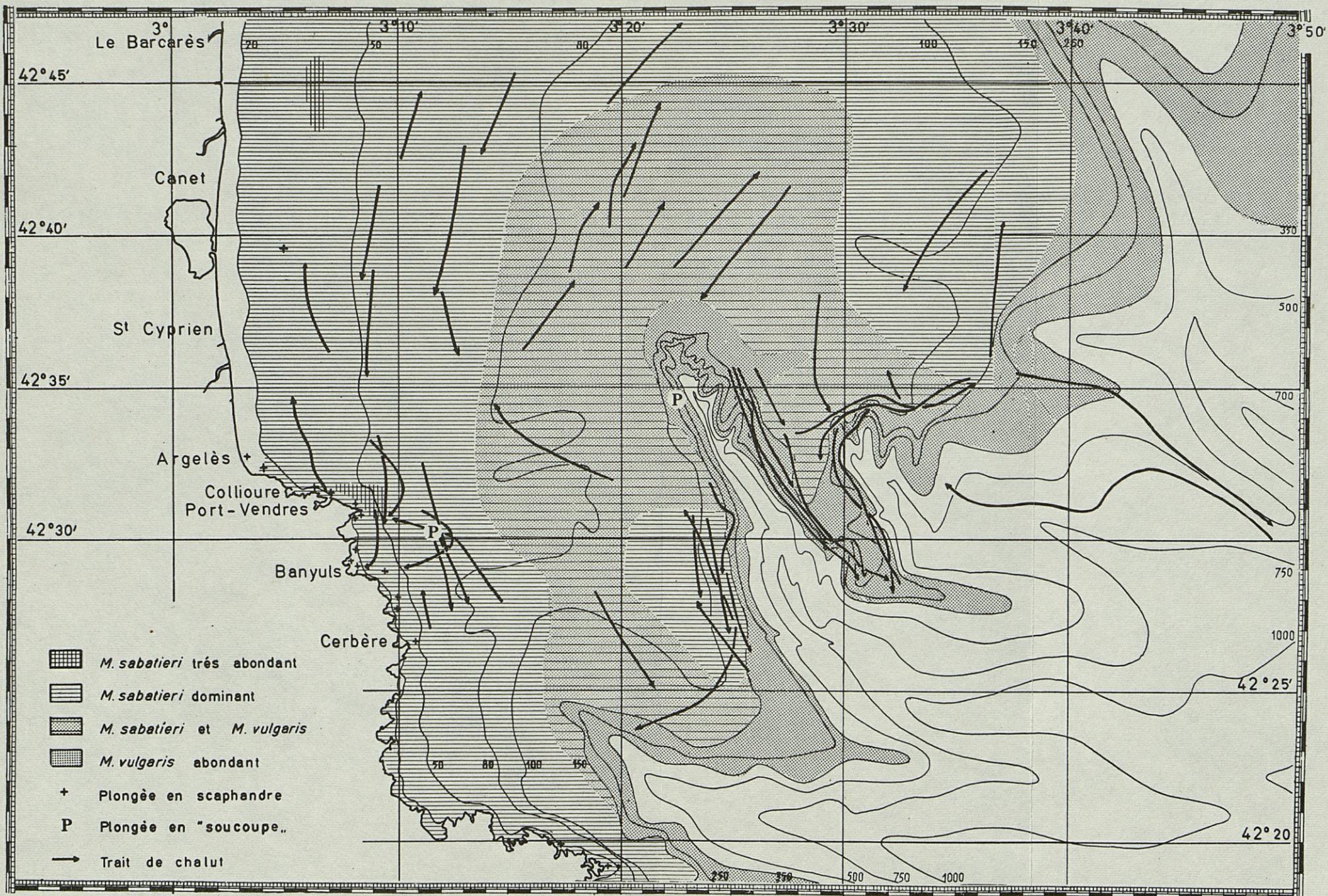


FIG. 2. — Carte de la région de Banyuls sur laquelle figurent les traits de chalut et les points de plongée.

DÉFINITION ET DISCUSSION DE L'ÉPIBIOSE

Telle est l'épibiose observable devant le Cap Béar, par des profondeurs de 50 à 90 m. Nous avons, pour compléter cette étude, examiné la variation géographique de la faune associée. Quatre autres secteurs ont été étudiés : devant le Canet par 40 m; devant Cerbère et Banyuls par 60 à 90 m; sur les fonds vaseux à 100 m à 8 mn au large du Cap Béar et à la hauteur du Canet par 100 m à 9 mn au large (fig. 2).

Plusieurs remarques s'imposent :

— La richesse en espèces de l'épibiose dépend de la proximité d'un substrat rocheux étendu. Ainsi, l'épibiose, devant la plage du Canet est beaucoup plus pauvre.

— Le nombre d'animaux fixés sur les *Microcosmus* dépend de la densité des Ascidies sur le fond. Devant Cerbère et Banyuls, les *Microcosmus*, pourtant proches du coralligène, sont moins recouverts que devant le Cap Béar.

— L'épibiose s'appauvrit à la fois en espèces et en individus vers le large et les profondeurs plus importantes. Ainsi à 9 mn au large du Canet, où se rencontre pourtant une forte densité d'Ascidies, les épibiotes sont rares.

Ceci nous a conduit à nous demander dans quelle mesure il existe une « association à *Microcosmus* » dans la région de Banyuls-sur-Mer.

Pour que l'on puisse parler d'association de la faune fixée sur un substrat donné, il faut que les larves présentes dans la masse d'eau environnante montrent une préférence spécifique pour ce milieu. Le tri des larves contenues dans la masse d'eau peut être provoqué par de nombreux facteurs : présence de surfaces libres; conditions hydrologiques, forme des substrats biologiques favorables; présence de cavités, de protection, de nourriture; attirance interspécifique, etc... Si bien que parmi la faune potentielle contenue dans les eaux environnantes, une partie seulement devient effective et forme une Association.

Si dans cette optique nous examinons la faune rencontrée sur les *Microcosmus*, nous voyons que la quasi-totalité des formes de vie que l'on rencontre sur le faciès rocheux est représentée : faune épibiote primaire, encroûtante ou rameuse (Eponge, Bryozoaires, Hydraires, Ascidies); faune épibiote secondaire (petits Hydraires, Microfaune); faune cavitaire (Mollusques, Annélides); faune perforante (Annélides, Eponges, Mollusques) entre le substrat et le

Microcosmus, ou entre les Ascidies; microfaune vagile (petits Arthropodes)...

L'appauvrissement de la faune, en fonction de la raréfaction des *Microcosmus* et de l'éloignement des faciès rocheux, montre qu'une bonne partie de l'épibiose trouve, sur les Ascidies, un substrat de remplacement. Dans certains cas (grands Serpuliens), ce phénomène va jusqu'à la fixation en « aire d'expatriation stérile », les caractéristiques de la tunique ne permettant pas à ces animaux d'atteindre le stade adulte.

Les *Microcosmus* du large, coupés des apports littoraux en larves, sont beaucoup plus pauvres en épibiotes. Ce phénomène est à rapprocher de l'évolution générale de la couverture des substrats rocheux. La faune couvre, dans la zone littorale, la totalité de la surface mise à sa disposition; par contre, au large ou dans les zones où le faciès rocheux est fragmentaire, la couverture n'est pas totale. Il est exceptionnel, sur les fonds chalutables, de rencontrer des blocs couverts à 100 %; par contre, si l'on observe en plongée les *Microcosmus* de la zone rocheuse, la couverture est totale. Ici le manque de spécificité de l'épibiose devient évident : la couverture du substrat rocheux est en continuité avec celle du *Microcosmus*, qui ne se distingue plus du rocher que par sa forme spécifique. Il faut une grande habitude pour les distinguer et souvent, ce n'est qu'au toucher que l'on peut acquérir une certitude.

L'épibiose des *Microcosmus* est beaucoup trop ouverte à toutes les formes de vie de la faune fixée et de celles des fonds vaseux, pour que l'on puisse parler d'une Association à *Microcosmus*, le facteur choix des espèces n'étant pas respecté. Ce n'est pas non plus une Biocoenose : le substrat est trop fragmentaire et surtout une bonne partie de la faune est d'origine externe souvent lointaine. Nous conserverons donc le terme d'épibiose pour indiquer que le *Microcosmus* n'a, dans la région de Banyuls-sur-Mer, que la valeur d'un substrat de remplacement et qu'il permet à une faune normalement rocheuse de vivre au-delà de la zone littorale, sur les fonds vaseux.

Par contre, il est possible de définir des Associations sur le *Microcosmus* : entre les rhizoïdes, sur la base, sur le corps, sur les siphons, des Associations épibiotes, sous les Bryozoaires, etc... Il nous a paru que définir avec précision ces « micro-associations » ne présentait pas un grand intérêt dans le cadre de ce travail d'ensemble sur le connexe des *Microcosmus*. Le tableau II donne d'ailleurs une idée de ces groupements. En tout cas, ces associations n'ont de valeur que comparées les unes aux autres, la plupart des espèces étant émigrées.

Mais la faune de ce milieu très ouvert présente, dans la biologie du Golfe du Lion, en particulier des fonds de pêche, une grande importance.

Pourcentage - Espèces -	Général	en R	en B	en C	en S	en I	en E	en M
<u>Dysidea fragilis</u> (Mont.)	24 %		8 %	12 %		8 %	4 %	
<u>Adocia simulans</u> (Johns.)	12 %		12 %	4 %				
<u>Clione</u> sp.	12 %	12 %						
<u>Halisarca dujardini</u> (Johns.)	8 %			4 %			4 %	
<u>Microciona toxitenus</u> Topsent	8 %		4 %	4 %				
<u>Stilopus</u> sp.	8 %		8 %					
<u>Terpios</u> sp.	8 %		4 %	4 %				
<u>Epizoanthus arenacea</u> (Delle Chiaje)	64 %	40 %	64 %	44 %	20 %			
<u>Obelia dichotoma</u> (Linné)	60 %			32 %	56 %		20 %	
<u>Eudendrium ramosum</u> (Linné)	52 %			8 %	40 %		4 %	
<u>Sertularella gayi</u> Lamouroux	24 %			4 %	20 %			
<u>Campanularia alta</u> Steckow	16 %			16 %	16 %			
<u>Actinothoe</u> sp.	8 %	4 %	4 %					
<u>Balanophylla</u> sp.	8 %	4 %	4 %					
<u>Calliactis bellis</u> (Ell.)	4 %	4 %						
<u>Aetea recta</u> Hincks	48 %		44 %	4 %				
<u>Fenestrulina</u> et <u>Microporella</u>	48 %		20 %	44 %				
<u>Schizoporella</u>	44 %		24 %	24 %				
<u>Cellepora</u> et <u>Costazia</u>	40 %	28 %	12 %					
<u>Crisia denticulata</u> (Lamarck)	40 %		12 %	16 %	24 %		12 %	
<u>Mucronella ventricosa</u> (Hassall)	28 %	4 %	16 %	8 %				
<u>Scrupocellaria scrupea</u> (Linné)	28 %		16 %	8 %	8 %		8 %	
<u>Callopora lineata</u> (Linné)	12 %		12 %					
<u>Sphaerosyllis histrix</u> Claparède	68 %	20 %	4 %	12 %	32 %	40 %	30 %	48 %
<u>Aphrodisiens jeunes</u>	52 %	4 %	4 %		32 %	32 %		40 %
<u>Serpula vermicularis</u> (Linné)	48 %	12 %	36 %	16 %			12 %	
<u>Potamilla</u> et <u>Pseudopotamilla</u>	44 %	24 %	36 %				8 %	
<u>Typosyllis variegata</u> (Grube)	40 %	20 %	20 %				32 %	
<u>Polycirrus</u>	28 %						24 %	8 %

Pourcentage - Espèces -	Général	en R	en B	en C	en S	en I	en E	en M
<u>Polycirrus</u>	28 %					24 %	8 %	10 %
<u>Protula intestinum</u> Savigny	28 %	12 %	24 %	4 %				
<u>Lagisca extenuata</u> (Grube)	20 %	4 %				16 %		
<u>Nicolea venustula</u> (Montagu)	20 %		4 %	12 %		12 %		
<u>Syllidiens jeunes</u>	20 %					20 %		20 %
<u>Pomatoceros triqueter</u> (Linné)	16 %	12 %	16 %					
<u>Spio sp.</u>	16 %							16 %
Glycéridés	12 %	12 %				8 %		4 %
<u>Hydroïdes norvegica</u> Gunnerus	12 %						12 %	
<u>Sabella</u>	12 %	8 %	8 %	4 %				
<u>Phyllodociens</u>	8 %					8 %		
<u>Terebella lapidaria</u> Linné	8 %			4 %		4 %		
<u>Branchioma bombyx</u> (Dalyell)	4 %						4 %	
<u>Sillidia armata</u> Quatrefage	4 %							4 %
<u>Pygospio elegans</u> Claparède	4 %							4 %
<u>Pholoë minuta</u> (Fabricius)	4 %							4 %
<u>Oriopsis armandi</u> (Claparède)	4 %							4 %
<u>Autolytus sp.</u>	4 %					4 %		
<u>Aspidosiphons clavatus</u> (de Blaville)	8 %	8 %						
<u>Micrura</u>	16 %		4 %		12 %			
<u>Musculus marmoratus</u> (Forbes)	65 %				60 %	20 %	4 %	
Gasteropodes jeunes	40 %				20 %	10 %	10 %	20 %
<u>Baleis incurva</u> Renier	28 %							28 %
<u>Hiatella artica</u> (Linné)	28 %				24 %	20 %	8 %	
<u>Anomia ehippium</u> Linné	24 %		16 %	4 %	4 %		12 %	
<u>Arca</u>	12 %	8 %	8 %	4 %				
<u>Diodora apertura</u> (Montagu)	8 %		8 %					
<u>Dotto</u>	4 %						4 %	
<u>Fascelina sp.</u>	4 %						4 %	
<u>Pteria hirundo</u> Linné)	4 %			4 %				
Amphipodes	90 %					50 %		80 %
Copépodes harpactides	90 %							90 %

Pourcentage - Espèces -	Général	en R	en B	en C	en S	en I	en E	en M
<u>Porcellana longicornis</u> Pennant	80 %	20 %				40 %	40 %	
<u>Munida bamffia</u> Pennant	12 %					8 %	4 %	
<u>Pilumnus hirtellus</u>	12 %	12 %						
<u>Thoralus cranchi</u> (Leach)	8 %					4 %	4 %	
Caprelles	4 %						4 %	
Anisopodes	4 %							4 %
Gnathiidae	4 %							4 %
<u>Macropodia rostrata</u> Linné	4 %						4 %	
Pagures	4 %						4 %	
<u>Ophiotrix quinquemaculata</u> Abild.	52 %	10 %	10 %	10 %	10 %	20 %	40 %	
<u>Ludwigia planci</u> Brandt	16 %	8 %	4 %			4 %		
<u>Antedon mediterranea</u> Lamarck	12 %			4 %	4 %		8 %	
<u>Distomus variolosus</u> (Geartner) f. <u>fusca</u>	60 %		16 %	32 %	44 %	4 %	30 %	
<u>Styela partita</u> (Stimpson)	52 %		12 %	32 %	28 %			
<u>Ctenicella appendiculata</u> Heller	28 %	4 %	16 %	16 %	4 %			
<u>Polycarpa pomaria</u> (Savigny)	24 %	4 %	4 %	16 %				
<u>Pyura microcosmus</u> (Savigny)	20 %		4 %	16 %	4 %			
<u>Didemnidae</u>	16 %	16 %	12 %	12 %			8 %	
<u>Aplidium</u>	12 %	4 %	4 %	4 %	4 %			
<u>Botryllus schlosseri</u> Pallas	12 %		4 %	4 %	4 %			
<u>Botryllus schlosseri renieri</u>	8 %				4 %		4 %	

IMPORTANCE DE L'ÉPIBIOSE DANS LE GOLFE DU LION

La plongée n° 44 de la « Soucoupe », qui a été effectuée sur des fonds de 90 m situés sur le trajet de chalutage Cerbère-Banyuls, nous a permis, par des observations *in situ*, de compléter l'étude du fond faite en chalutage.

Au cours de cette plongée, nous avons examiné un fond sablo-vaseux dur, où les débris coquilliers de grande taille sont rares. Successivement, deux types de peuplements ont été observés sans que l'aspect du fond ait varié. Au point de vue des *Microcosmus*, c'est une zone pauvre.

A des éléments permanents de la faune piquée, fousseuse ou vagile se superposaient, dans la première partie de la plongée, une « Association à *Nemertesia* ».

L'élément permanent de la faune piquée est constitué en grande partie par des Octocoralliaires : Alcyons étalés dans un plan perpendiculaire au courant, Vérétilles, Ptéroïis et Pennatules (ces trois derniers groupes plus rares). Les Anémones piquées sont abondantes (*Ilyanthus*, *Siphonactinia*), elles vivent étalées juste à la surface du sédiment; dans ces conditions, elles sont difficilement capturables par les moyens classiques : dragues, chaluts. La faune vagile n'est guère représentée que par des Pagures, surtout *Eupagurus prideauxi*, et de très petits Crustacés visibles seulement lorsque la Soucoupe se pose sur le fond. Des poissons fousseurs se réfugient dans leurs terriers (*Gobiidae*) ou se plaquent sur la vase (*Callyonimus*). Une faune de l'interface eau-sédiment est constituée surtout par des Echinodermes : *Stichopus regalis* et *Astropecten*, ces espèces vivent la plupart du temps recouvertes d'une pellicule de vase. Ce fond est pauvre, la densité de l'espèce de beaucoup la plus abondante (*Alcyonium*) ne dépasse guère deux à trois par are.

A cette faune, d'une grande monotonie, s'est brusquement superposée une prairie de *Nemertesia*. Ces Hydriaires, fixés sur le sédiment par une pelote de rhizoïdes, apparaissent groupés en bouquets écartés les uns des autres d'une vingtaine de centimètres. En quelques mètres, et sans que l'aspect du fond varie, la prairie disparaît complètement.

L'intérêt biologique de cette prairie apparaît immédiatement. Alors que sur les fonds avoisinants, analogues d'aspect, la faune est pauvre, de nombreuses espèces vagiles ou fixées vivent en Association avec ces Hydriaires. Le paquet de rhizoïdes sert de point de fixation à des *Sabellidae*. Des paquets de tubes droits, courts et membraneux émergent de la vase autour des bouquets de *Nemertesia*, les vers étant tous rétractés, une détermination, même approchée, est impossible. Les rhizoïdes servent également d'abri à une

faune sédentaire de Cirripèdes, de petits Mollusques (*Pteria*, *Anomia*) d'Holothuries (*Ludwigia planci*). De nombreuses Comatules et des Décapodes Oxyrhynches apparaissent accrochés aux branches d'Hydriaires.

Tout autour de ces bouquets gravite une faune vagile beaucoup plus dense de Pagures, de petits Crustacés, de Poissons, etc... Ces paquets servent souvent de lieu de ponte en particulier aux Céphalopodes.

Deux groupements d'espèces ont donc été observés : une faune d'Octocoralliaires très pauvre en animaux associés et une faune d'Hydriaires beaucoup plus riche. Il est curieux de remarquer que les Ophiures, pourtant élément permanent de la faune chalutée dans ce secteur, n'ont pas été rencontrées. Les observations *in situ* permettent d'expliquer le peu de constance des proportions des diverses espèces remontées dans un chalut. Un trait de chalut racle le fond sur une distance de plusieurs milles et a toutes les chances de recouper de nombreux groupements d'animaux fixés. Mais il est évident que deux chalutages effectués de façon identique, mais à quelque distance l'un de l'autre, ne racleront pas les mêmes groupements, donc les animaux récoltés seront différents.

La plongée effectuée sur la pente du « Rech Lacaze-Duthiers » ne nous a pas permis d'observer des Octocoralliaires pourtant si communs sur les fonds chalutables. Il apparaît donc que la plupart des espèces des fonds meubles se répartissent autant en fonction de la nature des fonds que d'une manière épidémique. Cette dernière cause du groupement des individus n'apparaît évidente que sur de grandes étendues monotones, telles les fonds chalutables, et n'est observable qu'à l'aide des techniques modernes : scaphandre autonome, soucoupe plongeante ou troïka.

Nous avons vu que la présence d'un amas d'une « espèce support », pourtant pauvre en épibiotes, telles les *Nemertesia*, provoque, dans les fonds, une accumulation de la faune vagile et épibiote. L'augmentation de la productivité d'un tel fond est donc considérable. L'importance des *Microcosmus* est donc primordiale dans la biologie du Golfe du Lion. Nous n'avons malheureusement pu observer *in situ* de tels groupements.

Un autre facteur d'une grande importance biologique a pu être mis en évidence au cours de cette plongée. Nous avons insisté, au cours de ce travail, sur l'influence de la turbidité au voisinage du sédiment. Celle-ci s'est révélée considérable sur les fonds chalutables. La plongée a été effectuée après deux jours de Tramontane modérée avec un reste de vent de N-NW et une houle de force 2. Une forte dérive de surface portait au S-SE. Au voisinage du fond, nous avons observé un courant estimé par M. FALCO à 0,4 nœud. Ce courant était suffisant pour soulever la pellicule superficielle de

vase : chaque crête des petites ondulations du fond était prolongée par un panache de vase. De plus, des cuvettes d'érosion de 2 à 3 cm de profondeur entouraient les obstacles fixes (*Alcyons*, *Pinna*). Une limite très nette de la turbidité était observable à 2 ou 3 cm au-dessus du fond. L'influence biologique de ce phénomène est importante sur la faune fixée.

RÉSUMÉ

Plusieurs facteurs influent sur la disposition des épibiotes sur le bloc à *Microcosmus* : proximité du sédiment, rigidité de la tunique, âge de celle-ci. Les espèces d'épibiotes se répartissent sur le bloc en fonction de leurs exigences propres. Les épibiotes ne forment ni des associations, ni une biocénose, mais un prolongement de la faune rocheuse sur les fonds meubles. Les blocs groupés sur le fond en fonction d'une répartition épidémique servent de support, d'abris et de nourriture à au moins 200 espèces. Ils ont une grande importance dans la productivité des fonds chalutables.

SUMMARY

Several factors affect the location of epibionts on the *Microcosmus* complex (« Bloc à Microcosmes ») : vicinity of the substratum rigidity of the tunica, and its age. The various epibiotic species spread over the Ascidians according to their own requirements. Epibionts constitute neither an association nor a biocenosis, but the extension of the rocky-bottom fauna on the soft bottoms. The complexes gather on the bottom according to their epidemic distributions; they play a role as substrata, shelters and food to at least two hundred species of Invertebrates. These complexes influence greatly the productivity of the trawling bottoms.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRÉ, M., 1946. Halacariens marins. *Faune de France*, XLVI : 1-152.
- ANDRES, A., 1884. Die Actinien. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, IX : 1-459.
- BERRILL, N.-J., 1947. The structure, tadpole and budding of the ascidian *Pycnoclavella aurilucens* Garstang. *Journ. mar. biol. Assoc. U.K.*, 27 (1) : 245-251.
- BOURDILLON, A., 1950. Note sur le commensalisme des *Modiolaria* et des Ascidies. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, fasc. 3.
- BÜRGER, O., 1895. Die Nemertinen. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XXII : 1-743.
- DRACH, P., 1959. Méthode et plan de travail pour l'exploration biologique en scaphandre autonome. *Proc. XV inter. Congr. Zool.*, London, 1958 : 254-257.
- FAUVEL, P., 1923. Polychètes errantes. *Faune de France*, V : 1-488.
- FAUVEL, P., 1927. Polychètes sédentaires. *Faune de France*, XVI : 1-494.
- HARANT, H., 1931. Contribution à l'histoire naturelle des Ascidies et de leurs parasites. Thèse, Paris.
- HINCKS, Th., 1880. A History of the British marine Polyzoa. 2 Vol. London.
- KERNÉIS, A., 1960. Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers à Posidonies de la région de Banyuls. *Vie et Milieu*, XII (2) : 145-187.
- KOEHLER, A., 1921. Echinodermes. *Faune de France*, I : 1-210.
- MOLINIER, R., 1958. Etude des biocénoses marines du Cap Corse. Thèse, Paris.
- MONNIOT, C., 1962. Les *Microcosmus* des côtes de France. *Vie et Milieu*, XIII (3) : 397-432.
- PARANZAN, P., 1959. Biocenologia bentonica : il fondo ad Ascidie. *Thalassia jonica*, 2 : 15-45.
- PÉRÈS, J.-M., et J. PICARD, 1958. Manuel de Bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, fasc. 23 : 6-122.
- PICARD, J., 1951. Notes sur les hydraires littoraux de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, 2 : 348-349.
- PRENANT, M., 1927. Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. II. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires, Associations de la faune fixée. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, fasc. 6 : 1-58.
- PRENANT, M. et G. BOBIN, 1956. Bryozoaires première partie : Entoproctes, Phylactolèmes, Cténostomes. *Faune de France*, LX : 1-398.
- PRUVOT-FOL, A., 1954. Mollusques opisthobranches. *Faune de France*, LVIII : 1-460.
- TORTONESE, E., 1961. Nuovo contributo alla conoscenza del benthos della scogliera ligure. *Arch. Ocean. Limnol.*, 12 (2) : 163-184.

DISTRIBUTION OF CREVICE SPECIES
ALONG THE IBERIAN PENINSULA
AND NORTHWEST AFRICA

by Craig B. KENSLER,
*Marine Science Laboratories,
Menai Bridge, Anglesey,
Great Britain **

ABSTRACT

The distribution of fifty-nine selected intertidal crevice species in southwest Europe and northwest Africa has been investigated. From the detailed study of twenty-eight species, six distinct patterns of geographical distribution have been recognised.

INTRODUCTION

Papers describing the intertidal rock crevice habitat, and the crevice fauna, have been few in number. GLYNNE-WILLIAMS & HOBART (1952), investigated the habitat and fauna at Anglesey, in North Wales, whilst MORTON (1954), examined similar crevice habitats and faunas at Plymouth, in southwest England. More recently, KENSLER investigated and described the crevice habitat in western Norway (1964*b*), and in the Mediterranean (1965), and listed the crevice fauna for each region. The colonization of artificial crevices by marine invertebrates has been studied by KENSLER & CRISP (1965).

Several other workers have observed the habitat or noted members of its fauna (MONIEZ, 1889; STELFOX, 1916; BARNES, 1924; BAUDOIN, 1939, 1946; MORTON, 1960; SCARRATT, 1961; KENSLER, 1964*a*, 1965). Limited information is available in the literature concerning the distribution of crevice species.

* Present address : Fisheries Research Division, 327 Willis Street, Wellington, New Zealand.

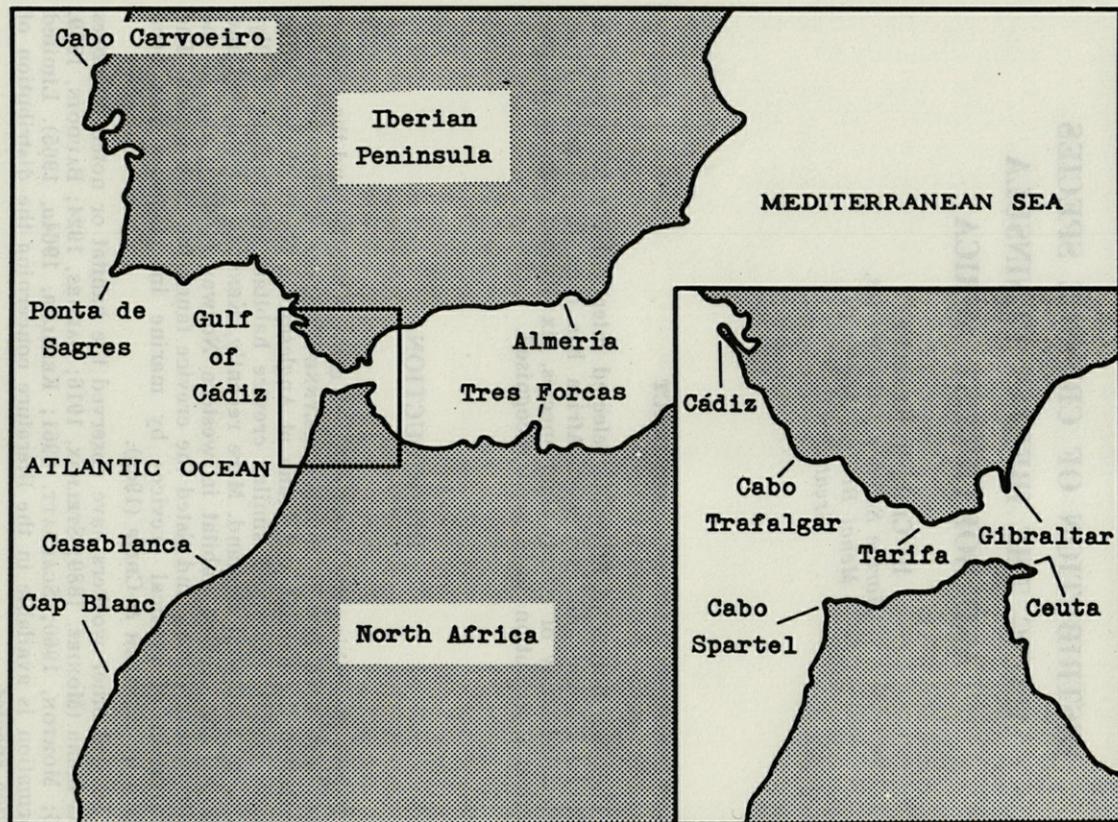


FIG. 1. — Map of the area investigated along the Iberian Peninsula and northwest Africa, showing places mentioned in the text.

KENSLER (1964b) gives the distribution of selected crevice species in western Norway, and also compares the more northern fauna of west Norwegian crevices with that of North Wales and southwest England. In his paper on the Mediterranean crevice habitat KENSLER (1965), delineates the southern and northern limits of distribution for a number of species occurring at Banyuls (in the Mediterranean), North Wales, and western Norway.

During the latter months of 1963, I investigated the distribution of fifty-nine selected crevice species in southwest Europe and North Africa, examining suitable sites in France, Spain, Gibraltar, Portugal and Morocco. Unfortunately I was not able to visit Algeria as originally planned (due to the border fighting at the time between the Moroccan and Algerian armies) and therefore my North African investigations were limited to the coast of Morocco only.

The *Plymouth Marine Fauna* (1957) has been followed, wherever possible, in regard to scientific nomenclature and authorities.

AREA AND STATIONS INVESTIGATED

Figure 1 shows the general area of the study, ranging from Cabo Carvoeiro, Portugal and Cap Blanc, Morocco in the west, to Almeria, Spain and to Tres Forcas, Morocco, in the east. In Figure 2 are shown the localities of the twenty-five stations investigated, with the place names given in Table 1. These stations

TABLE 1
List of the stations investigated along the Iberian Peninsula and northwest Africa.

IBERIAN PENINSULA	
1. Cabo Carvoeiro, Portugal.	9. Cabo Trafalgar, Spain.
2. Ericeira, Portugal.	10. Tarifa, Spain.
3. Cascais, Portugal.	11. Gibraltar, east coast.
4. Cabo de Espichel, Portugal.	12. Punta Chullera, Spain.
5. Cabo de Sines, Portugal.	13. Fuengirola, Spain.
6. Sagres, Portugal.	14. Almuñecar, Spain.
7. Albufeira, Portugal.	15. Almería, Spain.
8. Cádiz, Spain.	
NORTH AFRICA	
16. Cap Blanc, Morocco.	21. Benzou, Morocco.
17. Temara, Morocco.	22. Moroccan-Spanish Frontier.
18. Larache, Morocco.	23. Cap Mazari, Morocco.
19. Cabo Spartel, Morocco.	24. Al Hoceima, Morocco.
20. Cabo Malabata, Morocco.	25. Tres Forcas, Morocco.

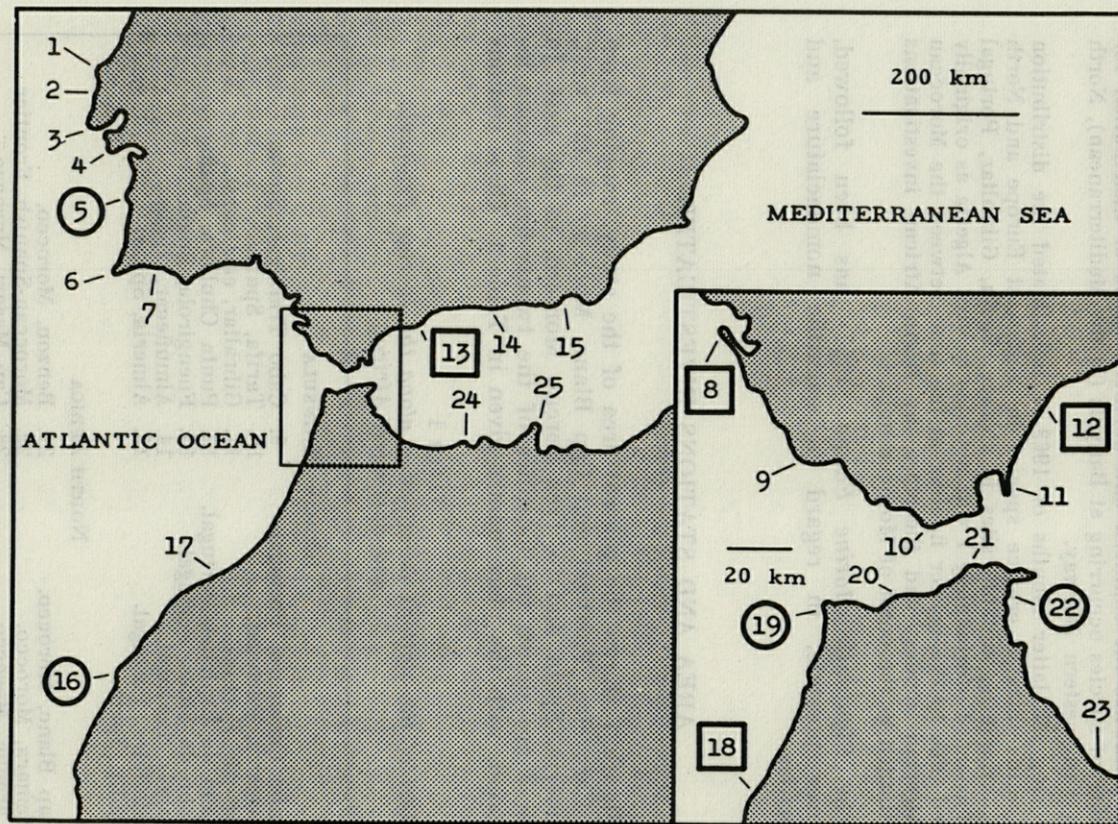


FIG. 2. — Location of the stations investigated, with the place names given in Table 1. Localities particularly suitable for the development of a crevice fauna are indicated by circles (O), and particularly unsuitable localities are indicated by squares (□).

represent rocky localities, on both European and African sides of the Strait of Gibraltar, suitable for the development of a crevice fauna. Particularly suitable localities with well formed crevices favourable for the development of the fauna (see Fig. 2), are indicated by circles (e.g. ⑤, ⑬, ⑰, ⑳), whereas particularly unsuitable localities with few or with unsuitable fissures are indicated by squares (e.g. ⑧, ⑫, ⑭, ⑱). The remaining stations where crevices of an average character and frequency were present were not considered to be particularly suitable, or unsuitable, and therefore appear without symbols.

THE FAUNA

As noted by several previous workers (GLYNNE-WILLIAMS & HOBART, 1952; MORTON, 1954; KENSLER, 1964*b*, 1965) the crevice community is composed of two faunal elements, those intertidal animals of terrestrial origin, and those which are truly marine. The number of marine forms are generally greater than the number of terrestrial forms (KENSLER, 1964*c*). Also, the fauna is extremely varied and composed of a number of ecological groups. KENSLER (1964*c*) recognised five ecological groups, with decreasing affinity for the habitat, 1) permanent crevice species, 2) temporary crevice species, 3) juvenile crevice species, 4) hypobiotic species, and 5) accidental crevice species.

Fifty-nine species were investigated during the study, and the detailed distribution of these species for each of the twenty-five stations visited is given in Table 2. The distribution symbols used in the illustrations of this paper have the following meanings, open circle ○ = no specimens found, full circle ● = specimens found.

THE DISTRIBUTIONS

As can be seen from Table 2, some species were widely distributed and were present at all, or the majority, of the stations investigated. Examples of such species are, the nemertean, *Emplectonema gracile* and *Eunemertes peronea*; juvenile forms of the decapods, *Eriphia spinifrons* and *Pachygrapsus marmoratus*; the gastropod, *Littorina neritoides*; the lamellibranchs, *Lasaea rubra* and *Hiatella arctica*; the mite, *Halotydeus hydrodromus*; and the chilopod, *Hydroschendyla submarina*. Other species were more

Station	1. Cabo Carvoeiro	2. Ericeira	3. Cascais	4. Cabo de Espichel	5. Cabo de Sines	6. Sagres	7. Albufeira	8. Cádiz	9. Cabo Trafalgar	10. Tarifa	11. Gibraltar	12. Punta Chullera	13. Fuenfingrola	14. Almuñecar	15. Almería	16. Cap Blanc	17. Temara	18. Larache	19. Cabo Spartei	20. Cabo Malabata	21. Benzou	22. Frontier	23. Cap Mazari	24. Al Hoceima	25. Tres Forcas
Marine Forms :	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Coelenterata	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Anthozoa	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Actinia equina L.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Anemonia sulcata (Pennant)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Platyhelminthes	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Turbellaria	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Leptoplana alcinoi Schmidt	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Nemertini	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Anopla	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Lineus longissimus (Gunnerus)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Enopla	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Emplectonema gracile (Johnston)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Eunemertes peronea	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Amphiporus lactiflorens (Johnston)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Tetrastemma melanocephalum (Johnston)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○

TABLE 2

The Detailed Distributions of the fifty-nine Species investigated.

The table summarises observations made on the distributions of fifty-nine species at each of the twenty-five stations visited during the study. The distribution symbols used in the table have the following meanings, open circle (○) = no specimens found, full circle (●) = specimens found.

restricted in their distribution, as also can be seen from Table 2. Some forms were present mainly in the Mediterranean, whilst other species were found only along the western European shores, or along the western European and African shores, or on both, but were not found within the Mediterranean.

The detailed distributions of seventeen selected species, showing definite patterns, are given in Figures 3-14. A check of the literature revealed scattered, and sometimes doubtful, reference to the general distribution of these seventeen species. Therefore, Tables 3-6 have been compiled from the works of many investigators, supplemented by personal unpublished observations, in order to give the general zoögeography of each species. The seventeen selected species revealed four distinct distribution patterns, which will be elaborated below, and are illustrated in Figures 3-14. A fifth group of ten species was found at the majority of the stations visited during the study. The centre of distribution of these ten species lies within the area studied and they reach their northern limits somewhere along the Atlantic coasts of Europe, not occurring as far as Britain. Table 7, compiled from the literature, gives information on the northern limits of distribution for each of these ten species. A sixth pattern of distribution was shown by a single species, the Mediterranean barnacle, *Chthamalus depressus*.

The following types of distributions were recognised :

I. *Lusitanian-Mediterranean*.

Species present along European Atlantic and Mediterranean coasts, but not found along coasts of Morocco (Figs. 3-4).

II. *Boreal*.

Species present along European Atlantic coasts, but not found along Moroccan Atlantic coast nor in the Mediterranean (Figs. 5-8).

III. *Lusitanian*.

Species present along Atlantic coasts of Europe and Morocco, but not found along Mediterranean coasts (Figs. 9-10).

IV. *Tropical Atlantic*.

Species present in the Mediterranean and along the Atlantic coast of Morocco, but not found along European Atlantic coasts north of Cádiz, Spain (Figs. 11-14).

V. *Atlanto-Mediterranean*.

Species present in the Mediterranean and along Atlantic coasts of Morocco and Europe as far north as mid-Portugal, northern Spain, or western France, but not found in Britain.

VI. Mediterranean.

Species present in the Mediterranean and the Strait of Gibraltar, but not found along Atlantic coasts of Europe and North Africa.

I. LUSITANIAN-MEDITERRANEAN

Figures 3 and 4 show the distribution of the isopods, *Campeopea hirsuta* and *Dynamene bidentata*, with their zoögeography given in Table 3.

Campeopea hirsuta occurs along Atlantic coasts of Britain and Europe and enters the Mediterranean, where its distribution is limited. Apparently, it is restricted to a small stretch of shore on the European side of the Strait of Gibraltar. The species was not found in any rock crevices examined at Banyuls (KENSLE, 1965), nor was it observed at any of the several sites examined along the south coast of Spain (unpublished observations), nor has it been recorded from the Mediterranean by previous workers. *Dynamene bidentata*, also found along British and European Atlantic coasts, is in contrast widespread in the Mediterranean, and has been reported from as far east as the Black Sea (see Table 3).

MONOD (1932) reported *C. hirsuta* and *D. bidentata* from Mauretania in West Africa, and therefore both species would seem to be present along the Atlantic coast of Morocco south to Mauretania. However, neither species was noted at the several stations I visited along the Moroccan Atlantic coast, but perhaps further investigations of the restricted habitats occupied by these two isopods will reveal specimens. *Dynamene bidentata* is usually found in crevices and similar hypobiotic habitats in the lower intertidal zone. *Campeopea hirsuta* is normally restricted to the high tide zone. Where either species is scarce, careful and patient searching is necessary to reveal specimens in crevices, tufts of lichen, or in empty barnacle shells.

II. BOREAL

Figures 5-8 show the distributions of *Otina ovata*, *Nucella lapillus*, *Jaera albifrons*, *Littorina saxatilis*, *Lineus longissimus*, *Cirratulus cirratus*, *Littorina littorea*, and *Aëpopsis robinii*, with the zoögeography of each species given in Table 4. Apparently these eight species are absent or rare from the Mediterranean and from the coasts of Morocco.

The cryptozoic pulmonate, *Otina* extended southward along Portugal to Tarifa, Spain, at the western entrance to the Strait of Gibraltar (see Fig. 5), but was not found at any stations on the Moroccan coast nor from localities within the Mediterranean, although many suitable

crevices were examined. A search through the literature revealed that *Otina* had previously been reported only as far south as Lagos, in southern Portugal (NOBRE, 1932). Therefore, the discovery of *Otina* at Tarifa extends its southern limit of distribution to south Spain, and also records *Otina* for the first time from Spanish coasts.

The remaining seven species apparently reach their southern limits of distribution in Portugal. Figure 6 shows the distribution of the gastropod, *N. lapillus*, and the isopod, *J. albifrons*. These species extended south along the coast to Cabo de Sines (station 5), and were not found at any stations to the south, although *N. lapillus* has been reported from the Atlantic coast of Morocco and the Mediterranean coast of France (PASTEUR-HUMBERT, 1962a), and *J. albifrons* has been listed as « rare in the Mediterranean » (PERRIER, 1954). These species were not recorded from the crevice habitat at Banyuls (KENSLE, 1965), nor noted at several suitable sites along the Mediterranean coast of Spain (unpublished observations), but perhaps are present and are found as isolated populations only.

The gastropod, *L. saxatilis* (see Fig. 7), extended along the west coast of Portugal to station 6, where the species apparently attains its southern limit of distribution. *Littorina saxatilis* was not noted at any stations to the east nor further to the south on the coasts of Morocco, although a careful search was made of rock crevices and other suitable intertidal habitats.

The nemertean, *L. longissimus*; the annelid, *C. cirratus*; the gastropod, *L. littorea*; and the coleoptern, *A. robinii*, were present at all seven stations investigated in Portugal but did not extend eastward into the Gulf of Cádiz, nor south to the northwest coast of Africa (see Fig. 8).

III. LUSITANIAN

The distribution of the tanaid, *Tanais chevreuxi*, is seen in Fig. 9. This species is usually restricted to crevices on exposed shores, and was found along Atlantic coasts of Portugal, Spain and Morocco, all of which experience heavy surf, but was not recorded from any localities within the Mediterranean, all of which however were relatively sheltered. KENSLE (1965) concluded that *T. chevreuxi* was not present at Banyuls because the crevices lacked suitable coarse deposits of broken shell and gravel, used in the construction of the « galleries » inhabited by the species, and organic detritus on which the species feeds.

A number of marine laboratories, universities, and research institutions along Mediterranean coasts have reported to me that *T. che-*

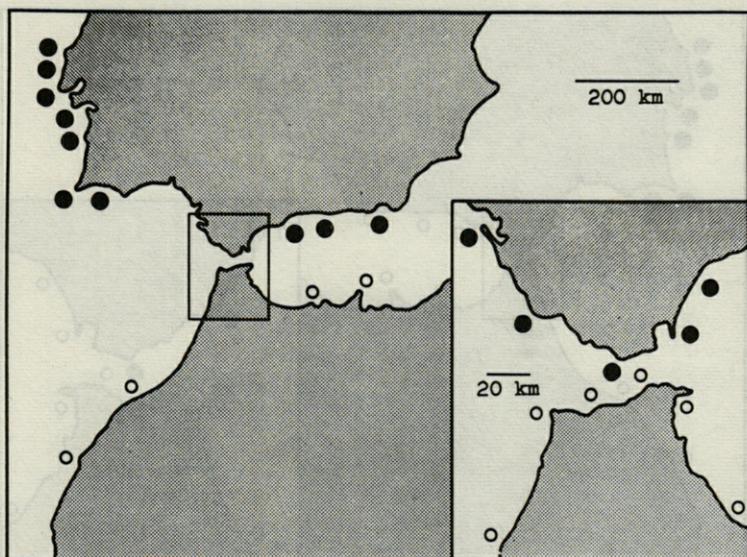


FIG. 3. — Distribution of *Campeopea hirsuta*.

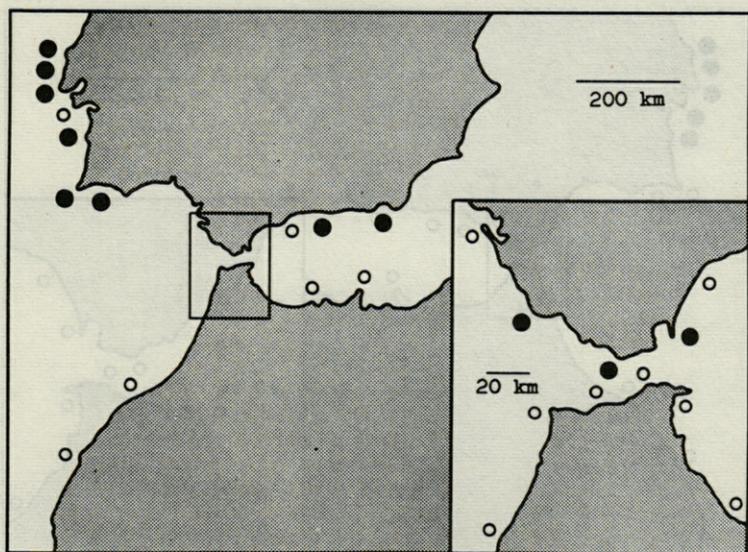


FIG. 4. — Distribution of *Dynamene bidentata*.

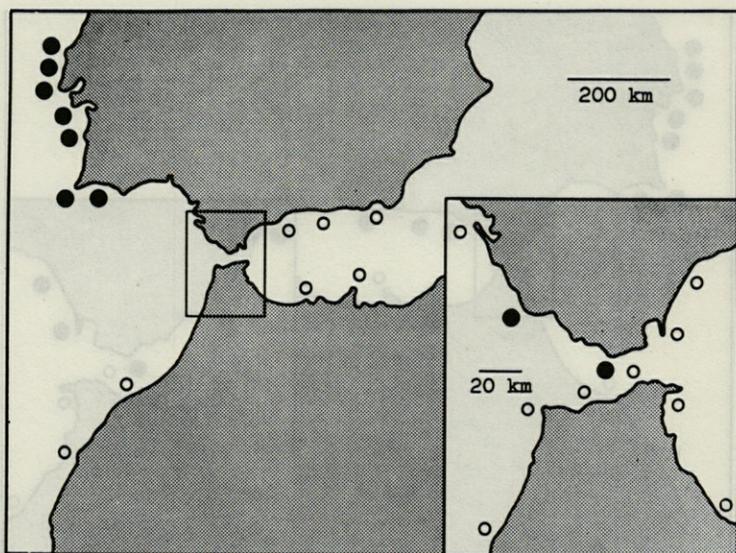


FIG. 5. — Distribution of *Otina ovata*.

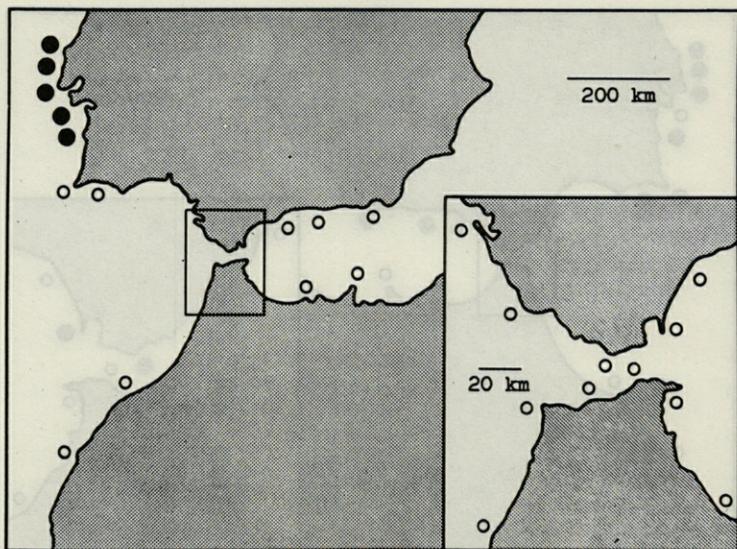


FIG. 6. — Distribution of *Nucella lapillus* and *Jaera albifrons*.

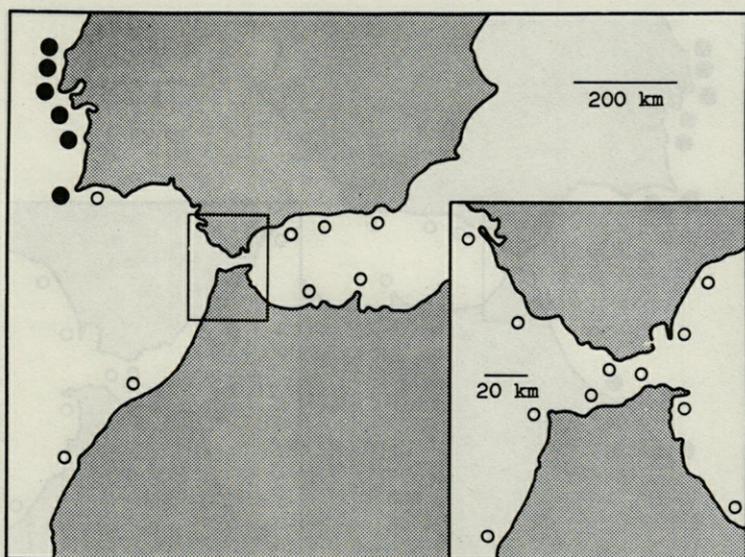


FIG. 7. — Distribution of *Littorina saxatilis*.

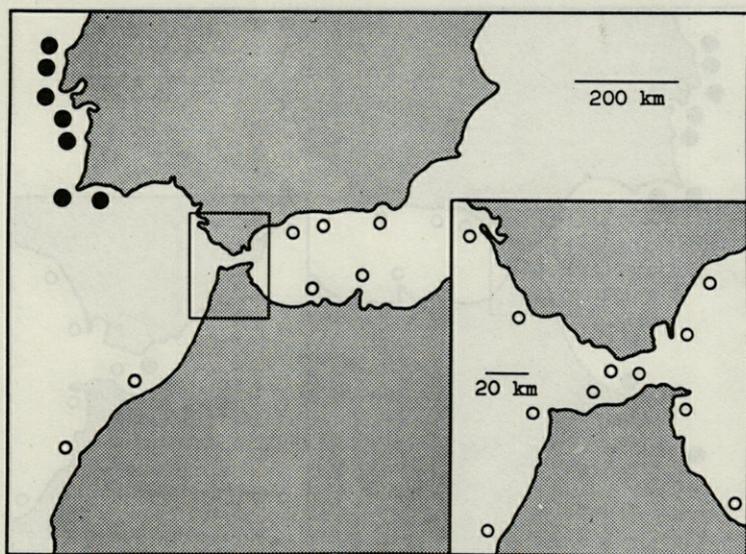


FIG. 8. — Distribution of *Lineus longissimus*, *Cirratulus cirratus*, *Littorina littorea* and *Aëpopsis robinii*.

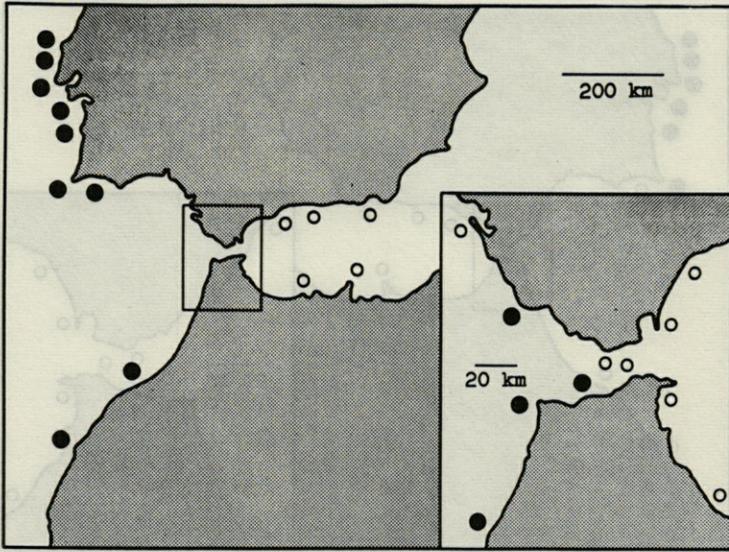


FIG. 9. — Distribution of *Tanais chevreuxi*.

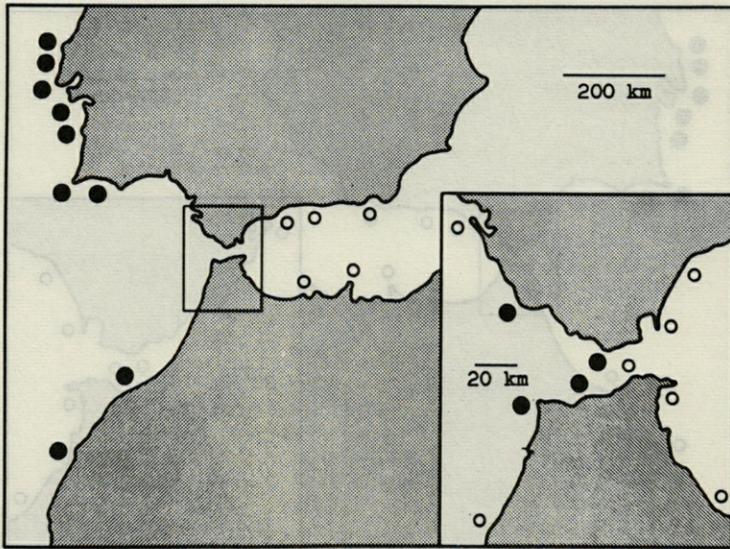


FIG. 10. — Distribution of *Cingula cingillus* and *Ovatella myosotis*.

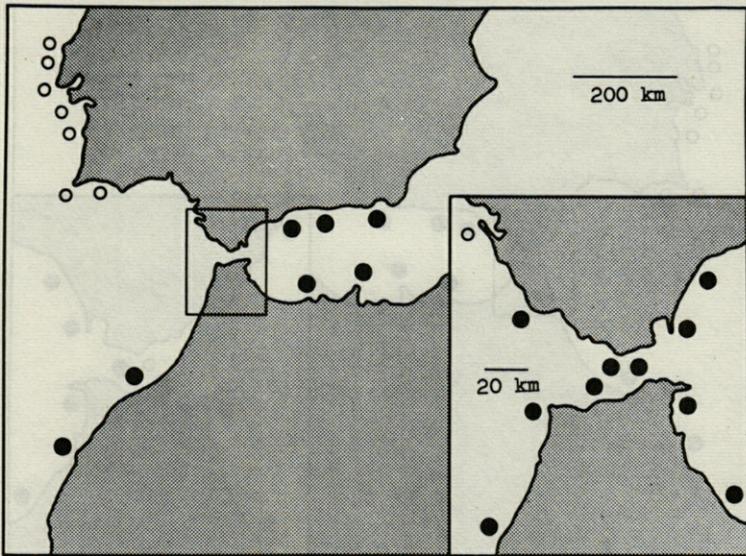


FIG. 11. — Distribution of *Littorina punctata*.

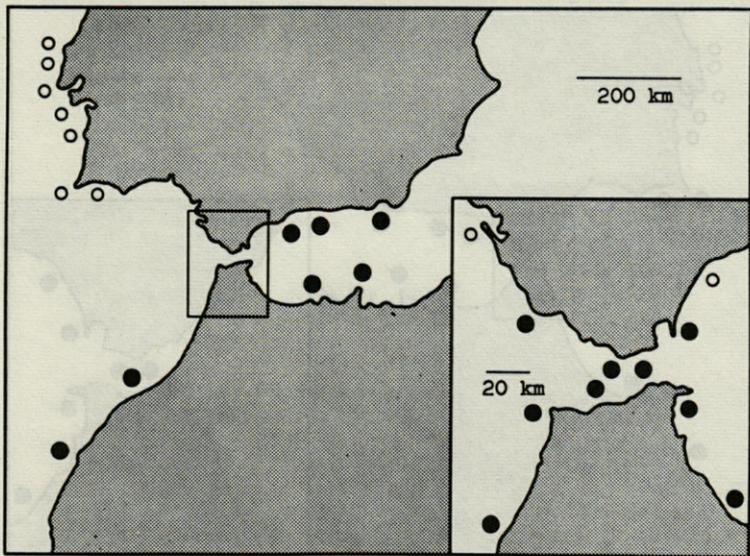


FIG. 12. — Distribution of *Patella safiana*.

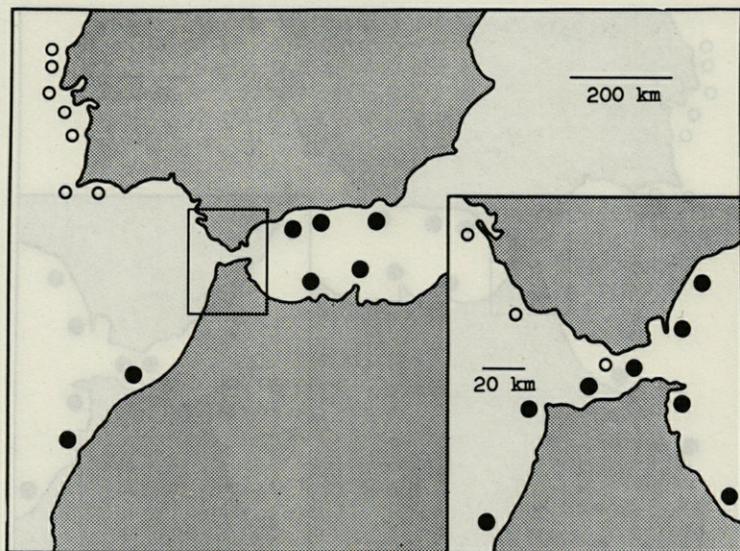


FIG. 13. — Distribution of *Fossarus ambiguus*.

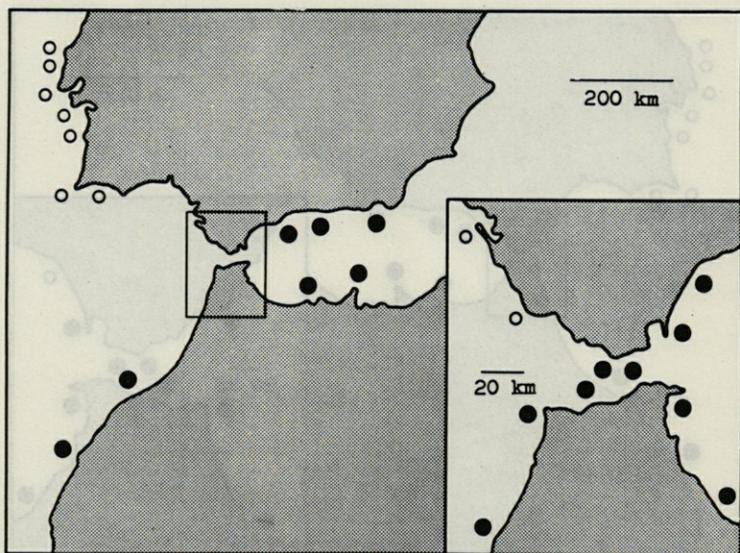


FIG. 14. — Distribution of *Leptoplana alcinoi*.

vreuxi has not been found in their region. However, as noted in Table 5, T. MONOD (1923) has reported the species from Naples and the Adriatic, but unfortunately did not mention the habitat occupied by this species of *Tanais*. Perhaps further investigations on suitable rock crevice habitats will disclose the presence of *T. chevreuxi* at a number of localities from within the Mediterranean. But, our present knowledge of this species indicates that its distribution in the Mediterranean is limited.

Figure 10 shows the distribution of two gastropods, the rissoid, *Cingula cingillus*, and the pulmonate, *Ovatella myosotis*, with their zoögeography given in Table 5. These species were present along Atlantic coasts of Europe and Africa but apparently do not penetrate the Strait of Gibraltar and Mediterranean basin. Both *Cingula* and *Ovatella* are usually restricted to crevices containing considerable deposits of organic material. Therefore, the apparent absence of *C. cingillus* and *O. myosotis*, like that of *T. chevreuxi*, from Mediterranean crevices might be ascribed to the scarcity of organic suspended matter in the clear oligotrophic waters of the Mediterranean, as suggested by KENSLER (1965).

IV. TROPICAL ATLANTIC

Figures 11-14 show the distributions of *Littorina punctata*, *Patella safiana*, *Fossarus ambiguus*, and *Leptoplana alcinoi*. Information on their northern limits of distribution is given in Table 6.

The gastropods, *L. punctata* and *P. safiana* (Figs. 11-12) are tropical species which extend up the Atlantic coast from West Africa, and enter the Mediterranean, but have a limited northern distribution along the Atlantic coast of Europe. Apparently, both species reach their northern limit at Cabo Trafalgar, Spain, and were not recorded from any localities further north. It is interesting to note that neither *L. punctata* or *P. safiana* was recorded at Banyuls (KENSLER, 1965). Therefore, it is probable that the Mediterranean distribution of these species is mainly confined to the coasts of North Africa. PASTEUR-HUMBERT (1962a) lists *L. punctata* only from Spain on the European coast of the Mediterranean, but from Morocco, Algeria, Tunisia and Egypt, on the African coast, continuing eastward to Syria. The Mediterranean distribution of *P. safiana* is much less widespread than that of *L. punctata*, the species being recorded only from Morocco and Algeria (PASTEUR-HUMBERT, 1962a).

The cryptozoic gastropod, *F. ambiguus*, is a tropical Atlantic species which extends northwards along the Atlantic coast from Angola (PASTEUR-HUMBERT, 1962a) and enters the Mediterranean. The species is

widely distributed throughout the Mediterranean (see Table 6), and penetrates into the Adriatic and Aegean Seas, but was not found to extend west of the Strait of Gibraltar along the Atlantic coasts of Spain or Portugal, as may be seen from Fig. 13.

The turbellarian, *L. alcinoi*, was found to be present along the Atlantic coast of Morocco, and was recorded at all stations within the Mediterranean (Fig. 14). On the European coast, the species extended westward only as far as Tarifa (station 10), and was not found at any stations northwest of the Strait of Gibraltar.

V. ATLANTO-MEDITERRANEAN

The following ten species were commonly noted at the majority of the stations investigated during the study, and reach their northern limits of distribution along Atlantic coasts of Europe: *Eunemertes peronea*, *Eriphia spinifrons*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Acmaea unicolor*, *Siphonaria algesirae*, *Arca pulchella*, *Cardita calyculata*, *Chama gryphoides*, *Mytilus minimus*, and *Ligia italica*. Information on the northern limit of distribution for each species is given in Table 7.

Juvenile specimens of the decapods, *E. spinifrons* and *P. marmoratus*, and of the lamellibranch, *M. minimus*, were a common feature of the numerous crevices examined during the course of this study. The three species are widespread throughout the Mediterranean basin, and their distribution extends northward along the Atlantic coast of Europe. CRISP & FISCHER-PIETTE (1959) investigated the distribution of these three intertidal species, as well as a number of others, along the Atlantic coast of western France. Their study showed that *E. spinifrons* and *P. marmoratus* reached their northern frontier near Concarneau, in southwest Brittany, whilst *M. minimus* was not found north of Arcachon, in the Bay of Biscay.

The exact northern limits of distribution for the remaining seven species are unknown, as the crevice habitat along Atlantic coasts of Spain and France has yet to be examined and fauna lists compiled. The gastropod, *A. unicolor*, was present in western Portugal (see Table 2), and has been listed for the Atlantic coast of France (PASTEUR-HUMBERT, 1962a), but has not been reported from Roscoff in northwest France (CORNET & MARCHE-MARCHAD, 1951), nor from Plymouth in southwest England (Plymouth Marine Fauna, 1957). Therefore, the northern frontier for *A. unicolor* lies at some point on the Atlantic coast of France, south of Roscoff.

The northern frontier for each of the remaining six species is even less certain than is that of *A. unicolor*. The colourful nemertean, *E. peronea*; the pulmonate, *S. algesirae*; and the lamellibranchs, *A. pulchella*, *C. calyculata* and *C. gryphoides*, were present

TABLE 3

Detailed Distribution of Lusitanian-Mediterranean Group.

Two species present along European Atlantic and Mediterranean coasts, but not found along coasts of Morocco.

Species	Information on the southern and Mediterranean limits of distribution	Reference
<i>Campeopea hirsuta</i>	Listed for Plymouth in southwest England; present on Atlantic coast of France; not found in Mediterranean at Banyuls; but also reported from Atlantic coast of Morocco, south to Mauritania, West Africa.	Plymouth Marine Fauna, 1957; Monod, 1923; Kensler, 1965; Monod, 1932.
<i>Dynamene bidentata</i>	Listed for Plymouth in southwest England; present on Atlantic coast of France; found in Mediterranean at Banyuls; listed from Mediterranean and Black Sea; listed for Naples; reported from Adriatic; but also reported from Atlantic coast of Morocco, south to Mauritania, West Africa.	Plymouth Marine Fauna, 1957; Monod, 1923; Kensler, 1965; Omer-Cooper & Rawson, 1934; Torelli, 1930; Riedl, 1963; Monod, 1932.

TABLE 4

Detailed Distribution of Boreal Group.

Species present along European Atlantic coasts, but not found along Moroccan Atlantic coast or in the Mediterranean.

Species	Information on the southern limits of distribution	Reference
<i>Lineus longissimus</i>	Listed for Plymouth in southwest England; reported from Roscoff in northwest France; not listed for the Mediterranean; not found in Mediterranean at Banyuls.	Plymouth Marine Fauna, 1957; Gontcharoff, 1955; Delphy, 1935; Kensler, 1965.
<i>Cirratulus cirratus</i>	Listed for Plymouth in southwest England; reported from Roscoff in northwest France; not listed for northwest Africa; not listed for the Mediterranean.	Plymouth Marine Fauna, 1957; Cornet & Rullier, 1951; Fauvel, 1936; Fauvel, 1923; Laubier & Paris, 1962.
<i>Littorina saxatilis</i>	Common along English Channel, southwest Brittany, and Atlantic coast of France; listed for northern Portugal; not found in Mediterranean at Banyuls; not reported from Morocco.	Crisp & Fischer-Piette, 1959; Nobre, 1932; Kensler, 1965; Pasteur-Humbert, 1962a.

<i>Littorina littorea</i>	Found along English Channel, southwest Brittany, and Atlantic coast of France; listed for southern Portugal; not found in Mediterranean at Banyuls.	Crisp & Fischer-Piette, 1959; Nobre, 1932; Kensler, 1965.
<i>Nucella lapillus</i>	Found along English Channel, southwest Brittany, and Atlantic coast of France; listed for Portugal; not found in Mediterranean at Banyuls; but also reported from Mediterranean coast of France.	Crisp & Fischer-Piette, 1959; Nobre, 1932; Kensler, 1965; Pasteur-Humbert, 1962a.
<i>Otina ovata</i>	Listed for Plymouth in southwest England; reported from Roscoff in northwest France; listed for southwest Portugal; not found in Mediterranean at Banyuls.	Plymouth Marine Fauna, 1957; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Nobre, 1932; Kensler, 1965.
<i>Jaera albifrons</i>	Listed for Plymouth in southwest England; not found in Mediterranean at Banyuls; Neapel (?); rare in Mediterranean.	Plymouth Marine Fauna, 1957; Kensler, 1964c; Nierstrasz & Schuurmans Stekhoven, 1930; Perrier, 1954.
<i>Aëpopsis robinii</i>	Listed for Plymouth in southwest England; reported from Roscoff in northwest France; not found in Mediterranean at Banyuls.	Plymouth Marine Fauna, 1957; Le Masne, 1938; Baudoin, 1946; Kensler, 1965.

TABLE 5
Detailed Distribution of Lusitanian Group.
 Three species present along Atlantic coasts of Europe and Morocco,
 but not found along Mediterranean coasts.

Species	Information on the southern limits of distribution	Reference
<i>Tanais chevreuxi</i>	Listed for Plymouth in southwest England; present Atlantic coast of France; reported from Casablanca, Italy and the Adriatic; not found in Mediterranean at Banyuls.	Plymouth Marine Fauna, 1957; Dollfus, 1897; Monod, 1923, 1925; Kensler, 1965.
<i>Cingula cingillus</i>	Listed for Plymouth in southwest England; reported from Roscoff in northwest France; listed for southwest Portugal; listed for Mediterranean; not found in Mediterranean at Banyuls.	Plymouth Marine Fauna, 1957; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Nobre, 1932; Pasteur-Humbert, 1962a; Kensler, 1965.
<i>Ovatella myosotis</i>	Listed for Plymouth in southwest England; reported from Roscoff in northwest France; reported from Mediterranean and Madeira; not found in Mediterranean at Banyuls.	Plymouth Marine Fauna, 1957; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Jeffreys, 1869; Kensler, 1965.

TABLE 6

Detailed Distribution of Tropical Atlantic Group.

Four species present in the Mediterranean and along Atlantic coast of Morocco, but not found along European Atlantic coasts north of Cádiz, Spain.

Species	Information on northern limits of distribution	Reference
<i>Littorina punctata</i>	Not found in Mediterranean at Banyuls; listed for Mediterranean coast of Spain and Atlantic coast of Morocco; not listed for Portugal; not found at San Sebastián in northeast Spain; not reported from Roscoff in northwest France; not listed for Plymouth in southwest England.	Kensler, 1965; Pasteur-Humbert, 1962a; Nobre, 1932; Kensler, unpublished observat.; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Patella safiana</i>	Not found in Mediterranean at Banyuls; listed for Mediterranean region and for Atlantic coast of Morocco; not listed for Portugal; not found at San Sebastián in northeast Spain; not reported from Roscoff in northwest France; not listed for Plymouth in southwest England.	Kensler, 1965; Pasteur-Humbert, 1962a ; Nobre, 1932; Kensler, unpublished observat.; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Fossarus ambiguus</i>	Found in Mediterranean at Banyuls; common throughout Mediterranean region; not listed for Portugal; not found at San Sebastián in northeast Spain; not reported from Roscoff in northwest France; not listed for Plymouth in southwest England.	Kensler, 1965; Pasteur-Humbert, 1962a; Nobre, 1932; Kensler, unpublished observat.; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Leptoplana alcinoi</i>	Found in Mediterranean at Banyuls; not listed for Plymouth in southwest England; not listed for the Isle of Man.	Kensler, 1965; Plymouth Marine Fauna, 1957; Marine Fauna of the Isle of Man, 1963.

TABLE 7

Detailed Distribution of Atlanto-Mediterranean Group.

Ten species present in the Mediterranean and along Atlantic coasts of Morocco and Europe as far north as mid-Portugal, northern Spain, or western France, but not found in Britain.

Species	Information on northern limits of distribution	Reference
<i>Eunemertes peronea</i>	Listed for Mediterranean; reported from Mediterranean only (Marseille, Neapel, Sicilen); found in Mediterranean at Banyuls; not reported from Roscoff in northwest France; not listed for Plymouth in southwest England.	Joubin, 1894; Bürger, 1895; Kensler, 1965; Gontcharoff, 1955; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Eriphia spinifrons</i>	Common in Mediterranean; extends northward along Atlantic coast of France to southwest Brittany; not listed for Plymouth in southwest England.	Zariquiez Alvarez, 1946; Crisp & Fischer-Piette, 1959; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	Common in Mediterranean; extends northward along Atlantic coast of France to southwest Brittany; not listed for Plymouth in southwest England.	Zariquiez Alvarez, 1946; Crisp & Fischer-Piette, 1959; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Acmaea unicolor</i>	Found in Mediterranean at Banyuls; listed for Atlantic coasts of Morocco and France; not reported from Roscoff in northwest France; not listed for Plymouth in southwest England.	Kensler, 1965; Pasteur-Humbert, 1962a; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Plymouth Marine Fauna, 1957.

<i>Siphonaria algesirae</i>	Present in Mediterranean; listed for Portugal; not reported from Roscoff in northwest France; not listed for Plymouth in southwest England.	Pasteur-Humbert, 1962a; Nobre, 1932; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Arca pulchella</i>	Common in Mediterranean; not listed for Portugal; not reported from Roscoff in northwest France; not listed for Plymouth in southwest England.	Pasteur-Humbert, 1962b; Nobre, 1932; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Cardita calyculata</i>	Found in Mediterranean at Banyuls; listed for south and west Portugal; not reported from Roscoff in northwest France; not listed for Plymouth in southwest England.	Kensler, 1965; Nobre, 1932; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Chama gryphoides</i>	Common in Mediterranean; listed for western Portugal; not reported from Roscoff in northwest France; not listed for Plymouth in southwest England.	Pasteur-Humbert, 1962b; Nobre, 1932; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Mytilus minimus</i>	Present in Mediterranean and along Atlantic coasts of Portugal and France; extends northward along Atlantic coast of France to Arcachon; not reported from Roscoff in northwest France; not listed for Plymouth in southwest England.	Pasteur-Humbert, 1962b; Crisp & Fischer-Piette, 1959; Cornet & Marche-Marchad, 1951; Plymouth Marine Fauna, 1957.
<i>Ligia italica</i>	Commonly found in Mediterranean at Banyuls; not listed for Plymouth in southwest England; not listed for the Isle of Man.	Kensler, 1965; Plymouth Marine Fauna, 1957; Marine Fauna of the Isle of Man, 1963.

in southern or western Portugal (see Table 2), but were not reported from Roscoff in northwest France (GONTCHAROFF, 1955; CORNET & MARCHE-MARCHAD, 1951), nor from Plymouth in southwest England (Plymouth Marine Fauna, 1957). The terrestrial isopod, *L. italica*, was common at Banyuls (KENSLE, 1965), and along southwest Portugal (Table 2), but has not been found at Roscoff (personal communication, Monsieur L. CABIOCH), nor listed from Plymouth (Plymouth Marine Fauna, 1957). Thus, the northern distribution limits for the latter six species lie along European Atlantic coasts between northern Portugal and northwestern France.

VI. MEDITERRANEAN

The sixth and final distribution pattern recognised was that of the Mediterranean barnacle, *Chthamalus depressus*. The distribution and ecological variation of *Chthamalus* species in the Mediterranean area has been studied by SOUTHWARD (1964) and by KENSLE, BHATNAGAR & CRISP (1965). Their findings show that *C. depressus* is all but confined to the Mediterranean basin and the Strait of Gibraltar, as is also shown in Table 2.

RELATION BETWEEN DISTRIBUTIONS AND ABIOTIC FACTORS

The Strait of Gibraltar connects two characteristically different water masses, the Atlantic Ocean, to the west, and the Mediterranean Sea to the east. The shores bathed by these two water masses are subjected to diverse, and sometimes extreme, physical conditions. Three environmental factors change as one passes from the Atlantic, through the Strait of Gibraltar, into the Mediterranean. Firstly, the tidal amplitude is 3 to 5 times greater along Atlantic shores than in the Mediterranean basin (Admiralty Tide Tables, Vol. I & II, 1963). The degree of wave exposure also changes considerably. Atlantic coasts of Portugal, Spain and Morocco are subjected to constant and heavy wave action, whereas Mediterranean shores are relatively sheltered and receive only limited wave exposure caused by winds. Lastly, the water masses of the Atlantic are different from those of the neighbouring Mediterranean in regard to salinity, temperature, and suspended organic matter. Generally, Atlantic water is of relatively low salinity and not subject to great extremes of temperature, whilst Mediterranean

water is of higher salinity and experiences much greater temperature extremes. Also, the suspended organic matter in Atlantic waters is considerably richer than in clear oligotrophic waters of the Mediterranean.

For Boreal, Tropical Atlantic, and Atlanto-Mediterranean species, discussed in this paper, temperature is apparently the most important factor limiting their distribution. The general southern and northern distributions of these species are given in Table 8. It is seen that all species in the Boreal group reach Britain, whilst the majority extend to Norway. The metropolis of these cold water species lies well to the north, and they are near to their southern limits of distribution in warm waters of southwest Europe. The southern limit for *Nucella lapillus*, *Jaera albifrons*, *Littorina saxatilis*, *Lineus longissimus*, *Cirratulus cirratus*, *Littorina littorea* and *Aëpopsis robinii* is reached in southwest Portugal, whilst only the pulmonate *Otina ovata* extends south to the entrance of the Strait of Gibraltar.

Colder inshore water temperatures apparently limit the northward spread of the Tropical Atlantic species, *Littorina punctata*, *Patella safiana*, *Fossarus ambiguus* and *Leptoplana alcinoi*. The metropolis of these species is well to the south, on West African shores (see Table 8). All of these species extend northward to the Strait of Gibraltar, and are present in the western Mediterranean. They reach their northern frontier along the southwest coast of Spain, seemingly due to the lower temperatures of the inshore waters.

The Atlanto-Mediterranean species, *Eunemertes peronea*, *Eriphia spinifrons*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Acmaea unicolor*, *Siphonaria algesirae*, *Arca pulchella*, *Cardita calyculata*, *Chama gryphoides*, *Mytilus minimus* and *Ligia italica*, are abundant and near the centre of their geographical range in the area of study. The majority of these species reach their northern limits of distribution in the Bay of Biscay, whilst *Siphonaria algesirae* extends only to western Portugal. The exact frontiers of these ten species are not fully known. Apparently the northern spread of these warm water species is limited by the lower temperatures encountered in the more northern latitudes.

Species of the Mediterranean and Lusitanian groups are limited in their distribution in relation to conditions inside and outside the Mediterranean basin. Apparently, *Chthamalus depressus* favours the sheltered localities and high summer temperatures which characterise the Mediterranean, as it does not extend west of the Strait of Gibraltar. It has also been suggested by KENSLER, BHATNAGAR & CRISP (1965) that *C. depressus* may be metabolically adjusted to the poorer nutrient conditions of the Mediterranean,

TABLE 8
The General Southern and Northern Distributions
of the Six Groups Recognised.

Groups and Species	Southern limit	Northern limit
<i>Otina ovata</i>	Southern Spain	S.W. Scotland
<i>Nucella lapillus</i>	Southern Portugal	North Norway
<i>Jaera albifrons</i>	Southern Portugal	Norway
<i>Littorina saxatilis</i>	Southern Portugal	Arctic
<i>Lineus longissimus</i>	Southern Portugal	Norway
<i>Cirratulus cirratus</i>	Southern Portugal	Norway
<i>Littorina littorea</i>	Southern Portugal	Norway
<i>Aëpopsis robinii</i>	Southern Portugal	Western Scotland
Tropical Atlantic		
<i>Littorina punctata</i>	Sénégal	N.W. Mediterranean
<i>Patella safiana</i>	Angola	N.W. Mediterranean
<i>Fossarus ambiguus</i>	Angola	N.W. Mediterranean
<i>Leptoplana alcinoi</i>	West Africa	N.W. Mediterranean
Atlanto-Mediterranean		
<i>Eunemertes peronea</i>	West Africa	Bay of Biscay
<i>Eriphia spinifrons</i>	West Africa	Bay of Biscay
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	West Africa	Bay of Biscay
<i>Acmaea unicolor</i>	West Africa	Bay of Biscay
<i>Siphonaria algesirae</i>	West Africa	Western Portugal
<i>Arca pulchella</i>	West Africa	Bay of Biscay
<i>Cardita calyculata</i>	West Africa	Bay of Biscay
<i>Chama gryphoides</i>	West Africa	Bay of Biscay
<i>Mytilis minimus</i>	West Africa	Bay of Biscay
<i>Ligia italica</i>	West Africa	Bay of Biscay
Mediterranean		
<i>Chthamalus depressus</i>	Southern Mediterranean	Northern Mediterranean
Lusitanian		
<i>Tanais chevreuxi</i>	Southern Morocco	North Wales
<i>Cingula cingillus</i>	Morocco ?	Norway
<i>Ovatella myosotis</i>	Morocco ?	Scotland
Lusitanian-Mediterranean		
<i>Campeopea hirsuta</i>	Mauritania ?	Scotland
<i>Dynamene bidentata</i>	Mauritania ?	Scotland

and that outside this area its low metabolic rate may be disadvantageous leading to its replacement by *C. stellatus*.

Several factors can be suggested which explain the apparent absence of the Lusitanian species, *Tanais chevreuxi*, *Cingula cingillus* and *Ovatella myosotis* from Mediterranean crevices. The three species are true crevice forms, and require exposed shores with crevices containing rich deposits of sediment and organic matter. These ecological requirements are found within crevices along Atlantic coasts of Britain, Europe and North Africa, where the species are present, but not along shores that I examined within the western Mediterranean.

The distributions shown by *Campecopea hirsuta* and *Dynamene bidentata* are difficult to correlate with the abiotic factors. In view of the discrepancies between my observations and records in the literature, more detailed investigations of a greater number of suitable sites along North African coasts are necessary before any firm conclusions can be reached.

The existence of « critical limits » in intertidal distributions was demonstrated by CRISP & KNIGHT-JONES (1955), and discussed by CRISP & SOUTHWARD (1958). Two critical limits, separated by an unsuitable sandy coast, were recognised in the area of study; a) southwest Portugal, and b) the Strait of Gibraltar.

Southwest Portugal was noted to be a barrier to the majority of the Boreal species extending southwards. The coast along the Gulf of Cádiz, to the east of Portugal, is an unfavourable area of sand, and this may explain why many intertidal species are unable to reach further south. It is indicative of the unsuitability of this stretch of coast that the great majority of Boreal forms stop short of the northern arm of the Gulf of Cádiz, and all the Tropical Atlantic forms stop at or before its southern arm.

The Strait of Gibraltar forms a barrier to the spread of a number of species. The pulmonate, *Otina ovata*, reached its southern limit at the western entrance of the Strait, whilst the Tropical Atlantic species, *Littorina punctata*, *Patella safiana*, *Fossarus ambiguus* and *Leptoplana alcinoi*, reached their northern limits of distribution at the Strait of Gibraltar. This same area also formed a barrier to the westward spread of the warm water barnacle, *Chthamalus depressus*, and to the eastward spread of the Lusitanian species, *Tanais chevreuxi*, *Cingula cingillus*, and *Ovatella myosotis*. As already mentioned, there is an abrupt change in physical conditions (exposure, temperature and tidal range) in the region of the Strait of Gibraltar, and this change may well explain why a number of species meet their distributional limits in this particular area.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is indebted to Professor D.J. CRISP for his continued interest in this study, and for reading the manuscript and offering helpful suggestions. My thanks are also due to the following institutes for allowing me the use of their records and libraries: Instituto de Biologia Maritima, Lisbon, Portugal; Instituto Español de Oceanografía, Madrid, Spain; Institut des Pêches Maritimes, Casablanca, Morocco.

RÉSUMÉ

La distribution de cinquante-neuf espèces particulières des crevasses rocheuses intertidales a été étudiée dans le Sud-Ouest de l'Europe et le Nord-Ouest de l'Afrique. Vingt-cinq stations ont été examinées le long des côtes atlantiques et méditerranéennes du Portugal, de l'Espagne, de Gibraltar et du Maroc pendant les derniers mois de l'année 1963.

Un grand nombre d'espèces sont largement distribuées, et ont été rencontrées dans la majorité ou dans toutes les stations prospectées: les Némertes *Emplectonema gracile* et *Eunemertes peronea*; les formes juvéniles des Décapodes *Eriphia spinifrons* et *Pachygrapsus marmoratus*; le Gastropode *Littorina neritoides*; les Bivalves *Lasaea rubra* et *Hiatella arctica*; l'Acarien *Halotydeus hydrodromus*; et le Chilopode *Hydroschendyla submarina*.

Vingt-huit espèces ont été étudiées plus en détail, et six types bien distincts de distribution géographique ont pu être mis en évidence. Ces types de distribution caractérisés par leurs contingents faunistiques, sont les suivants:

- I. Lusitano-méditerranéen
Campeopea hirsuta, *Dynamene bidentata*.
- II. Boréal
Otina ovata, *Nucella lapillus*, *Jaera albifrons*, *Littorina saxatilis*, *Lineus longissimus*, *Cirratulus cirratus*, *Littorina littorea*, *Aëpopsis robinii*.
- III. Lusitanien
Tanais chevreuxi, *Cingula cingillus*, *Ovatella myosotis*.
- IV. Tropical-atlantique
Littorina punctata, *Patella safiana*, *Fossarus ambiguus*, *Leptoplana alcinoi*.

V. Atlantico-méditerranéen

Eunemertes peronea, *Eriphia spinifrons*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Acmaea unicolor*, *Siphonaria algesirae*, *Arca pulchella*, *Cardita calyculata*, *Chama gryphoides*, *Mytilus minimus*, *Ligia italica*.

VI. Méditerranéen

Chthamalus depressus.

Les rapports entre les diverses distributions et les facteurs abiotiques ont montré que la température est probablement le facteur le plus important limitant la distribution des formes boréales, tropicales atlantiques et atlantico-méditerranéennes. Les espèces des groupes lusitanien et méditerranéen ont leur répartition limitée par rapport aux conditions régnant à l'intérieur et à l'extérieur du bassin méditerranéen.

Deux limites critiques, séparées par une côte sableuse impropre à l'installation des espèces des crevasses, ont été observées dans la région étudiée :

- a) Le Sud-Ouest du Portugal, et
- b) Le Déroit de Gibraltar.

SUMMARY

The distribution of fifty-nine selected intertidal crevice species in southwest Europe and northwest Africa has been investigated. Twenty-five stations were examined along Atlantic and Mediterranean coasts of Portugal, Spain, Gibraltar and Morocco, during the latter months of 1963.

A number of species were widely distributed, and were present at all or the majority of the stations visited, namely : the nermer-teans, *Emplectonema gracile* and *Eunemertes peronea*; juvenile forms of the decapods, *Eriphia spinifrons* and *Pachygrapsus marmoratus*; the gastropod, *Littorina neritoides*; the lamellibranchs, *Lasaea rubra* and *Hiatella arctica*; the mite, *Halotydeus hydromus*; and the chilopod, *Hydroschendyla submarina*.

Twenty-eight species were examined in detail, and six distinct patterns of distribution were recognised. The patterns, and their respective species, are as follows :

I. Lusitanian-Mediterranean

Campeopea hirsuta, *Dynamene bidentata*.

- II. Boreal
Otina ovata, *Nucella lapillus*, *Jaera albifrons*, *Littorina saxatilis*, *Lineus longissimus*, *Cirratulus cirratus*, *Littorina littorea*, *Aëpopsis robinii*.
- III. Lusitanian
Tanais chevreuxi, *Cingula cingillus*, *Ovatella myosotis*.
- IV. Tropical Atlantic
Littorina punctata, *Patella safiana*, *Fossarus ambiguus*, *Leptoplana alcinoi*.
- V. Atlanto-Mediterranean
Eunemertes peronea, *Eriphia spinifrons*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Acmaea unicolor*, *Siphonaria algesirae*, *Arca pulchella*, *Cardita calyculata*, *Chama gryphoides*, *Mytilus minimus*, *Ligia italica*.
- VI. Mediterranean
Chthamalus depressus.

A correlation of the distributions and the abiotic factors showed that temperature is probably the most important factor limiting the distribution of Boreal, Tropical Atlantic, and Atlanto-Mediterranean forms. Species of the Mediterranean and Lusitanian groups are limited in their distribution in relation to conditions inside and outside the Mediterranean basin.

Two critical limits, separated by an unsuitable sandy coast, were recognised in the area of study,

- a) southwest Portugal, and
- b) the Strait of Gibraltar.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Verbreitung von 59 Arten aus dem intertidalen Felsspaltensystem wurde in Südwest Europa und Nordwest Afrika untersucht. 25 Stationen wurden während der letzten Monate des Jahres 1963 an den atlantischen und mediterranen Küsten Portugals, Spaniens, Gibaltars und Marokkos besucht.

Eine grosse Anzahl der untersuchten Arten zeigt eine weite Verbreitung und wurde in den meisten oder sogar in allen Stationen gefunden: die Nemertinen *Emplectonema gracile* und *Eunemertes peronea*; die Jugendformen der Dekapoden: *Eriphia spinifrons* und *Pachygrapsus marmoratus*; der Gastropode *Littorina neritoides*; die Muscheln *Lasaea rubra* und *Hiatella arctica*; der Akarier

Halotydeus hydrodromus und der Chilopode *Hydroschendyla sub-marina*.

28 Arten wurden gründlicher beobachtet und 6 durch ihre faunistische Zusammenstellung gut zu unterscheidende Verbreitungstypen konnten bestimmt werden :

- I. Lusitanisch-mediterran
Campeopea hirsuta, *Dynamene bidentata*.
- II. Borealisch
Otina ovata, *Nucella lapillus*, *Jaera albifrons*, *Littorina saxatilis*, *Lineus longissimus*, *Cirratulus cirratus*, *Littorina littorea*, *Aëpopsis robinii*.
- III. Lusitanisch
Tanais chevreuxi, *Cingula cingillus*, *Ovatella myosotis*.
- IV. Tropisch-atlantisch
Littorina punctata, *Patella safiana*, *Fossarus ambiguus*, *Leptoplana alcinoi*.
- V. Atlantisch-mediterran
Eunemertes peronea, *Eriphia spinifrons*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Acmaea unicolor*, *Siphonaria algesirae*, *Arca pulchella*, *Cardita calyculata*, *Chama gryphoides*, *Mytilus minimus*, *Ligia italica*.
- VI. Mediterran
Chthamalus depressus.

Die zwischen den verschiedenen Verbreitungstypen und den abiotischen Faktoren herrschenden Verhältnisse zeigen dass die Temperatur wahrscheinlich der wichtigste Begrenzungsfaktor der borealen, tropischatlantischen und atlantisch-mediterranen Formen ist. Die Verbreitung der lusitanischen und mediterranen Formen entspricht den Verhältnissen innerhalb und ausserhalb des Mittelmeerbeckens.

In der untersuchten Gegend wurden zwei kritische durch felspaltlose Sandküsten getrennte Grenzen entdeckt :

- a) Südwest Portugal,
- b) Gibraltar Meerenge.

REFERENCES

Admiralty, Hydrographic Department, 1963. *The Admiralty Tide Tables*, Vol. I, European Waters (including Mediterranean Sea), 1963, London.

- Admiralty, Hydrographic Department, 1963. *The Admiralty Tide Tables*, Vol. II, Atlantic and Indian Oceans (including Tidal Stream Tables), 1963, London.
- BARNES, H.F., 1924. *Obisium maritimum* Leach, found at Wembury, near Plymouth, together with its Original Description, and Short Notes on its Geographical Distribution. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 13 : 746-749.
- BAUDOIN, R., 1939. Sur l'habitat de *Aëpophilus bonnairei* Signoret (Hémiptère Hétéroptère) en deux stations des côtes de France (Wimereux, Roscoff). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 64 : 18-20.
- BAUDOIN, R., 1946. Contribution à l'éthologie d'*Aëpophilus bonnairei* Signoret et à celle de quelques autres arthropodes à respiration aérienne de la zone intercotidale. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 71 : 109-113.
- BÜRGER, O., 1895. Die Nemertienien des Golfes von Neapel. *Fauna u. Flora Neapel*, 22, 743 p.
- CORNET, R. et I. MARCHE-MARCHAD, 1951. Inventaire de la faune marine de Roscoff. Mollusques. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, Supplément 5 : 1-80.
- CORNET, R. et F. RULLIER, 1951. Inventaire de la faune marine de Roscoff. Annélides. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, Supplément 3 : 1-63.
- CRISP, D.J. et E. FISCHER-PIETTE, 1959. Répartition des principales espèces intercotidales de la côte atlantique française en 1954-1955. *Ann. Inst. Oceanogr.*, nouv. série, XXXVI (2) : 275-387.
- CRISP, D.J. & E.W. KNIGHT-JONES, 1955. Discontinuities in the distribution of shore animals in North Wales. *Rep. Bardsey Observatory*, Year 1954 : 29-34.
- CRISP, D.J. & A.J. SOUTHWARD, 1958. The distribution of intertidal organisms along the coasts of the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 37 : 157-208.
- DELPHY, J., 1935. Vers et Némathelminthes. *La Faune de la France*, t. 1B : 1-177.
- DOLLFUS, A., 1897. Campagnes de la Melita. Tanaidae récoltés par M. Ed. Chevreux dans l'Atlantique et dans la Méditerranée. *Mém. Soc. zool. Fr.*, 11 : 35-47.
- FAUVEL, P., 1923. Polychètes errantes. *Faune Fr.*, 5, 488 p.
- FAUVEL, P., 1936. Contribution à la faune des Annélides. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc.* : 1-143.
- GLYNNE-WILLIAMS, J. & J. HOBART, 1952. Studies on the crevice fauna of a selected shore in Anglesey. *Proc. zool. Soc. London*, 122 : 797-824.
- GONTCHAROFF, M., 1955. Inventaire de la faune marine de Roscoff. Némertes. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, Supplément 7 : 1-15.
- JEFFREYS, J.G., 1869. *British Conchology, or an Account of the Mollusca which now inhabit the British Isles and the Surrounding Seas*. Vol. 5, 288 p., London.
- JOUBIN, L., 1894. Les Némertiens. *Faune Française*, 235 p., Paris.
- KENSLER, C.B., 1964a. The crevice habitat on Anglesey, North Wales. (In, *The Effects of the Severe Winter of 1962-63 on Marine life in Britain*, ed. D.J. Crisp). *J. Anim. Ecol.*, 33 : 200-202.
- KENSLER, C.B., 1964b. The Crevice Habitat in Western Norway. *Sarsia*, 17 : 21-32.
- KENSLER, C.B., 1965. The Mediterranean Crevice Habitat. *Vie et Milieu*, XV (4) : 947-977.

- KENSLE, C.B., 1965a. Zonation of the Crevice Fauna. *Rep. Challenger Soc.*, 3, No. XVII : 24-25.
- KENSLE, C.B. & D.J. CRISP, 1965. The Colonization of Artificial Crevices by Marine Invertebrates. *J. Anim. Ecol.*, 34 : 507-516.
- KENSLE, C.B., K.M. BHATNAGAR & D.J. CRISP, 1965. The Distribution and Ecological Variation of *Chthamalus* species in the Mediterranean area. *Vie et Milieu* (in press).
- LAUBIER, L. et J. PARIS, 1962. *Faune marine des Pyrénées-Orientales*. Fascicule 4, Annélides Polychètes.
- LE MASNE, G., 1938. La nymphe d'*Aëpopsis robinii* Laboulbène, description et biologie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 63 : 68-72.
- Marine Biological Association, 1957. *Plymouth Marine Fauna*, 3rd. ed., 457 p., Plymouth.
- Marine Fauna of the Isle of Man, 1963. Edited by J.R. Bruce, J.S. Colman & N.S. Jones, 307 p., Liverpool.
- MONIE, R., 1889. Sur un Pseudo-scorpion marin (*O. littorale* n. sp.). *Rev. biol. du Nord d. France*, 1889 : 102-104.
- MONOD, T., 1923. Prodrôme d'une Faune des *Tanaidacea* et des *Isopoda* (Excl. *Epicaridea*) des Côtes de France (Excl. Méditerranée). *Soc. Sci. Nat. Charente-inférieure*, 33 (4) : 19-125.
- MONOD, T., 1925. Tanaidacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique Occidentale et septentrionale. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc.*, 5 : 61-85.
- MONOD, T., 1932. Tanaidacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale. 3^e partie. Sphaeromatidae. *Mem. Soc. Sci. Nat. Maroc.*, n° 29, 91 p.
- MORTON, J.E., 1954. The crevice faunas of the upper intertidal zone at Wembury. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 33 : 187-224.
- MORTON, J.E., 1960. The responses and orientation of the bivalve *Lasaea rubra Montagu*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 39 : 5-26.
- NIERSTRASZ, H.F. & J.H. SCHUURMANS STEKHOVEN, 1930. Isopoda genuina. *Tierw. Nord-u. Ostsee*, 10 (e2) : 57-133.
- NOBRE, A., 1932. *Moluscos Marinhos de Portugal*. Universidade do Pôrto, Instituto de Zoologia, 466 p.
- OMER-COOPER, J. & J.H. RAWSON, 1934. Notes on the British Sphaeromatidea (Crustacea Isopoda). *Rep. Dove mar. Lab.*, 3 (2) : 22-58.
- PASTEUR-HUMBERT, C., 1962a. *Les Mollusques marins testacés du Maroc*. I. Gastéropodes. 245 p., Rabat.
- PASTEUR-HUMBERT, C., 1962b. *Les Mollusques marins testacés du Maroc*. II. Les Lamellibranches et les Scaphopodes. 184 p., Rabat.
- PERRIER, R., 1954. Arachnides et Crustacés. *La Faune de la France*, 2, 220 p., Paris.
- Plymouth Marine Fauna. See « Marine Biological Association ».
- RIEDL, R., 1963. *Fauna und Flora der Adria*. Paul Parey, Hamburg und Berlin, 640 p.
- SCARRATT, D.J., 1961. The Fauna of Laminaria Holdfasts. *Ph. D. Thesis, University of Wales*.
- SOUTHWARD, A.J., 1964. On the European species of *Chthamalus* (Cirripedia). *Crustaceana*; 6 : 241-254.
- STELFOX, A.W., 1916. *Otina otis* on the Co. Down Coast. *Proc. malacol. Soc. Lond.*, 12 : 318.
- TORELLI, B., 1930. Sferemidi del Golfo di Napoli (Revisione degli Sferemoidi mediterranei). *Pub. Staz. Zool. Napoli*, 10 (3) : 297-343.
- ZARIQUIEZ ALVAREZ, R., 1946. *Crustáceos Decápodos Mediterráneos*. Instituto español de estudios mediterráneos, 181 p., Barcelona.

— 388 —

Quelques stations ont été établies sur le littoral de Banyuls. Une coupe de sable est prise devant le Laboratoire (Station A) maintes fois recouverte par une nouvelle jetée, dans une partie de laquelle le sable était mouillé (Station B). Les autres stations (C) et (D) sont situées près de la jetée à l'est de l'observatoire (C) et de la jetée principale de Banyuls (D). Tous les échantillons sont prélevés par un échantillonneur à bras de fer commandé par télex. Les échantillons sont envoyés au Laboratoire Arago (Station E) dans des récipients en verre.

QUELQUES FACTEURS AFFECTANT LA TENEUR EN OXYGÈNE DES EAUX INTERSTITIELLES LITTORALES

par Alan E. BRAFIELD

SOMMAIRE

La concentration en oxygène dissous d'une série de plages des Pyrénées-Orientales démontre une corrélation étroite avec le pourcentage de grains de sable de 0,25 et 0,125 mm.

Le rôle de l'oxygène dissous en tant que facteur écologique affectant la faune interstitielle des plages marines est mal compris, surtout parce que la concentration même de l'oxygène n'a été que rarement déterminée exactement. Les mesures de la concentration en oxygène de l'eau interstitielle de plusieurs plages variées que nous avons effectuées (BRAFIELD, 1964) étaient un essai pour déterminer non seulement l'étendue des variations du taux d'oxygène qui existent dans ce milieu, mais aussi l'importance relative de quelques-uns des facteurs qui pourraient dicter ou régler le niveau d'oxygène. Une source d'erreur systématique provient du fait que l'on ne peut comparer, avec confiance, le contenu d'oxygène des plages, atteintes par de fortes marées, que si toutes les déterminations sont faites au même niveau de la marée sur la plage, et à la même période du cycle des marées. Ceci n'est guère possible sur les rivages britanniques, par exemple, et par conséquent plusieurs plages de la côte ouest de la Méditerranée française ont été examinées : l'amplitude des marées est extrêmement faible, et par suite leur influence perturbatrice est presque totalement éliminée.

Le Laboratoire Arago (Banyuls-sur-Mer, P.-O.) a fourni un centre excellent pour ce travail, puisque une grande variété de plages se rencontre dans cette région où les marées sont négligea-

bles. Quatre stations ont été choisies sur le territoire de Banyuls : une étendue de sable fin juste devant le Laboratoire (station A, maintenant recouverte par une nouvelle jetée) dans une partie de laquelle le sable était noirci (station B), une petite étendue avec plus de graviers près de la jetée à côté du Laboratoire (C) et la plage principale de Banyuls (F). Trois petites baies proches de Banyuls ont fourni la station D (Baie du Troc, examinée par ANGLIER (1953) dans son exposé de la faune interstitielle), station G (Paulilles) et station H (Petites Elmes). Plus au Nord, une vaste plage de sable s'étend du Racou (station E) vers le Nord, et elle a été étudiée à St-Cyprien (I), à Canet-Plage (J) et à Argelès-Plage (K). Les emplacements sont conformes, dans la mesure du possible, à ceux étudiés par DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960), lorsqu'il préparait ses listes approfondies de la faune interstitielle de la région.

En chaque station, des prises d'eau interstitielle ont été faites à une profondeur de 5 cm au-dessus du niveau de l'eau interstitielle en utilisant l'appareil que nous avons déjà décrit (BRAFIELD, 1964). Cette méthode a l'avantage d'éviter que le prélèvement soit à aucun moment en contact avec l'air. Dans la plupart des cas, les prélèvements ont été effectués au bord de la mer, et à des intervalles de 0,5 m du bord. La concentration d'oxygène d'une prise a été déterminée par la méthode de Winkler modifiée, qui conserve la prise d'eau à l'abri du contact de l'air, évite les risques d'erreurs causées par des pollutions variées, et tient compte de la quantité d'oxygène contenu dans les réactifs (*op. cit.*). Des prises de sable ont été ramassées pour l'étude granulométrique dans des bouteilles en plastique et ont été passées à l'eau du robinet sur une série de tamis (mailles de 4; 2; 1; 0,5; 0,25; 0,125 et 0,062 mm). Nous avons fait sécher la matière retenue par chaque tamis à 105 °C, et nous l'avons pesée. La matière qui a traversé le tamis le plus fin a été filtrée à travers un papier filtre séché et pesé. Le papier et la portion de sable ont été ensuite séchés et pesés, et le poids de cette portion a été ainsi déterminé. Chaque portion a été exprimée en pourcentage de la prise totale et une courbe cumulative a été tracée pour chaque station (Fig. 1). Pour simplifier le traitement nous avons adopté le concept de l'échelle phi (voir MORGANS, 1956).

Les résultats sont résumés dans le Tableau I. Les valeurs de l'oxygène obtenues sur la ligne de rivage sont presque toujours plus élevées que celles obtenues à quelque distance du rivage, et par conséquent nous n'en avons pas tenu compte lorsque nous avons calculé le niveau d'oxygène moyen pour chaque station. La colonne « pourcentage de saturation de l'air » fournit la concentration moyenne d'oxygène en parties par million, exprimée comme un pourcentage du niveau d'oxygène saturé par l'air à la température figurant dans la dernière colonne et à une salinité de

37,6 ‰ (chlorinité de 21 ‰). La colonne du médian phi ($Md \Phi$) montre la valeur de phi qui correspond à 50 % sur chaque courbe cumulative. Ceci donne une indication des caractéristiques gé-

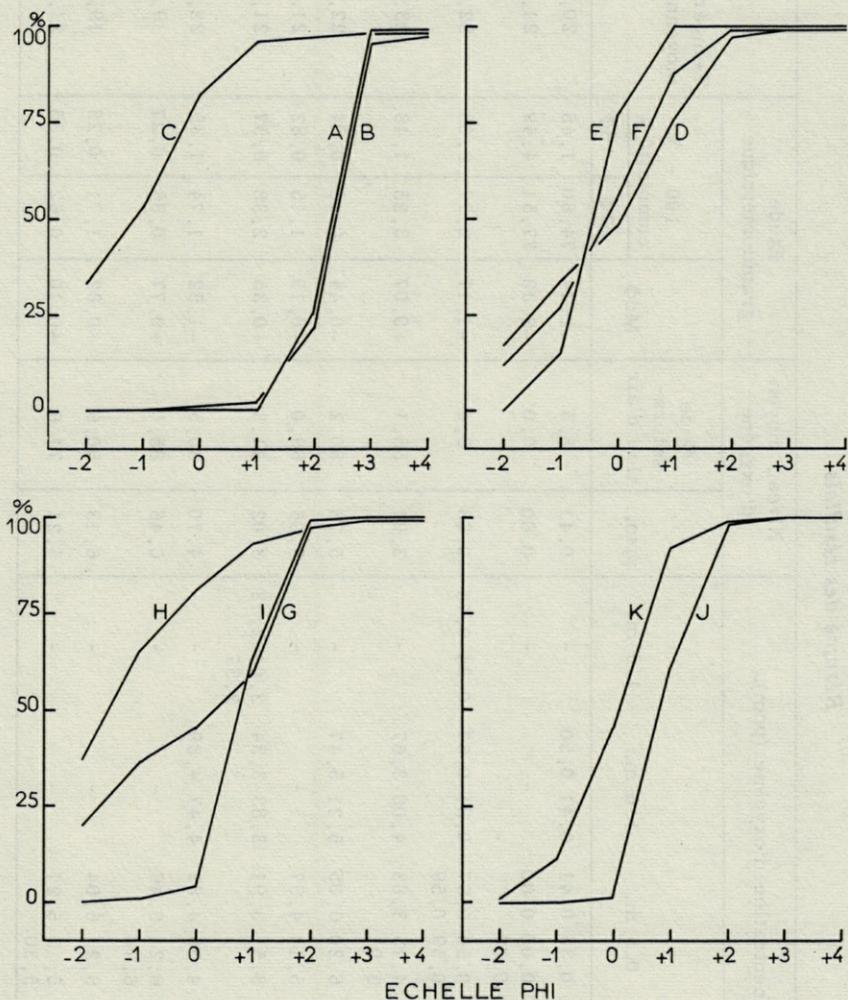


Fig. 1. — Courbes cumulatives pour les prises de sables des onze stations étudiées.

rales de chaque plage, car la moitié d'une prise consiste en des grains plus grands que la valeur du médian phi et l'autre moitié en des grains plus petits. Les valeurs des courbes cumulatives qui correspondent à 100 moins les valeurs cumulatives à $+2 \Phi$ et

TABLEAU I
Résumé des résultats.

Station	Concentration d'oxygène (ppm).								Niveau moyen d'oxygène		Etude granulométrique			Température moyenne (°C)
	Rivage	0,5 m.		1,0 m.		1,5 m.		ppm.	% de saturation d'air	MdΦ	100 - % cumulatif à			
		+2Φ	+3Φ											
A	0,50 0,59	0,33 0,41	0,41 0,50	-	0,41	5,5	+2,34	74,80	1,45	20,0				
B	-	0,00 0,00	-	-	0,00	0,0	+2,38	77,51	4,49	21,8				
C	1,16 2,78 1,89	0,50 0,67 0,59 0,59	0,84 0,67	0,84 0,76	0,68	9,4	-1,17	2,77	2,08	22,1				
D	5,55 5,30	4,15 3,83 3,91	4,00 3,67	-	3,91	55,1	+0,07	3,25	1,43	23,2				
E	6,38 6,29	6,20 6,05	5,21 5,47	-	5,73	80,2	-0,44	0,10	0,04	22,8				
F	6,70 6,53	5,14 4,97	-	-	5,06	69,0	-0,19	1,15	0,82	21,3				
G	4,97 5,54 5,62	3,51 3,91	3,83 3,34	2,04 2,13 2,37	3,02	41,3	+0,35	2,38	0,57	21,5				
H	4,80 4,56	4,56 4,89	4,47 4,89	-	4,70	65,5	-1,52	1,74	1,35	22,6				
I	-	6,21 6,46 6,70	-	-	6,46	85,0	+0,77	0,86	0,27	19,1				
J	-	6,21 6,04	-	-	6,13	80,6	+0,82	1,71	0,28	19,1				
K	-	5,13 5,21 5,30	-	-	5,21	71,6	+0,10	0,62	0,35	21,6				

+ 3 Φ sont comprises dans ce tableau, pour des raisons indiquées ci-dessous.

Pour apprécier l'importance de la corrélation entre les niveaux d'oxygène et certaines caractéristiques granulométriques, les valeurs obtenues pour chacun de ces paramètres ont été rangées et le « coefficient de corrélation ordonné » de Spearman a été calculé. [$R = 1 - (6 \sum d^2 / n^3 - n)$. Le coefficient a une valeur de + 1 pour une corrélation positive parfaite et une valeur de - 1 pour une corrélation négative parfaite]. Les valeurs du coefficient qui en résultent sont données dans le Tableau II, qui montre aussi (colonne t) les résultats de l'analyse de la signification de chaque coefficient par le moyen du test « t ». Les corrélations du niveau d'oxygène avec le pourcentage d'une prise qui traverse le tamis de 0,25 mm (100 - % cumulatif à + 2 Φ) et avec celui qui traverse le tamis de 0,125 mm (100 - % cumulatif à + 3 Φ) sont extrêmement significatives. C'est pourquoi ces pourcentages ont été donnés dans le Tableau I. Pour des raisons qui ont été discutées ailleurs (BRAFIELD, 1964), il semble très probable que la proportion de ces plus petits grains dans une plage règle indirectement la concentration d'oxygène de l'eau interstitielle, par suite de leur effet sur le drainage.

TABLEAU II

Le « coefficient de corrélation ordonné » de Spearman quand le niveau d'oxygène, rangé depuis les valeurs basses aux valeurs élevées, est en corrélation avec les paramètres choisis. Les valeurs pour t marquées ** sont significatives au niveau de 0,1 %, et celle marquée * est significative au niveau de 1 %. Les autres valeurs pour t ne sont pas significatives au niveau de 10 %.

	R	t	
100 moins le pourcentage cumulatif à :	- 1 Φ	- 0,109	
	0 Φ	+ 0,136	
	+ 1 Φ	+ 0,373	1,20
	+ 2 Φ	+ 0,873	5,37**
	+ 3 Φ	+ 0,909	6,54**
	+ 4 Φ	+ 0,845	4,74*
Valeur de Φ sur la courbe cumulative à :	50 % (Md Φ)	+ 0,173	
	75 % (Q3 Φ)	+ 0,318	1,01
	90 %	+ 0,381	1,23
	95 %	+ 0,500	1,73

Quand on combine les résultats de ces onze stations avec ceux de dix-sept stations des Iles de Scilly et de Whitstable (Angleterre) et de Jersey (Iles Anglo-Normandes) (BRAFIELD, 1964), et qu'on les range selon le niveau d'oxygène, le pourcentage de sable fin et le pourcentage de sable très fin, c'est-à-dire qui traversent respective-

ment les tamis de 0,25 et 0,125 mm, les valeurs suivantes de « R » et de « t » sont obtenues :

- Taux d'oxygène en corrélation avec un pourcentage de sable fin $R = + 0,838$ $t = 7,83$
- Taux d'oxygène en corrélation avec un pourcentage de sable très fin $R = + 0,594$ $t = 3,77$

La valeur pour t de 7,83, avec 26 degrés d'indépendance, est significative au niveau de 0,1 %, alors que celle de 3,77 est significative au niveau de 1 %. L'étendue du rapport entre le taux d'oxygène et le pourcentage de sable fin est remarquable. Les deux séries de valeurs pour ces 28 stations sont dessinées ensemble dans la Figure 2. La forme de cette courbe est très semblable à un graphique de WEBB (1958, p. 412) dans lequel le temps nécessaire à une quantité d'eau pour traverser une prise de sable a été porté en fonction du pourcentage de la prise qui traversait un tamis de 0,28 mm. Comme le pourcentage de sable fin de la Figure 2

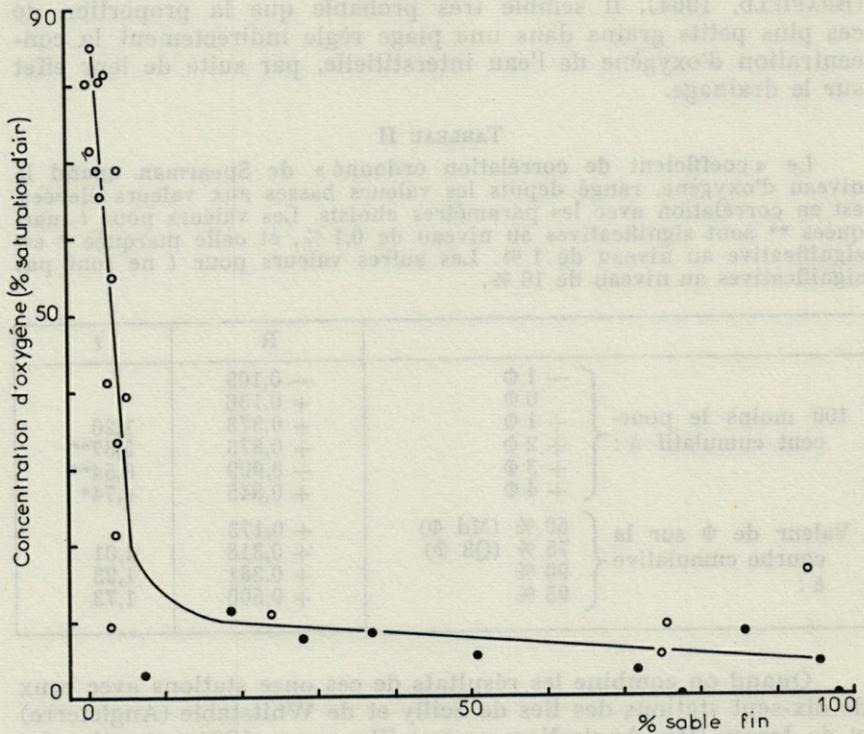


Fig. 2. — Rapport entre la concentration d'oxygène de l'eau interstitielle et le pourcentage de sable fin des prises. Les cercles noirs indiquent les plages où le sable était noirci.

représente la quantité qui traverse un tamis de 0,25 mm, les deux fractions sont presque identiques. Le fait que le pourcentage de cette grosseur de grains dans une prise de sable ait un rapport avec le taux d'oxygène semblable à celui qu'il a par rapport au temps de drainage, confirme l'hypothèse que le drainage est un facteur d'une importance primordiale, qui affecte la concentration d'oxygène de l'eau interstitielle dans une plage.

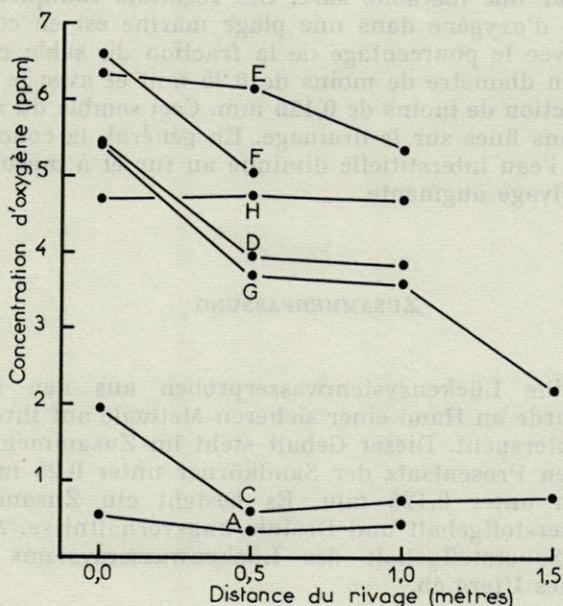


FIG. 3. — Concentrations moyennes d'oxygène de l'eau interstitielle à des distances variées du rivage pour les stations indiquées. Les prises d'autres stations situées à une distance de 0,5 mètre seulement ont été supprimées.

Enfin on peut voir d'après la Figure 3 que le niveau d'oxygène diminue généralement au fur et à mesure que l'on s'éloigne du rivage, dans les plages étudiées dans les environs de Banyuls. Une diminution semblable a été démontrée par ANGELIER (1953) et par PENNAK (1942). Le phénomène est probablement dû à la proximité variable de l'eau du large bien oxygénée.

RÉSUMÉ

La concentration d'oxygène des prises d'eau interstitielle effectuées sur une série de plages des Pyrénées-Orientales a été déterminée par une méthode sûre. Les résultats indiquent que la concentration d'oxygène dans une plage marine est en corrélation très étroite avec le pourcentage de la fraction du sable constituée de grains d'un diamètre de moins de 0,25 mm et avec le pourcentage de la fraction de moins de 0,125 mm. Ceci semble dû aux effets de ces fractions fines sur le drainage. En général, la concentration d'oxygène de l'eau interstitielle diminue au fur et à mesure que la distance du rivage augmente.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine Reihe Lückensystemwasserproben aus den Pyrénées-Orientales wurde an Hand einer sicheren Methode auf ihren Sauerstoffgehalt untersucht. Dieser Gehalt steht im Zusammenhang mit dem jeweiligen Procentsatz der Sandkörner unter 0,25 mm, sowie der Partikeln unter 0,125 mm. Es besteht ein Zusammenhang zwischen Sauerstoffgehalt und Drainierungsverhältnisse. Allgemein nimmt der Sauerstoffgehalt des Lückenwassersystems mit der Entfernung des Ufers ab.

REMERCIEMENTS

J'ai plaisir à exprimer mes remerciements à The Royal Society pour une subvention de The Browne Research Fund qui a rendu possible ce travail. Je suis redevable à M. le Professeur G. PETIT, Directeur du Laboratoire Arago, de m'avoir accordé si volontiers les facilités de travail, ainsi que de l'intérêt qu'il a manifesté pour cette étude. Je voudrais aussi remercier ma femme et M. Lucien LAUBIER pour avoir collaboré à la traduction française.

*Queen Elizabeth College,
University of London*

BIBLIOGRAPHIE

- ANGELIER, E., 1953. Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90 : 37-162.
- BRAFIELD, A.E., 1964. The oxygen content of interstitial water in sandy shores. *J. Anim. Ecol.*, 33 : 97-116.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1960. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Actualités Sci. et Indus.*, Hermann, 740 pages.
- MORGANS, J.F.C., 1956. Notes on the analysis of shallow-water soft substrata. *J. Anim. Ecol.*, 25 : 367-387.
- PENNAK, R.W., 1942. Ecology of some copepods inhabiting intertidal beaches near Woods Hole, Massachusetts. *Ecology*, 23 : 446-456.
- WEBB, J.E., 1958. The ecology of Lagos Lagoon. V. Some physical properties of lagoon deposits. *Phil. Trans.*, (B) 241 : 393-419.

— 060 —

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE SÉDIMENTOLOGIQUE DU LITTORAL ROUSSILLONNAIS ENTRE LE CAP RACOU ET PORT-LA-NOUVELLE

par A. LEVY

SOMMAIRE

L'étude granulométrique des sédiments de la côte roussillonnaise a permis de mettre en évidence l'existence de courants généraux sud-est-nord-ouest, et confirme les résultats obtenus à partir des minéraux lourds.

Le Cap Racou est la limite nord des plis côtiers pyrénéens qui donnent vers le Sud un caractère rocheux et escarpé au rivage. De l'autre côté, en remontant vers le Nord, le contraste est frappant : la côte est uniformément plate, presque rectiligne jusqu'à Port-La-Nouvelle, et conserve ce caractère jusqu'au niveau de la région de Marseille. Elle longe une série d'étangs se succédant du Sud au Nord : étangs de Canet, Leucate, Lapalme, Sigean, Thau, Vic, Vaccarès et Berre. La portion de côte étudiée borde à l'Est les trois premiers étangs cités. Elle est constituée par du matériel sableux plus ou moins grossier, pouvant contenir localement des éléments encore plus grossiers appartenant au ballast. Au point de vue bathymétrique, le fond marin descend en pente très douce; il faut parcourir environ 8 kilomètres au Sud (Racou) et 13 kilomètres au Nord (La Nouvelle), pour rencontrer les fonds de cinquante mètres (Fig. 1).

Dans notre étude, nous avons considéré 9 stations numérotées de 1 à 9; chaque station a été subdivisée en sous-stations (A, B, C, K, L, M, N) à l'emplacement desquelles, nous avons fait un prélèvement. Toutes ces lettres désignent des repères à peu près

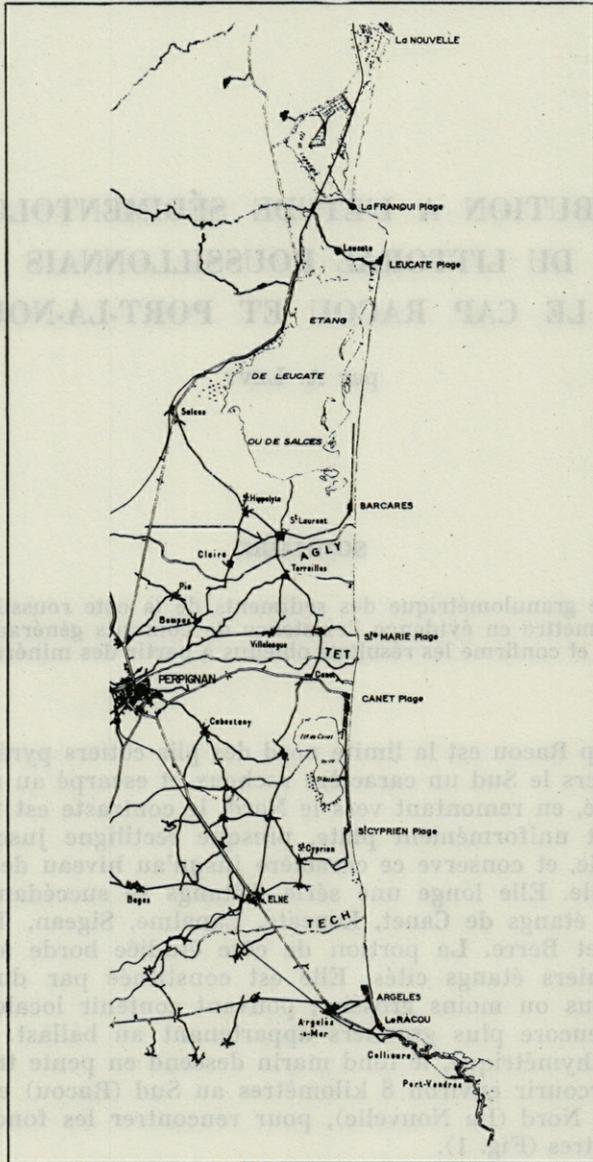


FIG. 1. — Carte situant la région étudiée. Echelle : 1/325 000.

constants; ainsi, la sous-station A indique que le sédiment a été récolté à la limite de la ligne des eaux.

La sous-station K correspond à la profondeur de 3 mètres

«	«	L	«	«	«	5	«
«	«	M	«	«	«	10	«
«	«	N	«	«	«	20	«

La désignation des sous-stations B et C est beaucoup moins rigoureuse; au cours des prélèvements, nous avons noté à l'endroit où le fond s'enfonce brusquement, un peu au-delà de la limite de la ligne des eaux, la présence de nombreux éléments grossiers (ballast); nous avons appelé cette sous-station C. Quant à la sous-station B, elle a été choisie arbitrairement à mi-chemin de A et C. Il s'ensuit que les sous-stations B et C ne sont pas définies par une profondeur constante comme les autres sous-stations, mais par un caractère plus arbitraire : la rupture de pente du fond sableux. Nous avons tracé des coupes établies au niveau de chaque station, afin de préciser dans chaque cas, les profondeurs correspondantes des sous-stations B et C (Fig. 2). Tous les résultats obtenus ont été consignés dans 9 tableaux annexes.

1) TECHNIQUES D'ÉTUDES UTILISÉES

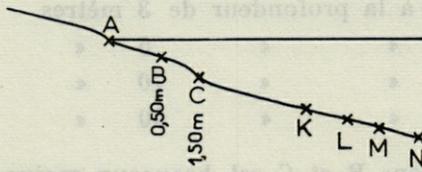
Tous les prélèvements ont été effectués à bord de « l'Amphioxus » et du « Professeur Lacaze-Duthiers », au moyen d'une drague à dents comportant un double filet; toutes les tentatives d'utiliser une sonde ont échoué (sauf au Racou), car les fonds de sables sont très durs et s'opposent à l'enfoncement de l'outil, ce qui présente l'inconvénient de ne pouvoir localiser exactement les prélèvements mais l'avantage de mieux rendre compte des caractères généraux du sédiment et de sa microfaune; cependant tous les dragages ont été effectués sur une faible distance, la drague ne travaillant que sur un petit arc de cercle.

2) DESCRIPTION DES FACIÈS

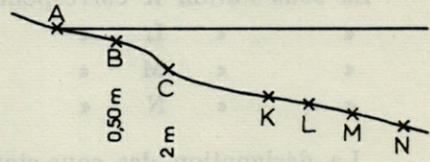
La classification des sédiments meubles adoptée est celle de J. BOURCART : ainsi, les dimensions d'un sable sont comprises entre 0,02 et 2 mm, avec les subdivisions suivantes :

Sable grossier	2 à 1 mm
Sable moyen	1 à 0,5 mm
Sable fin	0,5 à 0,1 mm
Sablon	0,1 à 0,02 mm

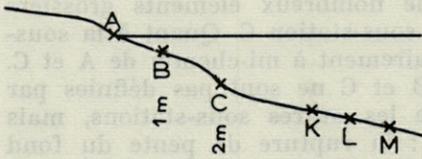
CAP du RACOU



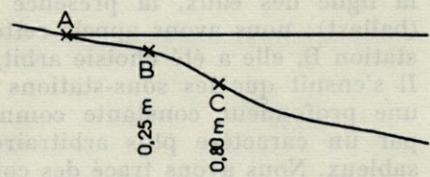
ARGELES-SUR-MER



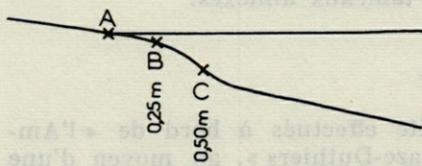
SAINT-CYPRIEN



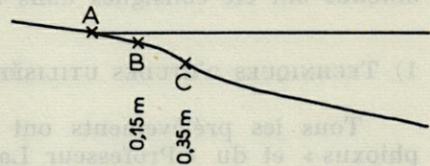
CANET-PLAGE



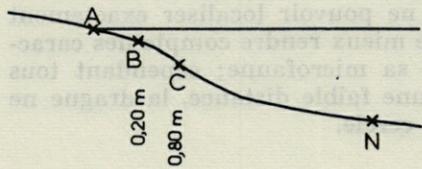
SAINTE-MARIE-LA MER



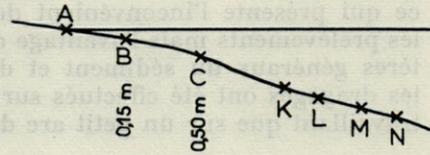
LE BARCARES-SUR-MER



LEUCATE-PLAGE



LA FRANQUI



LA NOUVELLE

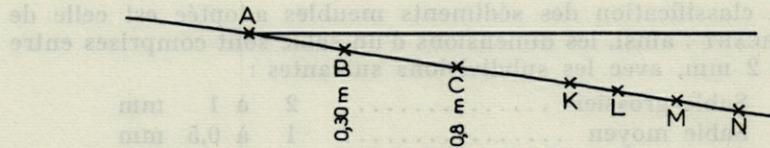


FIG. 2. — Profil des plages étudiées.

Celles du ballast ont pour limites le mètre et 2 mm avec les subdivisions suivantes :

Blocs	500 mm
Galets	500 mm à 25 mm
Graviers	25 mm à 5 mm
Granules	5 mm à 2 mm

— *Cap Racou* :

Au niveau de la ligne des eaux, le sédiment est un sable grossier (médiane : 1,22 mm), auquel s'ajoute un faible pourcentage de ballast : 5,6 %. L'observation des résultats figurés en annexe (Tabl. 1) montre :

— Que la taille des grains de sable augmente progressivement de la sous-station A à la sous-station C : la médiane passe effectivement à 1,38 mm en B et à 1,51 mm en C; en même temps le pourcentage d'éléments très grossiers (ballast), croît considérablement dans le même sens; il passe de 5,66 % en A à 42,6 % en B et à 44,6 % en C; ce sont presque essentiellement des granules provenant des alluvions de la « Massane » qui débouche dans la mer, à proximité du Cap Racou.

— Que la taille des grains de sable diminue ensuite graduellement vers le large : jusqu'à la profondeur de 10 mètres (sous-station M), les sédiments sont des sables grossiers approchant de la limite des sables moyens; à la sous-station N, le sédiment est un sablon auquel s'ajoute un fort pourcentage de fraction fine : 32 %; cette fraction est de nature argileuse, de couleur ocre. L'analyse aux rayons X a donné les résultats suivants :

Quartz ?	Fayalite
Muscovite	Plagioclase ?
Chlorite	Gypse

— *Argelès-sur-Mer* :

Les résultats sont à peu près identiques à ceux obtenus à la station du Racou : à la sous-station A, le sédiment est un sable moyen à la limite du sable grossier (médiane : 0,94 mm), qui passe à un sable franchement grossier jusqu'en C, où la médiane est maximum (1,51 mm). Les éléments du ballast sont très abondants; ils atteignent le pourcentage de 75,5 % en B : ce sont encore principalement des granules présentant les mêmes caractères morphologiques que ceux du Cap Racou et provenant aussi des alluvions de la « Massane »; puis le diamètre des grains de sable diminue

graduellement vers le large : aux profondeurs de 3 et 5 mètres, ce sont encore des sables moyens, qui passent à des sables fins à partir de 10 mètres (sous-station M); le sédiment N a donné un

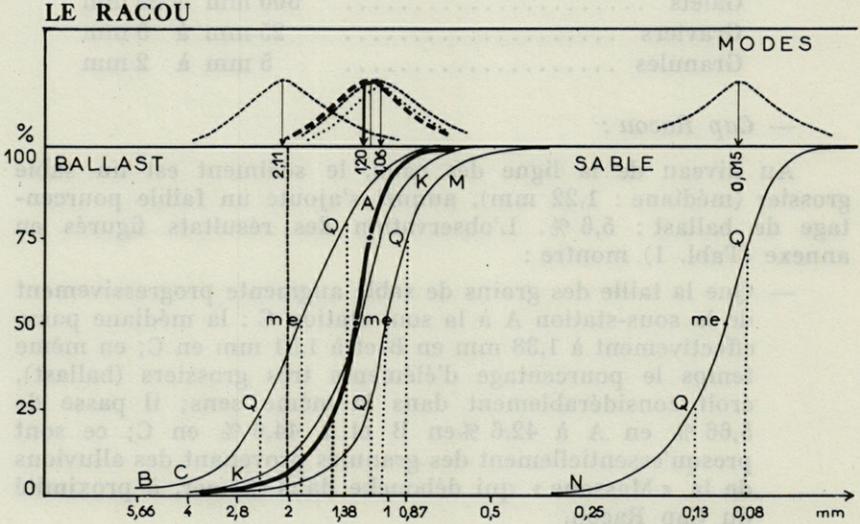


FIG. 3. — Analyse granulométrique des sédiments de la plage du Racou. Courbes cumulatives et de fréquences des sables et du ballast.

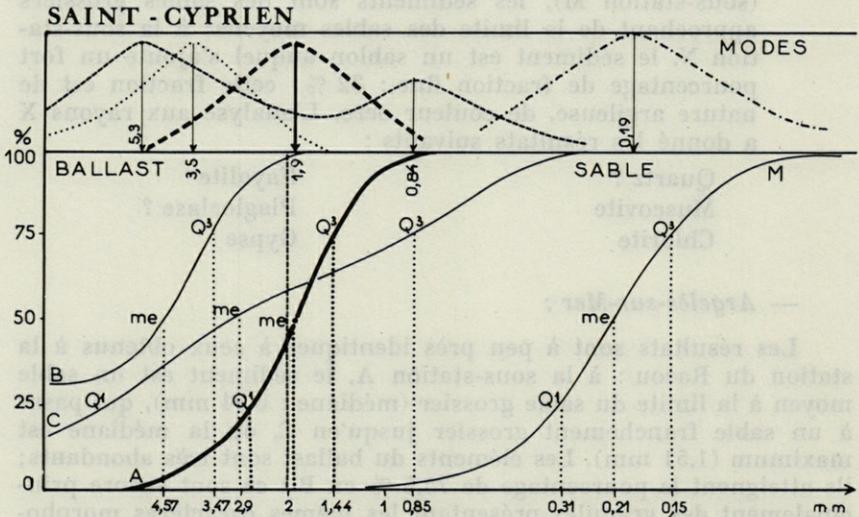


FIG. 4. — Analyse granulométrique des sédiments de Saint-Cyprien Plage. Courbes cumulatives et de fréquences des sables et du ballast.

fort pourcentage de fraction fine : 24 %, présentant les mêmes caractères physiques qu'au Cap Racou.

Enfin, l'indice de triage est constamment inférieur à 1,5; les sédiments d'Argelès sont donc eux aussi très bien classés.

— *Saint-Cyprien Plage* :

Les résultats sont encore très proches de ceux décrits précédemment : les deux mouvements, augmentation de la taille des grains de sable à partir de la limite de la ligne des eaux, puis diminution de la taille vers le large, à partir de C, sont encore valables avec toutefois cette remarque : le diamètre maximum des grains n'est plus situé en C mais en B; en même temps, c'est là que le pourcentage de ballast est le plus élevé : 97,5 % contre 58,5 % en C : ils sont constitués à la fois de granules et de graviers provenant de l'embouchure du « Tech » située à deux kilomètres au Sud. En effet, nous avons retrouvé dans le lit de la rivière, de nombreux éléments de ballast analogues à ceux de la plage de Saint-Cyprien; ils disparaissent complètement au niveau de la sous-station M (voir Fig. 4).

Quant aux sables, ils sont grossiers de A en B, moyens en C et fins à partir de la profondeur de 3 mètres. Au-delà de 10 mètres, s'étend un banc de Posidonies qui se poursuit jusqu'à la station du Barcarès et qui nous a empêché localement de prélever suffisamment de sédiment pour effectuer l'analyse granulométrique; à 20 mètres de profondeur, en dehors des fragments de Posidonies, la drague n'a remonté qu'un tout petit peu de sédiment qui a juste permis d'effectuer l'étude qualitative et quantitative de la microfaune.

— *Canet-Plage* :

A 8 kilomètres au Nord de Saint-Cyprien, s'étend la plage du Canet sur une longueur de 2 kilomètres environ. Elle est constituée d'un sable fin où ne figure apparemment aucun élément grossier; seule la sous-station B a donné un pourcentage de ballast (granules) un peu inférieur à 4 %; la taille des grains de sable y est plus grande qu'en A : c'est du sable moyen (méd. : 0,74 mm) qui passe à du sable fin en C (méd. : 0,34 mm); ce sont tous des sédiments très bien classés. Vers le large, au-delà de C, nous retrouvons le banc de Posidonies qui se poursuit jusqu'au Barcarès, nous empêchant de prélever suffisamment de sédiment au-delà de 3 m de profondeur pour pouvoir effectuer l'analyse granulométrique.

— *Sainte-Marie-la-Mer* :

Nous retrouvons les éléments très grossiers du ballast que nous avons signalés aux stations précédentes et qui dominent

l'ensemble du sédiment en B et C, avec des pourcentages respectifs de 81,8 % et de 86,3 % : ce sont essentiellement des granules et des graviers; ils proviennent des alluvions de la « Têt » qui débouche dans la mer, un peu au Sud de Sainte-Marie.

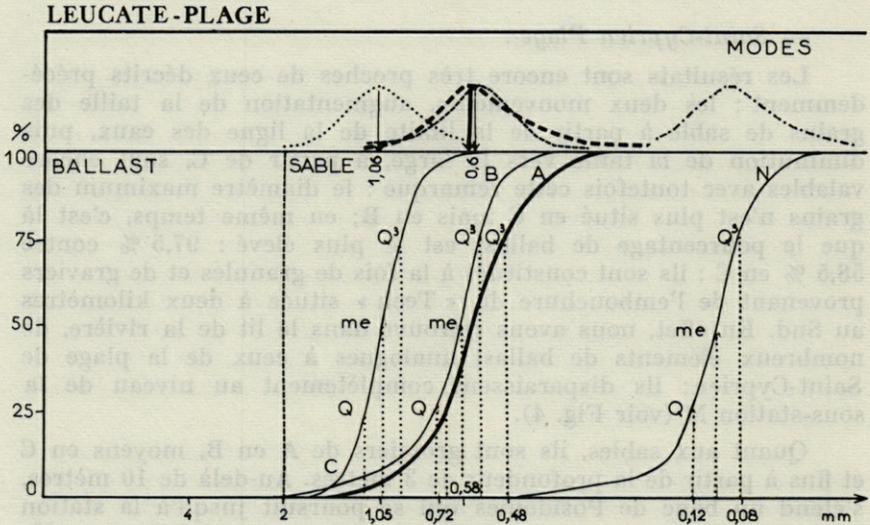


Fig. 5. — Analyse granulométrique des sédiments de Leucate-Plage. Courbes cumulatives et de fréquences des sables.

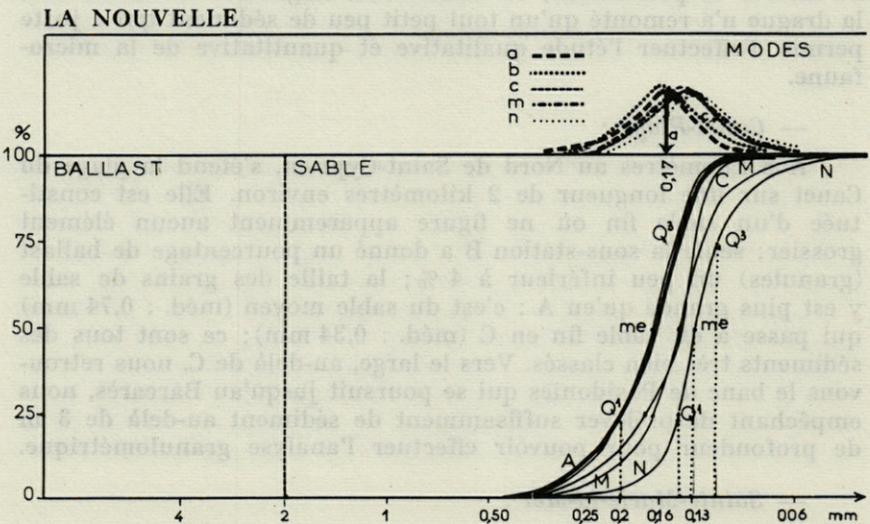


Fig. 6. — Analyse granulométrique des sédiments de Port-La-Nouvelle. Courbes cumulatives et de fréquences des sables.

Comme à la station du Canet, la taille des grains de sable est maximum en B, où sont localisés des sables grossiers (méd. : 1,14 mm); en A et en C, ce sont des sables moyens (les médianes valent respectivement 0,81 et 0,84 mm) : ils sont tous très bien classés.

Enfin, signalons que les éléments sableux sont à Sainte-Marie-la-Mer beaucoup plus grossiers qu'au Canet : plus du double à un même niveau; par exemple aux sous-stations A, les médianes valent respectivement 0,81 et 0,37 mm.

— *Le Barcarès* :

La plage du Barcarès est située à environ un kilomètre de l'embouchure de « L'Agly », ce qui permet d'expliquer la présence d'un fort pourcentage de ballast qui augmente progressivement de A vers C où il atteint 85,4 %; ce sont encore principalement des granules et des graviers.

Quant à la fraction sableuse, le diamètre des grains est maximum en B, comme aux stations de Canet et de Sainte-Marie; ce sont des sables grossiers en B et C, et moyens à la limite de la ligne des eaux.

Enfin vers le large, nous retrouvons encore le banc de Posidonies signalé depuis Saint-Cyprien.

— *Leucate Plage* :

A partir de Leucate Plage, il n'y a plus de ballast; « L'Agly » est à 14 kilomètres au Sud, et jusque très loin au Nord, il n'y a plus d'embouchure de rivière.

Les sédiments sont des sables moyens en A et en B, devenant plus grossiers en C (méd. : 1,06 mm); l'augmentation du diamètre des grains est progressive de A jusqu'en C comme au Racou et Argelès (voir Fig. 5).

Enfin à la profondeur de 20 mètres, le sédiment est un sable fin à la limite des sablons; ce sont tous des sédiments très bien classés.

— *La Franqui* :

Nous retrouvons à peu près le même type de sédiment qu'à Leucate Plage; il n'y a plus aucun élément du ballast et les sables rencontrés sont des sables moyens à fins; comme nous l'avons déjà observé à plusieurs stations, le diamètre des grains augmente depuis A jusqu'en C puis diminue.

A la profondeur de 20 mètres, le sédiment est un sable fin à très fin additionné d'un faible pourcentage de fraction fine : 2 %.

Enfin l'indice de triage (partout inférieur à 1,32) indique dans l'ensemble un sédiment très bien classé.

— *Port-La-Nouvelle* :

A quelque niveau que ce soit, tous les sédiments sont des sables fins, parfois des sablons encore plus fins qu'à La Franqui; il n'y a plus du tout d'éléments grossiers et la plage descend en pente très douce sous la mer, de sorte que les points B et C ne pouvant être définis comme aux autres stations, seront caractérisés par leur profondeur : 80 cm en C et 30 cm en B (voir Fig. 6).

Enfin à partir de 20 mètres de profondeur, la fraction fine argileuse vient s'ajouter au sédiment sableux.

CONCLUSIONS

La sédimentologie du golfe du Lion est très bien connue depuis fort longtemps : l'étude bathy-lithologique des fonds a été menée par J. THOULET (1912), qui a dressé une carte des fonds, étudié les minéraux légers et lourds, et les phénomènes physiques tels que les vents et les courants. La présence d'un courant côtier Sud-Nord jusqu'à La-Nouvelle, puis Est-Ouest au-delà vers le Languedoc, a été établi par REGY (1867) : A. VATAN (1951), commente le travail de REGY, Ingénieur en Chef des Ponts-et-Chaussées de Montpellier pour expliquer le mécanisme de la répartition des minéraux lourds : « Dans le Roussillon, les apports des fleuves sont rebroussés vers le Nord; face au Languedoc, c'est le contraire. Les courants s'expliquent fort bien par les vents dominants du Sud-Est. Le régime des vagues déterminées par ces vents aborde la côte du Languedoc par son flanc droit, la côte du Roussillon par son flanc gauche; en raison de l'allure en demi-cercle du golfe, il en résulte des courants de houle, progressant du Nord-Est au Sud-Ouest en Languedoc, du Sud-Ouest au Nord-Est en Roussillon. »

Dans notre travail, nous avons cherché à décrire les sédiments récoltés et à les comparer à ceux de THOULET; les cartes de THOULET indiquent que le pourcentage de sable est maximum jusqu'à la profondeur de 10 mètres, puis décroît rapidement; c'est ce que nous avons trouvé : tous nos sédiments sont des sables francs jusqu'à 10 mètres, puis la fraction fine apparaît sans dépasser un taux de 35 % à 20 mètres.

D'autre part, nous avons voulu étudier l'effet du courant du Sud-Est sur les éléments très grossiers (ballast) : nous avons

toujours constaté leur abondance au Nord des embouchures des rivières : ainsi, « La Massane » débouche à proximité de la plage du Racou : les éléments sont transportés jusqu'à Argelès-sur-Mer qui est située à environ 1,5 kilomètre au Nord; de même la plage de Saint-Cyprien située au Nord du « Tech », celle de Sainte-Marie au Nord de « l'Agly » sont toutes très riches en éléments grossiers (ballast). Par contre la plage de Canet située à deux kilomètres au Sud de l'embouchure de la « Têt » ne comporte aucun élément du ballast. Quant à la plage de Leucate, elle est située au Nord de l'embouchure de l' « Agly », mais à 13 kilomètres de distance; nous n'avons retrouvé qu'un faible pourcentage d'éléments grossiers, moins de 1 %, car ils sont lourds donc difficiles à transporter par le courant. Tous ces résultats sont en accord avec ceux établis depuis très longtemps par THOULET et REGY, et plus récemment encore, par A. VATAN qui a étudié le mécanisme de la répartition des minéraux lourds du golfe du Lion; de plus, ils renseignent sur la force des éléments transporteurs : des gros éléments (granules, graviers), peuvent être transportés à quelques kilomètres, sans oublier que le classement défini par l'indice de triage est toujours bon ou très bon. Enfin signalons que la taille des éléments est toujours plus élevée en B et en C, et qu'elle diminue ensuite vers le large.

Quant aux sables, si nous ne tenons pas compte des apports de ballast, le diamètre moyen des grains de sable correspondant à 50 % de sédiment, prélevé à un même niveau A par exemple, s'établit de la façon suivante (en mm) :

Racou	1,22
Argelès	0,98
Saint-Cyprien	1,51
Canet	0,37
Sainte-Marie	0,81
Barcarès	0,83
Leucate	0,55
La Franqui	0,33
Port - La Nouvelle	0,18

Nous constatons que le diamètre des grains est maximum à proximité de l'embouchure des rivières : Racou, Argelès, Saint-Cyprien, Sainte-Marie et Le Barcarès; loin des embouchures en remontant vers le Nord, il est plus faible : Canet, Leucate, La Franqui et Port - La Nouvelle. Ces résultats sont donc analogues à ceux obtenus pour les éléments du ballast : le courant SW-NE transporte plus loin les éléments fins, tandis qu'au niveau des embouchures, s'établissent les domaines de sables plus grossiers.

Tous ces résultats ne peuvent que confirmer ceux établis précédemment, car le mécanisme du transport du sédiment ne peut être établi de façon rigoureuse qu'avec les minéraux lourds qui ont généralement une origine bien déterminée, tandis que les minéraux légers (quartz, feldspath...) peuvent avoir plusieurs provenances.

RÉSUMÉ

Dans ce travail, l'auteur étudie les sédiments littoraux du Roussillon et montre au moyen des résultats de la granulométrie des sables et du ballast, que le courant de direction Sud-Est Nord-Ouest longeant la côte roussillonnaise, est responsable d'une distribution particulière des sédiments, le diamètre maximum des grains se situant au Nord et à proximité de l'embouchure des rivières; inversement, l'étude granulométrique des sédiments meubles peut traduire l'existence d'un courant et nous permettre d'en connaître la direction et le sens, complétant ainsi les résultats obtenus à partir des minéraux lourds.

SUMMARY

The author has studied the coastal sediments of the Roussillon and demonstrates by granulometric observations on sands and coarse gravels that the South-East-North West current running along the shore produces a peculiar distribution of the sediments: largest diameters are located in the northern area and near the mouths of the rivers; at the contrary, the distribution of fine particles demonstrates the existence of bottom currents, and shows its direction and way, making complete the results acquired by the distribution of heavy minerals.

ZUSAMMENFASSUNG

Die granulometrischen Ergebnisse einer Untersuchung der littoralen Sedimente der Roussillonküste beweisen eine direkte Einwirkung der Südost-Nordwest Strömungen auf die Verteilung dieser Sedimente: Die grössten Sandkörner werden stets nördlich und in unmittelbarer Nähe der Flussmündungen abgelagert. Anderer-

seits kann, durch das Studium der leichten Sedimente das Vorhandensein einer Strömung sowie deren Richtung festgestellt werden.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTHOIS, L., 1939. Contribution à l'étude de la sédimentation de la Méditerranée occidentale. *Ann. Inst. Océan.*, 20 (1).
- BERTHOIS, L. et M. AUBERT, 1950. Remarques sur la détermination de la composition d'un sable par comptage de ses grains. *Ann. Ecole Nat. Agr. Rennes*, 13 : 189-195.
- BERTHOIS, L. et Y. LE CALVEZ, 1959. Deuxième contribution à l'étude de la sédimentation dans le golfe de Gascogne. *Revue Trav. Inst. Pêches Marit.*, 23 (3) : 325-342.
- BOURCART, J., 1947. Sur les vases du plateau continental français. *C.R. Acad. Sc.*, 225 : 137-39.
- BOUCART, J., 1955. Recherches sur le plateau continental de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, 6 (4) : 436-463.
- BOURCART, J. et C. FRANCIS-BŒUF, 1942. La vase. *Actualités Scientifiques et Industrielles. Sédiments et Sédimentation*, n° 927. Hermann édit., Paris.
- BRAJNIKOV, B., C. FRANCIS-BŒUF et V. ROMANOVSKY, 1943. Techniques d'étude des sédiments et des eaux qui leurs sont associées. *Actualités Scientifiques et Industrielles. Sédiments et Sédimentation*, n° 952. Hermann édit., Paris.
- BROUARDEL, J. et L. FAGE, 1953. Variation en mer de la teneur en oxygène dissous au voisinage des sédiments. *C.R. Acad. Sc.*, 237 : 1605-07.
- CAILLEUX, A. et J. TRICART, 1950. Initiation à l'étude des sables et des galets.
- DUPLAIX, S., 1958. Détermination microscopique des minéraux des sables.
- DUPLAIX, S. et C. LALOU, 1949. Etude minéralogique et granulométrique des sables de plages du littoral méditerranéen. *C.R. Somm. Soc. Géol. France*, 3.
- DUPLAIX, S. et C. LALOU, 1951. Etude pétrologique des sables du Roussillon. *Vie et Milieu*, 2 (4) : 501-527.
- HEDGPETH, J., 1957. Classification of marine environments. *Treatise of marine ecology and paleoecology* : 93-100.
- PARIS, J., 1954. Contribution à la connaissance de la zone Nord des « Cannalots ». *Vie et Milieu*, 5 (4).
- RIVIÈRE, A., 1956. Influence des actions éoliennes sur la morphologie des sables languedociens. *C.R. Acad. Sc.*, 243 : 1538-1540.
- STRAKHOV, N., 1957. Méthodes d'étude des roches sédimentaires. *Ann. Serv. Infor. Géophys. Minier*, 1 : 311-369; 2 : 189-206.
- THOULET, J., 1912. Etude bathylithologique des côtes du golfe du Lion. *Ann. Inst. Océan.*, 4 (6) : 1-67.
- TWENHOFFEL, W.H., 1941. Methods of study of sediments.
- TWENHOFFEL, W.H., 1950. Principles of sedimentation.
- VATAN, A., 1951. Etude pétrographique des matériaux sableux côtiers du golfe du Lion entre le cap Cerbère et l'embouchure du Rhône. *Sédimentation et Quaternaire* : 147-156.

TABLEAU 1
Analyse granulométrique : Le Racou
Station n° 01

S. st	Mode	Médiane	Q1	Q2	Qg	Classement	% B	% S	% F. Fine	
A	1	1,20	1,20	1,44	1,12	1,13	TB classé	5,6	94,4	-
	2	1,19	1,22	1,35	1,12	1,10	TB classé	-	100	-
B	1	2,11	1,90	2,29	1,38	1,28	TB classé	42,6	57,4	-
	2	1,33	1,38	1,70	1,10	1,24	TB classé	-	100	-
C	1	2,11	1,93	2,43	1,41	1,31	TB classé	44,6	55,4	-
	2	1,49	1,51	1,74	1,30	1,15	TB classé	-	100	-
K	1	1,19	1,23	1,51	1,07	1,19	TB classé	11,9	89,1	-
	2	1,19	1,20	1,36	1,04	1,14	TB classé	-	100	-
L	1	1,06	1,19	1,58	1,03	1,24	TB classé	13,5	86,5	-
	2	1,06	1,15	1,38	1,04	1,15	TB classé	-	100	-
M	1	1,06	1,02	1,12	0,87	1,13	TB classé	07	93	-
	2	1,05	1,00	1,10	0,87	1,12	TB classé	-	100	-
N	0,085	0,097	0,13	0,08	1,29	TB classé	-	62	38	

N.B. - Toutes les lignes n° 1, expriment les résultats pour l'ensemble du sédiment ; toutes les deuxièmes, ceux de la fraction sable seulement.

TABLEAU 2
Analyse granulométrique : Argelès-sur-Mer
Station n° 02

S. st	Mode	Médiane	Q1	Q2	Qg	Classement	% B	% S	% F. Fine	
A	1	0,94	1,02	1,23	0,81	1,23	TB classé	07	93	-
	2	0,94	0,98	1,17	0,79	1,21	TB classé	-	-	-
B	1	2,98	2,88	4,36	1,93	1,48	TB classé	74,5	25,5	-
	2	1,33	1,35	1,66	1,02	1,27	TB classé	-	100	-
C	1	2,66	2,83	7,50	1,82	2,02	B classé	69,5	30,5	-
	2	1,49	1,51	1,70	1,20	1,19	TB classé	-	100	-
K	0,53	0,56	0,60	0,50	1,09	TB classé	-	100	-	
L	1	0,37	0,40	0,54	0,31	1,15	TB classé	-	100	-
	2	0,67	0,71	1,00	0,58	1,30	TB classé	-	100	-

TABLEAU 3
Analyse granulométrique : Saint-Cyprien-Plage
Station n° 03

S. st	Mode	Médiane	Q1	Q2	Qg	Classement	% B	% S	% F. Fine
A 1	1,88	1,91	2,45	1,44	1,23	TB classé	45	55	-
A 2	1,62	1,51	1,71	1,26	1,16	TB classé	-	-	-
B 1	3,58	4,57	31,60	3,47	10,90	TM classé	97,5	2,5	-
B 2	1,88	1,77	1,90	1,62	1,08	TB classé	-	-	-
C 1	5,31	2,88	6,46	0,85	2,75	M classé	58,5	41,5	-
C 2	0,84	0,72	1,08	0,51	1,45	TB classé	-	-	-
K	0,40	0,42	0,50	0,36	1,17	TB classé	-	100	-
L	0,29	0,30	0,35	0,26	1,16	TB classé	-	100	-
M	0,19	0,21	0,31	0,15	1,46	TB classé	-	100	-

TABLEAU 4
Analyse granulométrique : Canet-Plage
Station n° 04

S. st	Mode	Médiane	Q1	Q2	Qg	Classement	% B	% S	% F. Fine
A	0,37	0,37	0,48	0,32	1,19	TB classé	-	100	-
B 1	0,75	0,77	1,10	0,56	1,40	TB classé	3,8	96,2	-
B 2	0,75	0,77	1,04	0,59	1,38	TB classé	-	100	-
C	0,33	0,34	0,39	0,31	1,12	TB classé	-	100	-

TABLEAU 5
Analyse granulométrique : Sainte-Marie-la-Mer
Station n° 05

S. st	Mode	Médiane	Q1	Q2	Qg	Classement	% B	% S	% F. Fine
A 1	0,59	0,91	1,55	0,66	1,49	TB classé	16,4	83,6	-
A 2	0,75	0,81	1,09	0,63	1,31	TB classé	-	100	-
B 1	11,89	7,58	12,88	3,23	3,98	M classé	81,8	18,2	-
B 2	1,19	1,14	1,38	0,79	1,31	TB classé	-	100	-
C 1	14,96	13,49	31,63	5,66	5,66	TM classé	86,3	13,7	-
C 2	0,82	0,84	0,95	0,67	1,19	TB classé	-	100	-

TABLEAU 6
Analyse granulométrique : Le Barcarès-Plage
Station n° 06

S. st	Mode	Médiane	Q1	Q2	Qg	Classement	% B	% S	% F.Fine	
A	1	2,37	1,29	2,57	0,69	1,93	B classé	37,6	62,4	-
	2	1,06	0,83	1,23	0,55	1,49	TB classé	-	100	-
B	1	2,98	3,31	5,43	2,11	1,60	B classé	77,8	22,2	-
	2	1,67	1,49	1,77	1,20	1,21	TB classé	-	100	-
	1	9,44	8,14	11,89	4,73	2,51	B classé	85,4	14,6	-
	2	1,19	1,25	1,58	0,89		TB classé	-	100	-

TABLEAU 7
Analyse granulométrique : Leucate-Plage
Station n° 07

S. st	Mode	Médiane	Q1	Q2	Qg	Classement	% B	% S	% F.Fine	
A	1	0,60	0,55	0,71	0,48	1,20	TB classé	0,9	99,1	-
	2	0,60	0,55	0,70	0,47	1,20	TB classé	-	100	-
B	0,59	0,58	0,72	0,52	1,19	TB classé	-	100	-	
C	1,06	1,02	1,12	0,94	1,06	TB classé	-	100	-	
N	0,10	0,12	0,13	0,08	1,27	TB classé	-	100	-	

TABLEAU 8
Analyse granulométrique : La Franqui
Station n° 08

St.	Mode	Médiane	Q1	Q2	Qg	Classement	% B	% S	% F.Fine
A	0,37	0,33	0,41	0,33	1,10	TB classé	-	100	-
B	0,47	0,46	0,53	0,41	1,14	TB classé	-	100	-
C	0,42	0,40	0,46	0,34	1,15	TB classé	-	100	-
K	0,33	0,29	0,35	0,20	1,32	TB classé	-	100	-
L	0,33	0,32	0,39	0,28	1,17	TB classé	-	100	-
M	0,53	0,52	0,67	0,41	1,27	TB classé	-	100	-
N	0,12	0,13	0,14	0,10	1,17	TB classé	-	100	02

TABLEAU 9
Analyse granulométrique : La Nouvelle
 Station n° 09

St	Mode	Médiane	Q1	Q2	Qg	Classement	% B	% S	% F. Fine
A	0,17	0,18	0,20	0,16	1,14	TB classé	-	100	-
B	0,17	0,18	0,22	0,16	1,17	TB classé	-	100	-
C	0,15	0,16	0,19	0,14	1,16	TB classé	-	100	-
K	0,15	0,16	0,17	0,12	1,21	TB classé	-	100	-
L	0,15	0,15	0,16	0,13	1,12	TB classé	-	100	-
M	0,15	0,15	0,18	0,14	1,20	TB classé	-	100	-
N	0,133	0,13	0,14	0,12	1,07	TB classé	-	100	-

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES EAUX
ET DES SÉDIMENTS DE L'ÉTANG
DE BAGES-SIGEAN (AUDE)

III. — RÉDUCTION DES COMPOSÉS SOUFRÉS ⁽¹⁾

par Guy CAHET

SOMMAIRE

L'auteur a étudié les mécanismes intervenant dans la formation microbienne d'hydrogène sulfuré en milieu saumâtre, dans un étang du littoral du Roussillon. Il existe une métabiose entre les bactéries hétérotrophes réductrices de soufre organique, et les sulfato-réductrices, les premières préparent un redox favorable aux secondes, qui fournissent une matière organique soufrée de nature mal définie. L'auteur étudie également les conditions du dégagement d'H₂S dans les sédiments.

INTRODUCTION	918
ÉTUDE QUALITATIVE :	
— Cycle du soufre	919
— Réduction des composés soufrés	920
ÉTUDE QUANTITATIVE :	
— Répartition des bactéries réductrices des composés soufrés.	924
— Mise en évidence	926
— Examens physico-chimiques	929

(1) Travail présenté à la Faculté des Sciences de Paris le 11 juin 1964 pour l'obtention du titre de Docteur en Océanographie biologique.

RÉSULTATS :

— Exposé général des résultats	930
— Considérations générales	942
— Facteurs physico-chimiques	946
1° Dans les eaux	946
2° Dans les sédiments	950
a) Habitat	950
b) Matière organique	953
c) Redox, relations Eh-pH	956
d) Origine des composés soufrés	958
— Données complémentaires	964
1° Étude géochimique des sédiments	964
2° Importance biologique et géologique de l'H ₂ S.....	968
DISCUSSION	969
CONCLUSIONS	972
BIBLIOGRAPHIE	975

INTRODUCTION

L'étude de la formation des sulfures et des bactéries qui y participent a déjà fait l'objet de nombreuses investigations à l'étranger, en particulier de la part des américains et des russes; mais en France, si la présence d'H₂S méphitique et toxique a été souvent signalée dans la frange côtière méditerranéenne, rares sont les travaux consacrés à son origine et à ses variations saisonnières.

En outre, la possibilité d'obtenir de la C.N.A.B.R.L. des prélèvements fréquents nous a orienté vers le système lagunaire de Sigean.

Ces raisons nous ont conduit à effectuer, durant deux années, de nombreuses mesures, dont nous présentons ici l'essentiel (1).

(1) Que le Professeur G. PETIT soit assuré de ma respectueuse reconnaissance pour le soutien qu'il a toujours manifesté à l'égard de la microbiologie marine.

Il m'est agréable de témoigner toute ma gratitude à M. le Dr LAGARDE qui m'a fait profiter de ses grandes connaissances expérimentales en ce domaine intéressant.

Je réserve une place particulière à la Compagnie Nationale d'Aménagement de la région du Bas-Rhône et du Languedoc, qui m'a permis généreusement d'obtenir régulièrement les prélèvements de l'étang de Sigean.

ÉTUDE QUALITATIVE

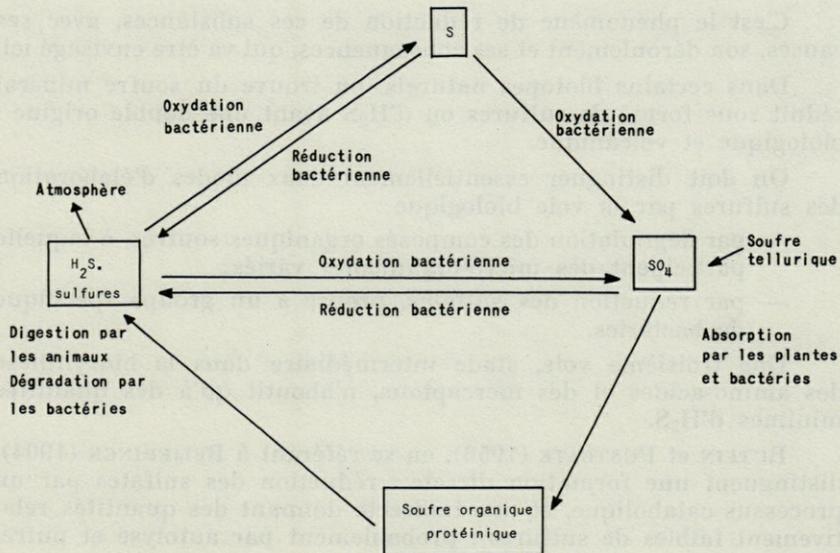
CYCLE DU SOUFRE

Le soufre, un des éléments biogènes essentiels, est soumis à de nombreuses transformations dans l'air, l'eau, le sol et la matière vivante.

Le soufre possède une large gamme d'oxyde-réduction; des sulfates aux sulfures, il en existe de nombreux composés, mais ceux qui se rencontrent en quantité notable dans la nature sont les sulfates (SO_4^{--}), le soufre élémentaire (S), les sulfures (dont l'hydrogène sulfuré H_2S) et le soufre organique (à groupements HS- ou -S-S-).

C'est la forme oxydée que les micro-organismes et les végétaux absorbent et réduisent par des processus anaboliques, ou cataboliques, pour leur métabolisme soufré. Les animaux (incapables de réduire les sulfates) et les bactéries convertissent les composés organiques soufrés en substances assimilables ou comme produits définitifs.

TABLEAU 1
Cycle biologique du soufre.



L'hydrogène sulfuré élaboré dans chacun des cas sera oxydé à son tour en soufre ou en sulfate par les bactéries ou l'oxygène atmosphérique.

Nous venons en quelques mots de retracer un cycle biologique (tabl. 1).

Sur ce cycle vient se greffer l'apport important de sulfates dû aux phénomènes géophysicochimiques naturels (par altération des roches et oxydation des sulfures), si bien que ces sulfates, généralement abondants, ne représentent pas un facteur écologique aussi essentiel que l'azote ou le phosphore par exemple.

Toutefois, c'est l'activité biologique qui joue dans ce cycle le rôle moteur : par ses oxydations et réductions elle impose au milieu les conséquences de son travail; l'influence écologique du soufre ressort alors pleinement.

Il ne faut cependant pas considérer ce cycle comme isolé; la matière organique, source d'énergie, et principalement les produits de décomposition du cycle du carbone, lui sont indispensables. Comme tous les phénomènes naturels, les différents cycles s'interpénètrent, créant une grande complexité des processus, mais aboutissant à cette remarquable unité de la vie.

RÉDUCTION BACTÉRIENNE DES COMPOSÉS SOUFRÉS

C'est le phénomène de réduction de ces substances, avec ses causes, son déroulement et ses conséquences, qui va être envisagé ici.

Dans certains biotopes naturels, on trouve du soufre minéral réduit sous forme de sulfures ou d' H_2S ayant une double origine : biologique et volcanique.

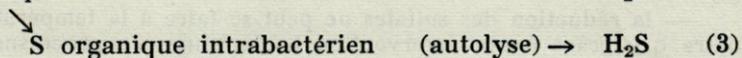
On doit distinguer essentiellement deux modes d'élaboration des sulfures par la voie biologique :

- par dégradation des composés organiques soufrés, à laquelle participent des micro-organismes variés;
- par réduction des sulfates, propre à un groupe spécifique de bactéries.

Une troisième voie, stade intermédiaire dans la biosynthèse des amino-acides et des mercaptans, n'aboutit qu'à des quantités minimes d' H_2S .

BUTLIN et POSTGATE (1956), en se référant à BEIJERINCK (1904), distinguent une formation directe : réduction des sulfates par un processus catabolique, et une indirecte donnant des quantités relativement faibles de sulfures : probablement par autolyse et putré-

faction des composés soufrés organiques initialement synthétisés à partir du soufre minéral (comme chez *Aerobacter*), suivant un processus anabolique. En résumé :



(1) et (2) formation directe d'H₂S.

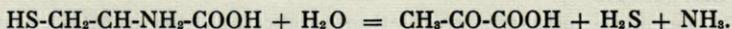
(3) » indirecte.

A) DÉGRADATION DES COMPOSÉS ORGANIQUES SOUFRÉS

On connaît le rôle du radical HS⁻ dans la mitose et dans l'activité de nombreuses enzymes; sa désulphydrylisation est effectuée par les bactéries de la putréfaction selon les modes direct et indirect indiqués ci-dessus.

Du point de vue microbiologique, ce phénomène a fait l'objet d'études variées parmi lesquelles celles de STARKEY (1950, 1953, 1956, 1957). Il ressort des divers travaux que la libération de l'H₂S est effectuée par de nombreux micro-organismes hétérotrophes non spécialisés. Citons les bactéries : *Serratia marcescens*, *Proteus vulgaris*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Bacillus subtilis*, *Citrobacter sp.*, *Clostridium sp.*, certains germes pathogènes (CLARKE, 1953) et peut-être certains végétaux (BAAS BECKING et MCKAY, 1956).

Une même enzyme la cystéine désulphydrase peut synthétiser ou hydrolyser la cystéine :



Suivant la nature de l'acide aminé et les conditions de milieu, on obtient des produits intermédiaires ou terminaux différents; ainsi la décomposition de la méthionine aboutit fréquemment, non à la formation d'H₂S comme c'est le cas pour la cystéine, mais à celle de produits volatils : diméthylsulfide, par exemple.

D'autre part, CLARKE (1953) a montré que la production d'H₂S, dans le cas des bactéries pathogènes, dépend de nombreux facteurs et en particulier des conditions de culture.

Enfin, le résultat de la minéralisation est soumis aux conditions ambiantes (WIAME, 1958) : un même organisme, *Proteus vulgaris*, placé en anaérobiose et en présence de matière organique produira de l'H₂S, tandis qu'en aérobiose il oxydera les amino-acides jusqu'au stade sulfate; donc, en anaérobiose on observera une libération majeure d'H₂S et en aérobiose une production de SO₄, de S libre ou de mercaptans.

On soupçonne déjà l'importance du milieu dans l'activité de ces micro-organismes et la limite entre ce paragraphe et le suivant est assez arbitraire : la même espèce, *Proteus vulgaris*, peut très bien fournir de l'hydrogène sulfuré à partir du soufre minéral (thiosulfates).

B) RÉDUCTION DU SOUFRE MINÉRAL

On considère généralement que la majeure partie de l' H_2S obtenue par voie bactérienne est due à la réduction des sulfates. Signalons que :

— la réduction des sulfates ne peut se faire à la température ordinaire que grâce à une intervention bactérienne; ce processus en effet ne peut être réalisé chimiquement que par ébullition;

— le sulfate n'est pas l'unique accepteur d'hydrogène : ainsi le thio-sulfate, rare dans la nature, et le soufre S^0 plus fréquent, peuvent être réduits par des microorganismes variés (BUTLIN et POSTGATE, 1956). SO_4^{--} reste toutefois la forme la plus abondante.

Sur une base physiologique, les micro-organismes capables de réduire les sulfates avec libération d' H_2S peuvent être de deux types :

1° la plupart sont susceptibles de réduire les sulfates, comme le prouve leur aptitude à se développer avec SO_4 comme unique source de soufre; cependant, ils ne forment ainsi que des quantités minimes ou nulles de sulfure. Cette réduction de faible envergure et accessoire a été nommée « assimilatory sulfate-reduction ». Parmi les organismes qui présentent cette propriété, on retrouve la plupart des bactéries citées précédemment : *Aerobacter aerogenes*, *Proteus vulgaris*, *Bacillus* dont l'espèce *megaterium* (BROMFIELD, 1953), *Rhodopseudomonas*, et même des végétaux (BAAS BECKING et Mac KAY, 1956).

2° un nombre plus restreint de micro-organismes utilise les sulfates comme accepteur d'hydrogène ou d'électron terminal en respiration anaérobie, et produit des quantités massives d' H_2S par réduction de SO_4 . Cette réduction à grande échelle, essentielle pour les micro-organismes intéressés, est appelée « dissimilatory sulfate-reduction ».

La distinction d'ordre biochimique entre ces deux types a été faite par PECK (1962).

Ce deuxième processus (réduction catabolique des sulfates), réaction endothermique, est réalisée — en anaérobiose, quand SO_4 représente la seule source d'oxygène — par des hétérotrophes particuliers : les sulfato-réducteurs.

a) Métabolisme des sulfato-réducteurs :

Considérés depuis longtemps comme autotrophes, on a pu récemment démontrer leur nature hétérotrophe : 90 % du carbone cellulaire viendrait de la matière organique (MECHALAS, 1958).

Expérimentalement, les sulfato-réducteurs nécessitent pour leur croissance et leur édification cellulaire une source d'azote, de carbone, et un accepteur d'hydrogène. Le composé carboné, assez spécifique (lactate ou pyruvate par exemple), est indispensable à des fins constitutives et énergétiques, sans être nécessairement le même dans les deux cas.

L'oxygène des sulfates est utilisé pour oxyder la matière organique et fournir l'énergie nécessaire à la réduction endothermique des sulfates, et à l'édification du matériel cellulaire. La quantité de sulfate exigée pour sa réduction est importante par suite du faible potentiel énergétique de la réaction; l'activation de SO_4 est faite par l'ATP (adénosine triphos-

phate), le composé formé est réduit ensuite en H_2S avec un stade intermédiaire SO_3 .

Il y a donc une séparation relative entre réduction des sulfates et croissance microbienne; une bonne croissance n'implique pas nécessairement une sulfato-réduction efficace. SENEZ (1951) avec une souche halophile, a observé en milieu pyruvate une croissance double de celle obtenue en milieu lactate, alors que la production de sulfures était diminuée de moitié.

Il existe des différences d'efficacité suivant les donateurs d'hydrogène et le degré d'activité des cellules.

En résumé : la production d'hydrogène sulfuré par les bactéries sulfato-réductrices dépend donc :

- de la quantité et de la qualité d'un donateur d' H_2 , à rôle énergétique, et d'une source de carbone organique, à rôle constitutif;
- de l'activité cellulaire des bactéries, la croissance n'entraînant pas obligatoirement une sulfato-réduction intense;
- de la teneur en sulfate disponible, la quantité exigée pour satisfaire aux besoins d'énergie étant importante.

b) *Classification des sulfato-réducteurs* :

Les espèces microbiennes figurant dans ce groupe appartiennent à deux genres :

- le genre *Desulfovibrio* avec deux espèces (*D. desulfuricans* et *D. orientis*);
- le genre *Clostridium* avec une seule espèce (*nitrificans*). PRÉVOT a relevé d'autres espèces de *Clostridium* réductrices de SO_4 mais elles perdent leur pouvoir de réduction en sous-cultures.

Dans l'ancienne taxonomie figuraient en outre : l'espèce *Vibrio cholonicus*, et pour le genre *Desulfovibrio* une espèce (*rubentchikii*) et une variété de *D. desulfuricans* (*Thermodesulfuricans*) actuellement abandonnés (CAMPBELL et coll., 1957; SELWYN et POSTGATE, 1958; BAKER et CAMPBELL, 1961). Ces auteurs (CAMPBELL et POSTGATE) ont fortement contribué à clarifier cette classification ardue.

Ces difficultés systématiques proviennent des faits suivants :

— il est très délicat d'isoler les bactéries sulfato-réductrices en culture pure (BANFI, 1955; BENDA, 1957; POSTGATE, 1953) : il en résulte de nombreuses sources d'erreurs signalées par POSTGATE (1959).

Nous n'avons pu personnellement obtenir des souches pures que par l'emploi de la technique ci-après : les cultures d'enrichissement ont été ensemencées sur milieu gélosé, en tubes profonds; de ces derniers ont été prélevées des colonies ensuite transférées en milieu liquide réparti en tubes 5×100 mm incubés sous vide à 30° .

— le métabolisme de ces espèces est extrêmement capricieux : la présence de certains composés dans le milieu, la valeur du potentiel d'oxydo-réduction (POSTGATE, 1959), l'acquisition de propriétés nouvelles

par sous-cultures (RUBENTCHIK, 1946), modifient la gamme des substrats utilisés.

Aussi le critère métabolique de détermination a-t-il été complété, pour l'étude fine des souches, par d'autres tests basés sur :

- a) les pigments respiratoires transporteurs d'électrons : cytochrome C pour *D. desulfuricans*, cytochrome « protohème » pour *C. nigrificans* et *D. orientis*;
- b) le rapport des bases composant les acides désoxyribonucléiques SIGAL et coll., 1962);
- c) les réactions sérologiques (POSTGATE et CAMPBELL, 1963);
- d) les études chromatographiques d'extraits bactériens (OCHINSKI et POSTGATE, 1963).

Il sera désormais possible de classer avec plus de certitude les souches isolées.

Le fait que ces bactéries soient liées étroitement à d'autres micro-organismes, particulièrement du point de vue métabolique — l'influence synergique des accompagnateurs (BUNKER 1939, POSTGATE 1953, BENDA 1957, KIMATA et Coll. 1956) démontrant que plus leur isolement est complet, plus leur croissance est faible (BENDA, 1957) — et celui qu'elles perdent ou acquièrent certaines propriétés métaboliques par transfert en milieu de culture, raniment la pensée de WINOGRADSKY : « le principe de la culture pure est de nature à rendre impossible toute étude écologique sérieuse... en particulier la compétition ».

Ainsi l'étude de la culture pure (non envisagée ici) nous apparaît comme un moyen et non une fin; une part essentielle sera accordée aux caractères biochimiques de la culture mixte afin de mieux préciser le comportement de ces bactéries dans leur milieu naturel.

ÉTUDE QUANTITATIVE

A) RÉPARTITION DES BACTÉRIES RÉDUCTRICES DES COMPOSÉS SOUFRÉS

Depuis cent ans de multiples travaux ont été publiés soulignant la trilogie : vase noire - odeur sulfurée - bactéries; VAN BEMMELEN (1863) du point de vue chimique, MEYER (d'après BONCIU et Coll., 1958) pour la partie biologique du processus, en furent les promoteurs.

L'aire de répartition écologique des bactéries sulfato-réductrices, associées à des sédiments noirs a été étendue à des limites

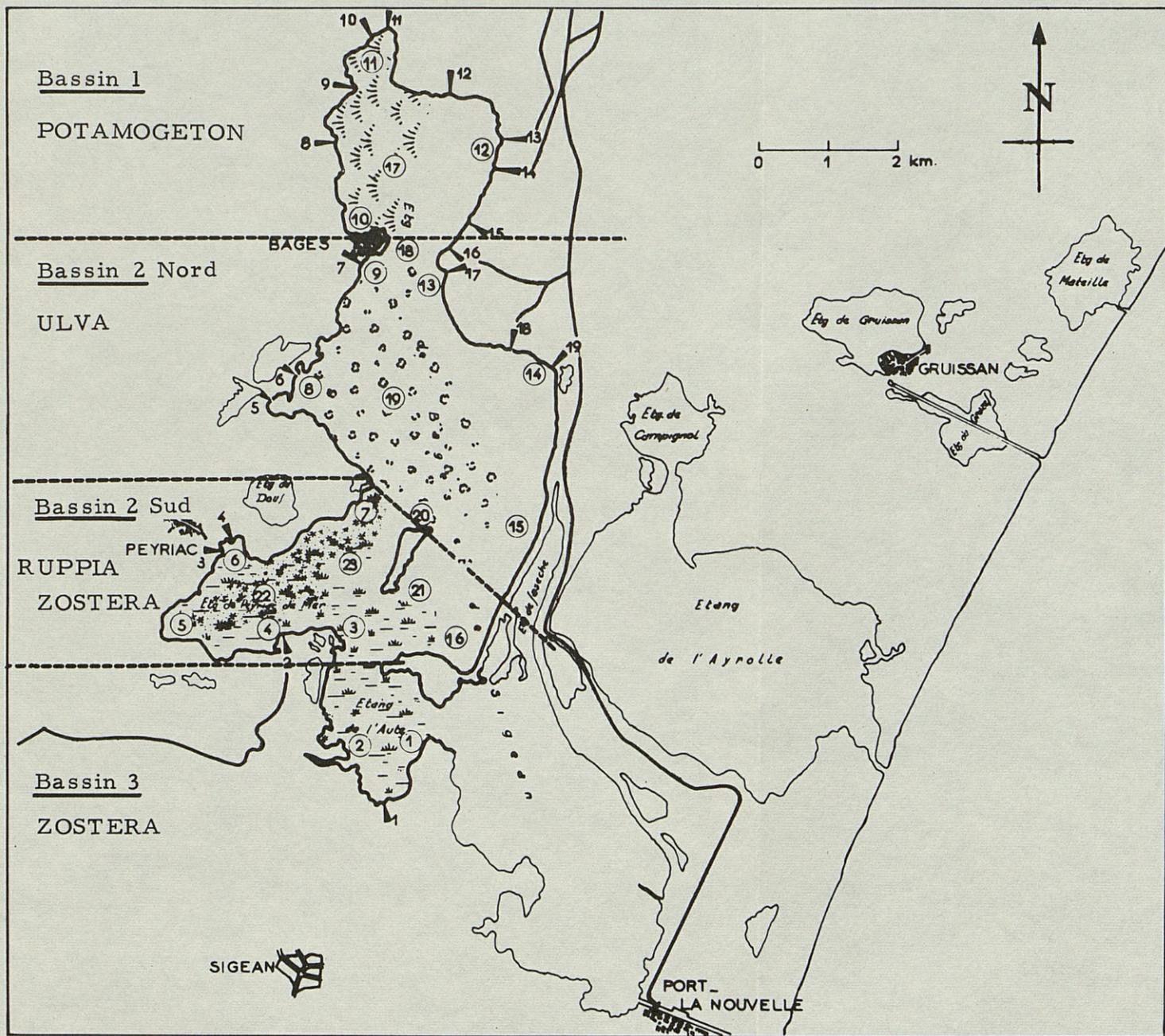


FIG. 1. — Répartition générale des stations et de la population végétale benthique réparties sur l'étang de Bages-Sigean.

extrêmes; baro-, cryo-, thermo-, halo-tolérantes, mais psychrophiles, elles sont aptes à coloniser la plupart des milieux; leur caractère anaérobie les confine plutôt à ceux pauvres en oxygène. Leur étude dans le milieu marin est très conséquente, les processus biochimiques et géochimiques qu'elles y entraînent s'étalant des plus faibles aux plus grandes profondeurs.

Si leur intérêt géologique est de première importance dans la diagenèse des sédiments, ainsi que l'ont montré EMERY et RITTENBERG (1952) dans les bassins de Californie et OSTROUMOV (1960) dans les fosses du Pacifique, leur intérêt biologique s'accroît et peut même devenir prédominant à mesure que l'on s'approche de la zone « eutrophe ».

Leur action a été principalement étudiée dans cette dernière où elles exercent, seules ou *en association*, une influence parfois prépondérante allant jusqu'à provoquer des phénomènes dystrophiques; ceux-ci se manifestent dans des systèmes isolés ou présentant une communication comparativement restreinte avec des masses d'eau plus importantes comme c'est le cas pour certaines mers (Mer Noire), baies (Walvis), et lagunes saumâtres, certains fjords, canaux, lacs et marais qui offrent en général des conditions favorables au développement d'organismes producteurs d'H₂S.

A ce type appartient l'étang de Sigean, l'un des éléments de la guirlande d'étangs méditerranéens, relié à la mer par un étroit canal : « le grau » de La Nouvelle (Fig. 1).

Il dessine, depuis son extrémité distale jusqu'à la mer, une série de bassins dont l'étude hydrologique a déjà été ébauchée (PETIT et MIZOULE, 1962); c'est uniquement sur la portion nord (bassins 1, 2 et 3) que nous avons concentré notre activité.

Nous avons choisi sur le pourtour du plan d'eau, 23 stations décrites dans un travail précédent (LAGARDE, CAHET et MOURRUT, 1964) (Fig. 7).

Contrairement aux lagunes « océaniques », cet étang ne présente pas de phases émergées et a donc peu de chance de voir s'enrichir périodiquement son potentiel physico-chimique et biologique. En outre, n'atteignant que trois mètres de profondeur, il appartient comme tel aux systèmes superficiels (moins de six mètres) qui acquièrent peu à peu les caractéristiques de l'étang, correspondant vraisemblablement au stade évolutif terminal de systèmes plus profonds. Ces derniers montrent généralement une stratification (c'est-à-dire la présence temporaire ou définitive d'une couche supérieure oxygénée et d'une inférieure plus salée, riche en hydrogène sulfuré) interdisant tout développement macroben-

Une telle stratification se rencontre en Italie : dans les lacs de Caldonazzo et Levico (MARCHESONI, 1949), dans les lacs pontins profonds (Paola, 11 mètres; Lungo, 7 mètres : SOMMANI, 1954) où la vie est limitée à l'anneau marginal de 0 à 3,5 mètres.

Notre étang se rapprocherait de ceux de Fogliano, 1,70 m (MILO DI VILLAGRAZIA, 1956) ou de Caprolace (GRANDORI, 1934-1938), sans stratification, et dans lesquels une abondante végétation occupe les trois quarts de la surface totale.

Comme l'a souligné STRAKHOV (1959), ce n'est pas le régime gazeux de l'eau (présence ou absence d'oxygène) qui règle l'état de réduction des sédiments, mais la qualité et la quantité de la matière organique déposée, nous le verrons dans ce travail. Pour cette raison, la distinction faite précédemment entre systèmes profonds et superficiels n'a pour objet que de montrer la différence dans l'apport organique fourni aux sédiments, celui-ci étant en majorité planctonique dans le premier cas et macrophytique dans le second.

B) MISE EN ÉVIDENCE

Dans la nature, la répartition des organismes est déterminée par les conditions physico-chimiques que la vie altère à divers degrés par ses activités biochimiques; et, si la croissance de bactéries aussi importantes que les sulfato-réductrices influence les conditions environnantes, il y a réciprocité dans ce phénomène.

La présence de sulfato-réducteurs actifs n'a pas pour conséquence une élimination systématique des êtres vivants, mais une sélection : ils entraînent à leur suite toute une série d'organismes et l'on a appelé « sulphuretum » cette biocénose où les composants plus ou moins proches du cycle du soufre jouent un rôle prépondérant dans une tranche d'eau et de vase fonction de l'expansion de H_2S .

On a souvent fait le rapprochement entre les causes de mortalité soudaine de poissons et le phénomène bactérien de dégagement d' H_2S (SENEZ 1951, PETIT 1953, SCHACHTER, SENEZ, LEROUX-GILLERON 1953) et montré la nécessité d'une étude plus approfondie de ce problème (PETIT, 1962, p. 439).

Ce travail général aura pour but, en abordant de nombreuses disciplines de contribuer à l'étude du « sulphuretum » et de son action.

L'examen de la formation d' H_2S que nous avons abordé par la seule considération de la réduction des sulfates s'est trouvé bientôt étendu par nécessité à celle de la réduction des composés soufrés organiques ce qui explique l'absence de certaines données dans les premiers résultats.

Nous avons, après quelques recherches, pensé à cette double origine de l'H₂S, et certains travaux sont venus confirmer notre opinion (KRISSE, 1962; GUNKEL et OPPENHEIMER, 1963).

La mise en évidence des microflore bactérienne aérobie et réductrice des composés soufrés a été effectuée de la façon suivante : 10 g de sédiment, émulsionnés dans 90 ml d'eau distillée salée (10 g de NaCl par litre), constituent la dilution de base à partir de laquelle les dilutions suivantes sont effectuées (10 ml de la suspension 10⁻¹ dans 90 ml d'eau salée et ainsi de suite).

Nous avons employé de l'eau distillée salée et non pas de l'eau de mer comme à l'habitude pour éviter un apport de SO₄ lors de la mise en évidence des bactéries réductrices du soufre organique.

A partir des dilutions obtenues, nous avons pratiqué les numérations systématiques des diverses microflore selon la technique de Mac CRADY (1918) :

— microflore totale aérobie : milieu de ZOBELL (1941) I			
bacto-peptone	5 g		
phosphate ferrique	0,1 g		
eau de mer 75 %	1 000 cc.		pH 7,2
— microflore réductrice des sulfates : II			
lactate de soude 60 %	20 cc.		
extrait de levure	1 g		
sulfate de magnésium	2 g		
phosphate dipotassique	0,01 g		
NaCl	10 g		pH 7,2
eau distillée	1 000 cc.		

On ajoute à ce milieu un clou, selon la technique d'ABD EL MALEK et RIZK (1958), afin d'abaisser le potentiel redox et de visualiser la réaction par formation de FeS.

— microflore réductrice des composés soufrés organiques : III			
glucose	1 g		
phosphate dipotassique	0,5 g		
extrait de levure	1 g		
NaCl	10 g		
eau distillée	1 000 cc		
solution d'oligo-éléments	10 gouttes.		

On ajoute avant ensemencement 3 gouttes d'une solution à 6 % de chlorhydrate de cystéine stérilisée par filtration et stockée en ampoules de 2 cc.

Tous les milieux employés sont liquides, afin de mettre les microflore étudiées dans les mêmes conditions; d'autre part, des résultats nettement inférieurs ont été obtenus en substrats solides.

Le milieu II est issu de nombreuses études quantitatives effectuées par le Dr LAGARDE, et le clou, décapé à l'acide chlorhydrique, était ajouté avant stérilisation, le matin du prélèvement.

Le milieu III, imaginé et testé par nous, donne de bons résultats

lorsqu'il est préparé et stérilisé peu de temps avant l'ensemencement : une ou deux stérilisations ultérieures lui ôtent tout ou partie de son efficacité.

Il convient, ici, de soulever deux critiques générales :

1°) *Milieu naturel et milieu sélectif*

a) Il est très difficile de faire croître la quasi-totalité des bactéries existant dans l'échantillon naturel sur un milieu simple : la conséquence est le développement d'un groupe restreint d'organismes, seuls capables de proliférer dans le substrat imposé.

Dans les habitats naturels, beaucoup de bactéries vivent sur une source alimentaire restreinte; si bien que les substrats nutritifs employés peuvent, soit favoriser le développement de certains types qui sont dans la nature à l'état de vie ralentie, soit l'inhiber pour d'autres plus sensibles.

Le milieu optimal sera donc celui qui est favorable au plus grand nombre d'espèces; question délicate à résoudre d'autant plus que nos tentatives faites pour reconstituer les conditions naturelles n'ont pas toujours donné les résultats escomptés.

b) Nous avons souligné précédemment l'absence de barrière nette entre la réduction de composés soufrés organiques ou minéraux; ainsi *Proteus vulgaris* peut fournir de l' H_2S aussi bien à partir du thiosulfate que de la cystéine.

De même, SENEZ (1954) a montré qu'en présence de sulfate les sulfato-réducteurs utilisent activement la cystéine comme source carbonée, mais non comme accepteur d'hydrogène, avec libération, entre autres, d' H_2S ; sans sulfate, l'oxydation en est incomplète.

Cette action indirecte et secondaire est la seule obtenue dans ce sens; d'autres auteurs (GROSSMAN et POSTGATE, 1953; HATA, 1960) indiquent que ce composé ne sert pas d'aliment, mais abaisse seulement le redox du milieu.

Il est donc difficile de séparer rigoureusement les deux microflores.

Les milieux signalés précédemment (II et III) sont ceux où les bactéries peuvent utiliser respectivement leur aliment préféré; ils permettent d'obtenir des résultats comparatifs.

2°) *Croissance et activité*

Il est trop simple d'associer systématiquement la croissance des sulfato-réducteurs à une réduction rapide de SO_4 et une pro-

duction importante d'H₂S (IVANOV, 1956; KAPLAN & RITTENBERG, 1963).

Des organismes détectés en quantité ne sont pas nécessairement efficaces dans la nature, et réciproquement.

Aussi, pour élucider la complexité des phénomènes biologiques dans un sédiment, on peut préconiser deux sortes de mesures :

- vitesse et intensité du processus;
- mesure des paramètres relatifs aux activités de groupes bactériens déterminés.

Certaines données chimiques seront ainsi considérées comme le reflet d'une action microbienne dans un sens ou dans un autre.

Conscient de tous ces problèmes, nous avons essayé dans la mesure du possible de relier les données bactériologiques et chimiques du point de vue qualitatif et quantitatif.

Cette étude, incomplète parce que longue, sera poursuivie.

C. — EXAMENS PHYSICO-CHIMIQUES

Les facteurs envisagés furent :

— dans l'eau :

- 1) dosages de l'oxygène (méthode JACOBSEN, 1921),
- 2) dosages de la chlorinité (burette KNUDSEN, type eaux saumâtres),
- 3) dosage de l'hydrogène sulfuré précipité *in situ* par l'acétate de zinc (Stand. Meth. for Ex. Water and Waste., 1960),
- 4) dosages des sulfates (précipitation par le chlorure de baryum en milieu acide; filtration et calcination) (CHARLOT et BÉZIER, 1945),
- 5) mesure du pH (appareil PONSELLE).

— dans les sédiments :

- 1) dosages des sulfates par acidification HCl (départ d'H₂S sulfureux) et, après filtration, le filtrat est précipité au BaCl₂;
- 2) dosages des sulfures :

x décomposables à HCl :

dans un appareil signalé par SENEZ, PICHINOTY et GEOFFRAY (1956), une pincée de CaCO₃ et 20 g de sédiment sont soumis à l'action de l'acide HCl ou H₂SO₄. L'H₂S libéré est fixé par l'acétate de zinc. Cette action terminée, on ajoute des quantités variables d'iode (10-40 cc) pour dissoudre le précipité de ZnS formé; cet iode est dosé en retour par l'hyposulfite de sodium N/100.

x décomposables à l'eau régale :

le résidu vaseux obtenu lors de la séparation des sulfates est traité à l'eau régale et cette solution, soumise à évaporation totale au bain-marie, est reprise par HCl. Le filtrat est précipité par BaCl₂ (CHARLOT et BÉZIER, 1945).

- 3) l'eau interstitielle, isolée par filtration et lavage à l'eau distillée bouillante sera examinée ultérieurement;
- 4) mesures du pH et Eh.

Une gaine de polyvinyle mince, placée à l'intérieur d'un carottier manuel de 0,04 m de diamètre, recueillait le sédiment prélevé et permettait, au laboratoire, de prendre aisément le matériel vaseux désiré.

Tous les échantillons, prélevés le matin (entre 8-9 heures), furent ensemencés dans les douze heures suivantes et les analyses physico-chimiques essentielles effectuées pendant ce laps de temps.

RÉSULTATS

A. — EXPOSÉ GÉNÉRAL DES RÉSULTATS

L'examen des teneurs des sédiments en sulfures, critère essentiel puisque uniquement d'origine biologique, montre généralement deux pics : le premier à la fin de l'automne et en hiver, le second en été (Fig. 2).

1) Les stations *peu profondes* présentent des valeurs élevées avec des variations annuelles importantes aux points 5.6.7.8.9.10. 1.13.14.22., et des teneurs élevées constantes en 2.3.4.

Les valeurs relevées sont faibles aux stations *plus profondes* (16.18.19.21.), ou à caractère particulier (12.15.23.).

2) A ces optima correspond une activité générale accrue de toutes les microflores en hiver, et limitée aux anaérobies en été. Les pics chimiques ne coïncident pas nécessairement avec une réduction bactérienne accrue des composés soufrés.

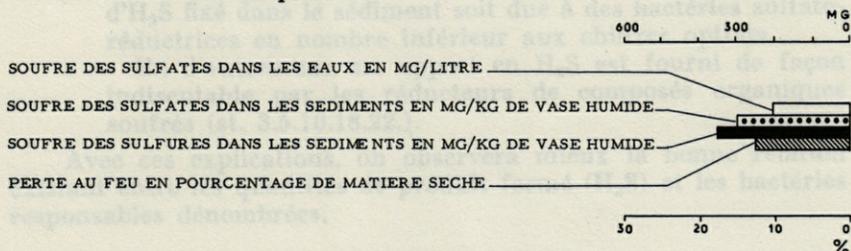
Cette constatation s'explique de la façon suivante :

a) en automne, il peut ne pas y avoir de prolifération (st. 4.19.21.22.), et même lorsque les sulfato-réducteurs sont abondants (st. 1.7.9.13.16.18.23.), on note un taux très bas de sulfures alors qu'il se maintient élevé en d'autres stations (st. 2.4.6.). Nous verrons plus tard qu'une oxydation par des eaux fortement oxygénées en cette saison est très plausible.

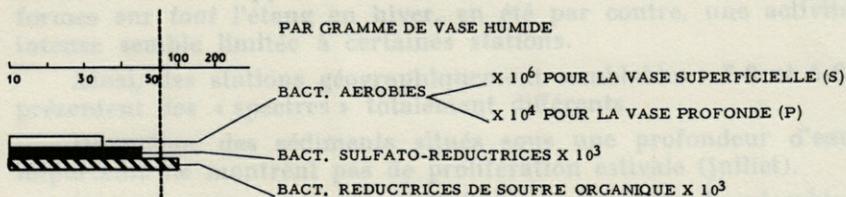
sulfures. A noter que les quantités dosées ne représentent qu'une fraction, importante certes, de l'H₂S.

Si, à la surface du sédiment le développement aérobie est maximum en hiver, surtout aux stations 12.13.14.15., il n'est nullement négligeable, bien qu'inférieur, en profondeur (20 cm); et son action est ici complétée par celle des micro-organismes réduisant

Paramètres chimiques



Résultats bactériologiques (M.P.N)



EN ORDONNEE, J^T, J^{T'}, J^{T''}, J^{T'''} SIGNIFIENT 1^{er}, 2^{ème}, 3^{ème} DIZAINE DE JUILLET.

Granulométrie

DIMENSIONS DES GRAINS EN MILLIMETRES

- A > 0,5
- B < 0,5 > 0,174
- C < 0,174 > 0,088
- D < 0,088 > 0,044
- E < 0,044

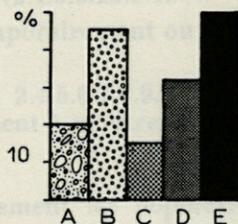


FIG. 2. — Teneurs des principaux paramètres analysés dans les eaux et les sédiments de chaque station.

d) en été grâce à la température, la vitesse du processus est telle que l'on capte difficilement le moment où une libération d'H₂S coïncide avec une multiplication bactérienne et une lecture en sulfures élevés; si bien que parfois, un pic d'abondance n'a pas de rapport avec la numération; l'activité maximale avait eu lieu quelques temps auparavant. Ce point de vue est confirmé par de nombreuses coupes, mais il se peut également qu'une production abondante d'H₂S fixés dans le sédiment soit due à des bactéries sulfato-réductrices en nombre inférieur aux chiffres optimaux. En d'autres cas, un apport en H₂S est fourni de façon indiscutable par les réducteurs de composés organiques souffrés (cf. 3.5.10.18.22).

Avec ces explications, on observera mieux la bonne relation existant entre les quantités de produit formé (H₂S) et les bactéries responsables dénombrées.

3) Contrairement à ce que l'on soupçonne on admet généralement, si le développement et la sécrétion bactérienne sont uniformes sur tout l'étang en hiver, en été par contre, une activité intense semble limitée à certaines stations.

Ainsi, des stations géographiquement rapprochées : 7-8 et 8-6, présentent des « espèces » totalement différentes.

De même, des sédiments situés sous une profondeur d'eau importante ne montrent pas de prolifération estivale (juillet).

En cette saison, l'étang paraît être une mosaïque de microsites; cependant, par analyse détaillée, une certaine unité est retrouvée mais localisée à certaines zones de l'étang.

On distingue en juillet :

- des stations apparemment sans activité (7.8.10.18.19.21),
- des stations temporairement actives (3.1.10.14),
- des stations dont l'activité se poursuit durant tout l'été avec cependant certaines variations (2.4.5.6.22.9.12).

En août, la production d'H₂S diminue temporairement ou même disparaît.

En septembre, l'action se généralise (cf. 2.4.5.6.7.8.9.11.12.13) sauf pour les stations profondes qui commencent à montrer quelque activité (cf. 16.18).

4) En ce qui concerne plus particulièrement les populations bactériennes, on remarque une succession chez les microsites intéressés dans la production d'H₂S : les réducteurs de soufre organique précèdent (mai-juin) ou suivent (septembre ou hiver) les sulfato-réducteurs pour contribuer à la formation abondante de

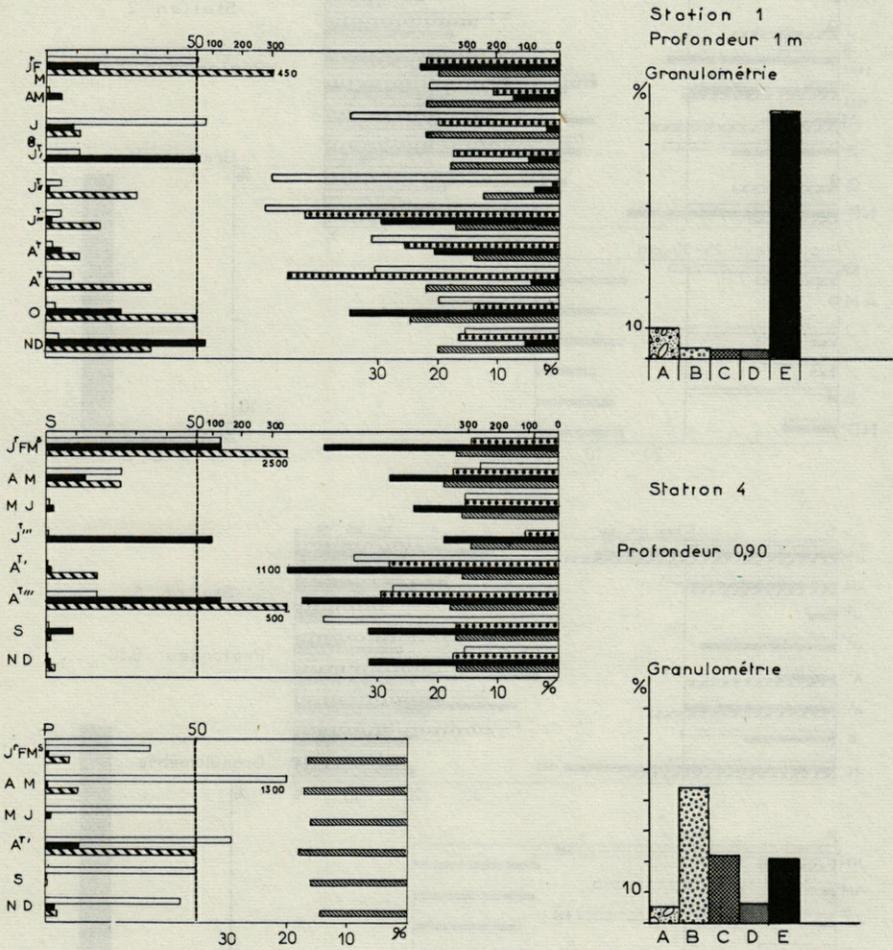


FIG. 2 A

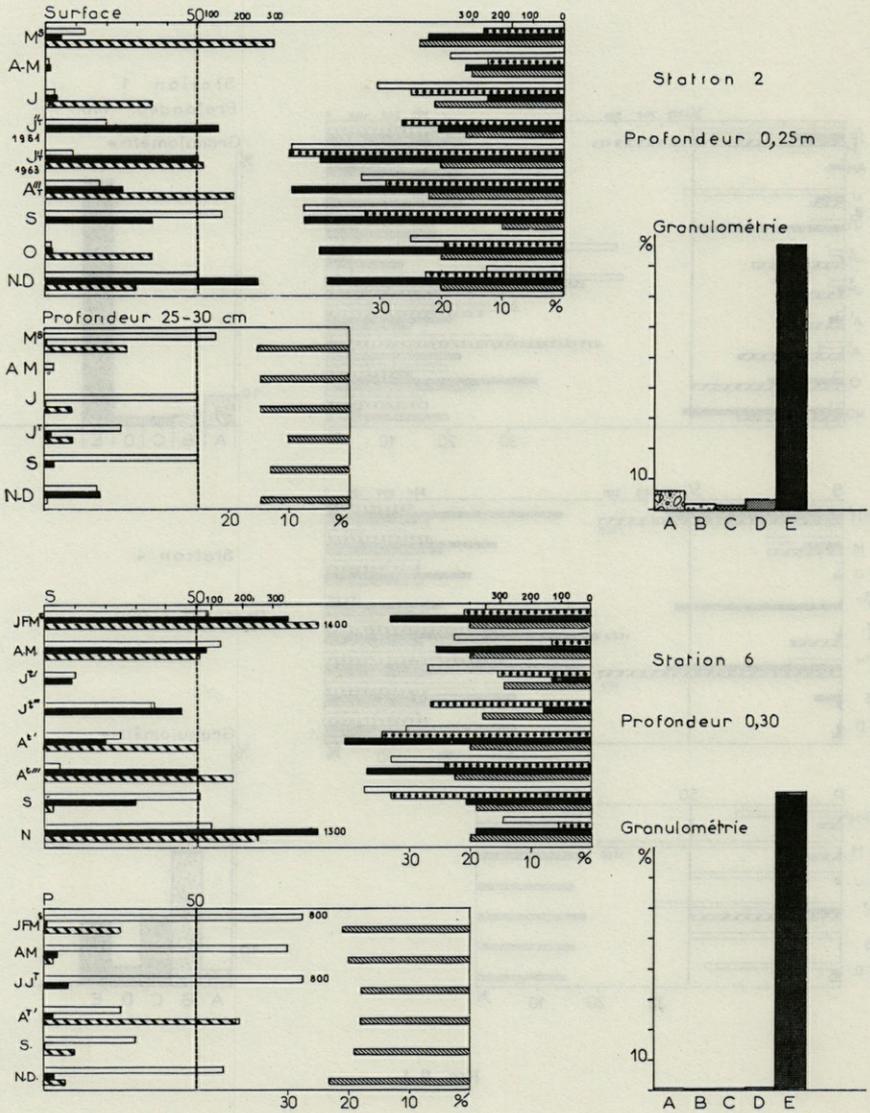


FIG. 2 B

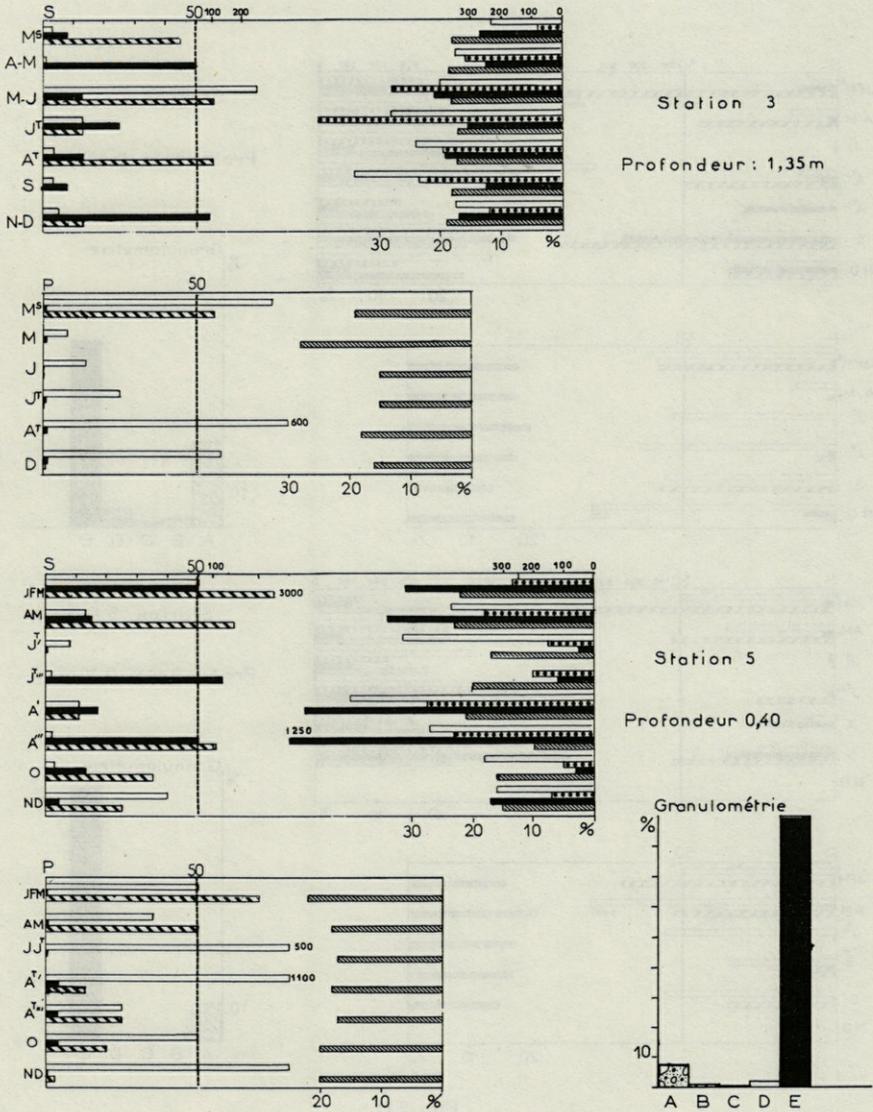


FIG. 2 C

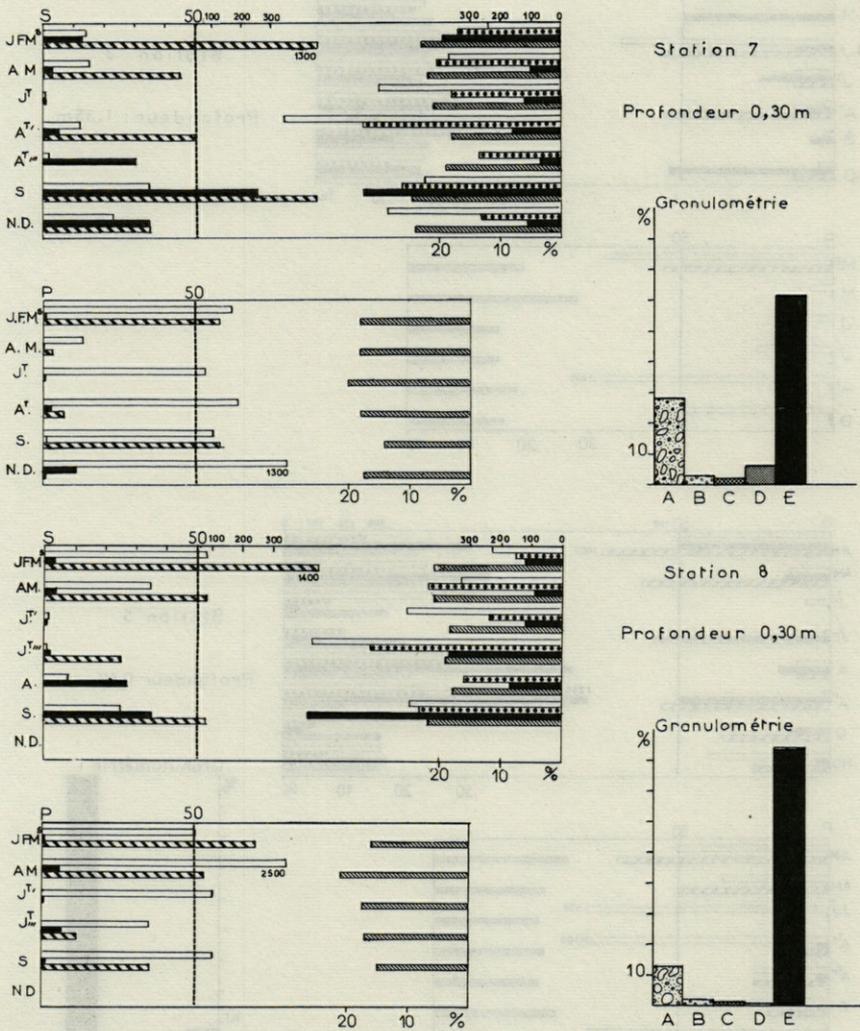


FIG. 2 D

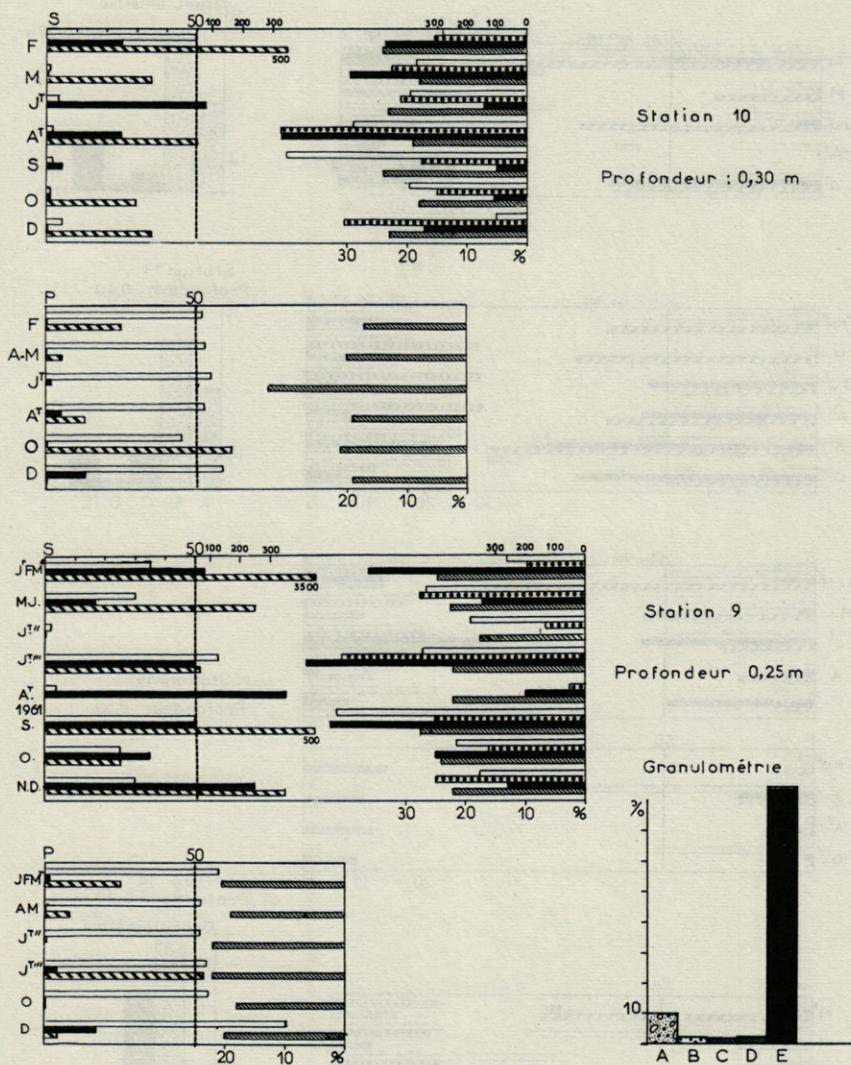


FIG. 2 E

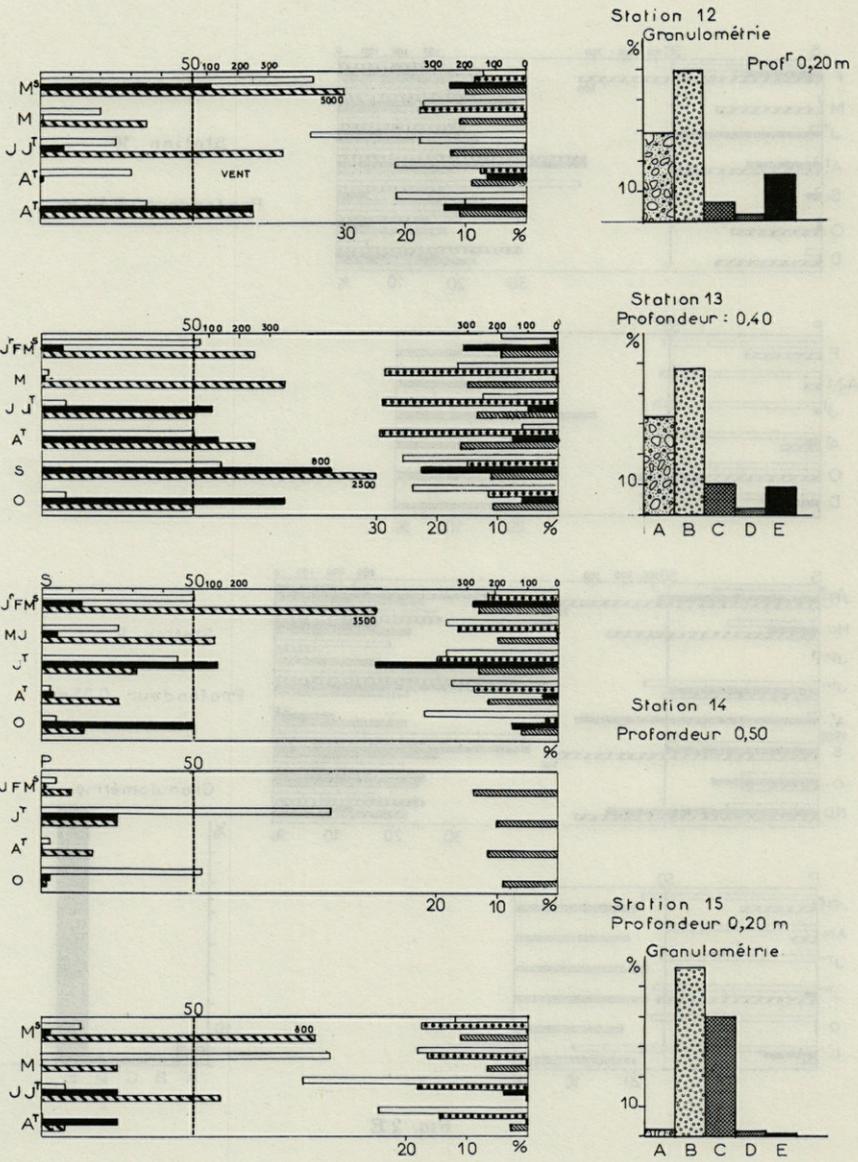
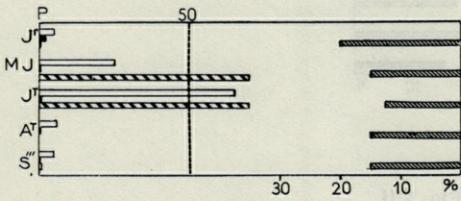
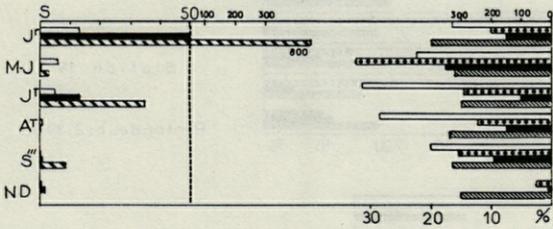
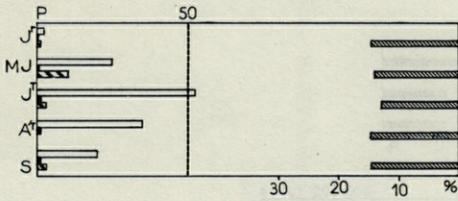
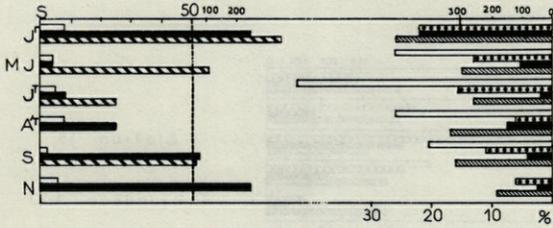


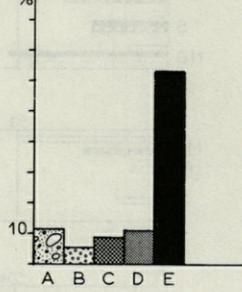
FIG. 2 F



Station 16

Profondeur: 1,80 m

Granulométrie



Station 21

Profondeur: 2,50 m

Granulométrie

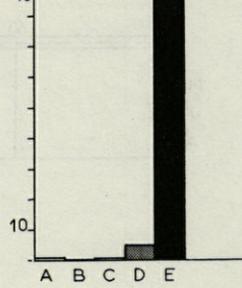


FIG. 2 G

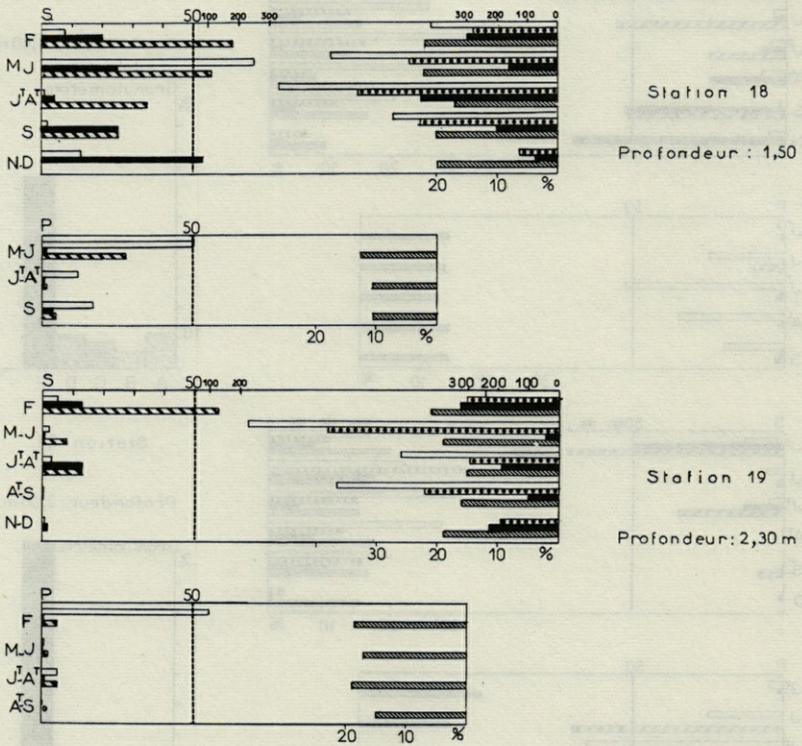


FIG. 2 H

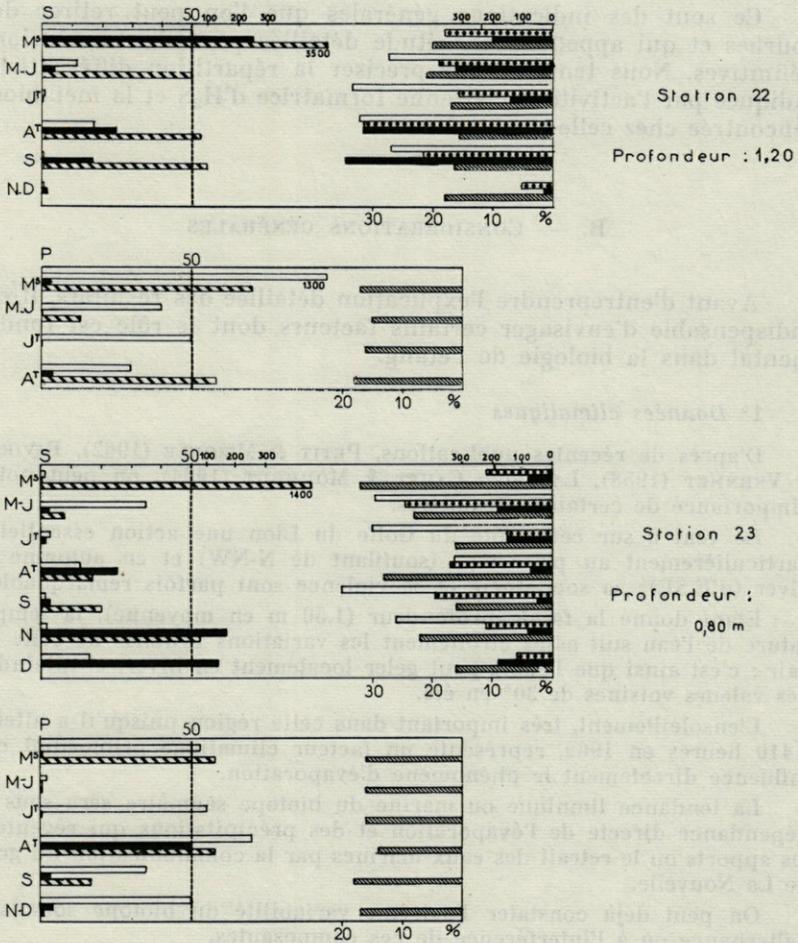


FIG. 2 I

les composés soufrés organiques, fréquemment décelés (hiver ou juillet-août) en compagnie d'H₂S libre.

En effet, il n'y a que très rarement des sulfato-réducteurs dans cette vase profonde où nulle trace de sulfures solubles dans HCl dilué n'a été détectée.

Ce sont des indications générales que l'on peut retirer des courbes et qui appellent une étude détaillée pour des conclusions définitives. Nous tenterons de préciser la répartition différentielle indiquée par l'activité bactérienne formatrice d'H₂S et la métabiose rencontrée chez celle-ci.

B. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Avant d'entreprendre l'explication détaillée des résultats, il est indispensable d'envisager certains facteurs dont le rôle est fondamental dans la biologie de l'étang.

1° *Données climatiques*

D'après de récentes publications, PETIT & MIZOULE (1962), RIVIÈRE & VERNHET (1958), LAGARDE, CAHET & MOURRUT (1964), on peut noter l'importance de certains paramètres.

Le vent a sur cette côte du Golfe du Lion une action essentielle, particulièrement au printemps (soufflant de N-NW) et en automne et hiver (d'E-SE); sa soudaineté et sa violence sont parfois remarquables.

Étant donné la faible profondeur (1,50 m en moyenne), la température de l'eau suit assez étroitement les variations brutales de celle de l'air : c'est ainsi que l'étang peut geler localement en hiver, et atteindre des valeurs voisines de 30° en été.

L'ensoleillement, très important dans cette région puisqu'il a atteint 2 410 heures en 1962, représente un facteur climatique primordial qui influence directement le phénomène d'évaporation.

La tendance limnique ou marine du biotope saumâtre sera sous la dépendance directe de l'évaporation et des précipitations qui régissent les apports ou le retrait des eaux marines par la communication du grau de La Nouvelle.

On peut déjà constater l'extrême variabilité du biotope soumis à l'alternance ou à l'interférence de ces composantes.

2° *Données hydrologiques*

L'étang dispose essentiellement de deux arrivées d'eau douce qui contrebalancent l'entrée d'eau de mer : l'une directe et principale au SW constituée par la rivière la Berre (st. 2, 3, 4), l'autre, sous forme de ramifications plus ou moins importantes du canal de la Robine (eaux résiduaires de Narbonne : st. 12, 13, 14), fig. 1.

A ces deux sources, il était tentant de faire correspondre deux zones deltaïques; cette idée a trouvé une confirmation dans l'analyse des spectres d'argile obtenus par rayons X (1) : les stations attenantes à chacune de ces deux aires présentent en effet une composition minéralogique propre, et une superposition apparaît au niveau de la station 19.

Inégalement distantes de la mer, ces deux arrivées subissent une influence marine différente et permettent d'observer un gradient de chlorinité moyenne qui a pour conséquence une succession perceptible, au fil des bassins traversés, de la population végétale, répartie principalement sur les rives occidentales.

La macroflore très abondante dans le plan d'eau prospecté est représentée essentiellement par des algues, spécialement du genre *Ulva* (bassin 2 N.) et des Phanérogames appartenant aux genres : *Zostera* (bassin 2 S., bassin 3), *Ruppia* (bassin 2 S.) et *Potamogeton* (bassin 1).

D'autres espèces (*Zostera nana*, station 4; *Cladophora* sp. station 2, *Enteromorpha*...) seraient à signaler, mais ce n'est qu'un tableau général que nous avons voulu présenter.

L'étude sommaire de cette zonation correspond aux observations effectuées auparavant (PETIT et MIZOULE, p. 220-221, 1962) sur la remontée des eaux marines vers le Nord de l'étang.

3° Données sédimentologiques

L'étude granulométrique (fig. 2) montre trois groupes distincts de stations :

— sur la rive occidentale, les unes situées sous le vent sont très riches en limons (st. 2, 5, 6, 7, 8, 9), les autres au vent, assez riches en limons grâce à la présence de végétation (st. 4, *Zostera*; st. 10 et 11, *Potamogeton*);

— sur la rive orientale, les stations au vent sont généralement très sableuses, excepté durant les périodes de calme relatif, où elles s'enrichissent en fraction fine.

La résultante de deux composantes, vent NW-SE plus fréquent, sec, et vent SE-NW humide, entraîne une accumulation de sédiments argileux sur toutes les rives occidentales, qui bénéficient en outre du matériel de ravinement et de la protection des collines calcaires les ceinturant, tandis que les rives opposées voient leur matériel fin les quitter au profit des précédentes.

Nous avons observé qu'un contre-courant de retour, en profondeur, accompagnant le vent de Nord, participe à cette redistribution.

Le tamis formé par la végétation peut arrêter les particules en suspension; et le colmatage progressif des rives occidentales crée des conditions d'autant plus stables que la hauteur d'eau est plus faible et par très faible profondeur (20 cm), la végétation peut même disparaître (bassin 2 S.).

(1) Publication ultérieure sous la direction de la Société Nationale des Pétroles d'Aquitaine.

RÉSUMÉ

Le climat régional semble engendrer deux périodes à caractères hydrologiques assez fixes : l'été sous influence maritime et l'hiver sous influence limnique, et deux transitoires régentées par le vent au printemps et par les précipitations en automne (Fig. 3 et 4).

Ces périodes exercent sur la biologie de l'étang une influence particulière : développement de la photosynthèse au printemps, dû

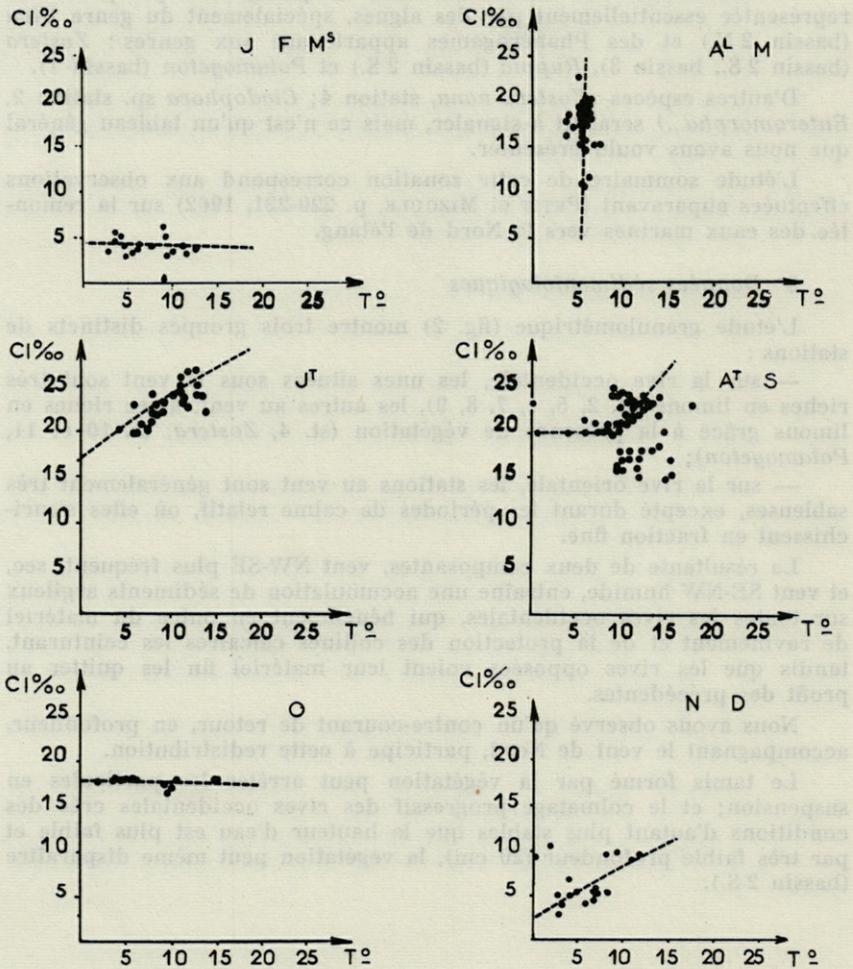


FIG. 3. — Halothermogramme périodique des eaux de l'étang de Sigean.

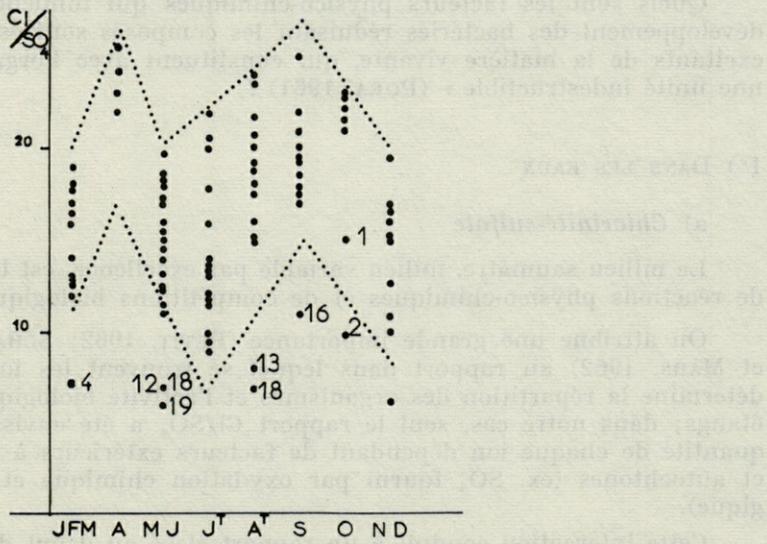
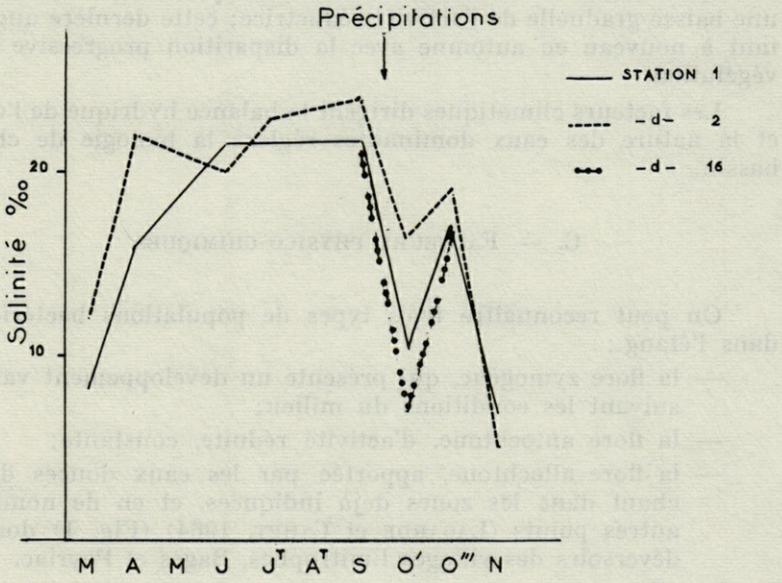


FIG. 4. — Variations annuelles de la salinité et du rapport Cl/SO₄ dans les eaux de l'étang.

à l'ensoleillement et à l'élévation de la température, et entraînant une baisse graduelle de l'activité réductrice; cette dernière augmentant à nouveau en automne avec la disparition progressive de la végétation.

Les facteurs climatiques dirigent la balance hydrique de l'étang, et la nature des eaux dominantes réglera la biologie de chaque bassin.

C. — FACTEURS PHYSICO-CHIMIQUES

On peut reconnaître trois types de populations bactériennes dans l'étang :

- la flore zymogène, qui présente un développement variable suivant les conditions du milieu;
- la flore autochtone, d'activité réduite, constante;
- la flore allochtone, apportée par les eaux douces débouchant dans les zones déjà indiquées, et en de nombreux autres points (LAGARDE et CAHET, 1964) (Fig. 1) dont les déversoirs des villages limitrophes, Bages et Peyriac.

Les bactéries qui nous intéressent appartiennent aux premier et troisième groupes.

Quels sont les facteurs physico-chimiques qui influencent le développement des bactéries réduisant les composés soufrés, « ces excitants de la matière vivante, qui constituent avec l'organisme une unité indestructible » (PORA, 1961) ?

1°) DANS LES EAUX

a) *Chlorinité-sulfate*

Le milieu saumâtre, milieu variable par excellence, est le siège de réactions physico-chimiques et de compétitions biologiques.

On attribue une grande importance (PETIT, 1962; SCHACHTER et MARS, 1962) au rapport dans lequel se trouvent les ions : il détermine la répartition des organismes et l'activité biologique des étangs; dans notre cas, seul le rapport Cl/SO_4 a été envisagé, la quantité de chaque ion dépendant de facteurs extérieurs à l'étang et autochtones (ex. SO_4 fourni par oxydation chimique et biologique).

Cette interaction conduit à un rapport élevé au début de l'automne (perte de SO_4) et au printemps (apport de Cl^-), bas en hiver (perte de Cl^-) et début de l'été (apport de SO_4) (Fig. 4).

L'augmentation en SO_4^{--} dans ce dernier cas, correspond à une oxydation chimique et biologique des sulfures et, semble-t-il, à une contribution limnique (tabl. 2).

TABLEAU 2

Teneur en sulfates (mg par litre) des eaux de la Berre.

Janvier	Avril	Juin	Août	Sept.	Nov.
1 200	130	3 480	1 800	990	1 730

Pour expliquer de telles différences, on peut invoquer le débit, et le fait que cette rivière traverse des terrains gypsifères et reçoit les eaux de drainage de terrains traités par des produits soufrés utilisés en viticulture.

L'ion SO_4^{--} est donc davantage sujet à des fluctuations permanentes que l'ion Cl^- .

b) *Température - oxygène - végétation*

1) Si la température accélère les processus microbiens, particulièrement en été, elle ne diminue pas, par contre, l'intensité de l'activité bactérienne en hiver, durant lequel la minéralisation est très importante.

En réalité, il existe une relation étroite entre température, oxygène dissous et action bactérienne :

- l'eau de faible profondeur est particulièrement sensible aux changements de température;
- la solubilité de l'oxygène diminue avec une élévation de cette température;
- l'orientation et l'intensité de l'activité bactérienne varieront suivant la présence ou l'absence d'oxygène.

L'oxygène dosé a été transcrit en pourcentage de saturation, fonction de la température et de la chlorinité, prenant ainsi toute sa signification biologique.

Une oxygénation relative inférieure à 100 % sera le reflet de phénomènes réducteurs dans les sédiments.

La valeur enregistrée entre 8 et 9 heures du matin est le résultat de l'équilibre entre la photosynthèse, la respiration, l'apport d'eau douce et la diffusion.

Généralement, des teneurs voisines ou supérieures à 100 % sont notées, et c'est uniquement en juillet que quelques valeurs basses ont été remarquées; il est très difficile de dominer ces résultats, car l'action du vent, soudaine et violente, sur cet étang peu profond

peut changer en quelques heures des résultats bien établis. Ce vent se manifeste très souvent au cours de l'année, et une stagnation durable, susceptible d'engendrer de faibles pourcentages de saturation, est rare (Tabl. 3).

TABLEAU 3
Oxygène % moyen des eaux de l'étang.

Saisons Bassins	Automne	Hiver	Printemps	Eté	
				Juillet	Août
Bassin I	104	92	109	111	80
Bassin 2N	120	89	112	110	103
Bassin 2S	93	108	127	106	101
Bassin 3	104	130	118	80	123

Peut-être est-ce une explication de cette saturation quasi permanente de l'eau, et la raison qui nous a empêché, en dépit des méthodes précises de prélèvement et de dosage utilisées, de déceler H₂S dans les eaux, hormis des traces en juillet 1963 dans certaines stations de faible profondeur des bassins 2 Sud et 3.

L'emploi de techniques physiques (déjà envisagées en Amérique par KANWISHER, 1959, pour l'oxygène, et BERNER, 1963, pour l'H₂S) permettra peut-être par des mesures plus précises et fréquentes de confirmer ou infirmer ces constatations.

Nos observations confirment cependant celles de KURC (1961) qui a signalé la forte oxygénation des eaux d'un étang proche (étang de Thau) et de GRANDORI (1933-34) et OHLE (1954). D'ailleurs, GENOVESE (1962) et MARCHESONI (1949) n'ont détecté H₂S dans leurs lacs qu'à partir d'une profondeur de l'ordre d'une dizaine de mètres.

En été, si l'H₂S bactérien formé dans les sédiments n'est pas précipité par le fer, s'il traverse la couche oxydée superficielle, il se trouvera dans les eaux; là, bien que grande, sa solubilité est diminuée par la température élevée (20 - 30°) et le gaz passe directement dans l'atmosphère où l'odorat, sensible à 1 ppm peut le déceler.

Donc, seules des périodes de stagnation prolongée, ou une stratification légère lors de fortes précipitations, peuvent apporter les situations caractéristiques de phases dystrophiques.

2) *La végétation* : Ce milieu ne gêne apparemment pas le développement des prairies phanérogamiques et algales, végétation pro-

lifique surtout au début de septembre, qui exerce un rôle essentiel dans la biologie de la lagune.

Support et habitat de multiples formes (épiphytes et animaux variés) ne pouvant vivre sur le fond, cette végétation présente une zonation horizontale déjà signalée, et son développement saisonnier variable fait que, dans chaque bassin où elle se trouve, elle sert d'aliment aux animaux et aux bactéries proliférantes et détermine par sa nature le type de bactéries susceptibles d'évoluer.

Vivante ou morte, la végétation agit sur le « sulphuretum » auquel elle semble en fait très associée; mais on ne connaît pas la limite entre ses rôles actif et passif. Par l'équilibre photosynthèse-respiration, elle détermine la quantité d'oxygène du milieu. On a montré de plus que lorsqu'elle est vivante elle influence le « sulphuretum » par la production de composés organiques parfois volatils (KATAYAMA, 1962) tels que le diméthyl-sulfure, et la formation dans le mucilage de galactanes et polysaccharides sulfatés.

Il existe un cycle journalier et saisonnier de production. En effet, les composés volatils sont détruits ou réabsorbés à la lumière chez *Enteromorpha* (BAAS BECKING et MC KAY, 1956) et s'ils sont produits après la floraison (juin), ils disparaissent en automne (WOOD, 1954).

Après sa mort, cette végétation, en totalité ou simplement par ses feuilles caduques (Phanérogames), contribue grâce à son apport en matière organique et soufrée, à l'activité biochimique des sédiments (Tabl. 4).

TABLEAU 4
Teneurs du soufre total de certains végétaux
(mg par gr de substance sèche).

ALGUES		PHANÉROGAMES	
<i>Enteromorpha</i> sp.	50	<i>Zostera marina</i>	8
<i>Ulva</i> sp.	29	<i>Zostera nana</i>	4
Mélange st. 1	7	<i>Potamogeton</i> sp.	8
		<i>Ruppia</i> sp.	3,8

Dans le dosage de ce soufre, les traitements des végétaux à l'acide chlorhydrique et perchlorique ne modifiaient pas les résultats sauf pour le genre *Zostera* (espèce *marina*) pour lequel nous avons trouvé successivement 4 et 8 mg S.SO₄/g de substance sèche.

On notera que l'apport fourni par les algues est de beaucoup supérieur à celui des Phanérogames.

DISCUSSION

On comprendra mieux la cause du regain d'activité des microflores, spécialement des populations anaérobies, à la fin de juin et au début de juillet. Nous avons pu observer à cette époque en certains endroits, bassin 3 surtout, une faible mortalité de la biomasse phanérogamique amenant une coloration brun-rouge à proximité du fond (Sigean, 1963). Elle coïncide avec une température élevée, et il nous semble que c'est là une des causes du déclenchement des phénomènes réducteurs *localisés* qui se déroulent en été.

2°) DANS LES SÉDIMENTS

Anaérobies strictes (sulfato-réductrices) ou facultatives, les bactéries réductrices des composés soufrés n'ont que peu d'intérêt dans les eaux étudiées, toute leur action est confinée au sédiment superficiel ou profond.

On connaît la préférence marquée des sulfato-réducteurs pour les supports solides et c'est une notion bien établie que l'activité microbienne trouve sa pleine expression et intensité dans le milieu sédimentaire.

a) *Relations entre la microflore et son habitat*

La vase est constituée de deux phases, l'une inorganique, inerte où domine le quartz, l'autre organique, fine, active (BOURCART, 1942). Cette seconde phase comprend :

- des éléments de nature particulière, par exemple la structure fibreuse notée dans le fond de nombreuses vases occidentales, qui représente des débris peu attaqués;
- des éléments minéraux, argileux de 1 à 2 μ de diamètre, particules fines détachées de la roche mère terrestre;
- des éléments humiques, matière organique à différents degrés de composition, aboutissant généralement à un complexe stable, et des hydrogels (composés de fer hydratés).

L'assemblage de tous ces organites donne au sédiment en question une texture, une structure homogène; dans le treillis ainsi formé, l'eau interstitielle reste plus ou moins libre; elle communique au sédiment sa perméabilité, et, de la vitesse à laquelle elle circule dépendent de nombreux processus biochimiques.

- Elle est liée aux colloïdes, molécules organiques et minérales porteuses de charges électriques qui captent les cations de l'eau interstitielle suivant deux modes : adsorption et échange. La capacité d'échange dépend de nombreux facteurs (NELSON, 1962); elle est importante pour le développement des micro-organismes qui ont à leur disposition des ions immédiatement utilisables, échangeables ou indisponibles.

- C'est par l'eau circulante que se fait cet échange chimique, c'est là que les micro-organismes absorbent les matières nutritives dont ils ont besoin et rejettent leurs produits d'excrétion.

Il se produira, suivant les gradients verticaux des composés en solution, une diffusion des substances oxydées vers le bas, des substances réduites vers le haut tandis que les substances insolubles restent sur place. Tel est le milieu dans lequel évoluent les bactéries.

- Les réactions et déséquilibres chimiques seront incessants dans le dépôt fraîchement formé, riche en eau et en micro-organismes; l'eau interstitielle, par suite de ses échanges permanents avec l'eau surnageante, n'est pas en équilibre avec les micelles argileuses.

Plus profondément, l'eau est en contact prolongé avec l'argile et les échanges aboutissent à un équilibre par une série de processus.

C'est dans ces deux zones que furent effectuées les mesures mentionnées : l'une superficielle, instable, mais très active, colorée alors en noir, l'autre plus profonde (25 cm), relativement plus équilibrée, mais non close ou confinée, grise. En outre, nous avons distingué de nombreux horizons sur les sédiments de Sigean et les étudierons ultérieurement.

La texture du sédiment aura une grande importance dans la circulation de l'eau :

- les sables vaseux auront une porosité marquée, tandis que les vases sableuses s'opposeront à une circulation biologique et chimique et à des échanges gazeux aussi accentués que dans le cas des sables;
- la matière organique par contre, sera mieux conservée dans les vases que dans les sables.

Cette différence (avec tous les stades intermédiaires qu'elle comporte) se rencontre dans l'étang de Sigean entre les stations situées sous le vent et celles au vent. Les coquilles fréquentes (Gastéropodes ou Lamellibranches) contribuent fortement à éviter la compacité des sédiments les plus fins, et peuvent provoquer parfois les microzones favorables à un développement microbien intense.

Une teneur en eau élevée et une activité bactérienne accrue sont généralement associées.

On note des pourcentages en eau faibles pour les stations profondes, malgré leur granulométrie (Fig. 2, st. 16 à 22), et les sédiments riches en éléments sableux; pour une même station, ils sont constants en profondeur (sauf pour la st. 10).

Les chiffres maxima dans les comptages bactériens sont obtenus pour les stations situées au vent, pauvres en eau (12, 13, 14); ceci n'est pas en accord avec des constatations antérieures

TABLEAU 5
Moyenne des teneurs en eau des sédiments de l'étang.

Stations	Teneur en eau %	
	Sédiments superficiels	Sédiments profonds
sous le vent :		
2	140	50
5	110	80
6	140	80
7	110	80
8	110	80
9	140	80
10	160	100
au vent :		
3	80	50
4	90	80
23	70	75
12	40	75
13	60	75
14	50	40
15	30	40
profondes :		
16	70	50
18	90	40
19	90	80
21	70	60
22	100	80

(ZOBELL, 1946), mais s'explique certainement par les apports microbiens des eaux polluées de la Robine.

— Dans l'eau interstitielle chargée d'électrolytes vont se produire, selon le degré d'activité bactérienne, des solubilisations, précipitations, hydrolyses, susceptibles de modifier, entre autres, la concentration en ions H⁺.

Dans l'habitat que nous venons de définir, les conditions requises pour que se produise la réduction des composés soufrés sont les suivantes :

- la présence de matière organique;
- l'absence d'oxygène et de nitrates (pour la sulfato-réduction);
- la présence de soufre organique et minéral;
- une température favorable.

Il est logique de penser que les organismes sont en nombre suffisant dans la vase superficielle et que seules des conditions non favorables les empêchent d'agir; en effet, il suffit de prendre une vase oxydée dans le lit de la Berre ou à la surface de sédiments

émergés et de la placer dans un récipient clos pour voir une activité réductrice s'exprimer rapidement.

b) *Matière organique*

Comme nous l'avons mentionné précédemment, les réducteurs de sulfate ou de soufre organique sont hétérotrophes : ils puisent leur énergie dans la matière organique.

Cette dernière est sujette à un cycle biochimique : après avoir participé à la constitution des êtres supérieurs, elle est plus ou moins oxydée, minéralisée, jusqu'à un stade peu utilisable ou même inutilisable biologiquement.

Sa quantité dans les sédiments dépend (TRASK, 1939) de l'approvisionnement en matière organique, du mouvement de l'eau libre, de la vitesse de décomposition dans le dépôt.

Si la vitesse de sédimentation est importante, il sera essentiel que la matière organique soit rapidement rendue disponible pour les végétaux avant d'être enfouie.

1°) *Approvisionnement*

D'origine végétale surtout, il est abondant, mais si sa teneur en carbone est élevée, il est difficilement utilisable par les micro-organismes intéressés. Toutefois dans l'étang de Sigean, l'apport planctonique (MIZOULE, non publié) plus facilement décomposable ne peut être négligé. Il est capable de provoquer certains processus évolutifs.

2°) *Mouvement de l'eau*

Si la nature de l'eau détermine la répartition qualitative de la végétation, son mouvement quasi permanent aidé par l'oxydation bactérienne diminuera la quantité du matériel végétal mort disponible pour les sédiments.

3°) *Vitesse de décomposition*

La décomposition dépend principalement de l'apport d'oxygène, de la température, des conditions hydroclimatiques et de l'activité bactérienne, ces facteurs étant étroitement liés.

Les conditions estivales rendent donc précaire la conservation des substances organiques.

La décomposition bactérienne de la matière organique se réalise le plus facilement dans des conditions aérobies (l'anaérobiose tendra donc à ralentir cette dégradation) et lorsqu'il y a un apport de phosphore équivalent à la quantité de carbone disponible (KAILA, 1949).

RÉSULTATS

Les techniques employées pour évaluer la matière organique présente reposent :

- sur la teneur en un élément, C ou N, relié à la matière organique totale par un coefficient. Toutefois, certains auteurs ont déconseillé l'emploi de ce facteur trop variable suivant les milieux.

Dosage du carbone, de l'hydrogène et de l'azote organique

Principe : un échantillon ayant été débarassé de ses carbonates, les mesures du CO₂ et de l'H₂O dégagés par combustion à sec traduisent les teneurs en carbone et hydrogène de la matière organique présente (appareil ETIENNE et HERRMANN).

Le dosage de l'azote a été effectué selon la méthode classique de KJELDAHL.

TABLEAU 6

Carbone, hydrogène et azote dans les sédiments de la station 2, en pourcentage de matière sèche.

St. 2 Date	Carbone %	Hydrogène %	Azote %	Rapport C/H	Rapport C/N
Juil. 1961	1,5	0,68	0,44	2,2	3,4
Mai 1962	1,2	0,73	0,56	1,64	2,1
Sept. "	2	0,71	0,66	2,8	3,3
Nov. "	2,3	1,03	0,82	2,2	2,8
Mars 1963	2,4	0,73	0,75	3,3	3,2
Juin "	2,8	0,76	0,70	3,7	4
Juil. "	2,5	0,94	0,84	2,7	3
Août "	2,6	0,93	0,76	2,8	3,4
Oct. "	2,5	0,77	0,78	3,2	3,2

- sur la perte au feu (900°). Les techniques précédentes sont très longues mais précises; celle-ci permet une détermination rapide entachée toutefois d'erreurs par suite de la présence de composés inorganiques volatils. Elle exprime en pourcentage la teneur en matière organique (voir fig. 2).

Les différences sont donc très faibles (t. 7), comme le sont celles des sédiments non traités à l'acide chlorhydrique (fig. 2) qui montrent toutefois des valeurs plus élevées en septembre, en prenant pour exemple des stations sans grandes variations granulométriques saisonnières : st. 2. 4. 6. 7. 8.

TABLEAU 7

Perte au feu (% matière sèche) obtenue pour des sédiments décarbonatés (traitement à HCl).

Date	Station 4	Station 6	Station 2
Fev. Mars	13,3 %	14,8 %	16 %
Mai-Juin	13 %	14,2 %	14 %
Juillet	13,8 %	14,7 %	15,7 %
Août	14,8 %	15,3 %	15,4 %
Septembre	13 %	14,3 %	13 %
Nov. Déc.	14 %	13,7 %	13,2 %

DISCUSSION :

Les analyses fines citées plus haut furent employées avec la pensée que leurs différences seraient suffisantes pour caractériser chaque période dans l'année.

Selon KLEEREKOPER (1957) une décomposition avancée de la matière organique se traduit par une forte teneur en hydrogène et un rapport C/N bas. Ces notions peuvent être lues dans les résultats obtenus (tabl. 6) en mai et novembre 1962, juillet et août 1963, époques qui correspondent ou sont postérieures à un développement microbien accru, en particulier des réducteurs de composés soufrés.

Etant donné les faibles variations enregistrées, il semble préférable pour l'avenir de s'orienter vers des techniques plus biochimiques, qui mettront en évidence les composés facilement oxydables. En effet, c'est bien plus la qualité que la quantité qui limite l'activité bactérienne, et spécialement celle des sulfato-réducteurs. Ces derniers ont une préférence marquée pour les substrats utilisés lors des expériences, rarement rencontrés dans les milieux naturels (voir SENEZ, 1962).

La gamme des composés organiques utilisés par ces bactéries est élargie par la diffusion dans le milieu de produits élaborés par certaines bactéries coexistantes (KIMATA & al., 1955, IV) et par des valeurs redox très négatives (POSTGATE, 1959).

Toutefois, même si la matière organique est présente, c'est le redox qui provoque un développement abondant des sulfato-réducteurs et une production accrue d'H₂S; et la part jouée par les bactéries réductrices de soufre organique, se manifestant souvent seules en mai-juin, peu avant les sulfato-réducteurs, semble essentielle.

Ces derniers ne peuvent pas croître spontanément si deux facteurs ne sont pas présents : la matière organique utilisable et un redox voisin de zéro, tant au laboratoire que dans la nature.

c) *Potentiel d'oxydo-réduction; relations Eh-pH*

1°) *Redox*

Etant donné les besoins en oxygène importants de la couche vaseuse superficielle pour la minéralisation de la matière organique, les processus de réduction peuvent remplacer les réactions oxydantes. Par exemple, à la vase oxydée ou faiblement réductrice du mois de juin fait suite, en une dizaine de jours, une vase fortement réductrice, sauf pour les quelques millimètres superficiels occupés par des organismes variés qui trouvent là l'énergie libérée par les processus d'oxydation, un matériel alimentaire abondant, ou certains produits fournis par la vase sous-jacente (ainsi utilisation de la silice par les diatomées grâce aux groupements HS^- : LEWIN, 1953).

Les sulfures apparaissent dans les sédiments même sous des eaux sans H_2S , à redox élevé (WHEATLAND, 1954); le pouvoir réducteur de la vase est alors si grand que les bactéries continuent d'agir.

Ce sont les raisons pour lesquelles :

- 1) en automne-hiver, bien que la teneur en oxygène des eaux soit élevée les bactéries réductrices des composés soufrés évoluent sans difficulté dans des sédiments riches en substances organiques;
- 2) en été, la quantité d'oxygène dans l'eau libre étant faible, là où se déposent quelques matériaux organiques, leur oxydation bactérienne apporte très vite des substances et des conditions réductrices.

En été, dans le milieu sédimentaire le paramètre chimique essentiel sera le redox et les bactéries hétérotrophes continueront, en absence d'oxygène, à exercer leur activité aux dépens d'autres accepteurs d'hydrogène : NO_3 , SO_4 , matière organique et CO_2 , par ordre de préférence énergétique.

Dans les sédiments de l'étang de Sigean, les quantités de nitrates disponibles sont faibles à cette époque comparativement aux sulfates, si bien que ces derniers tiendront une place essentielle dans la respiration anaérobie; mais la réduction des sulfates n'est pas complète ainsi qu'en témoignent leurs teneurs élevées dans les sédiments au mois d'août.

L'utilisation de chaque accepteur correspond à une valeur précise du redox (MORTIMER, 1942), si bien que ce dernier a été employé pour distinguer les différentes phases de l'anaérobiose et par là les

organismes présentement actifs. Toutefois, ces études ont porté sur l'eau libre de systèmes profonds et il est difficile d'indiquer avec la même précision le redox dans un milieu vaseux.

Nous avons noté, comme EMERY et RITTENBERG (1952), le Eh au moment où l'aiguille de l'appareil cesse son rapide déplacement initial, avant qu'elle ne poursuive lentement sa course vers des valeurs plus conséquentes.

RÉSULTATS

TABLEAU 8
Valeurs du redox relevées sur les sédiments.

Date et Valeurs	Stations	
	Vase superficielle	Vase profonde (25 cm)
Mars Valeurs très négatives (-140 à -240 mV)	Toutes stations	Toutes stations
Mai-Juin Valeurs très négatives (-140, -240 mV)	3, 4, 6, 10, 21, 22.	2, 4, 9, 22.
" peu " (-35 à -75 mV)	5, 10.	3, 21, 23.
" nulles	2, 7, 8, 9, 10, 13, 18, 23.	5, 6, 7, 8, 10, 16.
fin Juillet Valeurs très négatives (-180 à -290 mV)	2, 3, 4, 5, 6, 9, 13, 22, 23, 8, 10.	3, 4, 6, 8, 9, 10. 5.
" peu "	7, 16, 18, 21.	2, 7.
fin Août Valeurs très négatives	5.	8, 22.
" peu "		4, 5.
" nulles	2, 3, 4, 6, 7, 8, 19, 21, 22.	2, 3, 7, 19, 21.

Les lectures de Eh ne sont valables que si le système entier est équilibré; or, dans un sédiment le Eh ne reflète qu'un équilibre précaire et il est impossible de déterminer les facteurs présidant à cet équilibre.

Cependant, on peut remarquer une superposition assez fidèle entre teneurs en sulfures élevées (bassin 2 S. et 3) et redox fortement négatifs (tabl. 8), rencontrée spécialement à la fin de juillet. Un début d'oxydation a lieu en août : il correspond à des pourcentages de saturation en oxygène dans les eaux supérieurs à 100 %, et peut-être à une reprise de l'activité photosynthétique, stimulée par la chlorinité (GESSNER et HAMMER, 1960) qui augmente régulièrement en cette période.

2° pH

SCHULZE (1958) a indiqué que les nitrates pouvaient faire disparaître les odeurs (H₂S) émises lors de l'autopurification des bassins d'écoulement : en ajoutant du nitrate à une eau usée, il n'y avait pas de déga-

gement d'H₂S et cet effet lui parut plus marqué pour un pH bas; il a montré de plus que dans les mêmes conditions, une élévation du pH de 6,8 à 8 provoquait la libération de ce gaz.

Ces expériences laissent donc soupçonner une action du pH sur la formation d'H₂S.

Les changements dans le pH des sédiments sont déterminés par l'état des échanges cationiques et par les équilibres gazeux.

A partir d'un pH initial de 8,5, OPPENHEIMER et KORNICKER (1958) ont noté qu'un sédiment saturé en CO₂ et H₂S présente une diminution de pH (respectivement de 2,4 et 1,7 unités pH), que le pH est fonction de l'apport continu de l'hydrogène sulfuré et de la vitesse de diffusion de ce gaz, et qu'il augmente par exposition à l'air et en fonction du temps. Par exemple à une valeur *in situ* de pH 6,7 correspond quatre heures plus tard au laboratoire un pH de 7,1 - 7,3.

RÉSULTATS

Différents motifs nous ont empêché d'effectuer les mesures sur place; on devra donc considérer que les valeurs de pH observées sont supérieures de 0,4 à 0,6 unité aux valeurs *in situ*, par suite de l'échappement de gaz.

Si les valeurs de pH dans l'eau sont toujours proches ou supérieures à 8 (avec minima de 7,5 - 7,8 au printemps et maxima en été de 8,4 - 8,8), dans les sédiments les valeurs se rapprochent de la neutralité (7,4 - 7,6) et sont à peu près uniformes.

DISCUSSION

Malgré les difficultés présentées par les mesures d'Eh-pH *in situ* accompagnant les dosages ordinaires, elles s'avèrent indispensables pour obtenir des résultats reliant tous les facteurs envisagés.

Si le redox est essentiel au développement des sulfato-réducteurs, le pH peut affecter leur existence et celle d'autres organismes; en même temps, il agit sur les réactions chimiques. Echange de bases, propriétés de l'argile, vitesse des réactions, constantes de dissociation ou produits de solubilité (en particulier pour les sulfures) sont gouvernés par ce couple Eh-pH, lui-même influencé par la sulfato-réduction. Lorsque cette activité bactérienne ralentit, les réactions abiologiques, plus lentes, deviennent dominantes.

d) *Origine des composés soufrés dans les sédiments*

Comme nous l'avons indiqué, l'hydrogène sulfuré formé peut avoir deux origines : réduction des sulfates par les sulfato-réducteurs, réduction de soufre organique par les hétérotrophes putréfiants.

1°) *Source de sulfates dans les sédiments*

Les sulfates se trouvent essentiellement, et en presque totalité (KAPLAN et al., 1963), dans l'eau interstitielle et s'équilibrent de façon permanente, par échange d'anions avec l'eau libre; on peut, de plus, signaler une absorption et une rétention de SO_4^{--} par les sédiments révélées d'après leurs teneurs quelquefois plus élevées que celles de l'eau surnageante.

Les quantités de Cl^- ou SO_4^{--} n'atteignent jamais des valeurs qui seraient gênantes ou dangereuses pour le développement des sulfato-réducteurs ou leur pouvoir osmotique.

Toutefois, des numérations effectuées sur les st. 2, 4, 6, avec des milieux renfermant des teneurs en sel variables, montrent leur sensibilité aux fortes salinités et à l'eau douce. Les sulfato-réducteurs de l'étang semblent donc plus halotérants qu'halophiles ou limnophiles (tabl. 9).

TABLEAU 9

Nombre de bactéries sulfato-réductrices en fonction de la salinité du milieu de culture (st. 2, octobre 1963).

Conc. NaCl g/l	0	5	10	15	20	30
Nombre bact. sulfato-réductrices/g de vase hum.	250	800	2 500	1 100	1 300	500

Selon POSTGATE (1951), 100 mg/l de SO_4 fournissent une croissance optimale de *D. desulfuricans* et d'après OHLE (1954) plus il y a de sulfate, plus il se produit d' H_2S , ce qui explique la consommation énorme de sulfate en été; mais elle n'est pas complète, une quantité importante de sulfate est conservée dans les vases des stations actives, preuve d'une sulfato-réduction défailante. Ceci a été constaté également par KOYAMA et SUGARAWA (1953) et KANWISHER (1962).

2°) *Origine du soufre organique*

Contrairement aux sulfato-réducteurs asservis à une substance soufrée (qui leur est fournie, ici, en abondance) les hétérotrophes de la putréfaction n'ont qu'un approvisionnement rare ou irrégulier en aliment organique soufré; et ce n'est qu'en certaines circonstances qu'ils forment beaucoup d' H_2S . Aussi, leur mise en évidence ne signifie-t-elle pas toujours que leur développement dans la nature entraîne un dégagement abondant d' H_2S .

D'autre part, les hétérotrophes sont assez sensibles à l'eau de mer. Selon les données récentes, balance entre sels inorganiques, redox, concentration des gaz dissous et équilibres ioniques, seraient

responsables du rôle toxique de l'eau salée. VARGUES (1962) a montré que les groupements HS⁻ (méthionine surtout) étaient capables d'inhiber ce pouvoir. La résistance à l'eau de mer de ces bactéries est donc liée au « sulphuretum ».

RÉSULTATS

En examinant les résultats, on s'aperçoit que les hétérotrophes sont en nombre généralement supérieur aux sulfato-réducteurs; ils trouvent donc dans le sédiment un habitat protecteur, riche en matière et peut-être en soufre organiques, leur permettant de vivre ou survivre.

Quand ils sont seuls actifs dans la formation d'H₂S, on est obligé de suspecter quelques apports en soufre organique.

Ce dernier admet deux origines :

- apport direct par le matériel autochtone macrophytique ou microplanctonique, en hiver, principalement (voir p. 38);
- par synthèse microbienne d'acides aminés.

Les quantités fournies de cette façon, bien que parfois importantes, ne peuvent raisonnablement pas expliquer le développement accru des bactéries intéressées dans la vase profonde (st. 4, 5, 6, 8, 9, 21, 22, 23). On pouvait donc soupçonner une troisième origine.

TABLEAU 10

Chiffres bactériens obtenus à partir d'ensemencements de sédiments sur le milieu III + cystéine et milieu III + méthionine.

Date	Station	Milieu III + cystéine	Milieu III + méthionine
24/8/1963	12	250 000	80 000
" "	13	"	"
" "	14 haut	170 000	25 000
" "	14 bas	3 500	17 000
" "	15	8 000	8 000
31/8/1963	1	35 000	30 000
" "	2	170 000	80 000
" "	3	80 000	110 000
7/9/1963	8 haut	70 000	80 000
" "	8 bas	8 000	35 000
" "	7 haut	800 000	35 000
" "	7 bas	80 000	130 000
31/8/1963	22	60 000	95 000
" "	6	170 000	50 000
" "	4	500 000	350 000
" "	5	80 000	95 000

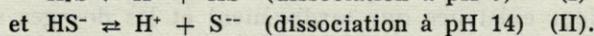
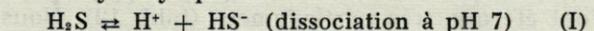
Elle nous fut fournie tardivement, par les articles d'auteurs russes OSTROUMOV, VOLKOV (nombreux travaux), qui avaient émis l'hypothèse d'une combinaison du soufre élémentaire et de la matière organique par un processus inconnu. Cette source de soufre organique permet d'attribuer une importance particulière aux organismes produisant de l' H_2S à partir de ce composé.

Les produits finaux résultant de la décomposition des acides aminés constituant ce soufre organique étant différents, nous avons effectué quelques numérations sur le milieu (III), avec addition de cystéine dans un cas et de méthionine-glutathion dans l'autre (tabl. 10).

Comme on peut s'en rendre compte, si les chiffres bactériens obtenus en présence de méthionine sont généralement inférieurs en surface, ils sont par contre supérieurs en profondeur. La décomposition de cet acide aminé aboutit à la formation de mercaptans fréquemment décelés dans les vases de l'étang de Sigean.

3° Formes de sulfures rencontrés dans les sédiments

a) L'hydrogène sulfuré, produit de l'excrétion bactérienne, peut se solubiliser facilement dans l'eau interstitielle; acide faible, il y subira une dissociation hydrolytique :



Seule la première dissociation se rencontre dans les milieux naturels (tabl. 11).

TABLEAU 11

Proportions de H_2S moléculaire et de l'ion hydrosulfure à pH 7 et 8.
Tableau emprunté à BAAS BECKING et KAPLAN (1956, III).

pH	7	8	
H_2S	0,52	0,08	} 1 unité
HS^-	0,48	0,92	

L'hydrogène sulfuré non dissocié étant considéré comme hautement toxique, on soupçonne le grand intérêt écologique de ce rapport aux pH enregistrés.

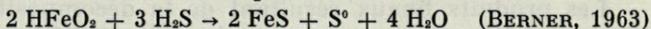
b) Si une quantité suffisante de fer ferreux est présentement disponible, l' H_2S formé sera fixé sur place pour donner divers sulfures insolubles.

Les composés élaborés sont plus ou moins hypothétiques :

— hydrotroilite $FeSH(OH)$ noir, sans odeur, hautement labile à l'air (VERHOOP, 1940; BAAS BECKING, 1956, VI);

— ce corps peut être stabilisé par H_2S donnant le fer disulphydryl $Fe(SH)_2$ ou $FeS.SH_2$ qui cause probablement l'odeur fétide et les redox fortement négatifs des vases noires. Si les concentrations en H_2S sont importantes, $Fe(SH)_2$ occasionne à pH bas une mort massive des habitants de ces vases.

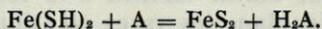
— par aération, l' H_2S est libéré; mais la persistance des deux précédents peut aboutir à un composé stable identifié FeS suivant :



Tous ces composés sont solubles dans HCl .

— la présence de ce soufre élémentaire (S^0), libre, justifie pour certains auteurs la formation de pyrite (FeS_2) à partir du sulfure de fer.

Ce disulfure stable, cristallisé, soluble dans l'eau régale, naît d'une réaction oxydante; l'agent oxydant serait l'oxygène, les oxydes ferriques, le soufre élémentaire ou la matière organique dans l'équation :



RÉSULTATS

Lors de notre investigation, si les sulfates et les sulfures solubles dans HCl ont été régulièrement dosés (voir fig. 2), par contre, les formes soufrées solubles dans l'eau régale (S-pyritique + S-organique) ne l'ont été que très partiellement (tabl. 12). Nous n'avons soupçonné leur existence que tardivement et les dosages sont très longs. Quant à la séparation du soufre organique et de la pyrite, elle est fort délicate et discutable.

La pyrite apparaît donc être la forme soufrée la plus abondante dans les sédiments de l'étang.

On a souvent signalé la contradiction entre l'accumulation de pyrite dans les couches profondes des sédiments et la nature oxydante de la réaction : sur les plans microbiologique et chimique (st. 7 bas, 16 bas, 21 bas), elle se trouve ainsi confirmée; à ce niveau, l'anaérobiose est loin d'être complète.

On a indiqué également que la pyritisation était un processus de diagenèse; la pyrite est formée lentement dans les sédiments anciens. Elle apparaît toutefois dans les vases superficielles en quantités notables, spécialement pour les vases oxydées (st. 1, 3, 10, 16, 21, 23, 8 août), et à ce niveau sa teneur montre des variations saisonnières (st. 8 août et 8 septembre; st. 2 août et 2 octobre), ce qui confirme le point de vue d'HARMSSEN (1954) sur l'origine double de la pyrite :

- l'une mobile, formée par un processus rapide dans les sédiments récents;
- l'autre, plus stable, élaborée plus lentement dans les sédiments anciens, riches en humus.

TABLEAU 12

Résultats partiels obtenus sur les différentes formes soufrées de l'étang (mg par kg de vase humide).

Stations	Date	S. SO ₄ (sulfate)	S. sulfures	S. pyritique
1	8/1963	1260	84	5 180
2	"	580	890	2 670
2	10/1963	380	808	1 080
4	8/1963	590	840	2 130
5	"	460	1 260	4 170
6	"	480	740	2 150
7	"	650	160	1 040
7 haut	9/1963	515	640	1 260
7 bas	"	385	0	1 490
3	8/1963	390	380	6 100
8	8/1963	626	370	3 080
8 haut	9/1963	465	830	870
8 bas	"	210	0	640
9	"	518	845	2 640
10	"	480	x	4 170
11	"	440	446	1 100
12	8/1963	200	0	1 610
13	"	585	150	480
15	"	240	0	540
16 haut	9/1963	320	176	7 450
16 bas	"	570	0	5 100
21 haut	"	310	192	5 630
21 bas	"	625	0	9 310
22	8/1963	433	684	3 070
23	"	340	64	7 150

4°) Provenance du fer et du soufre élémentaire; Rapport fer total / soufre total

a) le fer

Ce métal, si important dans la fixation de l'H₂S toxique, se rencontre dans la vase en quantités énormes comparativement à celles trouvées sous forme libre dans l'eau surnageante ou interstitielle.

Comme STRAKHOV (1959) l'a montré, c'est sous forme de suspensions mécaniques que le fer est apporté aux sédiments.

Suivant le degré de transformations ultérieures subies par celles-ci, le fer sera mobile, échangeable, combiné ou non. L'essentiel est de connaître son état, car si la teneur en fer est nettement supérieure à celle du soufre (rapport entre 10/1 et 20/1), c'est sa disponibilité qui prime; et seule une fraction sera susceptible de fixer l'H₂S microbien.

Le dosage du soufre total effectué sur 56 échantillons de vases

superficielles et profondes nous a donné des valeurs situées entre 0,3 et 0,7 % (expl. tabl. 13).

TABLEAU 13
*Teneur en fer total et soufre total (% vase sèche)
des sédiments de la station 2.*

	Mars 1963	Mai 1962	Juin 1963	Juil. 1961	Juil. 1963	Août 1963	Sept. 1962	Oct. 1963	Déc. 1962
Fer total %	5	5,4	6	7	5	6,2	7	6	6,2
Soufre total %	0,34	0,23	0,6	0,3	0,45	0,4	0,63	0,45	0,4

b) le soufre élémentaire

Il est essentiel à l'élaboration du soufre organique et de la pyrite; il résulte de l'oxydation chimique des sulfures et de leur oxydation biologique due aux germes du soufre telles les bactéries pourpres décelées à 20 cm de profondeur dans la vase des st. 5-6, en juillet.

On a noté également sa formation lors du processus de réduction des sulfates.

Ainsi donc, seule l'étude d'une partie des composés soufrés a été envisagée; il nous reste une étape difficile dans l'analyse des formes du soufre, et leur rapport avec le fer, le redox et l'activité microbiologique.

D. — DONNÉES COMPLÉMENTAIRES

1°) ETUDE GÉOCHIMIQUE DES SÉDIMENTS

Dans l'espoir de déceler quelques facteurs responsables des irrégularités dans les résultats enregistrés en été et se traduisant par une diminution d'intensité de la sulfato-réduction (Fig. 2 : st. 2, 4, 5, 6), et par un retard ou une absence de réduction en d'autres stations, une étude chimique des sédiments a été entreprise.

Nous attendions de la composition ionique des sédiments prélevés une meilleure compréhension de la répartition biologique mentionnée, car la biologie est conditionnée par ces ions en tant que facteurs de croissance ou d'inhibition.

Les plantes aquatiques sont capables de chélater certains éléments et de supporter, par les composés soufrés volatils qu'elles excrètent, des concentrations ioniques toxiques (ARMSTRONG et BOALCH, 1960). Leur décomposition dans les sédiments, lorsqu'elle a lieu, permet aux particules colloïdales d'adsorber activement les électrolytes accumulés durant

la croissance de la plante. Le milieu réducteur peut solubiliser ces éléments leur fournissant ainsi la possibilité d'opérer. Cependant, nous sommes conscient du fait que la vase est un mélange complexe et que les données analytiques (Fig. 5) sont délicates à interpréter. La présence de certains ions n'entraîne pas une conclusion immédiate; leur interaction (ex. molybdène et cuivre, MILLER et ENGEL, 1960) et leur effet variable selon leur état, mobile ou fixé, figurent parmi les raisons qui s'y opposent.

On connaît la sensibilité des bactéries sulfato-réductrices à des faibles doses de cuivre (50 ppm inhibiteurs en culture pure pour la variété « aestuarii », BOOTH et MERCER, 1963), de chromate (POSTGATE, 1951), mais la présence de certains composés, en particulier la cystéine, risque de supprimer cette action.

La sulfato-réduction est inhibée en partie par le cobalt, le nickel et le zinc (MILLER, 1949-1950; HATA, 1960), mais ce sont des résultats de laboratoire, où un seul sel est généralement impliqué et l'opération a lieu dans des conditions optimales; de plus, ces ions (dans la nature également) peuvent être rendus inactifs par précipitation sous forme de sulfures.

BAAS BECKING et MOORE (1961) ont rapporté qu'à pH 8, les sulfures de Cu, Ni, Co et Zn se formaient pour un Eh compris entre — 45 et — 170 mv; ils seront donc rapidement fixés. Seuls Co, et peut-être Zn, en présence de fer peuvent diffuser et agir (HUTCHINSON, 1957).

TABLEAU 14

Comparaison des teneurs en oligoéléments (ppm par gr de vase sèche) obtenues sur des sédiments intacts et des argiles extraites pour quelques stations.

St. 4 surf.	Bore		Nickel		Cuivre		Chrome		Zinc		Molybdène		Cobalt	
	séd.	arg.	séd.	arg.	séd.	arg.	séd.	arg.	séd.	arg.	séd.	arg.	séd.	arg.
2/1963	0	30	37	52	22	49	100	310	100	75	5	13	5	14
5/1962	32	20	45	49	0	30	100	230	160	87	8	5	16	14
5/1963	50	45	42	81	12	77	95	445	110	100	5	5	13	19
6/1961	0	45	42	49	12	18	90	310	70	70	5	5	7	14
9/1962	45	13	43	49	10	34	100	345	150	80	7	4	11	14
11/1962	105	37	58	47	10	34	130	310	65	70	5	4	29	16
St. 2 surf.														
3/1963	45	0	44	58	7	37	90	365	120	80	14	7,5	13	11
5/1962	45	55	51	50	0	35	110	320	110	80	5	4	19	16
5/1963	65	25	50	50	17	33	100	330	100	80	14	8	16	10
7/1961	17	30	40	44	20	37	90	300	110	80	6	5	11	9
8/1962	87	30	59	47	7	33	120	325	100	70	16	5	22	12
11/1962	117		51		20		100		130	80	13		17	14
St. 4 prof.														
2/1963	87	30	58	49	17	20	120	310	325	76	6	5	16	18
5/1962	70	20	55	49	5	22	115	325	110	85	5	5	10	14
5/1963	70	20	55	47	20	27	115	305	130	78	6	4	13	14
9/1962	87	30	68	45	22	20	135	305	120	76	6	4	20	16
11/1962	40	20	55	43	22	20	120	288	130	76	0	3	10	12

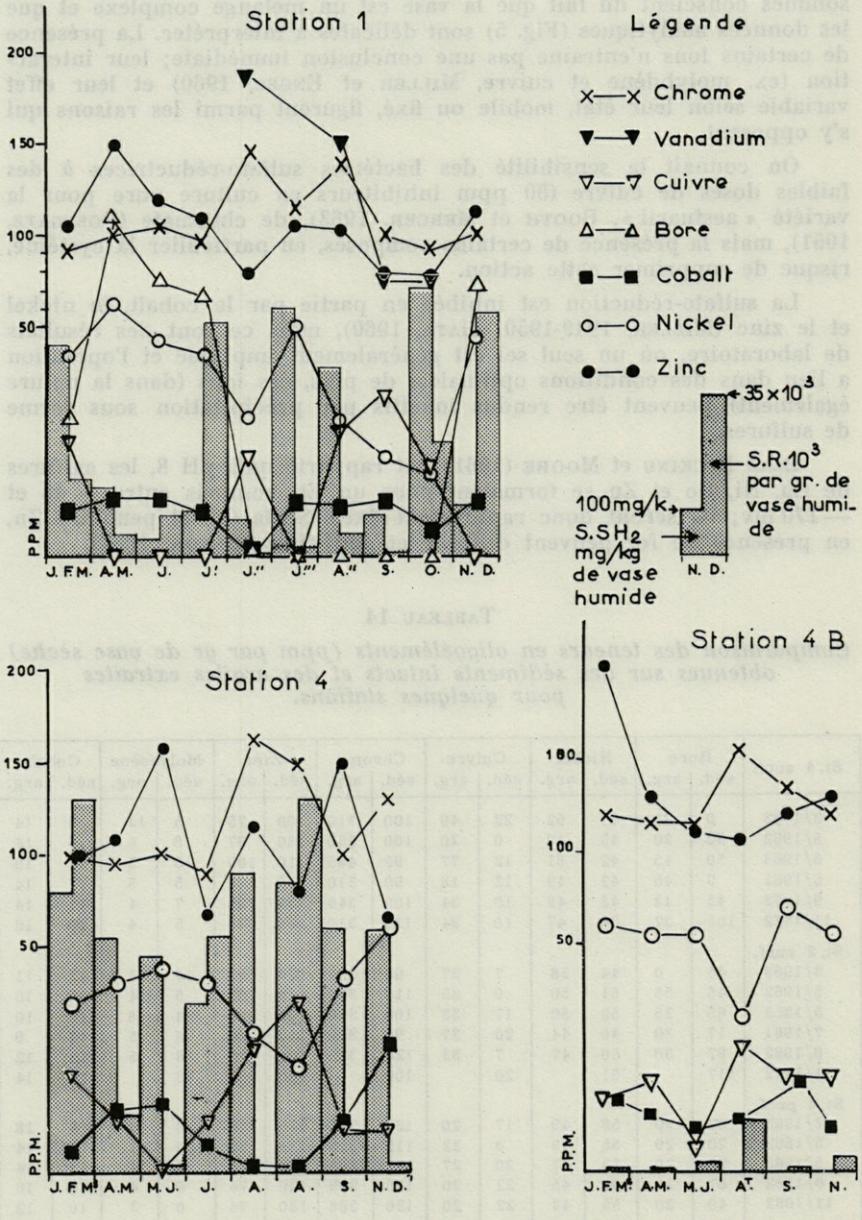


FIG. 5. — Teneurs en oligoéléments des sédiments de quelques stations (ppm par gr de vase sèche).

RÉSULTATS

Des quantités données de sédiments pulvérisés et de graphite, support inerte, sont mélangées puis transformées en pastilles. Des échantillons témoins sont préparés de façon identique et ces pastilles sont placées dans un quantomètre qui enregistre les teneurs en chacun des éléments testés. Avec pour abaques les courbes fournies par les valeurs témoins, on obtient les chiffres indiqués dans la Fig. 5.

Les résultats obtenus sur les *sédiments* primitifs ne montrent que de légères variations entre les stations, et, si quelques différences sont perceptibles dans le temps, la lecture des *argiles* les efface (voir tableau 14).

Pour chaque élément, on ne peut attribuer à une station donnée qu'une seule valeur constante, ou presque, au cours de l'année; l'action de ces ions, si elle a lieu, sera déterminée par le redox et probablement d'autres caractéristiques physico-chimiques.

Pour l'instant, il ne semble pas que ces ions plus ou moins bactériostatiques soient importants dans la présente étude écologique.

— Dans l'explication du maintien des sulfates en milieu sédimentaire anaérobie, intervient un élément qui conservera ici tout son intérêt : le manganèse, très facilement réductible, mais dont le sulfure ne précipite qu'à des redox très bas.

Or, on connaît la richesse des plantes marines en manganèse (MOLITG, cité par MARCHESONI, 1949; 380 ppm chez *Zostera marina*, CANDUSSIO, 1960), et sa toxicité (quelques mg/l) levée par les ions ferreux.

Les valeurs enregistrées (0,07 à 0,08 %, st. surf. 2) montrent sa relative abondance dans les sédiments de l'étang de Sigean et son influence écologique a été amplement montrée par KOYAMA et SUGARAWA (1953), puis par LIGHTHART (1963).

Les premiers ont attribué la dormance des sulfates dans les sédiments à l'absence de fer dans l'eau interstitielle, permettant ainsi au manganèse d'agir. L'inhibition qu'il provoque peut être immédiatement levée par addition de Fe^{++} .

Le manganèse et son antagonisme avec le fer constituent peut-être un facteur important dans la croissance variable des sulfato-réducteurs enregistrée aux stations 2, 4, 5, 6; son action dans l'étang sera examinée ultérieurement.

— Bien que l' H_2S moléculaire, forme la plus toxique des sulfures, soit facilement supporté par les sulfato-réducteurs (MILLER, 1950), ce dernier ainsi que HATA et Coll., 1959, LOVE et ZIMMERMAN, 1961, ont indiqué que la présence de certaines quantités d' H_2S libre tend à retarder la production supplémentaire de sulfures.

Or, on a pu remarquer que les redox très négatifs du mois de juillet sont accompagnés d'une teneur élevée en sulfures et d'une baisse de réduction bactérienne (st. 4, 5, 6). Il est donc possible qu'à la suite d'une acidification temporaire, la présence du composé

$\text{FeS.H}_2\text{S}$ soit la cause de cette diminution dans l'activité sulfato-réductrice, au même titre que le manganèse. Cette influence bactériostatique dure quelques temps avant le nouveau développement du mois de septembre.

— En ce qui concerne l'absence de ce processus microbien en d'autres stations, le facteur chimique des sédiments semblant écarté, c'est plutôt vers la concurrence biologique que nous devons nous pencher, et si le rôle inhibiteur ou compétitif (déjà envisagé par NOVOGILOVA, 1957) de la végétation peut être impliqué, il est certainement doublé de facteurs physico-chimiques et climatiques.

2°) Importance biologique et géologique de l' H_2S

La petite surface occupée par les zones lagunaires paraît être sans rapport avec leur importance biologique et géologique; elles captent une grande partie du matériel qui serait normalement perdu à la mer, et, grâce à leur potentiel chimique ainsi qu'à des séries cycliques de transformations, elles favorisent un développement végétal intensif et une accumulation de matière organique.

1) Du point de vue biologique : on a souvent parlé de mortalités importantes causées par l' H_2S biogène; en réalité, les causes en sont nombreuses et parmi celles-ci dans les étangs de Canet et de Sigean, le développement soudain d'un microbe pathogène pour les anguilles (travaux en cours au Laboratoire, LAGARDE et CHAKROUN) s'est révélé être le principal agent responsable (fin septembre 1963).

L'époque à laquelle se situent les mortalités semble devoir être prise en considération :

a) en été, lors des périodes de grande chaleur, de calme exceptionnel, l'oxygène peut être rapidement évacué et l' H_2S libéré; un tel processus n'a pas été noté dans l'étang ces trois dernières années, ce qui est en accord avec les données microbiologiques (seules certaines stations de faible profondeur sont actives).

Des cas de mortalité signalés il y a quatre ans n'étaient pas naturels (anguilles emprisonnées dans des filets à faible profondeur) et MIZOULE, — données non publiées — nous a rapporté qu'ils avaient lieu à des températures élevées.

b) Lors de changements brutaux dans l'hydrobiologie de l'étang; la mortalité microbienne des anguilles en est un exemple qui s'est produite pendant un radoucissement soudain de la température faisant suite à une forte pluviométrie : elles offraient un comportement singulier cherchant refuge dans la vase. L'hydrogène sulfuré n'était donc pas en cause.

c) Période de stagnation en automne-hiver (parfois complétées par une légère stratification des eaux due aux intempéries); l' H_2S peut alors prendre une grande importance car les bactéries intéressées semblent actives en tous points, et, la basse température aidant, il est possible de noter une telle dystrophie (voir SCHACHTER, SENEZ, LEROUX-GILERON, 1953).

Ce tableau n'est pas limitatif et, comme on peut s'en rendre compte, la température est le catalyseur de ces phénomènes. De même, DOWNING et MERTENS (1957) ont montré qu'une élévation de température de 10 à 20 degrés réduisait la résistance à l'anoxie de poissons dulcaquicoles.

Ainsi donc la production de H_2S est un test apparent, mais insuffisant, pour expliquer ces phases anormales réglées par de nombreux paramètres.

Toutefois les réducteurs du soufre ont une action bénéfique dans l'apport de composés ($-HS-$) demandés pour l'activation de nombreux systèmes enzymatiques, dans la minéralisation de la matière organique, et la libération par H_2S des phosphates (KOYAMA et Coll., 1957) mis ainsi à la disposition des plantes.

2) Du point de vue géologique : la réduction bactérienne des composés soufrés aboutit à la formation chimique de sulfures métalliques, en particulier de la pyrite.

Pour ses besoins énergétiques, elle provoque une oxydation de la matière organique et cette action, jointe à la pyritisation (qui est une donation d'hydrogène) et à la méthanation, contribue au processus d'hydrogénation de la matière organique, une des interprétations possibles de la formation des hydrocarbures (SUGDEN, 1963).

Dans les zones à fort pourcentage d'éléments argileux, l'étude des horizons biochimiques permettrait d'éclaircir ce qui précède et l'évolution de l'étang jusqu'à ce jour. Elle aurait également pour but de préciser ce qui détermine la présence de sulfato-réducteurs uniquement dans les couches superficielles et celle des réducteurs de S-organique fréquents en profondeur.

DISCUSSION

Dans ce biotope aux variations brutales, se révèle une certaine harmonie biologique. En associant les données chimiques aux résultats microbiologiques, il semble que l'on doive prendre en considération, sur un plan général, un cycle bactérien dans la formation d' H_2S .

En automne et en hiver, malgré la température basse, l'activité des micro-organismes dans les sédiments, et plus spécialement celle des réducteurs de composés soufrés, est très intense; la phase anabolique de l'étang est terminée, la phase minéralisatrice s'exprime pleinement. Cette action s'étend sur cinq mois, et lorsque le matériel facilement décomposable n'est plus disponible, les sulfato-réducteurs laissent la place aux hétérotrophes putréfiants. Le redox est bas, et sur toute l'étendue lagunaire, la croissance est importante mais le métabolisme ralenti (Loi de van't HOFF) et la production d' H_2S , durable, mais moins intense qu'en été.

A cette unité hivernale s'oppose une diversité estivale. En effet, les conditions requises pour une sulfato-réduction efficace sont la présence de sulfates et de matière organique disponibles et un redox favorable.

Après les conditions photosynthétiques idéales du printemps, celles qui sont caractéristiques de la réduction des sulfates sont obtenues en juillet dans certaines stations (surtout des bassins 2 sud et 3), à la faveur d'un dérèglement physico-chimique encore inconnu : les faibles quantités de matériel organique fournies favorisent une production abondante d' H_2S (température élevée) et l'anaérobiose ainsi survenue rapidement freine la forte décomposition aérobie.

Ce dégagement intense, *déjà spatialement limité* aux stations peu profondes, *est également dans le temps* : la croissance microbienne génératrice d' H_2S va cesser complètement en certains cas, diminuer en d'autres.

En conséquence, la végétation retrouve un regain d'activité au mois d'août (influence des eaux marines affluentes) et soumet le sédiment à un régime plus oxydant; elle atteint son apogée vers la fin du mois d'août : c'est alors une prairie qui couvre densément l'étang.

En septembre, une reprise de l'activité microbienne a lieu et englobe alors toutes les stations de faible profondeur.

Il semble donc qu'il y ait une certaine dépendance entre l'activité anaérobie des sédiments et la nature du matériel végétal sus-jacent.

Dans cette lagune peu profonde, où n'apparaît pas la stratification classique des systèmes fermés aux eaux profondes riches en H_2S , la vie benthique macro- et microphytique domine cette action microbienne.

En quittant ce plan général pour celui plus particulier de la réduction des composés soufrés, on retrouve dans ces mêmes stations actives une succession dans les formes microbiennes étudiées :

l'oxydation légère du mois d'août semble fournir l'élément (S°) nécessaire à la formation du matériel de choix pour les réducteurs de soufre organique dont le développement est fortement accru en septembre; ce composé, élaboré par voie chimique, est rapidement utilisé et reconstitué tandis que celui formé biologiquement n'est que périodiquement fourni, surtout par les algues. Les hétérotrophes réducteurs de soufre organique précèdent généralement l'activité sulfato-réductrice et lui procurent le redox essentiel à son développement; cette dernière, en retour, fournit l'élément indispensable aux réducteurs de soufre organique qui succèdent activement aux sulfato-réducteurs.

Il serait donc intéressant d'étudier plus en détail cette métabiose directrice de la formation de l'H₂S.

Dans un profil sédimentaire de la côte occidentale, on doit distinguer :

— une zone superficielle colorée en noir, dont l'étendue verticale est variable suivant le degré d'activité, et où l'H₂S excrété forme un sulfure plus ou moins stable et du soufre élémentaire régulièrement utilisé dans les réactions avec la matière organique;

— une zone profonde toujours grise, à odeur sulfurée parfois forte, où la pyrite est à peu près la seule forme de sulfure rencontrée; le soufre libre est consommé dans la pyritisation et la production de soufre organique.

Les sulfates y sont présents :

Stations	23	19	18	8	7	21	16
SO ₄ mg/kg vase hum.	140	530	140	210	380	625	570

mais les sulfato-réducteurs régulièrement absents (sauf st. 23), ou plus exactement inactifs. *Ils sont beaucoup plus exigeants sur la qualité de la matière organique* que les réducteurs de soufre organique qui présentent en cette zone, avec les aérobies, un accroissement important en hiver et fin printemps, lorsque la vase superficielle à sulfato-réducteurs ralentit son activité, ainsi pour les stations 2, 4, 5, 6, 7, 8, 14, 16, 21, 22, dans le cas des aérobies et 5, 8, 21, pour les hétérotrophes. Ces derniers, en plein été, se développent au maximum en certaines stations 4, 6, 9, 21, 22, 23, libérant de l'H₂S à partir du soufre organique chimiquement formé, et plus spécialement à partir des composés de la méthionine.

CONCLUSIONS

Les résultats permettent d'aboutir à l'idée générale d'une zonation horizontale (végétation) et verticale (dans les sédiments) responsables des activités microbiennes observées et à la conclusion qu'une étude microbiologique doit être soutenue par une étude chimique détaillée, en particulier pour le soufre dont les liaisons avec le fer et la matière organique sont fragiles et interdépendantes, affectées par le redox et les microorganismes.

Etant donné cette relation étroite entre facteurs physico-chimiques et biologiques, on a de bonnes raisons de croire en un rapport théorique que des mesures plus nombreuses et plus complètes nous permettront peut-être d'obtenir.

Une telle concentration de données qualitatives et quantitatives était nécessaire avant un examen plus approfondi ou une orientation spécialisée. Elle permet d'assimiler l'étang à de nombreux autres biotopes (lagunes américaines, mers fermées) tout en montrant l'importance de son potentiel biologique phytobenthique qui entraîne semble-t-il des réactions microbiologiques variables de la part du sédiment.

La formation d' H_2S n'est pas un phénomène isolé, elle ne s'exprime pas indépendamment; elle est le résultat d'actions antérieures et prépare les séquences ultérieures, ce qui explique qu'elle soit localisée, limitée à certaines zones et que l'acide sulfhydrique ne soit pas le seul facteur responsable de la dystrophie souvent signalée dans ces milieux lagunaires.

La multiplicité des facteurs susceptibles d'intervenir rend difficile l'analyse de leur importance et de leur rôle respectif. Pour y parvenir, et élucider plus amplement certains processus, il est nécessaire d'associer les expériences de laboratoire aux mesures relevées *in situ*.

Au laboratoire, par l'emploi de cultures pures ou d'enrichissement, certains principes pourront être établis, certaines situations créées volontairement en un temps très court et le nombre des paramètres augmenté à volonté.

Des vérifications des données obtenues seront effectuées sur place, en particulier la vitesse du processus non envisagée dans cette investigation (emploi du soufre isotopique marqué : IVANOV, 1956; ou rapport S_{32}/S_{34} , le S_{32} étant utilisé préférentiellement durant la réduction des sulfates : JENSEN, 1962).

Ainsi, en reconstituant progressivement les circonstances naturelles et la compétition biologique, parviendrons-nous à donner leur juste valeur aux phénomènes ambiants.

L'approche écologique a ses pièges, et nous en sommes conscient; c'est la caractéristique de l'écologie « qui emprisonne ses propres adeptes dans le cercle toujours plus approfondi de ses techniques » (PETIT, 1962).

RÉSUMÉ

Une étude a été faite dans le but de préciser les mécanismes intervenant dans la formation microbienne d'hydrogène sulfuré en milieu saumâtre (23 stations de l'étang de Bages-Sigean, Aude).

Cette lagune peu profonde en communication avec la Mer Méditerranée, ne présente pas la stratification des systèmes fermés aux eaux profondes riches en H_2S ; c'est un stade final des systèmes lagunaires où la vie macro-phytique joue un rôle directeur.

Sur un plan général, un cycle bactérien doit être envisagé pour l'élaboration de ce gaz au rôle écologique important. Si, en automne-hiver, c'est toute l'étendue de l'étang qui participe à la formation d' H_2S , en été, par contre, la production abondante des sulfures est limitée dans le temps (un mois) et dans l'espace (*quelques* stations de faible profondeur). *Quelques* stations, car il y a une certaine dépendance entre l'activité anaérobie du sédiment et la nature du matériel végétal dans les eaux.

Sur le plan particulier des microflore génératrices d' H_2S , on peut retrouver une métabiose entre les hétérotrophes réducteurs de soufre organique et les sulfato-réducteurs, les premiers préparant un redox favorable aux seconds, ces derniers fournissant indirectement une matière soufrée organique de nature mal définie. Les réducteurs de soufre organique, moins exigeants quant à la qualité de la matière organique, sont les seuls à opérer à 30 cm de profondeur dans le sédiment.

Le dégagement d' H_2S dans les sédiments d'un milieu peu profond ne se développe pas spontanément à tous moments et en tous lieux. Des conditions doivent être créées pour qu'il se produise : l'étape de la formation des sulfures est la conséquence d'activités biologiques et micro-biologiques (dénitrification, par exemple). On ne doit pas le considérer comme le seul facteur engendrant les phases dystrophiques des lagunes et quand il agit comme tel, des conditions physico-chimiques (température, teneurs en oxygène) sont nécessaires comme catalyseurs.

SUMMARY

A study was carried out to define precisely the mechanisms happening in the bacterial hydrogen sulfide release in brackish surroundings (23 stations of Sigean mere, Aude).

This shallow lagoon connected with the Mediterranean Sea doesn't show the stratification of closed systems which have H₂S rich deep waters; it is a final stage of lagoon systems where the macrophytic life is playing a controlling part.

On a general view-point, a bacterial cycle appears in the formation of this important ecological gas. If, in autumn-winter, it is the whole lagoon sediments which contribute to the H₂S release, in summer, on the other hand, the large production of sulfides is limited in time (one month) and in space (*some* stations). *Some* stations, because there is a dependance between anaerobic activity of sediments and nature of green plant material in waters.

On the special view-point of the microflora productive of hydrogen sulfide, it is possible to perceive a metabiosis between heterotrophic organic sulfur reducing and sulfate-reducing bacteria, the first ones providing a favourable redox to the last ones which procure indirectly a sulfur organic material in ill-defined nature. Less fastidious as for the quality of organic matter, the organic sulfur reductors are the only to work inside the sediments (30 cm).

The H₂S release in the sediments of this shallow biotope doesn't spread out spontaneously at any moment and places. Conditions are necessary for its beginning: the stage of sulfides formation is the result of fore biological and microbiological activities (denitrification, for expl.). It isn't the only factor interfering in dystrophic phases of lagoons and when it takes effect, it needs physico-chemical conditions (temperature, oxygen amount) as catalysators.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Bestimmung des Ursprungs des mikrobischen Schwefelwasserstoffes im Brackwasser war Zweck dieser Arbeit (23 Stationen im Lagunenkomplex, Bages-Sigean, Aude).

Diese, mit dem Mittelmeer in Verbindung stehende, seichte Lagune zeigt nicht die klassische Stratifizierung der tiefen, H₂S reichen, abgeschlossenen Komplexe: Sie ist ein Endstadium der

lagunaren Systeme unter direkter Einwirkung des Makrophytons.

Als Ursache der Formation dieses oekologisch wichtigen Gases muss ein bakteriischer Zyklus herangezogen werden. Im Herbst und im Winter trägt die ganze Fläche der Lagune zur Formation von H_2S bei. Im Sommer dagegen findet eine grössere Sulfurenproduktion nur während eines Monats und an *wenigen*, sehr seichten Stellen statt, weil eine gewisse Verbindung zwischen der anaerobischen Aktivität des Sedimentes und der Zusammenstellung der Pflanzengesellschaft besteht.

Es wurde eine Metabiose zwischen den heterotrophen Organschwefelreduktoren und den Sulfatreduktoren festgestellt. Die Ersteren bereiten den Letzteren einen günstigen Redox vor, während diese eine organische Schwefelverbindung unbestimmten Charakters bilden. Die Organschwefelreduktoren sind die einzigen die noch 30 cm tief im Sediment wirken, da sie anspruchslos gegenüber den organischen Stoffen sind.

Die H_2S Bildung findet sich nicht überall und zu jeder Zeit in den Sedimenten seichter Gewässer ein; es müssen besondere Verhältnisse vorhanden sein. Das Sulfurstadium ist die Konsequenz verschiedener biologischer und mikrobiologischer Vorkommnisse (Entnitrifizierung, zum Beispiel). Diese Gazbildung ist nicht der einzige Faktor der die dystrophische Phasen der Lagunen hervorruft; wenn der Fall eintritt, sind zusätzlich verschiedene chemisch-physikalische Faktoren (Temperatur, Sauerstoffgehalt) als Katalysoren notwendig.

BIBLIOGRAPHIE

- ABD EL MALEK, Y. et S.G. RISK, 1958. Counting of sulfate reducing bacteria in mixed bacterial population. *Nature* (London), 182 (4634) : p. 538.
- ARMSTRONG, F.A.G. et G.T. BOALCH, 1960. Volatile organic matter in algal culture and sea water. *Nature*, 185 (4715) : 761-62.
- BAAS BECKING, L.G.M. et I.R. KAPLAN, 1956. Biological processes in the estuarine environment. III : Electrochemical considerations regarding the sulphur cycle. *Kon. Ned. Akad. Wet. Proc.*, B 59 : 85-96.
- BAAS BECKING, L.G.M. et M. Mac KAY, 1956. Biological processes in the estuarine environment. V : The influence of *Enteromorpha* upon its environment. *Kon. Ned. Akad. Wet. Proc.*, B 59 : 110-123.
- BAAS BECKING, L.G.M., 1956. Biological processes in the estuarine environment. VI : The state of iron in the estuarine mud. *Kon. Ned. Akad. Wet. Proc.*, B 59 : 181-189.
- BAAS BECKING, L.G.M., et D. MOORE, 1961. Biogenic sulfides. *Econ. Geol.*, 56 : 259-272.

- BANFI, G., 1955. Studio e tentativi di separazione di alcune forme microbiche associate in una coltura di *Vibrio desulfuricans*. *Centr. Micr. Mont. Ist. Micr. Gen. Agr.*, 6: 201-218.
- BAKER, F.D., H.R. PAPISKA et L.L. CAMPBELL, Jr., 1961. Choline fermentation by *Desulfovibrio desulfuricans*. *Bact. Proc.*: 73.
- BELJERINCK, M.W., 1904. *Arch. Neerl. Sci.*, 2, (9): 131, cité par BUTLIN, K.R. et POSTGATE, J.R., 1956.
- BENDA, I., 1957. Mikrobiologische untersuchungen über das Auftrete von Schwefelwasserstoff in den anäroben Zonen des Hochmoores. *Mit.* 12, *Arch. Mikrob.*, 27: 337-374.
- BERNER, R.A., 1962. Experimental studies of the formation of sedimentary iron sulfides. *Bioch. sulf. isot.*, *Proc. Nat. Sci. Found. Symp.*, JENSEN ed.: 107-120.
- BERNER, R.A., 1963. Electrode studies of hydrogen sulfide in marine sediments. *Geoch. Cosmoch. Acta*, 27: 563-575.
- BOOTH, G.H. et S.J. MERCER, 1963. Resistance to Cu of some oxidizing and reducing bacteria. *Nature*, 199: 622.
- BONCIU, C., V.T. DUMITRESCO-VALERIAN et B. DEMAYO, 1958. Contribution à l'étude des bactéries sulfureuses de l'eau et du limon du lac de Tekirghiol. *Arch. Roum. Path. Exp.*, 17 (12): 383-399.
- BOURCART, J., 1942. La vase, milieu biologique. *C.R. Soc. Biogeogr.*: 1-5.
- BROMFIELD, S.M., 1953. Sulfate reduction in partially sterilized soil exposed to air. *J. Gen. Micr.*, 8: 378-390.
- BUNKER, H.J., 1939. Factors influencing the growth of *Vibrio desulfuricans*. 3rd Int. Congr. Micr., *Abst. Comm.*: 64-65.
- BUTLIN, K.R. et J.R. POSTGATE, 1953. Microbiological formation of sulfide and sulphur. *Symp. Micr. Met.*, VI° Int. Cong. Micr., Roma: 126-143.
- BUTLIN, K.R. et J.R. POSTGATE, 1956. Formation enzymatique de sulfures à partir de substrats minéraux par les micro-organismes. *Coll. Int. C.N.R.S., Biochimie du soufre*: 61-7.
- CAMPBELL, L.L., Jr., H.A. FRANK et E.R. HALL, 1957. Studies on thermophilic sulfate-reducing bacteria. I. Identification of « *Sporovibrio desulfuricans* » as *Clostridium nigrificans*. *J. Bact.*, 73: 516-521.
- CANDUSSIO, R., 1960. Composizione chimica della *Zostera marina* L. *Atti Mus. Civ. Stor. Nat.*, Trieste, 12 (2): 46-65.
- CHARLOT, G. et D. BEZIER, 1945. Méthodes modernes d'analyse quantitative minérale. Masson, Paris.
- CLARKE, P.H., 1953. Hydrogen sulfide production by bacteria. *J. Gen. Micr.*, 8: 397-407.
- DOWNING, K.M. et J.C. MERTENS, 1957. The influence of temperature on the survival of several species of fish in low tensions of dissolved oxygen. *Ann. Appl. Biol.*, 45 (2): 261-7.
- EMERY, K.O. et S.C. RITTENBERG, 1952. Early diagenesis of California basin sediments in relation to origin of oil. *Bull. Amer. Assoc. Petr. Geol.*, 36 (5): 735-806.
- ETIENNE, A. et J. HERRMAN, 1950. Appareil universel pour la micro-analyse organique élémentaire par combustion, présenté aux Journ. Int. de l'analyse et des essais.
- FREDERICK, L.R., R.L. STARKEY et W. SEGAL, 1957. Decomposability of some organic sulfur compounds in soil. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.*, 21 (3): 287-292.

- GENOVESE, S., 1963. Données sur les conditions physico-chimiques de l'étang du Faro. *Comm. Int. Expl. Sci. Mer Méd.*, Rap. Proc. Verb., 17 (3) : 775-778.
- GESSNER, F., et L. HAMMER, 1960. The photosynthesis of marine plants as related to the salt content. *Planta.*, 55 : 306-12.
- GRANDORI, R. et L., 1933-34. Risultati di ricerche microbiologiche sul Lago di Caprolace (Agro Pontino). *Ann. Ist. Sup. Agr. di Milano*, I (1) : 1-15.
- GRANDORI, L., 1939. Studi sui lago di Caprolace. *Bol. Zool. Agr. e Bact. Univ. Milano*, 9 : 1-66.
- GROSSMAN, J.P. et J.R. POSTGATE, 1953. Cultivation of sulfate reducing bacteria. *Nature*, 171 (4353) : 600.
- GUNKEL, W., et C.H. OPPENHEIMER, 1963. Experiments regarding the sulfide formation in sediments of the Texas Gulf Coast. Symp. on marine microbiology, OPPENHEIMER ed. THOMAS Publ., p. 674-8.
- HARMSSEN, G.W., 1954. Observations of the formation and oxydation of pyrite in soil. *Plant and soil*, 5 (4) : 324-348.
- HATA, Y., H. MIYOSHI, H. KADOTA et M. KIMATA, 1959. Studies on the marine sulfate reducing bacteria. VII : Relation between the activity of marine sulfate reducing bacteria and the oxidation-reduction potential of the culture media (I). *Jour. Shi. Coll. Fish.*, 8 (2) : 135-145.
- HATA, Y., 1960. Influence of heavy metals upon the growth and the activity of marine sulfate reducing bacteria. *Jour. Shi. Coll. Fish.*, 9 (3) : 363-375.
- HATA, Y., 1960. Hydrogen acceptors in growth and sulfide formation of marine sulfate reducing bacteria. *Jour. Shi. Coll. Fish.*, 10 (1) : 79-87.
- IVANOV, M.V., 1956. Utilisation des isotopes pour l'étude de l'intensité du processus de réduction des sulfates dans le lac Belovod. *Mikrobiologija*, 25 (3) : 305-309.
- JACOBSEN, J.P., 1921. Dosage de l'oxygène dans l'eau de mer par la méthode de WINKLER. *Publ. Inst. Ocean.*, 144 : 1-29.
- JENSEN. Voir ouvrages généraux.
- KAILA, A., 1949. Biological absorption of phosphorus. *Soil Sci.*, 68 : 279-89.
- KANWISHER, J., 1959. Polarographic oxygen electrode. *Limnol. and ocean.*, 4 (2) : 210-217.
- KANWISHER, J., 1962. Gas exchange of shallow marine sediments. Symp. Mar. Sed., Narragan. Mar. Lab. : 13-19.
- KAPLAN, I.R. et S.C. RITTENBERG, 1963. Basin sedimentation and diagenesis. The earth beneath the sea, history. *The sea*, Vol. 3. Hill, ed. Wiley and Sons publ. : 583-608.
- KAPLAN, I.R., K.C. EMERY et S.C. RITTENBERG, 1963. Distribution and isotopic abundance of sulfur in recent marine sediments off Southern California. *Geoch. Cosm. Acta*, 27 : 297-331.
- KATAMAYA, T., 1962. Volatile constituents. Phys. and bioch. of algae. LEWIN, ed. : 467-472.
- KIMATA, M., H. KADOTA et Y. HATA, 1955. Studies on the marine sulfate reducing bacteria. (I). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 21 (4) : 229-234.
- KLEEREKOPER, H., 1957. Etude limnologique de la chimie des sédiments de fonds des lacs de l'Ontario méridional. Thèse, Paris.

- KOYAMA, T., et K. SUGARAWA, 1953. Sulphur metabolism and related problems. *J. Earth. Sci. Nag. Univ.*, 1 : 24-34.
- KURC, G., 1961. Foraminifères et ostracodes de l'étang de Thau. *Rev. Trav. Inst. Pech. Marit.*, 25 (2) : 133-247.
- LAGARDE, E., G. CAHET et M. MOURRUT, 1964. Contribution à l'étude des eaux et des sédiments de l'étang de Bages-Sigean. I. Données climatiques. *Vie et Milieu*, suppl. n° 17 : 35-40.
- LAGARDE, E. et G. CAHET, 1964. Contribution à l'étude des eaux et des sédiments de l'étang de Bages-Sigean. II. Recherches physico-chimiques et microbiologiques. *Vie et Milieu*, suppl. n° 17 : 41-60.
- LEWIN, J.C., 1953. Silicon metabolism in diatoms. I. Evidence for the role of reduced sulfur compounds in silicon metabolism. *J. Gen. Physiol.*, 37 : 589-599.
- LIGHTHART, B., 1963. Sulfate reducing bacteria in San Vicente reservoir, San Diego County Calif. *Limnol. and Ocean.*, 8 (3) : 349-351.
- LOVE, L.G. et D.O. ZIMMERMAN, 1961. Bedded pyrite and micro-organisms from the Mount Isa Shale. *Econ. Geol.*, 56 : 873-896.
- Mac CRADY, M.H., 1918. Tables for rapid interpretation of fermentation-tube results. *The Publ. Heath. Jour.*, 9 (5) : 201-202.
- MARCHESONI, V., 1949. Ricerche idrobiologiche ai laghi di Caldonazzo e Levico. Dati ambientali e loro correlazioni con la produttività fitoplanctonica. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, 6 (1) : 1-94.
- MECHALAS, B.J., 1959. Energy coupling in *Desulfovibrio desulfuricans*. Thèse Univ. South. Calif.
- MILLER, L.P., 1949. Rapid formation of high concentrations of H₂S by sulfate-reducing bacteria. *Contr. Boyce Thomp. Inst.*, 15 (9) : 437-465.
- MILLER, L.P., 1949. Stimulation of H₂S production by sulfate reducing bacteria. *Contr. Boyce Thomp. Inst.*, 15 (9) : 467-80.
- MILLER, L.P., 1950. Tolerance of sulfate reducing bacteria to H₂S. *Contr. Boyce Thomp. Inst.*, 16 (3) : 73-83.
- MILLER, L.P., 1950. Formation of metal sulfides through the activity of sulfate reducing bacteria. *Contr. Boyce Thomp. Inst.*, 16 (3) : 85-89.
- MILLER, R.F. et R.W. ENGEL, 1960. Interactions of Cu, Mo, SO₄ in nutrition. In : Symp. on interaction of mineral elements in nutrition and metabolism. *Fed. Proc.*, 19 (2) : 666-671.
- MILO DI VILLAGRAZIA, P., 1956. Ricerche fisico-chimiche e biologiche sui laghi salmastri pontini in relazione alla produttività. I. Il lago di Fogliano. A) Idrografia e condizioni fisico-chimiche. *Boll. Pesc. Pisc. Idro.*, 23 (II), 2 : 165-186.
- MORTIMER, C.H., 1941. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.*, 29 : 280-329.
- MORTIMER, C.H., 1942. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.*, 30 : 147-201.
- NELSON, B.W., 1962. Important aspects of estuarine sediment chemistry for benthic ecology. Symp. Mar. Sed., Narragan. Mar. Lab., 27-41.
- NOVOGILOVA, M.N., 1957. The generation time of bacteria and the production of bacterial biomass in waters of the Rybinsk reservoir. *Mikrobiologiya*, 26 : 202-207.
- OHLE, W., 1954. Sulfat als « katalysator » des limnischen Stoffkreislaufes. *Sond. aus dem Jahr. Wasser*, 21 : 13-32.

- OPPENHEIMER, C.H. et L.S. KORNICKER, 1958. Effect of the microbial production of hydrogen sulfide and carbon dioxide on the pH of recent sediments. *Inst. Mar. Sci.*, 5 (12) : 5-15.
- OSTROUMOV, E.A. et V.M. SHILOV, 1956. Distribution of ferrous sulfide and hydrogen sulfide in deposits of the deep water depressions of the southwestern part of the Pacific Ocean. *Geokhimiya*, 7 : 25-38.
- OSTROUMOV, E.A. et L.S. FOMINA, 1960. Les formes de combinaison du soufre dans les couches des fonds de la partie Nord-Ouest de l'Océan Pacifique. *Tr. Inst. Okeanol.*, 32 : 206-14.
- OSTROUMOV, E.A. et I.I. VOLKOV, 1960. Les formes de combinaison du soufre dans les couches des fonds de la partie nord-ouest de l'Océan Pacifique. *Tr. Inst. Okeanol.*, 32 : 206-14.
- OSTROUMOV, E.A. et I.I. VOLKOV, 1960. Les formes de combinaison du soufre dans les dépôts des profondeurs de l'Océan Pacifique, près de la Nouvelle Zélande. *Trud. Inst. Okean.*, 42 : 117-124.
- OCHINSKI, F.W. et J.R. POSTGATE, 1963. Some biochemical differences between fresh water and salt water strains of sulfate-reducing bacteria. *Symp. Mar. Micr.*, OPPENHEIMER ed., Thomas Publ., p. 426-441.
- PECK, H.D., 1963. Symposium on metabolism of inorganic compounds. V. Comparative metabolism of inorganic sulfur compounds in microorganisms. *Bact. Rev.*, 26 (3) : 67-94.
- PETIT, G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie et Milieu*, 4 (4) : 569-604.
- PETIT, G., 1962. Quelques considérations sur la biologie des eaux saumâtres méditerranéennes. *Coll. Int. Naples. Pubbl. St. Zool. Nap.*, 32, suppl. : 205-218.
- PETIT, G. et R. MIZOULE, 1962. Contribution à l'étude écologique du complexe lagunaire Bages-Sigean. *Vie et Milieu*, 12 (2) : 205-230.
- PORA, A.E., 1960. L'homéorapie, une notion à préciser dans la physiologie écologique des animaux aquatiques. *Com. Int. Expl. Sci. Mer Méd.*, Rapp. et Proc. Verb., 15 (3), 171-187.
- POSTGATE, J.R., 1951. On the nutrition of *Desulfovibrio desulfuricans*. *J. Gen. Micr.*, 5 : 714-724.
- POSTGATE, J.R., 1953. On the nutrition of *Desulfovibrio desulfuricans*, A correction. *J. Gen. Micr.*, 9 : 440-444.
- POSTGATE, J.R., 1952. Competitive and non competitive inhibitors of bacterial sulfate reduction. *J. Gen. Micr.*, 6 : 128-142.
- POSTGATE, J.R., 1959. Sulfate-reduction by bacteria. *Ann. Rev. Micr.*, 13 : 505-520.
- POSTGATE, J.R. et L.L. CAMPBELL, 1963. Identification of COLEMAN's sulfate reducing bacterium as a mesophilic relative of *Clostridium nigrificans*. *J. Bact.*, 86 (2) : 274-278.
- PREVOT, A.R., 1948. Recherches sur la réduction des sulfates et des sulfites minéraux par les bactéries anaérobies. *Ann. Inst. Past.*, 75-6 : 571-575.
- RIVIÈRE, A., et S. VERNHET, 1958. Contribution à l'étude sédimentologique de l'étang de Leucate-Salses. *Ecl. Geol. Helv.*, 51 (3) : 561-586.
- RUBENTCHIK, L.I., 1946. Sulfate reducing bacteria. *Mikrobiologiya*, 15 (5) : 443-456.
- SCHACHTER, D. et P. MARS, 1962. Contribution à l'étude écologique des étangs méditerranéens. Note préliminaire sur l'écologie de l'étang de Lavalduc. *Coll. Int. Napl., Pubbl. St. Zool. Nap.*, 32 : 219-235.

- SCHACHTER, D., J.C. SENEZ et J. LEROUX-GILLERON, 1953. Note préliminaire sur la dystrophie d'un étang saumâtre méditerranéen : l'étang de l'Olivier. *Vie et Milieu*, 4 (4) : 701-706.
- SELWYN, S.C. et J.R. POSTGATE, 1959. A search for the « *rubentchikii* » group of *Desulfovibrio*. *Ant. v. Leew.*, 25 : 465-472.
- SENEZ, J.C., 1951. Problèmes écologiques concernant les bactéries des sédiments marins. *Vie et Milieu*, 2 (1) : 5-43.
- SENEZ, J.C., 1951. Etude comparative de la croissance de *Sporovibrio desulfuricans* sur pyruvate et sur lactate de soude. *Ann. Inst. Past.*, 80 : 395.
- SENEZ, J.C. et J. LEROUX-GILLERON, 1954. Note préliminaire sur la dégradation anaérobie de la cystéine et de la cystine par les bactéries sulfato-réductrices. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 36 : 553-559.
- SENEZ, J.C., F. PICHINOTY et C. GEOFFRAY, 1956. Rôle des bactéries sulfato-réductrices dans la pollution des gazomètres. *Assoc. Tech. Ind. Gas Fr. Cong.* : 1-21.
- SENEZ, J.C., 1962. Rôle écologique des bactéries sulfato-réductrices. *Coll. Int. Napl., Pubbl. St. Zool. Napl.*, 32 : 327-441.
- SIGAL, N., J.C. SENEZ, J. LEGALL et M. SEBALD, 1963. Base composition of the deoxyribonucleic acid of sulfate-reducing bacteria. *J. Bact.*, 85 (6) : 1315-1318.
- SOMMANI, C., 1954. Il lago Lungo. Caratteristiche idrobiologiche de un ambiente salmastro. Osservazioni generali e biologiche. *Boll. Pesc. Pisc. Idrob.*, 30 (9) : 30-53.
- Standards methods for the examination of water and waste-water. II^e édition. 1960. APHA, A.W.W.A., W.P.C.F.
- STARKEY, R.L., 1950. Relations of micro-organisms to transformation of sulfur in soil. *Soil Sci.*, 70 : 55-67.
- STARKEY, R.L., 1956. Transformations of sulfur by micro-organisms. *Ind. Eng. Chem.*, 48 : 1429-1437.
- STARKEY, R.L., W. SEGAL et R.A. MANAKER, 1953. Sulfur products of the decomposition of methionine and cysteine by micro-organisms. *Proc. 6th Int. Cong. Micr. Rome* : 167.
- STRAKHOV, N.M., 1959. The forms of iron in the sediments of the black sea. *Ecl. Geol. Helv.*, 51 : 753-761.
- STRAKHOV, N.M., 1959. Diagenesis in marine deposits. *Ecl. Geol. Helv.*, 51 : 761-767.
- SUGARAWA, K., T. KOYAMA et A. KOZAWA, 1953. Distribution of various forms of sulfur in lake, river, and sea muds. *J. Earth Sci., Nag. Univ.* I : 17-23; II : 1-4.
- SUGARAWA, K., T. KOYAMA et E. KIMATA, 1957. Recovery of precipitated phosphate from lake muds as related to sulfate-reduction. *J. Earth Sci., Nag. Univ.*, 5 : 60-67.
- SUGDEN, W., 1963. Iron sulfides in sediments and their possible significance in respect to the origin of petroleum. *J. Inst. Petr.*, 49 : 65-69.
- TRASK, P.D., 1939. Organic content of recent marine sediments. *Recent marine sediments*. TRASK ed., p. 428-435.
- VAN BEMMELN, J.M., 1863. Bouwstoffen tot de kennis van de kleigronden der provincie Groningen. G.J. Mulder, *Sheik. Verh. Ond.*, III (2) : 1.
- VARGUES, H., 1962. Contribution à l'étude du caractère halophile chez les bactéries isolées du milieu marin. *Bull. Inst. Océan.*, 4 (1231) : 1-167.

- VERHOOP, J.A.D., 1940. Chemische en microbiologische omzettingen van Ijzersulfiden in den Bodem. Thesis. Veenman and sons ed. Wageningen.
- VOLKOV, I.I., 1961. Free H₂S and its products of its transformation in sediments of the Black Sea. *Tr. Inst. Okean. Akad. Nauk SSSR*, 50 : 29-67.
- VOLKOV, I.I., 1961. Iron sulfides, their interdependance and transformations in the Black Sea sediments. *Tr. Inst. Okean. Akad. Nauk SSSR*, 50 : 68-92.
- VOLKOV, I.I., 1962. State of H₂S in the water and the sediments of the Black Sea. *Tr. Inst. Okean., Akad. Nauk SSSR*, 54 : 39-46.
- WHEATLAND, A.B., 1954. Factors affecting the formation and oxydation of sulfides in a polluted estuary. *J. Hyg.*, 52 (2) : 194-210.
- WIAME, J.M., 1958. Le cycle du soufre dans la nature. In Ruhl ed., *Handb. der Pflanzenphys.* 9, Springer-Verlag. Berlin, p. 103-120.
- WINOGRADSKI, S., 1947. Principes de la microbiologie écologique. *Ant. v. Leew.*, 12 : 5-16.
- WOOD, E.J.F., 1954. Reducing substances in *Zostera*. *Nature*, 172 : 916.
- ZOBELL, C.E., 1941. Studies on marine bacteria. I. The cultural requirement of heterotrophic aerobes. *J. Mar. Res. Sears Found.*, 4 : 42-75.

OUVRAGES GÉNÉRAUX

- BAARS, J.K., 1930. Over sulfaat reductie door bacterien. Weenman ed., Thesis, Delft.
- HUTCHINSON, G.E., 1957. A treatise on limnology. *Geography, physics and chemistry*, Wiley and Sons, 1 : 978 pp.
- JENSEN, M.L., 1962. Biogeochemistry of sulfur isotopes. Jensen ed., Proc. Nat. Sci. Found. Symp.
- OPPENHEIMER, C.H., 1960. Bacterial activity in sediments of shallow marine bays. *Geoch. Cosmo. Acta*, 19 : 244-260.
- POCHON, J. et H. DE BARJAC, 1958. *Traité de microbiologie des sols. Applications agronomiques.* Paris, Dunod.
- RICHARD, F.A. et N. CORWIN, 1956. Some oceanographic applications of recent determinations of the solubility of oxygen in sea water. *Limnol. and Ocean.*, 1 (4) : 263-267.
- RITTENBERG, S.C., 1941. Studies on marine sulfate-reducing bacteria. Thesis. Univ. South. Calif.
- Symposium on hydrobiology. 1941. Univ. of Wisconsin Press.
- SVERDRUP, H.U., M.W. JOHNSON et R.H. FLEMING, 1942. *The Oceans.* Prentice Hall, Inc. New York.
- ZOBELL, C.E., 1946. *Marine microbiology.* Chronica Botanica Co., Waltham., Mass.
- ZOBELL, C.E. et S.C. RITTENBERG, 1948. Sulfate-reducing bacteria in marine sediments. *Jour. Mar. Res.*, 7 (3) : 602-617.

IMP. LOUIS-JEAN - GAP IH-AJ

IMPRIMERIE
LOUIS-JEAN
— GAP —

Le Directeur de la publication : P. DRACH

Dépôt légal : N° 4232 — Date de parution : Avril 1966

— N° d'impression : 342 - 1965