

# VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

---

VOLUME XXI

ANNÉE 1970

FASCICULE 1-B

---

## SOMMAIRE

Guy CAHET. Aspects chemotrophiques en sédiments lagunaires. Cas du soufre	1
Guy JACQUES. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-mer (Golfe du Lion). IV. Biomasse et production .....	37
Charles-François BOUDOURESQUE. Recherches sur les concepts de biocénose et de continuum au niveau de peuplements benthiques sciaphiles ....	103
Alain GUILLE et Jacques SOYER. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. I - Physiographie .....	137
Alain GUILLE. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II - Les communautés de la macrofaune .....	149

---

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, Paris-VI

*Publication bimestrielle*

# VIE ET MILIEU

## BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

**Vie et Milieu** paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel comprenant six fascicules, contient environ 1200 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. J. SOYER, 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), M. GABE (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), E. VIVIER (Lille, 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. IVANOFF (Paris, France), L. LAUBIER (C.O.B., Brest, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÉRÈS (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) ..... 100,00 FF

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

Autres pays ..... 118,00 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 ..... 20,00 FF

Changement d'adresse ..... 0,50 FF

# VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

---

VOLUME XXI

ANNÉE 1970

FASCICULE 1-B

---

## SOMMAIRE

Guy CAHET. Aspects chemotrophiques en sédiments lagunaires. Cas du soufre	1
Guy JACQUES. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-mer (Golfe du Lion). IV. Biomasse et production .....	37
Charles-François BOUDOURESQUE. Recherches sur les concepts de biocénose et de continuum au niveau de peuplements benthiques sciaphiles ....	103
Alain GUILLE et Jacques SOYER. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. I - Physiographie .....	137
Alain GUILLE. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II - Les communautés de la macrofaune .....	149

---

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, Paris-VI

*Publication bimestrielle*

# VIE ET MILLIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : Océanographie

FASCICULE 1-B

ANNÉE 1970

VOLUME XXI

## SOMMAIRE

1	Guy Court: Aspects géomorphologiques et sédiments lagunaires. Cas de la lagune
37	Guy Court: Aspects quantitatifs du phytoplancton de l'épifaune de l'algues Goulet au large IV. Biomasse et production
103	Charles-François Bourquiesse: Recherches sur les concepts de biomasse et de condition au niveau de populations benthiques variables
137	Alain Goutx et Jacques Boyer: Histoire benthique du plateau continental de la côte catalane française. I - Hydrologie
149	Alain Goutx: Histoire benthique du plateau continental de la côte catalane française. II - Les communautés de la macrofaune

MASSON & Co  
120, 85 St-Germain, Paris-VI

# ASPECTS CHEMOTROPHIQUES EN SÉDIMENTS LAGUNAIRES CAS DU SOUFRE

par Guy CAHET  
*Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer*

## SOMMAIRE

Le travail présenté ici constitue la partie lagunaire d'une étude générale concernant quelques aspects physicochimiques et microbiologiques propres aux sédiments saumâtres et marins. Il représente une contribution à l'étude de deux fonctions essentielles de cet écosystème à savoir le mouvement des matériaux et la minéralisation de la matière organique.

On a souvent attribué aux sols comme aux sédiments un rôle de réservoir nutritif pour les flores terrestres et aquatiques. Plusieurs méthodes d'étude et processus d'échanges ont été envisagés en eaux douces (MORTIMER, 1941-1942; OLSEN, 1964; GOLTERMAN, 1966) ou saumâtres (DUKE, 1969). L'apport de phosphates, de sels d'ammonium, de vitamines par les sédiments a été souvent évoqué (OHLE, 1964; ODUM, 1963; MAURER et PARKER, 1968). Les sédiments exercent donc un rôle important dans les cycles biogéochimiques et déterminent souvent la disponibilité des éléments pour les eaux.

Pour fonctionner, l'écosystème a besoin de sources d'énergie. La production primaire benthique et la matière organique (vivante ou morte) issue de l'eau surnageante les lui fournissent. La première est limitée aux quelques millimètres superficiels dans les sédiments d'eaux peu profondes (GRONTVED, 1960; STEELE *et coll.*, 1968). La seconde apparaît comme la plus fréquente (BORDOVSKIY, 1965) bien que les données quantitatives soient très rares (STEPHENS *et coll.*, 1967; ZIETSCHEL, 1965). Les proportions de chacune d'elles ne sont pas connues.

La microfaune et la macrofaune peuvent utiliser directement le matériel organique, mais la présence de la microflore bactérienne semble indispensable pour une consommation efficace voire complète des détritius (FENCHEL, 1969, pp. 44-45). Les microbes sont donc à l'origine d'une néoproduction au niveau des sédiments. Ils obtiennent l'énergie nécessaire à leur croissance exclusivement par des réactions chimiques obscures, en oxydant des substances minérales (chemolithotrophie) ou organiques (chemoorganotrophie).

La dégradation de la matière organique peut être complète ou non. Lorsqu'elle est incomplète elle peut soit servir à la constitution d'un matériel de réserve (humus) utilisable selon les besoins, soit être perdue biochimiquement et aboutir à une forme organique insoluble d'intérêt géochimique (kérogène). Pour minéraliser les composés organiques, il faut un comburant, accepteur final d'électrons. En respiration aérobie, cet accepteur est l'oxygène. La minéralisation est complète : les composés oxydés sont restitués aux cycles biologiques. Ce type de respiration n'est que très rarement rencontré dans les sédiments (sables très oxygénés) et seulement dans les quelques millimètres superficiels.

En respiration anaérobie d'autres accepteurs sont utilisés ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{CO}_2$ ). La décomposition n'est que partielle et aboutit à la formation de composés organiques ou minéraux riches en énergie, utilisables ultérieurement. Cette respiration a lieu dans les eaux polluées et stagnantes et dans la plupart des milieux sédimentaires susceptibles de présenter une activité biologique. Toutefois, par leur action, ces hétérotrophes anaérobies modifient les caractères physico-chimiques du milieu; ce dernier deviendrait rapidement abiotique si ces composés riches en énergie chimique n'étaient éliminés. Les microorganismes intervenant dans cette reprise tirent, de l'oxydation de ces substances, l'énergie nécessaire à la réduction du  $\text{CO}_2$  en hydrates de carbone. Cette production chemo-synthétique constitue une production secondaire signalée dans les masses d'eaux (SOROKIN, 1964) : elle n'ajoute rien à l'énergie totale du globe mais représente un transfert considérable d'énergie pour les systèmes biologiques (WOOD, 1965, p. 75).

La localisation, la fréquence, la durée et l'équilibre de ces phénomènes ne sont pas connus en milieu sédimentaire. Nos précédents résultats concernant les changements saisonniers dans les populations microbiennes et le potentiel d'oxydo-réduction laissaient supposer des cycles d'activité oxydo-réductrice (CAHET, 1965). L'étude de ces phases successives influencent directement la distribution et l'activité des microflores et microfaunes. Elle est poursuivie avec le souci de relier certaines éclosions microbiennes aux mouvements de matériaux correspondants.

## I. — MINÉRALISATION EN MILIEU SÉDIMENTAIRE

Le milieu sédimentaire constitue un système clos, par rapport au milieu aquatique, où l'utilisation de la matière organique est ralentie par le jeu de plusieurs paramètres. Les facteurs externes et les propriétés mécaniques (perméabilité, vitesse de diffusion des composés dissous, etc.) provoquent l'installation et la constitution de certaines biocénoses et microbiocénoses. Ces dernières sont maintenues ou non suivant les échanges actifs ou passifs entre les eaux et les sédiments.

Si l'aspect taxonomique est utilisable dans l'étude de la répartition et de l'évolution biocénotique pour la macrofaune ou la microfaune, pour la flore microbienne seul l'inventaire de certains milieux a été fait (FJERDINGSTAD, 1965). Sur le plan microbien, c'est l'aspect dynamique qui peut être envisagé par l'observation de certains cycles élémentaires ou de groupements fonctionnels.

Les sédiments étudiés sont toujours submergés; ils appartiennent à une lagune méditerranéenne peu profonde et sont donc soumis directement aux variations du milieu extérieur. On y distingue deux niveaux : un superficiel où l'approvisionnement en matériel organique est fréquent; et un autre plus profond où les membres de la communauté doivent présenter des moyens de coexistence dans ce milieu de nutrition minimale.

Toutes les réactions biologiques produisant de l'énergie dans les sédiments sont des processus d'oxydo-réduction impliquant une variété d'accepteurs et de donneurs qui influencent le potentiel redox, donc les conditions environnantes de la microfaune.

Comme nous l'avons indiqué, dans la plupart des milieux sédimentaires d'autres composés que l'oxygène sont utilisés comme accepteurs d'hydrogène selon un ordre précis, à savoir celui qui fournira le maximum d'énergie par unité de matière organique métabolisée (MAC KINNEY *et coll.*, 1957).

Nitrates, sulfates, gaz carbonique et acétates seront employés au fur et à mesure, permettant ainsi d'observer une succession entre les microflores dénitrifiantes, sulfato-réductrices et méthanifères. Ce schéma théorique a été vérifié couramment dans les processus « orientés » d'autoépuration des eaux et dans les sols de rizières. Dans ce dernier cas, on a même considéré une étape intermédiaire après la dénitrification : celle de la réduction des oxydes (manganèse et fer) (TAKAI *et coll.*, 1966).

Cet aspect thermodynamique a été envisagé pour la décomposition de la matière organique dans les eaux marines (RICHARDS, 1965); des données chimiques existent pour les sédiments lacustres (KOYAMA, 1964; NRIAGU, 1968) et marins (KAMATANI *et coll.*, 1965).

Lors de cette utilisation graduelle, des conditions nouvelles apparaissent : le redox diminue; des ions métalliques ou phosphates sont mis en solution (ODUM, 1963; OVERBECK, 1964); des gaz ( $H_2$ ,  $NH_3$ ,  $SH_2$ ,  $CH_4$ ) et des substances organiques riches en énergie chimique sont formés progressivement. Certains composés ne sont pas toxiques (en particulier ceux de l'azote) par contre, le rôle écologique de l'hydrogène sulfuré sur la faune (THEEDE *et coll.*, 1969) et l'influence des acides gras (TIBALDI, 1967; HOLLIS *et coll.*, 1966) ont été signalés.

Si les conditions d'anaérobiose stricte sont maintenues, la matière organique est préservée et des composés géochimiquement et biologiquement importants s'accumulent : hydrocarbures et substances apparentées.

On voit apparaître nettement les conséquences de telles actions biologiques au cours desquelles les cycles élémentaires du carbone, de l'azote, du phosphore et du soufre sont mis en jeu.

Seuls les cycles d'intérêt énergétique ont été étudiés, principalement ceux de l'azote et du soufre.

Le soufre est un des éléments essentiels de notre écosystème par ses transformations, ses teneurs élevées par rapport à l'azote et ses degrés d'oxydation variables :

Nombre d'oxydation					
+ 6	+ 4	+ 2	0	- 1	- 2
$SO_4^{--}$	$SO_3^{--}$	$S_2O_3^{--}$	$S^0$	Cystine disulfures (pyrite)	Cystéine monosulfures ( $SH_2$ )

Le cycle de cet élément dans la nature a fait l'objet de nombreuses publications; parmi les plus récentes nous citerons ODUM (1963), LA RIVIÈRE (1966) et KUZNETSOV (1968).

Son rôle dans la précipitation des éléments métalliques a suscité de nombreux travaux géochimiques (BERNER, 1964; VOLKOV, 1961; JENSEN, 1962; GONI *et coll.*, 1966).

Récemment le rôle des microflores liées au soufre dans la nutrition des Ciliés a été évoqué (FENCHEL, 1969).

Ses relations étroites avec d'autres éléments nous ont amené à examiner dans un premier temps la vérification du schéma théorique précité. Les liens entre les cycles du soufre, de l'azote ont été envisagés par l'analyse des rythmes saisonniers, des micro-

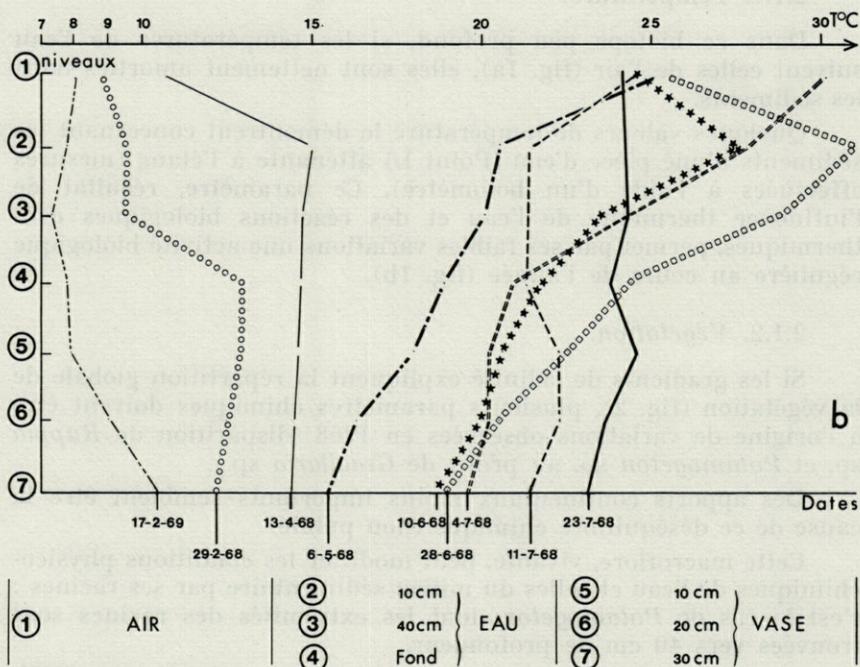
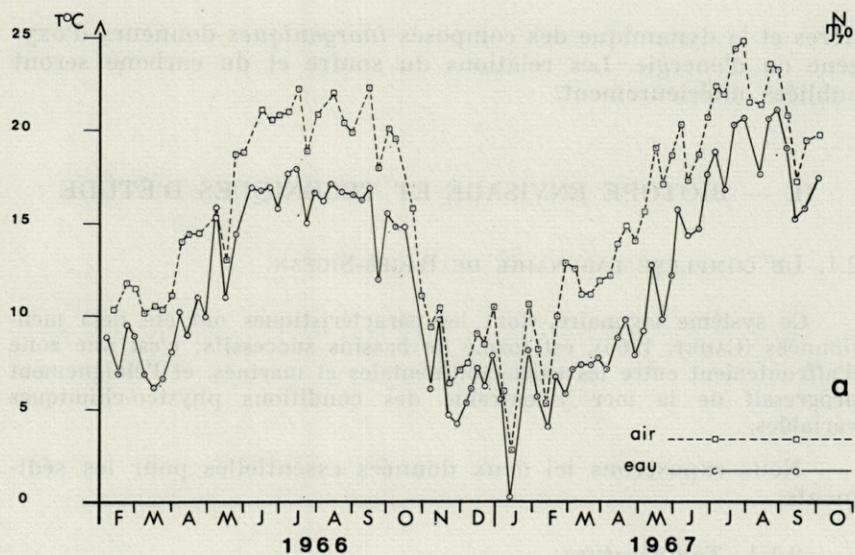


FIG. 1.

a) Moyennes hebdomadaires des températures de l'air et de l'eau de surface à la station A.

b) Relevés de la température au point L selon un profil vertical (eau et sédiment).

flores et la dynamique des composés *inorganiques* donneurs d'oxygène ou d'énergie. Les relations du soufre et du carbone seront publiées ultérieurement.

## II. — BIOTOPE ENVISAGÉ ET TECHNIQUES D'ÉTUDE

### 2.1. LE COMPLEXE LAGUNAIRE DE BAGES-SIGEAN.

Ce système lagunaire, dont les caractéristiques ont été déjà mentionnées (CAHET, 1965), est formé de bassins successifs; c'est une zone d'affrontement entre les eaux continentales et marines, et l'éloignement progressif de la mer y entraîne des conditions physico-chimiques variables.

Nous exposerons ici deux données essentielles pour les sédiments.

#### 2.1.1. *Température.*

Dans ce biotope peu profond, si les températures de l'eau suivent celles de l'air (fig. 1a), elles sont nettement amorties dans les sédiments.

Quelques valeurs de température le démontrent concernant les sédiments d'une pièce d'eau (Point L) attenante à l'étang (mesures effectuées à l'aide d'un bolomètre). Ce paramètre, résultat de l'influence thermique de l'eau et des réactions biologiques exothermiques, permet par ses faibles variations une activité biologique régulière au cours de l'année (fig. 1b).

#### 2.1.2. *Végétation.*

Si les gradients de salinité expliquent la répartition globale de la végétation (fig. 2), plusieurs paramètres chimiques doivent être à l'origine de variations observées en 1968 (disparition de *Ruppia* sp. et *Potamogeton* sp. au profit de *Gracilaria* sp.).

Des apports continentaux moins importants semblent être la cause de ce déséquilibre chimique (non publié).

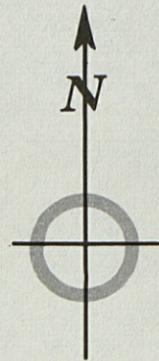
Cette macroflore, vivante, peut modifier les conditions physico-chimiques de l'eau et celles du milieu sédimentaire par ses racines : c'est le cas de *Potamogeton* dont les extrémités des racines sont trouvées vers 40 cm de profondeur.

Morte, elle fournit un apport organique variable aux différentes zones sédimentaires.

On distinguera donc plusieurs bassins dans lesquels les stations d'étude choisies ont été appelées : A, B, C, D, E; leurs teneurs

# COMPLEXE LAGUNAIRE de BAGES - SIGEAN

NARBONNE



Légende

par

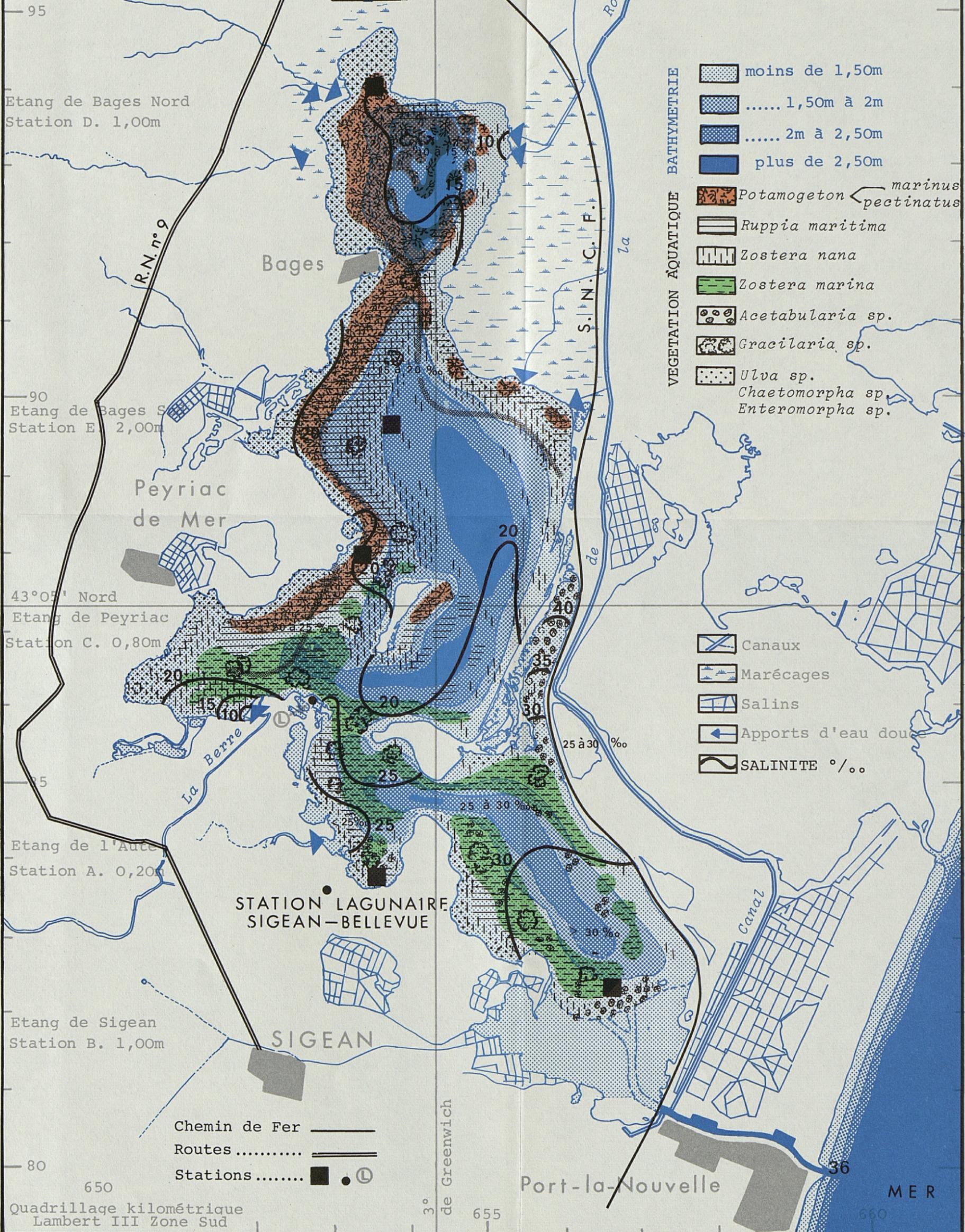
H. BOUTIÈRE et G. CAHET

et dessiné par

H-Ph. DANOY

1969

Echelle 1 km



- BATHYMETRIE**
- moins de 1,50m
  - ..... 1,50m à 2m
  - ..... 2m à 2,50m
  - plus de 2,50m
- VEGETATION AQUATIQUE**
- Potamogeton ← marinus  
pectinatus
  - Ruppia maritima
  - Zostera nana
  - Zostera marina
  - Acetabularia sp.
  - Gracilaria sp.
  - Ulva sp.
  - Chaetomorpha sp.
  - Enteromorpha sp.

- Canaux
- Marécages
- Salins
- Apports d'eau douce
- SALINITE ‰

STATION LAGUNAIRE  
SIGEAN-BELLEVUE

SIGEAN

Port-la-Nouvelle

MER

- Chemin de Fer
- Routes
- Stations

Quadrillage kilométrique  
Lambert III Zone Sud

Fig. 2. — Répartition horizontale de la végétation aquatique du complexe lagunaire de Bages-Sigean.

moyennes en quelques composés chimiques sont indiquées dans le tableau 1.

## 2.2. TECHNIQUES D'ÉTUDE ET PARAMÈTRES ENVISAGÉS.

Les sédiments ont été prélevés avec un carottier manuel muni intérieurement d'une gaine plastifiée. Les trois niveaux choisis correspondent aux profondeurs suivantes : 0-5 cm, 25-30 cm, 50-55 cm (sans tenir compte d'un effet de tassement d'environ 30 cm). Selon cette distribution verticale les stations porteront les lettres A1, A2, A3, B1, B2, B3, ..., indiquant les lieux où ont été prélevées diverses microcarottes soumises à l'analyse.

Leurs caractéristiques physicochimiques essentielles sont inscrites dans le tableau 2 : ces sédiments riches en eau possèdent une teneur faible en carbone organique. Les valeurs moyennes de monosulfures, indicatrices de leur coloration, s'échelonnent entre 40 et 3 400  $\mu\text{g/g}$  de vase sèche.

Les réactions biologiques des microflores envisagées appartiennent aux types métaboliques suivants :

Microflores	Mode de nutrition	Substrat énergétique fourni	Donneurs d'oxygène	Produit final mis en évidence
Oxydants du soufre	chemolithotrophe	$\text{S}^{\circ}$	$\text{O}_2$	$\text{SO}_4^-$
Oxydants du soufre	chemoorganotrophe	Acetate $\text{S}^{\circ}$ + glucose	$\text{O}_2$	$\text{SO}_4^-$
Réducteurs des $\text{SO}_4$	chemoorganotrophe	* Lactate acétate	$\text{SO}_4^-$	$\text{SH}_2$

\* Des essais en atmosphère  $\text{H}_2$  ont indiqué que les sulfatoréducteurs présentent en outre aux différents niveaux une activité hydrogénasique.

Tenant compte de ces données, nous avons analysé divers paramètres chimiques et biologiques.

### 2.2.1. Analyses chimiques dans les sédiments :

— *Formes réduites et oxydées du soufre* : sulfates, soufre élémentaire, monosulfures et soufre résiduel. Les résultats concernant une cinquième forme, les thiosulfates, seront publiés ultérieurement.

TABLEAU 1

*Caractéristiques physicochimiques des eaux et des sédiments du complexe de Bages-Sigean (stations A, B, C, D, E).*

EAUX					SEDIMENTS					
Stations	N-NO <sub>3</sub> Moy. ann. (mg/l)	P-PO <sub>4</sub> Moy. ann. (mg/l)	S-SO <sub>4</sub> Moy. ann. (mg/l)	Cl <sup>-</sup> Moy. ann. (g/l)	Niveaux	VASE % (fract. 40 u)	TENEUR en eau % (rapportée au pd.sec)	CARBONATES %	CARBONE ORGANIQUE %	S-Monosulf. Moy. ann. (µg/gVS)
A	0,046	0,013	484	9,9	1	82	107	51	2,1	1120
					2	90	69	39	1,9	154
					3	88	109	29	1,6	942
B	0,078	0,008	698	14,9	1	93	121	25	2,15	923
					2	93	72	23	2,5	48
					3	99	92	18	1,6	1680
C	0,120	0,014	390	7,7	1	92	113	27	2,65	965
					2	98	76	26	1	471
					3	96	85	20	2,3	44
D	0,085	0,015	345	6,5	1	99	222	33	2,5	3380
					2	98	134	20	2,8	344
					3	98	101	20	2,15	203
E	0,180	0,020	368	7,3	1	92	77	23	1,15	286
					2	91	92	22	0,4	131
					3	96	68	26	1,8	52

Nous avons suivi la méthode préconisée par BERNER (1965). Quatre formes de soufre ont été analysées sur une quantité déterminée de sédiments humides. Ceux-ci sont d'abord soumis à un traitement acide (HCl 6N); l'hydrogène sulfuré dégagé est récupéré par barbottage dans de l'acétate de zinc à 10 % sous azote. Le sulfure de zinc formé est dosé par une solution titrée d'hyposulfite de sodium en présence d'empois d'amidon (Stand Meth. for Ex. water and Waste, 1965); cette fraction I correspond aux monosulfures.

La vase est reprise, filtrée à l'eau bouillante légèrement salée. Les sulfates ainsi récupérés (fraction II) sont mesurés par méthode gravimétrique : le précipité obtenu par adjonction de chlorure de baryum à 20 % est chauffée à 750 °C.

Le sédiment restant est repris et soumis à une extraction acétonique. Cette fraction III ainsi obtenue correspond au soufre élémentaire. Ce dernier est transformé en sulfures à l'aide de cuivre en poudre, l'acétone servant de catalyseur : les sulfures sont alors dosés comme précédemment (fraction I).

La dernière fraction (IV), correspondant au soufre résiduel, est dosée sur le sédiment récupéré et séché, par la méthode complexométrique LECO (Michigan). Le soufre est oxydé en courant d'oxygène dans un four à induction. Les composés émis ( $\text{SO}_2$ ,  $\text{SO}_3$ ) sont dosés titrimétriquement (procédé A.S.T.M. E 30-47) \*.

Les résultats sont tous exprimés en  $\mu\text{g/g}$  de vase sèche, mais en fait, seule la fraction IV a été dosée sur du sédiment sec; ce sédiment ayant perdu des composés lors des traitements précédents (carbonates notamment), un facteur de correction a été appliqué à la fraction de soufre résiduel.

— *Sources d'énergie organique* (données publiées ultérieurement) : nous avons envisagé quelques composés organiques, les oses et en particulier le glucose, les acides organiques et acides gras.

### 2.2.2. Analyses microbiologiques :

Selon des méthodes indiquées précédemment (CAHET, 1965), deux groupements fonctionnels ont été envisagés sur les dilutions des sédiments avec les milieux de base suivants :

— pour les sulfatoréducteurs :

$\text{NH}_4\text{SO}_4$ .....	1 g
$\text{K}_2\text{HPO}_4$ .....	0,5 g
$\text{MgSO}_4$ .....	1 g
$\text{NaCl}$ .....	10 g
Eau distillée .....	1 000 cc

\* Nous tenons à remercier ici le B.R.G.M.-Orléans qui nous a généreusement permis de faire l'analyse de cette fraction.

Trois milieux d'enrichissement ont été établis à partir de ce milieu de base avec des substrats énergétiques différents :

acétate de sodium (1 g/l), lactate de sodium 60 % (20 cc/l), ouate de cellulose (qq mg par tube).

Dans ce dernier cas, 2 g/l de bicarbonate de sodium sont ajoutés au milieu de base pour éviter une acidification lors de la dégradation de la cellulose.

Tous les milieux sont ajustés à pH 7,2, répartis en tubes de 12, auxquels était ajouté un clou, et stérilisés à l'autoclave.

Nous avons ensemencé trois tubes par dilution (un seul pour le milieu cellulose) afin d'évaluer le nombre de Bactéries le plus probable; les tubes sont isolés de l'air ambiant par un bouchon et entreposés à la température ordinaire.

— pour les oxydants du soufre élémentaire :

Milieu de base :

$K_2HPO_4$ .....	0,5 g
$NH_4Cl$ .....	1 g
$NaCl$ .....	10 g
Eau distillée .....	1 000 cc

Nous avons ajouté à ce milieu 20 cc d'une solution d'oligoéléments\* pour les microflores préférentiellement autotrophes, 10 cc de la solution et 1 g/l d'acétate de sodium (Merck) dans le cas des hétérotrophes.

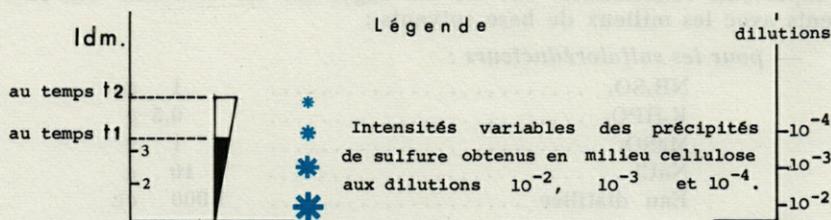
La répartition a été faite en tubes de 12 dans lesquels on place aseptiquement une pincée de soufre élémentaire stérilisé séparément.

Nous avons tenté d'indiquer le degré d'activité de ces microflores dans les milieux précités :

— sulfoxydants :

Des coefficients ont été attribués aux dilutions ( $C_d$  : 1, 2, 3, 4

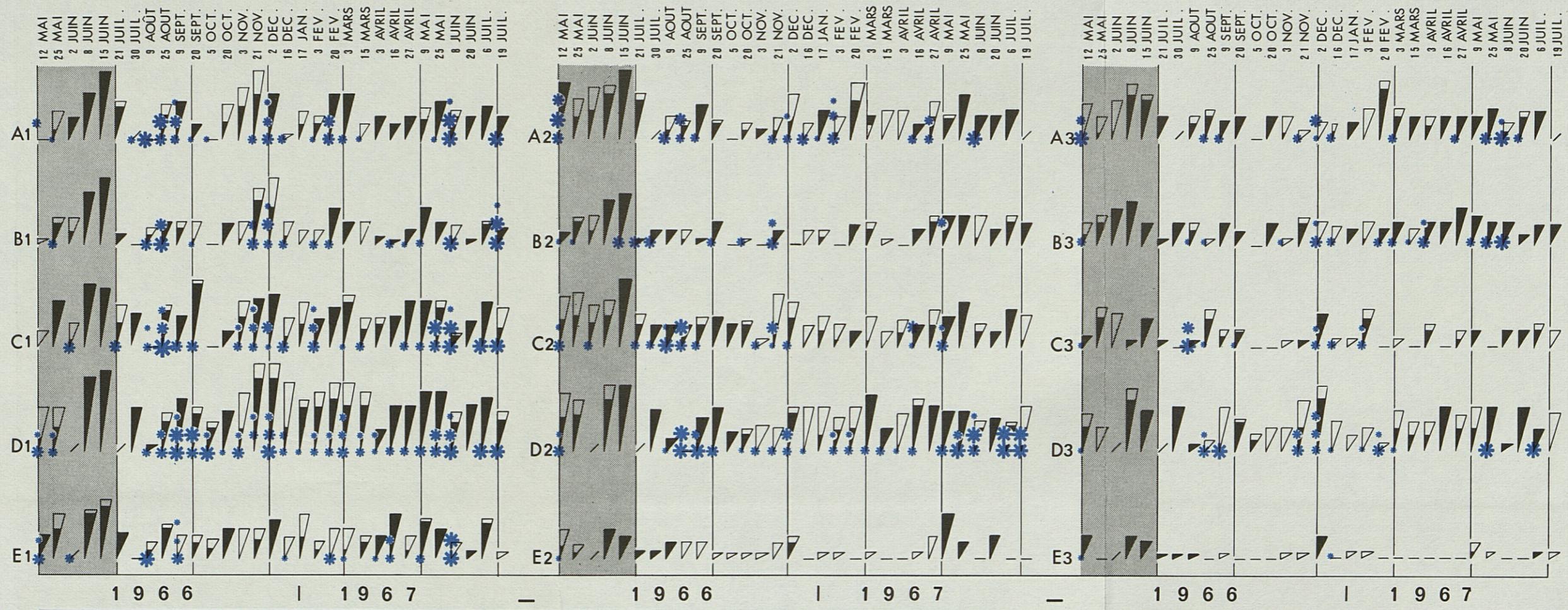
FIG. 3. — Fréquence et activité des microflores réductrices des sulfates aux trois niveaux sédimentaires en fonction des substrats carbonés.



\* Composition de la solution d'oligoéléments :  $ZnCl_2$ , 2g;  $CoCl_2$ , 2g; Acide molybdique, 2g;  $CuCl_2$ , 2g;  $MgCl_2$ , 5g;  $CaCl_2$ , 8,5g;  $MnCl_2$ , 2g;  $FeCl_3$ , 3g. Eau bidistillée, 1 000 cc.

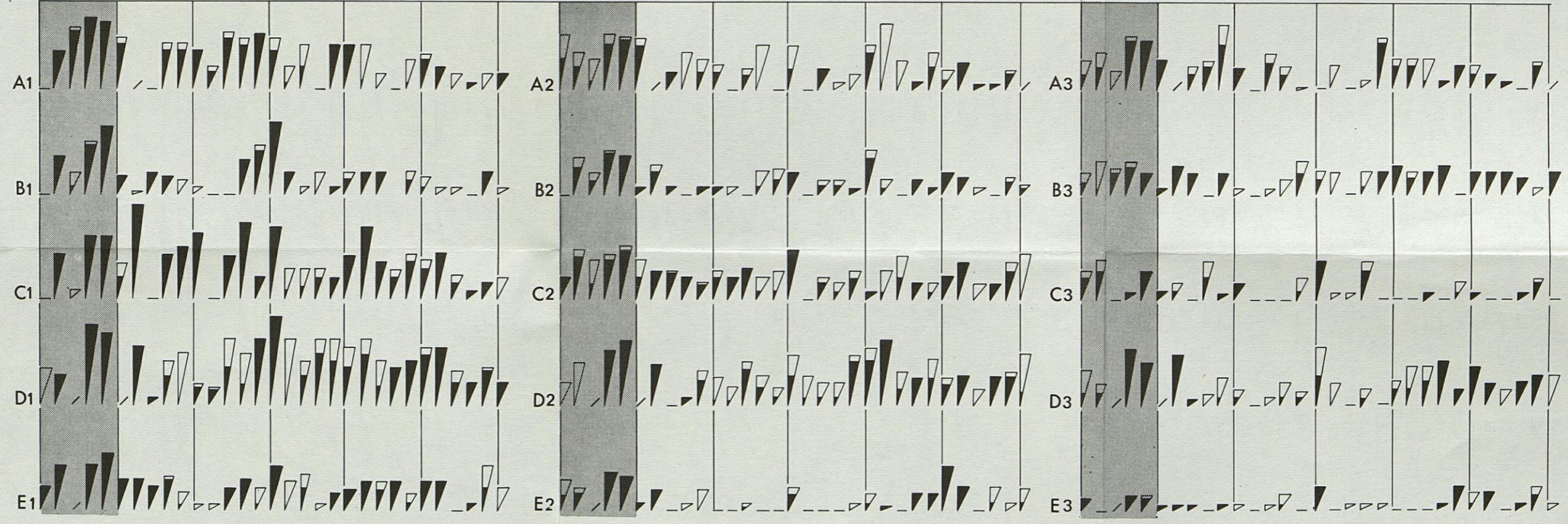
CARBONÉ

ACÉTATE



SUBSTRAT

LACTATE



aux dilutions  $10^{-1}$ ,  $10^{-2}$ ,  $10^{-3}$ ,  $10^{-4}$ ) et aux quantités de produit élaboré ( $C_q$  : 5, 10, 15, 20 selon la quantité de sulfate formé).

Pour chaque dilution on fait le produit  $C_d \times C_q$ . Un indice d'activité est proposé, fondé sur la somme des valeurs ainsi obtenues (FIALA, 1969) :

$$\text{Iact. sulfoxyd.} = \Sigma(C_d \times C_q) \times K$$

Cet indice  $I_{as}$  est corrigé d'un coefficient  $K = 1/2$ .  $K$  a été choisi empiriquement égal à 0,5 de façon que l'indice ait une valeur maximale égale à 100 quand les tubes présentent la teneur la plus élevée (coefficient 20) à toutes les dilutions.

Les coefficients 5, 10, 15, 20 attribués au facteur  $C_q$  représentent les quantités suivantes de sulfate précipitées par  $\text{BaCl}_2$  20 % : 1  $\mu\text{g}$ , 10  $\mu\text{g}$ , 20-50  $\mu\text{g}$  et  $> 100 \mu\text{g S.SO}_4^{--}/\text{cc}$ .

— *sulfatoréducteurs* :

Les coefficients mentionnés ( $C_q$  : 5, 10, 15, 20) ont été attribués aux précipités de sulfures obtenus en milieu cellulose et transcrits dans la figure 3. En ce qui concerne les deux autres milieux, nous proposons l'emploi de l'indice de dilution moyenne  $I_{dm}$  (POCHON *et coll.*, 1962) au temps  $t_1$  : 4 jours et  $t_2$  : 15 jours.

C'est le rapport entre le nombre de tubes positifs au temps  $t$  et le nombre de tubesensemencés par dilution.

Ces deux indices  $I_{as}$  et  $I_{dm}$  représentent une évaluation probable de l'activité des microflores avec quelques réserves en ce qui concerne les sulfoxydants bénéficiant au laboratoire d'une source d'oxygène appréciable quoique limitée (tubes de 12 utilisés donc rapport surface/volume faible).

### III. — RÉSULTATS MICROBIOLOGIQUES

#### 3.1. MICROFLORES RÉDUCTRICES DES SULFATES

Les cycles étant ralentis en milieu sédimentaire, nous avons pensé détecter une partie des phénomènes naturels par des prélèvements bimensuels. Cette tentative d'appréciation *minimale* des processus fait apparaître un certain rythme dans les indices d'activité sulfatoréductrice (milieu lactate).

Pour les sédiments superficiels, en prenant comme base la station la plus active (D), un certain nombre de périodes à caractères saisonniers apparaissent (fig. 3). On en distingue *une* en automne (fin novembre-début décembre), *une* en hiver (fin février-début mars), *une* au printemps avec deux pics (fin avril-fin mai),

deux (peut-être une troisième fin juillet) en été (fin juin-début juillet et fin août-septembre).

Il est surprenant de constater que ces pics réapparaissent aux mêmes périodes dans la plupart des stations : la majeure partie de l'étang semble donc réagir comme un tout à des ruptures d'équilibre.

On note, pour les autres stations, des degrés d'activité moindres voire très faibles (st. E) : il y a une corrélation entre l'activité sulfatoréductrice et la richesse des sédiments en monosulfures (tabl. 1).

Pour les sédiments sous-jacents les pics se situent sensiblement aux mêmes périodes mais sont nettement amortis pour disparaître complètement aux niveaux les plus profonds. Comme nous l'avons signalé plus haut, dans ces milieux, il y a compétition vis-à-vis d'un matériel alimentaire difficilement utilisable ou disponible; or on connaît l'exigence de ces microflores à l'égard du substrat carboné.

C'est la raison qui nous a conduit à envisager des numérations comparées avec le lactate de sodium et l'acétate de sodium.

Il apparaît nettement qu'en culture mixte les sulfatoréducteurs peuvent utiliser comme source d'énergie le radical  $\text{CH}_3 \text{COO}^-$  ce dont ils sont incapables en culture pure : les indices d'activité sont en tous points identiques, aux différentes périodes de l'année, à ceux en milieu lactate classique. Un premier aspect symbiotique en culture mixte est ainsi mis en évidence (CAHET, 1968). Un autre, bien connu, a été noté concernant les cellulolytiques anaérobies : leurs périodes d'apparition coïncident avec celles des autres substrats carbonés (fig. 3).

L'aspect physiologique de la métabiose concernant l'acétate est actuellement à l'étude.

### 3.2. MICROFLORES OXYDANTES DU SOUFRE ÉLÉMENTAIRE

On peut constater avec étonnement que leurs périodes d'activité coïncident avec celles des sulfato-réducteurs ou les suivent immédiatement (fig. 4 et fig. 5). Il existe donc un équilibre naturel concernant l'élaboration et l'expansion d'une substance écologiquement importante : l'hydrogène sulfuré. Ce rôle tampon déjà soupçonné (POSTGATE, 1960) apparaît ici nettement. Cette microflore contrôle activement l'effet nocif dû à ce composé dans les sédiments tout comme elle le fait dans les eaux (SOROKIN, 1964).

Comme toute phase anabolique naturelle en milieu tempéré, l'oxydation autotrophe présente un maximum d'activité à la fin de l'hiver et durant tout le printemps.

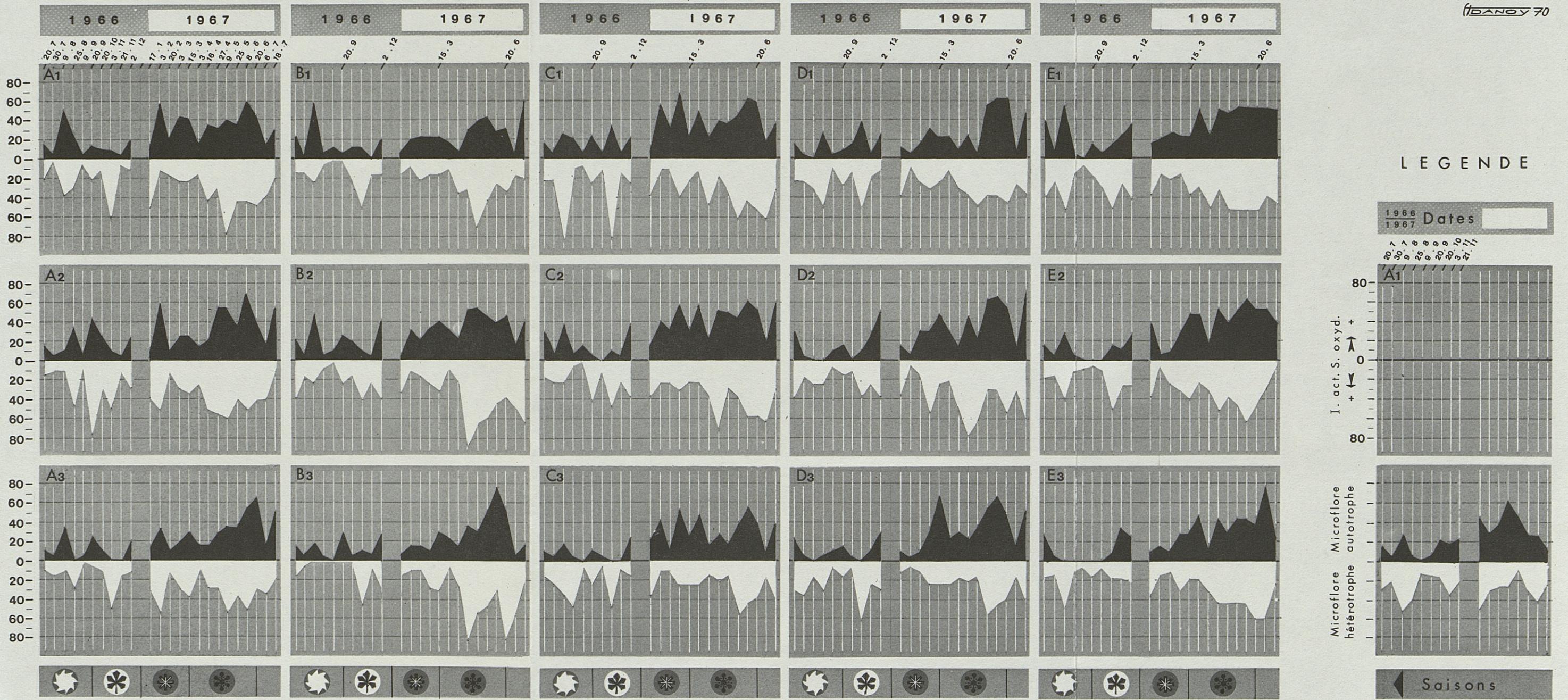


FIG. 4. — Fréquence des microflores oxydantes du soufre aux trois niveaux sédimentaires étudiés.

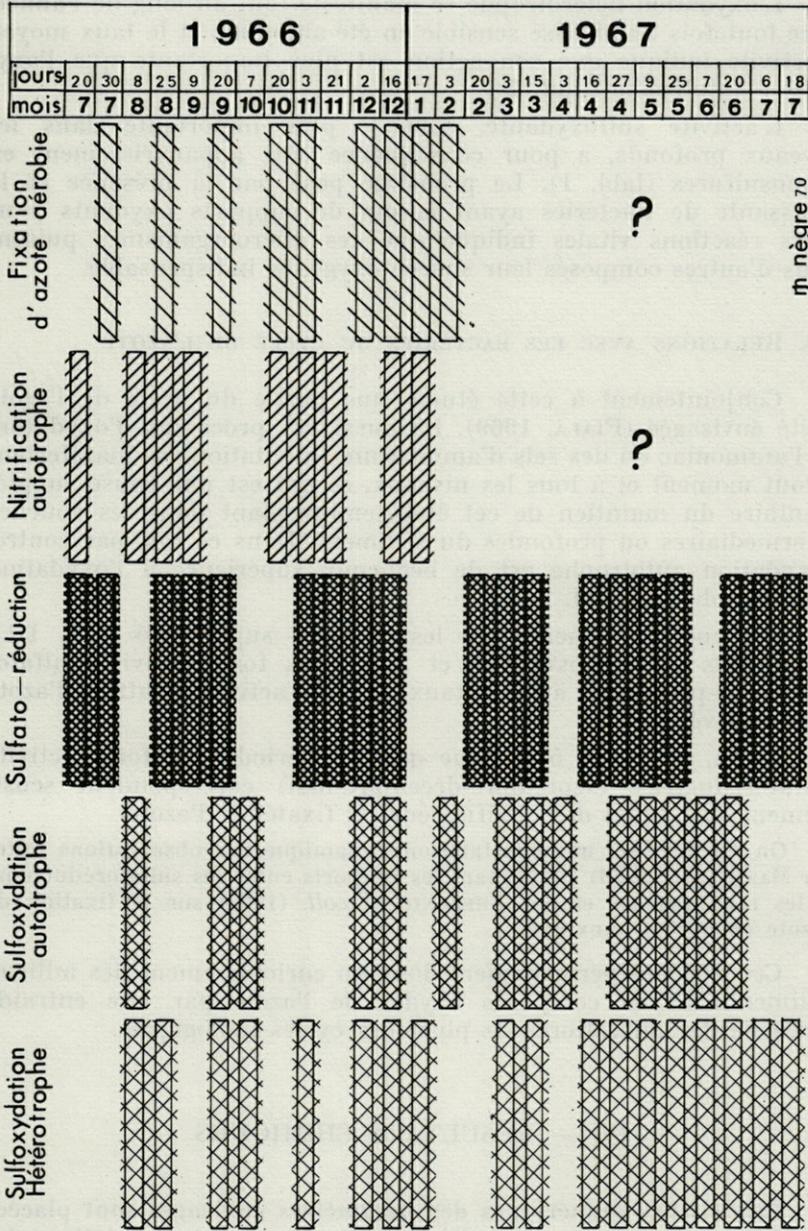


FIG. 5. — Périodes d'activité des différentes microflores en 1966-1967.

L'oxydation hétérotrophe se manifeste tout au long de l'année, avec toutefois une baisse sensible en été-automne, et le taux moyen d'activité indique que son action est plus importante que l'oxydation autotrophe (tabl. 2).

L'activité sulfoxydante, souvent plus importante dans les niveaux profonds, a pour conséquence leur appauvrissement en monosulfures (tabl. 1). Le problème posé par la présence et la croissance de Bactéries ayant besoin de supports oxydants pour leurs réactions vitales indique que ces microorganismes puisent dans d'autres composés leur source oxygénée indispensable.

### 3.3. RELATIONS AVEC LES BACTÉRIES DU CYCLE DE L'AZOTE

Conjointement à cette étude, une partie du cycle de l'azote a été envisagée (FIALA, 1969). Là aussi, les processus d'oxydation de l'ammoniac ou des sels d'ammonium (nitritation) se manifestent à tout moment et à tous les niveaux, ce qui est une cause supplémentaire du maintien de cet état semi-oxydant dans les couches intermédiaires ou profondes du sédiment. Dans ce cas, par contre, l'oxydation autotrophe est de beaucoup supérieure à l'oxydation hétérotrophe (tabl. 2).

On note également que les niveaux superficiels (A1, D1), très riches en monosulfures et à la plus forte activité sulfato-réductrice présentent aussi le taux moyen d'activité fixatrice d'azote le plus élevé.

Enfin, la figure 5 indique que les périodes de forte activité sulfatoréductrice (septembre-décembre-mai) correspondent sensiblement avec celles des nitrificateurs et fixateurs d'azote.

On retrouve ici une constatation dynamique des observations faites par MAKHTIEVA (1963) concernant les rapports entre les sulfatoréducteurs et les nitrificateurs et par BREZONIC *et coll.* (1969) sur la fixation de l'azote en milieu anoxique.

Ces périodes permettraient donc un enrichissement des milieux sédimentaires en composés oxydés de l'azote par une entraide mutuelle des microflores de plusieurs cycles biologiques.

## IV. — RÉSULTATS CHIMIQUES

Les valeurs numériques des paramètres envisagés sont placées en annexe; les teneurs les plus significatives et les variations les plus importantes seront mentionnées au fur et à mesure de notre exposé.

TABLEAU 2  
*Fixation de l'azote, oxydation de l'azote minéral et du soufre minéral :  
 indices moyens d'activité des microflores.*

Niveaux des stations	Microflores de l'AZOTE *				Microflores du SOUFRE	
	Nitritation autotrophe	Nitritation hétérotrophe	Fixation aérobie	Fixation anaérobie	Sulfoxydation autotrophe	Sulfoxydation hétérotrophe
A1	22,8	9,3	41,8	2,7	26,1	27,8
A2	23,8	4,8	32	2	27,8	33,3
A3	23,4	5,8	25,3	2,6	22,2	25,2
B1	23,75	7,2	37,8	10,2	20,5	21,6
B2	24,7	5,6	23,7	11,3	28,1	31,8
B3	23,4	5,0	20,1	8,5	21,0	24,9
C1	17,6	9,9	36,1	4,0	29,8	31,7
C2	20,5	6,3	22,4	3,2	30,7	31,9
C3	16,5	3,1	18,7	2,2	21,3	24,5
D1	21,0	9,0	45,5	9,0	21,9	27,4
D2	21,2	5,9	28,6	5,9	26,6	31,4
D3	21,0	5,9	18,5	3,4	24,2	31,2
E1	22,4	10,9	33,7	7,0	30,5	32,0
E2	23,2	4,5	22,0	4,6	25,5	27,5
E3	21,2	8,6	15,3	7,0	23,2	25,8

\* Chiffres obligeamment communiqués par M. FIALA.

#### 4.1. ACCEPTEURS D'ÉLECTRONS

— Si dans l'eau les teneurs moyennes en sulfates suivent étroitement les gradients de salinité (tabl. 1) cette observation n'est que partielle dans les sédiments superficiels (tabl. 3) où les sulfates subissent des transformations.

Sur les profils verticaux des sédiments, on constate que les teneurs moyennes des sulfates diminuent avec la profondeur alors que celles des nitrates augmentent (tabl. 3).

— En ce qui concerne les amplitudes de variations des sulfates par quinzaine (annexe) elles sont importantes pour les niveaux superficiels puis s'amortissent en profondeur dans un rapport 100/50/25 ou 65.

Pour les niveaux superficiels, une chute sensible (fin automne-hiver) s'insère entre deux périodes régulières d'enrichissement (fin été-automne et printemps).

Pour les niveaux profonds, on note des variations cycliques en E2 et E3 et en général des variations brutales en automne-hiver; les amplitudes sont très importantes pour les niveaux riches en monosulfures (A3 et B3).

Le schéma thermodynamique proposé n'est pas respecté dans ce milieu lagunaire. A tous moments ces formes oxygénées sont présentes et les nitrates en particulier pourront exercer leur contrôle dans le déroulement des séquences ultérieures (LASKOWSKI *et coll.*, 1967).

En milieu marin, ATKINSON *et coll.* (1967) avaient signalé la présence simultanée de méthane et de sulfate, incompatible avec le modèle thermodynamique. Les sulfatoréducteurs, par oxydation incomplète du substrat organique, produisent des acides gras inférieurs. Ils provoquent ainsi le développement des Bactéries méthanifères bien avant la disparition complète des sulfates.

#### 4.2. DONNEURS D'OXYGÈNE

Ces composés se présentent comme des facteurs limitants pour les sulfoxydants car il semble exclu que les quantités importantes d'oxygène puissent parvenir aux microorganismes des niveaux profonds (KANWISHER, 1962; FENCHEL, 1969). Seule paraît possible une microaérophilie.

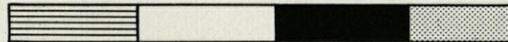
Toutefois, certaines microflores chemosynthétiques utilisent l'oxygène des nitrates en anaérobiose; d'autres composés chimiques

TABLEAU 3

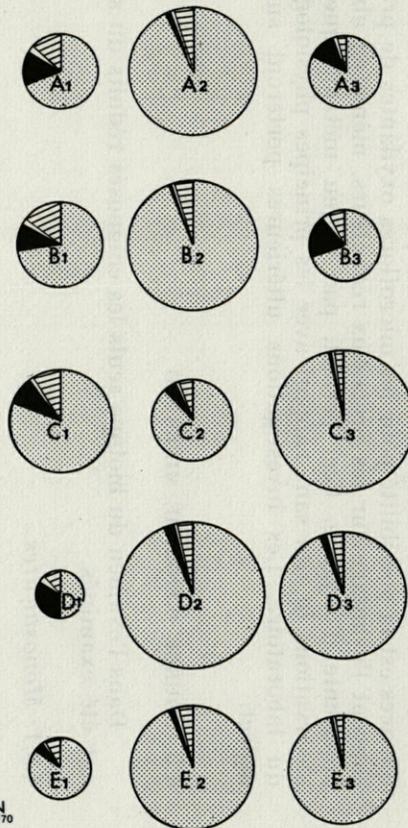
*Teneurs moyennes des nitrates en eau interstitielle.  
Teneurs moyennes et proportions des formes réduites et oxydées du soufre dans les sédiments.*

Niveaux	Nitrates µg/ml	S.Sulfates µg/g	S.Soufre élémentaire µg/g	S.Monosul- fures µg/g	S.Soufre résiduel µg/g
A <sub>1</sub>	0,04	1120	119	1120	5240
A <sub>2</sub>	0,05	616	69	154	12690
A <sub>3</sub>	0,10	345	99	942	6010
B <sub>1</sub>	0,05	1370	152	923	6470
B <sub>2</sub>	0,05	680	60	48	12860
B <sub>3</sub>	0,07	525	63	1680	5330
C <sub>1</sub>	0,09	913	119	965	8890
C <sub>2</sub>	0,07	493	54	471	7680
C <sub>3</sub>	0,08	371	85	44	14350
D <sub>1</sub>	0,04	1300	315	3380	5250
D <sub>2</sub>	0,05	570	118	344	14970
D <sub>3</sub>	0,05	435	102	203	11900
E <sub>1</sub>	0,02	600	90	286	5500
E <sub>2</sub>	0,05	604	86	131	12360
E <sub>3</sub>	0,09	272	68	52	10870

Pourcentage des  
différentes  
formes de soufre }



N  
70



(oxyde de fer ou de manganèse par exemple) pourraient servir de support oxydant.

Le modèle thermodynamique n'étant pas suivi, une des conséquences est la possibilité pour les microflores oxydantes de prendre souvent l'avantage sur les processus réducteurs, même en absence apparente d'oxygène. Ceci permet, par le jeu métabiotique, des observations *in situ* sans rapport avec les principes physiologiques du laboratoire. Les investigations ultérieures porteront sur cet aspect.

#### 4.3. SOURCE D'ÉNERGIE MINÉRALE

Dans l'examen du biotope seuls les composés réduits du soufre ont été examinés.

##### 4.3.1. *Monosulfures*

Ils figurent parmi les substances les plus réduites du soufre (nombre d'oxydation  $-2$ ). Solubles dans HCl concentré, ils se présentent sous diverses formes indiquées précédemment (CAHET, 1965); l'une d'elles provoque la coloration noire typique des sédiments réducteurs. Leurs teneurs moyennes rendent compte du résultat de la compétition entre flores réductrices et oxydantes si bien que les stations d'activité sulfatoréductrice élevée en seront les plus riches (tabl. 3).

Dans les couches profondes du sédiment ces teneurs diminuent, sauf pour certains niveaux appartenant à des zones de sédimentation rapide (A3, B3, embouchure actuelle de la Berre).

Dans l'examen détaillé des teneurs par quinzaine, les amplitudes de variations sont grandes sauf pour la station E (fig. 6).

Aux niveaux superficiels, les pics correspondent avec les périodes d'activité sulfatoréductrice. Un pic complémentaire apparaît en octobre correspondant peut-être en cette période catabolique à une réduction du soufre organique.

Aux niveaux intermédiaires, les périodes sont parfois identiques à celles des précédents mais les amplitudes sont nettement amorties, sauf pour C2.

Aux niveaux profonds, deux cas se présentent, l'un avec des moyennes faibles aux variations régulières (3 pics), l'autre avec des amplitudes très importantes (A3, B3, D3).

##### 4.3.2. *Soufre élémentaire*

C'est la fraction soufrée la plus faible. Les pourcentages les plus élevés se rencontrent pour les stations riches en mono-

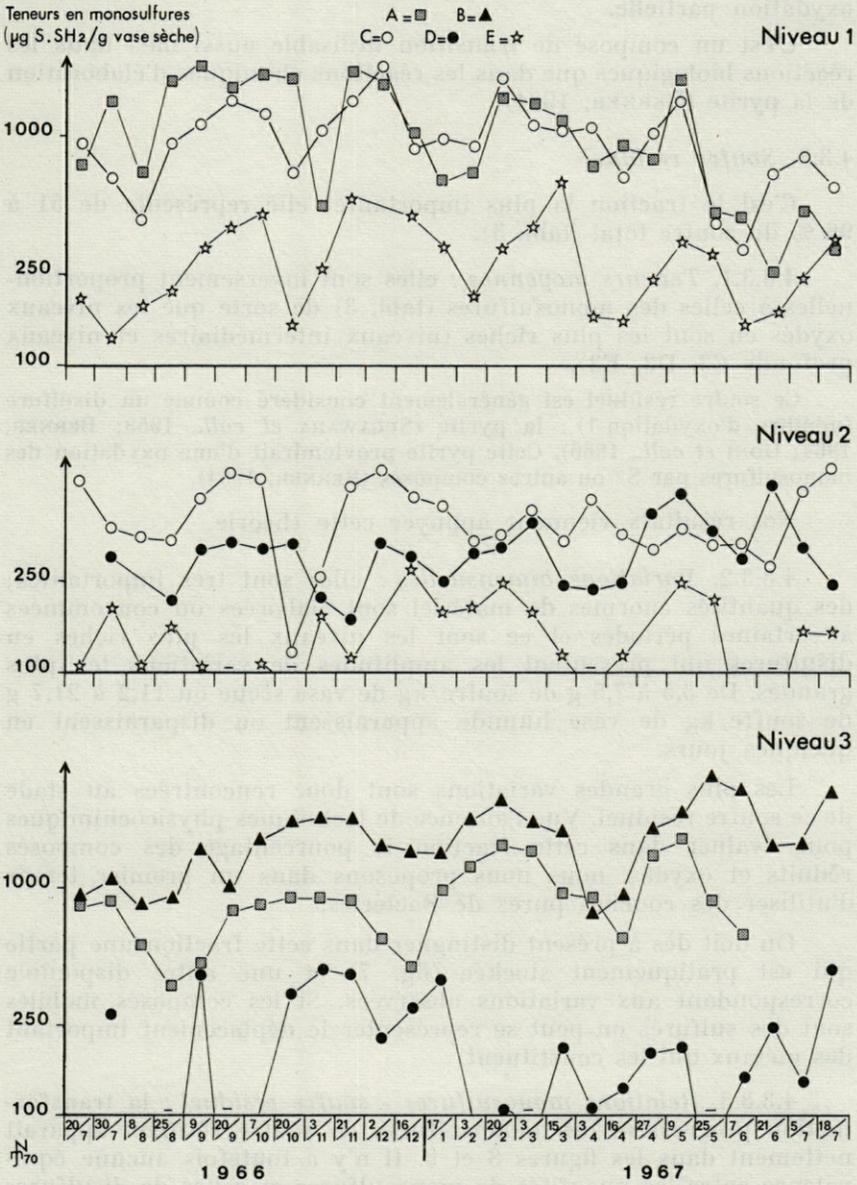


Fig. 6. — Variations saisonnières des teneurs en monosulfures pour quelques niveaux sédimentaires (stations A, B, C, D, E).

sulfures (tabl. 3) : le soufre élémentaire peut provenir de leur oxydation partielle.

C'est un composé de transition utilisable aussi bien dans les réactions biologiques que dans les réactions chimiques d'élaboration de la pyrite (BERNER, 1964).

#### 4.3.3. Soufre résiduel

C'est la fraction la plus importante; elle représente de 51 à 96 % du soufre total (tabl. 3).

4.3.3.1. *Teneurs moyennes* : elles sont inversement proportionnelles à celles des monosulfures (tabl. 3) de sorte que les niveaux oxydés en sont les plus riches (niveaux intermédiaires et niveaux profonds C3, D3, E3).

Ce soufre résiduel est généralement considéré comme un disulfure (nombre d'oxydation-1) : la pyrite (SUGAWARA *et coll.*, 1953; BERNER, 1964; GONI *et coll.*, 1966). Cette pyrite proviendrait d'une oxydation des monosulfures par S° ou autres composés (BERNER, 1964).

Nos résultats viennent appuyer cette théorie.

4.3.3.2. *Variations bimensuelles* : elles sont très importantes; des quantités énormes de matériel sont élaborées ou consommées à certaines périodes et ce sont les niveaux les plus riches en disulfures qui présentent les amplitudes de variations les plus grandes. De 3,5 à 7,5 g de soufre/kg de vase sèche ou 11,2 à 21,7 g de soufre/kg de vase humide apparaissent ou disparaissent en quelques jours.

Les plus grandes variations sont donc rencontrées au stade de ce soufre résiduel. Vue l'absence de techniques physicochimiques pour évaluer dans cette fraction le pourcentage des composés réduits et oxydés, nous nous proposons dans un premier temps d'utiliser des couches pures de Bactéries.

On doit dès à présent distinguer dans cette fraction une partie qui est pratiquement stockée (fig. 7) et une autre disponible correspondant aux variations observées. Si les composés mobiles sont des sulfures on peut se représenter le déplacement important des métaux qui les constituent.

4.3.3.3. *Relations monosulfures - soufre résiduel* : la transformation progressive des monosulfures en soufre résiduel apparaît nettement dans les figures 8 et 9. Il n'y a toutefois aucune équivalence entre les quantités de monosulfures et celles de disulfures formés. Les teneurs en monosulfures relevées ne sont que l'aperçu instantané d'un phénomène global qui a pour phase ultime l'enrichissement en disulfures. Fréquemment, dans les niveaux oxydés,

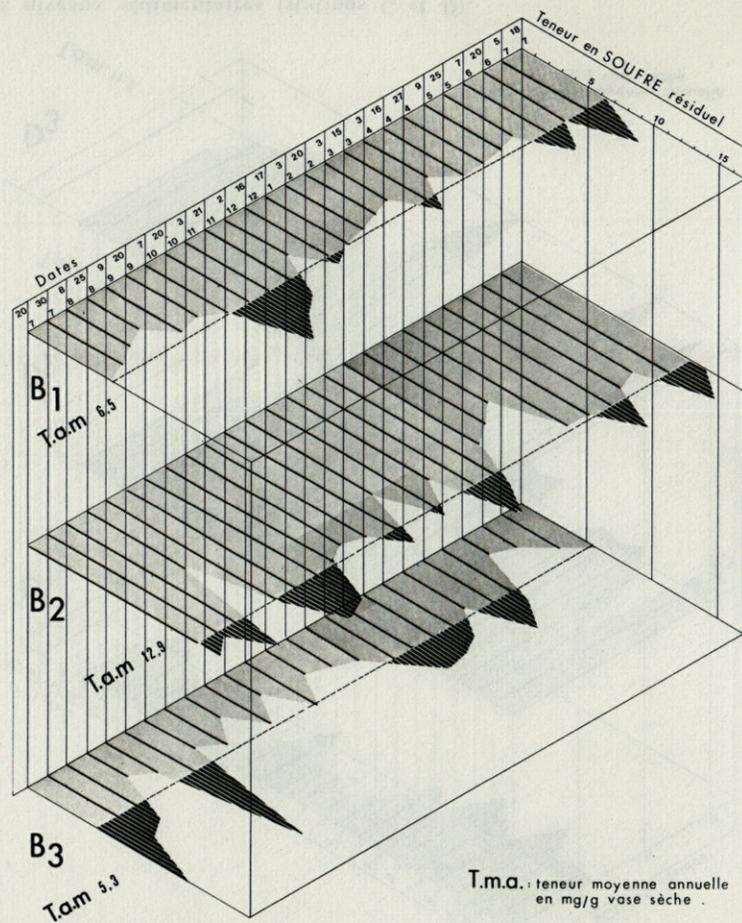
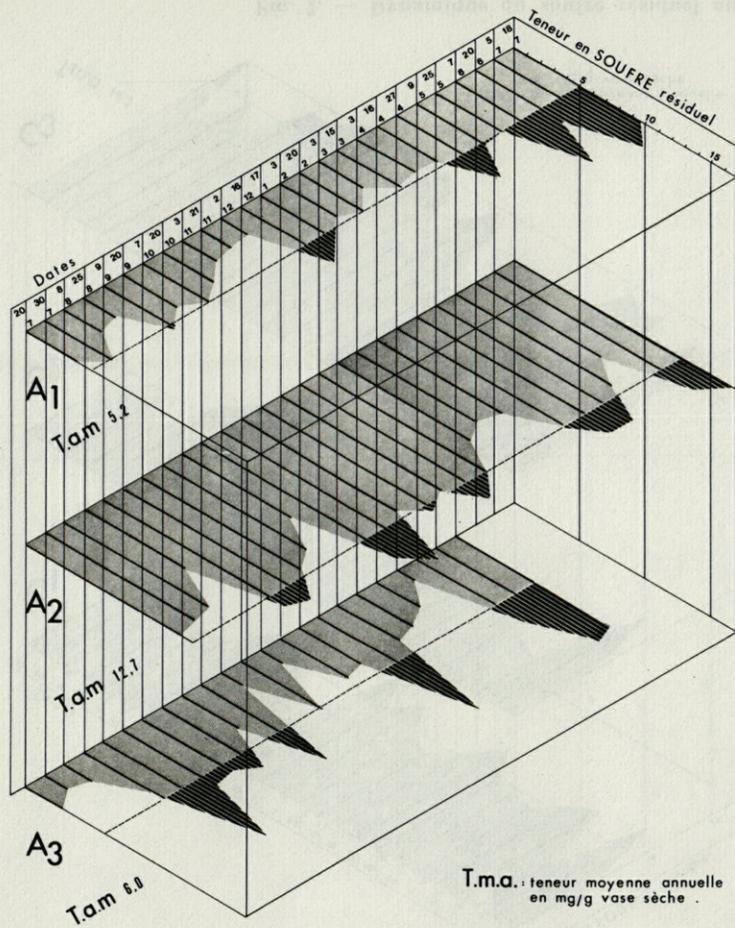


FIG. 7. — Dynamique du soufre résiduel aux trois niveaux sédimentaires (stations A et B).

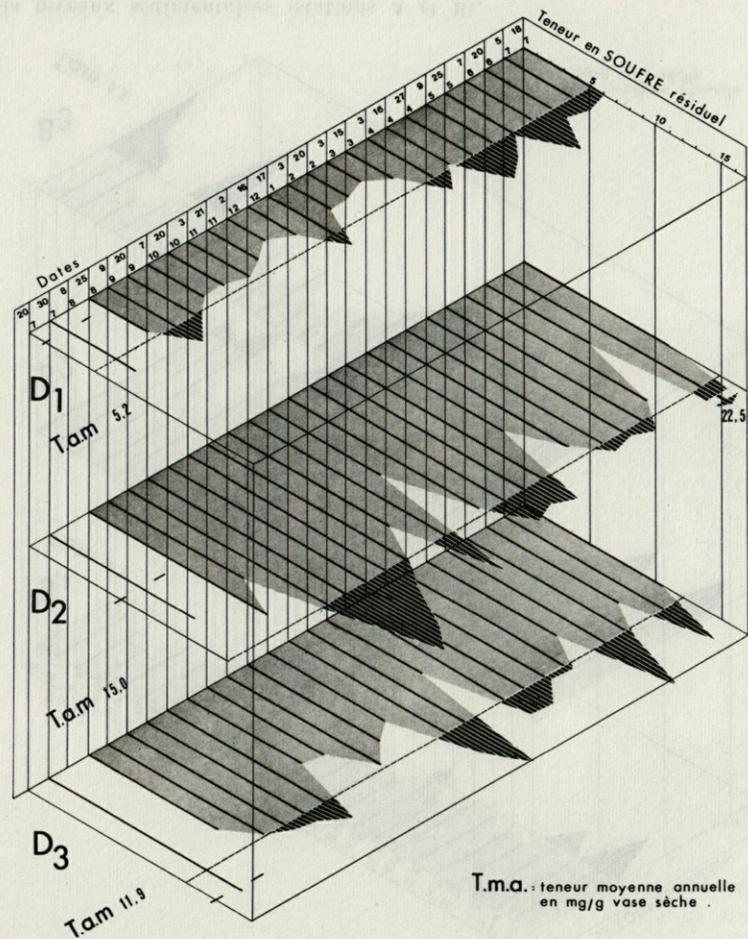
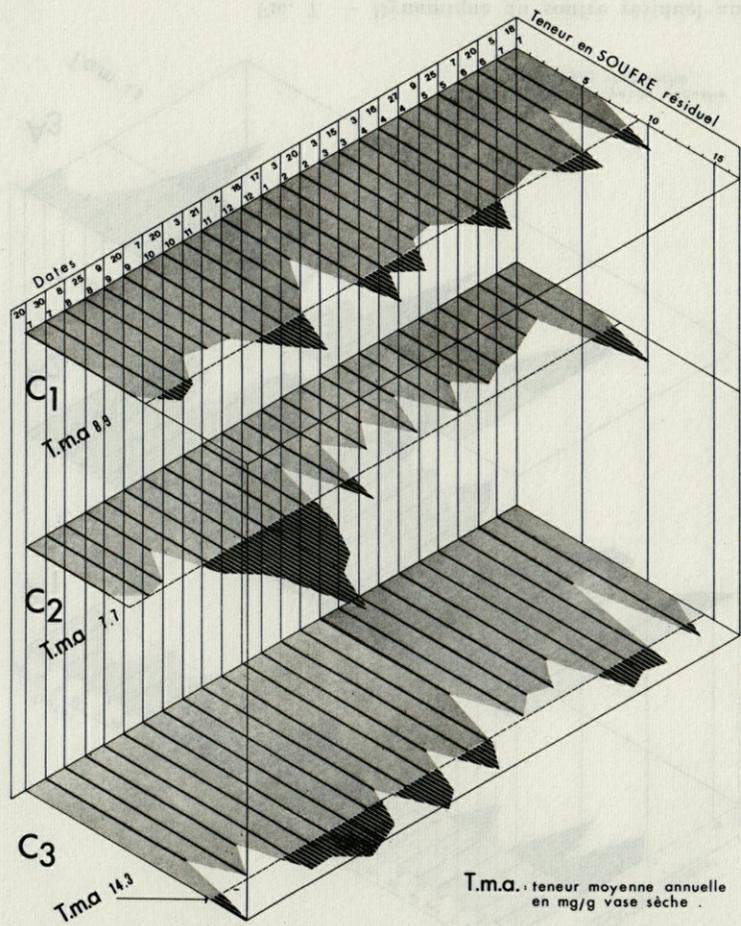


FIG. 7. — Dynamique du soufre résiduel aux trois niveaux sédimentaires (stations C et D).

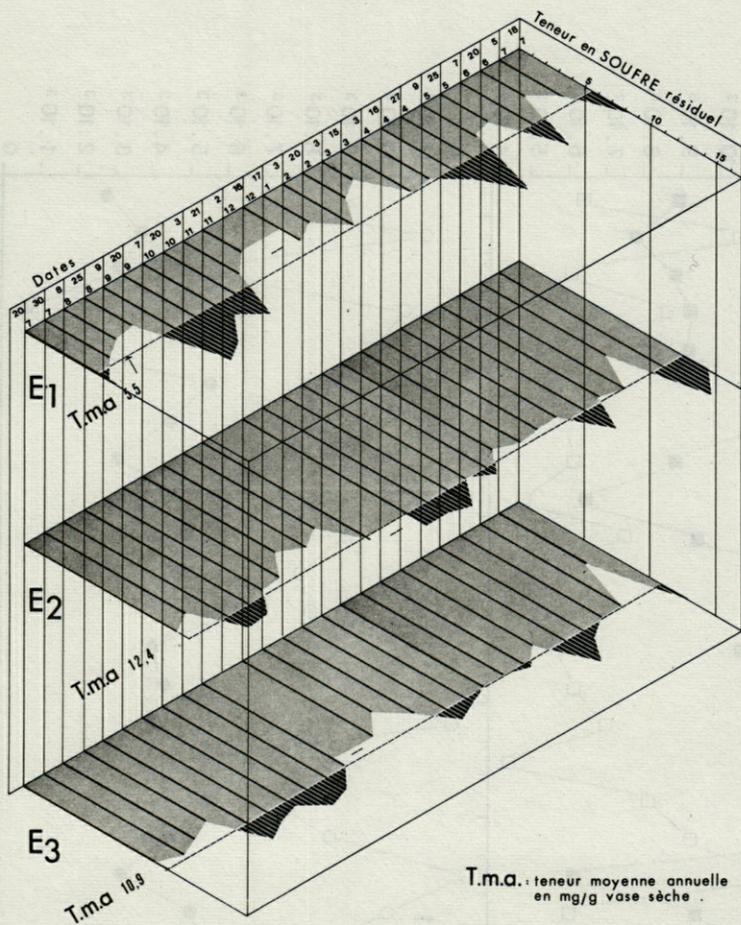


Fig. 7. — Dynamique du soufre résiduel aux trois niveaux sédimentaires (stations E).

les disulfures sont élaborés directement à partir de l'hydrogène sulfuré, sans stade monosulfures.

Dans cette transformation la séparation des processus chimiques et biologiques est délicate. Le plus souvent, les microflores sulfoxydantes interviennent avant et après les pics de disulfures. Elles utilisent l'énergie des composés réduits du soufre à deux niveaux : lors du passage mono- en disulfures et lors du passage disulfures en forme oxydées du soufre.

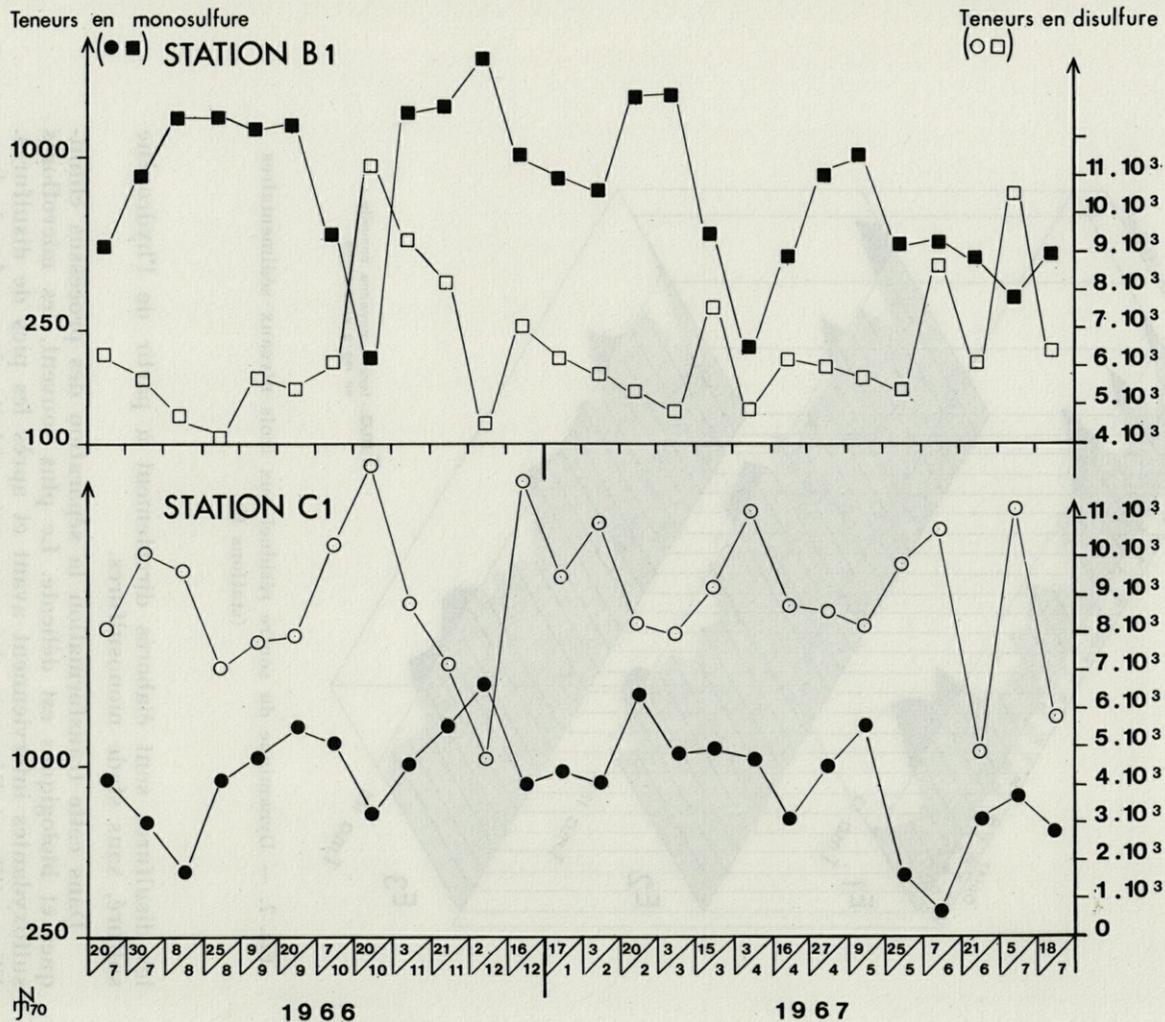
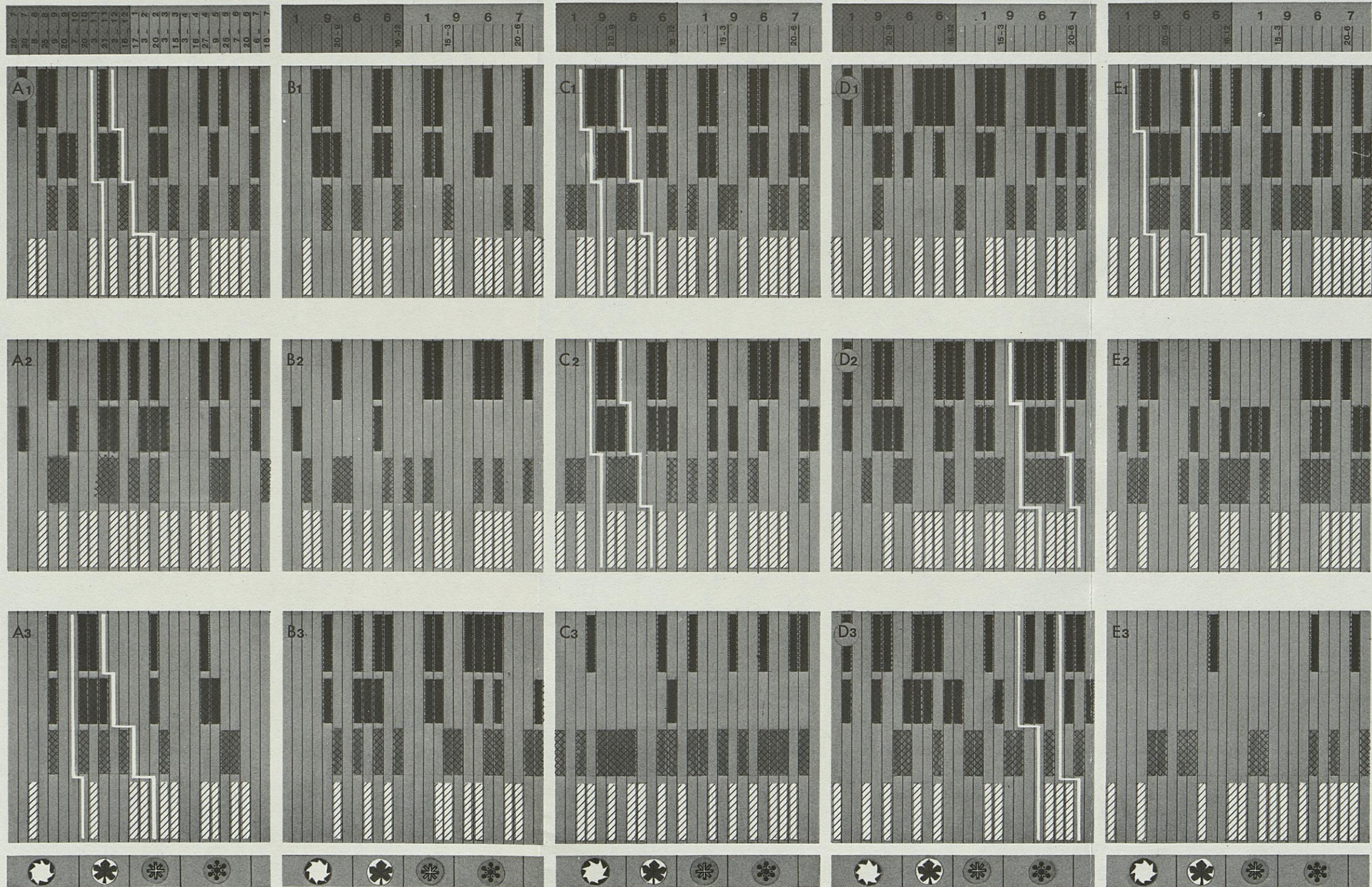


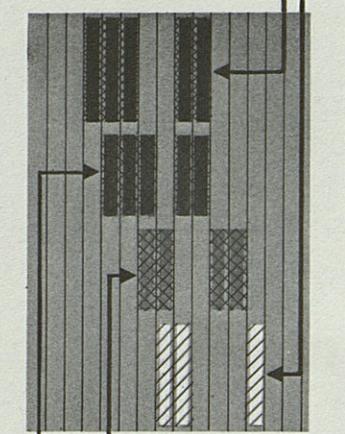
FIG. 8. — Variations des monosulfures et disulfures aux niveaux B<sub>1</sub> et C<sub>1</sub>. (en μg/g vase sèche).



◀ DATES

LEGENDE

SULFOXYDATION  
SULFATOREDUCTION



DISULFURES  
MONOSULFURES

◀ SAISONS

R. J. N. E. G. E. 7 0

FIG. 9. — Relations entre les périodes d'activité des microflores du soufre et les pics des teneurs en mono-et disulfures.

Si les variations quantitatives observées sont celles de la pyrite, on distingue dans l'année plusieurs cycles d'apparition de cette forme soufrée. Les périodes d'élaboration correspondraient à une mise en réserve d'énergie pour l'écosystème; celles de disparition auraient comme conséquence une production microbienne pour les chaînes trophiques.

## CONCLUSIONS

Hétérogène par sa structure et sa diversité, le complexe lagunaire de Bages-Sigean se révèle homogène par ses réactions vitales. Système en communication permanente avec l'air (par opposition avec ceux plus profonds riches en  $H_2S$ ), il présente une végétation benthique abondante qui contribue à la bonne oxygénation des eaux et fournit un apport organique important au milieu sédimentaire.

Dans ce biotope, l'écosystème-sédiment a été étudié dont la fonction principale est la décomposition de la matière organique avec restitution de substances nutritives à l'eau surnageante. L'analyse biocénotique étant actuellement impossible sur le plan microbien, seuls ont été décelés les effets de certaines réactions métaboliques spécifiques.

La dégradation de la matière organique suit généralement un schéma théorique selon l'accepteur d'oxygène utilisé ( $O_2$ ,  $NO_3^-$ ,  $SO_4^-$ ,  $CO_2$ ) et aboutit à des composés plus simples. Si en aérobiose ces composés sont dépourvus d'énergie chimique potentielle, en anaérobiose ils en sont riches, qu'ils soient inorganiques ( $NH_3$ ,  $SH_2$ ,  $H_2$ ,  $CH_4$ ) ou organiques (glucides, acides organiques et gras). Leur formation se fait par des voies chemotrophiques.

C'est l'écosystème qui bénéficie de cette énergie au détriment des microflores anaérobies dont le temps de génération est relativement long. Dans ce cas, l'énergie est donc conservée; elle n'est transférée qu'avec l'apparition de processus d'oxydation qui, par chemotrophie, consommeront ces composés énergétiques et serviront de producteurs secondaires aux chaînes trophiques du sédiment.

Dans la recherche de la distribution, du rythme et de l'intensité de ces processus, parmi les cycles biogéochimiques élémentaires, trois sont d'intérêt énergétique : ceux du carbone, de l'azote et du soufre. Nous avons étudié le dernier, qui est l'un des plus importants sur le plan écologique et géochimique, tout en suivant ses relations vis-à-vis des deux autres.

Si la succession des microflores attendue lors de la dégradation de la matière organique n'est pas respectée ici, nous avons mis

par contre en évidence une activité cyclique des Bactéries réductrices des sulfates qui a lieu aux mêmes périodes sur l'ensemble de l'étang (année 1966-1967).

Le développement de ces microflores, variable selon les stations, amène la formation d' $H_2S$  qui est précipité en monosulfures dans les sédiments.

Un équilibre a été trouvé entre les Bactéries qui élaborent et celles qui oxydent ces composés; dans le processus d'oxydation, l'action des hétérotrophes sulfoxydants semble plus constante mais il n'est pas prouvé qu'elle soit plus efficace que celle des autotrophes.

Le résultat de ces phases oxydoréductrices est l'accumulation de monosulfures ou de disulfures selon que dominant les Bactéries réductrices oxydantes.

Ces disulfures (pyrite) représentent la plus abondante de toutes les fractions soufrées (51 à 96 %), et subissent des variations saisonnières considérables. Ils appartiennent à une fraction résiduelle issue de différents traitements chimiques : il est donc nécessaire de pousser très loin l'analyse chimique pour trouver des variations périodiques en milieu sédimentaire.

Cette fraction semble provenir des monosulfures : nos observations jointes aux constatations diagénétiques des géochimistes le montrent. Cette transformation nécessite une oxydation qui peut être chimique (autooxydation en présence d'ions métalliques, LA RIVIÈRE, 1967) ou microbiologique à laquelle les organismes sulfoxydants ne seraient pas étrangers. Dans un deuxième temps, ces oxydants provoquent une oxydation de ces disulfures en formes oxydées du soufre.

La formation, l'accumulation, la disparition d'une partie de ces mono- et disulfures se produisent ainsi périodiquement dans l'année à tous les niveaux : ces processus correspondraient à la mise en réserve puis à la consommation de ces substances riches en énergie. Toutefois, la composition encore mal définie de cette dernière fraction ne nous autorise pas à tirer des conclusions définitives.

Si les sulfatoréducteurs semblent dominer dans les niveaux superficiels, dans les couches intermédiaires ou profondes l'avantage revient fréquemment aux oxydants. La présence de ces derniers et leur action inattendues en de tels milieux permettent une oxydation du sédiment et provoquent ainsi une disparition progressive voire totale des monosulfures.

Ici interviennent différents processus métabiotiques : l'extension des sulfatoréducteurs paraît limitée par leur exigence du

point de vue nutritif et nous avons mis en évidence une nouvelle forme d'association, basée sur l'utilisation de sels d'acétate comme substrat énergétique; nous avons vérifié dans le temps une autre association avec les cellulolytiques anaérobies.

Un autre facteur limitant à leur extension est leur temps de génération relativement long, comme toutes les Bactéries anaérobies. Ceci nous a permis, par des prélèvements bimensuels de relever leurs périodes de développement; mais, en présence de quantités limitées de substance ils seront moins compétitifs, ce qui explique leur faible activité dans la plupart des couches profondes des sédiments.

Enfin, ils se limitent eux-mêmes en fournissant un métabolite riche en énergie ( $H_2S$ ) dont bénéficient les Bactéries oxydantes antagonistes au temps de génération plus court.

Ces dernières vivent dans un milieu dépourvu d'oxygène mais riche en capacité oxydante ( $NO_3^-$ ,  $SO_4^{2-}$ ,  $CO_2$  entre autres) et le caractère de microaérophilie de ces Bactéries a été signalé (GUNDERSEN, 1966) au même titre que ceux de la fixation de l'azote (DALTON et POSTGATE, 1969). Leur présence active au sein des sédiments suppose peut être une association métabiotique soutenue en certains cas par les macrophytes.

A aucun moment la toxicité par  $SH_2$  ne peut avoir lieu car les périodes d'activité des oxydants suivent ou chevauchent celles des sulfatoréducteurs et limitent ainsi leurs effets de nuisance.

Cela permet au biotope de servir de zone d'engraissement à une faune abondante venue de la mer.

Nous avons seulement envisagé les mouvements de matériaux et la dynamique des substrats énergétiques du soufre. Nous regrettons que les données concernant l'azote soient trop fragmentaires; nous aurions eu une idée plus exacte des apports du sédiment en substances indispensables à la synthèse organique très importante que l'on rencontre dans les eaux de ce complexe. Nous avons toutefois signalé au cours de ce travail des relations étroites entre les microflores du soufre et de l'azote qui contribuent à l'approvisionnement des sédiments et des eaux surnageantes. Le sédiment réagit cycliquement dans cet apport; il existe vraisemblablement un jeu entre les apports continentaux automno-hivernal et les apports constants ou cycliques par les sédiments qui permettent un développement phytoplanctonique périodique (FIALA, 1969) et une végétation aquatique prolifique en été.

Sur le plan géochimique, nous pourrions conclure que dans ce biotope les composés soufrés subissent des transformations si importantes que l'utilisation du rapport  $S^{32}/S^{34}$  dans l'attribution de leur origine semble délicate. D'autre part les milieux étudiés

sont peu propices à la conservation de la matière organique, donc à leur étude diagénétique.

Sur le plan biologique, la fonction d'équilibre exercée par les microflores oxydantes limitent par des phases rythmiques l'accumulation de certains produits du métabolisme anaérobie, sulfures ou substances hydrocarbonées considérées comme polluantes (MALLET *et coll.*, 1967); ils rendent ainsi le milieu propice à une activité microfaunique, servant elles-mêmes de matériel alimentaire.

Le milieu sédimentaire riche en monosulfures ne doit pas être interprété comme un milieu définitivement pollué mais à évolution particulière : le *sulfuretum*. Il permet la disponibilité de certains éléments nutritifs pour les cycles biologiques et une production secondaire pour les chaînes trophiques. La connaissance des équilibres qui s'y déroulent permettront d'évaluer la capacité d'auto-digestion naturelle des composés polluants qui s'y formeront ou s'y déposeront.

## RÉSUMÉ

Dans la recherche de la distribution, du rythme et de l'intensité des processus chemotrophiques en milieu sédimentaire lagunaire, nous avons envisagé le cycle biogéochimique du soufre.

Les microflores élaboratrices d'hydrogène sulfuré (à partir des sulfates) et celles oxydant ce gaz ou les composés qui en dérivent (sulfures, soufre élémentaire) présentent des activités cycliques dans les sédiments.

Un équilibre quasi permanent entre ces deux microflores a été relevé qui limite ainsi les aires abiotiques dues à ce composé toxique.

L'activité variable de ces microflores aux différents niveaux sédimentaires nous a amené à considérer plusieurs aspects métabiotiques qui seront approfondis ultérieurement, tels que la nutrition organique des sulfato-réducteurs ou la source d'oxygène pour les Bactéries oxydantes vivant dans les couches profondes des sédiments.

Certains rapports entre les cycles de l'azote et du soufre ont été observés par exemple en ce qui concerne la fixation anaérobie de l'azote.

Conjointement à cette étude biologique, nous avons suivi les différentes formes chimiques du soufre. Elles présentent des variations saisonnières très importantes, surtout la fraction correspondant à la pyrite. Elles correspondraient à des phases d'enrichissement puis d'utilisation de matériaux riches en énergie chimique

potentielle. Les phases d'utilisation aboutiraient à une production secondaire au niveau des sédiments.

### SUMMARY

In the research on the distribution, rhythm and intensity of sedimentary chemotrophic processes in brakish lagoons, we have looked at the biogeochemical sulfur cycle.

In the sediments, cycling activities occur concerning the microflora producing hydrogen sulfide from sulfates, and the microflora oxidizing this gas or derived compounds (sulfides or free sulfur).

A near equilibrium between these two microflora has been recorded which limits the abiotic areas due to this toxic compound.

The variable activity of these microflora at different sedimentary levels brought us to consider several metabiotic aspects that should be examined thoroughly, such as the organic nutrition of sulfate reducing bacteria or the oxygen source of oxidizing bacteria living in the lower strata of sediments.

Some relations between the nitrogen and sulfur cycles has been observed particularly in nitrogen fixation.

We also examined the different chemical forms of sulfur. They showed very important variations, especially the fraction relating to the pyrite. They would correspond to the enrichment and utilisation phases of chemical producing energy materials. The utilisation phases would result in a secondary production in the trophic chain of sediments.

### ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen einer Untersuchung der Verteilung, des Rhythmus und der Intensität der chemotrophen Prozesse in lagunären Sedimenten haben wir den biogeochemischen Zyklus des Schwefels bearbeitet.

Die (aus Sulfaten) Schwefelwasserstoff bildenden Mikrofloren und jene, die dieses Gas oder seine Derivate (Schwefelverbindungen, elementaren Schwefel) oxidieren, zeigen zyklische Aktivitäten in den Sedimenten.

Ein annähernd beständiges Gleichgewicht besteht zwischen diesen beiden Mikrofloren; es begrenzt die aufgrund dieses toxischen Bestandteiles abiotischen Zonen.

Die veränderliche Aktivität dieser Mikrofloren in verschiedenen Sedimenttiefen hat uns dazu geführt, mehrere metabiotische Aspekte in Betracht zu ziehen, deren Untersuchung später vertieft werden soll, so die organische Nahrung der Sulfat-Reduzierenden oder die Sauerstoffquelle der oxidierenden Bakterien, die in den tiefen Sedimentschichten leben.

Gewisse Beziehungen zwischen den Zyklen des Stickstoffs und des Schwefels sind beobachtet worden, so zum Beispiel hinsichtlich der anaeroben Stickstofffixation.

In Verbindung mit dieser biologischen Untersuchung haben wir die verschiedenen chemischen Formen des Schwefels verfolgt. Sie zeigen sehr starke jahreszeitlich Schwankungen, besonders die dem Pyrit entsprechende Fraktion. Sie dürften den Anreicherungsphasen und den nachfolgenden Phasen des Verbrauchs an potentieller chemischer Energie reicher Materialien entsprechen. Die Verbrauchsphasen würden dann zu einer Sekundärproduktion in den Sedimentaten führen.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ATKINSON, L.P. et F.A. RICHARDS, 1967. The occurrence and distribution of methane in the marine environment. *Deep Sea Res.*, 14 (6) : 673-684.
- BERNER, R.A., 1964. Distribution and diagenesis of sulfur in some sediments from the Gulf of California. *Mar. Geol.*, 1 (2) : 117-140.
- BORDOVSKIY, O.K., 1965. Accumulation and transformation of organic substances in marine sediments. *Mar. Geol.*, 3 (1/2) : 3-114.
- BREZONIC, P.L. et C.L. HARPER, 1969. Nitrogen fixation in some anoxic lacustrine environments. *Science, N.Y.*, 164 : 1277.
- CAHET, G., 1965. Contribution à l'étude des eaux et des sédiments de Bages-Sigean (Aude). III. Réduction des composés soufrés. *Vie Milieu*, 16 (28) : 917-981.
- CAHET, G., 1966. Substrats énergétiques naturels des bactéries sulfato-réductrices. *C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci. Paris*, 263 (8), 691-692.
- DALTON, H. et J.R. POSTGATE, 1969. Effect of oxygen on growth of *Azotobacter chroococcum* in batch and continuous cultures. *J. Gen. Microbiol.*, 54 (3) : 463-473.
- DUKE, T.W., J.N. WILLIS et D.A. WOLFE, 1969. A technique for studying the exchange of trace elements between estuarine sediments and water. *Circ. Fish Wildl. Serv., Wash.*, 309 : 23-27.
- FENCHEL, T., 1969. The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia*, 6 (7) : 1-182.

- FIALA, M., 1969. Etudes physicochimiques et microbiologiques du complexe lagunaire de Bages-Sigean. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Fac. Sc. Univ. Paris, 108 pp.
- FJERDINGSTAD, E., 1965. Taxonomy and saprobic valency of benthic phytomicroorganisms. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 50 (4) : 475-604.
- GOLTERMAN, H.L., 1966. Influence of the mud on the chemistry of water in relation to productivity. In Chemical environment in the aquatic habitat. Proc. of symp. Amst., Golterman, H.L. et R.S. Clymo, édit. : 297-313.
- GONI, J. et C. PARENT, 1966. Etude géochimique d'une tranche de sédiments fins actuels (Baie de la Vilaine). Méthodologie, paléosalinité et diagenèse. *Bull. Bur. Rech. Geol. Minier, Paris*, 5 : 19-62.
- GRØNTVED, J., 1960. On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some Danish fjords. — *Meddr. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders.*, 3 : 55-92.
- GUNDERSEN, K., A.F. CARLUCCI et K. BOSTROM, 1966. Growth of some chemoautotrophic bacteria at different oxygen tensions. *Experientia* 22 (4) : 229-30.
- HOLLIS, J.P. et R. RODRIGUEZ-KABANA, 1966. Rapid kill of nematods in flooded soil. *Phytopathology*. 56 (9) : 1015-1019.
- JENSEN, M.L., 1962. Biogeochemistry of sulfur isotopes. Proc. Nat. Sci. Found. Symp., Jensen, M.L., édit., 193 pp.
- KAMATANI, A. et C. MATSUDAIRA, 1965. On the fertility of Matsushima bay II. The mineralisation of organic matter in marine mud. *Tohoku J. agric. Res.*, 15 (3) : 279-294.
- KANWISHER, J., 1962. Gas exchange of shallow marine sediments. *Occ. Publ. Narraganset mar. Lab.*, 1 : 13-19.
- KAPLAN, I.R., K.O. EMERY et S.C. RITTENBERG, 1963. The distribution and isotopic abundance of sulfur in recent marine sediments off Southern California. *Geochim. cosmochim. Acta.*, 27 : 297-332.
- KOYAMA, T., 1964. Biogeochemical studies on lake sediments and paddy soils and the production of atmospheric methane and hydrogen. In Recent Res. Fields Hydr. Atm. and nuclear Geochemistry, distrib. by Maruzen Co, Tokyo : 143-177.
- KUZNETSOV, S.I., 1968. Recent studies on the role of microorganisms in the cycling of substances in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 13 (2) : 211-224.
- LA RIVIÈRE, J.W.M., 1967. The microbial sulfur cycle and some of its implications for the geochemistry of sulfur isotopes. *Geol. Rundschau*, 65 (3) : 568-582.
- LASKOWSKI, D. et J.T. MORAGHAN, 1967. The effect of nitrate and nitrous oxide on hydrogen and methane accumulation in anaerobically incubated soils. *Pl. Soil.*, 27 (3) : 357-368.
- MAC KINNEY, R.E. et R.A. CONWAY, 1957. Chemical oxygen in biological waste treatment. *Sewage ind. Wastes*, 29 : 1097-1106.
- MAKHTEVA, V.L., 1963. Distribution of microflora in recent deposits of lake Bol'shoi Sevan. *Mikrobiologiya*, 32 (1) : 113-120.

- MALLET, L., L. ZANGUI et J. BRISOU, 1967. Recherches sur les possibilités de biosynthèse des hydrocarbures polybenzéniques du type benzo 3-4 pyrène par un *Clostridium* putride en présence des lipides du plancton marin. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 264 (11) : 1534-1537.
- MAURER, L.G. et P.L. PARKER, 1968. A study of the geochemistry of vitamin B 12. *Contr. Mar. Sc.*, 13 (7) : 29-42.
- NRIAGU, J.O., 1968. Sulfur metabolism and sedimentary environment : lake Mendota, Wisconsin. *Limnol. Oceanogr.*, 13 (3) : 430-439.
- ODUM, E.P., 1963. Ecology. Modern biology series, Holt, Rinehart et Winston Inc : 152 pp.
- OHLE, W., 1964. Interstitiallösungen der Sedimente, Nährstoffgehalt des Wassers und Primärproduktion des Phytoplanktons in Seen. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 10 (1/4) : 411-429.
- OLSEN, S., 1964. Phosphate equilibrium between reduced sediments and water : laboratory experiments with radioactive phosphorus. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 15 : 333-341.
- OVERBECK, J., 1964. Der Fe/P quotient des Sediments als Merkmal des Stoffumsatzes in Brackwässern. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 10 (1/4) : 430-447.
- POCHON, J. et P. TARDIEUX, 1962. Techniques en microbiologie du sol. Edit. de la Tourelle, St-Mandé : 108 pp.
- POSTGATE, J.R., 1960. The economic activities of sulphate-reducing bacteria. *Prog. ind. Mikrobiol.*, 2 : 49-69.
- RICHARDS, F.A., 1965. Anoxic basins and fjords. In Chemical oceanography, Riley, J.P. & Skirrow G., edit., Acad. Press. I : 611-645.
- SEKI, H. et C.E. ZOBELL, 1967. Microbial assimilation of carbon dioxide in the Japan Trench. *J. oceanogr. Soc. Japan*, 23 (4) : 182-188.
- SOROKIN, Ju.I., 1964. On the trophic role of chemosynthesis in water bodies. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 49 (2) : 307-324.
- STEELE, J.H. et I.E. BAIRD, 1968. Production ecology of a sandy beach. *Limnol. Oceanogr.*, 13 (1) : 14-25.
- STEPHENS, K., R.W. SHELDON et T.R. PARSONS, 1967. Seasonal variations in the availability of food for benthos in a coastal environment. *Ecology*, 48 (5) : 852-855.
- SUGARAWA, K., T. KOYAMA et A. KOZAW, 1953. Distribution of various forms of sulfur in lake, river and sea muds. *J. Earth Sci.*, I : 17-23; II : 1-4.
- TAKAI, Y. et T. KAMURA, 1966. The mechanism of reduction in water-logged paddy soil. *Folia microbiol. Praha*, 11 (4) : 304-313.
- TIBALDI, E., 1967. Acidi grassi nei sedimenti biologici recenti. *Atti Accad. naz. Lincei. Rc.*, 42 (5) : 695-703.
- THEEDE, H., A. PONAT, K. HIROKI et C. SCHLIEPER, 1969. Studies on the resistance of marine bottom invertebrates to oxygen deficiency and hydrogen sulfide. *Mar. Biol.*, 2 (4) : 325-337.
- VOLKOV, I.I., 1959. En russe. Détermination des différentes formes de combinaisons du soufre dans les sédiments océaniques. *Trudy Inst. Okeanol.*, 33 : 194-208.

- VOLKOV, I.I., 1961. En russe. Sur les régularités de formation et de transformation des combinaisons du soufre dans les sédiments de la Mer Noire. *Sovrem. osadki Morei i Okeanov. Sb.* : 577-596.
- WOOD, E.J.F., 1965. Marine microbial ecology. Modern Biological Series, Chapman & Hall Ltd : 243 pp.
- ZEITSCHEL, B., 1965. Zur Sedimentation von Seston, eine produktionsbiologische Untersuchung von Sinkstoffen und Sedimenten der westlichen und mittleren Ostsee. *Kieler Meeresforsch.*, 21 (1) : 55-80.
- Standard methods for examination of water and wastewater. 12<sup>e</sup> édition. 1965. A.P.H.A., A.W.W.A., W.P.C.F.

Reçu le 3 novembre 1969.

## ANNEXE

Valeurs numériques des différentes formes du soufre dans les eaux  
et sédiments de l'étang de Bages-Sigean.

π en µg/g ou µg/cc		20/7	30/7	8/8	25/8	9/9	20/9	7/10	20/10	3/11	21/11	2/12	16/12	17/1	3/2	20/2	3/3	15/3	3/4	16/4	27/4	9/5	25/5	8/6	21/6	5/7	18/7
A <sub>1</sub>	SO <sub>4</sub> eau	610	710	690	670	680	620	770	415	385	425	500	300	220	360	120	230	275	320	550	320	400	540	600	590	610	680
	SO <sub>4</sub> vase	1190	1420	1475	670	800	1470	1570	1090	1120	1350	1530	725	530	1020	832	830	967	1110	1070	917	1270	1110	1230	1300	1270	1110
	SH <sub>2</sub>	731	1380	700	1840	2040	1550	1950	1830	500	2000	1700	1060	660	712	1500	1400	1210	753	915	805	1830	461	458	255	476	322
	S <sup>o</sup>	83	58	87	113	252	120	40	183	22	10	145	182	147	68	175	194	225	150	164	153	76	126	116	133	10	69
	S <sub>résid</sub>	3830	5280	2770	2530	5300	4110	4980	3960	2580	2300	2020	7200	5660	4360	4980	3500	4850	4310	4500	8060	5250	5240	10950	6560	11310	9860
A <sub>2</sub>	SO <sub>4</sub>	540	441	562	422	660	589	624	699	744	388	650	548	563	520	431	355	641	493	602	741	482	834	710	616	1140	911
	SH <sub>2</sub>	223	380	110	57	57	118	253	102	128	175	213	103	205	286	270	309	83	115	279	63	147	66	100	47	130	91
	S <sup>o</sup>	77	62	28	66	104	88	45	84	102	9	83	47	83	60	55	165	138	156	10	72	50	35	58	56	0	71
	S <sub>résid</sub>	12100	11600	11300	8000	14100	14500	14100	11200	18350	15300	17100	12000	13500	12500	14900	13000	10100	9250	9780	13200	15100	15200	12000	9530	15500	16700
	A <sub>3</sub>	SO <sub>4</sub>	248	265	284	226	450	477	395	495	226	340	194	525	311	226	340	245	324	344	421	319	405	570	317	-	-
SH <sub>2</sub>		857	925	583	392	473	824	874	993	962	927	624	477	1007	1300	1610	1540	988	979	628	1430	1740	899	640	-	-	-
S <sup>o</sup>		58	179	210	415	30	15	34	29	38	35	86	44	65	96	73	85	44	136	38	87	103	174	195	-	-	-
S <sub>résid</sub>		2920	1880	2150	5190	12700	7100	6850	7900	4200	9600	1540	6160	1830	5190	4890	12100	4900	4110	3390	1050	8390	12300	11900	-	-	-
B <sub>1</sub>		SO <sub>4</sub> eau	850	900	810	720	700	930	990	-	990	930	580	840	550	550	285	300	390	440	640	660	620	890	610	820	720
	SO <sub>4</sub> vase	1090	1920	1700	1730	1610	1790	1280	949	1870	1930	1200	880	1580	805	600	660	804	772	863	1620	1400	1540	1915	1560	1210	1540
	SH <sub>2</sub>	560	855	1410	1400	1266	1350	542	211	1530	1550	2300	936	855	749	1600	1650	532	218	456	815	972	497	499	453	329	455
	S <sup>o</sup>	217	314	132	340	186	50	102	81	62	170	102	120	76	67	169	192	52	218	188	101	195	128	216	108	158	205
	S <sub>résid</sub>	6330	5670	4740	4050	5810	5450	6070	11300	9370	8100	4580	7120	6180	5940	5450	4800	7450	4770	6070	6000	5840	5430	8730	6050	10500	6400
B <sub>2</sub>	SO <sub>4</sub>	849	712	898	569	605	560	800	486	786	502	762	385	398	495	837	792	726	1040	633	690	625	650	764	597	818	707
	SH <sub>2</sub>	184	206	65	40	65	25	54	37	35	127	30	47	50	10	32	20	9	10	31	45	45	11	0	27	19	28
	S <sup>o</sup>	103	92	78	59	0	74	125	86	20	63	110	37	50	10	22	43	59	123	10	72	70	82	34	69	18	40
	S <sub>résid</sub>	14800	13400	16000	6990	13600	17200	16300	12500	11500	12000	14100	9580	13700	10600	16400	14000	10600	9050	7980	12400	12600	15600	12000	11300	16100	14000
	B <sub>3</sub>	SO <sub>4</sub>	475	388	266	360	589	623	487	458	411	429	825	959	843	654	822	1020	325	305	412	586	417	403	408	321	444
SH <sub>2</sub>		920	1120	854	918	1490	1020	2030	1650	1950	1990	1540	1440	440	2050	2410	1980	1800	749	906	1830	2160	3000	2730	1500	1530	2590
S <sup>o</sup>		106	190	87	92	61	63	94	62	15	26	34	12	105	48	63	60	15	96	70	22	69	12	225	0	24	0
S <sub>résid</sub>		12000	7790	6800	2940	3760	13200	3270	4340	2210	4850	2150	5420	2610	3310	3780	5950	7930	7730	6610	4350	8490	6300	1740	2200	3800	5160
C <sub>1</sub>		SO <sub>4</sub> eau	535	485	475	435	520	480	485	415	345	420	410	360	370	355	285	230	385	270	295	340	305	435	235	405	410
	SO <sub>4</sub> vase	988	1020	755	742	932	862	1070	1120	975	1190	1090	1050	424	779	880	738	871	1190	815	991	694	894	1170	820	911	741
	SH <sub>2</sub>	884	640	432	918	1130	1330	1200	693	1030	1420	1900	850	973	867	1760	1110	1160	1080	606	945	1398	411	320	677	777	584
	S <sup>o</sup>	161	147	26	96	168	130	164	132	50	150	60	132	70	27	64	230	125	187	174	130	53	90	115	199	39	182
	S <sub>résid</sub>	8110	10100	9710	7090	7830	7910	10300	12400	8880	7110	4660	12000	9500	10900	8250	8050	9200	11200	8700	8600	8200	9920	10700	4870	11200	5780

C <sub>2</sub>	SO <sub>4 vac</sub>	456	503	463	488	521	505	484	462	460	774	520	350	540	439	453	657	266	703	371	362	527	621	507	392	534	466
	SH <sub>2</sub>	700	426	413	390	585	752	717	125	265	670	727	585	538	383	405	510	378	590	401	355	427	362	357	288	613	788
	S <sup>o</sup>	42	35	15	74	106	37	38	88	30	30	39	0	50	74	88	89	175	38	105	153	0	0	30	10	80	44
	S <sub>réaid</sub>	6100	7700	7250	4820	9050	10700	17000	13500	12700	9940	4460	10090	4500	6500	4740	7540	4090	7600	5160	6790	6030	5910	5040	4520	11300	6740
C <sub>3</sub>	SO <sub>4</sub>	482	384	421	338	469	426	404	418	433	463	326	565	239	222	250	355	339	251	390	444	285	219	406	309	412	387
	SH <sub>2</sub>	72	41	45	64	0	15	30	72	35	44	84	117	23	52	23	47	36	140	23	22	46	33	33	37	23	24
	S <sup>o</sup>	60	23	98	0	190	71	165	110	60	0	73	74	81	39	23	130	287	93	70	87	57	109	56	161	57	47
	S <sub>réaid</sub>	17600	10900	14000	11600	16200	16000	17500	17000	16400	13500	17500	16200	12500	16900	14700	10000	14200	12800	13200	11100	16600	15600	16000	7140	15650	12400
D <sub>1</sub>	SO <sub>4 can</sub>	-	360	-	445	435	405	430	430	390	360	360	350	325	350	375	275	285	270	260	270	285	300	250	320	325	335
	SO <sub>4 vac</sub>	-	501	-	587	1100	1010	1220	2570	1300	1690	1590	1075	1290	929	1540	1770	2040	1170	1440	1360	781	1100	1550	1010	1225	1300
	SH <sub>2</sub>	-	2560	-	2720	3400	4580	2660	5740	3690	3700	4850	3030	3320	4560	4580	4930	3960	3420	2910	2200	2540	2300	2560	2070	3350	1550
	S <sup>o</sup>	-	22	-	175	169	54	533	720	506	290	436	34	187	58	497	367	723	122	449	693	64	326	376	114	441	209
D <sub>2</sub>	SO <sub>4</sub>	-	596	-	475	754	383	781	668	518	525	640	672	745	524	561	648	523	630	599	528	489	609	427	443	562	392
	SH <sub>2</sub>	-	321	-	214	351	372	353	367	224	165	389	319	253	327	366	447	241	228	243	501	601	408	296	684	355	235
	S <sup>o</sup>	-	71	-	107	117	74	88	103	155	450	47	105	34	155	296	139	71	191	106	65	92	79	215	13	56	14
	S <sub>réaid</sub>	-	11000	-	13500	10200	16700	22400	20500	17200	15100	12300	19200	8500	14300	17500	16900	17500	10200	13900	15700	15400	15800	13600	7840	22500	11500
D <sub>3</sub>	SO <sub>4</sub>	-	519	-	506	456	421	405	458	354	370	309	568	462	550	490	381	441	350	486	366	299	569	508	450	395	324
	SH <sub>2</sub>	-	280	-	74	421	70	84	350	439	419	225	315	397	86	100	88	201	109	127	189	192	82	145	240	142	430
	S <sup>o</sup>	-	59	-	74	82	0	95	267	113	85	106	151	104	72	102	163	0	133	85	59	20	165	118	167	167	66
	S <sub>réaid</sub>	-	14400	-	9500	11500	12300	12800	13800	8440	8650	11500	9740	8750	14100	16900	6910	11200	13700	13800	12300	9660	17300	12600	9700	15800	10200
E <sub>1</sub>	SO <sub>4 can</sub>	535	475	475	475	390	465	390	405	340	525	-	360	350	350	280	220	255	170	305	350	320	370	280	375	440	425
	SO <sub>4 vac</sub>	669	853	632	632	410	569	682	615	971	631	-	595	460	389	609	467	464	482	643	637	588	603	678	548	646	543
	SH <sub>2</sub>	188	130	183	213	318	390	462	149	249	527	-	449	320	193	316	395	603	159	154	231	337	305	145	167	238	335
	S <sup>o</sup>	154	103	69	75	64	130	64	41	89	152	-	140	22	87	112	149	21	53	82	38	58	202	83	78	67	134
E <sub>2</sub>	SO <sub>4</sub>	422	512	370	741	992	672	627	401	919	820	-	846	383	334	777	731	742	362	551	495	698	794	560	637	350	429
	SH <sub>2</sub>	105	189	103	157	105	37	113	83	179	116	-	298	185	195	236	168	116	42	121	43	241	201	0	32	151	150
	S <sup>o</sup>	141	135	0	157	13	84	24	152	81	130	-	150	138	84	13	129	0	52	97	120	60	64	40	220	0	64
	S <sub>réaid</sub>	11400	10600	13900	13700	12000	11800	9860	10800	9810	12600	-	14000	13900	14200	12300	13200	11400	12000	11900	11800	14600	11900	11700	9320	16100	14250
E <sub>3</sub>	SO <sub>4</sub>	213	360	477	356	272	241	366	439	315	329	-	272	305	319	215	206	224	255	206	153	220	250	271	179	164	202
	SH <sub>2</sub>	50	116	0	17	87	74	62	44	42	39	-	26	22	66	57	95	89	108	35	34	67	28	38	18	32	51
	S <sup>o</sup>	61	175	111	26	121	58	38	22	33	45	-	104	93	67	91	92	49	72	80	59	22	182	48	37	21	0
	S <sub>réaid</sub>	9810	10400	9860	9150	12800	12000	11600	12800	12400	10700	-	9810	8190	9990	12100	11500	10800	10800	11100	10000	13500	11700	10600	10600	6650	12900



# ASPECTS QUANTITATIFS DU PHYTOPLANCTON DE BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION)

## IV . BIOMASSE ET PRODUCTION, 1965-1969

par Guy JACQUES

*Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer*

### SOMMAIRE

L'auteur décrit les variations saisonnières de la biomasse (cellules, chlorophylle *a*) et de la production primaire (méthode au  $^{14}\text{C}$ ) des eaux néritiques de la région de Banyuls.

La répartition verticale de la production est essentiellement régie par la transparence de l'eau qui est assez basse (1 % à 35 m) alors que le cycle annuel est commandé par le niveau des réserves nutritives, abondantes lors d'apports d'eaux rhodaniennes (printemps).

En été, on observe fréquemment un haut niveau de production juste en-dessous de la thermocline.

AVANT-PROPOS .....	38
MÉTHODES .....	39
Chapitre I. — DISTRIBUTION VERTICALE ET VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA BIOMASSE ET DE LA PRODUCTION .....	40
I. <i>Distribution verticale</i> .....	40
1) Pénétration de la lumière .....	40
2) Production primaire .....	44
3) Chlorophylle <i>a</i> .....	50
II. <i>Variations saisonnières au point côtier (point B)</i> .....	52
III. <i>Variations de la biomasse vers le large</i> .....	62

Chapitre II. — DYNAMIQUE DE LA PRODUCTION .....	66
I. <i>Relations lumière-phytoplancton-production</i> .....	66
A. Variations saisonnières de ces relations .....	67
B. Mécanismes de la répartition verticale de la production	78
1) Corrélations chlorophylle <i>a</i> -production. Inhibition de surface .....	78
2) Indice production maximale / production totale de RODHE (1958) .....	79
3) Modèle de TALLING (1957) .....	81
II. <i>Corrélations entre quelques paramètres hydrobiologiques</i>	84
CONCLUSIONS GÉNÉRALES .....	91
BIBLIOGRAPHIE .....	97

## AVANT-PROPOS

En Méditerranée nord-occidentale, les analyses régulières de la biomasse et de la production ont commencé depuis une dizaine d'années, comme l'indique le calendrier suivant :

- 1959. Estimation de la production primaire, par la méthode du  $^{14}\text{C}$ , dans les parages de Monaco (BROUARDEL et RINCK).
- 1961. Densité des phytoplanctontes et des pigments dans le golfe de Marseille (M. TRAVERS).
- 1963. Variations quantitatives des communautés phytoplanctoniques et des pigments en Mer Ligure, entre Monaco et Calvi (GOSTAN et NIVAL, LÉGER).
- 1964. Biomasse pigmentaire dans la région de Villefranche-sur-Mer (NIVAL).  
Pigments et production primaire en Mer Ligure, à la bouée-laboratoire (LÉGER, MINAS).  
Production primaire dans le golfe de Marseille (MINAS).
- 1967. Production primaire, pigments, communautés phytoplanctoniques, au large de Barcelone (équipe de MARGALEF).

Dans le présent travail, j'ai tenté d'aborder l'écologie du phytoplancton en m'intéressant de la même façon à la structure des communautés et à la fonction de production de l'écosystème. Dans le but de déterminer un nombre maximum de paramètres, j'ai utilisé les méthodes océanographiques modernes dont la mise au point et la standardisation sont le plus avancées, méthodes dont les particularités vont être rappelées.

## MÉTHODES

### *Pénétration de la lumière*

Les mesures photo-électriques ont été faites avec un photomètre à cellule au sélénium Weston, modèle 856 ayant un maximum de sensibilité vers 550 nm (cette sensibilité est encore de 75 % à 450 et à 630 nm).

Trois filtres Schott et Gen ont été généralement employés : un filtre bleu Bg 7 dont la transmission maximale se réalise aux longueurs d'ondes voisines de 475 nm, un filtre vert Bg 18 (maximum à 500 nm) et un filtre rouge Rg 630 qui laisse passer les rayonnements de longueur d'onde supérieure à 750 nm. Ces filtres sont les mêmes que ceux utilisés en 1959-60, à Monaco, par BROUARDEL et RINCK (1963) \*.

### *Production organique primaire*

Méthode au  $^{14}\text{C}$  appliquée dans les recherches marines par STEEMANN-NIELSEN et JENSEN (1957).

Toutes les expériences ont été faites *in situ*; après addition de carbonate de sodium radioactif, les échantillons sont réimmergés à leur profondeur d'origine : 0, 5, 10, 20, 30 et 50 m. L'activité ajoutée varie entre 4 et 20  $\mu\text{C}$ , toutes les expériences durant du midi au coucher du soleil.

La fourniture des ampoules, des filtres (Membranfilter, porosité G2, soit 0,6  $\mu$ ), des appareils de filtration ainsi que le comptage de l'activité des filtres et des ampoules ont été assurés par l'Agence internationale pour la mesure de la production primaire marine de Charlottenlund, Danemark \*.

Les résultats communiqués par l'Agence sont :

- 1) corrigés de l'absorption différentielle  $^{12}\text{C}$ - $^{14}\text{C}$ ,
- 2) corrigés de la perte en  $^{14}\text{C}$  due à la respiration,
- 3) calculés en utilisant, pour la mesure de l'activité des ampoules, la méthode biologique (STEEMANN-NIELSEN, 1965) qui consiste à faire photosynthétiser une culture de l'Algue *Chlorella* en présence de la solution à titrer.

La quantité de  $\text{CO}_2$  dans l'eau de mer n'a pas été mesurée; elle a été prise égale à 100  $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ . On sait que cette teneur varie très peu dans les eaux de salinité normale. Il faut admettre que, dans le cas de dilutions, l'utilisation de cette valeur conduit à une légère sous-estimation de la fixation de carbone.

\* Je remercie très vivement Monsieur le Professeur RINCK qui s'est chargé d'effectuer l'étalonnage de mes cellules.

\* Je tiens à remercier ici Monsieur le Professeur STEEMANN-NIELSEN et le NATO pour leurs aides scientifique et financière.

### *Pigments chlorophylliens*

La méthode d'estimation des chlorophylles qui a été utilisée ici est proche de celle recommandée par l'UNESCO (1968). Les équations de calcul des chlorophylles *a*, *b*, *c* sont celles indiquées dans cet ouvrage. Les particularités techniques sont les suivantes :

1) filtration de 5 à 10 litres sur membrane en fibre de verre Whatman GF/C, sans carbonate de magnésium.

2) broyage des filtres en présence d'acétone à 90 %, à froid. Extraction prolongée pendant deux heures.

3) centrifugation des extraits pendant 15 minutes à 4 000 tours par minute.

4) lecture des densités optiques à 750 (turbidité), 663, 645, 630 et 430 nm, sur cuves de 10 mm de trajet optique, au spectrophotomètre Beckman, modèle DU.

Si l'extraction immédiate est impossible, les filtres sont conservés à 0 °C, sur gel de silice, ce qui modifie très peu les résultats (HUMPHREY, 1960).

Les filtres en fibre de verre Whatman GF/C permettent une filtration très rapide. Quelques comparaisons nous ont permis de constater qu'ils renaient aussi un peu mieux le seston que les Millipores AA souvent employés ailleurs. Pour les chlorophylles *a* et *b*, le gain moyen est proche de 20 %, alors que les valeurs sont identiques pour la chlorophylle *c*. Quant à l'indice D.O 430/D.O 663, il est plus bas de 20 % avec les filtres Whatman.

### *Populations phytoplanctoniques*

Méthode de sédimentation d'Utermöhl. Le fixateur utilisé est une Solution de lugol. Le processus détaillé de l'utilisation de cette méthode est décrit dans un travail précédent (JACQUES, 1967).

## CHAPITRE I

### DISTRIBUTION VERTICALE ET VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA BIOMASSE ET DE LA PRODUCTION

#### I. — DISTRIBUTION VERTICALE

##### 1. *Pénétration de la lumière*

Dans les zones tempérées, la profondeur où l'intensité lumineuse est réduite à 1 % de sa valeur de surface, correspond approximativement au niveau d'équilibre entre les processus de photosynthèse et de respiration. L'estimation de cette profondeur de compensation exigerait, en

fait, la connaissance des valeurs absolues d'énergie (quantummètre, thermopile) et d'un indice physiologique qui caractériserait la communauté.

Ce niveau d'équilibre peut cependant être calculé au moyen de mesures simples de transparence (disque de Secchi, photomètre) et comparé à sa détermination approchée par la mesure de la fixation du CO<sub>2</sub>.

Les fluctuations saisonnières de la transparence à Banyuls peuvent être suivies grâce aux observations du disque de Secchi, mesures qui conduisent à une estimation du coefficient d'atténuation  $k$  tel que :

$$I_p = I_0 \cdot e^{-kp}$$

$k = 1,7 \cdot D^{-1}$ , où  $D$  est la profondeur, en mètres, de disparition du disque.

TABLEAU 1

Moyenne mensuelle du coefficient d'atténuation au point B (1965-1969) calculé d'après les indications du disque de Secchi.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
0,16	0,28	0,25	0,19	0,17	0,13	0,08	0,08	0,08	0,19	0,17	0,18

Minimale en février, la transparence augmente jusqu'en juillet; elle reste élevée en août-septembre, ce qui avait déjà été constaté par LANDAIS (1955) qui classait « la transparence des eaux de cette région parmi les meilleures, tout au moins pour le mois de septembre ». En fait, les pluies automnales et le brassage vertical, enrichissent les eaux en seston, diminuant ainsi leur clarté. Le coefficient d'atténuation est voisin de 0,18 jusqu'en février où il augmente encore (0,25 : apports rhodaniens, turbulence).

Il est difficile de distinguer les rôles relatifs de la densité du microplancton et des particules détritiques sur la turbidité des eaux. La turbulence verticale et les apports terrigènes, s'ils enrichissent les couches superficielles en matériel détritique, favorisent également la multiplication du phytoplancton dont le cycle saisonnier est, dans ses grandes lignes, inverse de celui de la transparence. Cependant, les observations des échantillons d'eau sédimentée indiquent, qu'en dehors de la floraison printanière de *Skeletonema costatum*, les éléments détritiques représentent généralement plus de 80 % du matériel particulaire.

L'intensité relative à différents niveaux (fig. 1) est semblable pour les fractions « bleue » et « verte » du spectre, ce qui souligne encore le caractère néritique de cette zone. Le niveau 1 % dépasse

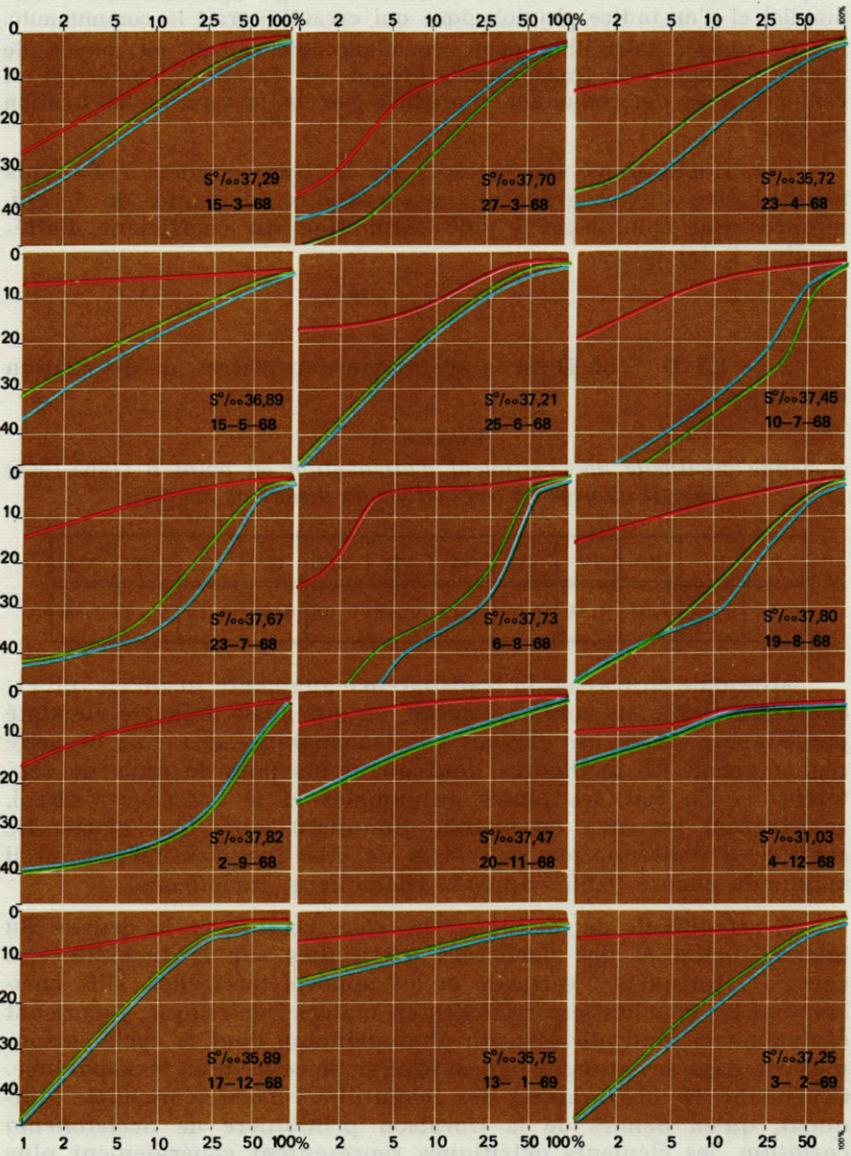


FIG. 1. — Pénétration des radiations bleue, verte et rouge au point côtier.

très rarement la profondeur de 50 m (fig. 2); il remonte jusqu'à 15 m au moment des dilutions côtières; les propriétés optiques deviennent alors hétérogènes et les indications du disque de Secchi conduisent à une sous-estimation du niveau 1 % par rapport aux mesures photométriques (tableau 2). En décembre 1968, par exemple, le 1 % calculé d'après le disque se situe à 13 m. D'après l'écart photométrique 0-20 m, il est à 32 m et, d'après l'écart 10-30 m il se situe à 92 m.

TABEAU 2

*Comparaison disque de Secchi - photomètre en 1968. Niveau du 1 %.*

Date	Secchi	Photomètre		Salinité surface
		0-20	10-30	
10-7	66	82	84	37,45‰
23-7	78	78	81	37,67
6-8	58	84	81	37,73
19-8	78	68	83	37,80
2-9	58	41	50	37,82
7-11	39	27	50	<u>36,87</u>
20-11	14	22	26	37,47
4-12	4	16	21	<u>31,03</u>
17-12	13	32	92	<u>35,89</u>

Pour mémoire, je rappellerai que la profondeur à laquelle la somme des intensités des radiations bleue et verte est égale à 1 % de celle de surface peut être calculée en appliquant la formule suivante (STEEMANN-NIELSEN et JENSEN, 1957) :

$$d (1\%) = 4 (b - a) \cdot \left( \log \frac{B_a V_a}{B_b V_b} \right)^{-1}$$

B et V étant les intensités choisies à deux niveaux *a* et *b*, ce qui permet de rapporter les valeurs d'éclairement à un niveau différent de la surface, en éliminant ainsi l'influence des facteurs défavorables aux mesures.

Les eaux de Banyuls peuvent être classées parmi les moins transparentes de la Méditerranée occidentale avec le 1 % situé, en moyenne, vers 35 m. Elles sont bien moins transparentes que les eaux du large (70 m; MINAS, 1968) et que les eaux côtières proches de Monaco (60 m; BROUARDEL et RINCK, 1963); elles le sont moins également que celles du golfe de Marseille (40 m; TRAVERS, A., 1961). Ces faits étaient prévisibles d'après les régimes hydrologiques.

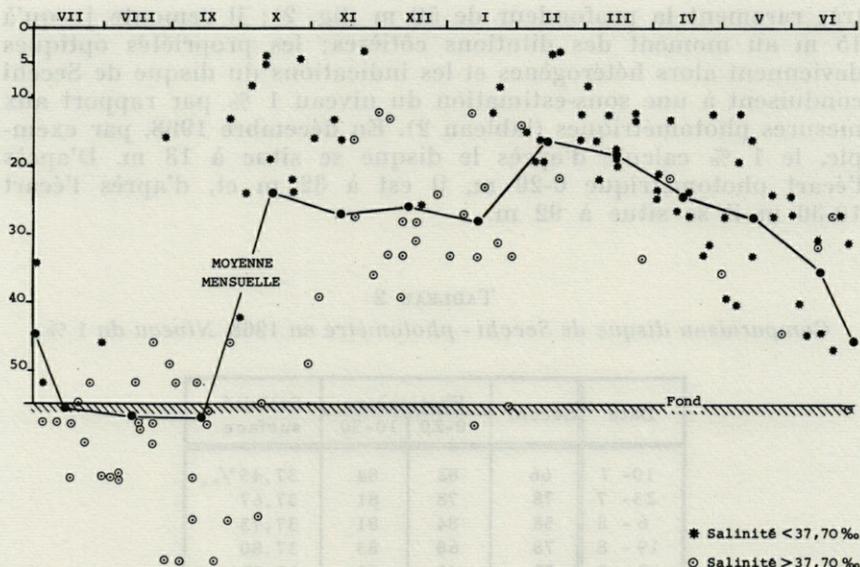


FIG. 2. — Profondeur de la zone euphotique (1 % de lumière de surface).

## 2. Production primaire \*

La figure 3 représente, dans l'ordre chronologique, en fonction de la profondeur, l'ensemble des courbes de production et de chlorophylle  $\alpha$ , l'énergie lumineuse en surface, la transparence et le niveau de la thermocline en été. Les 39 expériences ont été faites au point côtier entre janvier 1967 et janvier 1969 par exposition *in situ*, de midi jusqu'au coucher du soleil, des échantillons prélevés à 0, 5, 10, 20, 30 et 50 m.

Pour simplifier, nous ramènerons l'ensemble de ces profils à six courbes types correspondant à des situations hydrologiques déterminées (tableau 3). Ces courbes sont rangées par ordre d'importance décroissante de la production superficielle par rapport à la production totale. Plus que l'énergie disponible en surface et que la distribution des Algues, c'est la transparence de l'eau qui commande la répartition verticale des productions car sa plage de variation est très étendue. De 3 m en moyenne pour le type I, elle passe à 24 m pour le type VI. Dans certains cas, l'énergie lumineuse est insuffisante pour assurer un accroissement notable de la biomasse au-delà de quelques mètres de profondeur, ce qui ne se produit pas dans des régions voisines.

\* L'auteur tient à la disposition de toute personne intéressée les données numériques des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques.

TABLEAU 3

Principaux types de profils de production : conditions hydrologiques associées.

PROFIL TYPE	N°	DEFINITION	DISQUE de SECCHI	ENERGIE en SURFACE	PRODUCTION .M <sup>-2</sup> (mg C.jour <sup>-1</sup> )	EPOQUE	NOMBRE de CAS
1025 50 75 100%							
	I	Maximum 0 m très rapide	3 m	Faible	Faible 243 mg C	Lors de fortes dilutions locales ou rhodaniennes: - février-mars - automne	3
	II	Maximum 0 m rapide	7 m		Moyenne 335 mg C		8
	III	Maximum 0-5 m assez rapide	9 m	Moyenne à forte	Forte 466 mg C	Dilutions atténuées (avril-juin)	7
	IV	Maximum 0-10 lente	15m	Moyenne	Forte 410 mg C	Epoques diverses (printemps-été)	6
	V	Production homogène sur 30 m	21m	Moyenne	Faible 179 mg C	Juin à octobre <u>biomasse très basse</u>	6
	VI	Deux maximums 1 - 0 à 5 m 2 - 20 - 30 m	24m	à forte	Moyenne 355 mg C	Été 2° maximum au niveau de la <u>thermocline</u>	7

SALINITE BASSE

SALINITE NORMALE OU FORTE

Une expérience sur deux a été effectuée à des périodes de basse salinité. Dans le cas de dilutions d'origine locale, d'apports rhodaniens d'hiver, les courbes de production présentent des valeurs très élevées en surface : de 30 à 70 mg C · m<sup>-3</sup> · jr<sup>-1</sup>. La production diminue ensuite très rapidement, puis devient nulle vers 20 m (types I et II). La production par mètre carré est limitée. Quand l'énergie arrivant en surface est forte et la dilution moins marquée, le maximum est souvent à 5 m et la production, par mètre carré est alors maximale.

Les courbes présentant le maximum sub-superficiel classique ne sont pas les plus fréquentes à Banyuls. Ce type de profil (IV) se rencontre principalement en été mais aussi en hiver quand les

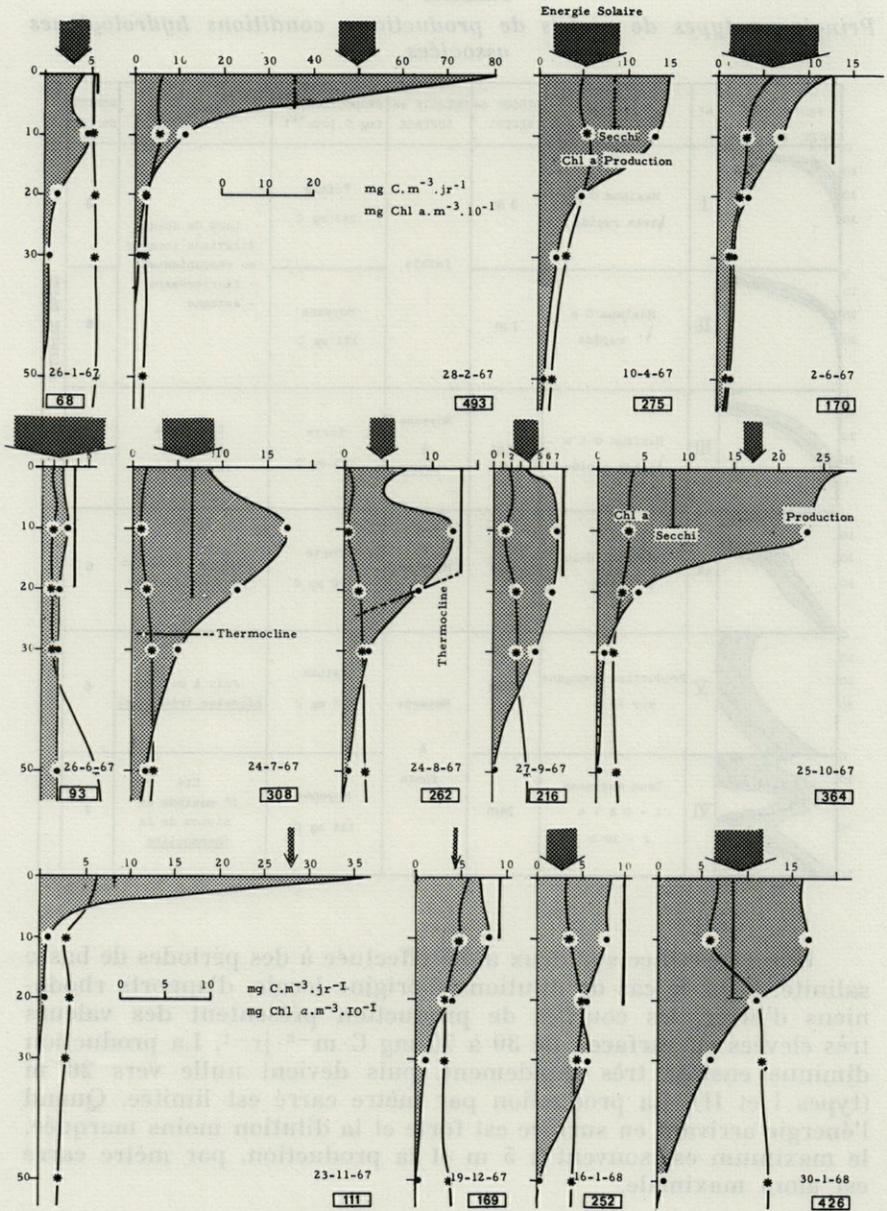


FIG. 3. — Profils de production et de chlorophylle *a*, énergie en surface et transparence au point B en 1967 et 1968.

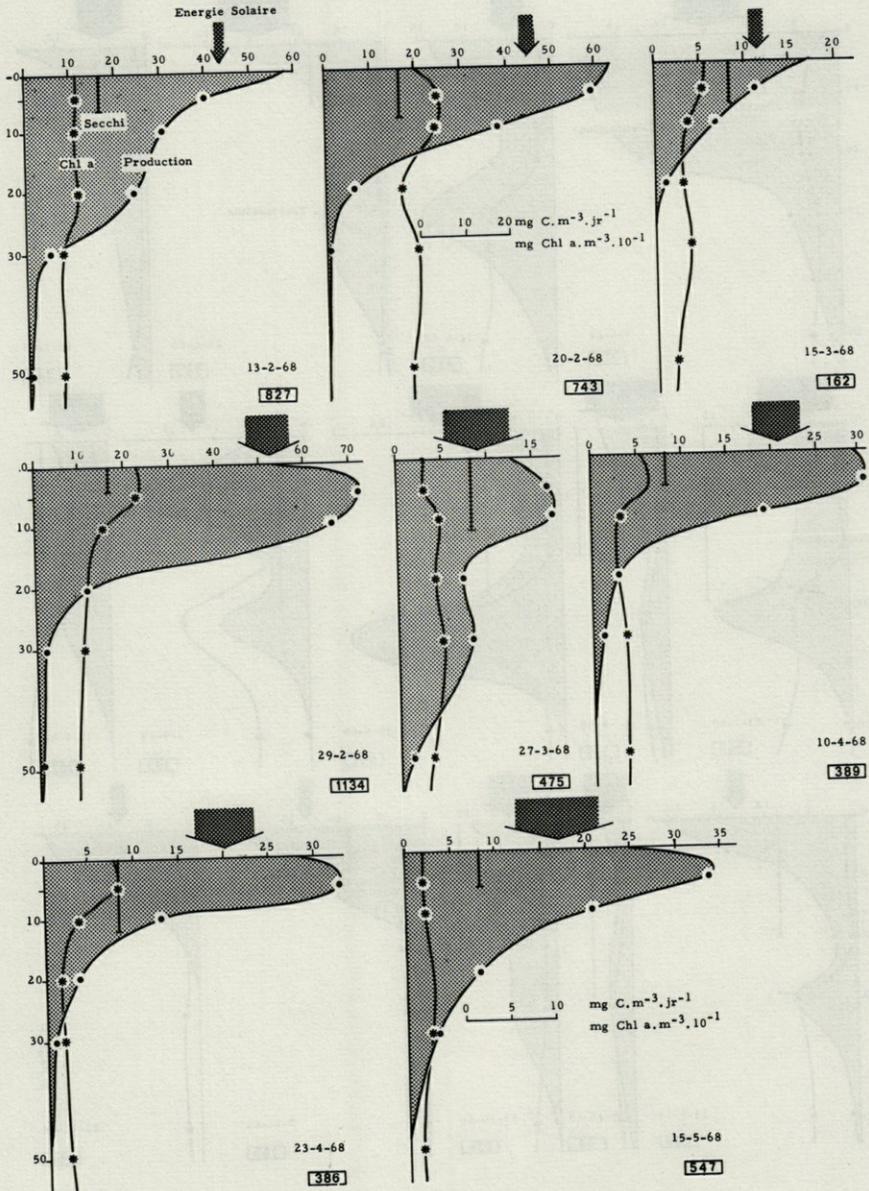


FIG. 3 (suite). — Profils de production et de chlorophylle a, énergie en surface et transparence au point B en 1967 et 1968.

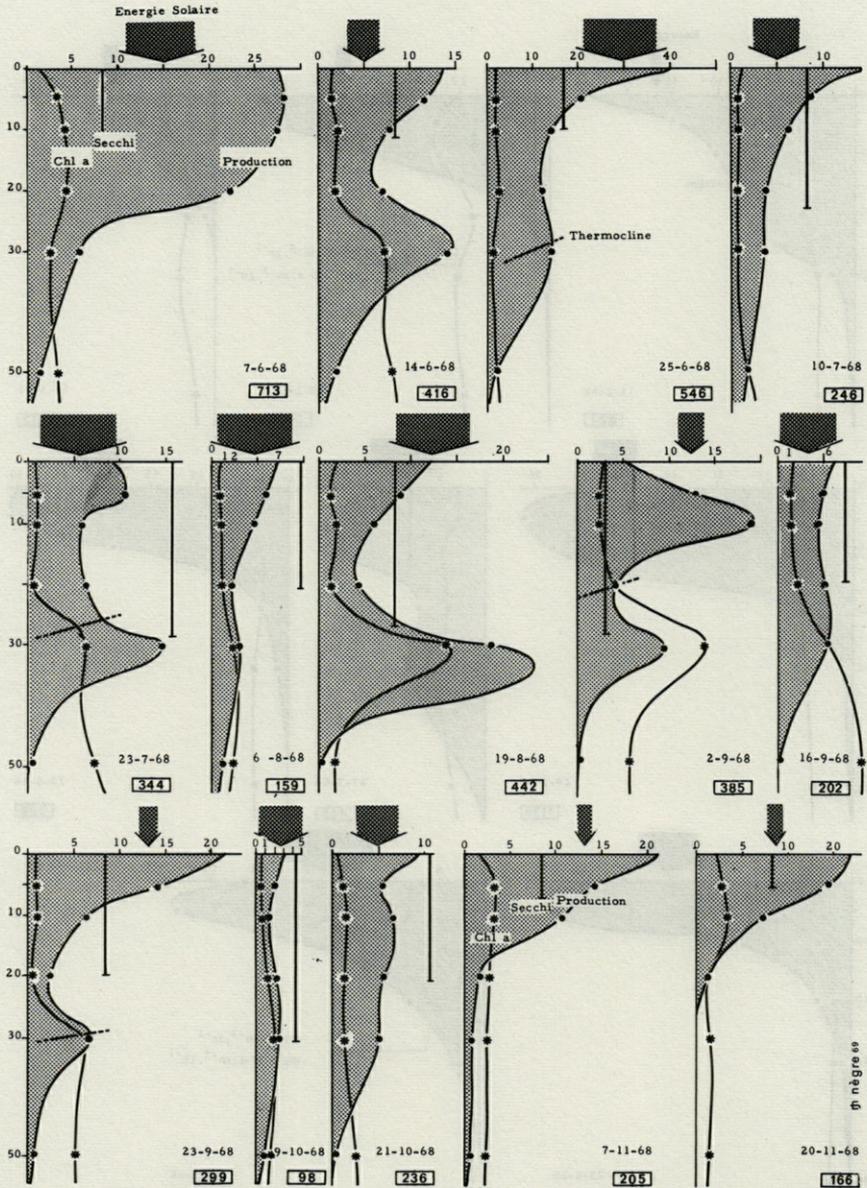


FIG. 3 (suite). — Profils de production et de chlorophylle *a*, énergie en surface et transparence au point B en 1967 et 1968.

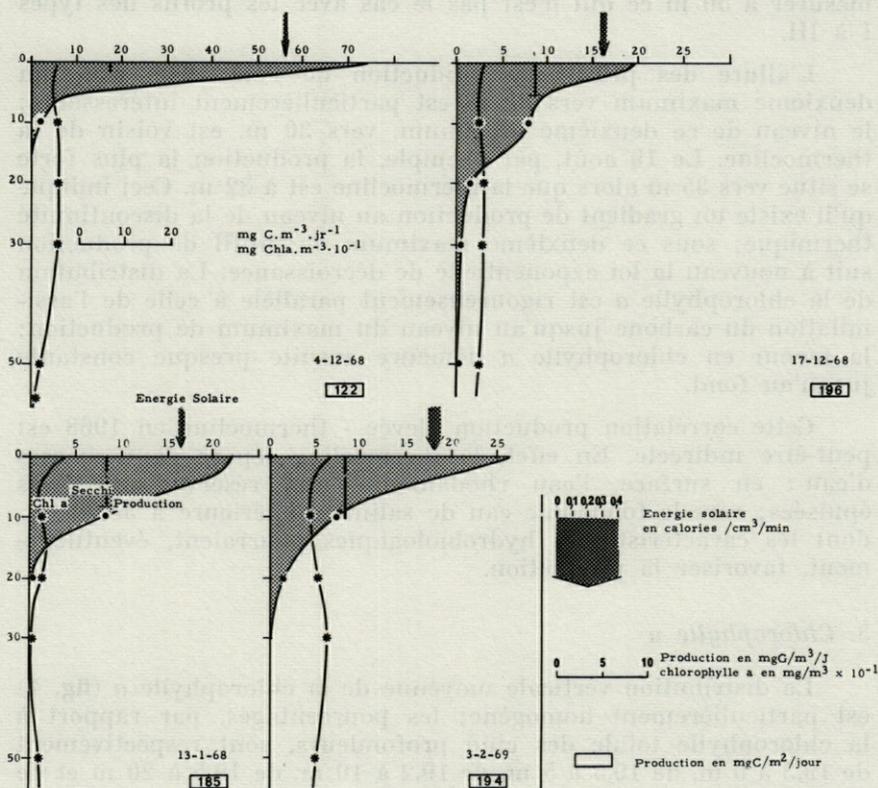


FIG. 3 (suite). — Profils de production et de chlorophylle *a*, énergie en surface et transparence au point B en 1967 et 1968.

eaux du large, très transparentes, envahissent le plateau continental (janvier 1968); le maximum de production correspond alors aux conditions optimales de photosynthèse avec photo-inhibition en surface. Il est possible que cette limitation superficielle soit, en réalité, plus forte si on admet, avec STEEMANN-NIELSEN (1964), que la lumière ultra-violette, arrêtée en partie par les parois de verre des flacons d'expérience, provoque une baisse du taux d'assimilation.

En été, quand la biomasse phytoplanctonique est faible et que l'énergie disponible à tous les niveaux augmente, le taux de production est assez constant dans les trente premiers mètres avec un léger maximum entre 0 et 10 m (type IV). La fixation de carbone diminue notablement au-delà de 30 m, mais on peut encore la

mesurer à 50 m ce qui n'est pas le cas avec les profils des types I à III.

L'allure des profils de production de l'été 1968, avec un deuxième maximum vers 30 m est particulièrement intéressante; le niveau de ce deuxième maximum, vers 30 m, est voisin de la thermocline. Le 19 août, par exemple, la production la plus forte se situe vers 35 m alors que la thermocline est à 32 m. Ceci indique qu'il existe un gradient de production au niveau de la discontinuité thermique; sous ce deuxième maximum, le profil de production suit à nouveau la loi exponentielle de décroissance. La distribution de la chlorophylle *a* est rigoureusement parallèle à celle de l'assimilation du carbone jusqu'au niveau du maximum de production; la teneur en chlorophylle *a* demeure ensuite presque constante jusqu'au fond.

Cette corrélation production élevée - thermocline en 1968 est peut-être indirecte. En effet, la thermocline sépare deux masses d'eau : en surface, l'eau rhodanienne aux réserves nutritives épuisées; vers le fond, une eau de salinité supérieure à 38,00 ‰ dont les caractéristiques hydrobiologiques pourraient, éventuellement, favoriser la production.

### 3. Chlorophylle *a*

La distribution verticale moyenne de la chlorophylle *a* (fig. 4) est particulièrement homogène; les pourcentages, par rapport à la chlorophylle totale des cinq profondeurs, sont respectivement de 19,3 à 0 m, de 19,5 à 5 m, de 19,2 à 10 m, de 19,5 à 20 m et de 22,5 à 50 m; cette légère augmentation provient uniquement de l'apport de matériel végétal benthique. Pour les Diatomées, nous pouvons citer les valeurs de 22, 26, 20, 17 et 15 % et, pour le nanoplancton, celles de 28, 23, 19, 16 et 14 % (et même 32, 26, 16, 14 et 12 % pour le groupe des Cryptophycées).

Cette différence entre la distribution des cellules chlorophylliennes et la teneur en chlorophylle *a* du seston peut provenir :

1) soit d'une hétérogénéité verticale dans la composition des populations,

2) soit de la variation, avec la profondeur, de la richesse relative en chlorophylle des cellules de populations homogènes. C'est au niveau de l'optimum photosynthétique que le contenu en chlorophylle par cellule sera le plus élevé.

3) soit de l'importance croissante des phéo-pigments vers le fond.

Le nombre moyen de cellules de phytoplancton, qui forment un milligramme de chlorophylle *a*, est de 1680 ( $\times 10^3$ ) à 0 m, de

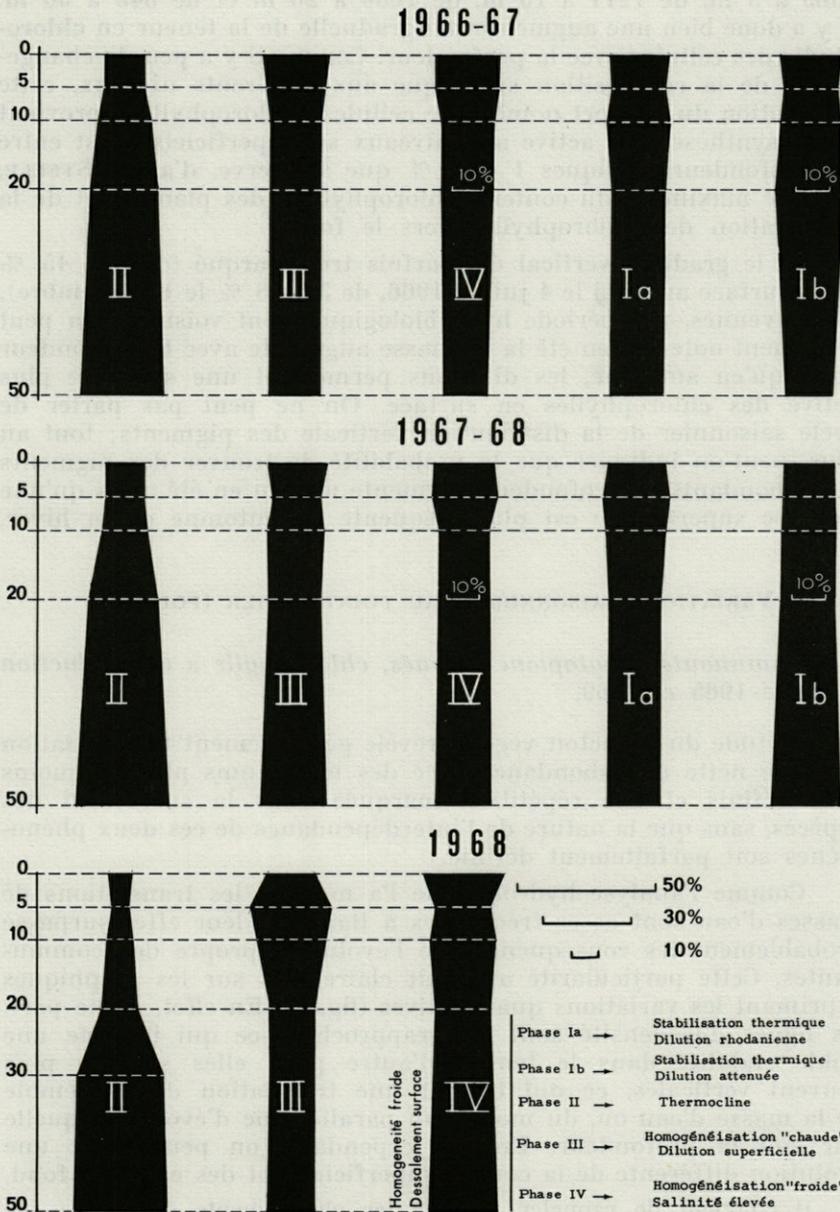


FIG. 4. — Distribution verticale moyenne de la biomasse chlorophyllienne aux différentes périodes du cycle annuel. Point côtier (en pourcentage de la biomasse totale des cinq profondeurs).

1565 à 5 m, de 1211 à 10 m, de 1080 à 20 m et de 843 à 50 m. Il y a donc bien une augmentation graduelle de la teneur en chlorophylle des cellules avec la profondeur. Comme il y a peu de changements de la composition spécifique aux différents niveaux, cette diminution du rapport nombre de cellules /chlorophylle *a* provient d'une synthèse plus active aux niveaux subsuperficiels (c'est entre les profondeurs optiques 1 et 5 % que s'observe, d'après STEELE, 1964, le maximum du contenu chlorophyllien des plantes) et de la dégradation des chlorophylles vers le fond.

Si le gradient vertical est parfois très marqué (de 6 à 45 % de la surface au fond le 4 juillet 1966, de 33 à 8 % le 12 décembre), les moyennes, par période hydrobiologique, sont voisines. On peut seulement noter qu'en été la biomasse augmente avec la profondeur alors qu'en automne, les dilutions permettent une synthèse plus active des chlorophylles en surface. On ne peut pas parler de cycle saisonnier de la distribution verticale des pigments; tout au plus, peut-on indiquer que la probabilité de trouver des pigments plus abondants en profondeur augmente un peu en été alors qu'une richesse superficielle est plus fréquente en automne et en hiver.

## II. — VARIATIONS SAISONNIÈRES AU POINT CÔTIER (POINT B)

### 1. *Communautés phytoplanctoniques, chlorophylle a et production entre 1965 et 1969.*

L'étude du plancton végétal révèle généralement une variation cyclique nette de l'abondance avec des maximums plus ou moins bien définis et une répétition marquée dans la succession des espèces, sans que la nature de l'interdépendance de ces deux phénomènes soit parfaitement définie.

Comme l'analyse hydrologique l'a montré, les translations de masses d'eau sont assez fréquentes à Banyuls; leur effet surpasse probablement les conséquences de l'évolution propre des communautés. Cette particularité apparaît clairement sur les graphiques exprimant les variations quantitatives (fig. 5). En effet, d'une part, les lignes d'isodensité sont très rapprochées ce qui indique une faible stabilité dans le temps, d'autre part, elles sont le plus souvent verticales, ce qui traduit une translation de l'ensemble de la masse d'eau ou, du moins, un parallélisme d'évolution quelle que soit la profondeur. En été, cependant, on peut noter une évolution différente de la couche superficielle et des eaux du fond.

Il convient de rappeler ici que les changements saisonniers de l'abondance du plancton sont de faible amplitude dans les mers tempérées ou tropicales, ce que confirme l'ensemble des travaux méditerranéens. Il est utile de résumer ici le cycle type des côtes levantines et

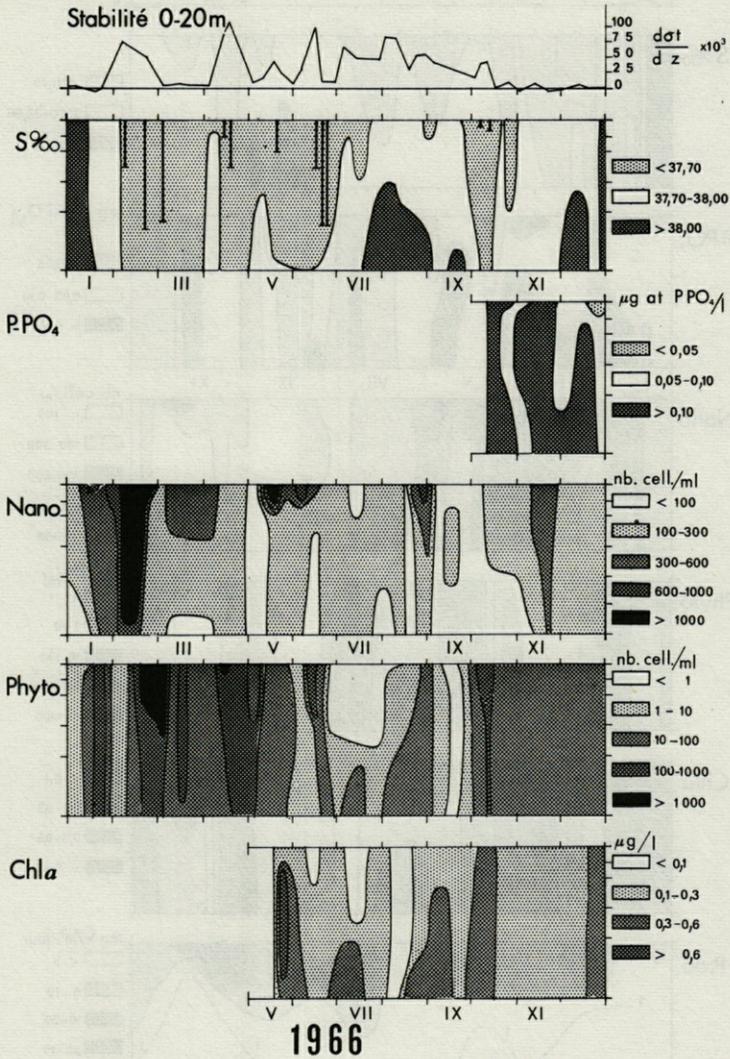


FIG. 5. — Variations saisonnières de quelques paramètres hydrobiologiques au point B en 1966.

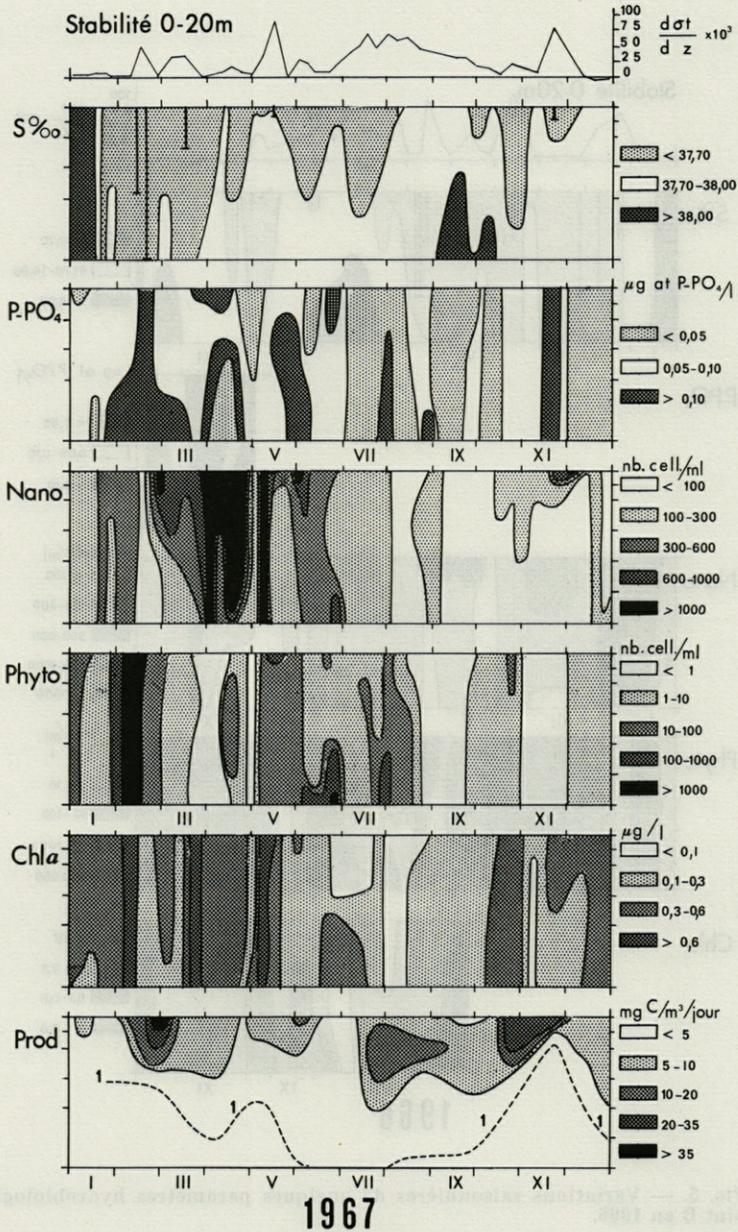


FIG. 5 (suite). — Variations saisonnières de quelques paramètres hydrobiologiques au point B en 1967.

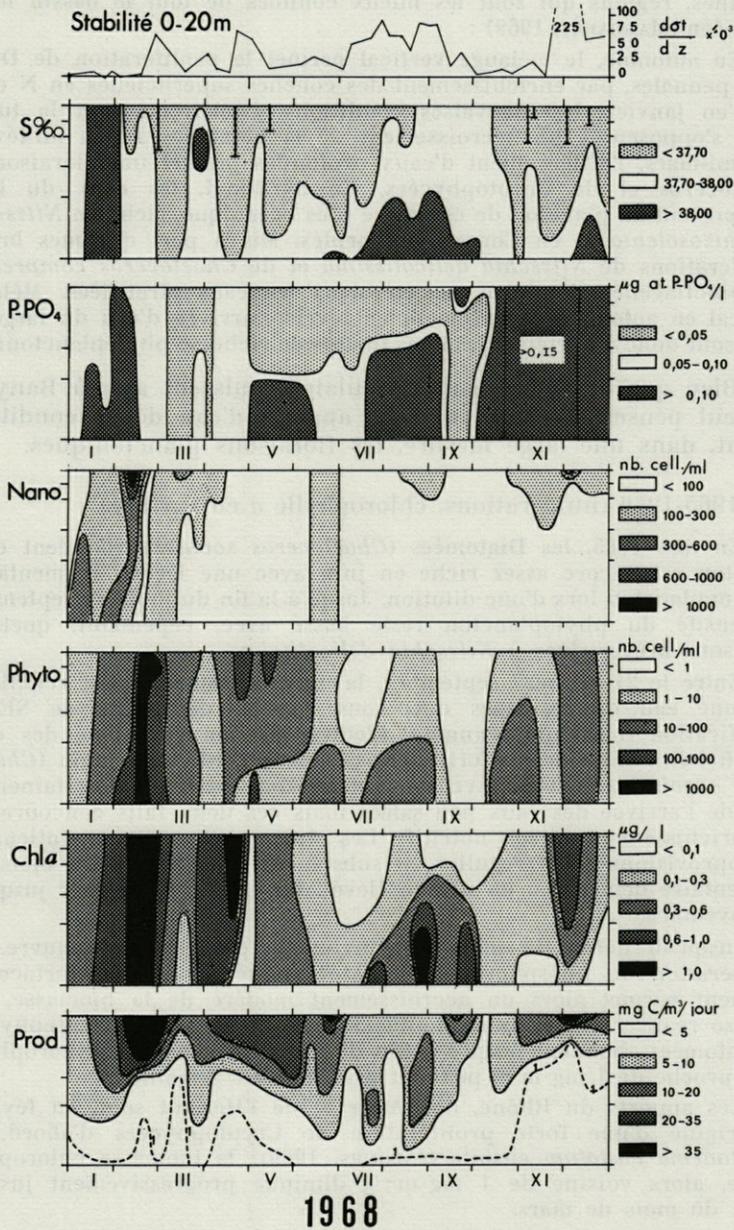


FIG. 5 (suite). — Variations saisonnières de quelques paramètres hydrobiologiques au point B en 1968.

catalanes, régions qui sont les mieux connues de tout le bassin méditerranéen (MARGALEF, 1969) :

En automne, le mélange vertical permet la prolifération de Diatomées pennales, par enrichissement des couches superficielles en N et P; jusqu'en janvier, les mauvaises conditions d'éclairement et la turbulence s'opposent à un accroissement de la biomasse. De la mi-février à la mi-mars, l'affleurement d'eaux profondes permet une floraison de *Chaetoceros* et de Cryptophycées. En avril-mai, les eaux du large transportent un plancton de caractère plus océanique, riche en *Nitzschia*, en *Rhizosolenia* et en Coccolithophoridés. Mis à part quelques brèves proliférations de *Nitzschia delicatissima* et de *Chaetoceros compressus*, les Dinoflagellés dominant en été dans les eaux stratifiées. Mélange vertical en automne, affleurement en février, arrivée d'eau du large en avril sont donc à l'origine des trois phases de richesse phytoplanctonique.

Bien que des mécanismes similaires puissent agir à Banyuls, on peut penser, *a priori*, que les apports d'eau douce conditionneront, dans une large mesure, les floraisons planctoniques.

#### 1965-1966 (numérations, chlorophylle *a* en surface)

En mai 1965, les Diatomées (*Chaetoceros socialis*) abondent et le plancton est encore assez riche en juin avec une légère augmentation de nanoplancton lors d'une dilution. Jusqu'à la fin du mois de septembre, la densité du phytoplancton reste basse avec, cependant, quelques floraisons brèves dues à *Nitzschia delicatissima*.

Entre le 21 et le 27 septembre, la masse d'eau salée est remplacée par une eau diluée, alors que, sous l'action des vents de SE, la stratification thermique s'annule. L'eutrophisation résultante des eaux superficielles entraîne un fort accroissement du phytoplancton (*Chaetoceros curvisetus*, Cryptophycées). Le mélange vertical a certainement précédé l'arrivée des eaux peu salées mais ces deux faits concourent à un enrichissement en sels nutritifs. Les pluies continues maintiennent un approvisionnement régulier en substances terrigènes et la biomasse pigmentaire demeure à un niveau élevé : de 0,6 à 1,0 mg·m<sup>-3</sup> jusqu'au 20 novembre.

Jusqu'au début du mois de janvier, le plancton est pauvre. La récupération du phosphore et de l'azote minéralisés à la surface du sédiment permet alors un accroissement modéré de la biomasse, qui peut se réaliser car le fond limite la zone de mélange. Cryptophycées et Diatomées abondent jusqu'à la fin du mois; la teneur en chlorophylle *a* est proche de 1 mg·m<sup>-3</sup> pendant près de trois semaines.

Les apports du Rhône, de l'Aude et de l'Hérault sont, en février, à l'origine d'une forte prolifération de Cryptophycées d'abord, de *Skeletonema costatum* ensuite (JACQUES, 1969); la biomasse chlorophyllienne, alors voisine de 1 mg·m<sup>-3</sup>, diminue progressivement jusqu'à la fin du mois de mars.

La quantité de phytoplancton s'élève à nouveau en avril, à la suite d'une baisse de salinité; ces conditions hydrologiques se maintiennent jusqu'à la fin du mois de juin. Le mauvais état des chroma-

tophores des Algues et la diminution graduelle de la biomasse, indiquent l'épuisement progressif des réserves nutritives.

#### 1966-1967 (numérations, chlorophylle *a*, P-PO<sub>4</sub>)

La pauvreté planctonique est bien marquée en juillet-août dans la couche de 0 à 20 m. On note quelques poussées de *Nitzschia delicatissima* sous la thermocline dans une eau de salinité supérieure à 38 ‰; la légère diminution de la salinité superficielle à la fin du mois d'août (37,50 ‰) suffit à provoquer un certain développement de nanoplancton et de *Nitzschia delicatissima*.

Tout au début du mois d'octobre, la dilution superficielle et le brassage vertical sont synchrones; une population diverse de Diatomées dominée par *Nitzschia delicatissima* et *Asterionella japonica* se développe: sa densité est supérieure à 20 000 c.l<sup>-1</sup> et la teneur en chlorophylle *a* varie entre 0,2 et 0,3 mg·m<sup>-3</sup> jusqu'à la fin décembre.

Par évaporation, la salinité moyenne augmente lentement et dépasse 38 ‰ sur toute la colonne d'eau à la fin de l'année. La production reste faible. C'est l'arrivée des eaux diluées qui provoquera la multiplication explosive des Cryptophycées puis de *Skeletonema costatum* en février; les cellules de cette espèce, qui est particulièrement abondante en 1967, présentent des chromatophores en mauvais état, ce qui peut expliquer que le taux de chlorophylle *a* n'atteigne pas les valeurs attendues. La production parvient à son maximum annuel: 0,55 mg C·m<sup>-2</sup>·jr<sup>-1</sup>.

Les apports côtiers assurent un renouvellement continu des sels nutritifs (fig. 5) jusqu'au début du mois de mai. Ces apports favorisent la multiplication des Cryptophycées dont la densité dépasse 1 000 000 c.l<sup>-1</sup> pendant tout le mois d'avril. La distribution de la chlorophylle suit strictement celle de ces organismes. La stabilisation thermique permet le développement modéré de *Rhizosolenia delicatula*. De février à juin, biomasse et production décroissent régulièrement.

#### 1967-1968 (numérations, chlorophylle *a*, P-PO<sub>4</sub>, production)

La pauvreté estivale s'accroît en 1967: dans les trente premiers mètres, les densités de Diatomées sont inférieures à 10 000 c.l<sup>-1</sup>, celles du nanoplancton inférieures à 200 000; la teneur en chlorophylle *a* dépasse rarement 0,1 mg·m<sup>-3</sup>. Quelques proliférations de *Nitzschia delicatissima* se produisent en profondeur. Les courbes de production sont régulières; la limpidité des eaux permet encore une photosynthèse non négligeable à 20, 30 et 50 m. Les productions par mètre carré de surface dépassent 0,3 mg C·jr<sup>-1</sup>.

Le mois de septembre est particulièrement pauvre. Les pluies automnales sont peu abondantes et les vents insuffisants pour rompre la thermocline. Fin octobre, à la suite d'une dilution atténuée, la teneur en chlorophylle *a* et la production (*Nitzschia seriata* et Cryptophycées) s'élèvent un peu: le 25 octobre, la production est de 0,36 mg C par unité de surface pour une journée.

La multiplication des Cryptophycées fin novembre, à la suite d'une forte dilution, augmente la concentration en chlorophylle mais la

turbidité exceptionnelle (disque de Secchi visible à 1 m) arrête toute production au-delà de 10 m; la production journalière par mètre carré est minime : 0,04 mg C.

Le plancton évolue peu jusque vers le 10 janvier (teneur en chlorophylle *a* proche de 0,4 mg·m<sup>-3</sup>). Petit à petit, la salinité s'élève jusqu'à la valeur de 38,06 le 16. Une semaine plus tard, elle est de 38,16. Il est difficile d'attribuer un tel accroissement à l'évaporation. Cet accroissement correspond plutôt à l'envahissement du plateau continental par des eaux originaires d'une zone de mélange vertical. La grande limpidité de ces eaux et la teneur élevée en phosphates, placent les Algues dans des conditions favorables de photosynthèse, en dépit de la turbulence verticale : *Rhizosolenia delicatula* et le nanoplancton se multiplient, la teneur en chlorophylle *a* atteignant 0,7 mg·m<sup>-3</sup>.

Du début janvier à la fin mars, l'évolution des pigments (fig. 5) pourrait faire penser au développement puis à l'extinction progressifs d'une floraison endémique dans une masse d'eau stable. Pourtant, les conditions hydrologiques sont très changeantes : entre le 5 et le 13 février, l'eau superficielle méditerranéenne (courant liguro-provençal), à peine diluée en surface, remplace la masse d'eau de salinité très élevée; il s'en suit un enrichissement du phytoplancton, qui est alors dominé par les Cryptophycées et quelques Diatomées, *Nitzschia pungens* et *Nitzschia seriata*.

Les caractéristiques hydrobiologiques des trois stations du mois de février (tableau 4) soulignent la complexité hydrologique et mettent en lumière deux faits importants :

1) l'estimation de la production, associée à celle des pigments, ne permet pas toujours de déterminer un changement, même important, des caractéristiques hydrobiologiques. L'analyse des populations est souvent un révélateur plus fin. Production et chlorophylle *a* varient peu aux trois stations de février, alors que se succèdent des eaux de salinité basse, puis normale et, à nouveau,

TABLEAU 4  
*Caractéristiques hydrobiologiques de surface au point B,*  
les 13, 20 et 29 février 1968.

Date	T°	S‰	Secchi	Ciel	Chl <i>a</i>	Prod.	Nano.	Diatomées
13	9,67	37,48	6	●	1,16	58,2	1152	87 <i>Nit. pung.</i> <i>Nit. ser.</i>
20	11,65	37,83	8	◐	1,91	62,0	94	1829 <i>Sc. cost.</i>
29	10,55	35,66	4	○	2,28	52,4	144	900 <i>Chaet. ins.</i> <i>Nit. delic.</i>

basse. Par contre, au niveau des populations de phytoplancton, la dominance passe des Cryptophycées à *Skeletonema costatum* qui est, à son tour, remplacée par *Chaetoceros insignis* et *Nitzschia delicatissima*.

2) la relation baisse de la salinité - augmentation du stock phytoplanctonique en février est absolue. La situation du 20 février, plancton riche - salinité normale ne contredit peut être pas cette affirmation, car les valeurs normales de la salinité proviennent vraisemblablement du mélange entre la nappe de dilution et des eaux plus salées et plus chaudes; la turbidité élevée de l'eau serait en faveur de cette hypothèse. Il suffit d'une légère translation pour que se succèdent, à un point déterminé, la nappe de dilution (tassée à la côte) et l'eau du large.

Les valeurs de la biomasse et de la production sont très élevées en février 1968. On peut citer :

2,49 mg Chl  $a \cdot m^{-3}$  le 20 février à 5 m

72,2 mg C  $\cdot m^{-3} \cdot jr^{-1}$  le 29 février à 5 m

1134 mg C  $\cdot m^{-2} \cdot jr^{-1}$  le 29 février.

A peine interrompues fin mars, les conditions de basse salinité persistent jusqu'à la fin du mois de juin et la teneur en chlorophylle *a* est toujours supérieure à  $0,3 \text{ mg} \cdot m^{-3}$ , avec quelques poussées dues à diverses espèces du genre *Nitzschia*, à *Rhizosolenia delicatula* et à *Leptocylindrus danicus*. L'état physiologique des Algues se dégrade à la fin de la période printanière.

1968-1969 (numérations, chlorophylle *a*, P-PO<sub>4</sub>, production)

De juillet à octobre, la structure verticale est remarquable. La thermocline représente la limite entre deux masses d'eau de caractéristiques très différentes. Au-dessus, la nappe de dilution rhodanienne estivale (moins de 37,70 ‰) dont les phosphates ont été consommés; le plancton y est pauvre. En-dessous, des eaux de salinité supérieure à 38 ‰, plus riches en phosphates (plus de  $0,10 \mu\text{at-g P-PO}_4 \cdot l^{-1}$ ) qui offrent des conditions plus favorables à la photosynthèse que les niveaux mieux éclairés. Il y a alors un second maximum de production (fig. 3) sous la thermocline; la teneur en chlorophylle *a* y dépasse toujours  $0,3 \text{ mg} \cdot m^{-3}$ , souvent même 0,6. Ceci est dû aux Diatomées : *Nitzschia delicatissima*, qui constitue l'espèce type des floraisons estivales profondes, et à plusieurs espèces du genre *Chaetoceros*, parmi lesquelles *Chaetoceros curvisetus*, *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros pseudocurvisetus* et *Chaetoceros compressus*.

Ce deuxième maximum en profondeur maintient la production par mètre carré à un niveau élevé voisin de  $0,4 \text{ mg C} \cdot jr^{-1}$ .

La réserve nutritive, au niveau de la thermocline, semble liée à la sédimentation de la matière organique, qui est freinée par cette discontinuité. La minéralisation du phosphore pourrait y être intense.

L'homogénéisation thermique automnale est lente et la saison des pluies retardée. Le débit des fleuves s'élève à peine en novembre où ils

provoquent un développement atténué de Diatomées. C'est au début du mois de décembre que la salinité diminue fortement; l'enrichissement en phosphates qui en résulte (plus de  $0,30 \mu\text{at-g P-PO}_4 \cdot \text{l}^{-1}$ ) permet une multiplication relative du nanoplancton en surface et des Diatomées à toutes profondeurs : *Chaetoceros costatus*, *Chaetoceros socialis*, *Thalassiothrix frauenfeldii*. La production est limitée aux couches superficielles en raison de la forte turbidité et du peu d'éclairement. Le 4 décembre la production par mètre cube est de 73 mg C en surface, de 8,5 mg C à 5 m et de 1 mg C à 10 m.

L'année 1968 est exceptionnelle dans le domaine des précipitations : peu de pluies en octobre-novembre, pluviosité élevée de décembre à février 1969. La conséquence de cette situation météorologique inhabituelle est l'absence d'eau de salinité élevée, riche en phosphate, en décembre-janvier.

## 2. Cycle annuel type - Bilan de production

Définir un cycle type pour la région de Banyuls est une tâche délicate en raison du rôle fondamental des apports terrigènes qui sont très irréguliers. Si ces dilutions étaient rares, on pourrait, comme l'a fait MINAS (1968) dans le golfe de Marseille, ne pas en tenir compte dans l'établissement des bilans annuels. Mais, à Banyuls, les salinités basses sont habituelles.

Il y a généralement quatre phases principales (tableau 5) dont les limites sont assez variables. Le déclenchement de la phase III, par exemple, est conditionné par les pluies « d'automne » qui sont généralement violentes en octobre-novembre sur le bassin méditerranéen. Si, comme ce fut le cas en 1968-69, ces pluies n'apparaissent qu'en décembre-janvier, la phase III est décalée d'autant et il n'y a plus alors de phase IV. Bien que depuis 1965 l'étape I, liée à la dilution rhodanienne, ait toujours débuté en février, il est vraisemblable qu'elle pourrait subir, à l'avenir, un certain décalage.

Le début de la phase « estivale » (phase III) ne peut, par contre, varier puisqu'il est commandé par l'installation du gradient thermique. Si les limites des différentes phases sont quelque peu fluctuantes, la relation entre une certaine situation hydrologique et un plancton déterminé est plus étroite.

Les rapports entre les valeurs extrêmes de la production et de la chlorophylle *a* par unité de surface sont du même ordre de grandeur : 40 à 1 100 mg C, pour la production, 4 à 100 mg pour la chlorophylle *a*.

Les valeurs élevées de la production reflètent la fertilisation par dilution. Néanmoins, la turbidité associée réduit considérablement la zone euphotique : le 1 % de lumière de surface est à moins

TABLEAU 5

*Caractéristiques hydrobiologiques moyennes des principales phases du cycle annuel type au point B.*

Phase du cycle		T°	S°/‰	Secchi	Diat.	Crypt.	Chl a	Prod surface.	Prod.m <sup>-2</sup>
I	A février	Stabilisation progressive	< 37,70 de 0 à 30 m Dilution rhodanienne	< 10	++++ Sc. cost.	++++ des dilution	++++	++++	++++
	B mars-mai			< 15	+++ Nit,Chaet Rhiz.del.	+++ à ++++	+++	+++	+++
II juin à octobre		Thermocline →	38,00 ou 37,80	≈ 20	+	+	+	+	++
			38,00		+++ Floraisons Nit. del.		+++	à ++	à +++
III octobre-novembre (pluies)		Homogénéisation "chaude"	Dilutions en surface	< 10 souvent < 5	++ Pennales	+++ surface	++	+++	+
IV décembre-janvier		Homogénéisation "froide"	> 38,00	≈ 15	+ puis ++	+	++	?	?

+ valeur basse  
 ++ valeur moyenne  
 +++ valeur assez élevée  
 ++++ valeur très élevée

de 15 m lors des dilutions automnales. L'énergie disponible devient un facteur limitant au bout de quelques mètres et les taux de production par mètre carré sont bas : 0,088 mg C·jr<sup>-1</sup> en novembre 1967 et 0,122 en décembre 1968.

En février, par contre, la turbulence verticale des eaux diluées rhodaniennes disperse le seston, réduisant ainsi l'atténuation de la transparence; le disque est visible à 11 m, 4 m et 6 m aux trois stations très productives de février 1968. La capacité de production du phytoplancton est élevée dans les eaux diluées; une légère amélioration des conditions d'éclairement suffit alors à accroître fortement la production par mètre carré. C'est dans ces conditions que la différence de production par ciel clair et par ciel nuageux doit dépasser largement la valeur de 30 % qui est généralement avancée.

En été, l'appauvrissement des réserves nutritives est compensé, en partie, par l'approfondissement de la zone euphotique; la production par mètre carré demeure assez élevée, alors que la biomasse moyenne est basse. Grâce au deuxième maximum de la thermocline, cette production peut atteindre 0,5 mg C·m<sup>-2</sup>·jr<sup>-1</sup>.

Le bilan annuel global donne une production de 86 gC par mètre carré en 1967 et de 142 gC en 1968.

### III. — VARIATIONS DE LA BIOMASSE VERS LE LARGE

#### 1. *Comparaison des points B, C et E*

S'il existait une masse d'eau homogène de la côte vers le large, on devrait seulement observer un effet de terre ayant pour conséquence d'enrichir un peu le plancton néritique. Cependant, dans notre région, certaines particularités hydrologiques et topographiques s'opposent au parallélisme des cycles aux points B, C et E. Au cours de l'année, les quelques événements hydrologiques susceptibles de favoriser le développement des Algues sont :

1) le dessalement dû au Rhône et aux rivières languedociennes en février-mars. Ce dessalement, très marqué au point côtier, atteint parfois le point C situé à 6 milles de la côte, mais jamais le point E qui en est distant de 12 milles. La densité du phytoplancton diminue nettement vers le large (fig. 6 : les 21-2-1967 et 5-2-1968).

2) au large, la floraison planctonique n'a lieu qu'après l'établissement de la stabilité verticale par réchauffement des niveaux superficiels. A la côte, où le fond limite la couche de mélange, des proliférations hivernales se produisent et la consommation des réserves nutritives est précoce. Aussi, le plus souvent, la chlorophylle *a* est plus abondante dans les eaux du large en avril-mai (exemples : le 11-4-1967, le 4-4-1968 et le 3-5-1968).

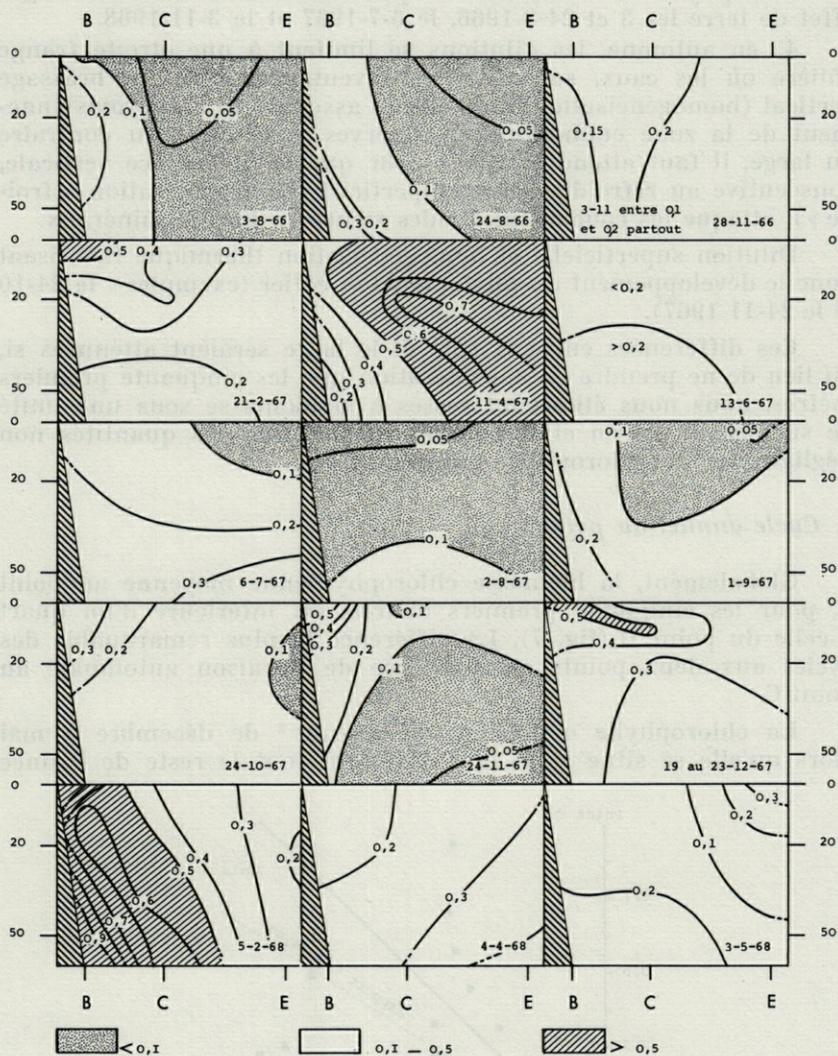


FIG. 6. — Chlorophylle *a* dans la couche superficielle de la côte vers le large (en milligrammes par mètre cube).

3) en été, la situation hydrologique est homogène et les teneurs en chlorophylle sont faibles. On peut seulement noter un léger effet de terre les 3 et 24-8-1966, le 6-7-1967 et le 3-11-1968.

4) en automne, les dilutions se limitent à une étroite frange côtière où les eaux, sous l'effet du vent, subissent un brassage vertical (homogénéisation « chaude ») assurant le réapprovisionnement de la zone euphotique en réserves nutritives. Au contraire au large, il faut attendre l'hiver pour que la turbulence verticale, consécutive au refroidissement superficiel (homogénéisation « froide »), attaque les couches profondes riches en P et N minéraux.

Dilution superficielle et homogénéisation thermique favorisent donc le développement du phytoplancton côtier (exemples : le 24-10 et le 24-11 1967).

Ces différences entre la côte et le large seraient atténuées si, au lieu de ne prendre en considération que les cinquante premiers mètres, nous nous étions intéressés à la biomasse sous une unité de surface. Il est en effet possible de mesurer des quantités non négligeables de chlorophylle jusqu'à 200 m.

## 2. Cycle annuel au point C

Globalement, la biomasse chlorophyllienne moyenne au point C, pour les cinquante premiers mètres, est inférieure d'un quart à celle du point B (fig. 7). La différence la plus remarquable des cycles aux deux points est l'absence de floraison automnale au point C.

La chlorophylle *a* dépasse  $0,3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  de décembre à mai alors qu'elle se situe à un taux inférieur tout le reste de l'année

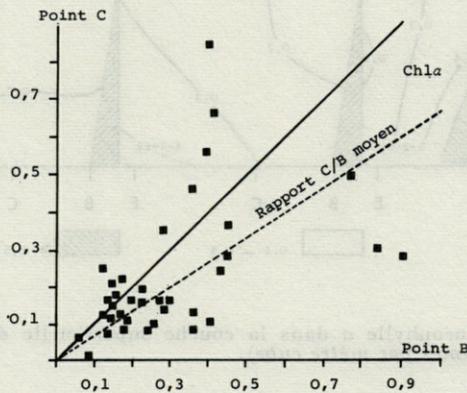


FIG. 7. — Comparaison de la biomasse pigmentaire moyenne aux points B et C de juin 1966 à juin 1968.

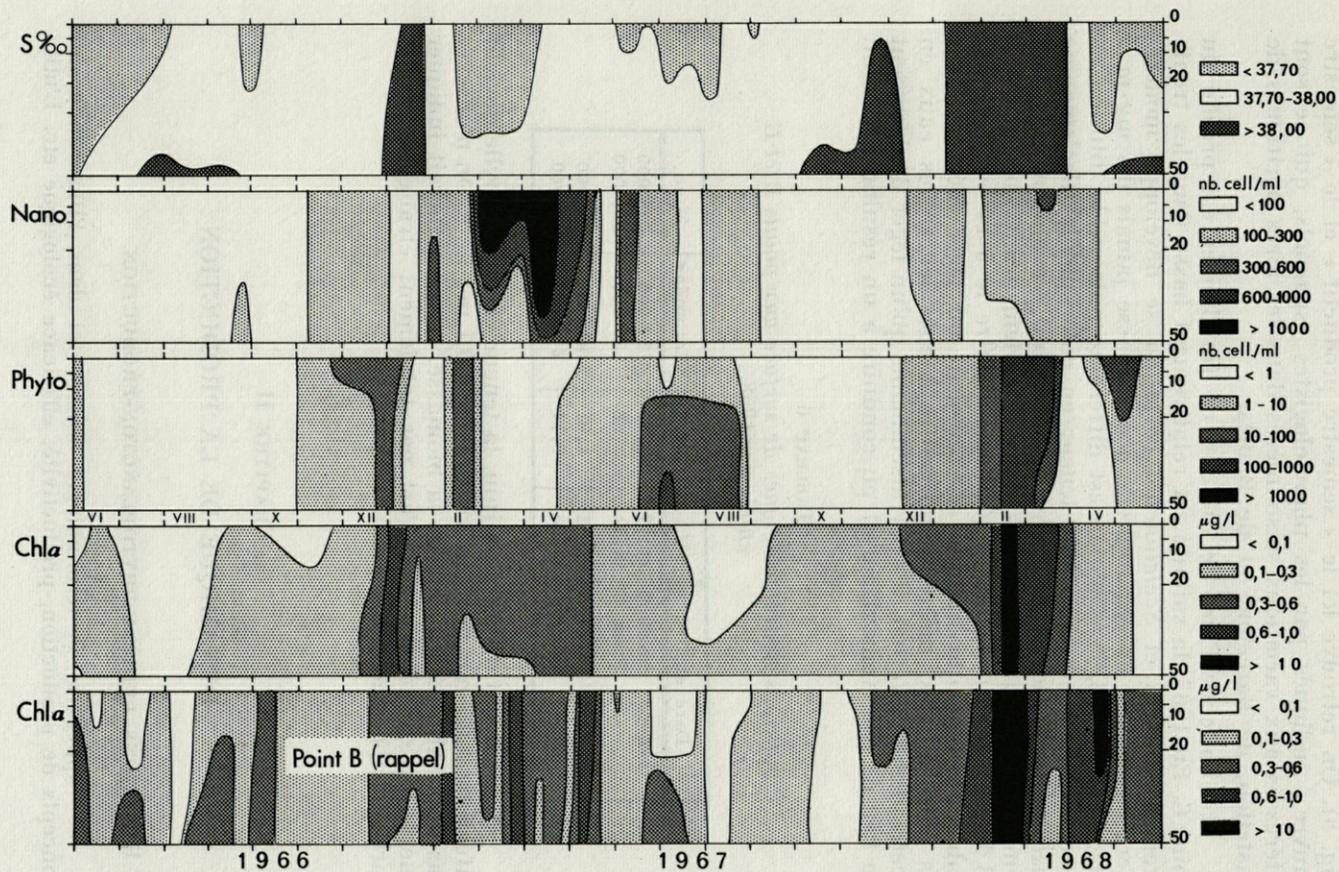


FIG. 8. — Variations saisonnières de quelques paramètres hydrobiologiques au point C en 1966, 1967 et 1968.

(fig. 8). On retrouve ici le « semestre productif » et le « semestre pauvre » indiqués par les planctologistes espagnols, qui se sont intéressés aux variations saisonnières dans les aires néritiques de Castellón, de Barcelone et de Blanès.

La limite de l'aire de dilution en fin d'hiver est proche du point C. En 1967, la salinité est relativement basse dans les trente premiers mètres et *Skeletonema costatum* se développe modérément : la teneur en chlorophylle *a* ne dépasse jamais  $0,6 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  (fig. 7). En 1968, la situation est différente puisque la dilution ne touche que le point B où la teneur en chlorophylle (*Skeletonema costatum*) est élevée. Au point C, cependant, l'évolution est assez semblable quoique atténuée. Bien que demeurant supérieure à  $38,00 \text{ ‰}$ , la salinité baisse légèrement entre le 5 et le 20 février (tableau 6), ce qui indique certainement un léger mélange avec les eaux diluées, mélange qui suffit à ensemercer les eaux en *Skeletonema costatum*. Il est vraisemblable qu'un léger déplacement du lieu de prélèvement aurait pu conduire à un résultat différent.

TABLEAU 6  
*Conditions hydrobiologiques de surface aux points B et C en février 1968.*

Date et lieu	S‰	Chl <i>a</i>	Diatomées	Nano.
5-2-68 Point B	38,17	0,72	27 000	239 000
Point C	38,12	0,38	26 000	226 000
20-2-68 Point B	37,83	1,91	1 829 000	94 000
Point C	38,08	1,14	209 000	81 000

Dès le début du mois de juin, la teneur en chlorophylle devient inférieure à  $0,3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ , souvent même à  $0,1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ . On n'observe pas de maximum profond de la biomasse, ce qui pourrait indiquer que la proximité du fond n'est pas totalement étrangère à cette particularité rencontrée près de la côte.

## CHAPITRE II

### DYNAMIQUE DE LA PRODUCTION

#### I. RELATIONS LUMIÈRE-PHYTOPLANCTON-PRODUCTION

Je rappellerai la terminologie utilisée ici dans l'illustration des concepts de production, productivité, efficacité écologique etc. L'utili-

sation qu'il me semble souhaitable de faire des termes production et productivité est précisée dans un autre article (JACQUES, 1970) :

Production = quantité de matière produite par unité de temps et de surface (ou de volume) = P.

Productivité = rapport entre la production et un élément de l'écosystème producteur : biomasse B, énergie disponible S :

— efficacité relative P/B/S

— rendement énergétique P/S

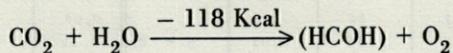
— taux de production P/B

— P/x : on peut concevoir toute une série d'indices entre la production et un élément quelconque de la biocénose (diversité...) ou du biotope (phosphate, nitrate...).

#### A) Variations saisonnières de ces relations.

##### 1. Productivité à Banyuls

L'efficacité énergétique utilisée ici correspond à la quantité d'énergie nécessaire à la formation des premiers produits de la photosynthèse, exprimée en pourcentage de l'énergie visible de la radiation incidente. Dans la réaction,



le gain en énergie libre est de 118 Kcal par mole, ce qui correspond à 9 833 calories pour un gramme de carbone assimilé.

A Banyuls, ce rendement P/S varie de 0,01 à 0,72 % (tableau 7). L'efficacité est plus élevée en hiver qu'en été. Elle est maximale lors de la floraison du mois de février (fig. 9).

Pour différents lacs, VINBERG (1960) cite comme valeurs extrêmes de ce même indice les pourcentages 0,08 et 1,44, ce qui est un peu supérieur à nos valeurs. Dans des conditions expérimentales, avec l'Algue *Chlorella*, on a pu obtenir une efficacité de 23 %, à des intensités artificielles basses. En éclairage naturel, lors d'essais de cultures en masse, les rendements les plus élevés se situent entre 2 et 3 %, ce qui est inférieur à la productivité de la végétation terrestre, qui utilise près de 5 % de la radiation incidente dans les périodes de croissance.

Les comparaisons avec d'autres productivités marines sont délicates parce que les méthodes et la durée des mesures diffèrent. Pour l'efficacité relative (RE), le temps d'incubation n'intervient pas ce qui facilite les comparaisons. ANGOT (1968) et SOURNIA (1968) citent, à Madagascar, un RE de 0,4-0,5; SMAYDA (1965), pour le golfe de Panama, trouve des valeurs extrêmes de 0,2 et 1,4 et McALLISTER *et al.* (1961) une plage de variation de 1,0 à 1,7 lors

TABLEAU 7

*Productivités au point côtier.*

*P/B/S = production/chlorophylle a/langley = RE*

*P/B = production/chlorophylle a*

*P/S = énergie utilisée pour la photosynthèse/énergie « visible » incidente.*

Les chiffres en caractères romains correspondent aux valeurs par mètre cube en surface, ceux en italiques aux valeurs par mètre carré.

DATE	P/B/S	P/B	P/S	DATE	P/B/S	P/B	P/S
<u>1967</u>				23 - 4	0,06	34	0,05
					<i>0,03</i>	<i>18</i>	<i>0,07</i>
26 - 1	0,02	6	0,01	15 - 5	0,14	106	0,03
	<i>0,01</i>	<i>3</i>	<i>0,02</i>		<i>0,06</i>	<i>48</i>	<i>0,07</i>
28 - 2	0,42	157	0,21	7 - 6	0,23	163	0,04
	<i>0,07</i>	<i>27</i>	<i>0,12</i>		<i>0,07</i>	<i>49</i>	<i>0,10</i>
10 - 4	0,04	31	0,02	14 - 6	0,29	88	0,04
	<i>0,02</i>	<i>14</i>	<i>0,04</i>		<i>0,09</i>	<i>27</i>	<i>0,14</i>
2 - 6	0,03	21	0,01	25 - 6	0,38	260	0,07
	<i>0,02</i>	<i>13</i>	<i>0,01</i>		<i>0,10</i>	<i>68</i>	<i>0,09</i>
26 - 6	0,02	23	0,00	10 - 7	0,39	166	0,03
	<i>0,01</i>	<i>11</i>	<i>0,01</i>		<i>0,14</i>	<i>61</i>	<i>0,07</i>
24 - 7	0,16	79	0,02	23 - 7	0,16	118	0,01
	<i>0,11</i>	<i>54</i>	<i>0,08</i>		<i>0,04</i>	<i>26</i>	<i>0,05</i>
24 - 8	0,63	144	0,03	6 - 8	0,15	96	0,01
	<i>0,18</i>	<i>40</i>	<i>0,12</i>		<i>0,04</i>	<i>24</i>	<i>0,01</i>
27 - 9	0,08	20	0,01	19 - 8	0,08	58	0,02
	<i>0,08</i>	<i>20</i>	<i>0,09</i>		<i>0,03</i>	<i>25</i>	<i>0,05</i>
25 - 10	0,41	77	0,14	2 - 9	0,06	21	0,01
	<i>0,14</i>	<i>27</i>	<i>0,20</i>		<i>0,04</i>	<i>15</i>	<i>0,10</i>
23 - 11	1,44	62	0,83	16 - 9	0,08	40	0,01
	<i>0,14</i>	<i>6</i>	<i>0,25</i>		<i>0,02</i>	<i>11</i>	<i>0,04</i>
19 - 12	0,57	13	0,30	23 - 9	1,44	269	0,11
	<i>0,35</i>	<i>8</i>	<i>0,72</i>		<i>0,13</i>	<i>25</i>	<i>0,15</i>
<u>1968</u>				9 - 10	0,12	46	0,01
					<i>0,05</i>	<i>18</i>	<i>0,02</i>
16 - 1	0,08	25	0,02	21 - 10	0,65	253	0,02
	<i>0,04</i>	<i>13</i>	<i>0,08</i>		<i>0,09</i>	<i>36</i>	<i>0,06</i>
30 - 1	0,05	25	0,03	7 - 11	1,54	201	0,16
	<i>0,02</i>	<i>10</i>	<i>0,09</i>		<i>0,17</i>	<i>22</i>	<i>0,15</i>
13 - 2	0,43	50	0,50	20 - 11	0,65	85	0,12
	<i>0,14</i>	<i>16</i>	<i>0,71</i>		<i>0,15</i>	<i>19</i>	<i>0,13</i>
20 - 2	0,21	32	0,39	4 - 12	1,91	109	1,26
	<i>0,05</i>	<i>7</i>	<i>0,45</i>		<i>0,11</i>	<i>6</i>	<i>0,21</i>
27 - 2	0,05	23	0,12	17 - 12	1,11	73	0,34
	<i>0,03</i>	<i>15</i>	<i>0,26</i>		<i>0,20</i>	<i>14</i>	<i>0,29</i>
15 - 3	0,23	33	0,12	<u>1969</u>			
	<i>0,06</i>	<i>8</i>	<i>0,11</i>				
27 - 3	0,07	43	0,02	13 - 1	1,20	68	0,38
	<i>0,04</i>	<i>23</i>	<i>0,07</i>		<i>0,50</i>	<i>28</i>	<i>0,32</i>
10 - 4	0,12	52	0,06	3 - 2	0,40	40	0,25
	<i>0,04</i>	<i>18</i>	<i>0,09</i>		<i>0,07</i>	<i>7</i>	<i>0,19</i>

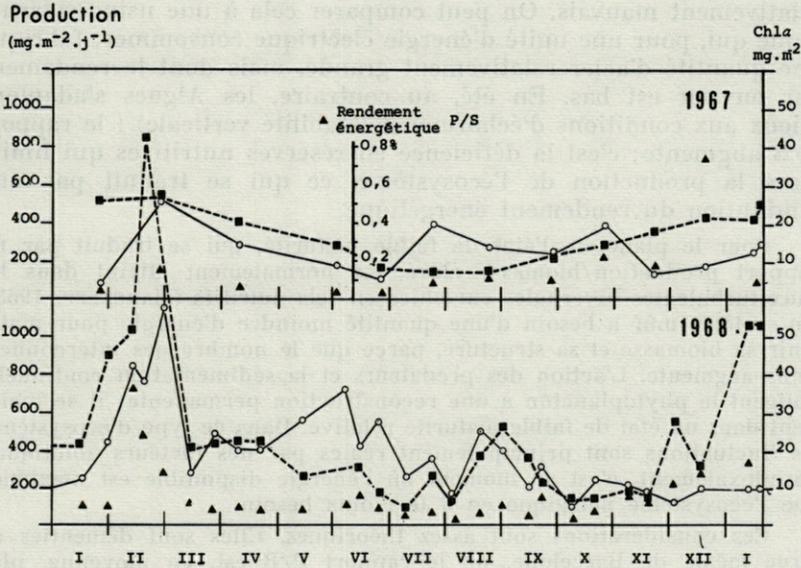


FIG. 9. — Production et chlorophylle *a*, par mètre carré de surface, rendement énergétique en 1967 et 1968, au point B.

d'une floraison phytoplanctonique en région tempérée. Les limites trouvées à Banyuls (tableau 7) sont de 0,01 et de 1,94 pour le niveau 0 m, de 0,02 et de 0,5 pour les valeurs intégrées sous un mètre carré de surface.

Tous les indices P/B/S, P/S et P/B sont élevés pour le niveau superficiel, ce qui traduit l'effet eutrophique des dilutions. Les données par unité de surface rendent mieux compte de l'évolution de l'écosystème, car les dilutions ne sont pas aussi favorables à l'ensemble de la masse d'eau qu'à la couche superficielle. Ainsi, en novembre 1967, le RE est de 1,44 à 0 m et de 0,15 pour la valeur intégrée; il en est de même en novembre-décembre 1968.

Le rendement énergétique P/S dépend des qualités optiques de l'eau, des réserves nutritives, de la biomasse et de l'état physiologique des Algues. Faible en été, ce rendement est élevé d'octobre à février-mars. Par contre le RE, s'il est également élevé durant la floraison de fin d'hiver, subit une baisse pendant la période hivernale et atteint son maximum en été. Il en est de même pour le rapport production/chlorophylle *a*.

Le fait que les variations des indices P/B (et P/B/S) et P/S soient de sens opposé signifie que l'écosystème utilise mieux l'énergie en hiver qu'en été, mais que les Algues ont alors un rendement

relativement mauvais. On peut comparer cela à une usine sidérurgique qui, pour une unité d'énergie électrique consommée, fabrique une quantité d'acier relativement grande, mais dont le rendement par ouvrier est bas. En été, au contraire, les Algues s'adaptent mieux aux conditions d'éclairement (stabilité verticale) : le rapport P/B augmente; c'est la déficience en réserves nutritives qui limite alors la production de l'écosystème, ce qui se traduit par une diminution du rendement énergétique.

Pour le plancton, l'état de faible maturité, qui se traduit par un rapport production/biomasse élevé, est normalement atteint dans les eaux turbulentes hivernales enrichies en sels nutritifs (MARGALEF, 1963). Un système mûr a besoin d'une quantité moindre d'énergie pour maintenir sa biomasse et sa structure, parce que le nombre des interconnexions augmente. L'action des prédateurs et la sédimentation continuelle obligent le phytoplancton à une reconstruction permanente; il se maintient dans un état de faible maturité relative. Dans ce type d'écosystème, les fluctuations sont principalement régies par des facteurs abiotiques. Paradoxalement, c'est au moment où l'énergie disponible est maximale que l'écosystème pélagique en a le moins besoin.

Ces considérations sont assez théoriques. Elles sont démenties au large même de Barcelone, où le rapport P/B est, en moyenne, plus élevé en été, exactement comme à Banyuls (calculé d'après les données de MARGALEF et CASTELLVI, 1968) et, vraisemblablement, comme dans toute la Méditerranée occidentale.

Le schéma habituel de la succession (voir au chapitre II) n'est d'ailleurs pas mieux respecté pour les diversités spécifique et pigmentaire dont les variations devraient être parallèles entre elles et opposées à celles du rapport P/B. Les coefficients de corrélation sont, pour le niveau 0 m (39 paires de valeurs) :

Diversité spécifique - 430/663	$r = - 0,030$
Diversité spécifique - P/B	$r = + 0,180$
430/663 - P/B	$r = + 0,065$

Aucune de ces valeurs n'est significative d'une liaison quelconque. MARGALEF (1965) cite un coefficient de corrélation diversité pigmentaire - diversité spécifique de + 0,40 pour la Méditerranée à Castellón, de + 0,30 pour la Mer des Caraïbes. La corrélation P/B - diversité pigmentaire est de - 0,97 et celle entre le rapport P/B et la diversité spécifique de - 0,72 pour des communautés d'eau douce.

Ce désaccord pourrait s'expliquer par le fait que les relations lumière-pigments-production sont perturbées parce qu'un des facteurs abiotiques, le phosphate minéral, se situe en dehors des limites compatibles avec une photosynthèse normale. Déjà peu abondant en hiver, le phosphate disparaît presque totalement de la couche euphotique en été. D'autre part, la fréquence des chan-

gements de masses d'eau vers Banyuls empêche l'évolution normale de la succession.

## 2. Chlorophylle a et production

Application du modèle de RYTHER et YENTSCH (1957)

Les difficultés que présente la mesure de la production *in situ* ont suscité des recherches dans trois directions :

1) expérimentation au moyen d'incubateurs artificiels pour simuler les conditions réelles de température et d'éclairement,

2) détermination des cycles diurnes de la production de façon à estimer la fixation journalière de carbone à partir d'expériences à court-terme,

3) établissement de modèles mathématiques déterministes permettant de calculer la production à partir d'éléments dont la mesure soit plus facile. RYTHER et YENTSCH (1957) décrivent une méthode qui permet d'estimer la production sous un mètre carré de surface à partir du contenu chlorophyllien, de la radiation totale incidente et du coefficient d'atténuation  $k$ .

Comme 3,7 grammes de carbone sont assimilés, en moyenne, par gramme de chlorophylle pendant une heure, à la saturation lumineuse, la production  $P$  peut s'écrire :

$$P = \frac{R}{k} \times C \times 3,7$$

avec  $R$  = photosynthèse relative; les valeurs de  $R$  sont données, dans ce même article, en fonction de la radiation exprimée en langley.  $C$  représente la quantité moyenne de chlorophylle  $a$  par mètre cube.

La comparaison des productions calculées d'après la formule de RYTHER et YENTSCH avec les valeurs mesurées par la méthode du  $^{14}\text{C}$  (tableau 8) indique que ce modèle est mal adapté aux conditions rencontrées à Banyuls. Il conduit à une sous-estimation de la production, sous-estimation qui est peut-être renforcée du fait de l'ambiguïté attachée à la mesure de l'éclairement énergétique total par les thermopiles\*.

La production réelle moyenne est de 336 mg  $\text{C.m}^{-2}.\text{jr}^{-1}$ , la production calculée de 171 mg. C'est au moment des dilutions que le désaccord est total entre la mesure directe et le calcul de la production, même si on utilise les données photométriques plutôt que la profondeur de visibilité du disque de Secchi pour l'estimation du coefficient d'atténuation. Ce modèle ne semble applicable que si la masse d'eau a des propriétés optiques homogènes.

\* Bien que mesurant théoriquement l'énergie totale, ces thermopiles, en raison du capot de plexiglas qui les recouvre, mesurent seulement l'énergie visible ainsi qu'une partie des radiations infra-rouges.

TABLEAU 8

Comparaison des mesures de production in situ et des valeurs estimées à partir de la radiation incidente, du coefficient d'atténuation k et de la chlorophylle a, d'après le modèle de RYTHER et YENTSCH (1957).

Date	Radiation surface (cal . cm <sup>-2</sup> . jr <sup>-1</sup> )	k	Chl a mg . m <sup>-2</sup>	Production mg . m <sup>-2</sup> . jr <sup>-1</sup>	
				calculée	mesurée
<u>1967</u>					
26 - 1	302	0,56	26,0	59	68
28 - 2	374	0,28	18,0	55	493
10 - 4	634	0,21	19,5	177	265
2 - 6	835	0,12	13,5	241	170
26 - 6	1 010	0,09	8,5	222	93
24 - 7	490	0,07	7,0	174	380
24 - 8	230	0,10	6,5	72	262
27 - 9	245	0,10	11,0	124	216
25 - 10	187	0,19	13,5	66	364
23 - 11	43	1,68	17,5	3	111
19 - 12	23	0,17	21,0	27	169
<u>1968</u>					
16 - 1	302	0,08	20,0	332	252
30 - 1	475	0,28	42,5	841	427
13 - 2	115	0,28	51,5	118	827
20 - 2	158	0,21	102,5	432	743
29 - 2	432	0,42	76,5	279	1 134
15 - 2	144	0,24	19,5	61	162
27 - 3	634	0,14	20,5	275	475
10 - 4	446	0,34	21,5	101	389
23 - 4	562	0,14	21,5	196	386
15 - 5	777	0,28	11,5	88	547
7 - 6	720	0,17	14,5	169	713
14 - 6	302	0,15	15,5	134	416
25 - 6	689	0,17	8,0	94	546
10 - 7	432	0,07	4,0	92	246
23 - 7	720	0,06	13,0	424	344
6 - 8	662	0,08	6,5	156	159
19 - 8	706	0,06	18,0	586	442
2 - 9	374	0,08	25,5	340	385
16 - 9	518	0,09	18,0	227	202
23 - 9	187	0,09	12,0	116	299
9 - 10	389	0,05	5,5	116	98
21 - 10	389	0,08	6,5	91	236
7 - 11	130	0,24	9,5	25	205
20 - 11	130	0,30	8,5	21	166
4 - 12	57	1,12	26,5	11	122
17 - 12	66	0,34	14,5	19	196
<u>1969</u>					
13 - 1	57	0,21	6,5	11	185
3 - 2	101	0,17	27,0	117	194

Dans notre région, la production est liée moins fortement à la lumière incidente ( $r = +0,18$ ) et la transparence ( $r = -0,16$ ) qu'à la teneur en chlorophylle ( $r = +0,65$ ). Cette corrélation, plus forte que dans d'autres régions, indique, qu'à Banyuls, la lumière est loin d'être un facteur limitant.

Les équations de régression, production =  $7,61 \text{ Chl } a + 178$  pour le mètre carré de surface et production =  $23,9 \text{ Chl } a + 6,4$  à 5 m (tableau 12), conduisent à de meilleurs résultats que le modèle de RYTHER et YENTSCH. Productions observées et productions calculées sont significativement liées.

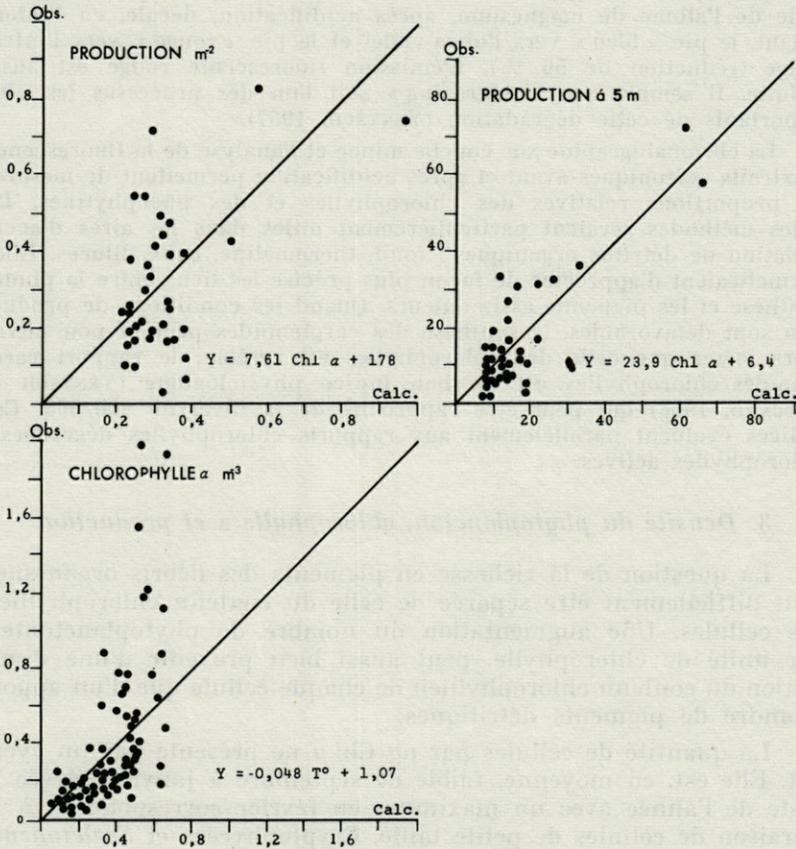
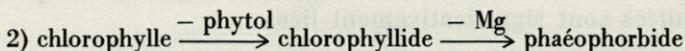
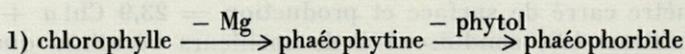


FIG. 10. — Comparaison, pour quelques paramètres, entre les valeurs observées et les valeurs calculées à partir des équations de régression.

La relation photosynthèse-chlorophylle a peu de raisons d'être constante puisqu'elle est affectée par la température, la lumière, le moment de la journée, la composition spécifique et aussi la présence de chlorophylles inactives dans les Algues (GILLBRICHT, 1951).

La dégradation des chlorophylles peut suivre deux voies distinctes :



Si la perte du phytol modifie assez peu le spectre d'absorption, celle de l'atome de magnésium, après acidification, décale, en l'intensifiant, le pic « bleu » vers l'ultra-violet et le pic « rouge » vers l'infrarouge (réduction de 50 %). L'émission fluorescente rouge est aussi réduite. Il semble que le « grazing » soit l'un des processus les plus importants de cette dégradation (YENTSCH, 1967).

La chromatographie sur couche mince et l'analyse de la fluorescence d'extraits acétoniques avant et après acidification permettent de mesurer les proportions relatives des chlorophylles et des phéophytines. De telles méthodes seraient particulièrement utiles dans les aires d'accumulation de détritus organiques : fond, thermocline, eaux diluées. Elles permettraient d'apprécier de façon plus précise les liens entre la photosynthèse et les pigments assimilateurs. Quand les conditions de production sont défavorables, la synthèse des caroténoïdes peut se poursuivre alors même que celle des chlorophylles est arrêtée; le rapport caroténoïdes/chlorophylles est un bon indice physiologique (YENTSCH et VACCARO, 1958) qui peut être rapproché de la diversité 430/663. Ces indices évoluent parallèlement aux rapports chlorophylles dégradées / chlorophylles actives.

### 3. Densité du phytoplancton, chlorophylle a et production

La question de la richesse en pigments des débris organiques peut difficilement être séparée de celle du contenu chlorophyllien des cellules. Une augmentation du nombre de phytoplanctones, par unité de chlorophylle, peut aussi bien provenir d'une diminution du contenu chlorophyllien de chaque cellule que d'un apport moindre de pigments détritiques.

La quantité de cellules par  $\mu\text{g}$  Chl *a* ne présente pas un cycle net. Elle est, en moyenne, faible de septembre à janvier, élevée le reste de l'année avec un maximum en février correspondant à la floraison de cellules de petite taille, Cryptophycées et *Skeletonema costatum*. Le fait que la quantité de cellules par unité de chlorophylle, diminue pendant la phase de turbulence verticale n'est pas dû à un accroissement de la taille moyenne ni à un enrichissement

TABLEAU 9

Quantité de cellules de phytoplancton (y compris le nanoplancton)  
dans 1 milligramme de chlorophylle a, au point B.

Les valeurs doivent être multipliées par 10<sup>6</sup>.

DATE	0m	5m	10m	20m	50m	MOYENNE
<u>1966</u>						
18 - 5	4 997	6 314	1 416	2 789	1 890	3 481
1 - 6	2 600	2 756	112	507	639	1 322
15 - 6	10 571	10 860	4 435	479	289	5 326
20 - 6	1 021	1 860	751	737	503	974
27 - 6	811	444	870	686	388	639
4 - 7	1 989	1 989	349	624	325	1 055
20 - 7	3 216	1 741	1 460	3 857	2 148	2 484
9 - 8	2 715	1 582	825	5 047	3 012	2 636
18 - 8	841	833	1 077	1 317	870	987
23 - 8	5 503	4 134	761	1 632	527	2 511
29 - 8	3 518	4 668	4 355	2 447	727	3 143
13 - 9	518	377	650	237	318	420
19 - 9	197	154	780	712	248	418
12 - 10	860	623	927	544	622	715
17 - 10	636	1 000	1 260	875	479	850
24 - 10	835	682	1 727	1 341	417	1 000
13 - 11	3 356	1 077	3 099	2 748	1 267	2 309
22 - 11	1 837	2 639	2 610	2 276	2 520	2 376
30 - 11	1 090	1 541	1 287	1 422	1 506	1 362
12 - 12	872	1 779	1 542	1 304	1 229	1 345
19 - 12	1 128	626	697	1 389	424	852
27 - 12	835	954	495	449	257	598
<u>1967</u>						
3 - 1	226	212	264	537	781	404
10 - 1	171	228	213	148	581	268
16 - 1	811	934	918	328	1 043	806
23 - 1	1 243	1 065	1 001	884	747	988
26 - 1	1 004	861	585	437	327	642
10 - 2	5 252	7 365	6 609	9 619	7 796	7 328
17 - 2	3 768	2 857	2 280	418	259	1 916
28 - 2	2 973	5 074	1 309	923	77	2 071
6 - 3	1 693	1 930	1 261	1 402	905	1 430
16 - 3	2 801	2 419	1 551	569	1 004	1 668
23 - 3	1 074	1 087	564	572	97	678
10 - 4	3 447	7 877	3 938	1 831	495	3 517
17 - 4	3 872	2 460	2 087	4 447	1 511	2 875
26 - 4	2 079	4 242	4 326	3 383	19	2 809
2 - 5	550	371	1 265	278	278	548
8 - 5	2 694	1 791	4 823	3 732	9 087	4 426
16 - 5	1 326	642	445	545	487	689
25 - 5	1 228	1 928	1 282	971	729	1 227
2 - 6	3 171	2 861	3 070	2 519	1 381	3 600

TABLEAU 9 (suite)

DATE	Om	5m	1Om	2Om	5Om	MOYENNE
7 - 6	5 565	2 533	4 093	2 431	4 994	3 923
13 - 6	2 717	2 733	2 353	1 770	1 401	2 194
22 - 6	2 371	1 953	1 810	1 559	773	1 693
12 - 7	1 328	1 815	644	296	208	858
18 - 7	1 853	1 920	209	1 549	651	1 236
24 - 7	3 149	1 834	1 798	2 392	578	1 950
2 - 8	5 574	5 268	7 989	1 539	3 237	4 721
7 - 8	589	1 848	229	391	538	719
17 - 8	1 840	3 237	1 013	600	929	1 528
24 - 8	1 958	1 548	3 471	1 296	219	1 698
12 - 9	110	199	163	35	110	123
27 - 9	222	245	234	441	155	259
2 - 10	66	540	148	81	191	205
11 - 10	112	381	381	168	54	219
16 - 10	457	383	450	608	43	389
25 - 10	597	434	97	105	269	300
30 - 10	331	785	222	417	201	391
6 - 11	589	1 053	316	149	106	442
14 - 11	664	437	394	208	177	376
23 - 11	1 364	520	241	220	198	508
14 - 12	315	131	344	185	228	238
19 - 12	619	582	686	600	291	555
<u>1968</u>						
9 - 1	544	84	319	1 099	1 147	637
16 - 1	859	1 311	529	815	414	785
30 - 1	243	477	257	274	360	322
5 - 2	372	329	486	355	462	400
13 - 2	1 064	1 182	584	408	365	720
20 - 2	1 006	1 061	906	1 405	606	996
29 - 2	462	721	452	685	864	636
15 - 3	1 036	393	434	652	944	691
20 - 3	1 140	595	271	169	96	453
27 - 3	667	667	603	771	259	593
4 - 4	1 460	458	28	79	25	410
10 - 4	534	259	518	267	178	351
19 - 4	123	157	160	172	103	141
23 - 4	907	520	1 056	239	36	511
3 - 5	3 441	1 379	437	542	1 030	1 365
9 - 5	267	545	199	199	233	288
15 - 5	1 519	1 236	832	491	105	836
7 - 6	676	296	349	133	314	351
14 - 6	1 293	733	619	620	183	689
25 - 6	1 333	589	1 069	627	631	849
10 - 7	206	396	431	2 095	188	663
23 - 7	310	677	977	611	611	643
6 - 8	1 505	1 001	452	1 000	372	870

en matériel organique chlorophyllien; c'est, au contraire, en été, que la proportion de matériel détritique s'accroît, comme l'indique l'élévation de la diversité pigmentaire (chapitre II).

A la fin de notre étude sur le cycle des nanoflagellés, nous avons conclu que, dans les eaux de surface, la quantité de pigments due aux Diatomées était assez faible, puisque la corrélation nanoplancton-chlorophylle *a* ( $r = + 0,83$  : 75 paires de valeurs) était bien supérieure à celle entre les Diatomées et la chlorophylle ( $r = + 0,22$ ).

Pour l'ensemble des prélèvements, effectués à toutes les profondeurs, entre 1965 et 1969 (444 paires de valeurs), les résultats diffèrent notablement :

chlorophylle <i>a</i> - nanoplancton	$r = + 0,225$
chlorophylle <i>a</i> - Diatomées	$r = + 0,506$

Ceci indique, qu'en dehors du niveau superficiel où les dilutions favorisent les Cryptophycées, les Diatomées jouent un rôle prépondérant.

Toute comparaison directe entre le nombre de cellules et la fixation de carbone exige que les cellules aient la même importance quelle que soit leur espèce ou leur taille. Ce type de comparaison est biaisé en faveur des Algues de petite taille, ce qui est, cependant, atténué par le fait que ces petites Algues sont justement celles dont l'activité métabolique est maximale.

Pour pallier ces inconvénients, on cherche souvent à transformer les données numériques en biomasse, en volume cellulaire, en surface cellulaire ou en volume de plasma (volume cellulaire — volume de la vacuole). Ces deux derniers modes d'expression (LOHMAN, 1908) caractérisent très bien le tissu métaboliquement actif de la cellule.

Dans le Golfe de Panama (SMAYDA, 1968), la corrélation abondance de cellules - production est aussi forte que celles entre la production et la biomasse, le volume et la surface cellulaire. Il faut tenir compte du rapport surface/volume de la communauté pour que ces derniers coefficients de corrélation s'élèvent : le « standing crop », exprimé en surface cellulaire, explique alors près de 80 % de la variation du taux de fixation du carbone. Sur des prélèvements en provenance de la région comprise entre la Norvège et l'île Jan Mayen, PAASCHE (1960) trouve une corrélation nettement meilleure entre la production et la surface cellulaire ( $r = + 0,74$ ) qu'entre la production et le nombre de cellules ( $r = + 0,45$ ).

A Banyuls, l'abondance des Diatomées explique près de 32 % de la production ( $r = + 0,57$ ), celle du nanoplancton moins de 10 %. Dans le Golfe de Panama, le pourcentage expliqué par la régression était de 42 % pour les Diatomées et, dans les eaux norvégiennes, il n'était plus que de 20 %.

B) Mécanismes de la répartition verticale de la production

1. Corrélation chlorophylle a - production. Inhibition de surface

Si le cycle annuel de la production dépend en premier lieu de la biomasse chlorophyllienne (sans oublier que, réciproquement, la production modifie la biomasse), c'est surtout l'énergie lumineuse qui conditionne la distribution verticale de la fixation de carbone. Pour mieux utiliser cette énergie, il faut que les Algues s'adaptent aux conditions d'éclairement. Cette adaptation intervient surtout en été quand la zone euphotique n'est plus brassée par les vents (STEEMANN-NIELSEN et HANSEN, 1959); le phytoplancton se maintient alors à un niveau d'éclairement stable et on peut observer, en profondeur, un taux élevé de photosynthèse à des intensités faibles. Cette élévation de la production en profondeur est apparente à Banyuls pendant l'été 1968 avec un deuxième maximum vers 30 m qui se réalise d'ailleurs grâce à un enrichissement en sels dissous.

D'après les coefficients de corrélation (tableau 10), la teneur en chlorophylle explique moins de 16 % de la variation de la production au-delà de dix mètres; à 50 m, la corrélation n'est plus significative, le niveau de production étant le plus souvent à la limite de détection par la méthode du  $^{14}\text{C}$ .

L'examen de ces corrélations permet de souligner indirectement l'effet inhibiteur de la lumière en surface. C'est à 5 m que la chlorophylle est le mieux utilisée pour la production ( $r = + 0,86$ ).

TABLEAU 10

Corrélations entre la production journalière et la teneur en chlorophylle a (N = 39).

Prof.	r	Régression
0	0,602	$^{14}\text{C} = 25,8 \text{ Chl } a + 9,7$
5	0,859	$^{14}\text{C} = 23,9 \text{ Chl } a + 6,4$
10	0,722	$^{14}\text{C} = 19,7 \text{ Chl } a + 5,2$
20	0,402	$^{14}\text{C} = 6,1 \text{ Chl } a + 3,4$
30	0,369	$^{14}\text{C} = 3,6 \text{ Chl } a + 2,2$
50	-0,027	pas de signification
m <sup>2</sup>	0,644	$^{14}\text{C} = 7,6 \text{ Chl } a + 178$

A 10 m, ( $r = + 0,72$ ), comme en surface ( $r = + 0,60$ ), le rendement production/chlorophylle est moins bon; il diminue ensuite fortement entre 10 et 20 m, puis plus lentement au-delà. A 50 m, la biomasse présente ne produit presque plus.

Cette inhibition superficielle pourrait simplement résulter d'une réduction de la biomasse. Ce n'est pas le cas à Banyuls où la teneur en chlorophylle de l'eau de surface est, en moyenne, légèrement supérieure à celle du niveau 5 m; le léger effet inhibiteur provient bien d'une altération du pouvoir photosynthétique. Cette inhibition n'apparaît que sur les profils d'assimilation printaniers et estivaux, quand la transparence est suffisamment élevée. Dans les eaux du large de Méditerranée occidentale ainsi que dans le golfe de Marseille, c'est, au contraire, à l'époque de la turbulence hivernale que s'observe cette photo-inhibition. MINAS (1968) attribue ce paradoxe au fait que l'expérience *in situ* ne respecte pas les conditions réelles de turbulence auxquelles le phytoplancton s'est adapté; on ne peut alors affirmer que le profil d'assimilation véritable soit identique à celui qui est dessiné à partir des données où les Algues sont artificiellement maintenues à un niveau énergétique supérieur au niveau réel.

Par contre, si on admet avec STEEMANN-NIELSEN (1964) que l'inhibition de surface est conditionnée par la qualité des radiations (réduction de la photosynthèse par la lumière ultra-violette), l'expérimentation *in situ* conduit à une sous-estimation de cette photo-inhibition parce que le rayonnement ultra-violet ne pénètre pas à travers les parois de verre des flacons.

Les profils verticaux de la chlorophylle *a* et de la production sont intéressants dans deux cas fréquents à Banyuls :

1) lors des dilutions : la biomasse chlorophyllienne est alors homogène tandis que la production est très élevée dans les niveaux supérieurs. La sédimentation étant certainement réduite (stabilité verticale), on ne voit pas très bien ce qui peut expliquer cette situation paradoxale,

2) en été, seule l'augmentation de la chlorophylle peut expliquer celle de la production. Les courbes chlorophylle-profondeur et production-profondeur sont calquées (fig. 3, chapitre III). Des mesures rapprochées dans le sens vertical permettraient de définir si les maximums de production et de biomasse coïncident, ou s'il y a un léger décalage.

## 2. Indice production maximale/production totale de RODHE (1958)

La comparaison des données quantitatives de photosynthèse pélagique d'eaux différentes n'est pas aisée en l'absence d'un indice

TABLEAU 11

Rapports production maximale ( $a_{\max}$ )/production totale ( $\Sigma a$ )  
et coefficient d'atténuation k au point B (cf. RODHE, 1965).

Date	$a_{\max}$ (1)	$\Sigma a$ (2)	(1)/(2) en % =R	k	Date	$a_{\max}$ (1)	$\Sigma a$ (2)	(1)/(2) en % =R	k
<u>1967</u>									
26 - 1	4,8	68	7,0	0,56	23 - 4	32,9	386	8,5	0,14
28 - 2	78,6	493	15,8	0,28	15 - 5	33,9	547	6,2	0,28
10 - 4	14,1	265	5,1	0,21	7 - 6	26,9	713	3,8	0,17
2 - 6	11,9	170	7,0	0,12	14 - 6	14,1	416	3,4	0,15
26 - 6	2,2	93	2,3	0,09	25 - 6	47,4	546	8,7	0,17
24 - 7	16,8	380	4,4	0,07	10 - 7	14,7	246	5,9	0,07
24 - 8	11,8	262	4,5	0,10	23 - 7	14,6	344	4,2	0,06
27 - 9	6,6	216	2,8	0,10	6 - 8	6,9	159	4,3	0,08
25 - 10	26,6	364	7,3	0,19	19 - 8	17,8	442	4,0	0,06
23 - 11	36,4	111	32,7	1,68	2 - 9	19,0	385	4,9	0,08
19 - 12	8,0	169	4,7	0,17	16 - 9	6,2	202	3,0	0,09
<u>1968</u>									
16 - 1	8,1	252	3,2	0,08	9 - 10	2,7	98	2,7	0,05
30 - 1	16,7	427	3,9	0,08	21 - 10	9,4	236	3,9	0,08
13 - 2	58,2	827	7,0	0,28	7 - 11	20,9	205	10,1	0,24
20 - 2	62,0	743	8,3	0,21	20 - 11	16,3	166	9,7	0,30
29 - 2	72,2	1 134	6,3	0,42	4 - 12	73,1	122	60,0	1,12
15 - 3	17,8	162	10,9	0,24	17 - 12	20,6	196	10,5	0,34
27 - 3	17,1	475	3,6	0,14	<u>1969</u>				
10 - 4	30,2	389	7,7	0,34	13 - 1	22,0	185	11,8	0,21
					3 - 2	25,7	194	13,2	0,17

simple qui résumerait les caractéristiques des profils de production. L'expression  $a_{\max}/\Sigma a$ , rapport entre la valeur la plus élevée de la courbe de production et la production par mètre carré (RODHE, 1958), rend compte de la forme générale des profils d'assimilation.

Cet indice R diminue généralement quand la transparence augmente. A Banyuls, sa valeur moyenne, exprimée en pourcentage, est de 6,4 après élimination de deux valeurs anormalement élevées. Dans le golfe de Marseille, R moyen est voisin de 5,2 et, dans les eaux du large, il varie entre 2,2 et 3,7. L'élévation de R près des côtes roussillonnaises est imputable à la turbidité des eaux. Pour une série de douze lacs, R est compris entre 3 et 35 (RODHE, 1965) avec une moyenne de 14. Les variations annuelles de cet indice à Banyuls (tableau 11) reflètent le cycle de la salinité : abaissement de la salinité → diminution de la transparence → élévation de R. En décembre 1968, au moment d'une dilution très marquée, 60 % de la production totale proviennent du mètre cube superficiel. En

général, dans les autres cas de dilutions, ce pourcentage est voisin de 10.

En Méditerranée, au large, R est bas. La production par mètre cube est peu élevée mais, la zone euphotique étant profonde, la production par unité de surface n'est pas négligeable.

### 3. *Modèle de TALLING (1957)*

Le bilan de production, par mètre carré, peut être assimilé à la surface d'un rectangle dont un côté représente la valeur maximale de la production ( $a_{\max}$ ) et l'autre, la profondeur à laquelle commence la saturation lumineuse de la photosynthèse. A cette profondeur  $Z_{0,5 I_k}$  la radiation la plus pénétrante (Irpp) a une intensité deux fois inférieure à celle ( $I_k$ ) pour laquelle la photosynthèse atteindrait son maximum, s'il n'y avait pas cet effet de saturation.  $I_k$  est déterminé graphiquement par le point d'intersection de la ligne de  $a_{\max}$  et de la ligne extrapolée correspondant à la pente de la production sub-optimale. Sur ce type de diagramme (fig. 11), l'intensité lumineuse et les taux de production sont exprimés en pourcentage de la valeur maximale suivant une échelle commune semi-logarithmique.

Le concept de profondeur optique est le dénominateur commun à tous les types de conditions optiques : chaque unité 0, 1, 2,  $n...$  de cette profondeur optique correspond à celle de l'abscisse de telle façon que  $Z_{\text{pr. opt.}} = I_0 \cdot 2^{-n}$ . Notons que VOLLENWEIDER (1961) conseille d'utiliser l'extinction moyenne de préférence à celle de la longueur d'onde la plus pénétrante.

La figure 11 représente les courbes d'assimilation relative moyenne qui correspond aux six types de profils verticaux définis précédemment (chapitre III). En ordonnées, à la droite de ce diagramme, sont indiquées les échelles de profondeurs, en mètres, correspondant aux différents niveaux optiques. On pourrait utiliser une représentation légèrement différente en gardant constante l'échelle métrique et en indiquant les échelles des profondeurs optiques correspondant à chacun des six types.

Généralement, tant dans les lacs qu'en mer, la portion rectiligne du profil de production qui correspond à la base de la zone euphotique est parallèle à la droite de pénétration de la lumière. On voit qu'à Banyuls ce parallélisme n'est respecté qu'aux périodes de transparence élevée (types IV et V). Dans les autres cas, la réduction de la photosynthèse est relativement plus rapide que celle de la pénétration lumineuse.

La comparaison entre la production observée et la production calculée d'après l'équation de TALLING  $a = a_{\max} \cdot Z_{0,5 I_k}$  n'est pas satisfaisante (tableau 12). Il faut remarquer que l'estimation graphique de  $I_k$  manque de précision parce que la partie rectiligne du profil d'assimilation est presque toujours située au-delà de 30 m, ce qui conduit à extrapoler la valeur de cet  $I_k$  à partir de deux autres valeurs dont celle de 50 m pour laquelle l'erreur est maximale.

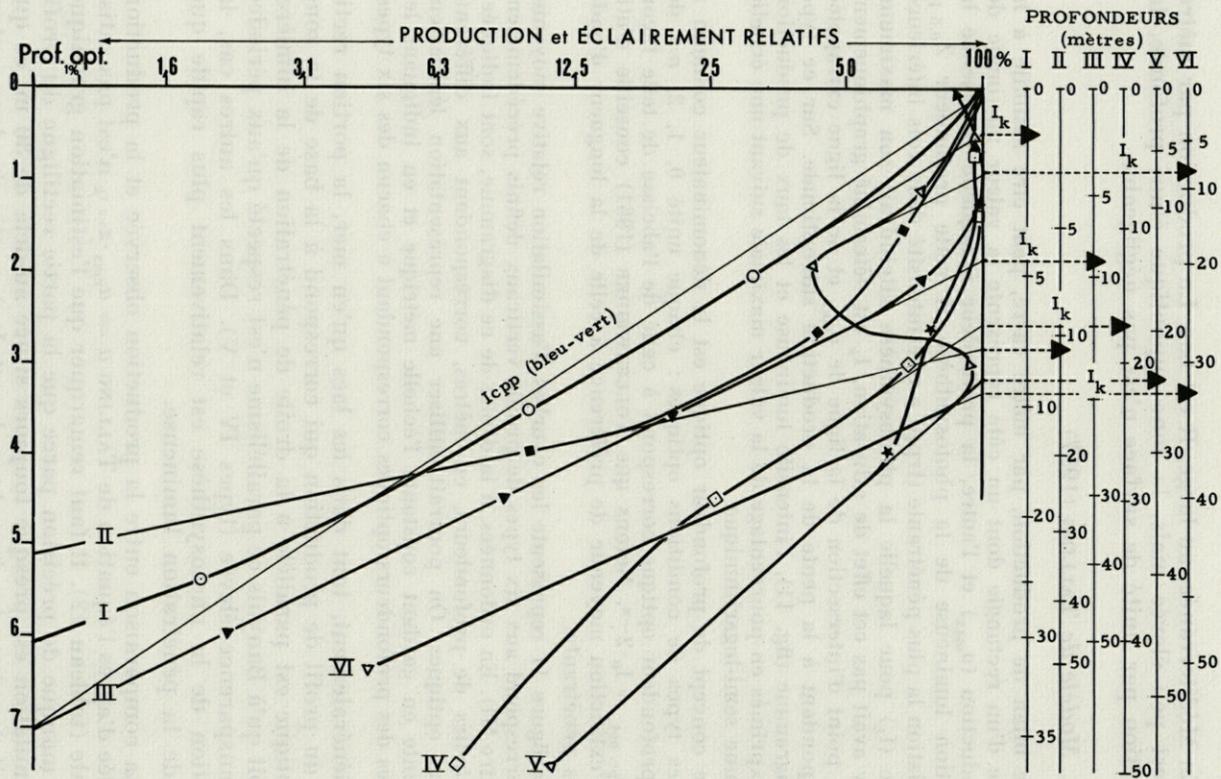


FIG. 11. — Modèle de TALLING. Production et éclaircissement relatifs (coordonnées semi-logarithmiques) en fonction des profondeurs optiques de la composante la plus pénétrante ( $I_{c pp}$ ). Évaluation graphique de  $I_k$ .

TABLEAU 12

*Productions observées et productions calculées d'après la formule de TALLING (voir dans le texte).*

Les valeurs sont des moyennes correspondant à l'ensemble des expériences se rapportant à chaque profil type défini dans le tableau 3).

Profil de production	Prod. max. ( $\sigma_{max.}$ )	z 0,5 IK	Production.m <sup>-2</sup> ( $\sum \sigma$ )	
			calculée	observée
I	51,4	2	103	224
II	32,6	20	652	416
III	31,0	18	558	506
IV	12,4	35	434	371
V	5,4	48	259	177
VI	10,4	18	187	409
	10,1	22	222	

Les rapports entre les productions observées et calculées pour chaque type de profil sont :

- profil I : 1,98
- profil II : 0,64
- profil III : 0,91
- profil IV : 0,85
- profil V : 0,68
- profil VI : 0,83

Pour le profil VI à deux maxima, nous avons considéré qu'il s'agissait de deux courbes indépendantes en prenant de nouveau, à 20 m, les valeurs d'éclairement et de production égales à 100 %.

Ce modèle s'est avéré excellent dans les eaux du large de la Méditerranée nord-occidentale : sur la bouée-laboratoire (MINAS, 1968), la concordance entre les valeurs établies à partir des expériences *in situ* et des valeurs calculées d'après l'équation précédente est remarquable. Le rapport production observée/production calculée varie entre 0,94 et 1,15.

De toute façon, plusieurs facteurs influencent les relations lumière-production. En Méditerranée, le manque de réserves nutritives maintient la production à un niveau assez bas alors que l'énergie, à la disposition du phytoplancton, permettrait une photosynthèse très active. C'est ainsi que les cultures du Flagellé marin *Dunaliella euchlora* présentent une capacité photosynthétique

réduite dans des milieux de culture déficitaires en azote et en phosphore (KETCHUM *et al.*, 1958).

## II. CORRÉLATIONS ENTRE QUELQUES PARAMÈTRES HYDROBIOLOGIQUES

### 1. Calcul du coefficient de corrélation linéaire

L'analyse des composantes principales de matrices de corrélation, employée en phytosociologie depuis 1950, fait maintenant son apparition en planctologie où l'on peut citer les travaux récents de CASSIE (1967, 1968), IBANEZ et DALLOT (1969), MARGALEF et GONZALEZ BERNALDEZ (1969). Tous ces calculs nécessitent la réalisation d'un programme adéquat qui puisse être traité sur ordinateur. Un des buts à atteindre est le développement de méthodes de mesure semi-automatique des propriétés de l'écosystème pélagique et l'interprétation immédiate des résultats (MARGALEF, 1967).

Il ne faut cependant pas négliger pour autant les méthodes statistiques plus simples qui sont utilisables sans ordinateur, tel le calcul du coefficient de corrélation linéaire. L'estimation du coefficient  $r$  permet de tester l'indépendance de deux variables et, dans le cas d'une liaison, de mesurer l'intensité de cette liaison, ce qui peut masquer une dépendance commune vis à vis d'une troisième variable.

Les transformations préalables, qui ont pour objet de rapprocher les distributions de fréquence de la normalité, n'ont été nécessaires que pour les valeurs de la densité des Diatomées (« phytoplancton ») et du nanoplancton, et de la profondeur. Ces paramètres ont subi une transformation logarithmique du type  $x = \log_{10}(X + 1)$ .

Le test du coefficient  $r$  est « robuste », c'est-à-dire qu'il reste valable même si les conditions normales d'application (distribution liée normale, variance constante) ne sont « qu'à peu près » vérifiées. Pour un grand échantillon ( $N = 444$ ), le respect de ces conditions n'était donc pas absolu.

La formule de calcul utilisée ici est celle de BRAVAIS-PEARSON \*. Si  $x$  et  $y$  sont les deux variables, et  $N$  le nombre d'observations, on peut écrire :

$$r = \frac{N \sum xy - (\sum x)(\sum y)}{\sqrt{[N \sum x^2 - (\sum x)^2][N \sum y^2 - (\sum y)^2]}}$$

Les valeurs de  $r$  supérieures à 0,09 correspondent à  $p > 0,05$ , celles supérieures à 0,16 à  $p > 0,001$ . En prenant le risque 5 %, seules les valeurs supérieures à 0,10 indiquent une dépendance significative entre deux variables.

Dans le domaine du phytoplancton, il est utile de pouvoir estimer la production à partir des données de biomasse et d'énergie

\* Tous ces calculs ont été faits sur une « Programma » Olivetti dont l'achat a été effectué dans le cadre de la convention LA 117 qui lie le laboratoire Arago au C.N.R.S.

lumineuse. La généralisation des régressions à plus de trois variables nécessite, pratiquement, l'emploi d'un ordinateur, mais, pour trois variables, on peut aisément arriver à une équation de la forme  $X = a + bY + cZ$  à partir des coefficients de corrélations établis entre des séries de deux variables. Nous avons déjà noté les corrélations suivantes :

corrélation production (x) – chlorophylle a (y) :  $r_{xy} = + 0,64$

corrélation production (x) – radiation (z) :  $r_{xz} = + 0,14$

corrélation chlorophylle a (y) – radiation (z) :  $r_{yz} = + 0,17$

D'où les corrélations partielles suivantes :

$$r_{xy,z} = \frac{r_{xy} - r_{xz} \cdot r_{yz}}{\sqrt{(1 - r_{xz}^2)(1 - r_{yz}^2)}} = + 0,63$$

$$r_{xz,y} = \frac{r_{xz} - r_{xy} \cdot r_{yz}}{\sqrt{(1 - r_{xy}^2)(1 - r_{yz}^2)}} = + 0,03$$

Des deux variables qui paraissent intervenir sur la production, il semble bien que, seule, la chlorophylle soit intéressante, la radiation n'étant liée à la production que par l'intermédiaire de la chlorophylle, puisque le coefficient de corrélation partielle n'est plus significatif. Dans ce cas, il serait superflu de mener plus loin le calcul, l'équation de régression à trois variables ne permettant pas une meilleure prédiction de la production que l'équation plus simple liant cette production à la chlorophylle a : production = 7,61 Chl a + 178, qui donne d'assez bons résultats (fig. 10).

Il en est de même pour la diversité pigmentaire qui, en plus d'autres propriétés intéressantes, reflète la déficience en sels nutritifs. Si le coefficient de corrélation totale est de  $r = - 0,31$  à 5 m, le coefficient de corrélation partielle n'est plus que de  $- 0,02$  et il n'y aurait aucun intérêt à inclure ce facteur dans une équation de calcul de la production à Banyuls\*.

## 2. Relations entre quelques facteurs physico-chimiques et le phyto-plancton

Si, comme nous venons de le voir, la lumière incidente joue finalement peu de rôle sur les variations de la production, il faut maintenant envisager les corrélations entre les autres paramètres hydrobiologiques, à partir de la matrice établie d'après 444 observations (tableau 13).

\* Je remercie Monsieur IBANEZ, de la station de Villefranche-sur-Mer, qui m'a très amicalement fait profiter de ses connaissances dans le domaine du calcul statistique.

TABLEAU 13

*Coefficients de corrélation linéaire entre quelques paramètres hydrobiologiques du point B (N = 444).*

Les valeurs en italiques sont significatives au niveau de probabilité 0,05.

	Prof.	Temp.	Salin.	P-PO <sub>4</sub>	Chl $\alpha$	430/663	"Phyto"	"Nano"
Prof.....	.	- 0,210	+ 0,351	+ 0,093	- 0,014	+ 0,016	- 0,007	- 0,190
Temp.....	- 0,210	.	- 0,048	- 0,142	- 0,443	+ 0,216	- 0,222	- 0,325
Salin.....	+ 0,057	- 0,048	.	- 0,022	- 0,144	+ 0,069	- 0,216	- 0,144
P-PO <sub>4</sub> .....	+ 0,093	- 0,142	- 0,022	.	+ 0,076	- 0,121	+ 0,221	+ 0,068
Chl $\alpha$ .....	- 0,014	- 0,443	- 0,144	+ 0,076	.	- 0,344	+ 0,506	+ 0,225
430/663....	+ 0,016	+ 0,216	+ 0,069	- 0,121	- 0,344	.	- 0,116	+ 0,173
"Phyto".....	- 0,007	- 0,222	- 0,216	+ 0,221	+ 0,506	- 0,116	.	+ 0,116
"Nano".....	- 0,190	- 0,325	- 0,144	+ 0,068	+ 0,225	+ 0,173	+ 0,116	.

Parmi les valeurs de  $r$ , qui indiquent une liaison significative entre deux variables, il n'y a pas de commentaires à faire sur celles qui soulignent des relations évidentes : la température diminue quand la profondeur augmente, tandis que la salinité évolue parallèlement à la profondeur. La corrélation négative entre la profondeur et le nanoplancton ( $r = -0,19$ ) indique bien le caractère superficiel des floraisons nanoplanctoniques.

### Température

Quand la lumière limite la photosynthèse, l'influence de la température est peu marquée alors qu'en lumière forte, l'élévation de la température favorise l'activité enzymatique dans les réactions « sombres ». L'effet thermique semble même avoir été très sous-estimé dans la méthode de mesure de la production par le <sup>14</sup>C (BROUARDEL, communication personnelle).

A Banyuls, la corrélation entre la température et la biomasse phytoplanctonique est nettement négative (fig. 12), ce qui n'est pas le cas habituellement.

Aux latitudes élevées, les faits sont plus simples : les basses températures correspondent aux mauvaises conditions d'éclairement, sauf pendant une courte période printanière de floraison planctonique pendant laquelle la température est encore assez basse et l'éclairement assez intense. Comme l'a montré STEEMANN-NIELSEN (1964) dans les détroits danois, la libération, par minéralisation, de substances dissoutes s'accélère, en été, au niveau du sédiment. Cette activation des processus hétérotrophiques, sur le fond, ne joue pas en Méditerranée où la température varie très peu au-delà de 50 m.

Tout concourt normalement à ce qu'une élévation de la température ait une action directe positive sur l'activité photosynthétique.

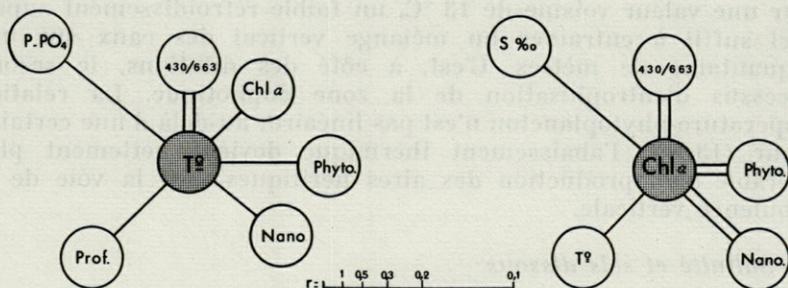


FIG. 12. — Quelques corrélations significatives entre la température d'une part, la chlorophylle  $a$  d'autre part et l'ensemble des autres paramètres ( $p < 0,05$ ). Un double trait indique une corrélation positive, un trait simple une corrélation négative. La longueur de chaque trait est proportionnelle à  $1/r$ .

Puisqu'il n'en est pas ainsi en Méditerranée, c'est que la relation température-phytoplancton est indirecte. Quand la température superficielle s'abaisse, la turbulence verticale ainsi créée, permet le réapprovisionnement en sels minéraux de la zone euphotique; la production s'élève alors puisque, même en hiver, le niveau énergétique suffit à supporter, près du littoral, une production notable là où le fond limite la zone de mélange.

La relation négative température-biomasse est plus marquée que celle entre la température et la production, ce qui indique que, pendant la saison froide, certains facteurs de réduction de la biomasse ont une faible action tandis qu'en été, au contraire, la biomasse est plus exploitée. Ces facteurs pourraient être un accroissement de la consommation par les herbivores en été, la réduction de la sédimentation, à laquelle s'ajouterait un apport d'Algues benthiques, en hiver.

La comparaison des teneurs en chlorophylle  $a$  observées et des valeurs estimées à partir de l'équation de régression  $\text{Chl } a = 1,07 - 0,048 \text{ température } (^{\circ}\text{C})$ , est assez bonne (fig. 10). Pourtant, si on classe les facteurs en quatre catégories (MARGALEF, 1967), (1) coordonnées espace-temps, (2) facteurs hydrographiques de base, (3) éléments dont la concentration dépend de l'activité des organismes, (4) caractéristiques du phytoplancton, il n'est pas logique d'estimer un paramètre du phytoplancton seulement à partir d'éléments des groupes (1) et (2).

La quantité maximale de chlorophylle  $a$ , calculée d'après cette équation de régression, est de  $0,6 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  pour le minimum thermique qui est voisin de  $10^{\circ}\text{C}$ . En réalité, cette valeur est assez souvent dépassée et le modèle est mal adapté pour les basses valeurs de la température. Ceci permet de préciser le mécanisme fondamental de la relation indirecte température-phytoplancton.

Pour une valeur voisine de 13 °C, un faible refroidissement superficiel suffit à entraîner un mélange vertical des eaux sur une cinquantaine de mètres. C'est, à côté des dilutions, le second processus d'eutrophisation de la zone euphotique. La relation température-phytoplancton n'est pas linéaire; au-delà d'une certaine valeur (13 °C), l'abaissement thermique devient nettement plus favorable à la production des aires néritiques, par la voie de la turbulence verticale.

### *Salinité et sels dissous*

L'action directe de la salinité, dont les limites de variations en mer sont souvent restreintes, est certainement limitée sur les organismes planctoniques. Des Dinoflagellés, tels les *Ceratium furca*, *fuscus* et *tripos* se rencontrent aussi bien en Méditerranée qu'en Mer du Nord ou dans la Baltique dont la salinité normale de 10 ‰ descend parfois à des valeurs plus basses. En culture, ces *Ceratium* présentent des taux de division maximaux entre 15 et 25 ‰ (NORDLI, 1957). Certaines Diatomées sont, elles aussi, très tolérantes vis-à-vis de la salinité : chez *Skeletonema costatum*, le taux maximum de photosynthèse a été trouvé à 15 ‰; entre 10 et 40 ‰, ce taux demeure supérieur à la moitié du maximum (CURL et McLEOD, 1961).

A Banyuls, où la salinité superficielle peut varier, près de la côte, de 30 à 38 ‰, il est possible que la salinité joue un rôle sélectif en éliminant certaines espèces dans le cas de dilutions extrêmes.

Le plus souvent, les corrélations salinité-plancton ne proviennent que d'une relation indirecte. La salinité indique les mouvements d'eaux et donc, indirectement, les changements des conditions de production. A Banyuls, l'abaissement de la salinité traduit presque toujours un apport des fleuves côtiers bordant le golfe du Lion; ces eaux diluées sont riches en matériel organique et minéral qui joue un rôle important sur les mécanismes photosynthétiques et sur la succession des espèces.

La contribution des fleuves à l'enrichissement en substances nutritives est un mécanisme important dans les régions côtières; c'est une source négligeable pour l'ensemble des océans. D'après EMERY *et al.* (1955), l'apport en N et P par les rivières et les précipitations représente à peine le centième des besoins du phytoplancton et de la réserve des océans.

Les eaux de lessivage des continents sont normalement très riches en nitrates et cet élément ne devrait pas, a priori, limiter la photosynthèse dans notre région. Cette richesse en nitrates ainsi que la présence de matières organiques pourraient bien expliquer l'abondance des Cryptophycées dans les eaux de surface, lors des dilutions. D'après la plupart des auteurs, la proportion du phosphore dans les eaux de lessivage est inférieure à celle de l'azote. Au débouché du Rhône, le rapport nitrates/phosphates est pourtant

tout à fait normal, les teneurs étant cinquante fois supérieures aux valeurs des eaux superficielles méditerranéennes (BLANC *et al.*, 1969). Par contre, au large, dans l'aire de dilution, seuls les nitrates atteignent des concentrations beaucoup plus élevées que celles rencontrées dans les eaux du courant liguro-provençal.

La corrélation entre le phosphate et la chlorophylle n'est pas significative au niveau de la probabilité 0,05; celle entre le phosphate et le nanoplancton non plus. Seul le coefficient de corrélation P-PO<sub>4</sub>-Diatomées (tableau 13) qui est de + 0,22 indique une certaine liaison. Si la teneur des eaux en phosphates et la salinité ont peu d'influence sur la biomasse de l'ensemble de la couche euphotique, l'effet des dilutions est, par contre, très sensible sur la production superficielle : pour les 39 mesures de production *in situ*, les coefficients de corrélation sont les suivants :

salinité - production :  $r = - 0,53$

P-PO<sub>4</sub> - production :  $r = + 0,57$

salinité - P-PO<sub>4</sub> :  $r = - 0,88$

Le coefficient fortement négatif, qui lie salinité et phosphate, montre que les eaux des fleuves enrichissent les eaux marines en surface mais qu'elles augmentent aussi la turbidité, ce qui limite la croissance du phytoplancton en profondeur. Les profils verticaux de production, aux stations de faible salinité, sont éloquents à ce point de vue. Tout ceci explique, en grande partie, le fait que la corrélation négative entre la salinité et le phytoplancton soit peu marquée pour l'ensemble des profondeurs alors qu'elle est très nette en surface.

D'autre part, les salinités supérieures à 38,00 ‰ en surface, sont le signe d'un mélange plus ou moins local entre les eaux superficielles et des eaux intermédiaires riches en phosphates. Dans ce cas, l'élévation de la salinité correspond donc à une amélioration des conditions de photosynthèse.

L'origine des substances minérales en zone néritique est double : (1) régénération locale en pleine eau, soit dans la zone euphotique ou à un niveau inférieur, soit à la surface du sédiment; dans ce cas, les substances minérales libérées ne peuvent être utiles au phytoplancton qu'après leur retour dans la zone euphotique par un mécanisme physique : turbulence hivernale, brassage par la houle, up-welling... (2) apport extérieur soit par les fleuves soit par l'arrivée d'une masse d'eau du large enrichie.

Le contrôle du bilan nutritif est rendu impossible, en zone néritique, par l'apport intermittent de substances provenant du fond et de la côte. Dans les eaux du large de la Méditerranée

occidentale, les termes de ce bilan sont simplifiés : à la suite du mélange vertical hivernal, on peut déterminer le stock initial des réserves de la zone euphotique. Le contrôle des phénomènes annexes susceptibles de modifier ces réserves permet d'évaluer l'indice de recyclage  $I_r$  (MINAS, 1968) :

$$I_r = \frac{QP}{QR},$$

quotient de la production totale mesurée, par exemple, avec la méthode au  $^{14}\text{C}$  et de la production calculée à partir de la diminution du phosphore minéral préexistant (les deux bilans sont exprimés en équivalent  $\text{O}_2$ ).

La production par consommation des éléments minéraux néoformés par recyclage rapide du phosphore et de l'azote dans la couche euphotique représente une fraction plus ou moins importante de la production totale : environ 25 % dans le golfe du Maine (KETCHUM, 1947), valeur que l'auteur lui-même considère comme sous-estimée : 50 % dans le Kattegat (STEEMANN-NIELSEN, 1947) et près de 70 % en Méditerranée occidentale (MINAS, 1968). Une approche encore plus élégante de ce problème est la mesure des taux de fixation de composés de l'azote  $15 : \text{NO}_3\text{-N}$ , qui représente l'azote nouvellement incorporé dans la zone euphotique et  $\text{NH}_4\text{+N}$ , azote régénéré. La moyenne du pourcentage d'assimilation du nitrate, ou « new production » qui correspond à l'utilisation des réserves préexistantes varie de 9 % dans la Mer des Sargasses à 40 % dans le golfe du Maine, soit des « regenerated production » correspondant respectivement à 92 et 60 % (DUGDALE et GOERING, 1967).

Près de la côte, l'apport minéral des fleuves s'épuise rapidement mais la pollution organique engendre une régénération, donc une production par recyclage importante. A Banyuls, il n'y a pas, comme c'est le cas au large, un enrichissement de la zone euphotique à un instant  $t$ , puis une consommation ultérieure progressive de ce stock ; on ne peut alors calculer la production correspondant à l'utilisation de ces réserves. Sans être constant, le réapprovisionnement en sels dissous est assez fréquent, soit à partir de la côte à chaque dilution, soit à partir du sédiment pendant la période de turbulence hivernale et au moment de la disparition de la thermocline sous l'action de la houle d'est. C'est d'ailleurs en hiver que la teneur en phosphates atteint son maximum, dépassant souvent  $0,15 \mu\text{at}\cdot\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ .

La production estivale de surface se maintient à un niveau assez bas grâce au recyclage rapide des éléments nutritifs. Il n'est pas possible de détecter les variations de  $\text{P-PO}_4$  au niveau de

concentrations aussi basses; les éléments libérés sont immédiatement utilisés et on ne peut espérer trouver une corrélation entre le phosphate et la production. Si, au-dessus de la thermocline, la production fonctionne uniquement à partir du recyclage dans des eaux dont les réserves sont épuisées, dans les eaux sous-jacentes, la production par consommation des substances minérales est beaucoup plus importante. L'eau estivale de surface représente, le plus souvent, l'eau rhodanienne qui recouvre alors une grande partie du golfe du Lion. Bien que le débit du fleuve soit minimum, la nappe de dilution glisse au-dessus de la thermocline et s'étale sur une grande surface. Ces eaux, à leur arrivée dans le secteur roussillonnais, ont épuisé la potentialité de supporter une « new production » importante, mais elles peuvent permettre, surtout à leur base, une production fonctionnant à partir de la dégradation de la matière organique qui s'accumule au voisinage de la discontinuité thermique.

Si les éléments nutritifs minéraux jouent un rôle essentiel sur les variations saisonnières de la production vers Banyuls, cette corrélation ne pourra être précisée que si le bilan détaillé des apports et de la consommation peut être dressé. L'utilisation de composés marqués à l'azote 15 permettrait de séparer la production, qui fonctionne à partir de la minéralisation *in situ* (surtout ammoniac) de celle correspondant à l'utilisation d'éléments dont la minéralisation est ancienne (surtout nitrates).

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les quatre périodes principales du cycle du phytoplancton correspondent aux quatre périodes hydrologiques :

1) la dilution rhodanienne et la stabilisation thermique conditionnent l'évolution du phytoplancton de février à juin. Près du littoral, l'arrivée des eaux rhodaniennes induit une prolifération de Cryptophycées et de la Diatomée *Skeletonema costatum*. Biomasse et production atteignent leur maximum annuel : plusieurs millions de cellules par litre, teneur en chlorophylle *a* dépassant 1,5 milligramme par mètre cube, production journalière supérieure à 0,7 voire 1,0 gramme de carbone par mètre carré. Cette dilution n'atteint pas le point E situé à 12 milles de la côte, où la prolifération printanière de Diatomées se produit, conformément au schéma habituel, en avril, dans les eaux stabilisées que le mélange vertical hivernal a enrichi en sels nutritifs;

2) en été, les réserves de la couche superficielle sont épuisées et la production se maintient à un niveau bas, uniquement grâce

au recyclage. Sous la thermocline, on observe fréquemment un deuxième maximum de production qui correspond à un accroissement de la biomasse dû, le plus souvent, à la Diatomée *Nitzschia delicatissima*;

3) en automne, la destruction de la thermocline (« homogénéisation chaude ») par la houle d'est et les crues des fleuves locaux sont souvent synchrones. L'eutrophisation superficielle permet une floraison de Diatomées près du littoral : *Chaetoceros curvisetus*, *Chaetoceros costatus*, *Nitzschia pungens*, *Nitzschia seriata* et *Rhizosolenia fragilissima*. Cette floraison est d'autant plus prononcée que la rupture de la stabilité thermique est précoce. Si la production superficielle s'élève, la transparence de l'eau est très réduite et la photosynthèse devient souvent nulle vers une quinzaine de mètres; la production journalière, par mètre carré, est alors souvent inférieure à 0,15 g C;

4) souvent, en décembre-janvier, les eaux du large de salinité élevée, très transparentes et riches en substances nutritives, envahissent le plateau continental. Là où le fond limite la turbulence verticale, les Diatomées peuvent proliférer modérément : *Chaetoceros socialis*, *Rhizosolenia delicatula* et *Chaetoceros curvisetus* sont alors les espèces les mieux représentées.

Les translations de masses d'eau liées aux dilutions sont assez aléatoires; elles modifient complètement l'environnement physico-chimique et il est alors délicat de déterminer quel facteur est le plus influent sur le phytoplancton.

La répartition verticale de la production est essentiellement régie par la transparence de l'eau. Cette transparence est notablement inférieure, à Banyuls, à la moyenne méditerranéenne; la profondeur de compensation se situe aux environs de 35 m. Les dilutions favorisent la production superficielle et réduisent la transparence; les profils de production sont alors très caractéristiques, la photosynthèse s'annulant rapidement. La distribution moyenne de la chlorophylle *a* est par contre très homogène ce qui provient, en grande partie, d'un enrichissement en pigments détritiques en profondeur. Nous avons déjà vu que le nanoplancton abondait surtout en surface alors que la répartition des Diatomées était plus homogène, la densité diminuant légèrement avec la profondeur.

L'éclairement a peu de répercussion sur le cycle annuel qui est contrôlé essentiellement par les réserves nutritives. La corrélation phosphates-phytoplancton, si elle est très forte en surface, est plus difficile à mettre en évidence en profondeur. Les apports côtiers, la rupture de la stabilité par les vents et la houle, la turbulence verticale d'hiver assurent un réapprovisionnement intermittent des eaux en sels nutritifs. L'utilisation de ces réserves est

très rapide et on peut penser que la minéralisation *in situ* est élevée, surtout en été. La part de la production qui correspond à l'utilisation de ces réserves néoformées (« regenerated production ») est certainement plus importante que celle qui correspond à la consommation de réserves préexistantes (« new production »). Beaucoup d'auteurs considèrent que cette « regenerated production » n'est pas utile à la chaîne alimentaire et que seule la « new production » indique la fertilité d'une région. Ceci n'est valable que dans le cas où la matière organique dégradée *in situ* était encore utilisable par les organismes de cette chaîne. Dans le cas contraire, il n'y a pas de distinction à faire entre ces deux types de production. Si la minéralisation est rapide, les substances régénérées sont utilisées directement dans la zone euphotique, sinon leur utilisation est différée et nécessite un retour, par un phénomène physique, du niveau de minéralisation vers le niveau de production.

Les changements rapides des conditions de milieu et l'hétérogénéité verticale de la transparence expliquent en grande partie le fait que les modèles classiques de RYTHER et YENTSCH et de TALLING concordent mal avec nos résultats. L'application de l'équation de régression production journalière =  $7,6 \text{ Chl } a + 178$  (pour un mètre carré) conduit à de meilleurs résultats. Contrairement aux schémas classiques, la diversité spécifique ne présente pas de corrélation significative ni avec la diversité pigmentaire ni avec le rapport production/biomasse. L'étude des productivités nous a montré que l'écosystème utilisait mieux l'énergie en hiver, bien que ce soit en été que les Algues aient leur meilleur rendement.

La région de Banyuls présente un caractère « néritique » inhabituel en Méditerranée : vents et courants forts, turbidité élevée, diversité spécifique basse. La production est ainsi concentrée dans les premiers mètres, alors qu'une des caractéristiques de la Méditerranée est l'épaisseur de la zone euphotique. Les données du tableau 14 permettent de comparer les productions annuelles de différentes aires de Méditerranée.

La production des eaux de Banyuls est, en moyenne, plus élevée que celles d'autres régions des bassins oriental et nord-occidental de la Méditerranée. La production méditerranéenne annuelle, voisine de 80 g de carbone par mètre carré ne s'interrompt pas en hiver, à l'inverse des mers tempérées froides et des mers froides. Elle n'est donc pas aussi faible qu'on le pensait il y a quelques années encore. Pour le bassin nord-occidental, ce bilan, évalué surtout à partir de mesures en zone néritique, est d'ailleurs certainement sous-estimé. En effet, la divergence, qui borde le plateau continental, assure une fertilisation notable de la partie océanique. Au moment de la floraison printanière, dans les eaux stabilisées, la teneur en chlorophylle peut d'ailleurs s'élever à un niveau

TABLEAU 14  
 Comparaison des bilans annuels de production dans différentes régions méditerranéennes.

Lieu	Année	Nombre de mesures	Production annuelle
Haïfa	1962	15	31 g C
	1963	7	39 "
	1964-65	7	62 "
	1966	11	65 "
Golfe de Saronicos	1963-64	20	64 "
Venise	1959	20	147 "
Monaco	1960	10	60° "
Villefranche	1959	12	64° "
	1960	8	83° "
Bouée	1964	63	78 "
Marseille	1964-65	36	88 "
Banyuls	1967	11	86 "
	1968	26	142 "
Barcelone	1965-66	15	75 "
	1966-67	13	85 "

exceptionnel voisin de 3 mg par mètre cube, valeur rarement atteinte, au large des côtes, dans d'autres parties de l'océan mondial.

### RÉSUMÉ

L'ensemble du présent travail porte sur la biomasse chlorophyllienne et la production primaire (méthode au  $^{14}\text{C}$ ) des eaux néritiques de la région de Banyuls, envisagées à un double point de vue : variations saisonnières et distribution verticale en fonction de quelques paramètres physico-chimiques : conditions météorologiques, température, salinité, énergie lumineuse, transparence et phosphate minéral dissous.

Il y a quatre périodes principales dans le cycle du phytoplancton :

1) en février-mars, l'arrivée des eaux rhodaniennes induit une prolifération de Cryptophycées et de la Diatomée *Skeletonema costatum*. Biomasse et production atteignent leur maximum annuel : plus de  $1,5 \text{ mg Chl } a \cdot \text{l}^{-1}$  et plus de  $1 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$ .

2) en été, la production superficielle est basse mais on observe fréquemment un niveau élevé de production au niveau de la thermocline.

3) en automne, près de la côte, la rupture de la thermocline et les crues des fleuves locaux enrichissent la couche superficielle où les Diatomées se multiplient. Comme la transparence de l'eau est alors très réduite, la production par mètre carré est minime : souvent moins de  $0,15 \text{ g C} \cdot \text{jr}^{-1}$ .

4) en décembre-janvier, les eaux du large, assez riches en sels nutritifs, envahissent fréquemment le plateau continental. Les Diatomées se multiplient modérément là où le fond limite la zone de mélange vertical : *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros curvisetus* et *Rhizosolenia delicatula* sont les espèces les mieux représentées.

La répartition verticale de la production est essentiellement régie par la transparence de l'eau qui est, à Banyuls, inférieure à la moyenne méditerranéenne (profondeur de compensation située, en moyenne, à 35 mètres).

Le cycle annuel est commandé par le niveau des réserves nutritives alors que la lumière est rarement un facteur limitant. La corrélation chlorophylle *a* — production est très élevée ( $+ 0,86$  à 5 mètres).

Le caractère « néritique » du phytoplancton (faible diversité spécifique, production relativement élevée, transparence réduite...) qui tient à la proximité du Rhône, distingue nettement la région de Banyuls des régions méditerranéennes avoisinantes.

## SUMMARY

This work deals with the chlorophyl biomass and the primary production ( $C^{14}$  method) in the neritic waters of Banyuls-sur-Mer region, considered in a double point of view : seasonal variations and vertical distribution as a function of a few physico-chemical parameters : meteorological conditions, temperature, salinity, luminous energy, transparency and dissolved mineral phosphate.

There are 4 main periods in the cycle of the phytoplankton :

1) during February-March, the introduction of the waters of the river Rhône brings proliferation of Cryptophycea and of the Diatom *Skeletonema costatum*. Biomass and production reach their annual maximum : more than  $1,5 \text{ mg Chl } a \cdot l^{-1}$  and more than  $1 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$ .

2) in summer, the superficial production is low, but it is possible to frequently observe high values of production at the thermocline level.

3) in autumn, close to the coast, the rupture of the thermocline and the floods of the local rivers enrich the superficial layers where diatoms are multiplying. The transparency of the water being then very reduced, the production by square meter is minimal : often less than  $0,15 \text{ g C} \cdot \text{jr}^{-1}$ .

4) in December-January, the off shore waters, rich in nutritive salts frequently invade the continental shelf. The Diatoms multiply moderately where the bottom limits the area of vertical mixing : *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros curvisetus* and *Rhizosolenia delicatula* are the most numerous species.

The vertical distribution of production is essentially ruled by the transparency of the water which at Banyuls, is inferior to the Mediterranean mean (depth of compensation situated at 35 meters on an average).

The annual cycle is lead by the level of the nutritive reserves when the light is rarely a limiting factor. The correlation chlorophyll  $a$ /production is very high ( $+ 0,86$  to 5 meters).

The "neritic" character of the phytoplankton (low specific diversity, rather high production, reduced transparency...) which comes from the proximity of the Rhône, distinguishes clearly the area of Banyuls from the neighbouring mediterranean areas.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der chlorophyllhaltigen Biomasse und der Grundproduktion ( $C^{14}$ -Methode) der neritischen Gewässer in der Gegend von Banyuls unter den beiden folgenden Gesichtspunkten : jahreszeitliche Schwankungen und Vertikalverteilung in Abhängigkeit von physikalisch-chemischen Parametern : Wetterverhältnisse, Temperatur, Salzgehalt, Lichtenergie, Transparenz und gelöstes mineralisches Phosphat.

Der Phytoplanktozyklus weist vier Hauptperioden auf :

1) Im Februar und März verursacht das einströmende Rhonewasser eine Vermehrung der Cryptophyceen und der Diatomee *Skeletonema costatum*. Biomasse und Grundproduktion erreichen ihr Jahresmaximum : über  $1,5 \text{ mg Chl } a \cdot \text{l}^{-1}$  und über  $1 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tg}^{-1}$ .

2) Im Sommer ist die Produktion an der Oberfläche niedrig; auf der Höhe der Sprungschicht ist jedoch häufig eine erhöhte Produktion zu beobachten.

3) In Küstennähe führen im Herbst Hochwasser der Zuflüsse und der Zusammenbruch der Sprungschicht zu einer Anreicherung

der Oberflächenschicht, in der sich die Diatomeen vermehren. Da die Transparenz des Wassers dann stark reduziert ist, erreicht die Produktion pro m<sup>2</sup> ihr Minimum : häufig liegt sie unter 0,15 g·Tg<sup>-1</sup>.

4) Im Dezember und Januar überflutet das an Nährsalzen ziemlich reiche Hochseewasser den Kontinentalsockel. Die Diatomeen vermehren sich mässig, wo der Meeresboden die Zone vertikaler Durchmischung begrenzt : *Chaetoceros socialis*, *Ch. curvisetus* und *Rhizosolenia delicatula* sind die am stärksten vertretenen Arten.

Die vertikale Verteilung der Produktion ist im wesentlichen durch die Transparenz des Wassers bestimmt, die bei Banyuls unter dem Mittelmeerdurchschnitt liegt (Kompensationstiefe auf durchschnittlich 35 m).

Der « neritische » Charakter des Phytoplankton (geringer Artenreichtum, verhältnismässig hohe Produktion, verminderte Transparenz...), der auf die Nähe der Rhone zurückzuführen ist, unterscheidet die Region von Banyuls deutlich von den benachbarten Abschnitten des Mittelmeers.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ANGOT, M., 1967. Rapports entre la concentration en chlorophylle *a*, le taux d'assimilation du carbone et la valeur de l'énergie lumineuse en eau tropicale littorale. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 5 (1) : 39-45.
- ANGOT, M., 1968. Phytoplankton et production primaire en zone tropicale littorale à Nosy Bé (Madagascar). *Thèse Doc., Fac. Sci. Univ. Paris*, 160 p.
- BARNETT, A.M. and J. HIROTA, 1967. Changes in the apparent rate of <sup>14</sup>C uptake with length of incubation period in natural phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (2) : 349-353.
- BECACOS-KONTOS, T., 1968. The annual cycle of primary production in the Saronicos Gulf (Aegean Sea) for the period November 1963-October 1964. *Limnol. Oceanogr.*, 13 (3) : 485-489.
- BERNARD, F., 1938. Cycle annuel du nannoplancton à Monaco et Banyuls. I. Etude quantitative. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, 17 : 349-405.
- BLANC, F., M. LEVEAU et K.H. SZEKIELDA, 1969. Effets eutrophiques au débouché d'un grand fleuve (Grand Rhône). *Mar. Biol.*, 3 (3) : 233-242.
- BROUARDEL, J. et E. RINCK, 1963. Mesure de la production organique en Méditerranée. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, 40 : 109-164.
- CASSIE, R.M., 1967. Principal component analysis of the zooplankton of Lake Maggiore. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 21 : 129-144.
- CASSIE, R.M., 1968. Fauna and sediments of an intertidal mud flat : a multivariate analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2 : 1-23.

- COSTE, B. et H.J. MINAS, 1967. Premières observations sur la distribution des taux de productivité et des concentrations en sels nutritifs des eaux de surface du Golfe du Lion. *Cah. océanogr.*, 19 (5) : 417-429.
- COSTE, B. et H.J. MINAS, 1968. Production organique primaire et sels nutritifs au large des côtes occidentales corso-sardes en février 1966. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 44 (60) : 49-61.
- CURL, H.J. and G.C. McLEOD, 1961. The physiological ecology of a marine diatom *Skeletonema costatum* (Grév.) Cleve. *J. mar. Res.*, 19 (2) : 70-88.
- DUGDALE, R.C. and J.J. GOERING, 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (2) : 196-206.
- EMERY, K.O., W.L. ORR and S.C. RITTENBERG, 1955. Nutrient budgets in the ocean. In : *Essays in the Natural sciences in honor of Captain Allan Hancock*, pp. 299-309. Univ. Calif. Press, Los Angeles.
- ENGELMANN, M.D., 1966. Energetics, terrestrial field studies and annual productivity. In : *Advances in ecological research*. Ed. by J.B. CRAGG, Academic Press, New York.
- FORSBERGH, E.D., 1963. Some relationships of meteorological, hydrographical and biological variables in the Gulf of Panama. *Bull. inter-Am. trop. Tuna Commn.*, 7 (1) : 1-109.
- GILLBRICHT, M., 1952. Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht. I. *Kieler Meeresforsch.*, 8 : 173-191.
- GOSTAN, J. et P. NIVAL, 1967. Relations entre la distribution des phosphates minéraux dissous et la répartition des pigments dans les eaux superficielles du Golfe de Gènes. *Cah. océanogr.*, 19 (1) : 41-52.
- HUMPHREY, G.F., 1960. The concentration of plankton pigments in Australian waters. *Tech. Pap. Div. Fish. Oceanogr. C.S.I.R.O. Aust.*, 9 : 1-27.
- HUMPHREY, G.F. and M. WOOTON, 1966. Comparison of the techniques used in the determination of phytoplankton pigments. In : *Determination of photosynthetic pigments in sea-water*, pp. 37-63. UNESCO, Paris.
- IBANEZ, F. et S. DALLOT, 1969. Etude du cycle annuel des Chaetognathes planctoniques de la rade de Villefranche par la méthode d'analyse des composantes principales. *Mar. Biol.*, 3 (1) : 11-17.
- JACQUES, G., 1967. Etude du plancton de la région de Banyuls. Influence du volume de sédimentation sur la précision de la méthode d'Utermöhl. *Rapp. P-v Réun. Commn int. Explor. sci. Mer Méditer.*, 19 (3) : 391-392.
- JACQUES, G., 1967. Etude du plancton de la région de Banyuls-sur-Mer. Variations saisonnières des pigments chlorophylliens de la couche superficielle (Point côtier, août 1965 - août 1966). *Rapp. P-v Réun. Commn int. Explor. sci. Mer Méditer.*, 19 (3) : 557-559.
- JACQUES, G., 1968. Floraison « printanière » du phytoplancton à Banyuls (Golfe du Lion) en 1968. *Rapp. P-v Réun. Commn int. Explor. sci. Mer Méditer.*, sous presse.

- JACQUES, G., 1968. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion). II. Cycle des Flagellés nanoplanctoniques (juin 1965 - juin 1967). *Vie Milieu*, 19 (1-B) : 17-34.
- JACQUES, G., 1969. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion). III. Diatomées et Dinoflagellés de juin 1965 à juin 1968. *Vie Milieu*, 20 (1-B) : 91-126.
- JACQUES, G., 1970. Sur les concepts de production et de productivité (exemples au niveau du phytoplancton). *Vie Milieu*, 21 (2-B).
- KETCHUM, B.H., 1967. Phytoplankton nutrients in estuaries. In; Estuaries : 329-335. Ed. by Amer. Ass. Advmt Sci.
- KETCHUM, B.H., J.H. RYTHER, C.S. YENTSCH and N.P. CORWIN, 1958. Environmental conditions for primary production. 1. Productivity in relation to nutrients. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 144 : 132-140.
- KOZLOVSKY, D.G., 1968. A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies. *Ecology*, 49 (1) : 48-59.
- LANDAIS, J., 1955. Mesure du coefficient d'extinction de l'eau de la Méditerranée dans la région de Banyuls. *Vie Milieu*, 6 (2) : 210-224.
- LINDEMAN, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23 : 399-418.
- LOHMANN, H., 1908. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresuntersuch.*, 10 : 131-370.
- MCALLISTER, C.D., T.R. PARSONS, K. STEPHENS and J.D.H. STRICKLAND, 1961. Measurements of primary production in coastal sea water using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, 6 (3) : 237-258.
- McFADYEN, A., 1948. The meaning of productivity in biological systems. *J. Anim. Ecol.*, 17 : 75-80.
- MARGALEF, R., 1961. Communication of structure in planktonic populations. *Limnol. Oceanogr.*, 6 : 124-128.
- MARGALEF, R., 1961. Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations du phytoplancton. *Hydrobiologia*, 18 : 155-164.
- MARGALEF, R., 1963. El ecosistema pelagico de un area costera del Mediterraneo occidental. *Mems R. Acad. Cienc. Artes, Barcelona*, 35 (1) : 1-48.
- MARGALEF, R., 1965. Ecological correlations and the relationship between primary productivity and community structure. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 18 supp. : 355-364.
- MARGALEF, R., 1966. Analisis y valor indicador de las comunidades de fitoplancton mediterraneo. *Investigación pesq.*, 30 (3) : 429-482.
- MARGALEF, R., 1967. El ecosistema. In : Ecologia marina : 377-453. Ed. by Fundacion la Salle de Ciencias naturales, monografia 14, Caracas.
- MARGALEF, R., 1967. Ritmos, fluctuaciones y sucesion. In : Ecologia marina : 454-492. Ed. by Fundacion la Salla de Ciencias naturales, monografia 14, Caracas.

- MARGALEF, R., 1967. Correlaciones entre parametros oceanograficos del Caribe. *Investigación pesq.*, 31 (1) : 1-15.
- MARGALEF, R., 1969. Composición específica del fitoplancton de la costa catalano-levantina (Mediterráneo occidental) en 1962-1967. *Investigación pesq.*, 33 (1) : 345-380.
- MARGALEF, R., y A. BALLESTER, 1967. Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de junio de 1965 a junio de 1966. *Investigación pesq.*, 31 (1) : 165-182.
- MARGALEF, R., y J. CASTELLVI, 1967. Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de julio de 1966 a julio de 1967. *Investigación pesq.*, 31 (3) : 491-502.
- MARGALEF, R., y F. GONZALEZ BERNALDEZ, 1969. Grupos de especies asociadas en el fitoplancton del mar Caribe (NE de Venezuela). *Investigación pesq.*, 33 (1) : 287-312.
- MINAS, H.J., 1968. Recherches sur la production organique primaire dans le bassin méditerranéen nord-occidental. Rapports avec les phénomènes hydrologiques. *Thèse Doc., Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille*, 228 p.
- MINAS, H.J., 1968. A propos d'une remontée d'eaux « profondes » dans les parages du golfe de Marseille. *Cah. océanogr.*, 20 (8) : 647-674.
- MURPHY, J. and J.P. RILEY, 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica chim. Acta*, 27 : 31-36.
- NORDLI, E., 1957. Experimental studies on the ecology of *Ceratia*. *Oikos*, 8 (2) : 200-265.
- ODUM, H.T., and R. PINKERTON, 1955. Time's speed regulator : the optimum efficiencies for maximum power output in physical and biological systems. *Am. Scient.*, 43 : 331-343.
- PAASCHE, E., 1960. On the relationship between primary production and standing stock of phytoplankton. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 26 (1) : 33-48.
- PATTEN, B.C., 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem : the trophic-dynamic aspect. *Ecology*, 40 : 221-231.
- PATTEN, B.C., 1968. Mathematical models of plankton production. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 53 (3) : 357-408.
- RODHE, W., 1958. Primärproduktion und Seetypen. *Verh. int. Verein. angew. Limnol.*, 13 : 121-141.
- RODHE, W., 1965. Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 18 suppl. : 365-381.
- RODHE, W., R.A. WOLLENWEIDER and A. NAUWERK, 1958. The primary production and standing crop of phytoplankton. In : Perspectives in marine biology, pp. 299-322. Ed. by A.A. BUZZATI-TRAVERSO, Univ. Calif. Press, Los Angeles.
- RYTHER, J.H. and C.S. YENTSCH, 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.*, 2 (3) : 281-286.

- SMAYDA, T.J., 1963. A quantitative analysis of the phytoplankton of the gulf of Panama. I. Results of the regional phytoplankton surveys during July and November 1957 and March 1958. *Bull. inter-Am. trop. Tuna Commn*, 7 (3) : 193-253.
- SMAYDA, T.J., 1965. A quantitative analysis of the phytoplankton of the gulf of Panama. II. On the relationship between C<sup>14</sup> assimilation and the Diatom standing crop. *Bull. inter-Am. trop. Tuna Commn*, 9 (7) : 467-531.
- SOURNIA, A., 1968. Recherches sur le phytoplancton et la production primaire dans le canal de Mozambique. Thèse Doc., Fac. Sci. Univ. Paris, 76 pp.
- SOURNIA, A., 1968. Variations saisonnières et nycthémerales du phytoplancton et de la production primaire dans une baie tropicale, à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 53 (1) : 1-76.
- STEELE, J.H., 1964. A study of production in the Gulf of Mexico. *J. mar. Res.*, 22 : 211-222.
- STEELE, J.H. and I.E. BAIRD, 1961. Relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. *Limnol. Oceanogr.*, 6 (1) : 68-78.
- STEEMANN-NIELSEN, E., 1964. Recent advances in measuring and understanding primary production. *J. Ecol.*, 52 suppl. : 119-130.
- STEEMANN-NIELSEN, E., 1964. Investigations of the rate of primary productivity at two Danish light ships in the transition area between the North sea and the Baltic. *Meddr. Kommn Danm. Fisk. -og Havunders.*, 4 (3) : 31-77.
- STEEMANN-NIELSEN, E., 1965. On the determination of the activity in <sup>14</sup>C ampoules for measuring primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 10, suppl. : 247-252.
- STEEMANN-NIELSEN, E. and V.K. HANSEN, 1959. Light adaptation in marine phytoplanktonic populations and the interrelation with temperature. *Physiologia Pl.*, 12 (2) : 353-370.
- STEEMANN-NIELSEN and A. JENSEN, 1957. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea rep.*, 1 : 49-136.
- STRICKLAND, J.D.H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 122 : 172 p.
- STRICKLAND, J.D.H. and T.R. PARSONS, 1968. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 167 : 311 p.
- TALLING, J.F., 1957. The phytoplanktonic population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.*, 56 : 133-149.
- TALLING, J.F., 1965. Comparative problems of phytoplanktonic production and photosynthetic productivity in a tropical and a temperate lake. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 18 suppl. : 399-424.
- TRAVERS, A., 1962. Recherches sur le phytoplancton du Golfe de Marseille. I. Etude qualitative des Diatomées et des Dinoflagellés du Golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 41 : 7-69.
- TRAVERS, A., 1965. Microplancton récolté en un point fixe de la Mer Ligure (Bouée-laboratoire du Comexo) pendant l'année 1964. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 55 : 11-50.

- TRAVERS, M., 1962. Recherches sur le phytoplancton du Golfe de Marseille. II. Etude quantitative des populations phytoplanctoniques du Golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 41 : 70-139.
- UNESCO, 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea-water. *Monographs Oceanogr. Method. UNESCO*, 1 : 69 p.
- VATOVA, A., 1961. Primary production in the high Venice lagoon. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 26 (2) : 148-155.
- VINBERG, G.G., 1960. The primary production of bodies of water. *Inst. biol. Acad. Sci. Byelorussian, SSR, Minsk*. Translated by US At. energ. Commn AEC-tr-5692 : 601 p.
- VOLLENWEIDER, R.A., 1961. Photometric studies in inland waters. Relations existing in the spectral extinction of light in water. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 13 : 87-113.
- YENTSCH, C.S., 1962. Marine plankton. In : Physiology and biochemistry of algae, pp. 771-796. Ed. by LEWIN, Academic Press, New York.
- YENTSCH, C.S., 1963. Primary production. *Oceanogra. mar. Biol.*, 1 : 157-175.
- YENTSCH, C.S., 1967. The measurements of chloroplastic pigments-thirty years of progress ? In : Chemical environment in aquatic habitat, pp. 255-272. Ed. by H.L. GOLTERMAN and R.S. CLYMO, N.V. noord Hollandsche Vitgevers Maatschappij, Amsterdam.
- YENTSCH, C.S. and R.F. VACCARO, 1958. Phytoplankton nitrogen in the oceans. *Limnol. Oceanogr.*, 3 (4) : 443-448.

Reçu le 17 novembre 1969.

**RECHERCHES SUR LES CONCEPTS  
DE BIOCOENOSE ET DE CONTINUUM  
AU NIVEAU  
DE PEUPELEMENTS BENTHIQUES SCIAPHILES**

par Charles-François BOUDOURESQUE  
*Laboratoire de Biologie Végétale Marine  
Faculté des Sciences de Luminy, 13 - Marseille*

**SOMMAIRE**

Après avoir fait l'histoire de la question, l'auteur étudie le long d'un transect le passage entre deux biocénoses sciaphiles à dominance algale grâce à divers paramètres floristiques, phénologiques, informatifs, et au moyen de l'analyse factorielle centroïde. Le contenu analytique du concept de biocénose est alors précisé de façon concrète.

De nombreuses définitions du terme de biocénose ont été proposées; aucune n'est réellement satisfaisante. La plus ancienne est celle de MÖBIUS (1877), qui a forgé le terme et en partie le concept : « un groupement d'êtres vivants correspondant par le nombre des espèces et des individus, à certaines conditions moyennes du milieu et qui se maintiennent en se reproduisant dans un certain endroit d'une façon permanente ». Cette opinion est très contestée de nos jours; mais, en la matière, il s'avère particulièrement difficile de trouver une définition qui fasse l'unanimité.

(1) Ce travail fait partie d'une thèse de Doctorat d'Etat (C.N.R.S. Paris A.O. 4693) soutenue le 27 novembre 1970 et intitulée « Recherches de Bionomie analytique, structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée occidentale (fraction algale) ».

Comme MILLS (1969) le remarque très justement, on a souvent cherché à en extrapoler l'homéostasie, notion que cette définition ne contient pas.

## 1. — L'ÉVOLUTION DES IDÉES

### 1.1. LA BIOCCENOSE SUPER-ORGANISME

Certains écologistes du début du siècle glissèrent alors vers une conception de plus en plus rigide de la biocénose (ou communauté : nous reviendrons plus loin sur la dualité de ces termes) : pour CLEMENTS (1905, 1920), la communauté est un super-organisme. ALLEE *et al.* (1949) ont développé des idées analogues. TANSLEY (1920) préfère quant à lui le terme de quasi-organisme.

*« Il était sans doute élégant, et même rassurant », écrit RIOUX (1958), « de concevoir les communautés comme autant de super-organismes autonomes, d'écosystèmes unitaires, formés d'éléments plus ou moins spécialisés à l'instar de l'être vivant, et d'établir un rapprochement entre l'individu, agrégat cellulaire, et le groupement, agrégat d'individus... élégant, car cet équilibre précis, cette intégration transcendante caractéristique de l'individu se retrouvait dans le groupement. Rassurant, car les méthodes d'étude et de classification ne pouvaient différer fondamentalement dans l'un et l'autre cas... L'empirisme des anciens naturalistes renaissait sous un visage différent, mais combien plus fallacieux. Une voie conduisant aux pires aberrations était ainsi ouverte ».*

### 1.2. LE CONCEPT INDIVIDUALISTE

La réaction ne se fit pas attendre : GLEASON (1926, 1939) montra qu'un écosystème est tout de même moins intégré qu'un âne (car la comparaison a été utilisée !). Pour lui, les différentes espèces d'une communauté réagissent indépendamment les unes des autres, chacune satisfaisant pour son propre compte ses exigences écologiques. La végétation d'un endroit donné n'est que la résultante de deux facteurs, le hasard de l'apport de graines ou de spores et les fluctuations de l'environnement : la communauté est tout simplement une coïncidence. C'est ce que GLEASON appela le « concept individualiste ».

En milieu marin, ces idées furent défendues dès 1933 par STEPHENS, dans son étude sur les Mollusques d'Ecosse.

### 1.3. LE CONCEPT DE CONTINUUM

Le concept de continuum, dont il faut bien reconnaître que c'est une des idées-force de l'écologie moderne, dérive directement, pour MAC INTOSH (1967, 1968) du concept individualiste, ce que conteste d'ailleurs EGLER (1968).

CURTIS et ses collaborateurs (CURTIS, 1959; CURTIS & MAC INTOSH, 1951, MAYCOCK & CURTIS, 1961) étudient les variations individuelles de la répartition des espèces en fonction des facteurs du milieu; comme les courbes de répartition des différentes espèces ne coïncident pas, ils en déduisent que le peuplement varie de façon continue et qu'il est impossible d'y placer des coupures objectives et logiques (absence d'unités discrètes objectivement discernables).

Certes, écrit MAC INTOSH (1967), dans une étude très documentée (400 références) sur le concept de continuum, "*some species combinations may be more frequent in an area than others. Hence it may be that certain sections of a geometric model will have more points and intermediate areas fewer. Is the location with fewer points to be regarded as having less biological validity? it may be that the site condition in the study plot are unequally represented, or, by chance or choice of the investigator, only limited portions of the extent vegetation are sampled*".

Ainsi, les partisans des biocénoses individualisées prouveraient la discontinuité en sélectionnant leurs relevés, ou en omettant d'en effectuer dans les zones de transition, ou *écotones*. Ce n'est du moins pas le cas de PICARD (1965), qui a spécialement étudié les zones de transition entre les biocénoses des fonds meubles de la région marseillaise.

La plupart des écologistes européens ignorent tout simplement le continuum. On aurait tort cependant de sous-estimer ce courant d'idées que l'on a appelé l'« école de CURTIS », et qui représente une tentative fondamentale pour redéfinir de façon rationnelle la « science du peuplement », avec une philosophie et surtout des méthodes nouvelles.

Réaction contre ceux pour qui la classification est une fin en soi, le concept de continuum n'admet pas *a priori* l'existence de communautés discrètes et permet d'étudier les peuplement sous un angle très large.

#### 1.4. LE CONCEPT MODERNE DE BIOCÉNOSE

Le choix des paramètres utilisés par CURTIS et ses collaborateurs, leur conception même, sont très arbitraires; la méthodologie (choix et taille des surfaces étudiées) est également discutable (GOUNOT, 1969).

En fait, dans l'esprit des auteurs modernes, la biocénose (ou communauté) n'a plus rien à voir avec la caricature qu'on en faisait il y a quelques décades, et la classification n'est pas une fin en soi mais un effort pour clarifier la simultanéité des phénomènes (par exemple, comparaison de peuplements géographiquement éloignés).

Précisons tout d'abord, à la suite de PÉRÈS (1961, 1967), que les biocénoses se fondent essentiellement sur des critères qualitatifs (recherche d'une liste d'espèces exclusives), alors que les communautés sont basées, au moins chez les océanographes, sur des critères quantitatifs (espèces dominantes en poids et par le nombre des individus) : biocénoses et communautés coïncident parfois, mais pas toujours. En fait, cette distinction ne s'applique guère aux travaux effectués dans le domaine terrestre, et nous devons constater, à la suite de LAUBIER (1966), que les termes de biocénose et de communauté tendent de plus en plus à exprimer, chez les auteurs modernes, un concept identique.

Pour notre part, nous accorderons notre préférence, à la suite de l'école d'Endoume, au terme de biocénose, en raison de sa plus grande généralité, de sa précision (il sous-entend les liens d'interdépendance entre les espèces), et de l'absence d'implications anthropomorphiques.

Nous adopterons la distinction que fait WHITTAKER (1956) entre les *biocénoses* (individus concrets de peuplements, observés sur le terrain, relevés) et les *biocénoses-types* (groupements abstraits, statistiques ou intuitifs, tirés de l'étude des peuplements concrets). Afin d'alléger l'exposé, nous ne distinguerons les deux concepts que lorsque le contexte l'exigera.

Dire que la surface de la terre est occupée par une mosaïque de biocénoses n'implique pas l'existence de discontinuités fondamentales entre ces biocénoses. Au contraire, il est admis que celles-ci s'interpénètrent plus ou moins profondément le long de leur *aire* (et non de leur ligne) de contact. Ce fut une erreur que de minimiser les écotones; c'en serait une également que d'en exagérer l'importance. On peut considérer avec EGLER (1968) qu'une communauté n'est rien de plus qu'une relative continuité entre deux relatives discontinuités.

Si l'on ne savait reconnaître le discontinu dans le continu, il n'y aurait ni parole, ni écriture, comme l'écrit BENZECRI; il n'y aurait pas non plus de couleurs dans un arc-en-ciel; ni d'*espèces*, puisqu'il existe des chimères, ainsi que le remarque GUINOCHET (1968), dans un article plein de bon sens.

Qu'une biocénose ne soit pas un édifice aussi intégré qu'un organisme biologique, c'est l'évidence; mais c'est tout de même un phénomène relativement intégré : « *it is a whole, that is somewhat more than its parts, even as a molecule is more than the sum of the atoms comprising it* » (EGLER, 1968).

Si les centaines de milliers d'espèces de la biosphère étaient réparties au hasard, le nombre de combinaisons possibles serait une astronomique factorielle. Même en tenant compte des aires de répartition et de l'écologie réelle (lorsqu'on la connaît) de chaque espèce, le nombre de combinaisons théoriques reste colossal.

Les partisans des biocénoses admettent que ce n'est pas le cas : un certain nombre de « modèles » ou de combinaisons d'es-

pièces ou de groupes d'espèces se reproduisent identiquement (aux variations aléatoires près) de façon beaucoup plus fréquente que le simple hasard ne permettrait de l'attendre. Comment expliquer ces arrangements répétés d'espèces, sinon par l'existence de biocénoses, de *noda* (POORE, 1962), ou de groupes itératifs ? L'existence de ces arrangements préférentiels, générateurs de facteurs endogènes stables et originaux, favoriserait l'isolement de nouveaux taxons; ce serait donc un phénomène s'autorenforçant (CANTLON, 1968).

### 1.5. AUTRES TENDANCES

L'enchaînement des idées est toutefois moins simple qu'il n'y peut paraître à la lecture de ce qui précède. Bien avant CURTIS, les travaux de KRYLOV (1932) et de MATUSZKIEWICZ (1947, 1948), par exemple, développaient des thèses proches de celles du continuum. En Russie, dès 1910, RAMENSKY exposa des idées très semblables à celles du « concept individualiste » que développa GLEASON un peu plus tard; notons au passage que le « concept individualiste » connaît actuellement un regain d'intérêt, grâce en particulier aux travaux d'EGLER (1947, 1968) et de CAIN (1947).

Quant à PETERSEN (1918), lors de ses recherches sur le benthos de la mer danoise (et à sa suite BLEGVAD, 1928, etc), il a employé le terme de « communauté » dans un sens qui a été précisé plus haut et qui n'est pas très éloigné du « concept individualiste » : la cooccurrence statistique des diverses espèces d'une communauté est due à une similitude d'exigences écologiques; il ne fait pratiquement pas allusion aux interactions biotiques.

En fait, il apparaît qu'il est également impossible de démontrer de façon irréfutable le concept de biocénose ou celui de continuum.

Pour de nombreux auteurs, c'est d'ailleurs un faux problème que d'opposer les deux thèses. BECKING (1957) et ROBBINS (1968) font remarquer que ces notions dépendent en partie de l'échelle à laquelle on se place. MOLINIER et MOLINIER (1959) montrent par des exemples concrets que les deux hypothèses sont conjointement réalisées dans la nature.

Certains adeptes du « concept individualiste » acceptent de distinguer des unités de peuplement, au moins dans un but pratique, et reconnaissent la commodité de ces unités, par exemple en cartographie (ce qui bien sûr ne prouve pas leur existence intrinsèque). Inversement, la plupart des partisans des biocénoses ne nient pas l'existence de zones de transition très progressives entre ces biocénoses, tout en considérant que ces transitions jouent un rôle secondaire, sans commune mesure avec celui des biocénoses-types.

Ajoutons que certains auteurs considèrent actuellement le continuum comme un gradient le long duquel se différencient des « points nodaux », ce qui n'est plus très éloigné du concept moderne de biocénose.

En fin de compte, comme le constate MAC INTOSH (1967), la pensée écologique actuelle se présente sous l'aspect d'un véritable spectre (ou d'un continuum si l'on préfère) largement étalé entre deux thèses extrêmes.

#### 1.6. POUR UNE AXIOMATIQUE

L'erreur des sciences du peuplement à leurs débuts fut sans doute de ne pas bien comprendre leur véritable nature.

Les sciences du peuplement, bien que leurs promoteurs et nombre de leurs adeptes n'en aient pas eu conscience, sont un échafaudage complexe spatial et conceptuel, terrain d'application des mathématiques modernes, avec tout ce que cela implique.

Ceux qui ont cherché à rationaliser la biocœnotique, à démontrer le continuum, à disséquer leurs mécanismes pour y chercher une logique interne, se sont finalement heurtés à un petit nombre de concepts de base absolument injustifiables. Beaucoup d'entre eux, cherchant à démontrer quelque postulat d'Euclide de la biocœnotique, ont alors stérilisé leur recherche; d'autres ont douté de la logique du système, et ont renoncé à la biocœnotique.

Bien que l'apport des théoriciens soit considérable, ce sont au fond les « hommes de terrain », ceux qui ont appliqué ces sciences (supposant leurs problèmes logiques résolus, car ils ne pouvaient pas faire autrement, ou les méconnaissant), qui trouvèrent, consciemment ou non, la solution.

Comme nous l'avons écrit (1970), la prodigieuse fécondité de la biocœnotique justifie — *a posteriori* s'il le faut — ses hypothèses de départ. On ne peut nier que le concept de continuum ait été fécond lui aussi.

Les sciences du peuplement, échafaudages partiellement mathématiques, reposent tout naturellement sur quelques axiomes : méconnus au début, puis soupçonnés implicitement, ils furent des maladies honteuses lorsqu'ils furent circonscrits sans qu'on puisse les forcer. Il faut maintenant les énoncer. Car il y a *des* sciences du peuplement, et en particulier plusieurs biocœnotiques, comme il y a plusieurs mathématiques. Ce qui rejoint l'idée que le continuum serait un artefact des méthodes modernes de calcul, alors que la biocœnose serait un artefact des techniques de classification.

## 2. — OPTIQUE DES RECHERCHES ET MÉTHODES EMPLOYÉES

Le milieu marin, relativement peu modifié par l'homme, offre un passionnant domaine aux recherches théoriques.

Toutes les hypothèses, qui ne sont souvent que des façons d'appréhender une réalité intrinsèque, ont apporté des résultats tangibles, ont fait progresser la connaissance des peuplements (et de la végétation en particulier) : il serait donc déraisonnable, même si nous devons nous résigner à en choisir une seule, d'excommunier les autres.

Nous ne chercherons pas à donner ici une nouvelle définition de la biocénose, persuadé qu'il est plus facile de s'entendre sur les choses que sur les mots. Nous nous efforcerons plutôt de circonscrire les concepts de biocénose et de continuum à travers les peuplements que nous avons particulièrement étudiés, les peuplements benthiques sciaphiles en Méditerranée occidentale.

Nous nous garderons bien de tirer de l'étude de ces cas particuliers des conclusions générales, mais plutôt des indications, quelques pièces à verser à un dossier déjà chargé.

L'idée d'étudier méthodiquement des peuplements le long d'un transect n'est pas nouvelle : par exemple KELLER (1932), CURTIS (1959), GOODAL (1953, 1954), WHITTAKER (1952, 1956), MILLS (1969), etc. Rarement toutefois, un arsenal aussi varié de méthodes n'a été mis au service d'une telle étude.

Le transect a été réalisé en février 1969 sur la face nord de l'île Riou (près de Marseille), falaise impressionnante qui plonge dans la mer à peu près à la verticale. La sciaphilie y est intense en permanence. Le transect commence aux environs du niveau moyen, là où l'agitation des eaux est particulièrement violente, et se termine vers 6 m de profondeur.

Chaque relevé phytosociologique commence par le grattage complet de la surface (20 × 20 cm, ce qui représente largement l'aire minima) après une observation minutieuse. L'étude détaillée du relevé se poursuit au laboratoire. Finalement, un relevé analysé comporte :

— La liste des espèces (végétales) présentes : nous en avons trouvé de 23 à 69 par relevé.

— Chaque espèce est affectée de deux coefficients : le coefficient d'Abondance-Dominance (noté de + à 5) et de Sociabilité (noté de 1 à 5), selon la méthode de l'école de Zurich-Montpellier (BRAUN-BLANQUET, 1959, 1964).

— La biomasse espèce par espèce (poids humide égoutté ramené au m<sup>2</sup>).

— L'indication pour chaque espèce de l'abondance des organes reproducteurs, lorsqu'ils existent.

Cette phase du travail (Tableau I) s'est avérée extrêmement longue : c'est la raison pour laquelle nous n'avons effectué que 12 relevés, et qu'ils ne sont pas équidistants; très rapprochés aux environs de la surface (où les conditions de milieu varient rapidement) et dans la zone de contact entre les deux biocénoses présumées, ils sont beaucoup plus espacés entre 2 et 6 m de profondeur.

TABLEAU I  
Analyse des relevés

Numéro des relevés	275		276		277		278		279		280		281		315		316		317		318		319		
Profondeur moyenne (en m.)	+0,10		-0,07		-0,27		-0,42		-0,85		-1,12		-1,62		-2,0		-2,4		-3,6		-5,0		-6,0		
Nombre d'espèces	46		23		35		34		35		43		46		45		47		69		45		46		
Recouvrement total (en %)	216,9		173,2		166,2		111,5		186,0		249,2		249,4		234,9		237,0		205,3		134,0		176,3		
<b>Espèces sciaphiles de mode battu</b>																									
<i>Petroglossum nicaense</i>	2.4	24,10	3,4	179,80	2,3	40,80	1,5	8,50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lomentaria articulata</i>	2.4	90,30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Grateloupia dichotoma</i>	2.3	32,50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plocamium vulgare</i>	2.3	48,90	4,5	526,10	1,4	22,20	1,2	9,50	1,5	15,00	1,2ej	0,22	1,4	5,00	1,4	3,51	1,2ej	0,98	2,2	40,58	4,3	162,37	2,3	64,50	
<i>Grateloupia filicina</i>	1.4j	7,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladophora coelothrix</i>	1.3	3,10	1.4j	20,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gelidium melanoideum</i>	1.1	3,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Callithamnion tetragonum</i>	1.2	14,20	1,2	0,70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myriogramme minuta</i>	1.4e	10,80	-	-	2,3e	22,20	2,2e	9,80	2,3e	13,40	2,1e	6,80	1,4e	2,40	-	-	+e	0,09	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhodophyllis divaricata</i>	1.4e	0,70	1,5e	0,90	1,5e	1,10	-	-	1,5e	0,83	+e	0,08	1,1e	0,17	1,2e	0,62	1,2e	0,25	1,3e	3,02	+e	0,13	1,4e	0,50	
<i>Antithamnion elegans</i>	+e	0,01	-	+e	+	+e	0,10	-	-	-	-	-	+e	0,01	+e	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aglaothamnion scopulorum</i>	1.4e	2,70	1,3e	0,70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Valonia utricularis</i>	-	-	2,4	119,90	4,5	777,00	2,4	675,50	2,4	702,60	1,5	29,00	1,5	67,70	+	0,89	1,4	5,28	+	0,27	-	-	+	-	0,63
<i>Cladophora pellucida</i>	-	-	-	-	1,4	24,90	1,2	30,10	-	-	-	-	+e	0,60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dermatolithon hapalidioides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
var. <i>confinis</i>	-	-	-	-	1,4	12,00	1,4	9,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aglaothamnion caudatum</i>	-	-	-	-	1,2e	0,20	+ej	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aglaozonia melanoidea</i>	-	-	-	-	1,3	5,00	-	-	-	-	-	-	1,5	8,70	2,5	28,86	1,5	6,60	-	-	-	-	-	-	-
<i>Griffithsia opuntioides</i>	-	-	-	-	1,2	11,50	2,3	75,30	1,3	19,30	2,3e	29,50	1,3e	12,40	1,4e	1,02	-	-	-	1,2e	2,04	1,3e	0,40	+e	0,13
<i>Epilithon membranaceum</i>	+ej	+	1,3e	+	1,1e	+	1,3e	+	1,3e	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	+	
<i>Acrochaetium leptonema</i>	-	-	+e	+	+ej	+	-	-	-	-	-	-	-	-	1,3e	+	+e	+	+e	+	-	-	-	-	-
<i>Cymnothamnion elegans</i>	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceramium echionotum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ej	0,01	-	-	-	-	-	-
<b>Espèces sciaphiles mode calme</b>																									
<i>Ceramium codii</i>	+e	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	+	
<i>Antithamnion plumula</i>	+e	+	-	-	+e	0,05	-	+e	0,07	1,3e	0,44	1,1e	0,04	1,2e	0,44	1,1e	0,49	1,2e	0,36	+e	0,08	+e	0,01	-	
<i>Ptilothamnion pluma</i>	-	-	-	-	1,5e	0,40	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	0,09	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhodochorton hauckii</i>	-	-	-	-	+	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Griffithsia schousboei</i>	-	-	-	-	-	-	1,4	1,05	1,5e	0,23	-	-	-	-	-	-	-	+e	0,07	+	-	0,07	-	-	
<i>Aglaothamnion cf. tripinnatum</i>	-	-	-	-	-	+e	+	+e	0,02	+e	+	1,3e	0,35	2,3e	8,66	1,2e	5,37	1,3e	0,98	1,2e	0,37	1,1e	0,83	-	
<i>Amphiroa cryptarthrodia</i>	-	-	-	-	-	1,3	10,50	1,3	0,57	1,4	11,50	+ej	0,15	-	-	1,4	2,26	1,4	4,04	1,5	10,69	+<	0,10	-	
<i>Udotea petiolata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,3	111,50	2,2	84,40	4,5	990,12	5,5	1047,84	2,4	132,58	1,4	22,34	1,3	26,74	-	

<i>Peyssonnelia squamaria</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3	12,30	2.3	235,30	2.3	79,17	2.3	67,40	2.3	174,63	1.3	8,52	3.3	210,46
<i>Champia parvula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3e	7,10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+ej	-	-	-	-	-	-	-	1.5e	4,44	1.4e	0,17	1.3e	1,73
<i>Codium vermulara</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5	13,60	-	-	-	-	2.5	231,44	+j	0,23	-	-
<i>Bryopsis monoica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5e	2,80	1.4e	0,80	+ej	0,18	1.4e	0,58	-	-	-	-
<i>Contarinia squamariae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5e	0,84	+e	0,11	1.4e	5,28	1.5e	0,27	1.4e	2,93
<i>Peyssonnelia cf. harveyana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4	3,05	+j	0,44	1.4	4,20	-	-
<i>Cladophora hutchinsiae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ej	0,02	+ej	0,12	-	-	1.5e	1,07
<i>Lejolisia mediterranea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	+	-	-	-	-	-	-
<i>Halimeda tuna</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.5	102,30	-	-	-	-
<i>Pokockiella variegata ?</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5e	1,13	-	-	-	-
<i>Kallymenia requienii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3e	3,29	1.2	4,99	1.3	6,53
<i>Botryocladia boergeseni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	0,18	-	-	-	-
<i>Acrochaetium bonnemaisoniae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Nereia filiformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ej	0,04	-	-	-	-
<i>Antithamnion spirographidis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	+	-	-	-	-
<i>Pseudolithophyllum expansum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	2.4	154,38	1.3	101,73
<i>Spathoglossum solieri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5	2,93	1.5	5,33
<i>Peyssonnelia rubra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5	1,79	-	-
<i>Lithothamnion bornetii ?</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5	8,50	-	-
<i>Aglaozonia chilosa ?</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5e	2,40	-	-
<i>Hymenoclonium serpens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4e	+
<u>Espèces sciaphiles au sens large</u>																						
<i>Contarinia peyssonneliaeformis</i>	2.5	8,00	2.1	7,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Griffithsia flosculosa</i>	2.3e	150,10	1.4e	11,30	+	0,20	1.5	0,19	-	+e	0,17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Apoglossum ruscifolium</i>	1.5	0,90	1.1e	5,40	1.2e	8,00	1.1e	4,20	1.5e	0,08	1.5e	0,17	1.4e	0,48	1.2e	1,28	1.3e	0,80	1.2e	0,89	-	-
<i>Lomentaria clavellosa</i>	1.3e	23,40	-	-	+e	0,10	1.1e	0,75	1.3e	6,80	1.1e	2,90	1.2e	2,90	1.1e	0,75	1.2e	0,67	1.1e	3,46	1.2e	3,70
<i>Acrosorim uncinatum</i>	1.3e	2,40	-	-	1.4ej	7,10	-	-	1.3e	10,10	2.3e	19,10	1.5e	1,50	2.2e	26,06	2.2e	12,39	1.2e	8,30	1.2e	17,55
<i>Pleonosporium borneri</i>	1.3e	7,90	1.3e	1,30	2.4e	17,80	1.2e	0,90	+e	0,17	+e	0,11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypoglossum woodwardii</i>	+ej	+	-	-	-	+e	+	+e	0,05	+e	0,11	+ej	0,01	-	-	-	-	-	-	+e	0,01	1.4e
<i>Rhodymenai ardissonae</i>	+	0,70	-	-	1.2	24,00	2.4	25,00	2.3	38,00	-	-	-	-	-	-	+j	0,12	2.3	20,38	1.3	5,89
<i>Pseudochlorodesmis furcellata</i>	-	-	-	-	2.5	32,80	2.4	59,15	2.4	68,90	1.3	4,60	2.4	53,30	1.4	0,89	1.4	0,50	1.3	1,13	1.3	0,93
<i>Lithophyllum lobatum (?)</i>	-	-	-	1.4	146,50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dictyopteris membranacea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5	0,17	+j	0,13	-	1.5j	1,73	-	-	+j	0,07	1.3j	4,66	1.3j
<i>Vickersia baccata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3e	0,90	1.3e	0,66	2.3e	7,10	-	-	-	1.4e	0,49	-	-	1.5e
<i>Derbesia lamourouxii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4e	10,30	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aglaothamnion furcellariae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	0,04	1.3e	0,30	+e	0,01	+e	0,06	1.4e	0,10	-	-	-	-
<i>Mesophyllum lichenoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.4	626,00	3.4	1635,16	+	4,30	2.4	397,58	1.4	19,25	2.4	263,20
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+j	2,60	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Peyssonnelia polymorpha</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4	43,90	1.5	6,13	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Halicystis parvula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	0,09	-	-	+e	0,22	-	-	-	-
<i>Haraldia lenormandii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4	0,64	-	-	1.5e	0,50



Mélobésiées indéterminées	+e	+	-	-	-	1.3	9,20	1.4	25,00	1.1e	+	1.5	26,60	+ej	0,10	1.1	19,98	1.1	+	1.1e	0,30	1.3e	0,75
<i>Acrochaetium</i> sp.	+e	+	1.3e	+	+e	+		+e	+	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erythrotrichia</i> sp.	+ej	+	-	-	+e	+		+e	+	+e	+	+e	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polysiphonia</i> sp.	+	+	-	+j	+e	+		1.3	4,00	2.4e	40,70	2.3e	21,70	1.3e	2,35	1.3e	0,44	1.3e	2,18	1.1	0,43	1.2e	0,43
<i>Antithamnion cruciatum</i>	1.2e	0,80	-	+e	+	1.3e	+	+e	0,04	+e	0,17	+e	0,07	-	-	-	-	+e	+	-	-	-	-
<i>Erythrotrichia discigera</i>	-	-	-	+e	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	+	-	-	+e	+
<i>Ceramium diaphanum</i>	-	-	-	-	-	+ej	+	-	-	+e	0,04	+e	0,03	+ej	0,04	+ej	0,01	+ej	0,04	-	-	-	-
<i>Derbesia</i> sp.	-	-	-	-	+e	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	0,07	-	-
<i>Goniotrichum cornu cervi</i>	-	-	-	-	+e	+	-	+e	+	-	+	-	1.3e	+	-	+e	+	+e	+	+e	+	+e	+
<i>Nitophyllum punctatum</i>	-	-	-	-	-	-	1.5e	0,67	1.3e	2,40	1.3e	0,17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bryopsis adriatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.1e	0,62	+e	+	+ej	0,07	-	-	-	-	-	+e	0,3	+e	0,03
<i>Melobesia farinosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	+	1.4e	+	2.4e	4,50	2.4e	10,20	1.3e	0,75	-	-	-	-	-
<i>Ceramium gracillimum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+ej	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cutleria adpersa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4e	8,40	1.2ej	0,16	-	-	-	1.3ej	0,27	-	-	-	-
<i>Cladophora</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	tj	+	-	-	-	-	-	-	-	+ej	0,03	-	-
<i>Giffordia sandriana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	0,06	-	-	-	0,01	+e	0,09	-	-	-	-	-
<i>Ectocarpus confervoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	0,02	-	-	-	-	+e	0,04	-	-	-	-	-
<i>Corynospora pedicellata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	0,15	-	-	-	-	+e	0,01	-	-	-	-	-
<i>Compsomena (?)</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4e	+	+e	+	+e	+	-	-	-	-	-
<i>Spermothamnion repens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	+	-	+e	+	-	-	-	-	-
<i>Goniotrichum alsidii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	+	+e	+	+e	+	+e	+	+e	+
<i>Erythrotrichia carnea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ej	+	+e	+	+e	+	+e	+	+e	+
<i>Pringsheimiella scutata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	+	1.4e	+	+e	+	+e	+	+e	+
<i>Dermatolithon cystoseirae?</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5	5,10	1.5	2,22	-	-	-
<i>Bryopsis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2ej	0,67	1.2ej	0,44	+	0,30	1.4e	8,49
<i>Callithamniella tingitana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhodothamniella codii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.5e	6,22	-	-	-	-
<i>Dermatolithon pustulatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4e	3,82	-	-	-	-
<i>Cladophora albida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+e	0,11	-	-	-	-

De gauche à droite, dans chaque colonne :

- coefficient d'Abondance-Dominance
- coefficient de Sociabilité
- Biomasse (poids humide égoutté), en g/m<sup>2</sup>

par ailleurs, e = épiphyte, j = juvénile, < = vitalité réduite.

### 3. — IMPORTANCE DES PRINCIPAUX GROUPES ÉCOLOGIQUES LE LONG DU TRANSECT

Dans le tableau I, les relevés ont été classés par ordre de profondeur croissante, et les espèces groupées en fonction de la signification écologique qui leur est actuellement reconnue (travaux de FELDMANN, 1937; MOLINIER, 1960, BOUDOURESQUE, 1967, 1969; AUGIER et BOUDOURESQUE, 1968; BOUDOURESQUE et PASSELAIGUE, 1971).

Neuf groupes et supergroupes écologiques apparaissent :

— Les espèces sciaphiles de mode battu (qui caractérisent la biocénose de la Roche Sciaphile en mode Battu, ou *Petroglossoplocamietum*).

— Les espèces sciaphiles de mode calme (qui caractérisent la biocénose des Algues Sciaphiles en mode Calme, ou *Udoteo-Peyssonnelietum*).

— Les espèces sciaphiles au sens large (incl. sciaphiles superficielles), qui caractérisent l'Ordre des *Rhodymenietalia*.

— Les espèces médiolittorales (qui caractérisent l'Ordre des *Acrochaetietalia*).

— Les espèces photophiles infralittorales de mode battu (qui caractérisent la biocénose des Algues Photophiles en mode Battu, ou *Cystoseiretum strictae*).

— Les espèces photophiles infralittorales de mode calme (qui caractérisent la biocénose des Algues Photophiles en mode calme, ou *Cystoseiretum crinitae*).

— Les espèces photophiles infralittorales au sens large (caractéristiques de l'Ordre des *Cystoseiretalia*).

— Les espèces thionitrophiles (caractéristiques de l'Ordre des *Ulvetalia*).

— Les espèces à larges potentialités écologiques (parmi lesquelles se trouvent quelques espèces dont l'écologie n'est pas encore très bien élucidée), incl. espèces infralittorales des substrats rocheux.

Parmi ces groupes et supergroupes, quatre d'entre eux ont ici une réelle importance, ce qui est logique, compte tenu des conditions dans lesquelles a été effectué le transect (falaise exposée au nord, baignée par des eaux non polluées) : les trois groupes sciaphiles et le groupe des espèces à larges potentialités écologiques.

La figure 1 montre l'évolution du Recouvrement (1) des principaux groupes écologiques en fonction de la profondeur.

(1) Procédé de calcul du Recouvrement : à chaque coefficient d'Abondance-Dominance (chiffre le plus à gauche dans les colonnes du tableau I) est substitué le Recouvrement moyen qui lui correspond (+ = 0,1 % ; 1 = 2,5 % ; 2 = 15 % ; 3 = 37,5 % ; 4 = 62,5 % ; 5 = 87,5 %) ; on fait alors la somme des Recouvrements moyens des espèces de chaque groupe écologique dans chaque relevé.

Le Recouvrement total (somme des Recouvrement moyens de toutes les espèces d'un relevé) dépasse souvent de beaucoup 100 % : la végétation peut en effet se disposer suivant plusieurs strates.

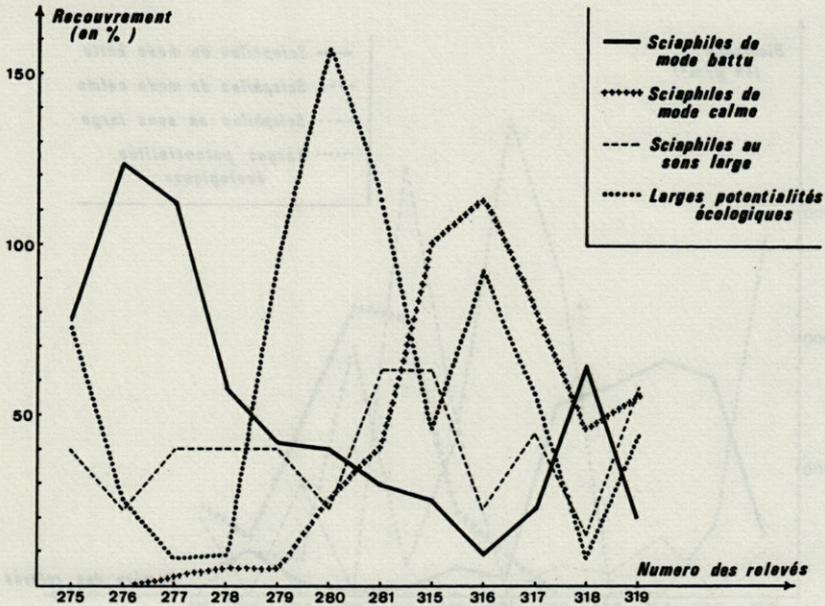


FIG. 1. — Importance du recouvrement des principaux groupes écologiques le long du transect.

Entre la surface et — 0,5 m (relevé 278), les espèces sciaphiles de mode battu sont nettement dominantes : le peuplement est référent à la biocénose de la Roche Sciaphile en mode Battu. A partir de 1,9 m environ de profondeur (relevé 315), les espèces sciaphiles de mode calme les ont remplacées (biocénose des Algues Sciaphiles en mode Calme); notons une « anomalie » (relevé 318) due à *Plocamium vulgare*.

Les deux biocénoses n'entrent pas directement en contact : la zone de transition (relevés 279 à 281) ne semble pas occupée par un peuplement intermédiaire, mais par l'exubérance brutale des espèces à larges potentialités écologiques (*Corallina mediterranea*, *Asparagopsis armata*, etc). L'étude des biomasses (fig. 2) conduit aux mêmes conclusions.

Au voisinage de la surface (relevé 275), des influences médio-littorales se font sentir : là encore, les espèces sciaphiles de mode battu régressent au profit du groupe des espèces à larges potentialités écologiques (fig. 1 et 2).

Ce phénomène d'écran biologique entre biocénoses distinctes ne semble pas avoir été clairement mis en évidence jusqu'ici. Nous ne prétendons pas bien sûr qu'il soit général; nous constatons

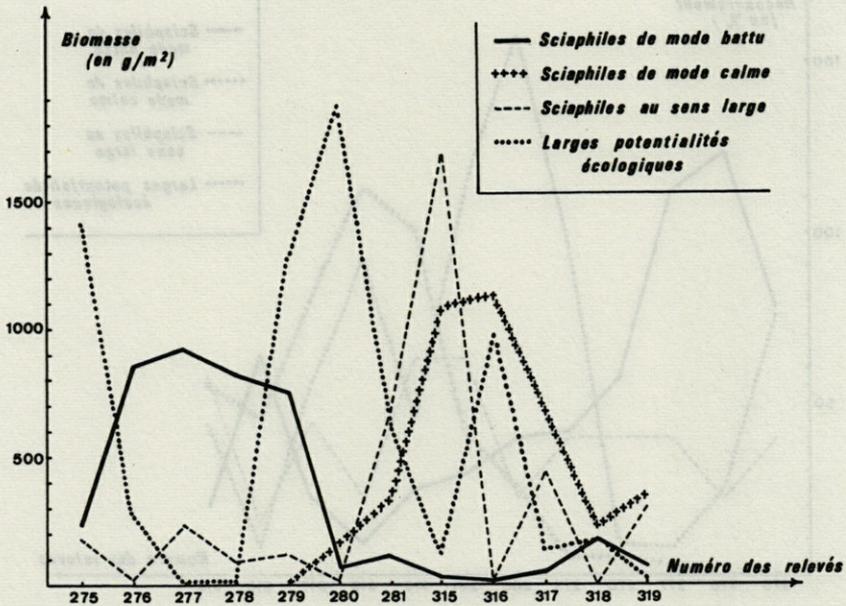


FIG. 2. — Importance de la biomasse (poids humide égoutté) des principaux groupes écologiques le long du transect.

simplement qu'il existe dans le cas particulier que nous étudions, et nous ajoutons que nous l'avons également observé ailleurs.

Nous proposons de nommer ce phénomène « effet de Riou » afin de ne pas préjuger de son origine : hasard ? pression évolutive plus forte dans certains biotopes (où s'individualisent des biocœnosés) que dans d'autres (qui deviennent les écotones) ? etc... De toute façon, ce phénomène est à notre avis distinct de la disparition des organismes vivants de certains secteurs lorsque des facteurs ambiants, ou biogéographiques, sont tels qu'il n'y ait pas d'espèces aptes à occuper cette niche écologique : zones azoïques, intermédiaires de certaines plages, « bare zones », etc... L'« effet de Riou » est également distinct du phénomène de « brûlure de récif » (Reef burn).

#### 4. — RÉPARTITION INDIVIDUELLE DES ESPÈCES LE LONG DU TRANSECT

L'attribution d'une espèce à l'un ou l'autre groupe écologique tient compte de ses affinités biocœnotiques moyennes déduites de l'étude d'un très grand nombre de relevés.

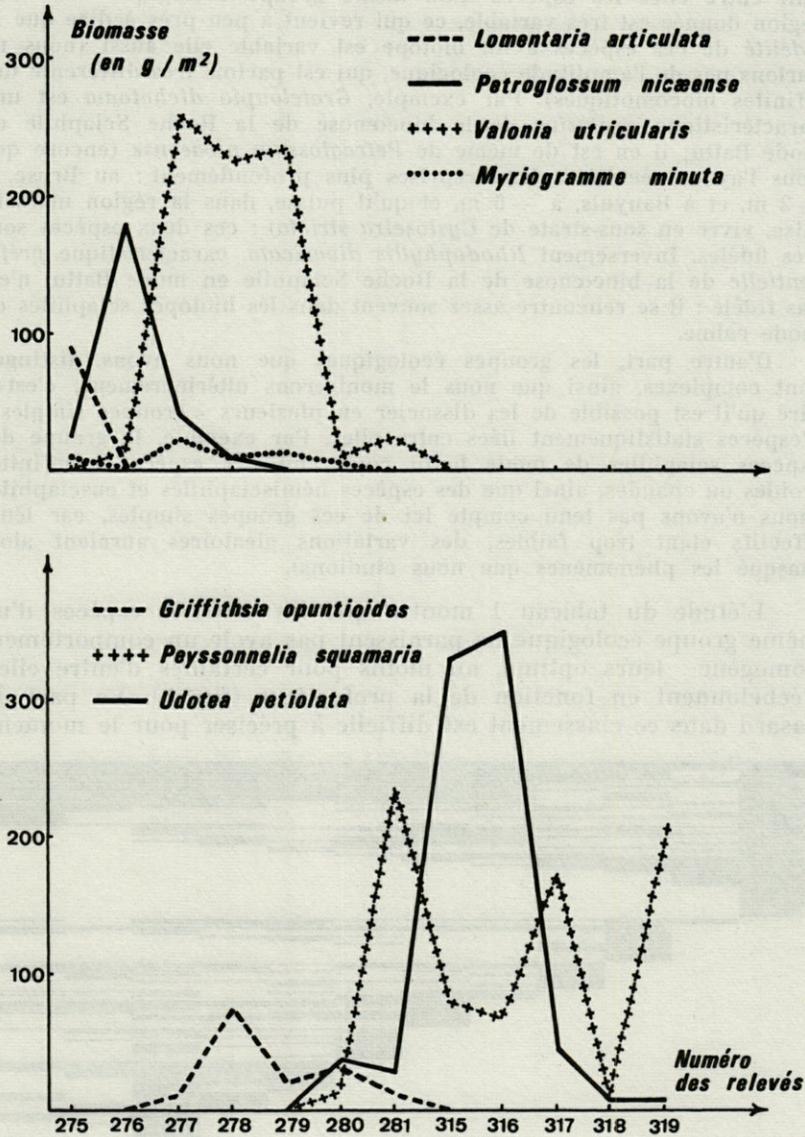


FIG. 3. — Biomasse de quelques espèces le long du transect. Les ordonnées de *Valonia utricularis* et d'*Udotea petiolata* ont été réduites 3 fois.

En fait, nous savons que l'intensité de la liaison (statistique) qui unit entre elles les espèces d'un même groupe écologique dans une région donnée est très variable, ce qui revient à peu près à dire que la *fidélité* de ces espèces à un biotope est variable elle aussi (nous ne parlons pas de l'amplitude écologique, qui est parfois très différente des affinités biocœnotiques). Par exemple, *Grateloupia dichotoma* est une caractéristique *exclusive* de la biocœnose de la Roche Sciaphile en mode Battu; il en est de même de *Petroglossum nicaense* (encore que nous l'ayons récolté à deux reprises plus profondément : au Brusç, à — 2 m, et à Banyuls, à — 6 m, et qu'il puisse, dans la région marseillaise, vivre en sous-strate de *Cystoseira stricta*) : ces deux espèces sont très fidèles. Inversement *Rhodophyllis divaricata*, caractéristique *préférentielle* de la biocœnose de la Roche Sciaphile en mode Battu, n'est pas fidèle : il se rencontre assez souvent dans les biotopes sciaphiles de mode calme.

D'autre part, les groupes écologiques que nous avons distingué sont complexes, ainsi que nous le montrerons ultérieurement; c'est-à-dire qu'il est possible de les dissocier en plusieurs « groupes simples » d'espèces statistiquement liées entre elles. Par exemple, le groupe des espèces sciaphiles de mode battu comprend des espèces à affinités froides ou chaudes, ainsi que des espèces hémisciaphiles et eusciaphiles (nous n'avons pas tenu compte ici de ces groupes simples, car leurs effectifs étant trop faibles, des variations aléatoires auraient alors masqué les phénomènes que nous étudions).

L'étude du tableau I montre que les diverses espèces d'un même groupe écologique ne paraissent pas avoir un comportement homogène : leurs optima, au moins pour certaines d'entre elles, s'échelonnent en fonction de la profondeur (fig. 3). La part du hasard dans ce classement est difficile à préciser pour le moment.

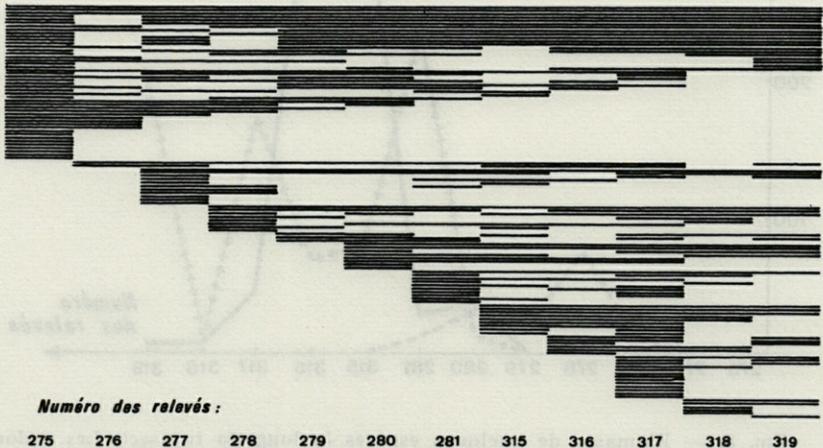


FIG. 4. — Répartition des différentes espèces le long du transect. Chaque trait horizontal représente une espèce.

Sur la figure 4, l'amplitude verticale de chaque espèce est matérialisée par un trait (sans tenir compte du Recouvrement) : il est ainsi possible d'avoir une vue d'ensemble du transect sous une forme très condensée. Les modifications de la composition floristique sont continues ou irrégulières (tout au plus les relevés 276 et 317 sont-ils quelque peu originaux) : il n'est pas possible de retrouver (fig. 4) les discontinuités précédemment mises en évidence ci-dessus (fig. 1 et 2).

On peut donc se demander si le fait de regrouper les espèces et d'étudier le comportement global des ensembles ainsi obtenus ne fait pas apparaître des discontinuités artificielles en masquant la variation individuelle de chaque espèce. On rejoint l'idée selon laquelle la biocénose n'est qu'un artéfact dû aux méthodes de classement.

### 5. — SPECTRES QUALITATIFS

Si l'étude du comportement individuel des espèces ne permet pas, semble-t-il, de placer des « coupures » nettes le long du transect, cela ne prouve pas que de telles coupures soient inexistantes; simplement, cette méthode d'étude, arbitrairement choisie, n'est peut-être pas susceptible de les mettre en évidence.

C'est pourquoi nous avons étudié systématiquement, le long du transect, un grand nombre de caractères du peuplement.

Les spectres qualitatifs (pourcentage des espèces de chaque unité systématique par rapport au nombre total d'espèces) de chaque relevé (tableau II) montrent que la dominance des Rhodophycées est supérieure à la moyenne, ce qui est normal puisque le transect est entièrement situé sur une paroi très ombragée.

TABLEAU II  
*Spectres qualitatifs (en pourcentage)*

Numéro des relevés	275	276	277	278	279	280	281	315	316	317	318	319
Céramiales . . . . .	41,0	25,0	36,4	48,4	46,9	42,5	37,2	29,2	25,0	25,7	19,0	23,2
Gigartinales . . . . .	6,7	15,0	9,1	6,4	6,2	5,0	7,0	4,9	4,5	3,0	4,8	4,6
Cryptonémiales . . . . .	23,7	30,0	12,1	12,9	15,6	15,0	18,6	14,6	22,7	16,7	26,2	27,9
Gélidiales . . . . .	2,0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bonnemaisoniales . . . . .	4,4	0	6,1	3,2	6,2	7,5	4,6	4,9	4,5	4,5	7,1	9,3
Acrochaetiales . . . . .	2,2	10,0	9,1	3,2	3,1	0	0	2,4	2,2	4,5	0	0
Rhodyméniales . . . . .	6,7	0	6,1	6,4	6,2	5,0	2,3	2,4	4,5	4,5	4,8	4,6
Bangiales . . . . .	2,2	0	3,0	6,4	3,1	5,0	2,3	7,3	6,8	6,0	7,1	7,0
Rhodophycées (total)	88,9	80,0	81,9	86,9	87,3	80,0	72,0	65,7	70,2	64,9	69,0	76,6
Chlorophycées . . . . .	8,9	20,0	12,1	13,1	9,4	15,0	18,6	21,9	18,2	19,7	21,4	13,9
Phéophycées . . . . .	2,2	0	6,0	0	3,3	5,0	9,4	12,4	11,6	15,4	9,6	9,5

Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la surface, les Chlorophycées et les Phéophycées prennent de l'importance aux dépens des Rhodophycées (principalement des Cérámiales). Pour les Rhodophycées et les Phéophycées, il est possible de placer une petite discontinuité entre les relevés 280 et 281. Au sein des Rhodophycées, seules les Cérámiales montrent une discontinuité, mais située cette fois entre les relevés 281 et 315.

## 6. — RECOUVREMENT TOTAL ET NOMBRE D'ESPÈCES PAR RELEVÉ

Le Recouvrement total de la flore et le nombre d'espèces par relevé sont dans l'ensemble assez irréguliers (fig. 5 A et B); le lissage des courbes (par la méthode des moyennes mobiles) montre toutefois que les variations sont plus ou moins orientées.

Entre les relevés 278 et 280, le Recouvrement total (fig. 5 B) croît très rapidement pour atteindre une sorte de palier (entre 200 et 250 %); plus profondément (relevés 318 et 319), la chute du Recouvrement total est due à la concurrence de la faune sessile pour l'occupation du substrat (surtout des Spongiaires) et au broutage par les Oursins (qui s'accroît encore au-delà de la zone étudiée).

Le nombre d'espèces par relevé (fig. 5 A) est relativement bas (< 40 en général) jusqu'au relevé 279, et relativement élevé à partir du relevé 280 (> 40).

Quant à la biomasse totale par relevé, elle est très irrégulière : ce qui confirme que la biomasse est souvent moins intéressante en biocénose que le Recouvrement, car elle est beaucoup plus sujette aux variations aléatoires (dues aux effets de foule par exemple).

## 7. — INDICE DE DIVERSITÉ DE MARGALEF

Nous avons calculé, pour chaque relevé, l'Indice de Diversité de MARGALEF (tableau III) d'après la formule de SHANNON (*in* FRONTIER, 1969); pour adapter cet indice à l'étude de la végétation, nous avons remplacé la fréquence des individus par la Dominance de chaque espèce :

$$I = \sum_{i=1}^n D_i \log^2 D_i$$

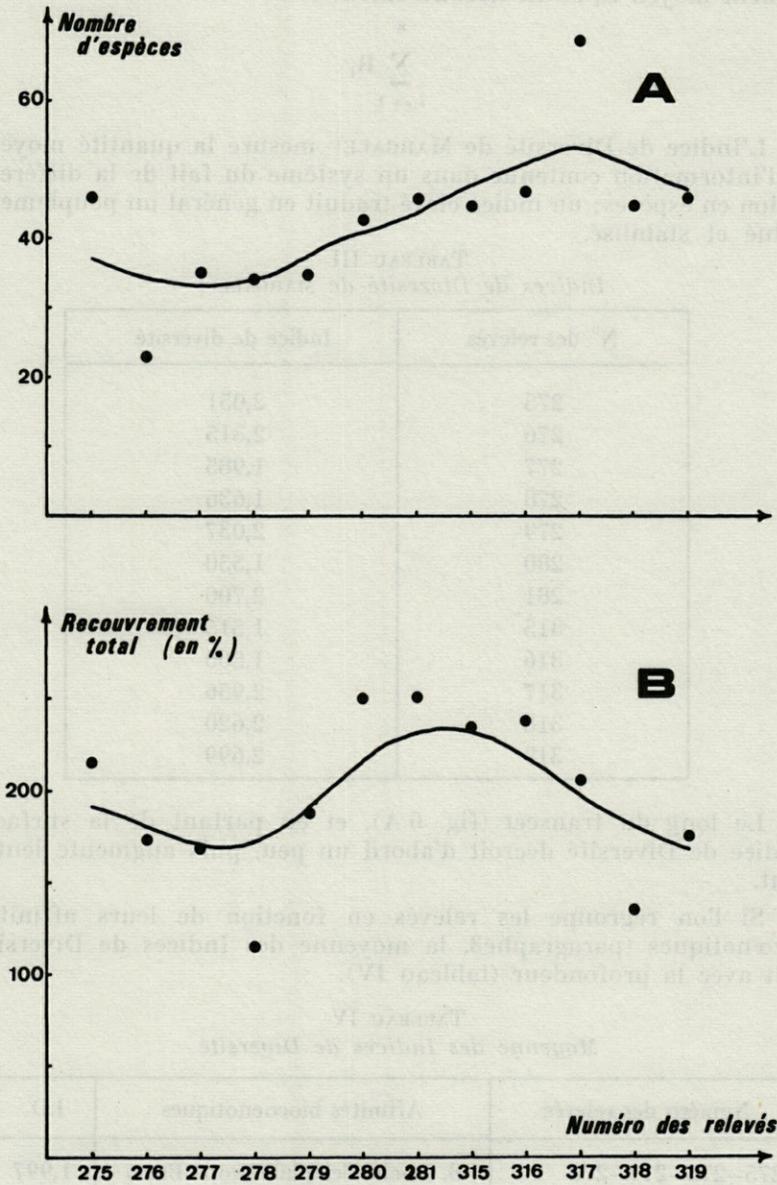


FIG. 5. — Nombre d'espèces par relevé (A) et recouvrement total (B) en fonction de la profondeur. Seules les courbes lissées ont été tracées.

( $D_i$  = Dominance de l'espèce  $i$ , c'est-à-dire rapport de son Recouvrement moyen  $R_i$  et du Recouvrement total

$$\sum_{i=1}^n R_i$$

L'Indice de Diversité de MARGALEF mesure la quantité moyenne d'information contenue dans un système du fait de la différenciation en espèces; un indice élevé traduit en général un peuplement évolué et stabilisé.

TABLEAU III  
*Indices de Diversité de MARGALEFF*

N° des relevés	Indice de diversité
275	2,051
276	2,315
277	1,985
278	1,636
279	2,037
280	1,550
281	2,700
315	1,515
316	1,860
317	2,956
318	2,620
319	2,699

Le long du transect (fig. 6 A), et en partant de la surface, l'Indice de Diversité décroît d'abord un peu, puis augmente lentement.

Si l'on regroupe les relevés en fonction de leurs affinités biocœnotiques (paragraphe 3, la moyenne des Indices de Diversité croît avec la profondeur (tableau IV).

TABLEAU IV  
*Moyenne des Indices de Diversité*

Numéro des relevés	Affinités biocœnotiques	I.D.
275-276-277-278	B. Roche Sciaphile mode Battu	1,997
279-280-281	Ecotone	2,096
315-316-317-318-319	B. Algues Sciaphiles mode Calme	2,330

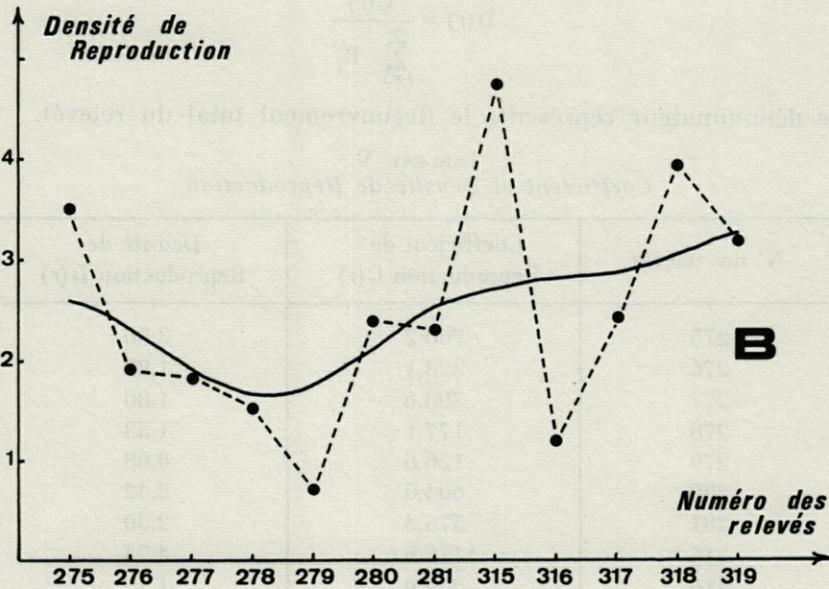
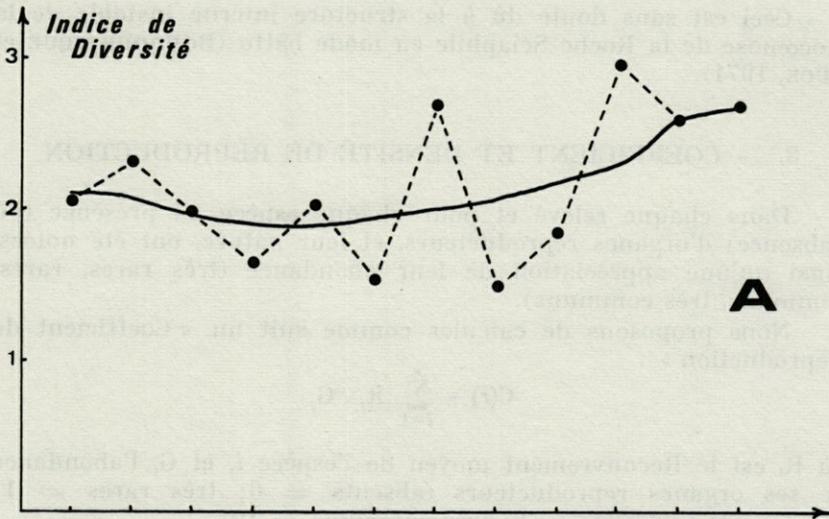


FIG. 6. — Indice de Diversité de MARGALEF (A) et Densité de Reproduction (B) en fonction de la profondeur (en trait pointillé, la courbe brute; en trait plein, la courbe lissée).

Ceci est sans doute dû à la structure interne instable de la biocœnose de la Roche Sciaphile en mode battu (BOUDOURESQUE et LÜCK, 1971).

### 8. — COEFFICIENT ET DENSITÉ DE REPRODUCTION

Dans chaque relevé et pour chaque espèce, la présence (ou l'absence) d'organes reproducteurs, et leur nature, ont été notées, ainsi qu'une appréciation de leur abondance (très rares, rares, communs, très communs).

Nous proposons de calculer comme suit un « Coefficient de Reproduction » :

$$C(r) = \sum_{i=1}^n R_i \cdot G_i$$

où  $R_i$  est le Recouvrement moyen de l'espèce  $i$ , et  $G_i$  l'abondance de ses organes reproducteurs (absents = 0; très rares = 1; rares = 3; communs = 6; très communs = 10).

Le Coefficient de Reproduction permet de calculer la « Densité de Reproduction » :

$$D(r) = \frac{C(r)}{\sum_{i=1}^n R_i}$$

(le dénominateur représente le Recouvrement total du relevé).

TABLEAU V  
*Coefficient et Densité de Reproduction*

N° des relevés	Coefficient de Reproduction C(r)	Densité de Reproduction D(r)
275	760,2	3,50
276	328,1	1,89
277	300,6	1,80
278	177,1	1,53
279	126,8	0,68
280	604,0	2,42
281	575,3	2,30
315	1115,6	4,74
316	278,9	1,17
317	502,4	2,44
318	528,8	3,94
319	565,6	3,20

La Densité de Reproduction (tableau V et fig. 6 B) décroît nettement depuis la surface jusqu'au relevé 279, puis augmente rapidement (mais avec de nombreuses irrégularités).

### 9. — COEFFICIENTS DE SIMILITUDE ENTRE RELEVÉS

L'affinité entre les différents relevés peut être calculée grâce au coefficient de corrélation de BRAVAIS-PEARSON (coefficient de corrélation *stricto sensu*). Les bionomistes utilisent de préférence

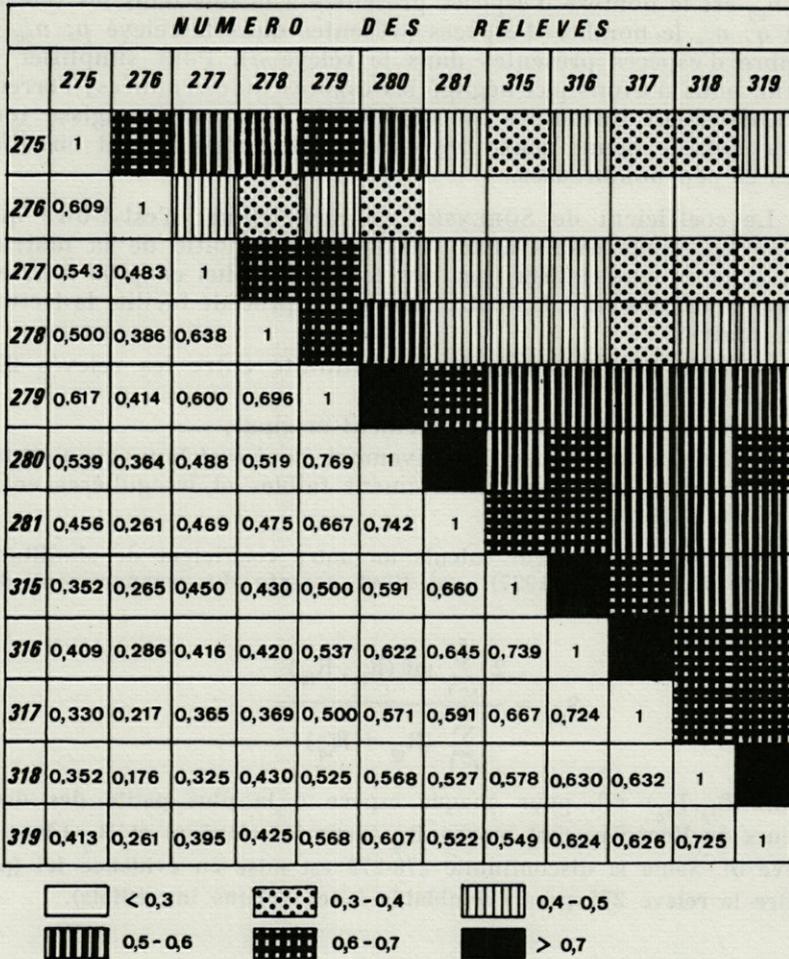


FIG. 7. — Matrice carrée des coefficients de similitude de SÖRENSEN.

des coefficients plus simples et, semble-t-il, mieux adaptés à leur objet, nommés « coefficients de similitude ».

Nous avons dressé la matrice carrée des similitudes entre relevés pris deux à deux (fig. 7), au moyen d'un coefficient tenant compte de la présence-absence des espèces, le coefficient de similitude de SÖRENSEN (1948) :

$$S_{pq} = \frac{2 n_{pq}}{n_{pp} + n_{qq}}$$

(où  $n_{pq}$  est le nombre d'espèces présentes à la fois dans les relevés  $p$  et  $q$ ;  $n_{pp}$  le nombre d'espèces présentes dans le relevé  $p$ ;  $n_{qq}$  le nombre d'espèces présentes dans le relevé  $q$ ). Pour simplifier le calcul, nous n'avons pas négligé les espèces indéterminées; l'erreur éventuellement introduite est négligeable bien qu'elle agisse toujours dans le même sens : les espèces en question sont en effet rares et peu nombreuses.

Le coefficient de SÖRENSEN est symétrique; c'est-à-dire que  $S_{pq} = S_{qp}$ . Nous avons donc pu utiliser la moitié de la matrice (fig. 7) pour matérialiser, par des teintes de plus en plus foncées, l'importance des affinités entre relevés. Ce procédé facilite la lecture de la matrice :

- Existence d'une nette discontinuité entre les relevés 278 et 279;
- le relevé 276 est profondément original;
- les similitudes sont relativement élevées et homogènes entre relevés profonds, relativement faibles et irrégulières entre relevés superficiels.

Nous avons également calculé un autre coefficient de similitude, celui de KULCZYNSKI (1927), qui tient compte du recouvrement des espèces :

$$S_{pq} = \frac{2 \sum_{i=1}^n \inf (R_{ip}, R_{iq})}{\sum_{i=1}^n (R_{ip} + R_{iq})}$$

où  $\inf (R_{ip}, R_{iq})$  est, pour chaque espèce  $i$ , la plus petite des deux valeurs du Recouvrement moyen  $R_{ip}$  (dans le relevé  $p$ ) et  $R_{iq}$  (dans le relevé  $q$ ). Seule la discontinuité 278-279 est mise en évidence ici (par contre le relevé 276 paraît semblable à ses voisins immédiats).

## 10. — ANALYSE FACTORIELLE

L'analyse factorielle (et les méthodes similaires) est le plus puissant outil mathématique dont dispose actuellement la bionomie pour l'étude d'un hyperespace multidimensionnel.

Une matrice d'intercorrélation ou d'intersimilitude représente justement un hyperespace. L'analyse factorielle permet d'extraire un certain nombre de facteurs expliquant les ressemblances et les divergences entre relevés, sans toutefois préciser directement leur nature.

Les premières applications de l'analyse factorielle à la bionomie sont dues à GOODALL (1954), qui étudia des corrélations interspécifiques, et à DAGNELIE (1960 a et b); mais, malgré la démonstration de son efficacité, l'analyse factorielle n'a été qu'assez rarement utilisée depuis, du moins en Europe.

Nous avons extrait, à partir de la matrice réduite d'inter-similitude (fig. 7) les saturations du facteur général et des deux premiers facteurs bipolaires par la méthode centroïde de THURSTONE (Tableau VI). Bien que nous ne puissions pas utiliser, dans ce cas, le test de BURT (1940) qui a recours à la transformation classique « argument tangente hyperbolique », le petit nombre de relevés ne nous permet pas de considérer plus de deux facteurs significatifs.

TABLEAU VI  
*Analyse factorielle : saturations des deux premiers facteurs*

N° des relevés	Facteur général	Premier facteur bipolaire
275	0,666	0,413
276	0,488	0,440
277	0,670	0,371
278	0,679	0,320
279	0,836	0,204
280	0,820	- 0,061
281	0,771	- 0,164
315	0,742	- 0,241
316	0,783	- 0,278
317	0,727	- 0,375
318	0,703	- 0,343
319	0,734	- 0,263
$\lambda^2$	6,282	1,139

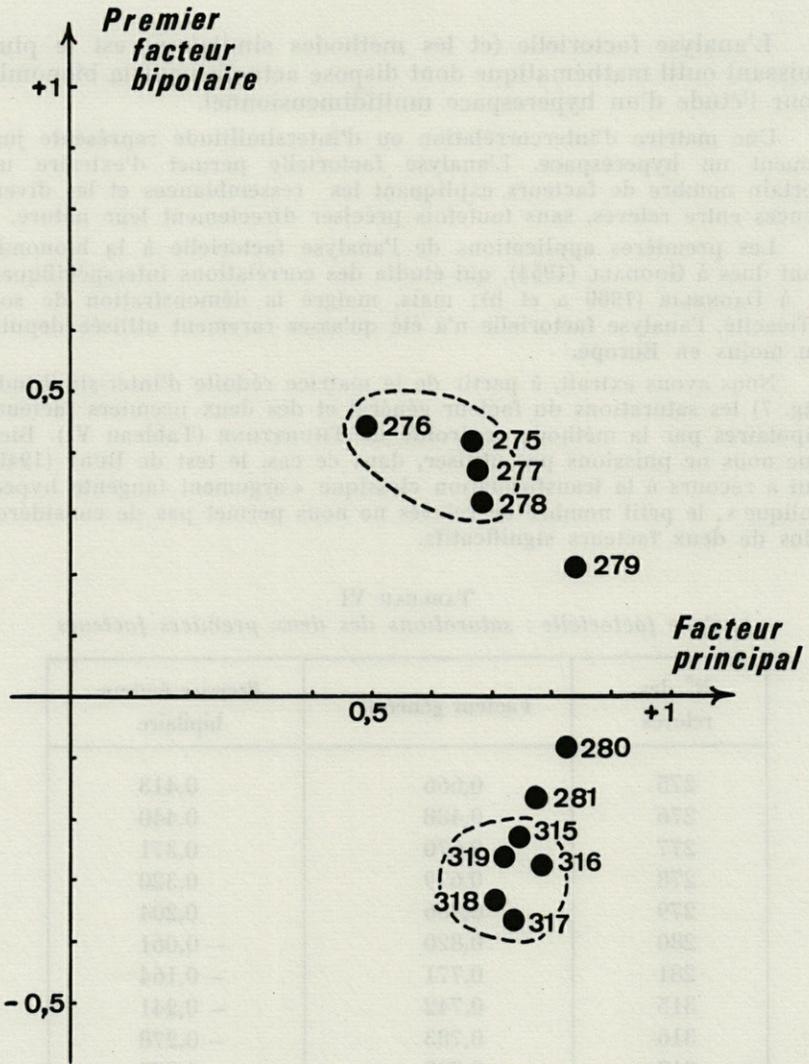


FIG. 8. — Représentation des 12 relevés dans l'espace factoriel.

Deux itérations ont été nécessaires pour stabiliser la variance commune.

A partir des saturations du facteur général et du premier facteur bipolaire, les douze relevés ont été représentés dans l'espace factoriel (fig. 8). Les facteurs réels n'ont pas été évalués (il n'a donc pas été procédé à des rotations d'axes), bien qu'il soit évident que ce sont l'éclairement (facteur général) et l'hydrodynamisme (premier facteur bipolaire) qui ont été extraits.

Nous disposons donc d'une représentation des douzes relevés (fig. 8) rigoureusement objective : nulle part, depuis la liste des espèces jusqu'à l'espace factoriel, il n'y a place pour autre chose que pour l'automatisme des calculs. Quand au choix de la méthode d'analyse et du coefficient de corrélation ou de similitude, divers auteurs ont montré qu'il influait relativement peu sur le résultat.

Dans le haut de l'espace factoriel, les 4 relevés que nous avons attribué à la Biocénose de la Roche Sciaphile en mode Battu (275, 276, 277, 278) ont été entourés par un trait pointillé; le relevé 276 est quelque peu excentrique. De même, vers le bas, les 5 relevés de la biocénose des Algues Sciaphiles en mode Calme (315, 316, 317, 318, 319) ont été mis en évidence. Entre ces deux constellations, deux des relevés effectués au niveau de l'écotone (280 et 281) sont très proches de la seconde, tandis que le troisième (279) n'est pas très éloigné de la Biocénose de la Roche Sciaphile en mode Battu.

Il est évident qu'il existe une coupure, une discontinuité, entre les relevés 278 et 280, c'est-à-dire entre 40 et 80 cm de profondeur, et l'écotone apparaît en fait, ici, comme le prolongement marginal d'une biocénose ou de l'autre.

## CONCLUSIONS

Nous avons étudié, le long d'un transect, le passage entre un peuplement sciaphile en mode battu (situé près du niveau) et un peuplement sciaphile de mode calme, dit « Précoralligène ».

En choisissant des peuplements relativement peu « intégrés » (en particulier, absence d'une strate élevée d'espèces edifikator, au sens de SOUKATCHEV), et en effectuant les relevés très près les uns des autres dans la zone de contact, nous croyons ne pas avoir éludé la difficulté.

Il est certain que l'hydrodynamisme ne diminue pas régulièrement lorsque l'on s'éloigne de la surface et qu'il se modifie qualitativement (passage du tridirectionnel au bidirectionnel, travaux de RIEDL) : mais il est exceptionnel de trouver un facteur se modifiant selon un gradient

régulier le long d'un transect; et la réaction des espèces n'est de toute façon pas proportionnelle à l'intensité des facteurs, ni à l'amplitude de leur variation.

Nous avons suivi, de relevé en relevé, le Recouvrement et la Biomasse des principaux groupes écologiques : ils permettent de délimiter nettement deux peuplements qui n'entrent pas directement en contact. La zone intermédiaire est caractérisée par l'exubérance d'espèces à larges potentialités écologiques, formant « écran »; nous avons nommé « effet de Riou » ce phénomène.

En réalité, le groupement des espèces grâce aux données statistiques préexistantes atténue leur individualisme et, par conséquent, accentue artificiellement les coupures. Effectivement, les « pics » de la biomasse de diverses espèces appartenant à un même groupe écologique sont échelonnés.

Nous avons suivi l'Indice de Diversité de MARGALEF, la Densité de Reproduction, le nombre d'espèces et de Recouvrement total par relevé le long du transect. Bien que parfois irrégulières, les courbes présentent, après lissage, une parenté frappante : toutes quatre s'abaissent d'abord pour ensuite remonter assez nettement; seules les deux dernières (surtout le Recouvrement) s'infléchissent à nouveau en profondeur. Chaque fois, la charnière se situe entre les relevés 278 et 280.

La représentation graphique de l'amplitude verticale des espèces (présence-absence) sous une forme condensée ne fait pas apparaître de discontinuité; la même présence-absence, après calcul de la matrice d'inter-similitude entre relevés montre une coupure nette entre les relevés 278 et 280. L'analyse factorielle de cette matrice nous a permis de figurer les 12 relevés dans l'espace factoriel et de retrouver, encore plus nette, la coupure 278-280.

En fin de compte, pouvons-nous parler de biocénoses distinctes ? si une biocénose est « *une relative continuité entre deux relatives discontinuités* », nous pensons que c'est légitime. En effet :

1) Nous avons montré que les deux stocks polyspécifiques caractéristiques respectivement du sciaphile de mode battu et du sciaphile de mode calme n'entraient pratiquement pas en contact (« effet de Riou »).

2) L'étude de la matrice d'inter-similitude et l'analyse factorielle montrent qu'il existe une coupure séparant les peuplements de mode battu de ceux de mode calme.

3) Les autres caractères que nous avons pu étudier confirment sans exception l'existence d'une discontinuité plus ou moins nette, mais toujours située à peu près au même niveau.

Nous ne pensons pas avoir démontré la réalité du concept de biocénose (nous n'en avons d'ailleurs étudié qu'un des aspects : la résultante globale des interactions des facteurs endogènes et exogènes au niveau d'un des niveaux trophiques, la couverture

végétale). Notons que pour MAC INTOSH (1967), la densité des constellations après ordination ne prouve pas l'existence de biocénoses distinctes.

Nous sommes persuadé que le concept de biocénose est fondamentalement axiomatique, et que toute démonstration ne peut être qu'illusoire. Certaines des analyses auxquelles nous avons procédé pourraient d'ailleurs servir tout aussi bien à étayer le concept de continuum.

Nous avons plutôt cherché à préciser le contenu concret que nous donnons au terme de biocénose-type, au niveau des peuplements benthiques sciaphiles étudiés.

Entre deux peuplements distincts, qui ne sont d'ailleurs pas exempts de variations (aléatoires et continues) existe une discontinuité. Cette discontinuité ne tient pas au choix arbitraire de la méthode : tous les éléments biotiques que nous avons étudié confirment son existence (plus ou moins nette) et son emplacement. Cette discontinuité n'est bien sûr pas une ligne, mais une zone, une surface. Sur une courte distance, *les variations s'accroissent*; des modifications profondes s'opèrent : la pente des courbes change de signe (ce qui n'est bien sûr vrai que dans l'exemple considéré). L'écotone (il est accessoire qu'elle ait ici plus d'affinités pour le deuxième que pour le premier peuplement) ne possède pas d'espèces en propre; les ubiquistes s'y épanouissent : les deux peuplements distincts correspondent donc peut-être aussi à des pics de la *pression sélective* (sans que l'on puisse expliquer pourquoi) qui, dans le passé, a isolé spécifiquement un certain nombre de taxons.

Ces peuplements, relatives continuités (groupes d'espèces statistiquement liées entre elles) entre des *discontinuités relatives mais concordantes*, nous les nommons *biocénoses*. Mais on peut tout aussi bien les considérer comme des portions d'un continuum, ou, mieux, comme des *noda*. Nous reviendrons ultérieurement sur ce concept de *nodum*, qui pourrait remplacer avantageusement celui de biocénose, et sur sa généralisation.

Mais nous nous garderons de croire que c'est la seule ni la meilleure interprétation possible, conscient, comme le suggère malicieusement WHITTAKER (1962), qu'il pourrait bien exister une écologie des écologistes...

## RÉSUMÉ

L'auteur a étudié les concepts de biocénose et de continuum le long d'un transect de façon aussi objective que possible grâce à divers paramètres qualitatifs et quantitatifs du peuplement végétal (Recouvrement total, nombre d'espèces, Indice de Diversité, etc.).

Le Recouvrement et la Biomasse de chaque espèce ont été également suivis le long du transect.

Une discontinuité plus ou moins nette, mais toujours placée au même endroit, apparaît. L'étude des corrélations entre relevés et l'analyse factorielle de la matrice ainsi obtenue confirment l'existence de cette discontinuité.

En fin de compte, le concept de biocénose, tel qu'il apparaît ici de façon concrète (une relative continuité entre deux relatives discontinuités) n'est plus très éloigné du concept de continuum.

### SUMMARY

The purpose of this study is to test the continuum concept and the biocenosis-type theory by applying the statistical transect method. The data used have not been selected in any way which may bias the results.

It seems that species composition changes gradually from place to place, and that each species (covering and biomass) reacts independently to the external and internal factors.

Then, samples are compared by direct analysis of the available qualitative and quantitative floristic data (e.g. whole covering, number of species, MARGALEF's diversity index): it is striking that more or less well-marked vegetational discontinuities do occur, always at the same place.

Examination of correlations (SÖRENSEN's index of similarity) between samples show that they are aggregated into at least two discrete groups. Application of "factor analysis" to ordination of samples gives similar results, except in minor respects: two main constellations (clusters of points) and a rather abrupt discontinuity.

However, proponents of the continuum viewpoint think that constellations are not effective proofs to discrete biocenosis-type. And, in any case, if a biocenosis is no more than a relative continuity between relative discontinuities, the gap between the continuum and the biocenosis-type concept is not very wide.

### ZUSAMMENFASSUNG

Der Verfasser hat möglichst objektive Untersuchungen zur Hypothese der Biozönose und des Kontinuums längs eines Querschnitts durch die Vegetation (Gesamtbedeckung, Artenzahl, Diversitätskoeffizient, etc.) vorgenommen.

Die Häufigkeit und die Biomasse aller Arten wurde längs dieses Querschnitts ebenfalls untersucht.

Dabei wurde eine mehr oder weniger deutliche Diskontinuität festgestellt, und zwar immer an der gleichen Stelle. Die Untersuchung der Beziehungen zwischen den « relevés » und der Faktorenanalyse der so erhaltenen matrice bestätigt diese Diskontinuität.

Der hier konkret gewordene Begriff der Biozönose (eine relative Kontinuität zwischen zwei relativen Diskontinuität) kommt der Hypothese des Kontinuums bereits nahe.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALLEE, W.C., A.E. EMERSON, O. PARK, T. PARK & K.P. SCHMIDT, 1949. Principles of animal ecology. W.B. Saunders & Co., Philadelphia, Pa. 837 p.
- AUGIER, H. & C.F. BOUDOURESQUE, 1968. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National) : II, Les peuplements sciaphiles superficiels. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 28 : 149-168.
- BECKING, R.W., 1957. The Zürich-Montpellier school of phytosociology. *Bot. Rev.*, 23 : 412-488.
- BLEGVAD, H., 1928. Quantitative investigations of bottom-invertebrates in the Limfjord 1910-1927 with special reference to plaice food, *Rep. Dan. biol. Stn.*, 34.
- BOUDOURESQUE, C.F., 1967. Contribution à l'étude phytosociologique des peuplements algaux le long des côtes varoises. Thèse doctorat spécialité. Univ. Aix-Marseille. 126 p.
- BOUDOURESQUE, C.F., 1969. Note préliminaire sur le peuplement algal des biotopes sciaphiles superficiels le long des côtes de l'Algérois et de la Kabylie. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 29 : 165-187.
- BOUDOURESQUE, C.F., 1970. Contribution à l'étude phytosociologique des peuplements algaux des côtes varoises. *Vegetatio* (sous presse).
- BOUDOURESQUE, C.F. & H. LÜCK, 1971. Recherches de bionomie structurale au niveau d'un peuplement benthique sciaphile (sous presse).
- BOUDOURESQUE, C.F. & F. PASSELAIGUE, 1971. Note préliminaire sur le peuplement algal des biotopes sciaphiles superficiels battus dans la région de Marseille (sous presse).
- BRAUN-BLANQUET, J., 1959. Grundfragen und Aufgaben des Pflanzensoziologie. in *Vistas in Botany*, Pergamon Press, London, 145-171.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1964. Pflanzensoziologie. Springer-Verlag, Wien, xiv + 865 p.
- BURT, C., 1940. The factors of the mind, Univ. of London Press, 509 p.
- CAÏN, S.A., 1947. Characteristics of natural areas and factors in their development. *Ecol. Monogr.*, 17 : 185-200.

- CANTLON, J.E., 1968. The continuum concept of vegetation : responses. *Bot. Rev.*, 34 (3) : 255-258.
- CLEMENTS, F.E., 1905. Research methods in ecology. Univ. Publ. Co, Lincoln, Nebraska, xvii + 334 p.
- CLEMENTS, F.E., 1920. Plant indicators. The relation of plant communities to proces and practice. Carnegie inst., Washington, Publ. 290, xvi + 388 p.
- CURTIS, J.T., 1959. The vegetation of Wisconsin. Univ. Wisconsin Press, Madison, 657 p.
- CURTIS, J.T. & R.P. MAC INTOSH, 1951. An Upland forest continuum in the prairies-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32 : 476-496.
- DAGNELIE, P., 1960 a. Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle : première et deuxième parties. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, série B, 5 (1) : 7-72.
- DAGNELIE, P., 1960 b. *ibid* (troisième et quatrième parties), 5 (2) : 93-195.
- EGLER, F.E., 1947. Arid southeast Oahu vegetation. *Ecol. Monogr.*, 17 : 383-435.
- EGLER, F.E., 1968. The contumacious continuum. *Bot. Rev.*, 34 (3) : 259-267.
- FRONTIER, S., 1969. Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton. Document n° 7 (ronéotypé) du Centre ORSTOM de Nosy-Be (Madagascar).
- GLEASON, H.A., 1926. The individualistic concept of plant association. *Bull. Torrey bot. Club*, 53 : 7-26.
- GLEASON, H.A., 1939. The individualistic concept of plant association. *Am. Midl. Nat.*, 21 (1) : 92-108.
- GOODALL, D.W., 1953. Objective methods for the classification of vegetation. III : an essay in the use of factor analysis. *Australian J. Bot.*, 2 (3) : 304-324.
- GOODALL, D.W., 1954. Vegetational classification and vegetational continua. *Angew. Pfl. Soziol. (Wien), Festschrift für E. Aichinger*, 1 : 168-182.
- GOUNOT, M., 1961. Les méthodes d'inventaire de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, série B, 6 (1) : 7-64.
- GOUNOT, M., 1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson édit., Paris. 320 p.
- GUINOCHET, M., 1968. Continu ou discontinu en phytosociologie. *Bot. Rev.*, 34 (3) : 273-290.
- KELLER, B., 1932. Die Methoden zur Erforschung der Oekologie der Steppen-und Wuestenpflanzen. *Abderhalden, Handb. biol. Arb. Meth.*, 11 (6) : 1-135.
- KRYLOV, P.N., 1932. Die Abgrenzung von Steppen-und Waldsteppenzonen auf floristisch-statistischer Grundlage. *Abderhalden, Handb. Biol. Arb. Meth.*, 11 (6) : 129-136.
- KULCZYNSKI, S., 1927. Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. Sci. Math.* suppl. 3 : 57-203.

- LAUBIER, L., 1966. Le Coralligène des Albères. Monographie biocœnotique. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, 43 (2) : 137-316.
- MAC INTOSH, R.P., 1967. The continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.*, 33 (2) : 130-187.
- MAC INTOSH, R.P., 1968. The continuum concept of vegetation : responses. *Bot. Rev.*, 34 (3) : 315-332.
- MATUSZKIEWICZ, W., 1947. Les associations forestières du Sud de la Pologne (en polonais). *Annls Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Sec. E*, 2 : 69-138.
- MATUSZKIEWICZ, W., 1948. La végétation des forêts des environs de Lvov (en polonais). *Annls Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Sec. C*, 3 : 119-193.
- MAYCOCK, P.F. & J.T. CURTIS, 1960. The phytosociology of Boreal Conifer-Hardwood forests of the great lakes region. *Ecol. Monogr.*, 30 : 1-35.
- MILLS, E.L., 1969. The community concept in marine zoology, with Comments on Continua and Instability in some marine Communities : a Review. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26 : 1415-1428.
- MÖBIUS, K., 1877. Die Auster und die Austernwirtschaft. Wiegandt, Hempel & Parry, édit.
- MOLINIER, René & Roger MOLINIER, 1959. Associations végétales et biocœnoses. *Bull. Soc. linn. Provence*, 22 : 41-53.
- MOLINIER Roger, 1960. Etude des biocœnoses marines du Cap-Corse. *Vegetatio, Den Haag*, 9 (3-5) : 121-312.
- PÉRÈS, J.M., 1961. Océanographie biologique et Biologie marine. P.U.F., Paris.
- PÉRÈS, J.M., 1967. Les biocœnoses benthiques dans le systèmes phytal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume, Marseille*, 42 (58) : 3-113.
- PÉRÈS, J.M. & J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume, Marseille*, 31 (47) : 5-137.
- PETERSEN, C.C.J., 1918. The sea bottom and its production of fish food. *Report Dan. biol. Stn Board Agr.*
- PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocœnoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. Thèse doctorat sci. nat., Fac. sci. Marseille.
- POORE, M.E.D., 1962. The method of successive approximation in descriptive ecology. In : *Advances in Ecological Research*, Academic Press, Inc., London, 1 : 35-58.
- RIOUX, J.A., 1958. De quelques concepts en biocœnotique. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, série B, 3 (2) : 127-150.
- ROBBINS, R.G., 1968. — The continuum concept of vegetation : response. *Bot. Rev.*, 34 (3) : 306-309.
- SÖRENSEN, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. Skr.*, 5 (4) : 1-34.
- SOUKATCHEV, W., 1954. Quelques problèmes théoriques de la phytocœnologie. *Essais de Botanique*, Moscou-Leningrad, 310-330.

- STEPHENS, A.C., 1933. Studies on the scottish marine fauna : the natural faunistic divisions of the North sea as shown by the quantitative distribution of the molluscs. *Trans. R. Soc. Edinb.*, 57 : 601 p.
- TANSLEY, A.G., 1920. The classification of vegetation and the concept of development. *J. Ecol.*, 8 : 118-149.
- WHITTAKER, R.H., 1952. A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 22 (1) : 1-44.
- WHITTAKER, R.H., 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 26 (1) : 1-80.
- WHITTAKER, R.H., 1962. Classification of communities. *Bot. Rev.*, 28 : 1-239.

Reçu le 23 mars 1970.

# BIONOMIE BENTHIQUE DU PLATEAU CONTINENTAL DE LA CÔTE CATALANE FRANÇAISE

## 1 . PHYSIOGRAPHIE

par Alain GUILLE et Jacques SOYER  
*Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer*

Deux notes préliminaires (GUILLE et SOYER, 1968 a et b) ont apporté, à partir d'un nombre très limité de stations de prélèvements, les premières données qualitatives et quantitatives sur la macrofaune et la méiofaune des substrats meubles dans la région de Banyuls-sur-Mer.

L'article présenté ici constitue le premier d'une série qui concernera l'ensemble des résultats d'une étude menée parallèlement sur le macro- et le méiobenthos du plateau continental au large de la côte catalane française, entre 42° 25' N et 42° 35' N de latitude et 3° 03' E et 3° 35' E de longitude (1). Après avoir défini la physiographie de la zone étudiée, nous décrirons les communautés benthiques présentes, au niveau des deux contingents faunistiques considérés; nous comparerons leur nature et leur limites. Les résultats quantitatifs, numériques et pondéraux, les variations saisonnières au sein de chaque peuplement, seront également exposés et comparés. Enfin, cette étude nous a conduit à recenser 715 espèces du macrobenthos et parmi les groupes du méiobenthos 254 espèces de Copépodes Harpacticoïdes. Des données autécologiques sur certaines espèces, importantes par leur abondance ou leur signification biocénotique, compléteront cette série d'articles consacrés au benthos des substrats meubles dans le sud du Golfe du Lion.

(1) Cette série de publications correspond aux résultats et à la synthèse de deux thèses présentées à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Naturelles le 28 novembre 1969 et le 21 avril 1970.

Préalablement à la prospection bionomique, les caractéristiques physico-chimiques de la zone étudiée doivent être mises en évidence. Nous nous sommes intéressés principalement à la topographie générale, à la sédimentologie, à la rhéologie et enfin à l'hydrologie. Les résultats de l'étude des deux premiers facteurs ont fait l'objet d'une publication préalable comprenant notamment deux cartes sédimentologiques détaillées (GOT, GUILLE, MONACO et SOYER, 1968); aussi nous ne rappellerons que l'essentiel à leur sujet.

## 1. — TOPOGRAPHIE GÉNÉRALE

La zone prospectée correspond sur le continent au passage assez brusque de la plaine alluviale du Roussillon aux massifs cristallins des Albères, contreforts de la chaîne des Pyrénées. Le littoral, dans sa partie septentrionale, marque le début de la côte sableuse, basse et uniforme, qui limite l'ensemble du Golfe du Lion. Au contraire sa partie méridionale est constituée d'une côte rocheuse, très découpée en une série de caps et de criques.

La topographie des fonds sous-marins reflète la morphologie aérienne. Le plateau continental, large et de faible pente face à la côte sableuse, s'amenuise considérablement au contact de la zone rocheuse et son profil s'accroît. Il est alors limité vers le large, vers 120 mètres de profondeur, par deux canyons sous-marins, les rechs Lacaze-Duthiers et du Cap.

## 2. — SÉDIMENTOLOGIE ET RHÉOLOGIE

Bien que depuis plus d'une année, une équipe de chercheurs du Laboratoire Arago effectue des recherches sur la rhéologie particulièrement importante au large de Banyuls, leurs données, comme celles de leurs rares prédécesseurs, sont encore trop fragmentaires pour être retenues. Aussi les caractères généraux de la rhéologie sont essentiellement déduits d'observations personnelles lors des prélèvements ou lors de plongées effectuées sur les différents biotopes côtiers ainsi qu'à partir de la répartition des sédiments qui « résultent de l'intensité et des modalités diverses de l'hydrodynamisme » (PICARD, 1965).

Les sédiments fins occupent des surfaces importantes du plateau continental et leur distribution obéit le plus souvent à la

bathymétrie. Les plus fortes teneurs en pélites (plus de 80 % de la composition granulométrique) coïncident approximativement avec les profondeurs de 50 à 80 mètres. Les sables fins (inférieurs à 200  $\mu$ ) toujours littoraux ont une extension maximale au large de la plage sableuse au nord alors qu'ils sont très localisés dans les baies de la côte rocheuse. Au droit de celle-ci, le passage des éléments grossiers aux vases se fait sans transition. Au large, vers 90 mètres de profondeur, et contrairement à la répartition classique, la proportion de pélites diminue et réapparaissent des sables fins et moyens à faible teneur en argile.

A la mauvaise saison et parfois aux équinoxes, le régime climatique de la région de Banyuls conduit, à la suite de forts vents E-S-E, à l'existence d'une houle très puissante de même direction. Son action, perturbée au droit de la côte rocheuse par suite de ses indentations, est importante au large du littoral de la plaine du Roussillon comme le montrent l'étalement en profondeur et en distance des sables fins littoraux et l'importance de la zone de mélange avec les pélites circalittorales.

Cependant, les vents les plus fréquents au cours de l'année, la Tramontane (N-N-W) et le Garbi (S-S-E), créent une houle et des courants dominants selon un axe grossièrement nord-sud par suite de la réflexion sur les caps. M. AUBERT, J. AUBERT et S. DANIEL (1968) ont relevé et figuré la présence de ces courants en surface et nous les avons nous-mêmes constaté, en particulier en plongée, en remarquant que parfois, à certaines saisons, leur direction s'inverse plusieurs fois suivant la colonne d'eau : à mi-profondeur, le courant est contraire à ceux, de même sens, de surface et de fond. Les courants les plus importants, dirigés vers le sud, dispersent les produits de l'érosion marine. Ainsi une exception majeure à la répartition des sédiments précédemment exposée se situe dans le prolongement sous-marin du cap Béar où s'étale, entre 50 et 70 mètres, en direction du sud, une digitation caractérisée par la réapparition en proportion notable dans la vase d'éléments grossiers, voire de gravillons et de galets, produits de démantèlement des roches du cap.

AUBERT *et coll.* signalent également d'autre part l'existence, dans le cas de déplacement nord-sud des masses d'eau, d'un courant de retour s'amorçant à la hauteur du cap l'Abeille et revenant vers le nord à l'abri du cap Béar. La présence de ce courant explique la remontée de pélites à l'ouverture de la baie de Banyuls, pélites littorales par rapport à la langue détritique du cap Béar. Cette nouvelle digitation, cette fois d'orientation sud-nord, entre 30 et 50 mètres de profondeur, est composée uniquement de pélites (50 à 80 %) et de sables très fins généralement inférieurs à 100  $\mu$ . Le substrat est jonché de fibres rouies de

Posidonies et de coquilles mortes de Turritelles. Leur présence et l'absence de cohésion du sédiment, vase molle très fluide, sont des arguments en faveur d'une zone à sédimentation rapide.

### 3. — HYDROLOGIE

Les caractéristiques hydrologiques de la région de Banyuls ont été récemment synthétisées de façon remarquable par JACQUES, RAZOULS et THIRIOT (1969). Bien que ce travail ait été effectué dans le cadre d'une étude écologique des populations planctoniques, les données qui y sont rapportées sont d'un très grand intérêt pour le benthologiste. Auparavant BOUGIS, GINAT et RUIVO (1959), GUILLE (1963), LAUBIER (1966) avaient également apporté quelques éléments sur l'évolution annuelle des températures, en particulier au niveau du fond. Nous-mêmes avons également effectué des mesures de température au contact du sédiment suivant deux radiales, l'une en face du Racou, au commencement de la côte rocheuse des Albères, l'autre en face de Banyuls (fig. 1).

Parmi les caractéristiques hydrologiques du milieu marin, deux facteurs sont bien connus pour le rôle prépondérant qu'ils y jouent, la température et la salinité.

#### 1. TEMPÉRATURE

La température revêt une importance capitale pour les organismes benthiques. Son action est de plusieurs types. Par les valeurs extrêmes qu'elle atteint dans l'aire considérée, elle peut jouer un rôle de barrière dans la dispersion de certaines espèces. L'amplitude des écarts annuels, qui varie avec la profondeur, va entraîner l'élimination de certaines formes sténothermes. Enfin, les variations saisonnières vont jouer un grand rôle dans la croissance, la maturation et la ponte des organismes.

Cette dernière action est d'un intérêt tout particulier dans une région méditerranéenne où l'on observe généralement un mélange de faune subtropicale ou tropicale et de faune boréale (LAUBIER, 1966, BHAUD, 1967).

Dans le cadre de ce travail, nous nous sommes plus particulièrement intéressés à l'évolution annuelle de la température au voisinage du fond, et plus spécialement à la stratification thermique en fonction de la profondeur. Ceci nous a conduit à envisager les variations bathymétriques de la thermocline, qui nous paraît devoir constituer un des éléments fondamentaux de l'écologie du milieu

marin benthique dans la zone néritique. En effet, la connaissance de la limite inférieure atteinte par la thermocline permet de localiser les zones soumises à des variations de température importantes pendant le courant de l'année. D'autre part, celle-ci joue un rôle de barrière entre la surface et le fond, soit pour les migrations des larves d'animaux benthiques soit encore en limitant l'apport des particules organiques ou des cadavres d'organismes planctoniques sur le substrat. De plus, à certains niveaux, du fait de la disparition de la thermocline, le maximum thermique se situe en automne, ce qui va avoir des effets directs sur la biologie des animaux benthiques.

#### a) *Température des eaux superficielles*

De manière atténuée, la température des eaux superficielles évolue parallèlement à la température de l'air.

En mars, la température superficielle (11,5° en moyenne) s'élève lentement pour atteindre 15,5° environ en mai. Elle augmente brutalement en juin et au début juillet, passant de 16° à 22°. Entre juillet et septembre, la température demeure à un niveau élevé, de 20° à 23° suivant les années. A l'automne, elle décroît lentement d'octobre (19° environ) à décembre (13°). Pendant l'hiver, elle se maintient à ses valeurs minimales : 10° en février. A faible profondeur, les écarts thermiques peuvent donc atteindre près de 13°.

#### b) *Evolution des températures en profondeur - Stratification thermique*

Le cycle annuel de la température montre l'alternance de deux phases : la période estivale, avec établissement de la thermocline, et la phase automnale et hivernale, homogène, où les températures sont voisines sur l'ensemble de la couche d'eau jusqu'à des profondeurs déjà importantes.

La première phase, hétérogène, se situe entre le milieu du mois de juin et octobre-novembre. Pendant cette période, le réchauffement des eaux intéresse une épaisseur d'eau croissante. En juillet, la thermocline, très nette, s'établit vers moins 25 m, pour remonter vers la surface en août aux environs de moins 20 m, parfois moins. A partir de septembre il y a début d'homogénéisation des températures sur une grande épaisseur par deux phénomènes. D'une part, les eaux de surface ont tendance à se refroidir légèrement et d'autre part l'épaisseur de la couche chaude augmente. Ce phénomène atteint son maximum généralement en octobre, où la thermocline atteint son niveau le plus bas situé aux environs de moins 50 m, les températures atteintes à cette profondeur étant de l'ordre de 16 à 17°, parfois même 19° (1966).

L'évolution bathymétrique de la température et de la thermocline paraît être un peu différente au large, sur les fonds de 100 m par exemple. La thermocline semble descendre légèrement plus bas vers

moins 70 m. Cependant l'homogénéisation des températures, qui se fait autour de valeurs élevées à la côte, se fait alors aux environs de 14° seulement. Nous renvoyons à JACQUES *et coll.*, pour l'explication de ce phénomène.

Cette coupe hydrologique et ses variations annuelles semblent pouvoir être admises pour les eaux côtières. En effet, JACQUES *et coll.* ont montré, par des enregistrements à l'aide de bathythermographes, que la profondeur de la thermocline ne semblait pas varier quand on se rapproche de la côte. Le gradient disparaît donc lorsque le niveau bathymétrique atteint et dépasse le niveau de la thermocline.

### c) *Température au voisinage du fond*

Les données en notre possession sur l'évolution de la température au contact même du sédiment sont fragmentaires.

GUILLE (1963) enregistre les variations annuelles de la température par 50 m de fond au large du cap l'Abeille et de Canet-plage. LAUBIER (1966) suit également deux stations situées en baie de Banyuls à faible distance de la côte, par 20 et 29 m de fond. JACQUES *et coll.*, dans la note précédemment citée, nous fournissent des renseignements sur la température en des points nettement plus au large, sur des fonds de 55 et 90 m.

D'après JACQUES *et coll.*, la température au niveau du fond à 55 m s'accroît deux fois par an. Au printemps, ils observent une augmentation très constante de la température. A l'automne, la montée de la température est généralement plus importante, mais son amplitude peut varier considérablement d'une année à l'autre. Pour les quatre dernières années la moyenne des écarts au moment du réchauffement printanier s'établit à 2,54°, les valeurs extrêmes étant de 2,89° et 2,36°. A l'automne, la moyenne est nettement plus forte, 3,77°, avec des écarts plus sensibles : 6,11 à 1,94° suivant les années. Il s'agit ici des écarts entre les températures extrêmes et non pas entre les moyennes mensuelles.

Près de la côte, le cycle thermique des eaux proches du fond suit de très près celui des eaux superficielles. D'après LAUBIER, le décalage est très faible. En surface et à la côte, la température minimale de 9° en moyenne, est atteinte dès janvier, et la valeur maximale, 26°, en juillet. A 20 m, le refroidissement hivernal, plus faible (11°), est plus tardif, mars-avril, mais le réchauffement débute également fin avril, pour atteindre son maximum fin juillet. A cette profondeur, l'écart thermique annuel peut encore atteindre 12 à 13°. Le cycle à 29 m est pratiquement superposable au précédent.

Il faut également signaler que, dans cette zone, LAUBIER observe des variations à court terme, dues à la conjonction de trois facteurs : baisse de la température de l'air, ensoleillement réduit et fortes précipitations.

GUILLE, travaillant également dans la baie de Banyuls et au large de Canet-plage, constate un écart de 4,5° dans les températures observées au voisinage du fond à 50 m.

Les résultats obtenus sur nos deux radiales correspondent bien aux données des auteurs précédents (fig. 1). Il semble cependant que les cycles thermiques en profondeur au large de la côte sableuse où le plateau continental est en pente très douce soient différents de ceux que l'on observe au large de Banyuls, où les isobathes sont beaucoup plus resserrés.

Au large de Banyuls, nos données recourent les résultats antérieurs bien que les écarts enregistrés soient généralement plus faibles. Si, dans les eaux les plus côtières, ceux-ci peuvent atteindre  $10^{\circ}$ , à 20 m de profondeur, ils ne dépassent que rarement  $7^{\circ}$ . La période froide (températures inférieures à  $12^{\circ}$ ) dure environ trois mois, de janvier à mars, la période chaude (températures supérieures à  $17^{\circ}$ ) environ 5 mois, de juin à octobre.

Entre 20 et 50 m, les écarts s'atténuent fortement. De l'ordre de  $6^{\circ}$  à la partie supérieure de cette tranche bathymétrique, ils ne sont plus que de  $4^{\circ}$  environ à 50 m. A cette profondeur, les températures inférieures à  $14^{\circ}$  se maintiennent près de 6 mois, et la période chaude, décalée vers l'automne, ne dure pas plus d'un mois, généralement octobre. Les variations à court terme sont pratiquement exclues et les changements de température se font de manière très progressive.

A partir de 50 m, et jusqu'à 70 m, les différences sont de l'ordre de  $2^{\circ}$ , et au-dessous, elles ne dépassent pas le degré. Il apparaît donc que c'est entre 50 et 60 m que l'on passe d'une zone où les amplitudes des variations thermiques sont encore très sensibles à une zone sténotherme, à température minimale relativement élevée cependant ( $13^{\circ}$ ).

Au Racou, les isothermes saisonniers donnent une image sensiblement différente. L'évolution des températures annuelles est pratiquement la même que celle que nous avons observée sur la radiale de Banyuls, mais l'on observe une descente générale des isothermes. Les variations de température en surface paraissent se répercuter très rapidement sur les couches profondes. En période hivernale, l'isotherme  $11^{\circ}$  dépasse 60 m, l'isotherme  $12^{\circ}$  atteint 100 m. A l'automne, l'isotherme  $16^{\circ}$  est au niveau des 60 m et celui des  $15^{\circ}$  atteint 100 m, parfois même 110 m.

Les écarts thermiques à profondeur équivalente sont beaucoup plus forts au Racou. Dans la tranche de 0-20 m, nous avons enregistré en 1967-68 de 9 à  $11^{\circ}$  d'écart. Entre 20 et 50 m, l'augmentation de température est encore de l'ordre de 6 à  $9^{\circ}$ . Plus profond, les variations saisonnières sont encore nettement ressenties, avec  $2^{\circ}$  de différence entre automne et hiver.

Cette importante différence entre les stratifications thermiques doit être due à la bathymétrie moins accusée et plus régulière en

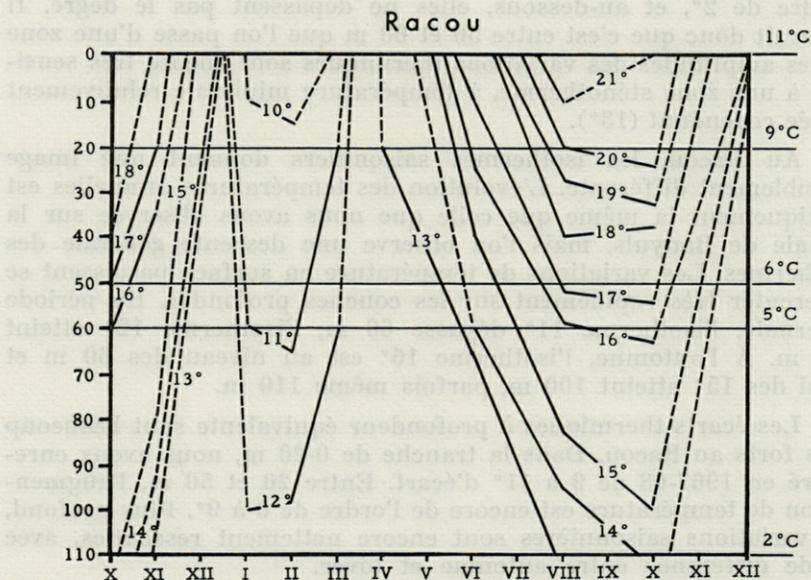
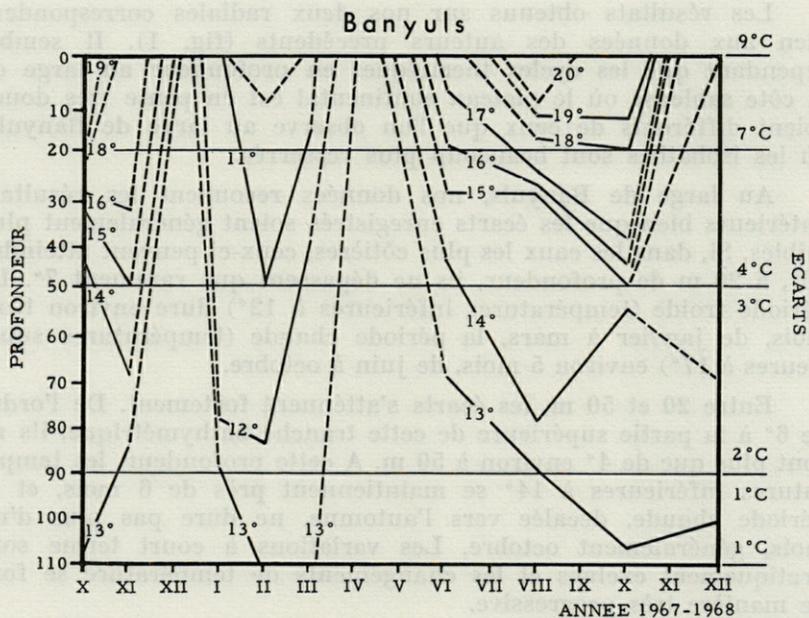


FIG. 1. — Distribution mensuelle verticale de la température suivant 2 radiales perpendiculaires à la côte, au large d'Argelès-Racou et de Banyuls.

face de la plage sableuse, qui doit permettre aux changements de s'effectuer de manière moins brutale. Il est également possible que les apports d'eau douce dus aux fleuves côtiers entraînent un enfouissement plus rapide des masses d'eau.

Il faut rappeler également que c'est au large de cette zone que BOUGIS et RUIVO (1954) ont constaté l'existence de phénomènes de cascading. Ces phénomènes qui entraînent la descente de masses d'eau littorales à faible température jusqu'à des profondeurs importantes se produisent généralement pendant la phase homogène du cycle thermique, pendant laquelle l'absence de toute stratification nette les rend possible. Il semble cependant qu'ils soient relativement rares (JACQUES *et coll.*).

Nous avons pu constater l'influence de ces deux types de stratification sur la répartition des peuplements animaux benthiques dans les deux régions considérées.

## 2. SALINITÉ

Dans la zone que nous avons étudiée, les salinités oscillent généralement entre 37 et 38 ‰. Les faibles valeurs, liées aux crues des fleuves côtiers, en automne et vers la fin de l'hiver, sont limitées vers le large par les eaux plus salées et plus chaudes; elles ne dépassent que rarement 20 m, atteignant parfois 50 m. Quelques très faibles valeurs, de l'ordre de 30 ‰, ont été enregistrées à la côte sur une épaisseur de l'ordre de 20 m également.

Les écarts de salinité, généralement peu importants, ne semblent pas devoir jouer un très grand rôle dans la distribution des espèces. Cependant, il est évident qu'aux embouchures des fleuves, Têt, Tech, et Agly, les variations sont beaucoup plus fortes. Les baisses de salinité devraient donc être ressenties de manière plus nette au large de la côte sableuse. L'étude des peuplements n'a pas permis de mettre en évidence une action de ce facteur sur la répartition des organismes benthiques dans la zone considérée.

D'une manière générale on considère que l'endofaune se montre relativement résistante à de fortes variations de salinité, en particulier dans les zones d'estuaire. CALLAME (1960) a montré que lorsqu'un sédiment baigné normalement par une couche d'eau salée est recouvert d'une couche d'eau douce, la diffusion dans le sédiment est très lente, ce qui permet à l'endofaune de se maintenir.

Il est possible qu'un phénomène de même type se produise lors des variations brutales ou à court terme de température, l'inertie thermique du sédiment et de l'eau interstitielle étant en général plus forte que celle des eaux qui baignent la surface du substrat.

Ces deux processus permettraient à l'endofaune d'être relativement indépendante des fluctuations des deux facteurs écologiques étudiés à condition que celles-ci soient limitées dans le temps.

### RÉSUMÉ

Les deux auteurs annoncent une série d'articles sur le macrobenthos et le méiobenthos des substrats meubles du plateau continental de la côte catalane française. La physiographie de la zone prospectée est étudiée : topographie générale, sédimentologie, rhéologie et hydrologie.

Les variations annuelles de la température de l'eau de mer au voisinage immédiat du fond conduisent à envisager quatre zones eurythermes à sténothermes : de 0 à 20 mètres de profondeur, de 20 à 50 mètres, de 50 à 70 mètres et enfin au-delà de 70 mètres. Par la faible amplitude de ses écarts, la salinité ne semble pas devoir jouer un grand rôle dans la distribution des espèces.

### SUMMARY

The two authors announce a series of articles on macrobenthos and meiobenthos of soft bottoms of the continental shelf of the french catalan coast. The physiography of the prospected area is studied : general topography, sedimentology, rheology and hydrology.

The annual variations of the temperature of the sea water close to the bottom lead to distinguish 4 zones from " eurytherms " to " stenotherms " : from 0 to 20 meters deep, from 20 to 50 meters, from 50 to 70 meters and beyond 70 meters. On account of its narrow range, the salinity does not seem to play an important role in the distribution of the species.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die Autoren kündigen eine Serie von Artikeln über das Makro- und das Meiobenthos der Weichböden auf dem Schelf der französisch-katalanischen Küste an. Die Physiographie des Gebietes wird untersucht : allgemeine Topographie, Sedimentologie, Rheologie und Hydrologie.

Die jährlichen Temperaturschwankungen des Seewassers in unmittelbarer Nähe des Grundes lassen vier eury- bis stenotherme Zonen unterscheiden : 0-20 m Tiefe, 20-50 m, 50-70 m und schliesslich die Tiefen jenseits der 70 m Grenze. Angesichts der eng begrenzten Zonen scheint die Salinität keine bedeutende Rolle in der Artenverteilung zu spielen.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AUBERT, M., J. AUBERT et S. DANIEL, 1968. Côtes de France. Inventaire national de la pollution bactérienne des eaux littorales. *Rev. intern. océan. méd.*, suppl. I, II, III.
- BHAUD, M., 1967. Contribution à l'écologie des larves pélagiques d'Annélides Polychètes à Banyuls-sur-Mer. Comparaison avec les régions septentrionales. *Vie Milieu*, 18 (2 B) : 273-316.
- BOUGIS, P. et M. RUIVO, 1954. Descente d'eaux côtières superficielles dans la fosse du rech Lacaze-Duthiers au large de Banyuls. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 238 : 1331-1334.
- BOUGIS, P., M. GINAT et M. RUIVO, 1956. Recherches hydrologiques sur le Golfe du Lion. *Vie Milieu*, 7 (1) : 1-1.
- CALLAME, B., 1960. Etude sur la diffusion de sels entre les eaux surnageantes et les eaux d'imbibition dans les sédiments marins littoraux. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 1181 : 1-18.
- GOT, H., A. GUILLE, A. MONACO et J. SOYER, 1968. Carte sédimentologique du plateau continental au large de la côte française des Albères (P.O.). *Vie Milieu*, 19 (2 B) : 273-290.
- GUILLE, A., 1963. Contribution à l'étude de la systématique et de l'écologie d'*Ophiothrix quinquemaculata* d. Ch. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle Fac. Sci. Paris*.
- GUILLE, A. et J. SOYER, 1968. La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-Mer. Premières données qualitatives et quantitatives. *Vie Milieu*, 19 (2 B) : 323-359.
- GUILLE, A. et J. SOYER, 1968. Contribution à l'étude comparée des biomasses du macrobenthos et du méiobenthos des substrats meubles au large de Banyuls-sur-Mer. 3<sup>e</sup> *Symposium européen de Biologie Marine, Arcachon*, 1968.
- JACQUES, G., C. RAZOULS et A. THIRIOT, 1969. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Année 1967-1968. *Vie Milieu*, 20 (1 B) : 63-74.
- LAUBIER, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénétique. *Ann. Inst. océanogr. N.S.*, 43 (2) : 316 p.
- PICARD, J., 1965. — Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 36 (52) : 1-160.

Reçu le 19 décembre 1969.

Die täglichen Temperaturschwankungen des Seewassers in unmittelbarer Nähe des Grundes lassen vier eury- bis stenotherme Zonen unterscheiden : 0-20 m Tiefe 20-40 m 50-70 m und schließlich die Tiefen jenseits der 70 m Grenze. Angewiesen hat sich die oberste Zone, scheint die Zahl der Arten keine bedeutende Rolle in der Artenvielfalt zu spielen.

### BIBLIOGRAPHIE

- ARON, M., J. ARON et S. DANON, 1958. Côtes de France. Inventaire national de la pollution bactérienne des eaux littorales. Rev. Inst. océan. méd., suppl. 1, II, III.
- BOUQUÉ, M., 1957. Contribution à l'écologie des larves pélagiques d'Annieles Polychètes à Banyuls-sur-Mer. Comparaison avec les régions septentrionales. Vie Milieu, 12 (2 B) : 273-315.
- BOUQUÉ, P. et M. RUIVE, 1954. Descents d'eau côtières superficielles dans le fossé du ravin Lacaze-Dubiet au large de Banyuls. C. R. Acad. Sc. Paris, 232 : 1331-1334.
- BOUQUÉ, P., M. GUYOT et M. RUIVE, 1955. Recherches hydrologiques sur le Golfe du Lion. Vie Milieu, 7 (1) : 1-1.
- CULMANN, R., 1955. Étude sur la diffusion de sel entre les eaux superficielles et les eaux d'apshilition dans les sédiments marins littoraux. Bull. Inst. océanogr. Monaco, 131 : 1-15.
- GOT, H., A. GUYOT, A. MORON et J. SOROT, 1958. Carte sédimentologique du golfe catalan au large de la côte française des Alpes. (P.O., Vie Milieu, 12 (2 B) : 273-305.
- GUYOT, A., 1953. Contribution à l'étude de la systématique et de l'écologie d'*Ophtalotrix quinqueannulata* B. C.R. Thèse 3<sup>e</sup> cycle Fac. Sc. Paris.
- GUYOT, A. et J. SOROT, 1958. La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-Mer. Premières données positives et quantitatives. Vie Milieu, 12 (2 B) : 323-359.
- GUYOT, A. et J. SOROT, 1958. Contribution à l'étude comparative des faunes du littoral et du mésobenthos des substrats meubles au large de Banyuls-sur-Mer. 2<sup>e</sup> Symposium européen de Biologie Marine, Monaco, 1958.
- JACQUES, G., C. RIZOU et A. TANNOT, 1959. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Année 1957-1958. Vie Milieu, 26 (1 B) : 63-74.
- LACROIX, L., 1955. La coralligène des Alpes. Monographie biocéanographique. Ann. Inst. océanogr. N.S. 22 (2) : 316 p.
- PIERRE, J., 1955. — Recherches positives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragués de la région marseillaise. Récol. Ann. Inst. océanogr. 22 (2) : 1-160.
- Paris le 19 décembre 1953.

**BIONOMIE BENTHIQUE**  
**DU PLATEAU CONTINENTAL**  
**DE LA CÔTE CATALANE FRANÇAISE**  
**II . LES COMMUNAUTÉS DE LA MACROFAUNE**

par Alain GUILLE  
*Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer*

**SOMMAIRE**

Par l'établissement de diagrammes-treillis groupant les stations dont la composition faunistique présente une forte affinité et par la méthode des indices biologiques (SANDERS, 1960), trois communautés sont délimitées et décrites : la communauté des sables fins infralittoraux à *Spisula subtruncata*, celle des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum* et la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis* dans laquelle sont distingués trois sous-communautés et un faciès. Des conclusions synthétiques apportent la justification des méthodes employées, précisent les caractéristiques de la faune rencontrée et l'influence de deux facteurs physico-chimiques, la nature du substrat et la bathymétrie.

INTRODUCTION .....	151
PREMIÈRE PARTIE : Méthodologie .....	154
Chapitre 1. — Conduite des prélèvements .....	154
Chapitre 2. — Nomenclature et méthodes biocénotiques ....	157
DEUXIÈME PARTIE : Les communautés benthiques .....	170
Chapitre 1. — Délimitation .....	170
Chapitre 2. — Les communautés de l'endofaune et de l'épi- faune vagile .....	173
1°) communauté des sables fins à <i>Spisula subtruncata</i> ..	173

2°) communauté des sables grossiers et fins graviers à <i>Branchiostoma lanceolatum</i> .....	181
3°) faciès des sables vaseux à <i>Nephtys hombergii</i> .....	187
4°) communauté des fonds envasés à <i>Amphiura filiformis</i> .....	196
a) sous-communauté des vases à <i>Nucula sulcata</i> .....	197
b) faciès des vases sableuses à <i>Scoloplos armiger</i> ..	202
c) sous-communauté du détritique envasé à <i>Venus ovata</i> .....	207
d) sous-communauté du détritique du large à <i>Auchenoplax crinita</i> .....	212
e) unité de la communauté .....	219
Chapitre 3. — L'épifaune sessile .....	225
Chapitre 4. — Comparaison avec les peuplements décrits par PRUVOT en 1895 .....	234
CONCLUSIONS BIONOMIQUES .....	236
RÉSUMÉ .....	
BIBLIOGRAPHIE .....	259
ANNEXES .....	262
Table des abréviations .....	264
Index faunistique .....	264

## INTRODUCTION

Les résultats de la première étude bionomique des fonds situés au large de la côte catalane ont été publiés en 1895 par PRUVOT qui, malgré les moyens primitifs de l'époque, en précise remarquablement la topographie, la sédimentologie et les grandes divisions bionomiques fondées sur les espèces macrobenthiques les plus visibles et les plus nombreuses. Ce n'est pratiquement qu'après 1950 que l'étude des peuplements benthiques sera reprise mais alors limitée à des biotopes particuliers.

Dans le domaine infralittoral de substrat meuble, KERNEIS (1960) étudie la faune et l'écologie des herbiers à Posidonies, F. MONNIOT (1962) délimite et décrit le peuplement des graviers à Amphioxus. La connaissance des peuplements circalittoraux est partiellement acquise à l'occasion des travaux de PARIS (1955) sur la faune et la nature des affleurements rocheux plus ou moins enfouis sous la couverture sédimentaire dans la zone nord des Cannalots, de MONNIOT (1965) sur la faune associée aux Microcosmes, de GUILLE (1963, 1965) sur les « fonds à *Ophiothrix quinquemaculata* ». Paradoxalement c'est la bordure du plateau continental, entaillé par deux canyons sous-marins, les rechs Lacaze-Duthiers et du Cap, qui est l'objet d'une première étude d'ensemble bionomique (REYSS, 1964).

Dans le domaine des substrats durs, LAUBIER (1966) apporte une monographie biocénétique approfondie sur les formations coralligènes des Albères. VIDAL (1967) décrit le peuplement des roches circalittorales le long de la côte du Roussillon et ses relations avec le benthos de substrat meuble environnant. BOURY-ESNAULT (1968) et MEDIONI (1968) abordent l'étude de la faune rocheuse infralittorale par la publication de résultats systématiques et écologiques sur les populations de Spongiaires, de Bryozoaires et d'Ascidies. Enfin CHARDY termine actuellement des recherches de même type sur la faune vagile des mêmes biotopes.

Face à ces recherches disparates laissant par ailleurs méconnus de nombreux biotopes, la nécessité d'une première synthèse sur les peuplements de substrat meuble de la région de Banyuls s'est rapidement imposée aux yeux de P. DRACH qui m'en a confié la réalisation.

Nous nous sommes limité à l'étude des peuplements du plateau continental en excluant ceux des herbiers à Posidonies, très limités et en voie de disparition dans notre région, et également ceux de l'infralittoral supé-

(1) Cette introduction concerne l'ensemble de l'étude menée sur le macrobenthos du plateau continental catalan : physiographie, méthodologie, délimitation et composition des communautés benthiques, données quantitatives numériques et pondérales, variations saisonnières et enfin données autécologiques. Ces différentes parties seront publiées dans la série « Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française » (GUILLE et SOYER, 1970).

rieur (entre zéro et cinq mètres de profondeur). Cette dernière zone demande en effet des moyens d'investigation particuliers par suite de la faible profondeur et fera l'objet de recherches particulières dans un avenir très proche.

A la limite inférieure du plateau continental, REYSS complètera prochainement la carte bionomique de la mer de Banyuls par la publication de l'extension et du développement de ses premiers résultats sur les rechs du Roussillon.

Comme l'ont ressenti et manifesté récemment tous les océanographes français, leur spécialité, pluri-disciplinaire, requiert un travail en équipe. Celui-ci s'est réalisé essentiellement dans deux directions : 1°) l'établissement de la carte sédimentologique des fonds étudiés grâce à la collaboration de nos collègues GOT et MONACO du Collège Scientifique Universitaire de Perpignan; 2°) la reconnaissance simultanée des peuplements macro- et méiobenthiques à partir des mêmes stations de prélèvements sinon évidemment par les mêmes méthodes. J. SOYER a assuré l'étude du méiobenthos et la réalisation de nos recherches permettra ensuite d'en dégager les résultats comparatifs et globaux.

Actuellement la définition des communautés des substrats meubles est toute entière fondée sur la macrofaune (THORSON, 1957). La superposition de communautés macro- et méiobenthiques serait un premier pas vers la notion de biocénose. La connaissance de la répartition des espèces méiobenthiques, en raison de leur grande sensibilité à la nature du biotope, à sa granulométrie, à son degré d'hétérogénéité, par leurs cycles de vie accélérés, précisera, affinera la définition bionomique de la région. Sur le plan quantitatif, nos premiers résultats montrent également que la participation du méiobenthos à la biomasse totale est importante; sa participation à la production l'est sans doute encore plus.

THORSON (1955) introduit la notion de communautés parallèles dans les différentes aires marines. Leur réalité est présente aux yeux de tous malgré la diversité des moyens et des méthodes employées pour les mettre en évidence. A ce sujet, deux tendances s'opposent, généralement liées dans l'esprit de leurs partisans, à deux notions bionomiques, celle de biocénose ou celle de communauté. L'une propose une méthode qualitative de délimitation et de description, l'autre est au contraire quantitative. Dans la réalité, ces méthodes comme ces notions se confondent plus ou moins; aux critères qualitatifs se juxtaposent des critères quantitatifs.

La bionomie benthique de la Méditerranée occidentale est bien connue grâce aux travaux de la station marine d'Endoume et en particulier de PÈRES et PICARD. Ce dernier a adapté au milieu marin les méthodes qualitatives des phytosociologistes de l'école zuricho-montpellieraine. Il nous a paru intéressant de voir, compte-tenu des conditions physico-chimiques locales, comment se superposaient, dans la région de Banyuls, aux biocénoses de PÈRES et PICARD, des communautés définies

essentiellement à partir de critères quantitatifs; c'est-à-dire par la méthode des degrés d'affinité et celle des indices biologiques de SANDERS (1960).

D'autre part, les données quantitatives sur le benthos méditerranéen sont peu nombreuses, difficilement comparables par la diversité des méthodes employées et par celle des conditions bionomiques et physico-chimiques dans lesquelles elles ont été obtenues. Nous nous sommes donc efforcé d'apporter une estimation de la biomasse moyenne du macrobenthos dans la région de Banyuls et plus précisément sur le stock de matière vivante dans chaque peuplement préalablement défini et sur son évolution au cours de l'année.

Enfin un tel sujet nécessite le recensement précis des espèces présentes dans la zone étudiée. Cette prospection systématique apporte une contribution importante à la connaissance de la faune de la mer catalane par la découverte d'espèces nouvelles pour la Science ou pour la région et aussi par les données sur la répartition et la densité des espèces en fonction des divers biotopes rencontrés.

" Ecology will be taken to mean the study of organisms in relation to the totality of their environment, abiotic and biotic. Since it will be assumed that there is organism-organism and organism-environment interaction one must, by this definition, study assemblages of organisms, that is, systems " (BARNES, 1967). L'explication de ces ensembles dépend du choix des vecteurs par lesquels ils sont définis. L'écologie expérimentale est l'étape actuellement nécessaire au progrès des connaissances dans ce domaine. La bionomie au sens classique en est la base de départ, le canevas sans cesse remis en question. Le travail du bionomiste est donc à la fois ingrat et indispensable.

PREMIÈRE PARTIE

MÉTHODOLOGIE

CHAPITRE PREMIER

CONDUITE DES PRÉLÈVEMENTS

*Type de drague utilisée* : drague Charcot modifiée par Picard (1965). Il s'agit d'une drague rectangulaire, à poche doublée pour limiter le lavage du sédiment à la remontée, les deux grands bords de son cadre modifiés en couteaux permettant une plus grande pénétration du sédiment (sur une épaisseur de l'ordre de 12 cm selon PICARD) et une longueur minimale de trait.

*Volume prélevé* : 50 litres. PICARD a défini un « volume minimum », c'est-à-dire « la plus petite quantité de sédiment qu'il est nécessaire de trier pour obtenir la quasi-totalité des espèces vivant normalement dans le biotope ». Ce volume minimum est égal ou inférieur à 50 litres dans les biocénoses méditerranéennes que cet auteur a décrites, sauf dans le cas des « sables à Amphioxus » où il est nécessaire d'augmenter ce volume minimum dans de grandes proportions. Nos propres observations, à partir de courbes établissant le nombre d'espèces inventoriées en fonction du volume de sédiment trié, ont abouti à la même évaluation du volume minimum. Celui-ci correspond aux capacités de la drague, cependant celle-ci travaille différemment suivant les types de substrat. En particulier dans les sables fins infralittoraux, à forte cohésion, le remplissage complet de la drague entraîne une longueur excessive de trait. Nous avons donc été amené dans ce cas précis à maintenir une longueur courte de trait, moins de 50 mètres, et à recommencer immédiatement le dragage, au même point, afin d'obtenir le volume désiré de 50 litres.

*Choix des stations* : bien que les différents types de substrat rencontrés dans la zone étudiée aient été préalablement délimités, nous avons effectué les prélèvements sans tenir compte de la répartition de ceux-ci, suivant un quadrillage grossier de l'ordre de 500 mètres de mailles dans la région littorale, plus lâche au fur et à mesure de l'éloignement de la côte. Cette indépendance dans le choix des stations par rapport au substrat répond au souci de ne pas admettre a priori la liaison entre la répartition des peuplements et celle des différents types de substrat. L'examen ultérieur de la composition faunistique des stations ainsi que l'observation de la carte sédimentologique nous a conduit à effectuer de nouveaux prélèvements afin de compléter dans le détail l'image bionomique de la région (fig. 1 et 2).

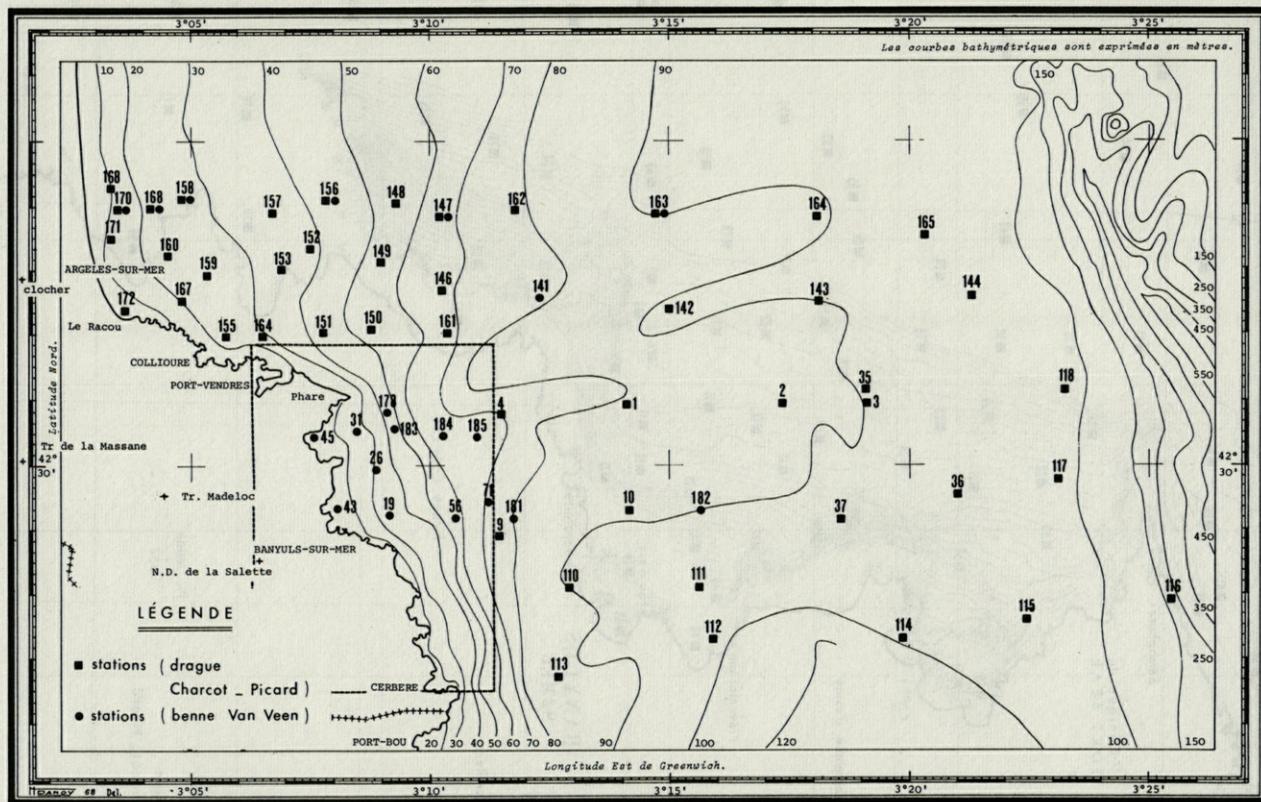


FIG. 1. — Carte générale des prélèvements effectués à l'aide de la drague Charcot-Picard et de la benne van Veen.

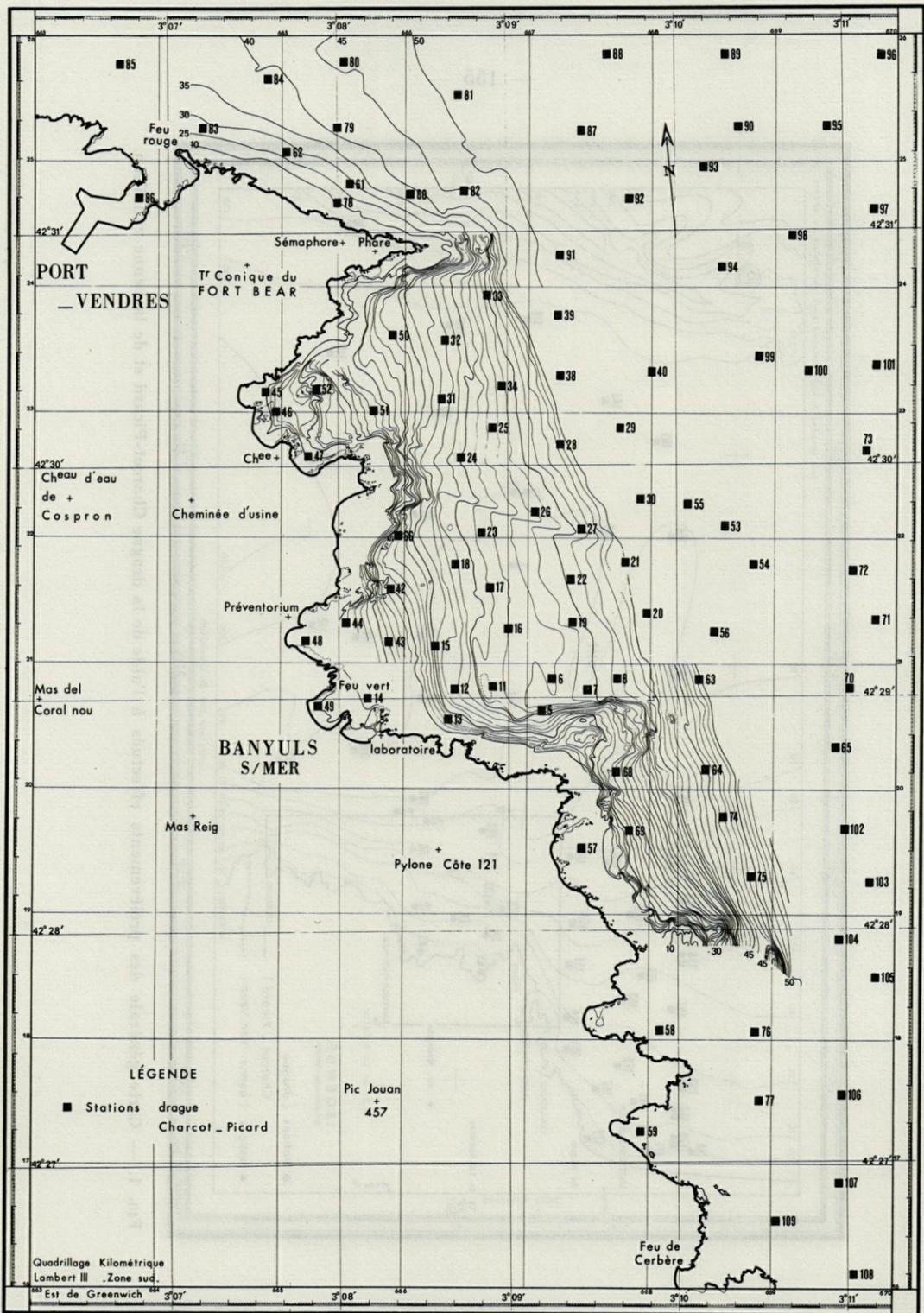


FIG. 2. — Carte des prélèvements effectués à l'aide de la drague Charcot-Picard. Région côtière.

Les difficultés du positionnement des stations en mer ont été analysées par LAUBIER (1966). Précisons simplement que nous avons effectué nos relevés au cercle hydrographique chaque fois que le temps le permettait. Malheureusement le régime climatique de la région de Banyuls veut qu'il y ait le plus souvent alternance de tramontane, donc de bonne visibilité mais les sorties en mer sont compromises, ou d'absence de vent établi, mais alors souvent les amers sont cachés par la brume. Nous avons alors utilisé le radar du « Professeur Lacaze-Duthiers », type Decca 314 RM, à marqueur variable de distance. Dans les deux cas, la précision du point est fonction de la distance des amers. Cette précision peut être estimée à 50 mètres dans la région côtière, à plus de 200 mètres au large.

*Tri* : toutes les stations étudiées étant à proximité raisonnable du Laboratoire, nous avons pu toujours y réaliser les opérations de tri, ce qui est de beaucoup préférable quant à son exactitude.

Le tri est réalisé à l'aide de la table de tamisage déjà décrite par PICARD à laquelle nous avons apporté une seule modification : le récipient contenant le sédiment est à inclinaison variable. Le tamis utilisé est à mailles de 2 mm. Les animaux sont prélevés à la pince sur le tamis lui-même au fur et à mesure du tri. Puis les refus de tamis sont examinés sur une grande table plane où circule lentement de l'eau de mer. La faible force de jet d'eau lors du fractionnement du sédiment et la durée du temps passé à l'examen des refus de tamis conditionnent l'exactitude du tri. En fait, une demi-journée, et parfois plus, est nécessaire pour trier un prélèvement.

*Fixations, déterminations* : les animaux sont fixés immédiatement à l'alcool à 70° si toutefois des problèmes de temps disponible ou de difficulté de détermination empêchent la détermination immédiate sur le vivant, toujours préférable. Le nombre d'individus de chaque espèce inventoriée est déterminé. Une collection de toutes les espèces recensées est établie afin de permettre toute vérification de détermination ou simplement toute comparaison avec de nouveaux exemplaires.

## CHAPITRE II

### NOMENCLATURE ET MÉTHODES BIOCÉNOTIQUES

Le désir d'uniformisation de la nomenclature et des méthodes en biocénotique est souhaité unanimement. Malheureusement la bibliographie fort riche, en particulier en ouvrages récents, montre que ce désir est loin de la réalité; trop souvent dans la nomenclature, un même terme désigne des notions différentes suivant les auteurs et ceux-ci apportent très souvent des modifications plus ou moins importantes aux méthodes fussent-elles les plus classiques. Il est donc nécessaire de préciser avec le plus grand soin le sens des termes employés ainsi que la méthodologie.

### 1. Abondance

L'abondance d'une espèce est le nombre d'individus de cette espèce dans un prélèvement donné.

Cette valeur n'a d'intérêt que par comparaison avec celles obtenues par la même espèce dans d'autres prélèvements. La drague, utilisée pour la délimitation des communautés, n'assure, comme nous l'avons précédemment souligné, ni une surface, ni un volume vraiment constant. Aussi nous n'emploierons la notion d'abondance que dans le cas de prélèvements effectués à l'aide de bennes. Nous utiliserons par contre la notion de dominance pour les prélèvements à la drague.

### 2. Dominance

La dominance d'une espèce est le nombre d'individus de cette espèce par rapport au nombre d'individus de toutes les espèces contenues dans le même prélèvement. La valeur numérique de la dominance est donnée en pourcentage.

$$D_a = \frac{N_a}{N_a + N_b + N_c + \dots} \times 100$$

où  $D_a$  = dominance de l'espèce A dans le prélèvement considéré;

$N_a, N_b, N_c, \dots$  = nombre d'individus des espèces A, B, C, ...

La notion de dominance est relativement indépendante du moyen de prélèvement utilisé. Relativement car les résultats obtenus à partir de prélèvements à l'aide d'une benne montrent par comparaison avec la drague que celle-ci n'assure pas un échantillonnage parfait de la faune.

### 3. Dominance moyenne

La dominance moyenne est relative à l'ensemble d'une communauté. La dominance moyenne d'une espèce dans une communauté donnée est la moyenne des dominances qu'a obtenu cette espèce dans tous les prélèvements effectués dans cette communauté.

$$D_m = \frac{D_1 + D_2 + D_3 + \dots}{N} \times 100$$

où  $D_m$  = dominance moyenne de l'espèce considérée;

$D_1, D_2, D_3, \dots$  = dominance de cette espèce dans les prélèvements 1, 2, 3, ...

N = nombre de prélèvements effectués dans la communauté.

Cette définition correspond à celle de PICARD (1965) mais diffère de celle de GLEMAREC (1964). En effet, celui-ci calcule la dominance moyenne d'une espèce en fonction seulement des prélèvements du peuplement où cette espèce est effectivement présente.

#### 4. Fréquence

La fréquence est aussi une notion relative à l'ensemble d'une communauté. La fréquence d'une espèce dans une communauté est le rapport, exprimé en pourcentage, du nombre de prélèvements où se trouve cette espèce au nombre total des prélèvements effectués dans cette communauté.

$$F = \frac{P_a}{P} \times 100$$

où  $F$  = la fréquence de l'espèce A dans le peuplement ou la communauté considéré.

$P_a$  = le nombre de prélèvements où se trouve cette espèce A.

$P$  = le nombre total des prélèvements effectués.

Comme certains biologistes terrestres (par exemple TISCHLER, 1955; BODENHEIMER, 1955; DAJOZ, 1966) nous distinguerons des groupes d'espèces en fonction de leur fréquence.

a) les espèces *Constantes* qui sont présentes dans 50 % ou plus des prélèvements effectués dans une même communauté; ( $F$  supérieur ou = à 50 %);

b) les espèces *Communes* présentes seulement dans 10 à 49 % des prélèvements ( $F$  compris entre 10 et 49 %);

c) les espèces *Rares* présentes dans moins de 10 % des prélèvements ( $F$  inférieur à 10 %).

De nombreux autres auteurs, écologistes terrestres ou marins, ont proposé d'autre part des classifications des espèces en fonction de la fréquence ou de son équivalent mais en l'associant toujours à d'autres valeurs. Par exemple, PETERSEN (1924), SPARCK (1937) et THORSON (1957) classent certaines espèces en caractéristiques de premier, deuxième et troisième ordre à partir de leur fréquence, de leur dominance et leur biomasse ainsi que suivant leur appartenance à une seule ou plusieurs communautés. TRAVÉ, 1963, forme six catégories d'espèces (espèces abondantes expansives, localisées, très localisées et espèces peu abondantes diffuses, dispersées, peu communes) suivant les valeurs d'abondance et de fréquence de ces espèces.

GLEMAREC (1964) propose un indice égal au produit d'un coefficient de présence par la dominance moyenne; où le coefficient de présence correspond au rapport de la fréquence de l'espèce dans la communauté considérée à la somme totale des fréquences qu'a cette espèce dans toutes les communautés.

Nous verrons plus loin l'explication du choix d'une classification en fonction uniquement de la fréquence. En effet, celle-ci se juxtaposera, complètera, une seconde classification basée sur la valeur d'un « indice biologique » et sur l'appartenance des espèces à une ou plusieurs communautés.

### 5. Densité

La densité d'un peuplement ou d'une communauté est le nombre d'individus vivants de toutes les espèces par unité de surface. Nous n'utiliserons donc cette notion que pour des prélèvements effectués à l'aide de bennes, les unités de surface envisagées étant le dixième de mètre carré, le demi mètre carré, enfin le mètre carré.

### 6. Degré d'affinité entre deux prélèvements; Diagramme-Treillis

Comme le souligne SANDERS, 1960, il est nécessaire dans l'étude d'une ou de plusieurs communautés de démontrer et d'évaluer la similarité ou la non-similarité de la composition faunistique de prélèvements différents. La comparaison doit porter non seulement sur la liste des espèces mais aussi sur la représentation numérique (dominance) de celles-ci.

Les prélèvements sont comparés deux à deux. Chaque espèce commune aux deux prélèvements se voit affecter d'une valeur égale à la dominance la plus faible obtenue dans l'un ou l'autre prélèvement. Le degré d'affinité entre les deux prélèvements est obtenu par addition des valeurs de ces dominances minimales de toutes les espèces communes. Le degré d'affinité est donc exprimé en pourcentage.

Soient les espèces A, B, C, D, E, toutes les espèces présentes dans les prélèvements 1 et 2 ( $P_1$  et  $P_2$ ).

Espèces	$P_1$ Dominance	$P_2$ Dominance	$P_1 - P_2$ Dominance minimale
A	23 %	7 %	7 %
B	18 %	33 %	18 %
C	11 %	0 %	0 %
D	28 %	41 %	28 %
E	20 %	19 %	19 %
	<hr/> 100 %	<hr/> 100 %	<hr/> 72 %

Le degré d'affinité entre les peuplements des prélèvements  $P_1$  et  $P_2$  est donc de 72 %. Cette méthode, proposée par SANDERS (1960), a été utilisée par WIESER (1960), GUILLE et SOYER (1968).

Une fois obtenus les degrés d'affinité entre tous les prélèvements considérés, et pour connaître non plus leur affinité deux à deux, mais par rapport à l'ensemble, nous utilisons une matrice, le « diagramme-treillis » (KULCZYNSKI, 1927; RENKONNEN, 1938, etc.). Les prélèvements sont rangés dans le même ordre suivant une abscisse et une ordonnée et au point d'intersection des prélèvements pris deux à deux, la valeur

de leur degré d'affinité est donnée. Les prélèvements sont rangés de manière à ce que les valeurs voisines des degrés d'affinité soient placées à proximité. Ainsi les hautes valeurs sont regroupées près de la diagonale et des groupes de prélèvements affines sont mis en évidence dont il reste à déterminer la valeur biocénotique (fig. 3 et 4).

Les auteurs qui ont utilisé cette méthode en ont souligné les défauts, en particulier MC FADYEN (1954). Deux critiques importantes peuvent être faites.

Toutes les espèces récoltées entrent dans le calcul du degré d'affinité quelle que soit leur valeur biocénotique. Ainsi les espèces ubiquistes sont mélangées aux espèces caractéristiques d'une communauté et peuvent constituer une part importante de la valeur du degré d'affinité.

La comparaison d'ordre à la fois qualitatif et quantitatif de la composition faunistique de deux prélèvements peut se traduire par un degré d'affinité peu conforme à la réalité. Ainsi une même composition faunistique qualitative dans deux prélèvements mais très différente dans la représentation numérique (dominance) de chaque espèce se traduit par un faible degré d'affinité. Deux prélèvements, l'un très riche en nombre d'individus récoltés, l'autre pauvre, peuvent avoir par contre un degré d'affinité élevé s'ils ont beaucoup d'espèces en commun. Enfin, le degré d'affinité entre un prélèvement comportant une espèce largement dominante (c'est le cas par exemple des prélèvements effectués dans la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* où cette dernière espèce a une dominance moyenne supérieure à 50 %) et un prélèvement sans espèce dominante sera faible. Car en réalité, le calcul du degré d'affinité ne porte plus que sur un pourcentage réduit de la faune même si celle-ci est semblable qualitativement dans les deux prélèvements.

Il est donc indispensable de tenir compte de ces défauts dans les conclusions à déduire des résultats qu'apporte cette méthode. Cependant ses avantages nous semblent suffisamment importants pour justifier son emploi.

Le but de celui-ci doit être limité à une première délimitation des zones de peuplement homogène, et la mise en évidence des marges de contact entre celles-ci. Ensuite la caractérisation de ces peuplements à l'aide de la méthode des indices biologiques, que nous exposerons plus loin, permet de corriger les erreurs d'interprétation qui auraient pu s'introduire lors de la délimitation.

L'emploi des degrés d'affinité entre prélèvements, pour une première délimitation des peuplement, nous semble avoir un avantage fondamental car il ne tient compte ni des facteurs écologiques externes, ni du facteur personnel apporté par le chercheur. Or généralement, la plupart des travaux de biocénotique nous montrent une délimitation préalable, soit subjective (par exemple la

simple lecture des relevés faunistiques), soit liée à un facteur écologique externe (dans le domaine marin, la nature du substrat). Il semble plus satisfaisant pour l'esprit, dans une étude biocénétique, de partir des données objectives fournies par le matériel à étudier, en l'occurrence la faune, que d'un des facteurs, fut-il très important, qui modèle ces données. Une idée préconçue de la répartition de la faune semble être contenue dans cette dernière méthode.

De nombreux écologistes terrestres emploient une autre méthode objective de délimitation des peuplements : les coefficients d'affinité cénotique entre espèces prises deux à deux (JACCARD, 1902) et présentés dans des diagrammes treillis analogues à ceux que nous venons d'exposer.

Le coefficient d'affinité cénotique entre deux espèces est obtenu par la formule suivante (SORENSEN, 1948).

$$C = \frac{P_{ab} \times 100}{P_a + P_b - P_{ab}}$$

où  $P_{ab}$  = le nombre de prélèvements où les espèces  $a$  et  $b$  se trouvent ensemble.

$P_a$  et  $P_b$  = les nombres totaux de prélèvements où les espèces  $a$  et  $b$  sont présentes.

A. TOULEMONT (1967) a récemment adapté ce coefficient au domaine benthique en introduisant notamment la possibilité de le calculer entre plusieurs espèces.

Ce coefficient s'applique donc à l'espèce et non pas à l'ensemble de la faune d'un prélèvement. D'autre part il ne tient aucun compte de l'abondance des espèces et les espèces isolées ont la même valeur dans l'établissement du coefficient d'affinité cénotique qu'une espèce représentée par un grand nombre d'individus. TRAVÉ (1963) souligne ce défaut en remarquant justement que « des espèces ne peuvent être réellement affines que lorsqu'elles cohabitent en assez grand nombre ». A cet important défaut s'ajoute dans notre cas le fait qu'il est pratiquement impossible d'évaluer les coefficients d'affinité cénotique des 720 espèces, prises deux à deux, que nous avons récoltées. Il nous semble dangereux par ailleurs d'en effectuer les calculs sur un petit nombre d'espèces sélectionnées en fonction de leur dominance, ou à partir d'un autre critère.

## 7. Indices biologiques (1)

L'indice biologique d'une espèce dans un peuplement est l'addition des rangs occupés par cette espèce dans tous les prélèvements effectués dans ce peuplement. Le rang de l'espèce dans un

(1) Cet indice biologique n'a rien de commun avec le bio-index de VATOVA (1947) qui caractérise une communauté par le rapport du nombre d'individus au nombre d'espèces d'une surface donnée.

prélèvement est fonction de sa dominance par rapport à celles des autres espèces présentes.

La méthode des indices biologiques, employée par SANDERS (1960), nous apparaît comme une adaptation des travaux de corrélation de rang, notamment de KENDALL (1955) et FAGER (1957).

Les espèces récoltées dans chaque prélèvement sont classées en fonction de leur dominance (ou de leur abondance). La première, dont la dominance est la plus forte dans le prélèvement, se voit attribuer 10 points; la seconde, 9 points; la troisième, 8 points, etc. jusqu'à la dixième, 1 point. Ainsi dans chaque prélèvement dix espèces sont classées. Les points obtenus par chaque espèce classée dans tous les prélèvements d'un même peuplement sont additionnés et leur somme correspond à « l'indice biologique » de l'espèce pour le peuplement considéré.

Un tableau regroupe toutes les espèces classées du peuplement en fonction de leur indice biologique ( $I_b$ ) décroissant. Nous y ajoutons d'autres colonnes exprimant les valeurs de :

— leur fréquence (F) = nombre de prélèvements dans lesquels l'espèce est présente.

— leur présence (P) = nombre de prélèvements dans lesquels l'espèce se trouve classée.

— leur dominance moyenne ( $D_m$ ).

— leur *dominance cumulée* ( $D_c$ ) à celle des espèces précédemment classées, de façon à estimer leur importance par rapport à l'ensemble du peuplement.

L'indice biologique d'une espèce est donc fondé sur les valeurs de sa dominance dans chaque prélèvement d'un même peuplement et non pas sur l'ensemble des prélèvements effectués dans celui-ci. Ainsi sa valeur peut être sans rapport avec la dominance *moyenne* ou la fréquence de l'espèce. La lecture du tableau regroupant ces trois caractéristiques de l'espèce met en évidence ces particularités. La présence d'une espèce affectée d'un indice biologique élevé mais par ailleurs d'une dominance moyenne et d'une fréquence faibles est indicatrice d'un faciès à l'intérieur du peuplement (1).

Les espèces dominantes d'un prélèvement, d'un peuplement, ne sont pas toujours les plus caractéristiques de ceux-ci. Une distinction doit en effet être faite entre les espèces présentes dans plusieurs peuplements et celles localisées dans un seul de ceux-ci. Ces dernières seront appelées espèces *caractéristiques* du peuplement considéré; rencontrées exceptionnellement dans d'autres, elles seront dénommées *accidentelles*.

(1) Le terme de faciès est ici employé au sens de PRENANT (1927) et des bionomistes marseillais, c'est-à-dire désignant un groupe faunistique particulier ou une subdivision d'un peuplement caractérisés essentiellement par la dominance d'une ou d'un très petit nombre d'espèces.

## 8. Classification biocénotique des espèces

Une classification précise des espèces, en fonction de leur appartenance à un ou plusieurs peuplements, en fonction de la valeur de leur indice biologique, juxtaposée à la classification basée sur leur fréquence, représente le stade ultime de la définition des peuplements.

### a) Espèces présentes dans plusieurs peuplements

1. les espèces classées dans un peuplement dans les 10 premières selon la valeur de leur indice biologique seront appelées espèces *préférantes* de celui-ci;

2. les espèces classées dans le même peuplement après les 10 premières seront appelées espèces *accompagnatrices*;

3. enfin les espèces non classées, dépourvues d'indice biologique dans ce peuplement, seront appelées espèces *accessoires*.

Une espèce préférante d'un peuplement peut l'être également dans un autre, ou y être accompagnatrice ou encore accessoire.

### b) Espèces caractéristiques

Les espèces caractéristiques seront appelées de 1<sup>er</sup>, 2<sup>e</sup> ou 3<sup>e</sup> ordre selon qu'elles seront classées dans le peuplement d'après la valeur de leur indice biologique dans les 10 premières espèces, classées après celles-ci ou dépourvues d'indice biologique.

## 9. Coefficient d'abondance-fréquence

Dans la description des peuplements, nous avons été amené à disjoindre l'épifaune sessile et sa faune associée de l'endofaune et de l'épifaune vagile. Nous verrons plus loin les raisons. Cette distinction nous a conduit à utiliser un coefficient particulier pour la caractérisation des espèces de l'épifaune sessile dont la répartition aurait demandé des méthodes différentes d'échantillonnage. Nous avons adopté le coefficient d'abondance-fréquence de LEDOYER (1967). Celui-ci exprime sous forme de fraction le nombre moyen d'exemplaires récoltés et la fréquence de l'espèce considérée.

Soient :  $N_A$  le nombre total de prélèvements effectués dans le peuplement A;

$n_A$  le nombre de prélèvements où l'espèce  $x$  a été récoltée dans le peuplement A;

$n_x$  le nombre total d'exemplaires récoltés de l'espèce  $x$  dans le peuplement A;

le coefficient d'abondance-fréquence est égal à

$$\frac{n_x/n_a}{(n_A/N_A) \times 100}$$

Dans le cas des espèces coloniales, Hydraires, Bryozoaires, Ascidies, chaque colonie représente un individu.

### 10. Coefficient de transition

L'emploi des degrés d'affinité entre prélèvements et le calcul des indices biologiques des espèces fait apparaître un certain nombre de prélèvements et de stations dont la composition faunistique est intermédiaire entre celles de deux ou plusieurs peuplements. Ces stations sont, soit isolées, soit voisines les unes des autres, formant alors une véritable marge de contact. C'est le cas, nous le verrons, du passage de la communauté des sables fins infralittoraux à *Spisula subtruncata* à celle des fonds vaseux circalittoraux à *Amphiura filiformis*. Il est alors important d'estimer pour chaque prélèvement ou pour toute la zone considérée l'affinité de sa faune avec celles des communautés voisines. Nous avons employé à cette fin le coefficient de transition établi par PICARD (1965) avec toutefois une modification d'une des données.

Le principe pour PICARD est de définir le pourcentage d'individus présents appartenant à des espèces *exclusives* (dans notre nomenclature, caractéristiques) des différentes biocénoses voisines. Pour notre part, nous tenons compte non seulement des espèces caractéristiques de chaque communauté voisine mais aussi des autres espèces que ces communautés n'ont pas en commun.

Rappelons succinctement le mécanisme des calculs à effectuer en admettant comme dans le cas que nous aurons à étudier que la zone de transition n'est en contact qu'avec deux communautés.

$N_A$  = la somme des dominances moyennes des espèces caractéristiques de la communauté A et des espèces absentes de la communauté B.

$N_B$  = la somme des dominances des espèces caractéristiques de la communauté B et des espèces absentes de la communauté A.

$n_A$  = la somme des dominances moyennes dans la zone à définir, des espèces caractéristiques de la communauté A et des espèces présentes dans celle-ci mais absentes de la communauté B.

$n_B$  = la somme des dominances moyennes dans la zone à définir des espèces caractéristiques de la communauté B ou présentes dans celle-ci mais absentes de la communauté A.

On établit les coefficients de correction résultant de la représentation respective des espèces des communautés A et B :

$$C_A = \frac{N_A \times 100}{N_A + N_B} \quad C_B = \frac{N_B \times 100}{N_A + N_B}$$

on calcule alors, en pourcentage, l'affinité de la zone considérée avec les communautés A et B :

$$\text{Affinité par rapport à A} = n_A \times C_B$$

$$\text{Affinité par rapport à B} = n_B \times C_A.$$

CURTIS (1965) a défini une autre méthode de mise en évidence de l'affinité d'un prélèvement avec tel ou tel type de peuplement. CURTIS définit les espèces indicatrices des différents peuplements de son « continuum » et les affecte d'un coefficient, différent, selon les peuplements. Par exemple ces coefficients iront de 1 à 5 s'il envisage 5 peuplements différents. Dans le prélèvement étudié, le nombre d'espèces indicatrices de chaque peuplement est multiplié par son coefficient propre, additionné aux autres groupes d'espèces indicatrices d'autres peuplements et la somme divisée par le nombre total des différentes indicatrices présentes. La comparaison du résultat avec le coefficient de base le plus proche permet de déterminer avec quel peuplement le prélèvement est le plus affine.

Cette dernière méthode à l'inconvénient de ne faire appel qu'à la présence de l'espèce sans tenir compte de sa représentation numérique.

## 11. Indice de diversité

Le calcul de cet indice permet d'évaluer la richesse faunistique d'un milieu déterminé et de comparer entre elles, les faunes de deux milieux lorsque les nombres d'exemplaires récoltés sont très différents (DAJOZ).

Les formules d'indices de diversité sont nombreuses, allant de la simplicité dans le nombre et la qualité des données nécessaires, dans la formulation mathématique (par exemple celui de GLEASON, 1922) à une plus grande complexité (indice de MARGALEF, 1958). Ces indices apportent des résultats parfois différents. Nous avons choisi celui de FISHER, CORBET et WILLIAMS, 1943, qui se traduit par la formule suivante :

$$S = \alpha \log_e \left( 1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

où S = le nombre d'espèces récoltées dans le peuplement considéré;  
N = le nombre d'individus récoltés dans le peuplement considéré;  
 $\alpha$  = indice de diversité.

La nécessité de calculer par approches successives est l'inconvénient de cette formule mais un léger entraînement amène des solutions rapides.

Une valeur faible de cet indice traduit un peuplement à petit nombre d'espèces représentées par contre par un grand nombre d'individus, situation généralement due à des conditions écologiques « défavorables » (THIENEMANN, 1939) ou plutôt au rôle prépondérant d'un facteur écologique (courants, pollution, température, etc.) par rapport aux autres. Au contraire, une valeur forte correspond à un peuplement à nombreuses espèces représentées par un petit nombre d'individus,

dans des conditions écologiques « favorables » ou mieux, équilibrées et stables.

Nous verrons que les conclusions à déduire de l'emploi de cet indice seront en fait plus particulières. Les indices de diversité mettront en évidence l'homogénéité ou l'hétérogénéité des peuplements, dans ce dernier cas marqués par un mélange de stocks faunistiques liés à différentes fractions granulométriques du substrat.

## 12. *Communauté*

Notre intention n'était pas de passer en revue tous les termes et toutes les méthodes de bionomie benthique ou d'écologie générale mais, aux côtés des méthodes que nous avons choisies, de signaler celles, voisines ou opposées, éclairant notre démarche intellectuelle. Celle-ci est donc axée dans la définition des peuplements essentiellement sur la dominance des espèces présentes. Ce caractère doit nous amener maintenant à remplacer le terme de peuplement jusqu'ici employé par celui de communauté.

Comme LAUBIER (1966) l'a souligné, la plupart des écologistes marins utilisent soit le terme de communauté, soit celui de biocénose. Pour beaucoup d'entre eux, pour éviter toute querelle, ces deux termes recouvrent une même conception. Cependant une distinction généralement admise met en avant dans la notion de biocénose l'idée d'interdépendance entre les espèces, dans celle de communauté les critères quantitatifs de représentation des espèces. PÉRÈS (1961) remarque que la notion de biocénose « implique la prise en considération simultanée de la flore et de la faune ». Cette dernière doit être comprise dans le cas qui nous préoccupe comme la totalité du macro- et du microbenthos. Au contraire, la communauté n'englobe pas l'ensemble des animaux et des végétaux vivant dans le biotope. Elle concerne un groupe vivant défini par exemple à partir d'un critère dimensionnel ou correspondant à un groupe zoologique ou botanique. La biocénose est donc formée d'un certain nombre de communautés. A l'origine (MÖBIUS, 1877), sa définition est très précise et dans l'état actuel du développement de l'écologie, dans le domaine marin en particulier, la biocénose nous apparaît comme un concept idéal, difficile à atteindre. La tendance actuelle aux études d'écologie expérimentale, suivie particulièrement par les écoles scandinaves et anglo-saxonnes, permet d'espérer un développement de nos connaissances, notamment en ce qui concerne le problème de l'interdépendance des espèces, autorisant alors l'emploi de la notion de biocénose dans un sens plus significatif.

Au contraire le concept de communauté est « élastique » (ELTON, 1927) et depuis les travaux de PETERSEN et la définition de MOLANDER (1928), il a entraîné de nombreux auteurs à le préciser, parfois de telle façon qu'il ne se différencie plus de celui de biocénose. THORSON (1957) ainsi, est amené à poser la question : « Are the Petersen communities nothing more than descriptive statistical units or are they also to be regarded as ecological units - i.e., biocénose ? »

Si, tel LINDROTH (1935) la notion de communauté est réduite à une entité statistique, elle se confond avec la notion de cohorte (F. PIERRE, 1958), « rassemblement d'éléments indépendants les uns des autres rassemblés par le fait que leurs réactions vis-à-vis du milieu sont analogues ».

Pour notre part nous adopterons la définition de BODENHEIMER (1958) « a combination of animals, recurring in an approximately similar composition, with regard to the dominant and characteristic species at least, whenever similar ecological conditions exist within the same zoogeographical region ». Cette définition a le mérite, sinon d'être le reflet de la réalité, du moins de correspondre aux méthodes d'étude et d'expression des résultats. Par rapport à la notion de cohorte, elle introduit l'idée d'une certaine structure qualitative et quantitative du groupement animal et précise la dépendance de celui-ci vis-à-vis du milieu.

### 13. *Sous-Communauté*

Nous avons donné précédemment la définition du faciès, subdivision ou plutôt aspect particulier d'une communauté. Une autre subdivision, de conception très différente, doit être effectuée à l'intérieur de certaines communautés : la sous-communauté (BUCHANAN, 1963).

Sa distinction est nécessaire lorsqu'un ensemble de stations à l'intérieur d'une communauté présente, par rapport à celle-ci, des modifications de la composition faunistique d'ordre à la fois qualitatif et quantitatif qui cependant ne mettent pas en cause l'appartenance de ces stations à la communauté.

Suivant notre méthode d'analyse, ces modifications se traduisent par un ordre différent dans le tableau des espèces classées suivant la valeur de leur indice biologique, par l'apparition ou la disparition de quelques espèces ou leur changement de qualité. Par exemple, certaines espèces accompagnatrices ou accessoires deviennent préférantes ou inversement. Quelques espèces peuvent même être caractéristiques de la sous-communauté, mais leur nombre et leur dominance par rapport aux autres espèces, en particulier classées, n'autorisent pas la création d'une communauté distincte.

Ces légères modifications de la composition faunistique sont concomitantes avec celles d'un ou de plusieurs facteurs physiques. L'analyse granulométrique du substrat fait apparaître une augmentation de telle ou telle fraction sans cependant modifier sa principale caractéristique, limicole, gravellicole, sabulicole, etc... L'augmentation de profondeur, entraînant des conditions de température différentes, peut, elle aussi, expliquer l'installation d'une sous-communauté.

#### 14. *Dénomination des unités faunistiques*

Celle-ci est faite à l'aide d'une espèce et des caractères généraux du substrat. L'espèce choisie est parmi les espèces caractéristiques constantes du peuplement celle présentant l'indice biologique le plus élevé. Parfois l'absence d'espèce caractéristique de 1<sup>er</sup> ordre constante nous a amené à utiliser une espèce caractéristique de 2<sup>e</sup> ordre. Dans deux cas nous avons dû même choisir la première espèce préférante constante du peuplement en raison de l'absence de toute espèce caractéristique constante. Une espèce préférante d'un peuplement peut être par ailleurs ubiquiste. Le fait de faire appel également à la texture du sédiment supprime l'inconvénient d'employer une espèce non caractéristique pour désigner un peuplement. Cependant la seule référence à une caractéristique physique nous semble insuffisante pour dénommer une structure vivante.

En conclusion à ce chapitre méthodologique et malgré les indications précises apportées par l'analyse des caractéristiques biotiques et abiotiques de la communauté, il faut souligner le rôle important joué par le chercheur, « the good judgement of the investigator » (MAC GINITIE, 1939), dans la délimitation de celle-ci. L'existence et la connaissance de communautés « parallèles » (THORSON, 1955) dans les différentes aires marines sont par ailleurs une aide précieuse. Les synthèses effectuées à leur sujet, par cet auteur et par PÉRÈS, alors plus spécialement axées sur le benthos méditerranéen, seront présentes à chaque instant dans notre propos.

DEUXIÈME PARTIE

LES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES

CHAPITRE I

DÉLIMITATION

Le calcul des degrés d'affinité entre les faunes de toutes les stations prospectées révèle l'existence de six groupes affines. Pour mettre en évidence ceux-ci, nous ne pouvions présenter ici un diagramme-treillis concernant les quelques 150 stations concernées, prises deux à deux. Aussi nous avons choisi 5 stations par groupe, soit 30 au total (fig. 3). Les valeurs des degrés d'affinité à l'intérieur d'un même groupe ne sont pas toutes très proches les unes des autres. Certains écarts s'expliquent par des variations non significatives de la représentation qualitative et quantitative de la faune, liées à des variations très localisées des conditions biologiques (par exemple le dépôt des larves planctoniques) ou physico-chimiques. Ainsi JAGERSTEN (1940) et WILSON (1952) ont montré la grande sensibilité des animaux benthiques aux modifications très fines de la granulométrie. THORSON (1957) remarque que bien souvent l'analyse faunistique met en évidence ces modifications qui seraient passées inaperçues dans le cadre d'une simple étude sédimentologique. D'autres écarts révèlent la présence, après examen de leur composition faunistique, de stations intermédiaires entre deux ou plusieurs groupes. Celles-ci, quand elles sont isolées, doivent être éliminées des tableaux de caractérisation des peuplements. Au contraire, parfois ces stations intermédiaires sont groupées géographiquement et forment une marge de contact étendue entre deux peuplements. C'est la situation que nous avons rencontrée à la limite des sables fins littoraux (groupe A) et de la vase côtière (groupe D) et que nous avons détaillée dans la figure 4 (groupes G et H). Dans le mélange des faunes infralittorale sabulicole et circalittorale limicole, quelques espèces ont une représentation numérique considérablement accrue et cette marge de contact est en fait un véritable faciès. Enfin certains groupes bien individualisés (groupes C, D, E, F) présentent cependant des affinités entre eux. L'examen de leur composition faunistique et des conditions physico-chimiques qui les entourent montrera qu'ils

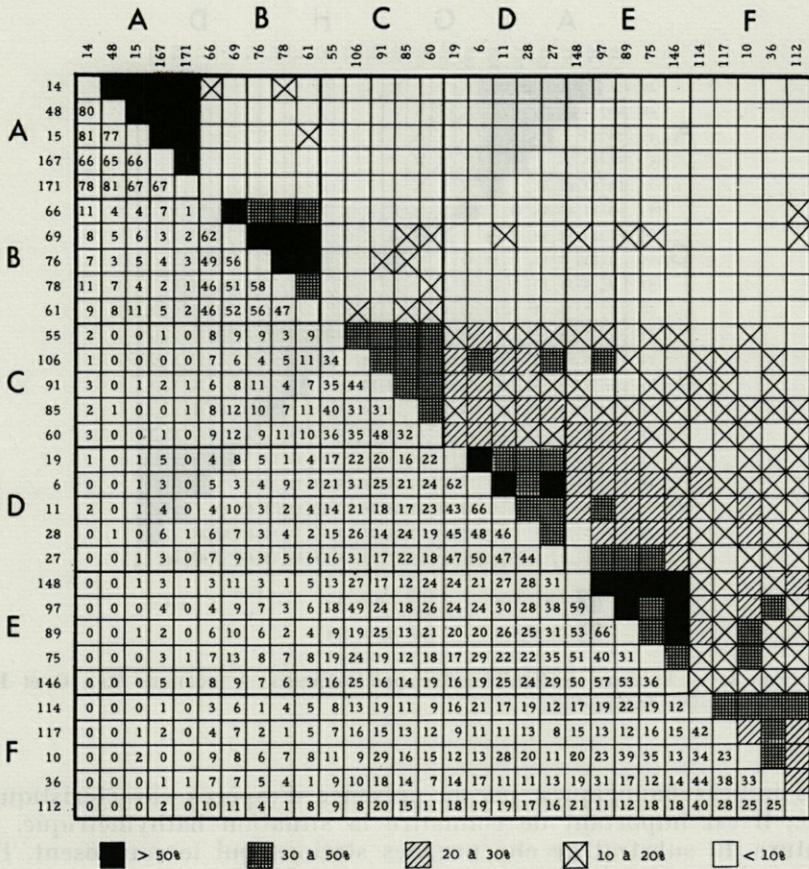


FIG. 3. — Tableau d'affinité entre prélèvements (en bas, à gauche, les coefficients chiffrés, en haut, à droite, leur représentation schématique).

A : comm. S.s.; B : comm. B.L.; C : s/comm. N.s.; D : faciès S.a.; E : s/comm. V.o.; F : s/comm. A.c.

appartiennent à une même communauté et qu'ils y ont rang de sous-communautés ou de faciès.

Ainsi le calcul des degrés d'affinité entre tous les prélèvements effectués permet de grouper ceux-ci et de fournir les premiers éléments quant à la valeur biocénotique de ces groupes, compte tenu toutefois des défauts de cette méthode, défauts exposés dans le chapitre précédent.

En même temps que la valeur biocénotique de chacun des groupes est déterminée de manière précise à l'aide de la méthode

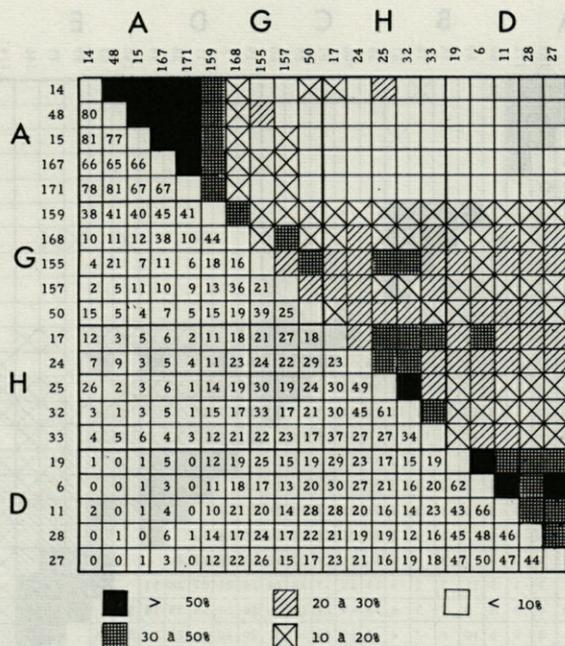


FIG. 4. — Tableau d'affinité entre prélèvements. A : comm. S.s.; G et H : faciès N.h.; D : faciès S.a.

des indices biologiques, par la présence d'espèces caractéristiques etc., il est important de connaître la situation bathymétrique, la nature du substrat de chacune des stations qui le composent. Un groupe de stations affines doit en effet correspondre à un certain environnement, l'« habitat » des auteurs anglo-saxons. THORSON recommande à l'écologiste benthique, partant de données faunistiques, de comparer constamment celles-ci avec le substrat d'origine. Nous ne manquerons pas d'accorder dans la définition des peuplements une large place à l'influence des conditions physico-chimiques.

En particulier pour chacun d'entre eux, la composition du substrat de 5 stations sera donnée sous forme de courbes semi-logarithmiques. Ces stations seront choisies de manière à mettre en évidence les limites des variations de la texture du sédiment à l'intérieur du peuplement. L'affinité granulométrique des espèces sera précisée. Exceptées certaines espèces indifférentes au substrat ou trop rares pour qu'une conclusion à ce sujet puisse être émise, les autres espèces sont limicoles, sabulicoles, gravellicoles, mixti-

coles (PICARD, 1965) et dans chacune de ces catégories, l'affinité peut être stricte ou simplement préférentielle (espèces tolérantes). Ces affinités seront déduites de l'examen de la répartition des espèces dans les fonds de la région de Banyuls (cf. index faunistique). Dans chaque peuplement, l'importance de chaque stock faunistique lié à l'une des trois fractions granulométriques principales sera évaluée par addition des dominances moyennes des espèces composantes.

## CHAPITRE II

### LES COMMUNAUTÉS DE L'ENDOFAUNE ET DE L'ÉPIFAUNE VAGILE

#### 1. LA COMMUNAUTÉ DES SABLES FINS A *Spisula subtruncata*

Sa connaissance est basée sur 53 prélèvements effectués dans 19 stations. Quatre de ces stations ont été éliminées des tableaux de définition de cette communauté en raison de leur faune présentant des caractères de mélange avec d'autres peuplements voisins.

#### *Situation géographique et conditions physico-chimiques générales.*

Cette communauté est installée au centre de toutes les baies de la côte rocheuse, de 4 à 25 mètres de profondeur. Au large de la grande plage du Roussillon, elle s'étend entre 10 et 20 mètres de profondeur environ entre les « sables ou gravelles à *Amphioxus* » et les sables vaseux situés à la limite supérieure de l'étage circalittoral.

Dans les stations typiques, le substrat est constitué d'un sable fin bien calibré (taille des grains entre 100 et 200  $\mu$ ), compact, à forte cohésion. D'autres stations où les sables fins restent prépondérants dans une proportion d'au moins 65 %, voient apparaître une fraction plus grossière (jusqu'à 500  $\mu$ ) ou au contraire une fraction vaseuse (inférieure à 40  $\mu$ ) (fig. 5).

Par leur répartition bathymétrique, toutes les stations sont infralittorales et soumises à d'importantes variations annuelles de température, de l'ordre de 10°.

#### *Composition faunistique*

205 espèces ont été recensées, 7 d'entre elles appartiennent à l'épifaune sessile ou à sa faune associée. Chaque dragage contenait en moyenne 33 espèces représentées par 1 124 individus. Le tableau (n° I) des indices biologiques comprend 65 espèces classées.

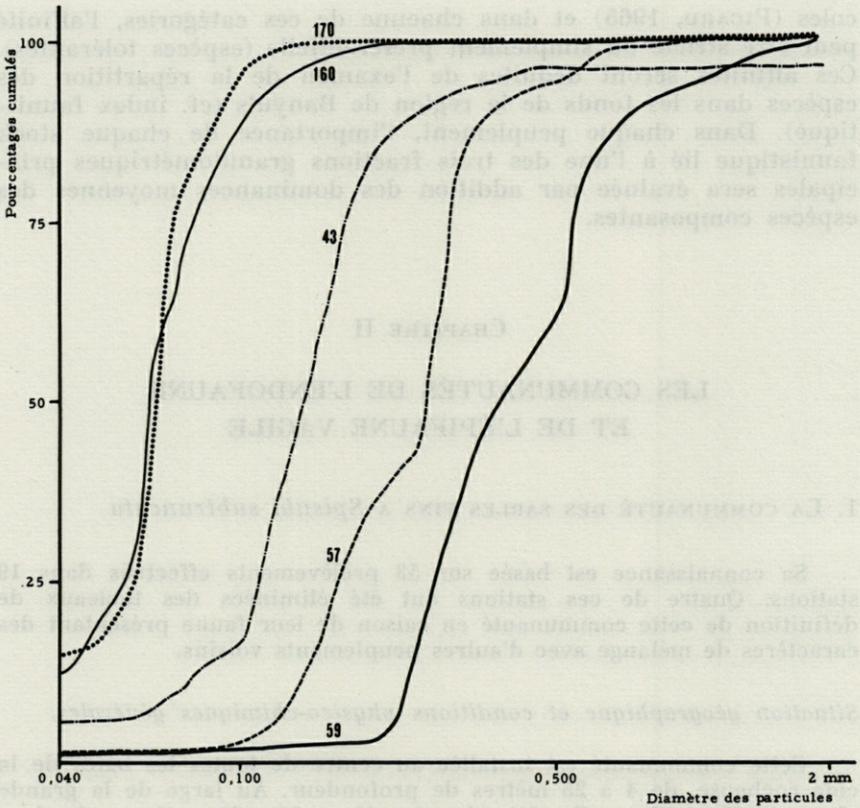


FIG. 5. — Granulométrie dans 5 stations de la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*.

### 1. Espèces caractéristiques

- 1<sup>er</sup> ordre constantes : *Spisula subtruncata*  
*Siphonoecetes dellavallei*  
*Nassa pygmea*
- 1<sup>er</sup> ordre communes : *Diogenes pugilator*  
*Ophiura africana*  
*Pontophilus trispinosus*
- 2<sup>e</sup> ordre constante : *Macropipus vernalis*
- 2<sup>e</sup> ordre communes : *Venus gallina*  
*Natica guillemini*  
*Aglaophamus agilis*  
*Cyclonassa donovani*  
*Raphitoma nebula*  
*Acteon tornatilis*

- Urothoë pulchella*  
*Mactra corallina*  
*Urothoë brevicornis*  
*Tellina fabula*  
*Callista chione*  
*Nassa incrassata*  
*Ensis ensis*
- 2° ordre rares : *Bathyporeia guillamsoniana*  
*Tellina pygmaea*  
*Perioculodes longimanus*
- 3° ordre communes : *Aapseudes latreilli mediterraneus*  
*Raphitoma ginnaniana*  
*Magelona papillicornis*  
*Cardium aculeatum*  
*Dosinia lupinus*  
*Echinocardium cordatum*  
*Nassa mutabilis*  
*Sigalion mathildae*  
*Atylus swammerdani*  
*Bathyporeia pelagica*  
*Iphinoë inermis*  
*Philine aperta*
- 3° ordre rares : *Mactra glauca*  
*Pariambus typicus inermis*
2. Espèces préférantes
- Constantes : *Ophiura texturata*  
*Ampelisca brevicornis*
- Communes : *Corbula gibba*  
*Abra alba*
3. Espèce accompagnatrice constante :  
*Ampelisca diadema*

37 espèces sont donc caractéristiques, dont 6 de 1<sup>er</sup> ordre et 17 parmi les 56 autres espèces classées. Cette communauté est la mieux définie de tous les peuplements étudiés ici.

L'importance des différents stocks d'animaux suivant leurs affinités granulométriques est la suivante :

- Sabulicoles strictes 81,10 % (espèces caractéristiques)  
Gravellicoles tolérantes 6,00 %  
Limicoles tolérantes 0,60 %  
Indifférentes 7,70 %

39,6 % des espèces recensées sont des Mollusques, 29 % des Crustacés, 17 % des Polychètes et 9,90 % des Echinodermes. Numériquement la part prépondérante occupée par les Mollusques dans cette communauté est encore plus nette puisqu'ils représentent

TABLEAU I  
Communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*  
(cf. explication des abréviations 1<sup>re</sup> partie, chap. 2)

Liste des Espèces	Classement										F	P	Ib	Dm	Dc
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10					
1 <i>Spisula subtruncata</i>	14				1						15	15	146	57,00	57,00
2 <i>Ophiura texturata</i>		3		4	1					1	11	9	62	4,65	61,65
3 <i>Diogenes pugilator</i>			3		2						6	5	36	2,09	63,74
4 <i>Corbula gibba</i>		3	1								5	4	35	2,65	66,39
5 <i>Siphonocetes dellavallei</i>		2	2						1		9	5	34	3,04	69,43
6 <i>Fontophilus trispinosus</i>	1				1	1	2	1		1	7	6	31	2,32	71,75
7 <i>Abra Alba</i>		1	1	2		2					5	5	30	0,52	72,27
8 <i>Ophiura africana</i>		1	1	1		1					7	4	28	2,35	74,62
9 <i>Nassa pygmaea</i>			1		2	1		1			8	5	28	0,98	75,60
10 <i>Ampelisea brevicornis</i>		1		1		1				2	10	5	23	0,35	75,95
11 <i>Venus gallina</i>		1	1							2	7	4	21	0,94	76,89
12 <i>Nucula turgida</i>			2				1				4	3	20	0,53	77,42
13 <i>Nephtys hombergii</i>		1					1				6	3	19	1,77	79,19
14 <i>Natica guillemini</i>				1		2					6	3	17	0,53	79,72
15 <i>Aglaophamus agilis</i>				2							4	2	14	0,49	80,21
16 <i>Cyclonassa donavani</i>			1		1		1			1	3	3	14	0,21	80,42
17 <i>Raphitoma nebula</i>				1		1					6	2	13	0,66	81,08
18 <i>Hippomedon denticulatus</i>			1		1	1			1		4	3	13	0,53	81,61
19 <i>Owenia fusiformis</i>		1					1				5	2	12	0,38	81,99
20 <i>Iphinoë trispinosus</i>			1				1				2	2	12	0,21	82,20
21 <i>Chlamys varia</i>				1		1				1	5	3	11	0,15	82,35
22 <i>Anapagurus petiti</i>		1									4	2	10	0,29	82,64
23 <i>Ampeliscia diadema</i>					1		1		1	1	10	3	9	0,56	83,20
24 <i>Ophiura albida</i>						1	1	1			7	2	9	0,61	83,81
25 <i>Lanice conchilega</i>				1					1		6	2	9	0,50	84,31
26 <i>Molgula appendiculata</i>					1	1	1			1	4	2	9	0,80	85,11
27 <i>Nephtys incisa</i>						1	1	1			2	2	9	0,20	85,31

28	<i>Tellina fabula</i>	1	2	1	9	1, 91	87, 22
29	<i>Maetra corallina</i>	1	4	1	8	0, 21	87, 43
30	<i>Cyclonassa neritea</i>	1	1	1	8	0, 76	88, 19
31	<i>Notomastus latericeus</i>	1	2	1	7	0, 27	88, 46
32	<i>Venus casina</i>	1	1	1	7	0, 15	88, 61
33	<i>Acteon tornatilis</i>	1	4	1	6	0, 20	88, 81
34	<i>Callista chione</i>	1	2	1	6	0, 23	89, 04
35	<i>Abra prismatica</i>	1	2	1	6	0, 22	89, 26
36	<i>Bathyporeia guillemsoniana</i>	1	1	1	6	0, 19	89, 45
37	<i>Urothoë pulchella</i>	1	4	1	5	0, 30	89, 75
38	<i>Cultellus tenuis</i>	1	3	1	5	0, 33	90, 08
39	<i>Urothoë brevicornis</i>	1	3	1	5	0, 23	90, 31
40	<i>Nassa incrassata</i>	1	3	1	5	0, 04	90, 35
41	<i>Nymphonella lecalvezi</i>	1	2	1	5	0, 13	90, 48
42	<i>Tellina pygmaea</i>	1	1	1	5	0, 11	90, 59
43	<i>Leda pella</i>	1	3	1	4	0, 19	90, 78
44	<i>Lumbrineris impatiens</i>	1	3	1	4	0, 07	90, 85
45	<i>Phascolion strombi</i>	1	2	1	4	0, 05	90, 90
46	<i>Echinocyamus pusillus</i>	1	2	1	4	0, 12	91, 02
47	<i>Eballia granulosa</i>	1	2	1	4	0, 21	91, 23
48	<i>Arcturidae</i>	1	1	1	4	0, 17	91, 40
49	<i>Molgula bleizi</i>	1	1	1	4	0, 04	91, 44
50	<i>Cardium tuberculatum</i>	1	5	1	3	0, 11	91, 55
51	<i>Astropecten irregularis</i>	1	4	1	3	0, 11	91, 66
52	<i>Eballia deshayesi</i>	1	4	2	3	0, 31	91, 97
53	<i>Natica alderi</i>	1	3	1	3	0, 02	91, 99
54	<i>Ensis ensis</i>	1	2	1	3	0, 12	92, 11
55	<i>Sthenelais limicola</i>	1	4	1	2	0, 24	92, 35
56	<i>Tellina donacina</i>	1	3	1	2	0, 13	92, 48
57	<i>Aporrhais pes-pelecani</i>	1	3	1	2	0, 06	92, 54
58	<i>Lumbrineris latreilli</i>	1	3	1	2	0, 02	92, 56
59	<i>Laonice cirrata</i>	1	2	1	2	0, 04	92, 60
60	<i>Murex brandaris</i>	1	1	1	2	0, 01	92, 61
61	<i>Macropipus vernalis</i>	1	9	1	1	0, 20	92, 81
62	<i>Cymodoce truncata</i>	1	2	1	1	0, 07	92, 88
63	<i>Acrocnida brachiata</i>	1	2	1	1	0, 06	92, 94
64	<i>Echinocardium mediterraneum</i>	1	1	1	1	0, 02	92, 96
65	<i>Pericollodes longimannus</i>	1	1	1	1	0, 02	92, 98

72,1 % de la faune suivis des Crustacés avec 14,20 %, des Echinodermes 7,70 %, et enfin des Polychètes 5,20 %.

La lecture du tableau des indices biologiques ainsi que l'examen des fiches de prélèvements montrent une certaine hétérogénéité dans la communauté composée en fait de deux faciès :

— le faciès des baies de la côte rocheuse (sud)

— le faciès au large de la plaine du Roussillon (nord)

Ces deux faciès diffèrent essentiellement par la composition quantitative de la faune en liaison avec des modifications des conditions physico-chimiques.

a) *Faciès des baies de la côte rocheuse*

Il est installé au centre de toutes les baies fermées par les indentations de la Côte Vermeille. La faune est relativement pauvre en espèces et en individus (par rapport à celle du faciès nord). Ainsi la moyenne des espèces récoltées dans un trait de drague n'est que de 31 représentées par 344 exemplaires. La quasi totalité des espèces présentes est formée de sabulicoles eurythermes et l'on peut considérer ce faciès comme type de la communauté.

Vers le large, à l'ouverture des baies, une légère fraction vaseuse apparaît dans la composition granulométrique du substrat, entraînant l'apparition de quelques espèces sabulicoles plus tolérantes. Cette évolution, à la limite inférieure de profondeur du peuplement, correspond par certains aspects au faciès nord.

b) *Faciès au large de la plaine du Roussillon*

Il s'étend parallèlement à la grande plage du Roussillon, qui débute au Racou, entre les « gravelles à Amphioxus » étudiées par F. MONNIOT (1962) et la zone d'apparition de la vase circalittorale. Au sable, toujours bien calibré, entre 40 et 200  $\mu$ , se joint une fraction vaseuse, de l'ordre de 10 %. La cohésion encore plus forte du sable rend difficile la pénétration de la drague dans le sédiment très dur. Au niveau du fond, l'hydrodynamisme très important est dû principalement :

1° au courant réversible nord-sud suivant les régimes des vents, Tramontane (nord-ouest) et Garbi (sud-est)

2° aux effets de la houle d'est provoquée par les tempêtes d'équinoxes et d'hiver

La faune est riche en espèces et en individus puisque la moyenne des espèces récoltées dans un prélèvement est de 45 représentées par 3 248 exemplaires.

*Toutes les espèces caractéristiques du faciès des baies sont présentes* mais les valeurs de leur dominance et surtout de leur

abondance sont modifiées. Ainsi le nombre moyen d'exemplaires de *Spisula subtruncata* qui est de 197 par prélèvement dans le faciès des baies passe à 2587; le nombre maximum de 620 à 4 020. Au contraire l'abondance de *Ophiura africana*, *Siphonocetes della-vallei*, *Venus gallina*, *Diogenes pugilator*, *Aglaophamus agilis*, diminue.

La dominance et la fréquence de certaines espèces sabulicoles tolérantes ou ubiquistes augmentent : *Abra alba*, *Nucula turgida*, *Owenia fusiformis* et surtout *Corbula gibba*. Cette dernière espèce, pratiquement absente du faciès des baies de la côte rocheuse, est très abondante, venant immédiatement après *Spisula subtruncata* dans le classement des espèces selon leur indice biologique.

Enfin, quelques espèces limicoles tolérantes apparaissent, *Notomastus latericeus* par exemple, mais toujours représentées par un seul ou par un très petit nombre d'exemplaires.

Malgré ces différences dans la composition faunistique, ce faciès fait bien partie de la même communauté :

L'addition des dominances minimales des espèces communes aux deux faciès montre une affinité de plus de 70 % entre les deux peuplements.

Les espèces caractéristiques du faciès des baies forment plus de 85 % de la population du faciès nord soit davantage encore que dans le premier cas, il est vrai grâce à *Spisula subtruncata*. Pour l'ensemble des deux faciès, cette espèce est affectée du plus fort indice biologique, 145 sur 150, maximum possible; c'est-à-dire classée première dans 14 stations sur 15, et au 5<sup>e</sup> rang dans la dernière, située dans le faciès des baies. A elle seule, avec une dominance moyenne de 57 %, elle représente plus de la moitié du peuplement et plus encore si l'on considère le seul faciès nord. Cependant les importantes variations saisonnières auxquelles est soumise *Spisula subtruncata* au cours de l'année n'apparaissent pas dans nos résultats obtenus à partir de prélèvements effectués entre mars et octobre. Cette période coïncide justement avec la poussée de cette espèce qui en Méditerranée Occidentale a un cycle annuel (MASSÉ, 1962). Cela explique donc l'importance primordiale prise par *Spisula subtruncata* dans le classement des espèces selon leur indice biologique.

L'analyse granulométrique du substrat de différentes stations situées dans l'un ou l'autre faciès montre des variations insuffisantes à expliquer les différences de composition faunistique (fig. 5) dues en fait aux conditions rhéologiques régnant dans les baies ou au large de la grande plage du Roussillon. Dans le premier cas, les courants dominants nord-sud et l'effet de la houle d'est sont peu sensibles alors qu'au contraire le faciès nord y est très exposé.

Ces mouvements des masses d'eau amènent le dépôt sur le fond de nombreuses larves d'espèces de divers biotopes. Les espèces limicoles dans des conditions très différentes de leur milieu d'origine, ne se développent pas à quelques exceptions près; d'autres, les sabulicoles tolérantes, les gravellicoles eurythermes, trouvent des conditions plus proches de leur milieu et un plus grand nombre de leurs larves se développent comme celles, bien entendu, des espèces électives des sables fins infralittoraux. D'autre part, la grande mortalité des larves des espèces étrangères à la communauté est une source trophique importante pour le développement de celle-ci. Ainsi ces conditions rhéologiques ne peuvent pas permettre l'installation d'un peuplement à composition identique à celui relativement protégé des baies. Mais l'intervention d'un seul facteur physique ne modifiant pas fondamentalement les autres données physico-chimiques et faunistiques ne saurait dissimuler le caractère homogène de la communauté.

### c) Communautés parallèles

PÉRÈS (1967) considère que « les sables terrigènes infralittoraux bien calibrés et non exondables présentent, dans le monde, des analogies certaines... » avec toutefois l'« existence de faciès très divers, conditionnés essentiellement par les caractères granulométriques et l'agitation du sédiment ».

PETERSEN (1918) a le premier décrit, de la mer danoise, une communauté à *Venus gallina* dans laquelle HAGMEIER (1951) distingue deux faciès : l'un dans les sables assez purs où *Venus gallina* est l'espèce dominante, l'autre dans les sables plus vaseux, à *Spisula subtruncata*. Il est intéressant de remarquer que nos deux faciès de Banyuls se distinguent également par des différences de dominance de ces deux espèces, *Spisula subtruncata* étant cependant dans les deux cas l'espèce dominante. C'est pourquoi nous avons choisi de dénommer la communauté par son nom.

PETERSEN d'autre part décrit une communauté à *Abra*, caractérisée notamment par les espèces *Abra alba*, *Corbula gibba* et *Nucala tenuis*; le passage de cette communauté à la précédente se faisait, selon HAGMEIER, THORSON (1957), par augmentation de la teneur en vase du sédiment. PÉRÈS considère cette communauté à *Abra* comme un simple faciès, marge de contact entre les sables fins littoraux et la vase circalittorale, avec suivant les régions et la profondeur, plus ou moins d'affinité pour l'un ou l'autre des peuplements caractéristiques de ces fonds. Les fonds à *Corbula gibba* étudiés par CABIOCH (1961) au large de Roscoff présentent quelques analogies, surtout par l'abondance de cette espèce, avec notre faciès nord. Toutefois l'absence de dominance nette des

espèces sabulicoles sur les espèces limicoles l'en éloigne et le rapproche au contraire des fonds immédiatement plus profonds qui lui succèdent (faciès de sables vaseux à *Nephtys hombergii*).

Enfin PÉRÈS et PICARD (1964) ont délimité en Méditerranée Occidentale une biocénose des « sables fins bien calibrés » correspondant de très près, dans son aspect typique à celui installé dans les baies de la Côte Vermeille.

## 2. LA COMMUNAUTÉ DES SABLES GROSSIERS ET FINS GRAVIERS A *Branchiostoma lanceolatum*

27 prélèvements ont été effectués dans 12 stations. Deux d'entre elles ont été éliminées des tableaux de définition de la communauté en raison de leur composition faunistique présentant des caractères de mélange avec les peuplements voisins.

### *Situation géographique et conditions physico-chimiques*

Cette communauté est installée de 4 à 46 mètres de profondeur, de la partie supérieure de l'étage infralittoral au circalittoral. Les stations à faible profondeur se trouvent le long des parois latérales des baies de la côte rocheuse ou sous forme d'une langue s'étendant de 4 à 8 mètres de profondeur, parallèlement à la plage sableuse au nord. Le sédiment est alors constitué d'un fin gravier plus ou moins bien classé avec des apports, dans la région de la côte rocheuse, de sable fin provenant du biotope voisin. A plus grande profondeur, dans l'axe des courants contournant les caps (Béar, l'Abeille, Rédéris, etc...), éventuellement au contact des plateaux coralligènes ou des affleurements rocheux qui prolongent ces caps, des graviers de plus grosse taille (égale ou supérieure à 2 000  $\mu$ ) forment le substrat toujours caractérisé par l'absence pratiquement complète de toute fraction pélitique (fig. 6).

Par sa bathymétrie, cette communauté est soumise suivant les stations, aux variations thermiques importantes de l'infralittoral ou à celles plus réduites du début de l'étage circalittoral.

### *Composition faunistique*

183 espèces ont été récoltées dont 23 de l'épifaune sessile. Chaque dragage contenait en moyenne 32 espèces représentées par 112 individus. Le tableau II des indices biologiques comprend 54 espèces classées correspondant à 67,54 % des animaux recensés.

#### 1. Espèces caractéristiques

- 1<sup>er</sup> ordre commune : *Upogebia typica*
- 2<sup>e</sup> ordre constante : *Branchiostoma lanceolatum*
- 2<sup>e</sup> ordre communes : *Aglaophamus rubella*  
*Polycarpa comata*  
*Lambrus massena*

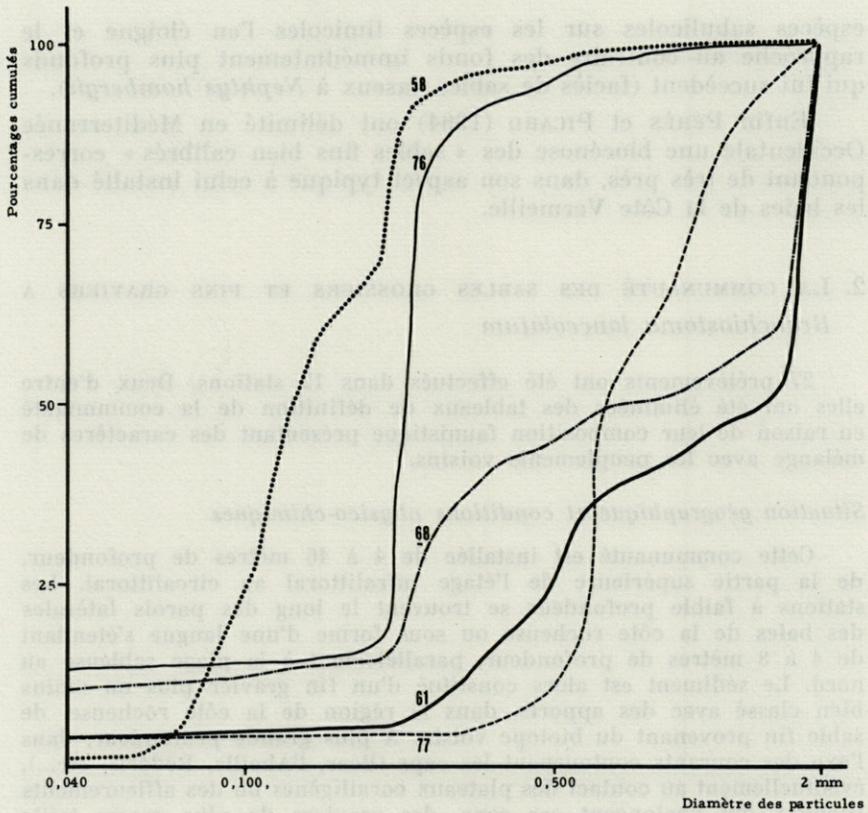


FIG. 6. — Granulométrie dans 5 stations de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*.

- Pagurus sculptimanus*
- Pontophilus sculptus*
- Dosinia exoleta*
- 3° ordre constante : *Cirolana gallica*
- 3° ordre communes : *Eurydice truncata*
- Gari costulata*
- Glycera lapidum*
- Thracia villosiuscula*
- 3° ordre rare : *Ophelia limacina*
- 2. Espèces préférantes
- Constantes : *Aspidosiphon clavatus*
- Tellina donacina*
- Ophiura texturata*

*Ophiura albida*  
*Ebalia deshayesi*  
*Venus ovata*  
*Anapagurus breviaculeatus*  
*Spatangus purpureus*

— Commune : *Owenia fusiformis*

3. Espèces accompagnatrices constantes

*Cardium papillosum*  
*Venus fasciata*  
*Ampelisca diadema*  
*Macropipus pusillus*  
*Lumbrineris impatiens*

14 espèces sont donc caractéristiques de cette communauté.

La lecture du tableau (II) des espèces classées selon la valeur de leur indice biologique montre :

1°) la faible importance des espèces caractéristiques si l'on tient compte des valeurs de leurs indices biologiques, de leurs fréquences ou de leurs dominances moyennes. Ainsi seulement 7 espèces caractéristiques sont classées dont une seule dans les dix premières : *Upogebia typica*. Une seule espèce caractéristique classée est constante : *Branchiostoma lanceolatum* que nous utiliserons pour dénommer la communauté.

2°) le faible nombre d'espèces constantes en relation avec le problème bien connu de la faible densité des espèces sur ce type de biotope, très dispersées par les courants qui y règnent.

3°) la première place occupée par le Siponcle *Aspidosiphon clavatus* aussi bien par la valeur de son indice biologique que par celles de sa fréquence et de sa dominance moyenne. Or cette espèce est ubiquiste, en fait indépendante de la nature du substrat : elle trouve ici une grande abondance de coquille mortes et surtout de tubes de *Ditrupa* et de Dentales où elle s'abrite.

Les pourcentages relatifs des différents stocks d'animaux en fonction de leurs affinités granulométriques soulignent encore la faible caractérisation faunistique de cette communauté remarquable plutôt par ses conditions physico-chimiques, en particulier rhéologiques.

Espèces gravellicoles . . . . .	34 %
Espèces sabulicoles tolérantes ..	17 %
Espèces indifférentes . . . . .	33 %
Espèces limicoles . . . . .	4 %
Espèces mixticoles . . . . .	12 %

TABLEAU II  
Communauté des sables grossiers et fins graviers  
à *Branchiostoma lanceolatum*.

Liste des Espèces	Classement										F	P	Ib	Dm	Dc	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10						
1 <i>Aspidosiphon clavatus</i>	6					1						8	7	65	19,12	19,12
2 <i>Ophiura texturata</i>			4				1					7	5	36	3,82	22,94
3 <i>Tellina donacina</i>		2	1		1							8	4	32	3,58	26,52
4 <i>Ophiura albida</i>			1		2	1	1			1		6	6	30	1,88	28,40
5 <i>Ebalia deshayesi</i>			1	2		1			1			7	5	29	1,94	30,34
6 <i>Venus ovata</i>		1	2									5	3	25	2,42	32,76
7 <i>Upogebia typica</i>		2		1								4	3	25	3,16	35,92
8 <i>Anapagurus breviaculcatus</i>		1			1							5	2	24	1,64	37,56
9 <i>Spatangus purpureus</i>				1	2			1				5	4	22	1,75	39,31
10 <i>Owenia fusiformis</i>			1		2							4	3	20	1,28	40,59
11 <i>Cardium papillosum</i>			1		1			1				4	3	17	1,22	41,81
12 <i>Echinocyamus pusillus</i>			2									3	2	16	0,87	42,68
13 <i>Eunice parassii</i>		1			1							3	2	15	0,96	43,64
14 <i>Aglaophamus rubella</i>	1						1					4	2	14	1,38	45,02
15 <i>Branchiostoma lanceolatum</i>					1	1		1				6	3	14	0,90	45,92
16 <i>Corbula gibba</i>						1	1		1			3	3	11	0,55	46,47
17 <i>Venus fasciata</i>			1						1			6	2	10	1,00	47,47
18 <i>Leptosynapta inhaerens</i>	1											1	1	10	1,07	48,54
19 <i>Pista cretacea</i>	1											1	1	10	0,70	49,24
20 <i>Nucula nucleus</i>				1					1			4	2	10	0,56	49,80
21 <i>Molgula bleizi gravellicola</i>		1										3	1	9	3,02	52,82
22 <i>Astropecten irregularis</i>		1										2	1	9	0,49	53,31
23 <i>Echinocardium mortenseni</i>					1				1			3	2	8	0,81	54,12
24 <i>Heterostigma</i> sp.			1									2	1	8	0,64	54,76

25	<u>Polycarpa comata</u>		1			2	1	8	0,37	55,13
26	<u>Ampelisca brevicornis</u>		1			1	1	8	0,37	55,50
27	<u>Lambrus massena</u>		1			1	1	8	0,28	55,78
28	<u>Hyalinoecia bilineata</u>		1			3	1	7	0,78	56,56
29	<u>Terebellides stroemi</u>		1			1	1	7	0,62	57,18
30	<u>Nereis zonata</u>				1	2	2	7	0,41	57,59
31	<u>Laevicardium crassum</u>		1			3	1	6	0,76	58,35
32	<u>Nephtys incisa</u>		1			3	1	6	0,55	58,90
33	<u>Pandora inaequalis</u>		1			1	1	6	0,37	59,27
34	<u>Euchone rubrocincta</u>		1			1	1	6	0,28	59,55
35	<u>Ampelisca diadema</u>			1	1	7	4	5	1,27	60,82
36	<u>Dentalium inaequicostatum</u>			1		1	1	5	0,29	61,11
37	<u>Diogenes pugilator</u>			1		1	1	5	0,26	61,37
38	<u>Macropipus pusillus</u>				1	5	1	4	0,67	62,04
39	<u>Pagurus sculptimanus</u>				1	4	1	4	0,55	62,59
40	<u>Amage adspersa</u>				1	2	1	4	0,45	63,04
41	<u>Iphinoë trispinosa</u>				1	1	1	4	0,12	63,16
42	<u>Hyalinoecia tubicola</u>					3	1	3	0,52	63,68
43	<u>Ophiopsila aranea</u>				1	2	1	3	0,23	63,91
44	<u>Lumbrineris impatiens</u>					5	1	2	0,63	64,54
45	<u>Pontophilus sculptus</u>				1	4	1	2	0,39	64,93
46	<u>Pitar rudis</u>				1	1	1	2	0,16	65,09
47	<u>Nemerte</u>				1	1	1	2	0,15	65,24
48	<u>Euclymene oerstedii</u>				1	1	1	2	0,15	65,39
49	<u>Ophiothrix fragilis</u>					3	1	1	0,63	66,02
50	<u>Eurynome aspera</u>				1	2	1	1	0,77	66,79
51	<u>Natica alderi</u>				1	2	1	1	0,25	67,04
52	<u>Dosinia exoleta</u>				1	2	1	1	0,22	67,26
53	<u>Eupolymnia nesidensis</u>				1	1	1	1	0,15	67,41
54	<u>Eunice torquata</u>				1	1	1	1	0,13	67,54

La proportion relativement réduite d'espèces gravellicoles est concomitante de celle des espèces caractéristiques tant du point de vue espèces que de celui des individus. En fait cette communauté n'est jamais installée sur de grandes surfaces mais plutôt apparaît sous forme de taches ou de langues à proximité d'autres peuplements tels la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*, les peuplements coralligènes, ou les fonds sablo-vaseux du début de l'étage circalittoral. La présence de courants importants provoque l'introduction de larves affectonnant ces biotopes voisins qui se développent avec plus ou moins de succès dans la communauté.

Enfin les pourcentages relatifs des principaux groupes zoologiques mettent en évidence un certain équilibre dans la représentation spécifique de ceux-ci, sinon dans leur représentation numérique modifiée par l'abondance d'*Aspidosiphon clavatus*.

25,70 % des espèces sont des Polychètes, suivies de 22,70 % de Mollusques, de 22,50 % de Crustacés et enfin de 15,00 % d'Echinodermes. Au contraire numériquement les Mollusques (22,50 %) précèdent les Sipunculides (19,60 %); alors que la représentation des Crustacés, Echinodermes et Annélides est pratiquement semblable, entre 15 et 14,2 %.

F. MONNIOT avait dès 1962 publié d'importantes « Recherches sur les graviers à Amphioxus de la région de Banyuls-sur-mer », travail très complet où l'on trouvera de précieux renseignements d'ordre faunistique (en particulier sur la microfaune), biologique et physico-chimique. Il m'est apparu cependant intéressant de reprendre l'étude de ce biotope à partir des méthodes biocénétiques précédemment définies, permettant ainsi la comparaison avec les peuplements voisins.

La répartition topographique des stations de graviers à Amphioxus recensées par F. MONNIOT correspond de très près à celle de notre communauté. Toutefois, aux abords immédiats de Banyuls, nous avons dû éliminer de celle-ci deux de ses stations : celle de l'anse du Troc et celle « sans Amphioxus » du côté sud de la plage des Elmes. En effet, le rejet de matériaux divers provenant de la construction de grands ensembles d'habitations et de celle du port-abri en ont modifié profondément le substrat et en conséquence la faune. Par contre une nouvelle localisation est à signaler : le long de la côte du cap Béar (st. 61, 62, 78).

Le titre même du travail de F. MONNIOT montre que cette dernière définit les fonds étudiés par la présence de l'Amphioxus quoiqu'ayant été amenée aussi à se préoccuper de fonds présentant les mêmes caractères physico-chimiques et faunistiques mais dépourvus d'Amphioxus. De fait, le critère de reconnaissance de la communauté est, plutôt que la présence de cette espèce, les limites

des conditions physico-chimiques (essentiellement granulométrie et rhéologie) entraînant son éventuelle présence. Le maximum de densité des *Amphioxus* correspond au faciès type de la communauté. Celui-ci, dans notre région, est installé entre 4 et 8 mètres de profondeur, parallèlement à la plage sableuse débutant au Racou. F. MONNIOT y a dénombré 20 *Amphioxus* en moyenne dans un litre de sable. La grande densité des *Amphioxus* est inversement proportionnelle à celle du reste de la macrofaune.

### *Communautés parallèles*

Si nous prenons la présence de l'*Amphioxus* comme critère de l'existence de cette communauté, il existe sur toutes les côtes de semblables biotopes caractérisés par un substrat dépourvu de particules fines, au-dessus duquel existe une importante circulation de l'eau de mer. Dès 1923 sur la côte de Plymouth, FORD a décrit une « *Spatangus purpureus* - *Venus fasciata* community » que THORSON a précisée sous le nom de « *Venus fasciata*-*Spisula elliptica*-*Branchiostoma* community » et où nous retrouvons de nombreuses analogies avec celle décrite ici.

Cependant et en se limitant aux côtes françaises, il semble que les peuplements à *Amphioxus* se présentent sous des faciès bien différents. Pour cette raison, F. MONNIOT distingue les « graviers à *Amphioxus* », propres, à grande densité en Céphalocordés, des « gravilles à *Amphioxus* » riches en débris organiques sous forme de coquilles ou de maërl auxquelles on peut raccorder la biocénose des « Sables et graviers sous l'influence de courants de fond » de PÉRÈS et PICARD ou la communauté à *Venus fasciata* de CABIOCH.

En fait, à partir du faciès littoral, que j'ai défini comme type on assiste à une évolution avec l'augmentation de profondeur et au contact de divers peuplements. Au niveau du substrat, cette évolution se manifeste par une hétérogénéité et une augmentation de taille des graviers, d'origine détritique, et par l'apparition d'une fraction, il est vrai peu importante, de particules fines. De même, le stock d'espèces provenant d'autres peuplements évolue avec le passage du voisinage de l'un à l'autre de ces peuplements. L'augmentation de taille des graviers favorise l'installation d'une faune et d'une flore sessiles (présence de petits concrétionnements de Lithothamniés, etc...) sans lien cependant avec l'endofaune. Dans cette évolution, le problème de l'appréciation du passage de la communauté aux peuplements voisins est parfois délicat.

### 3. FACIÈS DES SABLES VASEUX A *Nephtys hombergii*

Un certain nombre de stations situées à la limite de l'infralittoral dans des sables vaseux ou dans des vases sableuses présentent une

composition faunistique assez voisine quoique leurs degrés d'affinité aient des valeurs diverses et jamais très élevées (fig. 4, groupes G et H). Il en est de même si nous comparons ces stations avec d'autres situées à plus faible profondeur, dans les sables fins littoraux (groupe A), ou au contraire à plus grande profondeur, dans la vase circalittorale (groupe D). Les degrés d'affinité sont alors évidemment plus faibles mais aussi de valeurs très diverses. Cette hétérogénéité mise en évidence par le diagramme-treillis correspond au fait que ces stations ne forment pas une entité biocénétique, une communauté, mais une zone de transition entre principalement les peuplements des sables fins littoraux (communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*) et ceux de la vase circalittorale. Cependant la dominance de certaines espèces, au premier rang d'entre elles *Nephtys hombergii*, montre que celles-ci ont trouvé dans ces stations des conditions particulières très favorables à leur développement. Grâce à cette dominance élevée et très différente de certaines espèces par rapport à celle obtenue dans d'autres peuplements, on peut conclure à l'existence d'un faciès. L'emploi de la méthode des indices biologiques ainsi que celle des coefficients de transition nous permet de comparer ces stations les unes par rapport aux autres et par rapport aux communautés voisines.

50 prélèvements ont été effectués dans 18 stations dont deux ont été éliminées des tableaux de définition du faciès non pas en raison du caractère de mélange de leur faune (puisqu'il s'agit de tout le peuplement) mais en raison du fait que ce sont les deux seules stations de cet ensemble présentant un mélange d'espèces provenant non seulement des sables fins littoraux et de la vase circalittorale mais aussi de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*. Ces deux stations sont d'ailleurs situées à l'entrée de la baie du Troc (St 12 et 13) et correspondent à la délimitation de F. MONNIOT dans les graviers à *Amphioxus*, fonds depuis perturbés par les rejets du dragage du port-abri de Banyuls.

#### *Situation géographique et conditions physico-chimiques*

Ce faciès est donc installé entre les communautés infralittorales, essentiellement celle des sables fins à *Spisula subtruncata*, et les peuplements de la vase circalittorale. Il existe des marges de contact plus réduites avec la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*, avec les herbiers à Posidonies et le coralligène.

Les stations se répartissent entre 20 et 33 mètres de profondeur correspondant grossièrement aux limites du maximum de la variation thermique annuelle de l'eau de mer (GUILLE et SOYER, 1970). Aussi ces profondeurs sont une limite thermique pour les espèces, on y rencontrera encore quelques espèces très eurythermes et déjà quelques espèces à tendance sténotherme.

Le substrat est constitué d'un mélange de pélites et de sables fins (taille des grains inférieurs à 500  $\mu$ ) en proportions variant pour chacune de ces fractions, et d'une manière inversement proportionnelle,

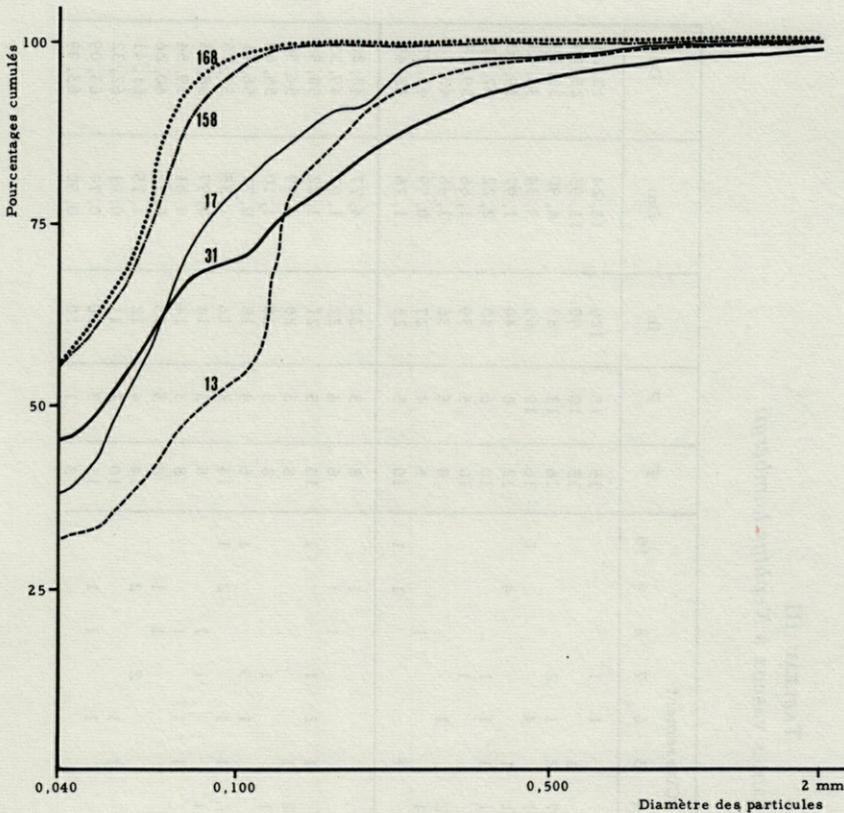


FIG. 7. — Granulométrie dans 5 stations du faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii*.

de 30 à 60 %. La fraction sables grossiers et graviers ne dépasse pas généralement 10 % (fig. 7).

#### *Composition faunistique*

269 espèces ont été recensées dont 8 épibiotes. Chaque dragage contenait en moyenne 58 espèces représentées par 542 individus. Le tableau des indices biologiques (III) comprend 57 espèces classées représentant près de 75 % de la faune totale.

Il est bien évident, puisque nous considérons ce faciès comme une zone de transition, que nous ne pouvons y rencontrer d'espèce caractéristique. Il peut cependant se trouver quelques espèces récoltées dans aucun autre biotope mais elles sont rares et doivent être recherchées à nouveau ailleurs. La caractérisation du faciès doit donc être faite à partir des espèces classées, les espèces préférantes en premier lieu, les espèces accompagnatrices constantes ensuite.

TABLEAU III  
Faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii*

Liste des Espèces	Classement										F	P	Ib	Dm	Dc
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10					
1 <i>Ampelisca diadema</i>	6	3	4			1	1				15	15	129	13, 24	13, 24
2 <i>Nephtys hombergii</i>	4	4	1		1						15	10	90	11, 95	25, 19
3 <i>Cultellus tenuis</i>		1		7	2	1	2				16	13	83	4, 90	30, 09
4 <i>Lumbrineris impatiens</i>	1	1	2	1		4				1	16	10	63	3, 34	33, 43
5 <i>Notomastus latericeus</i>	1	1		1	1				4		12	8	40	1, 97	35, 40
6 <i>Anapagurus breviaculeatus</i>	1		1	1	1	1	1				10	6	40	2, 22	37, 62
7 <i>Hyalinoecia bilineata</i>	1	1	2				1				10	5	39	1, 66	39, 28
8 <i>Goniada maculata</i>		1	1	2		1					8	5	36	1, 46	40, 74
9 <i>Scoloplos armiger</i>		1	1	1				1			5	4	27	0, 99	41, 73
10 <i>Aspidosiphon clavatus</i>			2		1				1	1	10	5	25	1, 76	43, 49
11 <i>Corbula gibba</i>	2								1		8	3	22	4, 77	48, 26
12 <i>Nucula turgida</i>		1	1					1	1		6	4	22	1, 07	49, 33
13 <i>Prinospio pinnata</i>					1	2	1			1	10	5	21	1, 22	50, 55
14 <i>Spisula subtruncata</i>				2	1						8	3	20	3, 99	54, 54
15 <i>Dentalium inaequicostatum</i>		1		1			1				8	3	20	1, 10	55, 64
16 <i>Ampharete acutifrons</i>						1	3			1	6	4	18	0, 77	56, 41
17 <i>Amphiura chiajei</i>					1	1			2	1	14	3	16	1, 35	57, 76
18 <i>Venus ovata</i>				1			1	1			8	3	14	0, 97	58, 73
19 <i>Abra alba</i>				1	1	1		1			8	3	14	0, 81	59, 54
20 <i>Nephtys incisa</i>			1					1	1		8	3	13	0, 72	60, 26
21 <i>Glycera rouxii</i>							2		2		14	4	12	1, 15	61, 41
22 <i>Pagurus cuanensis</i>				1	1						10	2	11	0, 91	62, 32
23 <i>Laonice cirrata</i>						1		1	1		11	3	10	0, 77	63, 09
24 <i>Abra nitida</i>	1										3	1	10	0, 90	63, 99

25	<i>Photis longicaudata</i>			1	1	4	2	9	0, 29	64, 28
26	<i>Turritella triplicata</i>	1				3	1	9	1, 53	65, 81
27	<i>Ebalia granulosa</i>		1		1	7	2	8	0, 94	66, 75
28	<i>Processa canaliculata</i>	1				1	1	8	0, 34	67, 09
29	<i>Sternaspis scutata</i>		1			7	1	7	0, 56	67, 65
30	<i>Lumbrineris gracilis</i>		1			4	1	7	0, 28	67, 93
31	<i>Terebellides stroemi</i>			1		5	1	6	0, 67	68, 60
32	<i>Amage adspersa</i>			1		5	1	6	0, 40	69, 00
33	<i>Thyone cherbonnieri</i>				1 1	6	2	5	0, 44	69, 44
34	<i>Glycinde nordmanni</i>				2	6	2	4	0, 34	69, 78
35	<i>Drilonereis filum</i>			1		5	1	4	0, 32	70, 10
36	<i>Paguristes oculatus</i>			1		1	1	4	0, 35	70, 45
37	<i>Amphiura filiformis</i>			1		1	1	4	0, 19	70, 64
38	<i>Lumbrineris latreillii</i>				1	5	1	3	0, 50	71, 14
39	<i>Glycera gigantea</i>			1		1	1	3	0, 17	71, 31
40	<i>Apseudes</i>				1	7	1	2	0, 44	71, 75
41	<i>Tellina distorta</i>				2	4	2	2	0, 30	72, 05
42	<i>Polycirrus aurantiacus</i>			1		3	1	2	0, 25	72, 30
43	<i>Sthenelais limicola</i>			1		3	1	2	0, 18	72, 48
44	<i>Apseudes latreillii mediter.</i>			1		3	1	2	0, 16	72, 64
45	<i>Amphictene auricoma</i>			1		2	1	2	0, 10	72, 74
46	<i>Aporrhais pes-pelecani</i>			1		2	1	2	0, 10	72, 84
47	<i>Hyalinoecia fauveli</i>				1	1	1	2	0, 16	73, 00
48	<i>Ophiura albida</i>				1	5	1	1	0, 37	73, 37
49	<i>Sabatia utriculus</i>			1		5	1	1	0, 31	73, 68
50	<i>Paralacydonia paradoxa</i>			1		5	1	1	0, 24	73, 92
51	<i>Marphysa bellii</i>			1		5	1	1	0, 21	74, 13
52	<i>Tellina donacina</i>			1		4	1	1	0, 16	74, 29
53	<i>Cardium paucicostatum</i>			1		3	1	1	0, 08	74, 37
54	<i>Leptocheirus dellavalei</i>			1		2	1	1	0, 15	74, 52
55	<i>Eunice pennata</i>			1		1	1	1	0, 12	74, 64

1. Espèces préférantes

- constantes : *Ampelisca diadema*  
*Nephtys hombergii*  
*Cultellus tenuis*  
*Lumbrineris impatiens*  
*Notomastus latericeus*  
*Anapagurus breviaculeatus*  
*Hyalinoecia bilineata*  
*Goniada maculata*  
*Aspidosiphon clavatus*
- commune : *Scoloplos armiger*

2. Espèces accompagnatrices constantes

- Corbula gibba*  
*Prionospio pinnata*  
*Spisula subtruncata*  
*Dentalium inaequicostatum*  
*Amphiura chiajei*  
*Venus ovata*  
*Abra alba*  
*Nephtys incisa*  
*Glycera rouxii*  
*Pagurus cuanensis*  
*Laonice cirrata*

L'importance des différents stocks d'animaux suivant leurs affinités granulométriques est la suivante :

Limicoles tolérantes . . . .	36 %
Sabulicoles tolérantes . . . .	22 %
Indifférentes . . . . .	34 %
Mixticoles . . . . .	8 %

40,4 % des espèces sont des Polychètes, suivies de 25,6 % de Mollusques, de 19 % de Crustacés et de 8,5 % d'Echinodermes. Numériquement la proportion de Polychètes et de Mollusques varie peu : 41,2 et 25,9 % respectivement; celle des Crustacés augmente (24,1 %) alors que celle des Echinodermes est encore plus réduite avec 4,80 % seulement.

Nous avons choisi pour dénommer ce faciès le nom de l'espèce *Nephtys hombergii* quoique celle-ci ne soit que la deuxième espèce préférante constante. En effet, la première, *Ampelisca diadema*, est très ubiquiste, présente dans tous les peuplements que nous avons délimités, avec une présence et une dominance le plus souvent importante. *Nephtys hombergii* est aussi présente de la côte au large dès qu'apparaît une fraction notable de sable mais avec une fréquence et une abondance beaucoup plus faibles que dans ce faciès.

Il en est de même pour un certain nombre d'espèces sabulicoles, limicoles ou indifférentes à la nature du substrat, par exemple *Anapagurus breviaculeatus*, *Hyalinoecia bilineata*, *Nucula turgida*, *Cultellus tenuis*, *Goniada maculata* etc. alors que les espèces plus strictes quant à leurs exigences granulométriques ou bathymétriques sont pourvues d'indices biologiques faibles ou même en sont dépourvues, par exemple *Spisula subtruncata*, *Apeudes latreilli mediterraneus*, *Terebellides stroemi*, *Sternaspis scutata*, *Amphiura filiformis*, *Marphysa bellii* etc.

La répartition des animaux en fonction de leurs affinités granulométriques montre que ce faciès est le lieu de contact entre les faunes limicole circalittorale et sabulicole infralittorale; cette dernière d'ailleurs numériquement moins bien représentée quoique les deux fractions soient en moyenne d'importance égale dans le substrat. A ce propos, nous verrons d'une manière plus générale que dès qu'apparaît une fraction notable de pérites, la composition faunistique tombe alors sous son influence prépondérante.

A l'intérieur du faciès, une étude précise en fonction de la bathymétrie et du substrat devrait mettre en évidence une évolution dans l'espace entre les deux faunes, sabulicole et limicole. Cette évolution est en partie masquée par l'existence de conditions différentes entre les stations situées au large de la plage sableuse, au nord, et celles au large de la côte rocheuse, au sud. On peut grouper ces stations en deux groupes H et G (diagramme-treillis) (fig. n° 4) que l'emploi des coefficients de transition justifiera.

Le groupe G comprend les stations nord sauf une, plus une station sud, au large de Banyuls, proche de la limite de la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*. Le groupe H comprend les stations sud sauf donc une, plus une station nord située à la limite du peuplement de la vase circalittorale.

On pourrait conclure à l'existence de deux faciès, l'un sablo-vaseux, l'autre vaso-sableux. L'analyse granulométrique comparée des substrats de ces deux groupes de stations ne laisse en fait apparaître aucune différence significative et dans chacun d'eux on constate la même évolution du substrat en fonction de l'éloignement de la côte. L'explication des variations de la composition qualitative et quantitative de la faune des deux groupes est à rechercher plutôt, comme dans le cas de la distinction de deux faciès dans la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*, dans les conditions topographiques, rhéologiques, thermiques, différentes régnant au large de la plage fermant la plaine du Roussillon et au droit de la côte rocheuse des Albères. Dans le premier cas, les espèces sabulicoles eurythermes descendent à une profondeur plus importante que dans le second où au contraire il y a une remontée des espèces limicoles sténothermes.

L'emploi des coefficients de transition appliqués à l'ensemble des stations des deux groupes met en évidence leurs différences faunistiques :

Chacun d'eux est comparé aux peuplements voisins avec lequel il est le plus en contact : du côté infralittoral la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*, du côté circalittoral deux peuplements subdivisions de la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis* : pour le groupe G la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*, pour le groupe H le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*.

La somme des dominances moyennes des espèces caractéristiques de la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* ainsi que des espèces absentes des deux peuplements de la vase circalittorale est égale à 76,55 % et la même somme dans le cas de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* est de 70,84 % alors qu'elle atteint 68,92 % pour le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*.

La somme des dominances moyennes des espèces de la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* présentes dans le faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii* est de 26,91 % pour les stations du groupe G et de 3,75 % pour celles du groupe H. Celle des espèces de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* présentes dans les stations du groupe H est de 10,77 % alors que celle relative au faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* par rapport au groupe G est de 14,05 %.

L'affinité de la faune du groupe H pour celles de la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* et de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* est donc respectivement :

$$26,91 \times \frac{68,92 \times 100}{68,92 + 76,55} = 1264,77 \text{ soit en pourcentage : } 68,95 \%$$

$$10,77 \times \frac{76,55 \times 100}{76,55 + 68,92} = 570,08 \text{ soit en pourcentage : } 31,05 \%$$

D'autre part, l'affinité de la faune du groupe G pour celles de la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* et du faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* est respectivement :

$$3,75 \times \frac{70,84 \times 100}{70,84 + 76,55} = 183,75 \text{ soit en pourcentage : } 20,40 \%$$

$$14,05 \times \frac{76,55 \times 100}{76,55 + 70,84} = 716,55 \text{ soit en pourcentage : } 79,60 \%$$

Ainsi les coefficients de transition mettent clairement en valeur les différences dans la composition des marges de contact au nord et au sud du cap Béar, différences peu évidentes par le seul emploi des degrés d'affinité entre prélèvements pris deux à deux (fig. 4). Il est vrai que le fait d'avoir élargi l'emploi des coefficients de transition, établis par PICARD à partir des espèces

exclusives, aux autres espèces que les peuplements considérés n'ont pas en commun, augmente considérablement les différences de valeur des affinités respectives.

Cependant l'étude détaillée de la composition qualitative et quantitative de la faune des deux groupes de stations démontre l'homogénéité du faciès. La quasi-unanimité des espèces présentes dans un des deux groupes est présente dans l'autre. Si l'on dresse, pour chacun de ceux-ci, une liste des espèces en fonction de la valeur de leur indice biologique, le classement obtenu est très proche comme l'illustre le tableau suivant limité aux dix premières espèces classées (préférantes) :

Groupe H		Groupe G	
1. <i>Ampelisca diadema</i> .....	785	1. <i>Ampelisca diadema</i> .....	811
2. <i>Nephtys hombergii</i> .....	600	2. <i>Nephtys hombergii</i> .....	644
3. <i>Cultellus tenuis</i> .....	528	3. <i>Cultellus tenuis</i> .....	477
4. <i>Lumbrineris impatiens</i> ..	428	4. <i>Goniada maculata</i> .....	400
5. <i>Nucula turgida</i> .....	285	5. <i>Anapagurus breviaculeatus</i>	377
6. <i>Corbula gibba</i> .....	285	6. <i>Lumbrineris impatiens</i> ..	366
7. <i>Hyalinoecia bilineata</i> ...	242	7. <i>Notomastus latericeus</i> ...	333
8. <i>Spisula subtruncata</i> ....	185	8. <i>Scoloplos armiger</i> .....	300
9. <i>Notomastus latericeus</i> ...	142	9. <i>Hyalinoecia bilineata</i> ...	244
10. <i>Venus ovata</i> .....	142	10. <i>Dental. inaequicostatum</i> ..	222

Les espèces absentes dans l'un ou l'autre cas sont cependant classées mais grâce à un indice biologique plus faible.

Il n'y a donc pas lieu de distinguer deux faciès dans cette marge de contact entre les peuplements circa- et infralittoraux. Celle-ci est dépendante non seulement de l'évolution progressive entre ces peuplements mais aussi des conditions physico-chimiques locales qui s'y juxtaposent. Elle ne peut prendre d'ailleurs valeur de faciès que par suite de la dominance significative de quelques espèces.

#### *Communautés parallèles*

Le terme de communautés parallèles est mal approprié pour un faciès mais nous l'employons cependant car un certain nombre d'auteurs, avec plus ou moins de réserve, ont donné valeur de communauté à des peuplements de composition faunistique et de situation topographique similaires. Ainsi THORSON, après PETERSEN, les définit sous le nom de « *Syndosmya community* » située dans des zones abritées ou d'estuaires dont le substrat est sablo-vaseux et dont la salinité est souvent diminuée. Les genres caractéristiques en sont : *Syndosmya* (*Abra*), *Cultellus*, *Corbula*, *Nucula*, *Pectinaria*, *Nephtys* et *Echinocardium*. Toutefois, THORSON souligne le caractère instable de cette communauté comme le montrent les fluctuations annuelles « énormes » de la composition quantitative de

la faune et la possibilité, par augmentation de la teneur en sable ou en vase du substrat, du passage, respectivement, à la communauté à *Venus gallina* ou à celle à *Amphiura*.

Aussi d'autres auteurs placent tout ou partie de ce type de peuplement à l'intérieur des deux communautés précédemment citées, en tant qu'aspect évolutif (FORD, 1923 par exemple).

PÉRÈS et PICARD (1958) avaient tout d'abord distingué une biocénose « des fonds meubles instables » correspondant partiellement au peuplement ici envisagé. PICARD (1965) remarque que la notion d'instabilité est en contradiction avec la définition de la biocénose donnée par MÖBIUS. Aussi PÉRÈS (1967) considère les « peuplements à *Abra-Nucula* » comme un faciès d'envasement des divers sables terrigènes infralittoraux.

Enfin d'autres auteurs ont évité de donner toute valeur biocénotique à ce type de peuplement et l'ont caractérisé soit par l'espèce la plus abondante (fonds à *Corbula gibba* de CABIOCH, 1961) soit par la nature du substrat (JONES, 1952).

L'examen de la composition faunistique, qualitative et quantitative, ainsi que les conditions physico-chimiques des peuplements mis en parallèle, met en relief une certaine hétérogénéité de ces données. Celle-ci est due au fait que tous ces peuplements sont des marges de contact entre plusieurs communautés infra- et cirralittorales, dont deux essentiellement celle à *Venus gallina* (sables fins infralittoraux) et celle à *Amphiura* (vase cirralittorale). Suivant la disposition des marges de contact entre ces communautés auxquelles peuvent s'en ajouter d'autres, suivant l'influence de tel ou tel des facteurs physico-chimiques, la composition du mélange faunistique diffère.

La présence du genre *Abra* est considérée par THORSON comme caractéristique. L'espèce *Abra alba* est commune dans le faciès à *Nephtys hombergii* et classée au 19<sup>e</sup> rang. Elle est par ailleurs préférante commune de la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* (7<sup>e</sup> rang). Nous reviendrons plus loin sur les caractéristiques écologiques très variables de *Abra alba* suivant les régions marines, comme l'a montré EISMA (1966).

#### 4. LA COMMUNAUTÉ DES FONDS ENVASÉS A *Amphiura filiformis*

Cette communauté a été délimitée à partir des groupes de stations C, D, E et F du diagramme-treillis (fig. 3). Celui-ci permet en effet de distinguer quatre groupes de stations qui présentent cependant une certaine affinité entre eux. L'étude de la composition qualitative et quantitative de la faune de chacun d'entre eux, ainsi que de leurs conditions physico-chimiques, concorde avec les données mises en

évidence par le diagramme-treillis, à savoir l'existence de quatre peuplements distincts ayant cependant un certain nombre de caractères faunistiques et physico-chimiques communs. Ces quatre peuplements ne peuvent donc être considérés comme des communautés particulières. Leur étude détaillée permettra de conclure quant à leur valeur biocénétique.

Il est cependant utile de préciser dès maintenant que dans la description de ces peuplements la notion d'espèces caractéristiques n'est retenue que par comparaison entre chacun de ceux-ci. Un important stock d'espèces est en effet caractéristique de la communauté toute entière; il correspond grossièrement aux espèces limicoles à tendance sténotherme. La liste de celles-ci peut être déduite de la lecture de l'index faunistique donnant la totalité des espèces recensées en fonction de leur répartition dans les 7 peuplements délimités de notre zone d'étude.

#### a) Sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*

67 prélèvements ont été effectués dans 31 stations dont une seule a été éliminée des tableaux de définition du peuplement.

#### *Situation géographique et conditions physico-chimiques*

Cette sous-communauté est installée de 40 à 90 mètres de profondeur sauf au large du cap Béar où elle ne débute que vers 80 mètres. En fait, du côté littoral, ce peuplement suit grossièrement la limite des fonds comportant plus de 60 % de pélites et évite donc la langue détritique qui part du cap Béar vers l'est et s'infléchit progressivement vers le sud. La limite vers le large est non seulement conditionnée par le changement de la nature du substrat mais aussi par la profondeur et sans doute les conditions thermiques afférentes.

Le substrat comporte donc une fraction de pélites toujours supérieure à 60 % et qui peut atteindre 94 %. Les autres fractions granulométriques sont donc toujours faiblement représentées, aucune d'entre elles ne dépasse jamais 10 % (fig. 8).

Par sa répartition bathymétrique, cette sous-communauté est soumise à de faibles variations thermiques annuelles. Toutefois au large de la plage sableuse, le mélange des eaux de surface et de fond est plus important et pour l'année 1967-68, on constate une variation annuelle de 7°4 à 40 mètres qui est encore de 3°8 à 90 mètres (GUILLE et SOYER, 1970). L'ensemble de la faune de la sous-communauté se caractérisera cependant par la disparition des espèces eurythermes littorales.

#### *Composition faunistique*

175 espèces, parmi celles-ci 28 appartenant à l'épifaune sessile, ont été récoltées. Chaque dragage contenait en moyenne 33 espèces représentées par 92 individus. Le tableau des indices biologiques (IV) comprend 53 espèces classées correspondant à 81,09 % des animaux recensés.

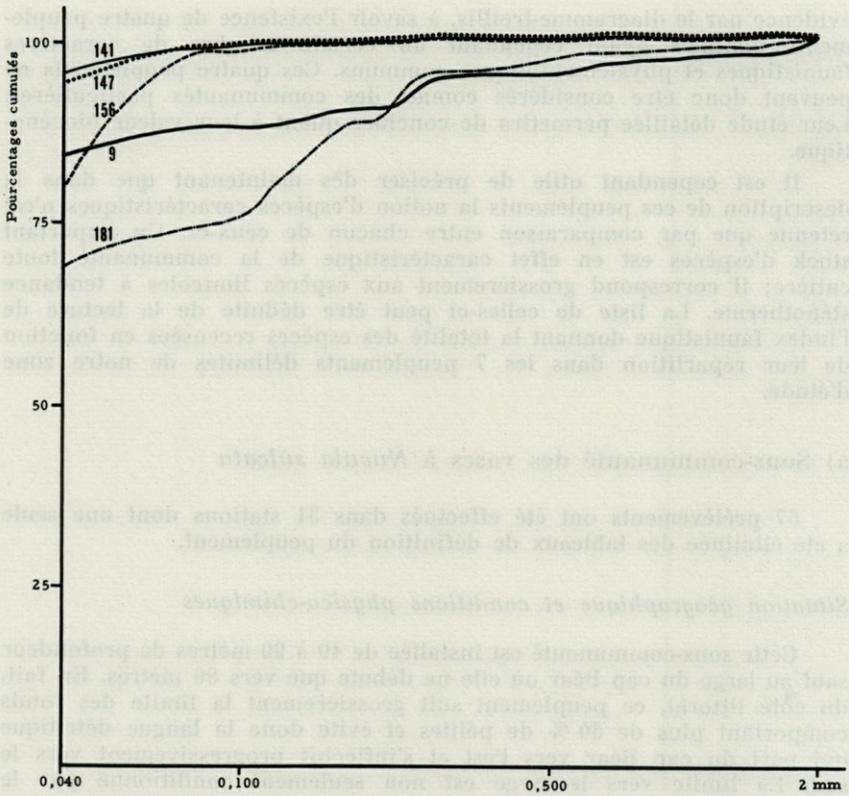


FIG. 8. — Granulométrie dans 5 stations de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*.

1. Espèces caractéristiques

- 2° ordre constante : *Nucula sulcata*
- 2° ordre rare : *Turritella carinata communis*
- 3° ordre communes : *Golfingia procera*  
*Harpinia dellavallei*  
*Eusirus longipes*  
*Jaxea nocturna*  
*Paranaitis lineata*  
*Magelona rosea*  
*Prionospio cirrifera*
- 3° ordre rare : *Aricidea catherinae*

2. Espèces préférantes constantes

- Prionospio pinnata*
- Terebellides stroemi*

*Sternaspis scutata*  
*Lumbrineris impatiens*  
*Nephtys incisa*  
*Notomastus latericeus*  
*Trachythyone tergestina*  
*Glycera rouxii*  
*Ninoë kinbergi*  
*Alpheus glaber*

3. Espèces accompagnatrices constantes

*Praxilella gracilis*  
*Marphysa bellii*  
*Ampelisca diadema*  
*Trachythyone elongata*  
*Goneplax rhomboides*  
*Ampharete acutifrons*  
*Amphiura filiformis*  
*Leanira yhleni*  
*Chaetozone setosa*

11 espèces sont caractéristiques de cette sous-communauté. Parmi celles-ci, deux seulement sont classées (2<sup>e</sup> ordre), *Nucula sulcata* et *Turritella carinata communis*. *Nucula sulcata* est par ailleurs constante et a donc été choisie pour dénommer le peuplement. Aucune espèce caractéristique n'est donc dans les 10 premières espèces classées selon la valeur de leur indice biologique (espèces préférantes). La distinction entre les diverses sous-communautés ou faciès de la communauté à *Amphiura filiformis* repose en fait, non pas sur les espèces caractéristiques, dont nous avons par ailleurs déjà souligné le caractère relatif, mais sur les classements différents d'un certain nombre d'espèces généralement présentes dans toute la communauté.

La proportion des espèces constantes dans le tableau n° 4 des espèces classées est importante : 20 sur un total de 53. Parmi les 20 premières espèces, 16 sont constantes. Ces 20 premières espèces représentent les 2/3 de la faune totale de la sous-communauté alors que déjà les espèces préférantes forment presque 50 % de celle-ci. Le peuplement est donc bien homogène.

Les espèces limicoles représentent une très forte proportion de celui-ci, comme le montre le tableau suivant :

Espèces limicoles strictes . . . . .	22 %	} 86 %
Espèces limicoles tolérantes ..	64 %	
Espèces indifférentes . . . . .	8 %	
Espèces gravellicoles tolérantes.	3 %	
Espèces mixticoles . . . . .	2 %	
Espèces sabulicoles tolérantes ..	1 %	

TABLEAU IV  
Sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*

Liste des Espèces	Classement										F	P	Ib	Dm	Dc
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10					
1 <i>Priostosio pinnata</i>	11	5	4	3	2	1	1	1			29	28	231	10,28	10,28
2 <i>Terebellides stroemi</i>	12	2	6	1	3	1	1	2	1		30	28	223	8,72	19,00
3 <i>Sternaspis scutata</i>	1	7	5	1	3	1	2	3			28	23	160	5,40	24,40
4 <i>Lumbrineris impatiens</i>		4	2	4	1	3	3	1	2		26	20	118	4,07	28,47
5 <i>Nephtys incisa</i>		2	1	2	7	3	3	1	1	1	26	21	115	4,04	32,51
6 <i>Notomastus latericeus</i>	1	2	2	2	4	2	3	1	1	1	26	18	109	3,72	36,23
7 <i>Trachythone tergestina</i>	1	1	1	4	4	2	1	3	2		26	19	101	3,43	39,66
8 <i>Glycera rouxii</i>	1	3	1	4	2	1	4	1	4	1	25	16	84	3,38	43,04
9 <i>Ninoë kinbergi</i>	2	3	2	1	2	1	2	2	3	24	16	83	3,73	46,77	
10 <i>Alpheus glaber</i>	1	1	1	3	1	1	1	1	3	22	12	55	2,35	49,12	
11 <i>Praxillella gracilis</i>		1		3	1	1	1	1	4	1	20	12	47	2,15	51,27
12 <i>Marphysa bellii</i>		1	1		2	1	2	4	1	19	12	46	2,37	53,64	
13 <i>Ampelisca diadema</i>	1	3		1	1	1				15	6	43	2,48	56,12	
14 <i>Ostergrenia digitata</i>	1	1			5	1	1	1	1	10	9	42	2,60	58,72	
15 <i>Trachythone elongata</i>		2	1		1	1	2	1	1	22	8	36	1,75	60,47	
16 <i>Goneplax rhomboïdes</i>	2				1	1	3	3	3	20	10	33	1,89	62,36	
17 <i>Ampharete acutifrons</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	16	6	25	1,11	63,47	
18 <i>Thyone cherbonnieri</i>		1	1				1		2	14	5	20	1,19	64,66	
19 <i>Apeudes</i> sp.		2								12	4	20	1,21	65,87	
20 <i>Amphiura chiajei</i>		2			1					9	3	20	0,74	66,61	
21 <i>Scotoplos armiger</i>	1			1	1	1	2	1	1	8	5	18	0,80	67,41	
22 <i>Aspidosiphon clavatus</i>	1		1					1		7	3	17	0,76	68,17	
23 <i>Tharyx marioni</i>				1	1	1	1	1	1	12	4	16	0,83	69,00	

24	<i>Nucula sulcata</i>	1	1	1	2	18	5	15	0,93	69,93
25	<i>Amphiuira filiformis</i>		1	1	2	16	5	14	1,41	71,34
26	<i>Turritella triplicata</i>	2				3	2	14	0,40	71,74
27	<i>Leanira yhlani</i>	1		2		16	3	13	0,92	72,66
28	<i>Ampelisca gibba</i>		1	2	1	11	6	13	0,61	73,27
29	<i>Callianassa subterranea</i>	1		1		7	2	11	0,41	73,68
30	<i>Prionospio ehlersi</i>		1			3	2	11	0,30	73,98
31	<i>Chaetozone setosa</i>			1	2	18	5	9	1,14	75,12
32	<i>Brissopsis lyrifera</i>			2	1	11	4	9	0,77	75,89
33	<i>Glandiceps talaboti</i>		1	1	1	10	3	9	0,63	76,52
34	<i>Nephtys histricis</i>	1				2	1	9	0,44	76,96
35	<i>Turritella carinata communis</i>	1				1	1	9	0,14	77,10
36	<i>Abra nitida</i>		1			5	1	6	0,34	77,44
37	<i>Ebalia granulosa</i>			1	1	4	3	6	0,38	77,82
38	<i>Abra prismatica</i>	1				1	1	6	0,18	78,00
39	<i>Cultellus tenuis</i>			1	1	3	2	5	0,18	78,18
40	<i>Nucula nucleus</i>				1	3	2	5	0,19	78,37
41	<i>Praxillella praetermissa</i>		1			6	1	4	0,36	78,73
42	<i>Amphicteris gunneri</i>		1			10	1	3	0,39	79,12
43	<i>Spiophanes kroyeri reyssii</i>			1		3	1	3	0,20	79,32
44	<i>Dasybranchus caducus</i>			1		3	1	3	0,17	79,49
45	<i>Nothria conchilega</i>			1		3	1	3	0,16	79,65
46	<i>Zozia chamasolen</i>			1		3	1	3	0,15	79,80
47	<i>Glycera capitata</i>			1		2	1	3	0,19	79,99
48	<i>Pista cristata</i>				1	5	1	2	0,21	80,20
49	<i>Tharyx heterochaeta</i>				1	1	1	2	0,10	80,30
50	<i>Magelona alleni</i>					10	1	1	0,54	80,84
51	<i>Thracia papyracea</i>				1	2	1	1	0,11	80,95
52	<i>Dentalium inaequicostatum</i>				1	1	1	1	0,08	81,03
53	<i>Aporrhais pes-pellicani</i>				1	1	1	1	0,06	81,09

La distinction entre espèces limicoles strictes et limicoles tolérantes est relative et basée à notre sens, sur les valeurs différentes des dominances des espèces suivant les proportions du mélange de la fraction pélites avec les autres fractions granulométriques du substrat. Ainsi la dominance des espèces limicoles tolérantes est proportionnelle à la valeur du pourcentage de pélites alors que les espèces limicoles strictes disparaissent dès que celui-ci n'est pas largement prépondérant.

Le groupe zoologique le mieux représenté dans la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* est celui des Polychètes auquel appartient 56 % des espèces et 69 % des individus. Parmi les 10 espèces préférantes, 8 sont des Polychètes, soit 43,34 % de la faune totale. Les trois autres groupes principaux, Echinodermes, Crustacés et Mollusques, ne forment respectivement que 15,3 %, 14 % et 10 % des espèces, 13 %, 11,9 % et 6,4 % des individus.

#### b) Faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*

L'étude du groupe de stations D mis en évidence par le diagramme-treillis (fig. 3) révèle l'existence d'un faciès particulier de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*. Ce faciès est caractérisé par l'abondance du Polychète sédentaire *Scoloplos armiger*.

41 prélèvements dans 15 stations ont été effectués dans ce faciès. Les résultats faunistiques concernant toutes les stations figurent dans les tableaux de définition; les marges de contact avec les peuplements voisins sont donc étroites.

#### *Situation géographique et conditions physico-chimiques*

Ce faciès est installé de 30 à 42,5 mètres de profondeur. 14 des 15 stations sont groupées au nord du cap l'Abeille, débutant juste en avant du plateau coralligène qui prolonge ce cap. La quinzième station (n° 151) est située au nord du cap Béar, par 40 mètres de profondeur.

Le caractère remarquable de la composition granulométrique du substrat (fig. 9) est la présence de deux fractions seulement : des pélites dépassant toujours largement 50 % (à une exception près, la station 23) et des sables fins (taille des grains inférieure à 80  $\mu$ ). Il s'agit donc d'un sédiment très fin dépourvu pratiquement de toutes particules moyennes et a fortiori plus grossières. Il diffère notablement du substrat du faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii* composé lui aussi essentiellement de ces deux fractions mais dans des proportions différentes. La proportion des pélites y est moins importante et la taille des particules de sable fin peut atteindre 200  $\mu$ . Sur le pont du bateau, à la remontée de la drague, on se trouve en présence d'une vase fluide qui permet un tri facile des animaux. Nous avons vu que cette fluidité de la vase et la situation topographique de ce faciès est en relation avec l'existence d'un courant de retour, par rapport à celui dominant de

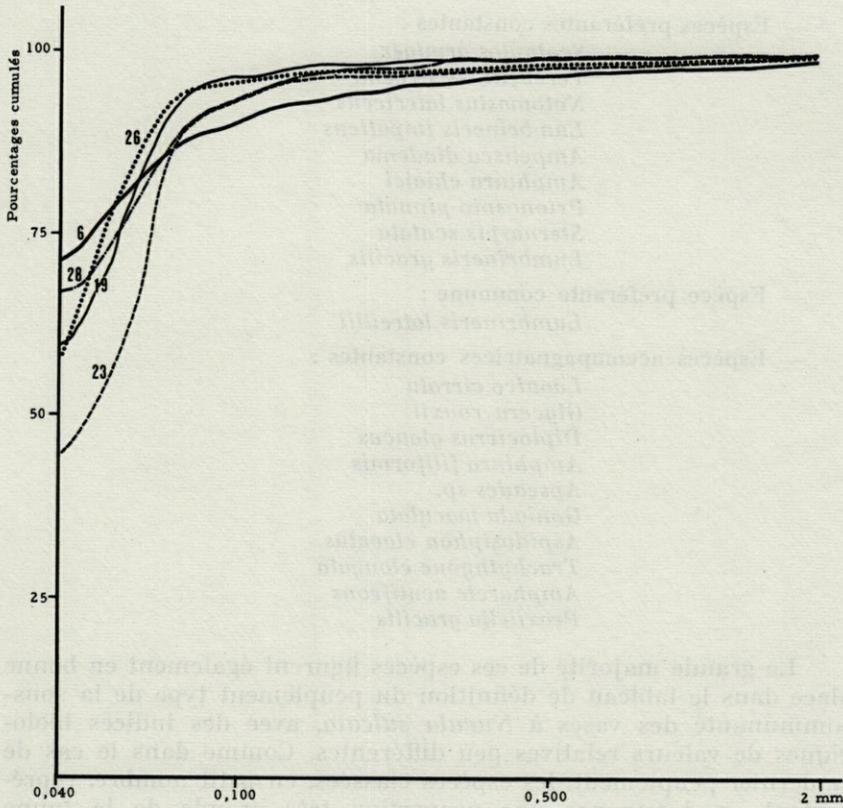


Fig. 9. — Granulométrie dans 5 stations du faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*.

direction nord-sud, en avant des caps Béar et de l'Abeille. Celui-ci provoque une sédimentation particulièrement rapide.

Dans la baie de Banyuls, la température de l'eau au voisinage du fond subit une variation annuelle entre 30 et 40 mètres de profondeur de 4°3 à 2°6. Comme dans le cas du peuplement type de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*, malgré une plus faible profondeur, les espèces eurythermes littorales ont disparu et quelques espèces nettement sténothermes sont présentes comme par exemple : *Amphiura filiformis*, *Maldane glebifex*, etc...

#### Composition faunistique

161 espèces ont été récoltées dont 11 épibiotes sessiles. En moyenne les 40 espèces de chaque prélèvement correspondent à 200 individus présents. Le tableau des indices biologiques (n° V) comprend seulement 38 espèces représentant 83,35 % de la faune totale.

- Espèces préférantes constantes :
  - Scoloplos armiger*
  - Terebellides stroemi*
  - Notomastus latericeus*
  - Lumbrineris impatiens*
  - Ampelisca diadema*
  - Amphiura chiajei*
  - Prionospio pinnata*
  - Sternaspis scutata*
  - Lumbrineris gracilis*
- Espèce préférante commune :
  - Lumbrineris latreillii*
- Espèces accompagnatrices constantes :
  - Laonice cirrata*
  - Glycera rouxii*
  - Diplocirrus glaucus*
  - Amphiura filiformis*
  - Apeudes sp.*
  - Goniada maculata*
  - Aspidosiphon clavatus*
  - Trachythyone elongata*
  - Ampharete acutifrons*
  - Praxillella gracilis*

La grande majorité de ces espèces figurent également en bonne place dans le tableau de définition du peuplement type de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*, avec des indices biologiques de valeurs relatives peu différentes. Comme dans le cas de ce dernier peuplement, les espèces classées, en petit nombre, représentent en dominance une proportion très grande de la faune totale, plus de 83 %. Les cinq premières espèces, à elles seules, forment près de 50 % de celle-ci. Le peuplement est très homogène.

*Scoloplos armiger* a le plus fort indice biologique : 110 sur 150, maximum possible. Présente dans toutes les stations, cette Polychète a une dominance moyenne de 17,43 %. Dans un prélèvement de 50 dm<sup>3</sup> de sédiment effectué à la station 19, cette espèce atteint la dominance de 45,47 %, représentant plus de 100 individus.

GIBBS (1968) a montré que *Scoloplos armiger* tolère une grande variété de sédiments mais est généralement plus abondante dans les sables vaseux infralittoraux. Il n'en est pas de même à Banyuls où cette espèce est absente de l'étage infralittoral et a un maximum d'abondance entre 30 et 40 mètres dans un substrat vaseux où toutefois est présente une fraction de sable très fin.

La reproduction de *Scoloplos armiger*, liée aux changements de température de l'eau de mer, est assurée par des œufs en cocons, benthiques, qui préviennent une large dispersion des larves en les retenant dans l'habitat favorable des adultes (CHAPMAN, 1965). Ainsi ce mode de reproduction permet l'installation d'un faciès. La population

TABLEAU V  
Faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*

Liste des Espèces	Classement										F	P	Ib	Dm	Dc
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10					
1 <i>Scoloplos armiger</i>	8	2	1				1				15	12	110	17,43	17,43
2 <i>Terebellides stroemi</i>	1	1	6	3	1	2		1			15	15	107	8,12	25,55
3 <i>Notomastus latericeus</i>	1	7		2		1	3		1		15	15	106	10,33	35,88
4 <i>Lumbrineris impatiens</i>	1		2	3	4	1	1	1		1	15	14	84	5,86	41,74
5 <i>Ampelisca diadema</i>	2	3	1	3				1		1	13	11	80	7,03	48,77
6 <i>Amphiura chiajei</i>		2	1	1	2	1	4	1			14	12	69	4,77	53,54
7 <i>Prionospio pinnata</i>	1	1				1	3	3		2	13	11	47	5,16	58,70
8 <i>Lumbrineris latreillii</i>			1	2	1	1	1				7	6	37	2,77	61,47
9 <i>Sternaspis scutata</i>	1			1	1	1	1	1		1	11	7	36	2,02	63,49
10 <i>Lumbrineris gracilis</i>			1		2	1	1			1	9	6	30	2,18	65,67
11 <i>Laonice cirrata</i>						2	2	1	1		14	6	23	1,73	67,40
12 <i>Glycera rouxii</i>						1		3	1	1	10	6	17	1,37	68,77
13 <i>Diplocirrus glaucus</i>			1	1						1	9	3	17	0,67	69,44
14 <i>Nemertes</i>							1	1	2		11	3	11	1,16	70,60
15 <i>Amphiura filiformis</i>					1			1			8	2	11	0,68	71,28
16 <i>Apseudes</i> Sp.						1	1			1	10	3	10	1,53	72,81
17 <i>Turritella triplicata</i>			1								2	1	8	0,68	73,49
18 <i>Goniada maculata</i>							1	1			10	2	7	0,67	74,16
19 <i>Anapagurus breviaculeatus</i>				1							7	1	7	0,91	75,07
20 <i>Praxilella praetermissa</i>							1	1			5	2	7	0,52	75,59
21 <i>Aspidosiphon clavatus</i>					1						10	1	6	0,69	76,28
22 <i>Cultellus tenuis</i>								2			7	2	6	0,75	77,03
23 <i>Trachythyone elongata</i>								1		1	10	2	5	0,75	77,78
24 <i>Pagurus cuanensis</i>						1					4	1	5	0,31	78,09
25 <i>Ampharete acutifrons</i>								1		1	8	2	4	0,67	78,76
26 <i>Haploops tubicola</i>							1				2	1	4	0,21	78,97
27 <i>Praxilella gracilis</i>								1			9	1	3	1,06	80,03
28 <i>Oestergrenia digitata</i>								1			5	1	3	0,39	80,42
29 <i>Thyone cherbonnieri</i>								1			5	1	3	0,37	80,79
30 <i>Processa canaliculata</i>								1			2	1	3	0,23	81,02
31 <i>Pseudothyone sculponea</i>								1			2	1	3	0,19	81,21
32 <i>Abra nitida</i>								1			1	1	3	0,18	81,39
33 <i>Drilonereis filum</i>										1	8	1	2	0,48	81,87
34 <i>Dentalium inaequicostatum</i>										1	8	1	2	0,38	82,25
35 <i>Nephtys histricis</i>									1		4	1	2	0,34	82,59
36 <i>Amphicteis gunneri</i>										1	7	1	1	0,44	83,03
37 <i>Goneplax rhomboides</i>										1	4	1	1	0,22	83,25
38 <i>Maldane glebifex</i>										1	1	1	1	0,10	83,35

n'est pas toutefois exempte de fluctuations importantes en raison de la mortalité post-larvaire (THORSON, 1946).

Les principales autres espèces, les plus dominantes, sont évidemment limicoles. Toutefois, les limicoles strictes tiennent une place moins importante dans ce faciès que dans la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*, peuplement type, mais peut-être s'agit-il en réalité de sténothermes qui supportent mal la diminution de profondeur. Compte tenu de la distribution des espèces dans la région de Banyuls en fonction de leurs exigences granulométriques, leur répartition dans le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* est la suivante :

Limicoles tolérantes . . . . .	73 %
Limicoles strictes . . . . .	9 %
Sabulicoles tolérantes . . . . .	6 %
Mixticoles . . . . .	3 %
Gravellicoles . . . . .	1 %
Indifférentes . . . . .	8 %

La répartition des espèces et des individus par groupes zoologiques est très voisine de celle observée dans la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*. Les Polychètes sont largement dominants en espèces (53 %) et plus encore en individus (68,6 %). Les Echinodermes gardent sensiblement la même représentation, respectivement 12,1 et 9,1 %. Parmi ceux-ci, *Amphiura chiajei* et *A. filiformis* ont les plus forts indices biologiques. Par contre les Mollusques sont moins nombreux : 7,3 et 4,4 % alors que c'est le contraire pour les Crustacés avec 20,1 et 14,4 %. *Alpheus glaber*, l'ubiquiste *Ampelisca diadema*, *Goneplax rhomboides* et *Apsedes sp.* sont parmi les plus abondants. Les Amphipodes, nombreux dans les peuplements infralittoraux, n'apparaissent plus dans les tableaux de définition des peuplements circalittoraux que grâce pratiquement à la famille des Ampeliscidae.

Nous retrouvons toutes les espèces caractéristiques de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*. Toutefois cette dernière espèce n'apparaît pas dans le tableau des indices biologiques. Présente dans quelques stations seulement, *Nucula sulcata* se trouve ici à la limite supérieure de sa répartition bathymétrique dont les facteurs limitants doivent être à la fois d'ordre thermique et granulométrique. Les autres espèces caractéristiques sont, comme dans le peuplement type de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*, accessoires (3<sup>e</sup> ordre) communes ou rares.

Ce faciès est donc caractérisé par une situation topographique à la limite supérieure de l'étage circalittoral dans une zone à sédimentation rapide, par la présence d'une fraction de sable très fin dans le substrat pélique, par la grande abondance de *Scoloplos*

*armiger* accompagnant une faune homogène limicole où un très petit nombre d'autres espèces dominant également largement. Ce dernier caractère rattache indiscutablement le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* à la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*.

#### c) Sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*

79 prélèvements ont été effectués dans 33 stations; deux d'entre elles ont été éliminées des tableaux de définition du peuplement.

#### *Situation géographique et conditions physico-chimiques*

De 30 à 72 mètres de profondeur, cette sous-communauté est située au large de la côte rocheuse, du nord du cap Béar au cap Cerbère, seulement interrompue en face du cap de l'Abeille par l'avancée de vase pratiquement pure sur laquelle est installée la sous-communauté à *Nucula sulcata*.

Le substrat est constitué d'un mélange des trois fractions granulométriques principales : vase, sables fins, sables grossiers et graviers. Il correspond à la langue détritique qui part du cap Béar d'orientation est puis sud, situation que l'on retrouve également à partir des caps Rédéris et Cerbère. La fraction vase est généralement prépondérante, en moyenne de l'ordre de 40 % mais peut varier de 25 à 55 %; les valeurs les plus faibles sont rencontrées du côté littoral, dans les zones de resserrement des isobathes, les valeurs les plus fortes généralement vers le large. La fraction de sables fins est le plus souvent peu importante alors qu'au contraire les sables grossiers (taille des grains voisine de 500  $\mu$ , et au-delà), les graviers (que, rappelons-le nous n'avons pas séparés de la précédente fraction lors du tri granulométrique) constituent parfois l'essentiel du substrat. Les éléments grossiers sont plus ou moins enfouis dans la vase où l'on peut rencontrer parfois des galets de taille notable et en plus grand nombre des coquilles mortes plus ou moins brisées (fig. 10).

Par sa bathymétrie, cette sous-communauté n'est pas soumise à de grandes variations annuelles, de 4°15 à 1°95, et les espèces eurythermes littorales sont absentes du peuplement.

A proximité immédiate de notre zone d'étude, plus au nord, dans la région de Canet-plage et du Barcarès, cette sous-communauté est installée au large de la côte sableuse sur un substrat de composition semblable marqué toutefois par une grande accumulation de coquilles mortes, l'Ophiure *Ophiothrix quinquemaculata* y est présente en grande abondance (GUILLE, 1963).

#### *Composition faunistique*

326 espèces ont été récoltées dans cette sous-communauté, parmi celles-ci, un nombre important d'espèces épibiotiques sessiles (62). Le contenu d'un dragage révèle en moyenne la présence de 55 espèces

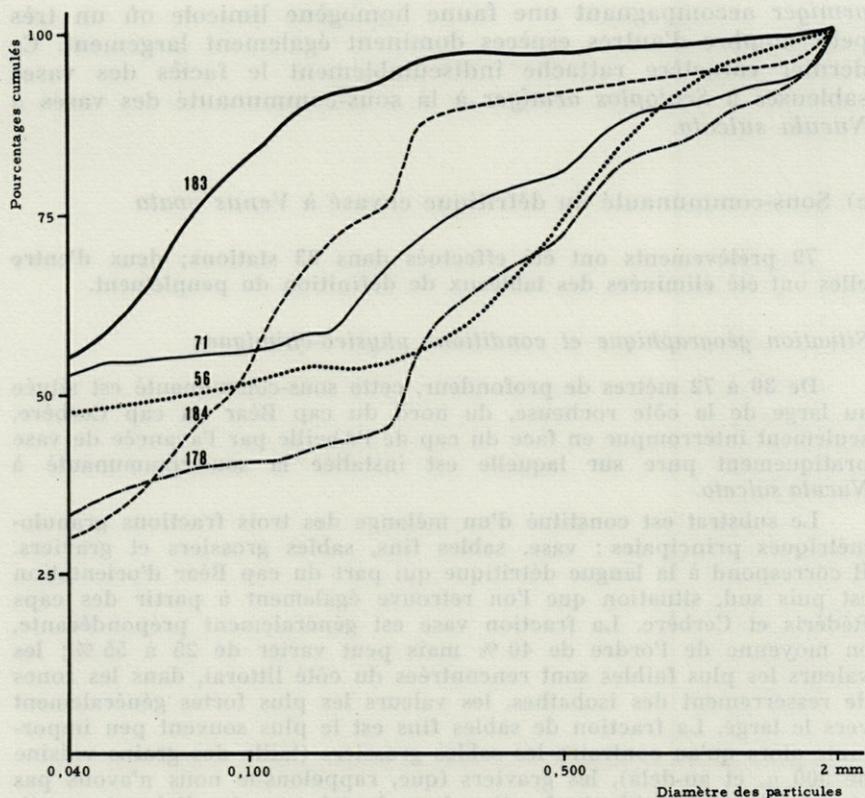


Fig. 10. — Granulométrie dans 5 stations de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*.

représentées par 168 individus. Le tableau de classement des espèces (n° VI) selon la valeur de leur indice biologique comprend 79 espèces qui correspondent à 68,20 % de la faune totale.

1. Espèces caractéristiques

- 2° ordre commune : *Polycarpa pomaria*
- 3° ordre rares : *Cirolana neglecta*  
*Lyonsa norvegica*  
*Polycarpa gracilis*

2. Espèces préférantes

- constantes : *Venus ovata*  
*Terebellides stroemi*  
*Notomastus latericeus*  
*Ampelisca diadema*  
*Prionospio pinnata*

*Lumbrineris impatiens*  
*Amphiura chiajei*  
*Lumbrineris latreillii*  
*Trichobranchus glacialis*  
*Dritonereis filum*

3. Espèces accompagnatrices constantes

*Glycera rouxii*  
*Cultellus tenuis*  
*Amphiura filiformis*  
*Corbula gibba*  
*Eunice vitatta*  
*Nucula nucleus*  
*Nephtys incisa*  
*Dentalium inaequicostatum*  
*Asychis gotoi*  
*Amphicteis gunneri*  
*Amage adpersa*

Quatre espèces seulement donc n'ont été rencontrées que dans ce peuplement; aucune d'entre elles n'est constante. Cela nous conduit à choisir la première espèce préférante constante, *Vénus ovata*, pour dénommer la sous-communauté. Parmi les espèces caractéristiques, *Polycarpa pomaria* est la seule classée, accompagnatrice commune, présente dans 6 stations sur les 33 prospectées. Les trois autres, *Cirolana neglecta*, *Lyonsa norvegica* et *Polycarpa gracilis*, sont accessoires rares.

Le grand nombre d'espèces présentes dans la sous-communauté du détrique envasé à *Venus ovata*, la lecture du tableau des indices biologiques, caractérisé par également un grand nombre d'espèces classées représentant cependant un pourcentage relativement faible de la faune totale, mettent en évidence le caractère peu homogène du peuplement. Les pourcentages comparés des différents stocks d'espèces en fonction de leurs affinités granulométriques ainsi que ceux des différents groupes zoologiques traduisent aussi ce caractère en relation avec l'hétérogénéité du substrat.

Espèces limicoles tolérantes ..	42 %
Espèces mixticoles .....	20 %
Espèces indifférentes .....	19 %
Espèces gravellicoles .....	17 %
Espèces sabulicoles .....	2 %

D'autre part, si le groupe des Polychètes est le plus important de la sous-communauté avec 41,7 % des espèces et 44,50 % des individus, les Mollusques atteignent respectivement 21 et 20,4 %. Trois autres groupes viennent ensuite : les Echinodermes avec 11,50 et 10,90 %, les Crustacés avec 12,9 et 10,7 % et enfin les Coelentérés avec 6,2 et 7,3 %. Cependant les espèces dominantes

TABLEAU VI  
Sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*

Liste des Espèces	Classement										F	P	Ib	Dm	Dc
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10					
1 <i>Venus ovata</i>	10	5	3	1	3	3	2	1			28	28	220	7,27	7,27
2 <i>Terebellides stroemi</i>	7	8	3	3	1	1	1	1	1	2	30	28	209	6,83	14,10
3 <i>Notomastus latericeus</i>	3	4	3	2	2	2		2	2	1	30	21	137	3,75	17,85
4 <i>Ampelisca diadema</i>	3	3	4		3	2	2			2	27	19	127	3,43	21,28
5 <i>Prionospio pinnata</i>	7	3		1	2	1				1	25	15	123	4,66	25,94
6 <i>Lumbrineris impatiens</i>	1		2	3	3	3	3	3	1	1	28	20	104	2,30	28,24
7 <i>Amphiura chiajei</i>	3	1	3	3		2	1	1		2	27	16	103	2,95	31,19
8 <i>Lumbrineris latreillii</i>		2	3	1	1	2	2	1			22	12	76	2,01	33,20
9 <i>Trichobranchus glacialis</i>		1		2	2	2		1	2	1	16	11	53	1,39	34,59
10 <i>Drilonereis filum</i>			1	2	4	1				1	23	9	52	1,36	35,95
11 <i>Glycera rouxii</i>				2	2	2	1	3	1		26	11	51	1,81	37,76
12 <i>Astarte fusca</i>	1		1	1	2	1		1			13	7	45	1,29	39,05
13 <i>Cultellus tenuis</i>			1	1	1	2	1		1	1	22	8	38	1,15	40,20
14 <i>Amphiura filiformis</i>				1	2	2	1	1		1	23	8	37	1,56	41,76
15 <i>Brissopsis lyrifera</i>			2	1		1	1	1			11	6	32	0,83	42,59
16 <i>Corbula gibba</i>			1	1	1		1	1	1		17	6	30	1,00	43,59
17 <i>Aspidosiphon clavatus</i>					1	1	1	3	1	3	14	10	30	1,70	45,29
18 <i>Eunice vitatta</i>					1	1	2		2	2	16	8	24	0,71	46,00
19 <i>Tapes rhomboides</i>					2	2					15	4	22	0,67	46,67
20 <i>Sternaspis scutata</i>			1	1			1	1			11	4	22	0,93	47,60
21 <i>Nucula nucleus</i>					1	2		1		1	23	5	20	1,00	48,60
22 <i>Nephtys incisa</i>					1	1	1	1		1	17	5	19	0,78	49,38
23 <i>Pagurus cuanensis</i>					1		2	1			15	5	19	0,58	49,96
24 <i>Conilera cylindracea</i>				1			2	1		1	10	5	19	0,55	50,51
25 <i>Praxilella praetermissa</i>					2		1			1	15	4	18	0,72	51,23
26 <i>Turritella triplicata</i>					2	1				1	8	4	18	0,45	51,78
27 <u><i>Polycarpa pomaria</i></u>		1			1					3	6	5	18	0,51	52,29
28 <i>Dentalium inaequicostatum</i>					1	1	1	1		1	17	4	17	0,62	52,91
29 <i>Anapagurus chiroacanthus</i>				1			1			1	5	4	16	0,35	53,26
30 <i>Asychis gotof</i>		1			1						18	2	15	0,83	54,09
31 <i>Amphicteis gunneri</i>					1		2			1	16	4	15	0,73	54,82
32 <i>Ophiura albida</i>						1	1	1		1	15	5	13	0,53	55,35
33 <i>Paralacydonia paradoxa</i>							2	1		2	13	5	13	0,53	55,88
34 <i>Porcellana longicornis</i>	1							1			6	2	13	0,58	56,46
35 <i>Venus fasciata</i>				1	1					1	11	3	12	0,53	56,99
36 <i>Amage adspersa</i>		1								1	20	2	11	0,90	57,89

37	<i>Pitar rudis</i>	1				6	1	9	0,37	58,26
38	<i>Cardium papillosum</i>	1				1	1	9	0,23	58,49
39	<i>Hyalinoecia tubicola</i>		1		1	9	2	8	0,32	58,91
40	<i>Glycera alba</i>			2		4	2	8	0,48	59,39
41	<i>Pista cristata</i>		1			12	2	7	0,46	59,85
42	<i>Venus casina</i>		1			12	2	7	0,36	60,21
43	<i>Ninoë kinbergi</i>			1	1	8	2	7	0,35	60,56
44	<i>Leda fragilis</i>			1	1	6	2	7	0,23	60,79
45	<i>Magelona wilsoni</i>	1				2	1	7	0,13	60,92
46	<i>Trachythone tergestina</i>	1				1	1	7	0,14	61,06
47	<i>Anapagurus laevis</i>		1			11	1	6	0,29	61,35
48	<i>Leiocapitella dollfusi</i>		1			4	1	6	0,18	61,53
49	<i>Inachus dorsettensis</i>		1			3	1	6	0,13	61,66
50	<i>Ophiura texturata</i>		1			12	1	5	0,39	62,05
51	<i>Cardium tuberculatum</i>		1			11	1	5	0,33	62,38
52	<i>Amea trilobata</i>		1			9	1	5	0,30	62,68
53	<i>Ebalia deshayesi</i>		1			7	1	5	0,21	62,89
54	<i>Ampelisca gibba</i>		1			3	1	5	0,11	63,00
55	<i>Amphiura delamarei</i>		1			1	1	5	0,07	63,07
56	<i>Metaphoxus pectinatus</i>		1			1	1	5	0,06	63,13
57	<i>Lepidepcreum carinatus</i>		1			1	1	5	0,06	63,19
58	<i>Nephtys histricis</i>		1			1	1	5	0,06	63,25
59	<i>Laonice cirrata</i>			1		12	1	4	0,34	63,59
60	<i>Abra prismatica</i>		1			9	1	4	0,28	63,87
61	<i>Tharyx marioni</i>		1			9	1	4	0,26	64,13
62	<i>Trachythone elongata</i>		1			1	1	4	0,35	64,48
63	<i>Tharyx multibranchis</i>		1			3	1	4	0,13	64,61
64	<i>Thyasira flexuosa</i>			1		1	1	4	0,07	64,68
65	<i>Amphictene auricoma</i>				1	11	1	3	0,35	65,03
66	<i>Owenia fusiformis</i>			1		10	1	3	0,37	65,40
67	<i>Lumbrineris gracilis</i>				1	9	2	3	0,38	65,78
68	<i>Macropipus pusillus</i>			1		7	1	3	0,24	66,02
69	<i>Tellina serrata</i>			1		7	1	3	0,23	66,25
70	<i>Ova canalifera</i>			1		7	1	3	0,18	66,43
71	<i>Neocucumis marioni</i>				1	3	1	3	0,30	66,73
72	<i>Nemertes</i>				1	7	1	2	0,26	66,99
73	<i>Praxilella gracilis</i>				1	6	1	2	0,22	67,21
74	<i>Echinocardium mediterraneum</i>				1	5	1	2	0,17	67,38
75	<i>Ceratonereis costae</i>				1	3	1	2	0,15	67,53
76	<i>Ebalia granulosa</i>					12	1	1	0,40	67,93
77	<i>Nephtys hombergii</i>				1	6	1	1	0,27	68,20
78	<i>Alpheus glaber</i>				1	4	1	1	0,14	68,34
79	<i>Eteone longa</i>				1	1	1	1	0,06	68,40

de ce dernier groupe appartiennent à l'épifaune sessile que nous décrivons séparément plus loin.

Les espèces limicoles tolérantes et les Polychètes, qui appartiennent dans l'étage circalittoral en grande majorité à cette catégorie, forment donc le stock faunistique le plus important. On retrouve dans celui-ci les espèces préférantes ou bien classées de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* et du faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* : *Terebellides stroemi*, *Notomastus latericeus*, *Prionospio pinnata*, *Amphiura chiajei* et *A. filiformis*, *Sternaspis scutata* etc.

Comme dans les deux peuplements précédemment cités, les espèces indifférentes *Lumbrineris impatiens*, *L. latreillii*, *Glycera rouxii*, *Cultellus tenuis* etc. gardent sensiblement le même classement.

Par contre, un certain nombre d'espèces mixticoles et franchement gravellicoles, pour la plupart des Mollusques, viennent s'intercaler dans le tableau de classement selon les valeurs des indices biologiques. Parmi les espèces mixticoles, citons en premier le Lamellibranche *Venus ovata* qui possède le plus fort indice biologique et est présent dans 30 des 33 stations étudiées avec une dominance moyenne de 7.27 %, la Polychète sédentaire *Trichobranchus glacialis* et enfin *Nucula nucleus*. Parmi les espèces gravellicoles, les espèces les mieux classées sont *Astarte fusca*, *Tapes rhomboides* et *Ophiura albida*.

Les conditions du milieu caractérisées essentiellement par l'hétérogénéité du substrat et par un étalement bathymétrique de 30 à 70 mètres ne permettent pas un stock faunistique lié à un facteur édaphique de prévaloir mais au contraire favorisent la présence de plusieurs stocks. Ainsi de nombreuses espèces sont présentes dans la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* et parmi celles-ci seul un petit nombre d'entre elles ont une dominance significative, celles appartenant au stock limicole exceptées.

d) La sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*

36 prélèvements ont été effectués dans 18 stations, les résultats faunistiques d'une seule d'entre elles ont été éliminés des tableaux de définition du peuplement.

*Situation géographique et conditions physico-chimiques*

Cette sous-communauté est installée de 88 à 125 mètres de profondeur. La conformation du plateau continental fait apparaître une distance importante entre les isobathes et ainsi la sous-communauté du détritique

du large à *Auchenoplax crinita* couvre la plus grande superficie de tous les peuplements étudiés. Elle est limitée vers le large par la rupture de pente provoquée par l'entaillement des canyons sous-marins, rech Lacaze-Duthiers et rech du Cap. Une étude bathymétrique, qu'il reste malheureusement à faire de manière détaillée et à reporter sur les cartes, révèle l'existence de variations assez rapides de profondeur en particulier dans les fonds de 85 à 100 mètres. Ces variations apparaissent sur les bandes de sondeur sous forme d'un véritable vallonnement sans doute responsable de changements importants de la composition granulométrique du substrat. En effet, on assiste à des passages brusques de substrats à dominance vaseuse à des substrats grossiers presque totalement dépourvus de particules fines (fig. 11). La caractéristique moyenne du sédiment est cependant la prépondérance de la fraction grossière, d'origine organogène provenant essentiellement des coquilles plus ou moins brisées de *Venus ovata*. La fraction vaseuse vient ensuite par ordre d'importance alors que les sables fins (inférieurs à 200  $\mu$ ) sont faiblement représentés.

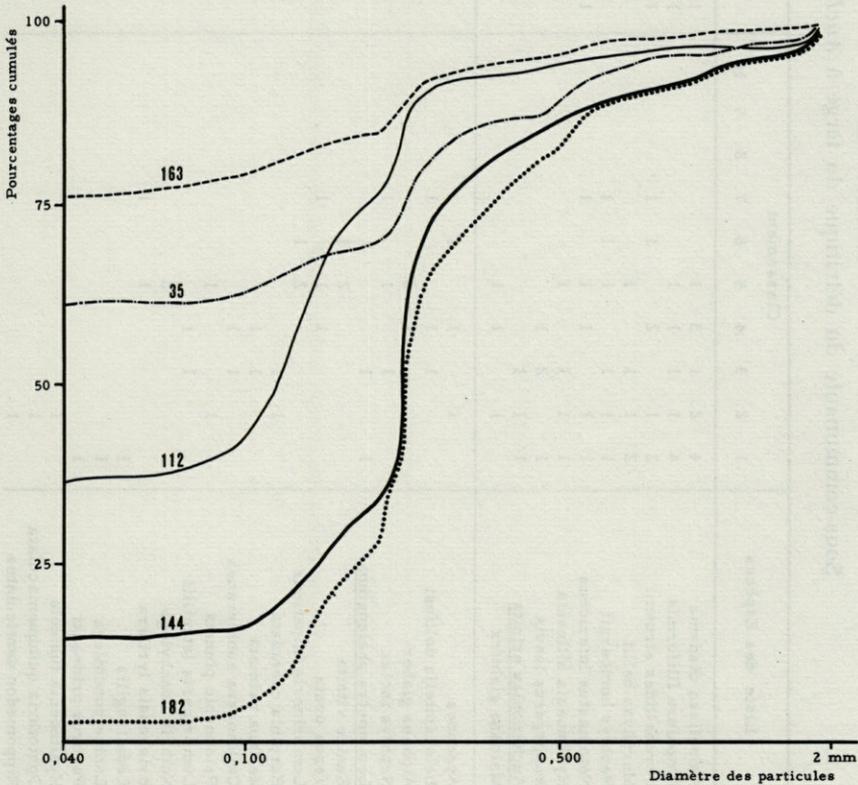


FIG. 11. — Granulométrie dans 5 stations de la sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*.

TABLEAU VII  
Sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*.

Liste des Espèces	Classement										F	P	Ib	Dm	Dc
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10					
1 <i>Ampelisca diadema</i>	4	2	1	3	1						14	11	83	6,60	6,60
2 <i>Amphiura filiformis</i>	4	1	1	1	1						12	8	70	7,49	14,09
3 <i>Terebellides stroemi</i>	2	1		2		1	1				10	7	52	3,96	18,05
4 <i>Marphysa bellii</i>	2	1	1		1						6	5	43	2,47	20,52
5 <i>Nephtys hombergii</i>	1	1	1		1	1	1				8	6	42	2,20	22,72
6 <i>Notomastus latericeus</i>	1	1		1	1		1				11	5	36	2,22	24,94
7 <i>Hyalinoecia bilineata</i>	1	1	1		1						7	4	33	1,18	26,12
8 <i>Anapagurus laevis</i>	1		2	1							5	4	33	1,06	27,18
9 <i>Auchenoplax crinita</i>	1	1	1								9	3	27	2,47	29,65
10 <i>Maldane glebifex</i>		1		1	1						7	3	22	1,61	31,26
11 <i>Apseudes</i>		1		1		1					6	3	21	1,26	32,52
12 <i>Leiocapitella dollfusi</i>			1	1			1				5	3	19	2,16	34,68
13 <i>Alpheus glaber</i>				1	2						3	3	19	0,80	35,48
14 <i>Nephtys incisa</i>			1		1		1				8	3	18	1,74	37,22
15 <i>Leptometra phalangium</i>	1		1								3	2	18	0,90	38,12
16 <i>Eunice vitatta</i>					2	1					5	3	17	0,84	38,96
17 <i>Venus ovata</i>				1	1		1				5	3	17	0,81	39,77
18 <i>Lumbrineris impatiens</i>					2	1					5	3	17	0,80	40,57
19 <i>Harpinia crenulata</i>		1	1								2	2	17	0,99	41,56
20 <i>Melinna palmata</i>			1	1							4	2	15	0,73	42,29
21 <i>Callianassa subterranea</i>			1	1							4	2	15	0,70	42,99
22 <i>Prionospio pinnata</i>		1			1						3	2	15	1,24	44,23
23 <i>Lumbrineris latreillii</i>			1	1							3	2	15	0,56	44,79
24 <i>Nothria conchylega</i>					2						3	2	12	0,53	45,32
25 <i>Brissopsis lyrifera</i>					1		1				5	2	10	0,71	46,03
26 <i>Leda fragilis</i>	1										4	1	10	1,16	47,19
27 <i>Lanice conchilega</i>	1										2	1	10	0,62	47,81
28 <i>Pagurus prideauxi</i>	1										2	1	10	0,56	48,37
29 <i>Hyalinoecia tubicola</i>		1									4	1	9	1,11	49,48
30 <i>Ophiothrix quinquemaculata</i>		1									4	1	9	0,68	50,16
31 <i>Hippomedon denticulatus</i>		1									3	1	9	0,53	50,69

32	<i>Prionospia cirrifera</i> aff.	1		2	1	9	0, 57	51, 26
33	<i>Venus fasciata</i>	1		2	1	9	0, 53	51, 79
34	<i>Tellina balaustina</i>	1		2	1	9	0, 33	52, 12
35	<i>Turritella triplicata</i>	1		1	1	9	0, 45	52, 57
36	<i>Oestergrenia digitata</i>		1	4	1	8	0, 74	53, 31
37	<i>Haploopsis tubicola</i>		1	3	1	8	0, 56	53, 87
38	<i>Havelochia inermis</i>		1	2	1	8	0, 37	54, 24
39	<i>Ampelisca gibba</i>		1	1	1	8	0, 32	54, 56
40	<i>Pagurus cuanensis</i>		1	5	1	7	0, 70	55, 26
41	<i>Paralacydonia paradoxa</i>		1	4	1	7	0, 50	55, 76
42	<i>Magelona wilsoni</i>		1	3	1	7	0, 54	56, 30
43	<u><i>Hyalinoecia fauveli</i></u>		1	3	1	7	0, 44	56, 74
44	<i>Glycera capitata</i>		1	3	1	7	0, 39	57, 13
45	<i>Glycera rouxii</i>		1	2	1	7	0, 61	57, 74
46	<i>Echinocardium flavescens</i>		1	2	1	7	0, 38	58, 12
47	<i>Nucula nucleus</i>		1	2	1	7	0, 38	58, 50
48	<u><i>Cardita aculeata</i></u>		1	2	1	7	0, 28	58, 78
49	<i>Upogebia deltaura</i>		1	2	1	7	0, 24	59, 02
50	<i>Glycinder nordmanni</i>		1	2	1	7	0, 20	59, 22
51	<i>Pseudoleiocardia fauveli</i>		1	1	1	7	0, 30	59, 52
52	<i>Macropodia rostrata</i>		1	1	1	7	0, 30	59, 82
53	<i>Ebalia tuberosa</i>		1	1	1	7	0, 30	60, 12
54	<i>Dasybranchus caducus</i>		1	1	1	7	0, 28	60, 40
55	<i>Owenia fusiformis</i>		1	1	1	7	0, 21	60, 61
56	<i>Amphicteis gunneri</i>		1	7	1	6	0, 83	61, 44
57	<i>Pista cristata</i>		1	5	1	6	0, 78	62, 22
58	<i>Eurynome aspera</i>		1	5	1	6	0, 75	62, 97
59	<i>Astarte fusca</i>		1	2	1	6	0, 32	63, 29
60	<i>Anapagurus chiroacanthus</i>		1	2	1	6	0, 27	63, 56
61	<i>Euchone rosea</i>		1	2	1	6	0, 24	63, 80
62	<u><i>Hyalinoecia brementi</i></u>		1	4	1	5	0, 58	64, 38
63	<i>Ludwigia petiti</i>		1	1	1	5	0, 15	64, 53
64	<i>Lysianassa ceratina</i>		1	1	1	5	0, 07	64, 60
65	<i>Goniada maculata</i>		1	6	1	4	0, 72	65, 32
66	<i>Drilonereis filum</i>		1	6	1	4	0, 57	65, 89
67	<i>Photis longicaudata</i>		1	1	1	4	0, 23	66, 12
68	<i>Eulima intermedia</i>		1	1	1	4	0, 14	66, 26

Les variations annuelles de la température de l'eau de mer au voisinage immédiat du fond sont pratiquement nulles : à 100 mètres de profondeur, à la hauteur de Banyuls, de l'ordre de 1°. Aussi la faune ne comprend que des espèces sténothermes strictes et quelques tolérantes.

### Composition faunistique

202 espèces ont été récoltées dont 25 épibiotes sessiles dans les 18 stations. Chaque dragage contenait en moyenne 29 espèces, représentées par 55 individus. La liste des espèces classées donc pourvues d'un indice biologique (tableau n° VII) ne correspond qu'à 58,25 % de la faune totale.

#### 1. Espèces caractéristiques

- 1<sup>er</sup> ordre constante : *Auchenoplax crinita*
- 2<sup>e</sup> ordre communes : *Leptometra phalangium*  
*Cardita aculeata*  
*Hyalinoecia fauveli*  
*Hyalinoecia brementi*
- 3<sup>e</sup> ordre rares : *Lysilla loveni*  
*Thyone gadeana*  
*Lophogaster typicus*

#### 2. Espèces préférantes

- Constantes : *Ampelisca diadema*  
*Amphiura filiformis*  
*Terebellides stroemi*  
*Notomastus latericeus*
- Communes : *Marphysa bellii*  
*Nephtys hombergii*  
*Hyalinoecia bilineata*  
*Anapagurus laevis*  
*Maldane glebifex*

Huit espèces sont donc caractéristiques de cette sous-communauté. A ce sujet, rappelons que nous considérons ces espèces comme caractéristiques car n'ayant pas été récoltées dans les 6 autres peuplements étudiés. Toutefois, parmi celles-ci, certaines peuvent être présentes dans d'autres biotopes, par exemple plus profonds. Nous savons qu'il en est ainsi pour *Leptometra phalangium*. Quoiqu'il en soit, le nombre d'espèces caractéristiques est faible, compte tenu du fait que cette communauté est dans des conditions particulières de température. Les espèces sténothermes apparaissent pour la plupart dès 50 mètres, profondeur à partir de laquelle la température de l'eau de mer ne subit plus que de faibles variations annuelles. L'amplitude plus grande observée au nord de notre zone de prospection n'a pas cependant de conséquences faunistiques discernables.

Le peuplement très dispersé est hétérogène comme le met en valeur le tableau des indices biologiques :

Les espèces classées sont nombreuses par rapport au nombre total d'espèces récoltées. Cependant elles ne représentent que 58 % de la faune totale, pourcentage le plus bas de tous les tableaux de définition des sept peuplements étudiés.

Sur les 68 espèces classées, il n'y en a que 5 constantes. 5 espèces préférantes sur 10 ne sont donc pas constantes ainsi que *toutes* les espèces accompagnatrices. De nombreuses espèces ne sont classées que dans une seule station et parmi celles-ci 11 d'entre elles ne sont présentes que dans cette seule station.

Aucune espèce n'apparaît classée à plus du 7<sup>e</sup> rang; or rappelons que ce tableau totalise les classements des 10 premières espèces en valeur numérique dans chaque station. Mais dans de nombreux cas, il y a à peine une dizaine d'espèces représentées par deux ou plusieurs individus, le premier chiffre étant le plus fréquent. Toutes ces espèces sont alors affectées de la même valeur. Dans aucune des 17 stations, les espèces présentes sous forme de deux exemplaires n'étaient précédées de plus de six espèces plus abondantes.

L'hétérogénéité du peuplement, en relation avec celle du substrat, se reflète au niveau de la répartition des animaux en fonction des groupes zoologiques et des affinités granulométriques.

Le groupe zoologique prépondérant, en espèces et en individus, reste celui des Polychètes, avec respectivement 48,6 et 46,4 % de la faune totale; vient ensuite celui des Crustacés avec 20,9 et 23,3 % puis celui des Echinodermes, 12,7 et 15,4 % et enfin les Mollusques : 10,2 et 8,1 %.

L'affinité de la faune pour les diverses fractions granulométriques est la suivante :

Espèces limicoles tolérantes .....	34 %
Espèces indifférentes .....	16 %
Espèces mixticoles .....	15 %
Espèces sabulicoles tolérantes .....	14 %
Espèces gravellicoles .....	9 %
Espèces à affinité non précisée ....	12 %

Comme nous l'avons remarqué à propos d'autres peuplements, la présence d'une fraction vaseuse de quelque importance dans le substrat a pour conséquence la prépondérance des Polychètes. On retrouve ainsi les espèces limicoles tolérantes bien classées dans les trois autres peuplements de l'étage circalittoral : *Terebellides stroemi*, *Notomastus latericeus*, *Nephtys incisa*, *Priospio pinnata* auxquelles on doit cependant ajouter le Décapode natantia *Alpheus glaber*, l'Ophiure *Amphiura filiformis* qui obtient dans cette sous-communauté le second indice biologique. Il s'agit du meilleur classement de cette espèce pour les quatre peuplements de la communauté qui porte son nom.

D'autres espèces limicoles et sténothermes sont mieux classées que dans la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* : *Mar-*

*physa bellii*, *Maldane glebifex*, sans que l'on doive en conclure à leur plus grande abondance. En effet la valeur de l'indice biologique est relative et la signification qu'on lui attribue doit tenir compte de l'abondance et de la présence des autres animaux.

La fraction sableuse dans le substrat provoque l'apparition de quelques formes que l'on avait rencontrées dans le faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii* mais qui étaient pratiquement absentes des autres peuplements intermédiaires entre celui-ci et la sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*. Ainsi *Nephtys hombergii*, *Hyalinoecia bilineata* sont préférantes avec un classement proche de celui obtenu dans la marge de contact entre les étages infra- et circalittoral.

*Venus ovata*, dont les coquilles mortes sont très nombreuses sur le fond, n'est cependant présente vivante que dans 5 stations et dans aucune de celles-ci en abondance. Parmi les autres espèces mixticoles, citons l'Onuphidae *Hyalinoecia tubicola* et l'Ophiure *Ophiothrix quinquemaculata* qui peut être très abondante comme dans la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*. Toutefois ces fonds « à Ophiures » n'ont été rencontrés dans la sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita* qu'au sud de notre zone de prospection, à l'entrée de la baie de Rosas, en Espagne (GUILLE, 1965).

Aux côtés des espèces gravellicoles tels le Lamellibranche *Astarte fusca*, le Crabe *Eurynome aspera*, l'Amphipode *Ampelisca gibba*, on trouve *Venus fasciata* que nous considérons comme une gravellicole stricte. Cette sous-communauté porte le nom de l'Ampharetidae *Auchenoplax crinita*, seule espèce caractéristique constante et préférante. Cette Polychète sédentaire a été récoltée pour la première fois en Méditerranée à l'occasion de cette étude.

LAUBIER (1966) à l'occasion de sa découverte remarque que sa distribution bathymétrique et géographique est très mal connue. D'après les données bibliographiques actuelles, *Auchenoplax crinita* serait confinée en profondeur, au-delà de 200 mètres, dans l'Atlantique intertropical. Sa constance dans les fonds de 100 mètres dans la région de Banyuls est une nouveauté biogéographique intéressante qui doit conduire à prêter attention à l'éventualité de la présence de cette espèce dans d'autres régions de la Méditerranée et peut-être à plus grande profondeur. GLÉMAREC (1969) l'a par ailleurs retrouvé au large de la partie septentrionale de sa « grande vasière » de la plate-forme continentale nord-atlantique.

Il est vraisemblable que l'étude de la sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita* devra être complétée sinon reconsidérée en fonction de l'étude menée actuellement par D. REYSS dans les fonds à proximité immédiate, les pentes des rechs entaillant le plateau continental.

e) Unité de la communauté

Nous venons donc de passer en revue les quatre peuplements formant la communauté des fonds vaseux à *Amphiura filiformis* :

- Sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*  
faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*
- Sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*
- Sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*

Les caractères physiques et chimiques suivants définissent cette communauté :

profondeurs limites : 30 et 125 mètres. Profondeurs moyennes : 40 à 110 mètres;

substrat comportant toujours une fraction vaseuse importante (en moyenne voisine de 50 % de la composition granulométrique totale). Toutefois, cette fraction peut présenter des valeurs extrêmes dans un petit nombre de stations : 95 % (St. 141 de la S/comm. des vases à *Nucula sulcata*) à 5 % (St. 2 de la S/comm. du détritique du large à *Auchenoplax crinita*);

sténothermie relative ou stricte.

Ces caractères conduisent à une faune sténotherme à prépondérance limicole où les Polychètes sont le groupe zoologique dominant : de 44.5 % à 69 % de la faune totale (en nombre d'individus).

Nous calculons les 10 espèces préférantes de la communauté par addition des résultats obtenus dans chacune des stations de l'ensemble des quatre peuplements (1).

Espèces	F	P	B	Dm	Dc <sup>(2)</sup>
1 <i>Terebellides stroemi</i>	88	79	587	6,90	6,90
2 <i>Notomastus latericeus</i>	88	63	423	4,97	11,87
3 <i>Ampelisca diadema</i>	76	53	380	4,88	16,75
4 <i>Prionospio pinnata</i>	69	57	378	5,33	22,08
5 <i>Lumbrineris impatiens</i>	76	59	341	3,25	25,33
6 <i>Amphiura filiformis</i>	58	24	160	2,78	28,11
7 <i>Amphiura chiajei</i>	55	36	153	2,65	30,76
8 <i>Glycera rouxii</i>	62	34	148	1,79	32,55
9 <i>Nephtys incisa</i>	54	26	140	1,74	34,29
10 <i>Lumbrineris latreillii</i>	36	20	136	1,39	35,68

(1) La somme des présences, fréquences est calculée, pour plus de commodité, à partir d'un nombre de stations égal à 100. Le chiffre réel de stations prospectées dans l'ensemble de la communauté est de 97.

(2) Voir liste des abréviations en annexe.

Ces espèces préférantes représentent donc près de 36 % de la faune totale de la communauté et si l'on considère séparément chacun des quatre peuplements qui la composent : 38,84 % de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*, 46,09 % de son faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*, 30,08 % de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*, 26,22 % de la sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*.

Ces 10 espèces sont présentes dans les quatre peuplements. Quatre d'entre elles, *Terebellides stroemi*, *Notomastus latericeus*, *Ampelisca diadema* et *Amphiura filiformis* y sont constantes. Mais alors que les trois premières sont présentes dans d'autres communautés de la région, *Amphiura filiformis* n'a été récoltée que dans la communauté qui, pour cette raison, porte son nom.

*Prionospio pinnata*, *Lumbrineris impatiens* et *Glycera rouxii* sont pourvues d'un indice biologique dans les quatre peuplements mais constantes seulement dans trois de ceux-ci.

*Amphiura chiajei*, *Nephtys incisa* et *Lumbrineris latreillii* ne sont classées que dans trois peuplements.

Parmi ces dix espèces, sept sont considérées comme limicoles, les autres comme des ubiquistes : *Ampelisca diadema*, *Lumbrineris impatiens* et *L. latreillii*.

Les autres espèces classées de la communauté à *Amphiura filiformis* correspondent à toutes celles classées dans les différents peuplements qui la composent. Si nous envisageons en outre le nombre d'espèces présentes dans chacun de ceux-ci ainsi que le nombre d'espèces communes, les peuplements pris deux à deux, nous obtenons les résultats suivants, exprimés en diagramme-treillis :

	Nbre d'esp./ peupl.	Nbre et % d'esp. communes			
faciès S.V. à <i>Scoloplos armiger</i>	150		62 %	63 %	52 %
s/comm. V à <i>Nucula sulcata</i>	147	93		85 %	55 %
s/comm. D.E. à <i>Venus ovata</i>	269	95	126		77 %
s/comm. D.L. à <i>Auchenoplax crinita</i>	177	78	81	137	

Le pourcentage le plus faible d'espèces en commun se trouve donc entre le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* et la sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita* :

78 des 150 espèces du premier peuplement sont présentes dans le second, soit 52 % ; ceux-ci correspondent d'ailleurs aux limites supérieure et inférieure de la répartition bathymétrique de la communauté.

Le nombre d'espèces communes à l'ensemble des quatre peuplements est de 40 alors que le nombre total d'espèces recensées est de 310 (1).

### *Communautés parallèles*

La communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis* est donc un ensemble de quatre peuplements liés à des variations de la nature du substrat et à l'augmentation de profondeur. Ils ont cependant entre eux plus de caractères communs, faunistiques et physico-chimiques, qu'il n'en existe entre deux communautés distinctes. Les raisons qui nous ont amené à leur donner valeur de sous-communautés ou de faciès seront reprises dans le chapitre 5, essai de synthèse des problèmes biocénétiques des peuplements de substrat meuble de la région de Banyuls.

Nous nous limiterons donc ici à établir des parallèles entre la communauté toute entière ou les quatre peuplements qui la composent avec ceux décrits sous le nom de communautés, biocénoses ou faciès... dans d'autres régions marines. Certains auteurs n'ont pas séparé dans la description des peuplements l'épifaune de l'endofaune ou ont considéré en même temps l'épifaune sessile et vagile alors que nous nous sommes limité à traiter séparément l'épifaune sessile, c'est-à-dire les animaux pour lesquels le substrat n'intervient que comme support. Aussi le parallélisme entre nos peuplements et ceux de ces auteurs sera restreint et devra être complété ensuite après la description de l'épifaune sessile rencontrée à Banyuls.

THORSON (1957) a réuni sous le nom de « *Amphiura filiformis-Amphiura chiajei* community » les deux communautés préalablement définies par PETERSEN (1913, 1918) sous les noms de « *Echinocardium-filiformis* community » et de « *Brissopsis-chiajei* community », observant qu'entre celles-ci « the conditions are so intermingled that it must be regarded one community ». Il remarque toutefois que dans les substrats très vaseux les espèces *Amphiura filiformis*, *Echinocardium cordatum* et *Turritella* sont prépondérantes tandis que les substrats plus profonds où apparaît une fraction de sable fin montrent la prépondérance de *Brissopsis lyrifera*, des Polychètes sédentaires et de *Calocaris macandreae*. Cette communauté est installée de 15-20 mètres à 100 mètres de

(1) Dans ces différents résultats, les espèces appartenant à l'épifaune sessile n'ont pas été comptabilisées.

profondeur. La liste des animaux caractéristiques, au sens qualitatif et surtout quantitatif de THORSON, est très voisine de celle dégagée de notre étude.

BUCHANAN (1963) distingue dans cette même communauté deux sous-communautés : à *Amphiura chiajei* et à *Amphiura filiformis*. La première est stable, homogène alors que la seconde se présente sous trois aspects : la forme typique, la « *Astrorhiza limicola* variation » et la « *Cucumaria-Diastylis* variation ».

GLEMAREC (1965, 1969) n'a pas renoncé aux deux communautés distinctes de PETERSEN mais y introduit comme BUCHANAN de nombreuses subdivisions.

PÉRÈS et PICARD (1964), PICARD (1965), PÉRÈS (1967 a et b), dans l'esprit de la délimitation des biocénoses à partir de critères essentiellement qualitatifs, distinguent trois ou quatre biocénoses dans les fonds que nous avons référés à la seule communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis*. Cependant celles-ci recourent plus ou moins fidèlement les propres subdivisions que nous avons effectuées ou celles d'auteurs comme BUCHANAN et GLÉMAREC. Les parallélismes ne sont en effet jamais absolus d'autant qu'il s'agit de subdivisions d'une communauté selon les uns, de biocénoses selon les autres, qui sont en fait sous la dépendance de facteurs secondaires par rapport à ceux qui fixent les grands traits de la communauté. L'importance de ces facteurs secondaires et les conséquences faunistiques qu'ils entraînent sont liées à des circonstances locales.

1. Ainsi notre sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* peut être associée à celle à *Amphiura chiajei* de BUCHANAN ou encore à la communauté à « *Brissopsis chiajei* » de PETERSEN, appelée « *Brissopsis lyrifera-Nucula sulcata* » par GLÉMAREC (1965). Cependant ce dernier auteur en 1969 y distingue, dans la grande vasière nord-Gascogne, cinq peuplements étroitement liés à la nature du substrat : les vases à *Ninoë-Scalibregma*, les vases à *Ninoë-Scalibregma* et *Terebellides*, les vases sableuses à *Ninoë-Nucula sulcata*, les vases hétérogènes à *Nucula sulcata-Amphicteis gunneri* et enfin les sables envasés à *Terebellides*. Il semble que ces deux derniers peuplements, plus par la nature du substrat qui les supporte que par les quelques données faunistiques que GLÉMAREC en donne, doivent plutôt être associés à notre sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*.

La biocénose de la Vase Terrigène Côtière de PICARD correspond très fidèlement à notre sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* mais certaines des espèces considérées comme exclusives de cette biocénose se retrouvent à Banyuls dans toute la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis*.

2. La sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* est référable à la communauté à « *Echinocardium-filiformis* » de PETERSEN et peut-être, nous venons de le voir, à certains aspects, distingués par GLÉMAREC en Atlantique, de la communauté à « *Brissopsis-chiajei* ». Il en est de même de la sous-communauté à *Amphiura filiformis* de BUCHANAN dont cependant on ne retrouve pas ici les différentes variations sinon sous forme d'analogie avec les modifications faunistiques inhérentes au gradient d'envasement et à l'augmentation de profondeur. BUCHANAN et HEDLEY (1960) considéraient l'une d'entre elles, l'« *Astrorhiza* variation » comme une communauté, transition entre celle à *Amphiura* et celle à *Venus* (il s'agirait de la « *Venus fasciatum-Spisula elliptica* » communauté de THORSON). L'évolution de l'opinion de BUCHANAN nous a guidé dans la délimitation de notre sous-communauté.

Deux biocénoses de PÉRÈS et PICARD peuvent être évoquées : la biocénose du Détritique Envasé correspond très fidèlement à notre sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* mais la zone littorale de celle-ci, proche des caps, où la fraction graviers est importante, a aussi certaines analogies avec la biocénose du Détritique Côtier de ces auteurs. Cependant si, comme nous l'avons fait, l'on abstrait l'épifaune, à propos de laquelle BUCHANAN distingue des zones à « Gravel-hyfdroid epifauna » dans sa propre sous-communauté à *Amphiura filiformis*, la composition de la faune dominée encore par les formes limicoles lie cette zone littorale de manière indubitable à l'ensemble du peuplement et donc aussi à la biocénose de PÉRÈS et PICARD. Ce résultat rejoint celui dégagé lors des comparaisons effectuées à propos de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum* et le problème d'un peuplement parallèle dans la région de Banyuls à la biocénose du Détritique Côtier sera définitivement éclairé par l'étude de l'épifaune sessile.

3. La sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita* ne semble pas avoir de correspondance stricte avec les peuplements individualisés par les auteurs de l'école de PETERSEN. Par sa situation topographique, on peut l'associer aux limites inférieures de la communauté à *Amphiura chiajei-A. filiformis* de THORSON ainsi qu'à celles de la sous-communauté à *A. filiformis* de BUCHANAN. Cependant la présence de fractions importantes de sables et graviers l'en distingue. A ce sujet, comme PÉRÈS le remarque, en Mer du Nord la partie inférieure du plateau continental est généralement fortement envasée ce qui explique leur non-individualisation par les scandinaves et les anglo-saxons.

En Méditerranée, PÉRÈS et PICARD ont délimité une biocénose du Détritique du Large partout où ne se produit pas un envasement

intense. Cette biocénose a de très grandes affinités avec notre sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplox crinita*. PÉRÈS insiste sur le caractère mixte du sédiment, la présence d'espèces gravellicoles et d'une épifaune importante alors que nous avons expliqué le rattachement de ce peuplement à la communauté des fonds envasés à *A. filiformis* par la prépondérance encore nette des espèces limicoles bien que l'importance de la fraction vaseuse dans le substrat soit très variable d'une station à l'autre.

En Atlantique comme en Méditerranée, outre PÉRÈS, de nombreux auteurs ont reconnu différents faciès liés en général à la présence d'une abondante épifaune. Nous aurons donc l'occasion d'y revenir plus loin.

4. Le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*, malgré la notable fraction de sable très fin dans le substrat, se distingue, sur le plan faunistique, de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*, essentiellement par l'abondance de cet Orbiniidae. Donc les parallèles établis à propos de cette sous-communauté lui sont aussi applicables.

Nous avons déjà souligné que GIBBS (1968), après une étude bibliographique sur les populations de *Scoloplos armiger*, observe que cette espèce, tolérant une grande variété de sédiments, est cependant plus abondante dans les sables vaseux. Ceux-ci, d'après les auteurs cités par GIBBS, sont nettement plus littoraux, beaucoup moins envasés que notre faciès et *Scoloplos armiger* est donc accompagnée par une faune sabulicole et infralittorale. SPOONER et MOORE (1940) notent que cette espèce est commune au large des estuaires. La situation de notre faciès, en avant du cap de l'Abeille, dans une zone à sédimentation intense, peut s'apparenter à celle au large des estuaires bien que n'y soient pas observées les importantes variations de salinité inhérentes à ceux-ci et que *Scoloplos armiger* supporte très bien (MULICKI, 1957).

PÉRÈS et PICARD ne citent pas cette espèce dans aucune des biocénoses de la région de Marseille cependant BELLAN (1964) signale avoir récolté « de nombreux individus dans un sable vaseux avec des fibres rouies de Posidonies au pied du Mont Rose ».

Par la biologie de *Scoloplos armiger* et les circonstances locales (position au début de l'étage circalittoral, dans la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis*), ce faciès semble particulier en Méditerranée occidentale à la région de Banyuls et dû aux conditions rhéologiques qui y règnent.

Les difficultés que nous avons éprouvées pour établir des parallèles entre les différentes communautés, biocénoses ou autres entités faunistiques des fonds vaseux de l'étage circalittoral traduisent sans doute l'excès de volonté d'individualisation de ceux-ci et nous encouragent à n'y voir qu'une seule communauté sous différents aspects. Cette position justifie aussi sa dénomination à

l'aide de l'Ophiuride *Amphiura filiformis*. Cette espèce, en effet, apparaît dans la région de Banyuls au niveau du faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii*, transition entre les étages infra- et circalittoral, et prospère dans tous les fonds de ce dernier pour disparaître au début du domaine aphytal. *Amphiura filiformis* est toujours pourvue d'un indice biologique notable et s'y référer facilite la comparaison avec les communautés nordiques. PÉRÈS (1967) en critique l'emploi en raison de sa large répartition mais il limite le parallélisme entre la communauté à *Amphiura chiajei-A. filiformis* de THORSON à la seule biocénose de la Vase Terrigène Côtière de PICARD. Si l'on admet que notre communauté recouvre trois biocénoses de ce dernier auteur, celles de la Vase Terrigène Côtière, du Détritique envasé et du Détritique du Large, cette critique ne s'applique plus.

### CHAPITRE III

#### L'ÉPIFAUNE SESSILE

Le problème des classifications structurales a été abordé par de nombreux auteurs et dernièrement par LAUBIER (1966) qui en a par ailleurs fait l'historique. Nous ne saurions prétendre reprendre le problème et nous nous limiterons donc, à partir des grandes distinctions fondamentales des bionomistes marins, à donner les raisons de la séparation de la faune épibiotique sessile du reste des peuplements benthiques de substrat meuble.

PETERSEN (1913) distingue deux groupes écologiques principaux parmi les animaux benthiques : l'épifaune (vivant sur les rochers, pierre, végétation... ou associée à ces substrats) et l'endofaune (habitant les substrats de vase ou de sable). THORSON (1957) définit un troisième groupe composé des Invertébrés vagiles et des Poissons benthiques, qu'il oppose donc à l'épifaune sessile. Il souligne par ailleurs les conditions écologiques très différentes des deux premiers groupes : l'épifaune, même sur des surfaces notables de substrat dur tels les récifs coralliens ou plus près de nous les formations coralligènes, est conditionnée par un ensemble de micro-milieus très variés; l'endofaune, par la prépondérance des substrats meubles dans les fonds marins, est liée à des conditions écologiques beaucoup plus homogènes. Aussi THORSON conclut fort justement à la nécessité de décrire séparément les peuplements de l'épifaune et ceux de l'endofaune.

PÉRÈS (1961) reconnaît sept catégories d'animaux benthiques : sessiles, pivotants, sédentaires, vagiles, fouisseurs, foreurs et libres. Il remarque, à propos des trois communautés fondamentales de l'épifaune décrites par PETERSEN, que « la notion de communauté paraît d'application difficile aux substrats durs » en raison du problème de l'échan-

tillonnage, et surtout, critique fondamentale à nos yeux, « parce que la notion de communauté postule l'uniformité des conditions ambiantes ».

Cet évident postulat nous a conduit à décrire séparément l'épifaune de l'endofaune mais en limitant la première aux espèces effectivement liées à des micro-milieus de substrat dur isolés dans les biotopes de fonds meubles. L'épifaune est ainsi réduite aux formes sessiles, épibiotes, et à leur faune associée. Cette définition exclut le troisième groupe défini par THORSON, les Poissons benthiques et les Invertébrés vagiles, que certains auteurs de l'école scandinave, à la suite de PETERSEN, incluent dans les descriptions de l'épifaune alors que ces animaux sont soumis aux conditions générales ambiantes comme l'endofaune avec laquelle ils ont de nombreuses relations, en particulier éthologiques.

Nous décrirons la faune épibiote accompagnatrice de chacun des sept peuplements précédemment délimités et dégagerons les limites d'éventuels faciès, caractéristiques d'un peuplement de l'endofaune, d'une partie seulement de celui-ci ou au contraire de plusieurs peuplements. L'étude de la faune épibiote complètera les données sur les peuplements des substrats meubles de notre région et permettra de préciser les parallèles existant entre ceux-ci et les diverses communautés ou biocénoses d'autres régions marines.

## 1. CATALOGUE SOMMAIRE DE L'ÉPIFAUNE SESSILE RENCONTRÉE DANS LES SEPT PEUPELEMENTS DE L'ENDOFAUNE ET DE L'ÉPIFAUNE VAGILE

### a) Communauté des sables à *Spisula subtruncata*

Cette communauté est pratiquement dépourvue de toute épibiose par suite de l'absence de supports solides sur le substrat hormis quelques coquilles mortes. Nous n'avons recensé que sept espèces épibiotes ou associées dans cette situation. La plus abondante d'entre elles est le Cnidaire *Hydractinia aculeata* inféodé exclusivement aux coquilles de *Nassa pygmaea*, comme l'a souligné PICARD (1965). Par la répartition de ce Gastéropode, *Hydractinia aculeata* est une espèce caractéristique de la communauté, presque constante (coefficient d'abondance-fréquence : 4/46). Une seule autre espèce est commune, il s'agit de l'ubiquiste *Calyptra sinensis*. *Anomia ephippium*, *Modiolus adriaticus* et *M. phaseolinus*, *Aglaophenia tubulifera* et *Serpula vermicularis* n'ont été rencontrées que dans un seul prélèvement.

### b) Communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*

Deux situations doivent être distinguées dans cette communauté. Dans le faciès type, où abondent les Amphioxus, les formes épibiotes sont pratiquement absentes. Aux abords d'affleurements rocheux ou plus généralement de substrat dur tels les plateaux coralligènes et les prolongements rocheux des caps (Béar, Rédéris, etc.), le substrat est plus hétérogène, parsemé de coquilles mortes, entraînant l'apparition de formes épibiotes dispersées.

Près du coralligène, on rencontre ainsi quelques *Eunicella stricta* (2/30) et leur faune associée (*Schismopora armata*, *Porcellana longicornis*, etc.), *Suberites carnosus*, *Alcyonium acaule*. Sur les coquilles mortes se développent des Hydraires, des Bryozoaires et des Ascidies que l'on retrouvera pour la plupart dans les mêmes conditions dans tous les peuplements plus profonds. Parmi ces espèces, citons *Hydractinia carnea*, *Epizoanthus arenaceus*, *Sertularella polyzonias* (2/30), *Nemertesia tetrasticha*, *Cellaria fistulosa*, *Schizomavella rudis*, *Aetea recta*, *Alcyonidium polioum*. Ce dernier Bryzoaire peut être extrêmement abondant sur les Turritelles mortes. Des concrétions de Lithothamniés toujours de petite taille, rares, dispersées, rappellent la proximité des affleurements coralligènes.

c) Faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii*

La nature du substrat de ce faciès, pratiquement dépourvu de toute particule grossière de diamètre supérieur à 150  $\mu$ , n'est pas favorable à la présence d'une quelconque épifaune sessile hormis trois espèces ubiquistes fixées sur des coquilles mortes : *Hydractinia carnea* (x/42), *Calyptrea sinensis* (1/42) et *Epizoanthus arenaceus* (x/12). La présence dans une station de l'Anémone *Anemonactis mazeli* souligne le passage aux fonds vaseux circalittoraux.

d) Faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*

Il en est de même au niveau du faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* où, de plus, s'ajoute à la composition granulométrique fine du substrat une intense sédimentation. Les épibiotés seront limités aux coquilles mortes, essentiellement de Turritelles. On rencontre donc *Epizoanthus arenaceus* (x/33), *Schizoporella unicornis* 11/20), *Hydractinia carnea* (1/20). L'Hydraire *Sertularella polyzonias*, les Bryozoaires *Alcyonidium polioum* et *Cellaria fistulosa*, le Spongiaire *Rhizaxinella gracilis* n'ont été récoltés que dans un seul prélèvement chacun.

e) Sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*

La pauvreté en formes épibiotés de cette sous-communauté est illustrée par l'absence de toute espèce constante et de seulement deux espèces ayant une présence égale ou supérieure à 20 % : *Nemertesia antennina* (1/30) et *Epizoanthus arenaceus* (x/20). Cependant la vaste superficie couverte par cette sous-communauté permet d'y rencontrer dans le substrat de vase presque pure quelques supports sous forme de graviers et de coquilles mortes provoquant la présence d'un certain nombre d'épibiotés pour la plupart récoltés en une seule occasion. Citons, par présences de valeur décroissante : *Calyptrea sinensis* (1/16), *Caryophyllia clavus* (2/10), *Anemonactis mazeli* (1/10), *Sertularella polyzonias*, *Lytocarpia myriophyllum*, *Cerianthus membranaceus*, *Aureliana heterocea*, *Edwardsia callimorpha*, *Pteria hirundo*.

f) Sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*

Cette sous-communauté, par l'importante fraction grossière contenue dans son substrat, est le peuplement le plus riche en épibiotes de tous ceux étudiés. La fraction détritique diminue avec l'éloignement des caps de la côte rocheuse non prolongés par des formations coralligènes (Béar, Rédéris, Cerbère). En effet, en face du cap de l'Abeille, au plateau coralligène fait suite pratiquement sans transition la vase pure de la sous-communauté à *Nucula sulcata*. Au contraire, le prolongement sous-marin, sous forme détritique, des caps Béar, Rédéris, Cerbère, provoque l'intercalation de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* entre les peuplements sableux-vaseux de la fin de l'étage circo-littoral et la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*. La densité et la qualité des formes épibiotes évolueront donc avec l'éloignement de ces caps.

La sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* est le seul peuplement étudié où l'on rencontre trois espèces épibiotes constantes : *Caryophyllia clavus* (10/62), *Epizoanthus arenaceus* (x/53) et *Calyptrea sinensis* (3/59). 57 autres espèces les accompagnent et parmi celles-ci 16 espèces communes : *Sertularella polyzonias* (x/34), *Eunicella stricta* (2/28), *Nemertesia tetrasticha* (x/16), *Paraerythropodium coralloides* (x/10) pour les Coelentérés; les Bryozoaires sont représentés par *Cellaria fistulosa* (x/34), *Cellepora avicularis* (x/22), *Alcyonidium polioium* (x/16), *Schizomavella rudis* (x/16), *Aetea recta* (x/10), *Schismopora armata* (x/10); les Mollusques par deux espèces associées à des épibiotes : *Modiolus phaseolinus* (4/13) et *Pteria hirundo* (1/100); les Spongiaires par *Dysidea fragilis* et enfin les Ascidies par *Microcosmus vulgaris* (2/25) et associé dans sa tunique *Distomus variolosus*.

Parmi les espèces rares, citons celles rencontrées dans plus d'une station : *Suberites carnosus*, *Nolella dilatata*, *Scrupocellaria scruposa*, *Halecium plumosum*, *Lafoea gracillima* et *Aureliana heterocea*, *Musculus marmoratus* et enfin *Didemnum maculosum*.

g) Sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*

Bien que la composition granulométrique du substrat révèle une fraction grossière plus importante encore que dans la sous-communauté à *Venus ovata*, les épibiotes y sont beaucoup moins nombreux : 21 espèces seulement ont été récoltées. Parmi celles-ci, trois seulement sont communes : à la première place comme dans le précédent peuplement *Caryophyllia clavus* (2/35); il est suivi de l'Hydraire *Lytocarpia myriophyllum* (1/18) et du Bryzoaire *Scrupocellaria scrupea* (x/11). Les autres espèces n'ont été récoltées que dans un seul prélèvement et aucune d'entre elles n'est nouvelle par rapport à celles rencontrées à plus faible profondeur.

TABLEAU VIII

Coefficients d'abondance-fréquence des espèces épibiotés récoltées dans les 7 peuplements étudiés (seules figurent ici les espèces d'une fréquence égale ou supérieure à 10 % dans au moins un des peuplements).

ESPECES	Comm. S. s.	Comm. B. L.	Faciès N. h.	Faciès S. a.	S/Comm. N. s.	S/Comm. V. o.	S/Comm. A. o.
HYDRACTINIA ACULEATA	4/46						
ANOMIA EPHIPIUM	1/13						1/6
EUNICELLA STRICTA		2/30				2/28	
SERTULARELLA POLYZONIAS		2/30		1/6	1/7	2/34	1/7
POLYCARPA COMATA		2/20					
CALYPTRAEA SINENSIS	1/7	1/20	1/42		1/16	3/59	
HYDRACTINIA CARNEA		x/20	x/42	x/20			
ALCYONIDIUM POLIOM		70/10		2/13	1/3	9/16	
CARYOPHYLLIA CLAVUS		12/10			2/10	10/62	2/35
EPIZOANTHUS ARENACEUS		x/10	x/12	x/33	x/20	x/53	x/6
SUBERITES CARNOSUS		4/10					
SCHIZOPORELLA UNICORNIS				1/20			
NEMERTESIA ANTENNINA					1/30	1/10	1/7
ANEMONACTIS MAZELI			1/6		1/10		
CELLARIA PISTULOSA		x/8		x/6	x/3	x/34	x/7
MICROCOSMUS VULGARIS		1/8				2/25	
CELLEPORA AVICULARIS				1/3	1/3	1/22	
SCHIZOMAVELLA RUDIS					1/3	1/16	
DISTOMUS VARIOLUS						1/16	
NEMERTESIA TETRASTICHA						1/16	
MODIOLUS PHASEOLINUS	1/7	2/8				4/13	1/7
ACTEA RECTA						x/10	
PARAERYTHROPODIUM CORALLOIDES						x/10	
PTERIA HIRUNDO					1/6	1/10	
CELLEPORA ARMATA						1/10	
DYSIDEA FRAGILIS						1/10	
LYTOCARPIA MYRIOPHYLLUM					1/6		1/18
SCRUPOCELLARIA SCRUPEA						1/3	
NOMBRE D'ESPECES DONT LA FREQUENCE EST = OU > 10 %	2	9	3	4	5	19	2

## 2. RÉSULTATS SYNTHÉTIQUES

Le tableau n° VIII regroupe celles des espèces épibiotés qui figurent au moins dans un peuplement avec une fréquence égale ou supérieure à 10 %. L'ordre de classement des espèces est fonction de leur rencontre dans les différents peuplements rangés par profondeur croissante et de la valeur de leur coefficient d'abondance-fréquence.

La lecture de ce tableau fait apparaître la pauvreté en formes épibiotés de la plupart des peuplements, exceptions faites de la

sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* et dans une moindre mesure de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*. On doit cependant garder à l'esprit que ces résultats sont relatifs, fonction de la méthode d'échantillonnage employée, la même que pour les autres espèces benthiques (endofaune et épifaune vagile) ce qui permet ainsi la comparaison, dans une certaine mesure, entre les fréquences de ces différents types d'animaux.

La communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*, le faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii*, et celui des vases sableuses à *Scoloplos armiger* sont pratiquement dépourvus de tout épibiote hormis quelques espèces fixées sur des coquilles mortes, seuls supports possibles.

a) Le faciès à *Caryophyllia clavus*

La faune épibiote de la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis*, hormis le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*, peut être caractérisée par la présence du Madréporaire solitaire *Caryophyllia clavus* qui possède le plus fort coefficient d'abondance-fréquence dans la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* et dans celle du détritique du large à *Auchenoplax crinita* et qui dans la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* est une des rares espèces communes (il est vrai avec une fréquence de seulement 10 %). Ce faciès s'étend aussi à une partie de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum* où cependant il se modifie en « aspect à *Eunicella stricta* » comme d'ailleurs dans certaines parties de la zone littorale de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*. Le terme « aspect » est employé par PICARD (1965) pour désigner un peuplement où l'espèce dominante ne l'est pas suffisamment pour justifier l'emploi du terme « faciès ». Il est utilisé ici pour souligner la fréquence d'*Eunicella stricta* et les conditions écologiques particulières que signifie la présence de cette espèce.

b) Aspect à *Eunicella stricta*

Nous avons vu que la richesse en espèces épibiotiques de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum* et de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* était variable suivant les stations prospectées et en fait fonction de la proximité de certains caps de la côte rocheuse dont les langues détritiques marquent la présence dans les substrats meubles jusque dans les fonds de 50 mètres. L'aspect à *Eunicella stricta* est délimité par les stations des deux peuplements se trouvant précisément dans cette situation (carte n° 2). Les espèces

suivantes, dont la fréquence est égale ou supérieure à 10 %, le caractérisent :

	coeffi. Abond.-fréq.
<i>Eunicella stricta</i> .....	2/75
<i>Caryophyllia clavus</i> .....	10/66
<i>Epizoanthus arenaceus</i> .....	x/58
<i>Sertularella polyzonias</i> .....	x/58
<i>Calyptrea sinensis</i> .....	2/50
<i>Nemertesia tetrasticha</i> .....	4/33
<i>Schizomavella rudis</i> .....	2/33
<i>Pteria hirundo</i> .....	1/33
<i>Paraerythropodium coralloides</i> .....	1/33
<i>Schismopora avicularis</i> .....	1/33
<i>Alcyonidium polioum</i> .....	55/16
<i>Porcellana longicornis</i> .....	7/16
<i>Suberites carnosus</i> .....	2/16
<i>Microcosmus vulgaris</i> .....	1/16
<i>Distomus variolosus</i> .....	1/16
<i>Nemertesia antennina</i> .....	1/16
<i>Didemnum maculosum</i> .....	1/16

Cet aspect comprend donc cinq espèces constantes et 13 espèces communes. Les dragages dans les douze stations recensées contiennent en moyenne neuf espèces épibiotés alors que dans la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* toute entière cette moyenne n'est que de cinq. *Eunicella stricta* est présente dans neuf stations et dans chacune de celles-ci, deux exemplaires de l'espèce sont récoltés. Elle est suivie de très près par *Caryophyllia clavus* dont le coefficient d'abondance-fréquence est très proche de celui obtenu dans l'ensemble de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* : même valeur de l'abondance et fréquence à peine supérieure. Aux côtés de *Caryophyllia clavus*, toutes les espèces de l'aspect à *Eunicella stricta* sont aussi présentes dans ce peuplement, sauf celles de la classe des Octocoralliaires, justifiant l'appartenance de cet aspect au faciès à *Caryophyllia clavus*.

L'étude de la composition granulométrique du substrat des stations montre bien que la fraction grossière y occupe une place plus importante que dans l'ensemble de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* (fig. 12). Bien que l'aspect à *Eunicella stricta* s'étende à la fois sur une partie de cette sous-communauté et sur une autre de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*, la composition de leurs endofaunes et épifaunes vagiles diffère de manière importante en liaison, comme nous l'avons déjà souligné, avec l'absence dans le deuxième peuplement de toute fraction fine notable dans le substrat.

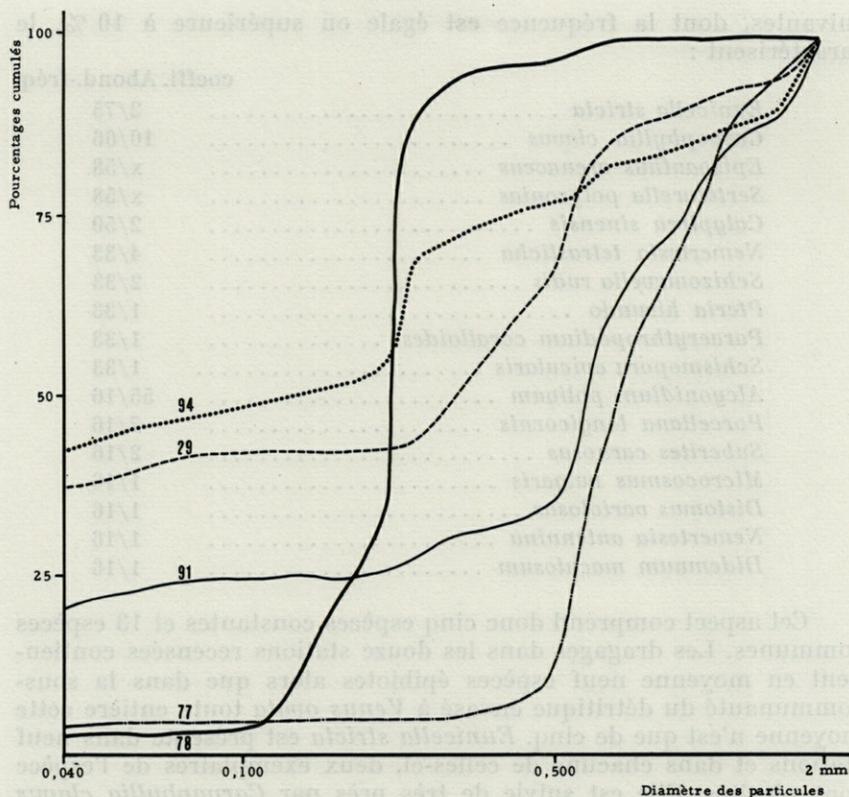


FIG. 12. — Granulométrie dans 5 stations de l'« aspect » à *Eunicella stricta*

### Peuplements parallèles

Les méthodes différentes de description des communautés benthiques séparant ou non, suivant les auteurs, l'épifaune de l'endofaune, l'épifaune vagile de l'épifaune sessile, ne facilitent pas l'établissement de parallèles entre diverses régions marines, surtout en ce qui concerne les peuplements épibiotes souvent plus ou moins ignorés dans les travaux de bionomie.

Ainsi les données de PETERSEN sur ses communautés fondamentales de l'épifaune, non liées à un revêtement algal, les « *Mytilus edulis* community » et « *Modiolus modiolus* community », sont trop particulières et limitées pour permettre une comparaison valable avec notre région.

La description séparée de l'endofaune, de l'épifaune vagile et de l'épifaune sessile des communautés installées sur le plateau

continental au large des côtes du Ghana (BUCHANAN, 1958) est beaucoup plus intéressante à ce propos. On y trouve en effet une communauté des sables grossiers caractérisée par l'abondance de *Caryophyllia clavus* qui n'est pas sans analogie avec notre aspect à *Eunicella stricta*. BUCHANAN (1936) relève d'autre part dans sa sous-communauté à *Amphiura filiformis* de la côte du Northumberland une zone à « gravel-hydroid epifauna » riche et variée où l'on retrouve de nombreux genres d'Hydrides de notre faciès à *Caryophyllia clavus*, dans des conditions physico-chimiques semblables.

Les trois communautés de l'épifaune définies par CABIOCH (1961 et 1968) comprennent les animaux sessiles et vagiles et sont installées sur des substrats durs : blocs, galets mal colmatés par une fraction réduite de graviers et totalement dépourvus de particules fines. Aussi ces communautés sont-elles beaucoup plus riches, qualitativement et quantitativement, en épibiotés que les peuplements de notre région où l'on retrouve cependant bon nombre d'espèces communes d'Hydrides et de Bryozoaires par exemple.

Dans la région de Marseille, essentiellement trois biocénoses de PÉRÈS et PICARD, celles du Détritique Côtier, du Détritique Envasé et du Détritique du Large, comportent une faune épibioté importante qui, isolée du reste de ces peuplements, a des analogies très étroites soit avec l'ensemble de notre faciès à *Caryophyllia clavus*, soit plus particulièrement avec notre aspect à *Eunicella stricta*.

La biocénose du Détritique Côtier est définie par PÉRÈS (1967) comme « la seule des substrats meubles de l'étage circalittoral qui comporte une proportion notable d'Algues, essentiellement des espèces calcifiées libres sur le fond ». Le substrat est composé « le plus souvent d'un gravier organogène issu des tests calcaires d'organismes actuels mais dont les interstices sont partiellement colmatés par une fraction sablo-vaseuse ». Dans le tableau de la faune et de la flore des 10 stations sélectionnées pour caractériser cette biocénose (PICARD, 1965), on relève de nombreuses espèces communes à notre faciès à *Caryophyllia clavus* et plus particulièrement à son aspect à *Eunicella stricta* : *Modiolus phaseolinus*, *Microcosmus vulgaris*, *Polycarpa pomaria* considérées comme exclusives de la biocénose; *Epizoanthus arenaceus*, *Caryophyllia clavus*, *Hydractinia carnea*, *Anomia ephippium*, *Calyptrea sinensis*, *Sertularella polyzonias*, *Laphoea dumosa*, *Modiolus adriaticus*, *Nemertesia tetrasticha*, *Alcyonium palmatum*, *Alcyonium acaule*. Si par la nature de son substrat, l'aspect à *Eunicella stricta* est proche de cette biocénose, il s'en différencie par l'absence d'une faune algale importante, y compris sous des formes encroûtantes, et par la présence des Octocoralliaires et en premier d'*Eunicella stricta*.

Rappelons que cet aspect est installé sur une partie de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum* et de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*. Lors de l'étude de ce dernier peuplement, nous avons rejeté tout parallélisme étroit avec la biocénose du Détritique Côtier en raison du stock dominant des espèces limicoles. Celui des espèces gravellicoles et mixticoles est évidemment plus important dans la partie de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* occupé par l'aspect à *Eunicella stricta*; cependant les caractéristiques fondamentales du peuplement restent les mêmes, liées à la présence d'une fraction vaseuse dans le substrat. La présence d'une faune épibiote importante ne rompt pas non plus l'homogénéité de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*. Les deux structures faunistiques sont superposables mais ne retentissent que faiblement l'une sur l'autre.

La faune épibiote de la biocénose du Détritique Envasé et de celle du Détritique du Large s'apparente à celle du faciès à *Caryophyllia clavus* qui se trouve dans les mêmes conditions physico-chimiques. Il faut noter cependant l'absence dans les tableaux de PICARD de nombreuses espèces d'Hydriaires et de Bryozoaires.

PÉRÈS note la possibilité dans la biocénose du Détritique du Large de la présence d'un faciès à grands Hydroides, avec *Lytocarpia myriophyllum* et *Nemertesia antennina*. Dans la sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*, l'abondance de ces espèces n'est jamais suffisante pour justifier l'existence d'un faciès distinct de celui à *Caryophyllia clavus* quoique *Lytocarpia myriophyllum* y ait le deuxième coefficient d'abondance-fréquence, avec seulement il est vrai une valeur de 1/18.

Enfin l'absence pratique de tout épibiote dans la biocénose de la Vase Terrigène Côtière de PICARD souligne le caractère restrictif de ce peuplement par rapport à notre sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*.

#### CHAPITRE IV

##### COMPARAISON AVEC LES PEUPELEMENTS DÉCRITS PAR PRUVOT, EN 1895. ÉVOLUTION DE LA FAUNE

Il est intéressant de comparer nos résultats avec l'important travail effectué dès 1895 par PRUVOT sur « la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls ». Après une étude sédimentologique (1894), PRUVOT a effectué ses prospections par dragages et chalutages et mis en évidence les espèces les plus localisées et celles « remarquables

par leur abondance en certains points ». Dans les substrats meubles et dans les deux régions qui nous intéressent ici, PRUVOT distingue un certain nombre de zones :

### 1. Région littorale

• zone littorale : — sables purs de l'horizon moyen (plages) à l'horizon profond, où il ne relève pas la présence de *Spisula subtruncata*.

— Sables fins couverts d'herbiers.

— Graviers à Amphioxus.

### 2. Région côtière

• zone de la vase côtière caractérisée par l'abondance d'Ascidies simples (surtout Microcosmes), Crabes, Echinodermes, Alcyons, Vérétilles et Eponges, avec des variations locales :

— en face de l'embouchure du Tech (au nord d'Argelès), abondance de grands Hydraires accompagnés d'une riche faune associée (correspondant à notre sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* plus le faciès de l'épifaune);

— à l'entrée de Port-Vendres, accumulation de *Ctenicella* et de *Polycarpa* (« par milliers » et « affectionnant les régions caillouteuses »). Ce faciès correspond en partie à la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum* et à la sous-communauté du détritique à *Venus ovata* mais ces Ascidies se sont considérablement raréfiées ou ont même disparu;

— à l'entrée de la baie de Banyuls, abondance extrême d'*Ophiothrix echinata* accompagné de *Ctenicella*, *Eupagurus prideauxi*, *Murex brandaris*, *Hyalinoecia tubicola*. Ce faciès a totalement disparu et devait correspondre à une nature du substrat beaucoup plus détritique que celle observée actuellement. *Ophiothrix echinata* doit par ailleurs être mis en synonymie avec *O. quinquemaculata* (GUILLE, 1965). La disparition totale de ces fonds à Ophiures est observable actuellement au large de Canet à la suite de chalutages intensifs destinés à rendre ensuite ces fonds poissonneux.

• zone des sables du large : PRUVOT constate que la faune y a « une certaine ressemblance avec celle de la vase côtière... Bon nombre de formes leur sont communes et justifient la réunion des deux zones en une même région (région côtière) ». Cependant des modifications faunistiques de seconde importance apparaissent en fonction des variations de la teneur en vase. Cette opinion concorde avec les résultats de notre propre étude où la sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita* est incluse dans la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis*.

PRUVOT insiste par ailleurs sur le mélange de faunes et de sédiments dans les contacts entre ses différentes zones et en particulier « l'étroite bande de sables et de graviers vaseux » entre la zone littorale et la zone côtière correspond à notre faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii*.

Par ses méthodes de prélèvements et sans doute de tri, PRUVOT donne une grande importance aux animaux de grande taille. Une pêche

intensive, des modifications certaines du substrat, et dans une moindre mesure une méthode différente d'analyse, expliquent les changements apparus dans la distribution et la densité de la macrofaune à Banyuls depuis 1895.

## CONCLUSIONS BIONOMIQUES

### 1. COMPOSITION FAUNISTIQUE

715 espèces ont été inventoriées avec certitude dans l'ensemble de la zone étudiée, à partir de 355 dragages effectués dans 146 stations. Ces espèces correspondent à l'examen de 97 351 animaux et se répartissent suivant les différents groupes zoologiques de la manière suivante :

Algues .....	2
Spongiaires .....	13
Cnidaires .....	42
Echinodermes .....	58
Mollusques .....	146
Bryozoaires .....	26
Némertes .....	1
Sipunculides .....	9
Priapulides .....	1
Polychètes .....	225
Crustacés .....	160
Pycnogonides .....	5
Entéropneustes .....	1
Ascidies .....	19
Céphalocordés .....	1
Poissons .....	7

Les Polychètes sont donc le groupe zoologique le mieux représenté suivi des Crustacés et des Mollusques. Les Echinodermes et les Cnidaires, pour la plupart épibiotés, viennent ensuite mais en beaucoup moins grand nombre. A la suite de l'étude de huit biocénoses de substrat meuble de la région de Marseille, PICARD (1965) donne une importance comparative différente des groupes zoologiques. Ce sont en effet les Mollusques qui sont représentés par le plus grand nombre d'espèces, suivi de très près il est vrai par les Polychètes. Si, à Banyuls, nous avons récolté une vingtaine d'espèces de Mollusques de moins, par contre les nombres d'espèces de Polychètes et de Crustacés sont supérieurs respectivement de 60 et 40 espèces. Il est vrai que PICARD a rassemblé sous un même nom un certain nombre de formes que nous avons jugé par contre utile de séparer (par exemple dans le genre *Hyalinoecia*). Les conditions très turbides des eaux marines entre le cap Béar et le cap Creus doivent être la raison principale de la pauvreté relative en Mollusques de cette région.

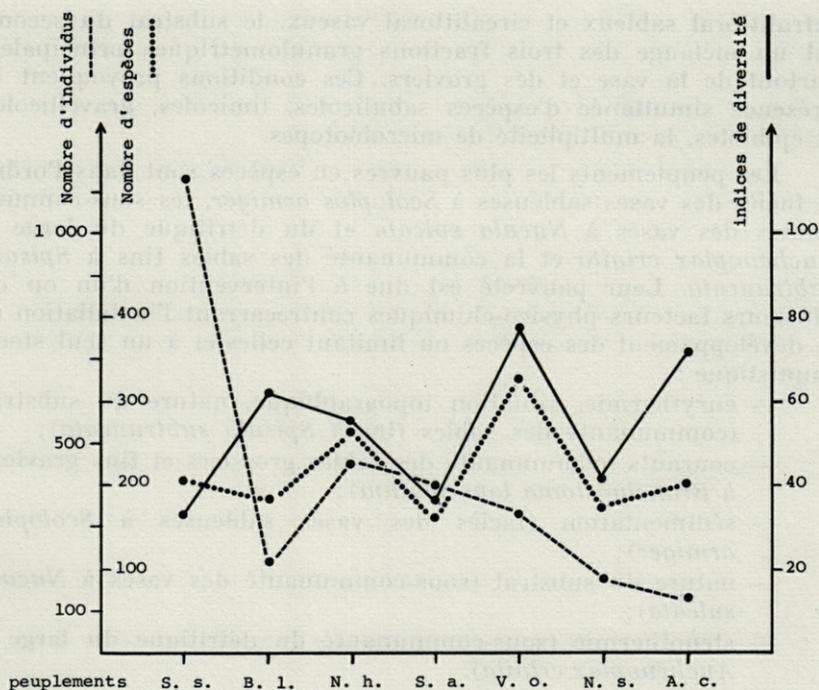


FIG. 13.

a) *Nombre d'espèces récoltées dans chaque peuplement (fig. 13)*

Les peuplements ont été rangés le long de l'abscisse de la figure 13 par ordre de profondeur moyenne croissante.

Ce nombre d'espèces varie en fonction des peuplements et non pas en fonction de la bathymétrie, compte tenu toutefois des limites de la zone étudiée, c'est-à-dire celles du plateau continental. L'étude quantitative conduira à la même conclusion.

Ainsi le nombre d'espèces présentes dans les deux peuplements installés aux limites inférieure et supérieure de profondeur (communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* et sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*) est égal à 3 unités près.

Les peuplements présentant le plus grand nombre d'espèces, le faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii* et la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*, sont installés dans des conditions physico-chimiques entraînant le mélange de stocks faunistiques différents. Le premier est situé à la limite des étages

infralittoral sableux et circalittoral vaseux, le substrat du second est un mélange des trois fractions granulométriques principales, surtout de la vase et des graviers. Ces conditions provoquent la présence simultanée d'espèces sabulicoles, limicoles, gravellicoles et épibiotés, la multiplicité de microbiotopes.

Les peuplements les plus pauvres en espèces sont dans l'ordre le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*, les sous-communautés des vases à *Nucula sulcata* et du détritique du large à *Auchenoplax crinita* et la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*. Leur pauvreté est due à l'intervention d'un ou de plusieurs facteurs physico-chimiques contrecarrant l'installation et le développement des espèces ou limitant celles-ci à un seul stock faunistique :

- eurythermie, situation topographique, nature du substrat (communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*);
- courants (communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*);
- sédimentation (faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*);
- nature du substrat (sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*);
- sténothermie (sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*).

Le nombre moyen d'espèces récoltées par prélèvement dans chacun des peuplements est évidemment fonction du nombre total d'espèces présentes dans ceux-ci et dans chaque station. Il est lié également à la nature du substrat : bien que dans le même volume de sédiment (50 l) ait été prélevé dans chacun des biotopes, la distribution des espèces suivant la nature de ceux-ci est plus ou moins régulière. Enfin, suivant la profondeur, le lavage du sédiment, si réduit soit-il, est plus ou moins important lors de la remontée de la drague.

Le nombre moyen d'espèces par prélèvement ne dépasse pas dans le meilleur des cas, celui du faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*, le quart du nombre total d'espèces présentes dans l'ensemble du peuplement (fig. 15). Il est plus élevé dans les peuplements installés sur des substrats comportant des fractions pélitiques importantes et notamment dans ceux où une ou quelques espèces sont très dominantes : faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii* et des vases sableuses à *Scoloplos armiger*. Les peuplements constitués principalement d'espèces fousseuses ont une distribution plus régulière.

#### b) Nombre d'individus récoltés dans chaque peuplement (fig. 13)

Le nombre d'individus décroît régulièrement avec la profondeur, contrairement au nombre d'espèces. Les résultats globaux de l'étude menée à l'aide de dragages seront confirmés par ceux obtenus dans l'étude partielle à l'aide de la benne van Veen.

Le nombre moyen d'individus récoltés dans un prélèvement passe de 1124 dans les sables fin infralittoraux à 68 dans le détritique du large. La diminution du nombre d'individus est plus accusée à 2 niveaux, entre les faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii* et des vases sableuses à *Scoloplos armiger*, c'est-à-dire à la limite des étages infralittoral et circalittoral, et entre les sous-communautés du détritique envasé à *Venus ovata* et des vases à *Nucula sulcata*, par des profondeurs de 60 à 70 mètres.

Un peuplement essentiellement infralittoral fait exception à cette évolution en fonction de la bathymétrie, la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*. Nous avons déjà souligné le caractère particulier de ce peuplement, la pauvreté et la dispersion de sa faune.

### c) Indices de diversité (fig. 13)

Rappelons que nous avons choisi la formule de FISHER, CORBETT et WILLIAMS pour calculer cet indice qui permet d'évaluer et de comparer la richesse faunistique de prélèvements ou de peuplements donnés. Nous l'avons appliqué ici à l'échelon du peuplement, les méthodes d'échantillonnage ne permettant pas de développer cette méthode d'analyse au niveau du prélèvement. Le choix de la formule, parmi les plus simples, indique les limites de nos prétentions à ce sujet. Une fois encore, les écologistes terrestres auxquels il faut ajouter les planctologistes, sont beaucoup plus avancés dans l'exploitation de ces données.

La valeur de l'indice de diversité varie suivant les peuplements d'une manière grossièrement parallèle à celle du nombre d'espèces présentes, à l'exception de nouveau de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*.

Les peuplements à indice de diversité élevé sont composés de plusieurs stocks faunistiques liés à la présence des différentes fractions granulométriques dans le substrat. Ce sont le faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii*, les sous-communautés du détritique envasé à *Venus ovata* et du détritique du large à *Auchenoplax crinita*. La relation entre la valeur de cette indice et les nombres d'espèces et d'individus présents n'est pas étroite puisque le faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii* est à la fois riche en espèces et en individus alors que la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*, qui a l'indice le plus élevé, est très riche en espèces mais pauvre en individus et celle du détritique du large à *Auchenoplax crinita* est à la fois pauvre en espèces et en individus.

La communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum* est affectée aussi d'un fort indice de diversité mais celui-ci illustre plutôt la dispersion de ce peuplement gravellicole qu'un mélange de plusieurs stocks faunistiques.

Les peuplements à faible indice de diversité sont composés d'un seul stock faunistique si l'on considère les affinités granulométriques des espèces présentes dans la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*, le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* et la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*. Si ces trois peuplements sont caractérisés par une relative pauvreté faunistique sur le plan qualitatif, quantitativement la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* est la plus riche, le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* est marqué par l'abondance de cet Orbiniidae, enfin la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* est un des peuplements les plus pauvres.

Ainsi l'emploi des indices de diversité met en valeur l'homogénéité ou l'hétérogénéité des peuplements dans la région de Banyuls. La relation n'est donc pas immédiate avec le premier principe biocénotique de THIENEMANN dont la démonstration de la validité dans le domaine benthique est complexe et nécessite la multiplicité des données.

d) Répartition des groupes zoologiques dans chaque peuplement (tableau n° IX, fig. 14)

*Répartition qualitative*

En nombre d'espèces, les Polychètes sont les plus nombreux dans 5 des 7 peuplements étudiés. Ce sont par ailleurs les peuplements les plus profonds et installés sur un substrat comportant une fraction de pélites notable. Plus cette fraction est importante, plus la proportion d'espèces de Polychètes par rapport au nombre total d'espèces présentes est elle-même élevée. Ainsi c'est dans la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* que le pourcentage de Polychètes est le maximum avec une valeur de 56 %.

Le nombre d'espèces de Mollusques est au contraire inversement proportionnel au pourcentage de pélites contenues dans le substrat. Il est maximum dans les sables fins infralittoraux; SANDERS (1956), GLÉMAREC (1969), PICARD (1965) aboutissent aux mêmes conclusions liées aux régimes alimentaires dominants de ces deux groupes.

Celui des Crustacés et des Echinodermes est pratiquement stable, marqué seulement pour le premier groupe par une légère augmentation dans la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* grâce à la présence de nombreux Amphipodes.

Quatre autres groupes, deux d'entre eux représentés surtout dans l'épifaune, sont liés à la présence dans le substrat de la fraction la plus grossière. Ce sont les Cnidaires, les Bryozoaires, les Sipunculides et les Ascidies. Ce dernier groupe est pratiquement limité à la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*.

TABLEAU IX

*Pourcentages d'espèces et pourcentages d'individus des divers groupes zoologiques par rapport aux nombres totaux d'espèces et d'individus présents dans les 7 peuplements.*

PEUPELEMENTS	SPISULA S.		BRANCHIOSTOMA		NEPHTYS H.		SCOLOPLOS A.		VENUS OVATA		NUCULA S.		AUCHENOPLAX C.			
GROUPES	Espèces		Indiv.		Espèces		Indiv.		Espèces		Indiv.		Espèces		Indiv.	
SYSTEMATIQUES	Espèces		Indiv.		Espèces		Indiv.		Espèces		Indiv.		Espèces		Indiv.	
ALGUES			0,30	0,30												
SPONGIAIRES			0,90	0,90	0,20	0,10	0,20	0,10	0,40	0,30	0,10	0,10	1,10	1,00		
COELENTERES	2,20	0,20	2,90	2,70	1,40	0,60	1,60	0,80	6,20	7,30	3,00	1,70	4,30	4,00		
ECHINODERMES	9,90	7,70	15,50	14,20	8,50	4,80	12,10	9,10	11,50	10,90	15,30	13,00	12,70	15,40		
MOLLUSQUES	39,60	72,10	22,70	22,50	25,60	25,90	7,30	4,40	21,00	20,40	10,00	6,40	10,20	8,10		
BRYOZOAIRES			2,20	4,30	0,50	0,20	1,20	0,80	2,80	3,30	0,20	0,10	0,70	0,50		
TURBELLARIES					0,20	0,20	0,20	0,10	0,20	0,10						
NEMERTES			0,60	0,30	0,50	0,30	1,80	0,90	0,40	0,40	0,30	0,20				
SIPUNCULIDES	1,30	0,20	3,10	19,60	2,00	2,30	1,90	0,90	1,30	0,80	0,90	1,20	0,60	0,50		
PRIAPULIENS													0,10	0,10		
POLYCHETES	17,00	5,20	25,70	14,20	40,40	41,20	53,00	68,60	41,70	44,50	56,00	64,30	48,60	46,40		
CRUSTACES	29,00	14,20	22,50	15,00	19,00	24,10	20,10	14,30	12,90	10,70	14,00	11,90	20,90	23,30		
PYCNOGONIDES	0,10	0,10														
ENTEROPNEUSTRES							0,10	0,10	0,10	0,10	0,80	0,80	0,20	0,10		
ASCIDIÉS	0,60	0,20	1,20	4,10	0,40	0,20	0,10	0,10	1,50	1,20	0,10	0,10	0,10	0,20		
CEPHALOCORDES			1,80	1,60												
POISSONS	0,20	0,10	0,60	0,30	0,30	0,10	0,40	0,10			0,30	0,20	0,50	0,40		

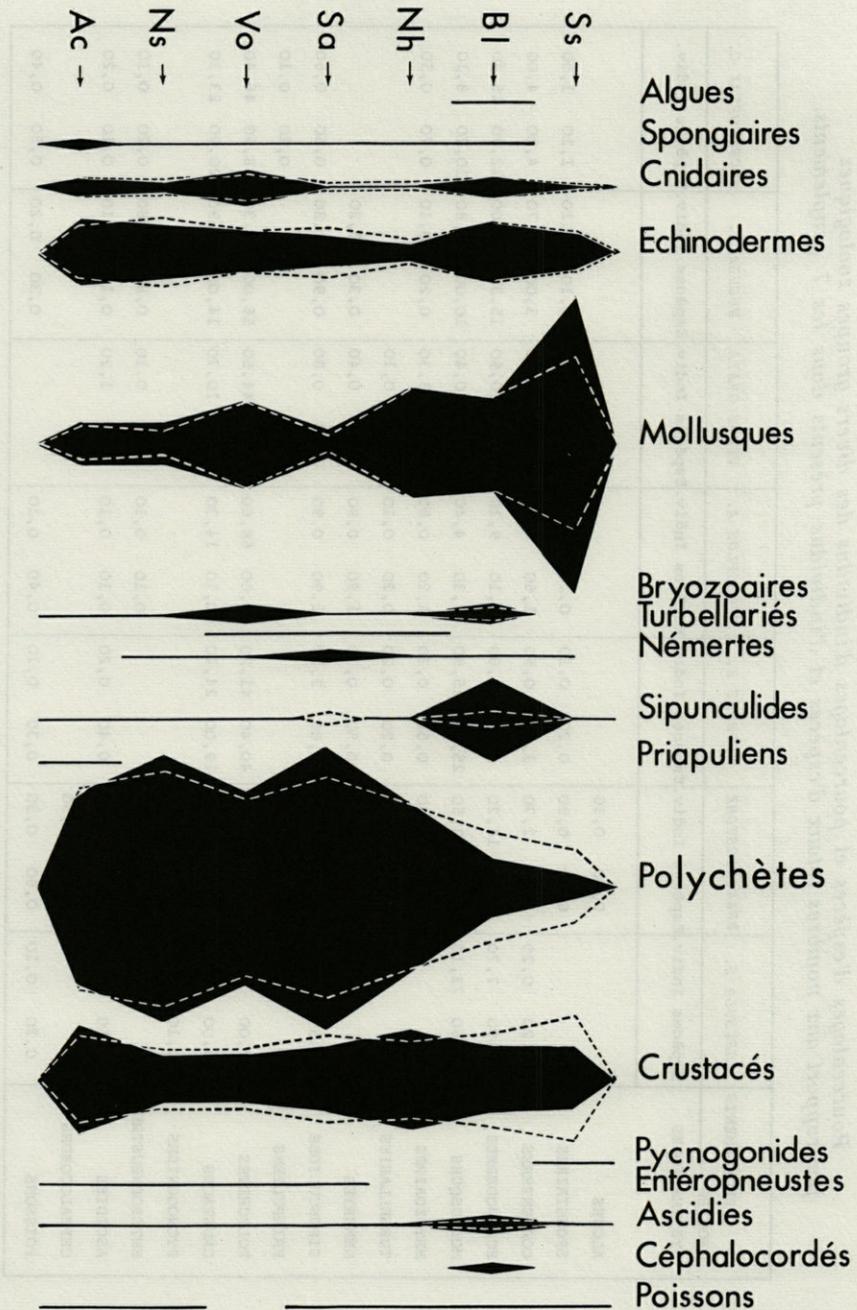


FIG. 14. — Importance des différents groupes zoologiques du macrobenthos dans les différents peuplements (trait plein : en nombre d'individus, trait pointillé : en nombre d'espèces).

*Répartition quantitative*

Celle-ci suit les variations de la répartition qualitative des différents groupes zoologiques en les accentuant parfois, notamment grâce à l'abondance numérique de certaines espèces :

- *Spisula subtruncata* pour les Mollusques dans les sables fins infralittoraux;
- *Aspidosiphon clavatus* dans la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*;
- *Scoloplos armiger* dans le faciès des vases sableuses du même nom;
- *Terebellides stroemi* et *Notomastus latericeus* dans la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*.

2. JUSTIFICATION DE LA MÉTHODE DES INDICES BIOLOGIQUES DANS LA DESCRIPTION DES PEUPELEMENTS

Nous avons constaté lors de la délimitation et la description des peuplements que ceux-ci correspondaient aux principales grandes unités décrites dans les autres régions marines compte tenu des modifications de second ordre au niveau des espèces, modifi-

Comm. S.s.    Comm. B.I.    Faciès N.h.    Faciès S.a.    S/Comm. V.o.    S/Comm. N.s.    S/Comm. A.c.

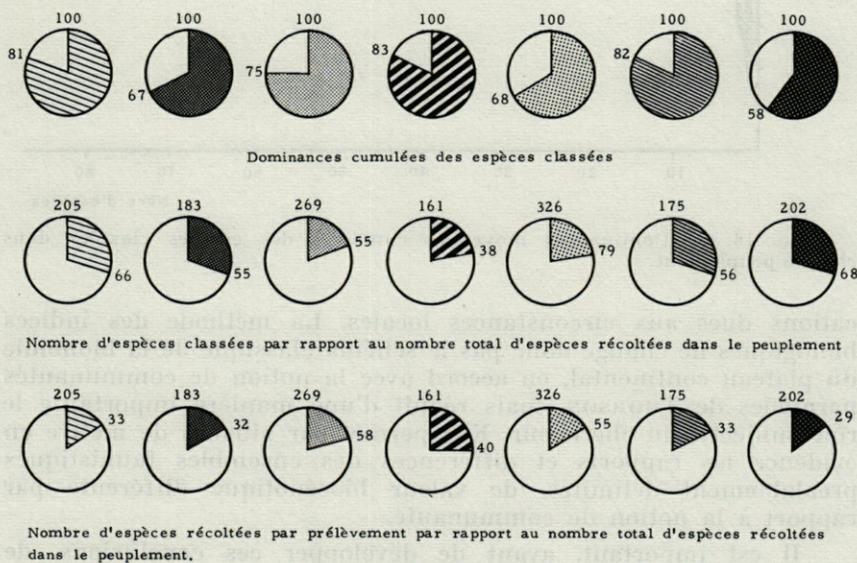


FIG. 15.

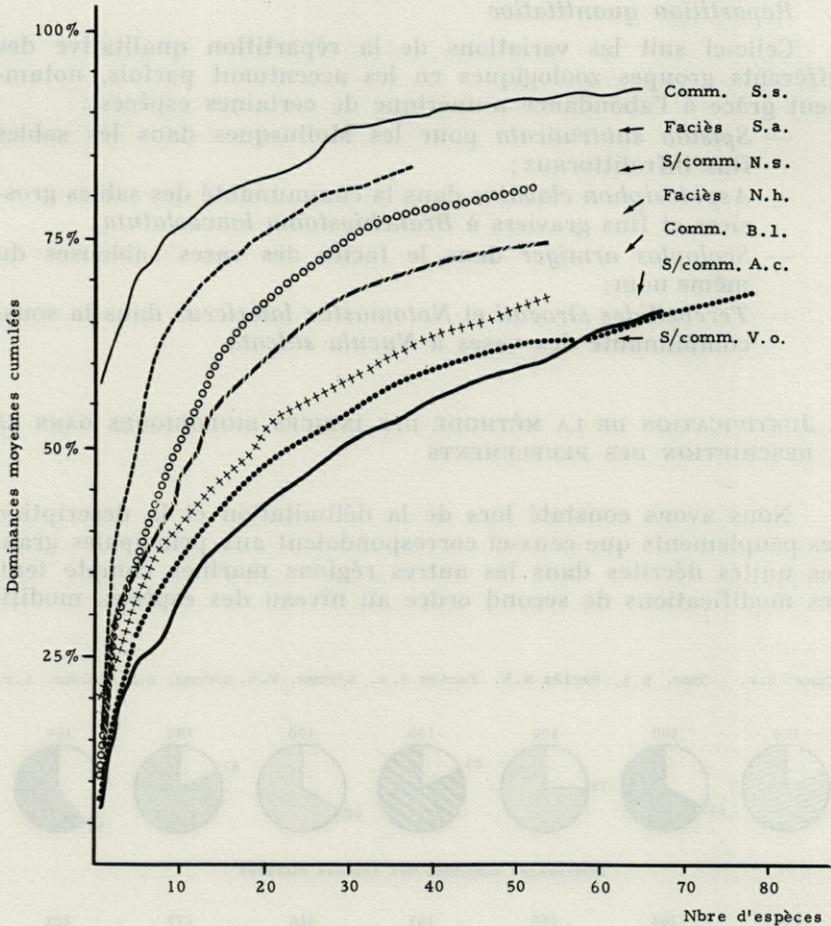


FIG. 16. — Dominances moyennes cumulées des espèces classées dans chaque peuplement.

cations dues aux circonstances locales. La méthode des indices biologiques ne change donc pas le schéma classique de la bionomie du plateau continental, en accord avec la notion de communautés parallèles de THORSON, mais réduit d'une manière importante le rôle subjectif du chercheur. Elle permet par ailleurs de mettre en évidence les rapports et différences des ensembles faunistiques préalablement délimités, de valeur biocénétique différente par rapport à la notion de communauté.

Il est important, avant de développer ces conclusions, de juger de l'importance relative, sur les plans qualitatif et quantitatif,

des espèces classées, c'est-à-dire des espèces qui ont servi essentiellement à la délimitation et à la description des peuplements.

*Nombre d'espèces classées par rapport au nombre total d'espèces récoltées dans chaque peuplement (fig. 15)*

A l'exception des deux faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii* et des vases sableuses à *Scoloplos armiger*, celui-ci est de l'ordre du quart, nettement supérieur généralement au pourcentage moyen d'espèces récoltées par prélèvement. Quatre peuplements, les deux plus littoraux et les deux plus profonds, présentent le plus grand nombre relatif d'espèces classées, nombre proche du tiers de la faune présente dans ceux-ci (communautés des sables fins à *Spisula subtruncata* et des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum* et sous-communautés des vases à *Nucula sulcata* et du détritique du large à *Auchenoplax crinita*).

*Dominances cumulées des espèces classées (fig. 15 et 16)*

Ces espèces représentent de 58 à 93 % de la faune totale suivant les peuplements. Leurs dominances dépassent 80 % dans la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*, le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* et la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*, peuplements homogènes, constitués d'un seul stock faunistique. Les valeurs les plus faibles correspondent à la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum* et aux sous-communautés du détritique envasé à *Venus ovata* et du détritique du large à *Auchenoplax crinita*, peuplements pauvres et dispersés ou composés de plusieurs stocks faunistiques.

La figure 16 montre en outre la courbe des dominances moyennes cumulées en fonction du nombre d'espèces classées de chaque peuplement. L'évolution de la pente de ces courbes illustre et complète les données sur la structure de chacun des peuplements. Ainsi *Spisula subtruncata*, à lui seul, représente 57 % de la communauté du même nom. 50 % de la faune est atteint avec 5 espèces dans le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*, 10 dans la communauté des vases à *Nucula sulcata*, 13 dans le faciès à *Nephtys hombergii*, 20 dans la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*, 23 dans la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* et enfin 30 dans celle du détritique du large à *Auchenoplax crinita*. Ces courbes atteignent donc plus ou moins rapidement une pente maximale fonction du cumul des premières espèces classées, les espèces préférantes. Ainsi de nouveau est mise en évidence la dispersion des espèces dans les peuplements installés sur des substrats comportant une fraction grossière notable.

*Espèces préférantes* (fig. 17)

La figure 17 donne le classement des espèces dans le ou les peuplements où elles sont préférantes ainsi que dans ceux où elles sont simplement accompagnatrices. Le nombre d'espèces préférantes d'un peuplement et non classées dans un ou plusieurs des 6 autres est réduit : 5 dans la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*, 2 dans celle des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*, 2 dans les sous-communautés du détritique envasé à *Venus ovata* et du détritique du large à *Auchenoplax crinita*. Ces espèces sont des caractéristiques de 1<sup>er</sup> ordre à l'exception de *Goniada maculata* (faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii*), *Ophiura africana* (communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*) et *Trichobranchus glacialis* (sous-communauté à *Venus ovata*) qui sont en effet accessoires dans plusieurs autres peuplements.

Au niveau de chaque peuplement, le petit nombre d'espèces caractéristiques, l'ubiquité relative des espèces préférantes, montrent l'utilité de l'emploi des indices biologiques, du classement des espèces. Par exemple la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* n'a que deux espèces préférantes (*Trichobranchus glacialis* et *Drilonereis filum*) qui n'aient pas été classées au même titre dans un des trois autres peuplements de la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis*, alors que pourtant l'ordre de classement des différentes espèces munies d'un indice biologique est très différent de celui obtenu dans le reste de la communauté composée cependant des mêmes espèces.

Au niveau de la communauté, celles des sables fins à *Spisula subtruncata* et des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum* comptent un nombre significatif d'espèces caractéristiques. Il en est de même pour la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis* si on l'envisage dans son ensemble et non plus chacun des peuplements (sous-communautés ou faciès) qui la composent (cf. index faunistique).

3. VALEUR BIOCENOTIQUE COMPARATIVE DES DIFFÉRENTS PEUPELEMENTS.  
INFLUENCE DES CONDITIONS PHYSICO-CHIMIQUES

Sur le plan de la valeur biocénotique, ces peuplements se placent à 4 niveaux (fig. 18) :

- 1) Les communautés, au nombre de 3 :
  - la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*, infralittorale, eurytherme,
  - la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*, infralittorale dans sa plus grande partie, sabulicole et gravellicole,

ESPECES	PEUPLEMENTS													
	Ss	Rl	Nh	Sa	Ns	Vq	Ac	Ss	Rl	Nh	Sa	Ns	Vq	Ac
<i>SPISULA SUBTRUNCATA</i>	1													
<i>OPHIURA TEXTURATA</i>	2	2				50								
<i>DIOGENES PUGILATOR</i>	3	37												
<i>CORBULA GIBBA</i>	4	16	11			16								
<i>SIPHONOCETES DELLAVALLEI</i>	5													
<i>PONTOPHILUS TRISPINOSUS</i>	6													
<i>ABRA ALBA</i>	7	19												
<i>OPHIURA AFRICANA</i>	8													
<i>NASSA PYGMEA</i>	9													
<i>AMPELISCA BREVICORNIS</i>	10	26												
<i>ASPIDOSIPHON CLAVATUS</i>		1	10	21	22	17								
<i>TELLINA DONACINA</i>	56	3	52											
<i>OPHIURA ALBIDA</i>	24	4	48			32								
<i>EBALIA DESHAYESI</i>	52	5				53								
<i>VENUS OVATA</i>		6	18			1	17							
<i>UPOGEBIA GRACILIPPES</i>	7													
<i>ANAPAGURUS BREVIACULEATUS</i>	8	6	19											
<i>SPATANGUS PURPUREUS</i>	9													
<i>OWENIA FUSIFORMIS</i>	19	10				66	55							
<i>AMPELISCA DIADEMA</i>	23	35	1	5	13	4	1							
<i>NEPHTYS HOMBERGII</i>	13	2				77	5							
<i>CULTELLUS TENUIS</i>	38		3	22	39	13								
<i>LUMBRINERIS IMPATIENS</i>	44	44	4	4	4	6	18							
<i>NOTOMASTUS LATERICEUS</i>	31		5	3	6	3	6							
<i>HYALINOECIA BILINEATA</i>		28	7				7							
<i>GONIADA MACULATA</i>			8											
<i>SCOLOPLOS ARMIGER</i>			9	1	21									
<i>TEREBELLIDES STROEMI</i>	29	31	2	2	2	2	3							
<i>AMPHIURA CHIAJEI</i>			17	6	20	7								
<i>PRIONOSPPIO PINNATA</i>			13	7	1	5	22							
<i>LUMBRINERIS LATREILLII</i>	58		38	8		8	23							
<i>STERNASPIS SCUTATA</i>			29	9	3	20								
<i>LUMBRINERIS GRACILIS</i>			30	10		67								
<i>NEPHTYS INCISA</i>	27		20		5	22	14							
<i>TRACHYTHYONE TERGESTINA</i>						7	46							
<i>GLYCERA ROUXII</i>			21		3	11	45							
<i>NINOE KINBERGI</i>						9	43							
<i>ALPHEUS GLABER</i>						10	78	13						
<i>TRICHOBRANCHUS GLACIALIS</i>							9							
<i>DRILONEREIS FILUM</i>			35	33		10	66							
<i>AMPHIURA FILIFORMIS</i>			37	15	25	14	2							
<i>MARPHISA BELLII</i>			51		12		4							
<i>ANAPAGURUS LAEVIS</i>						47	8							
<i>AUCHENOPLAX CRINITA</i>							9							
<i>MALDANE GLEBIFEX</i>				38			10							

Fig. 17. — Les 10 espèces préférantes de chaque peuplement, leur classement dans les autres peuplements.

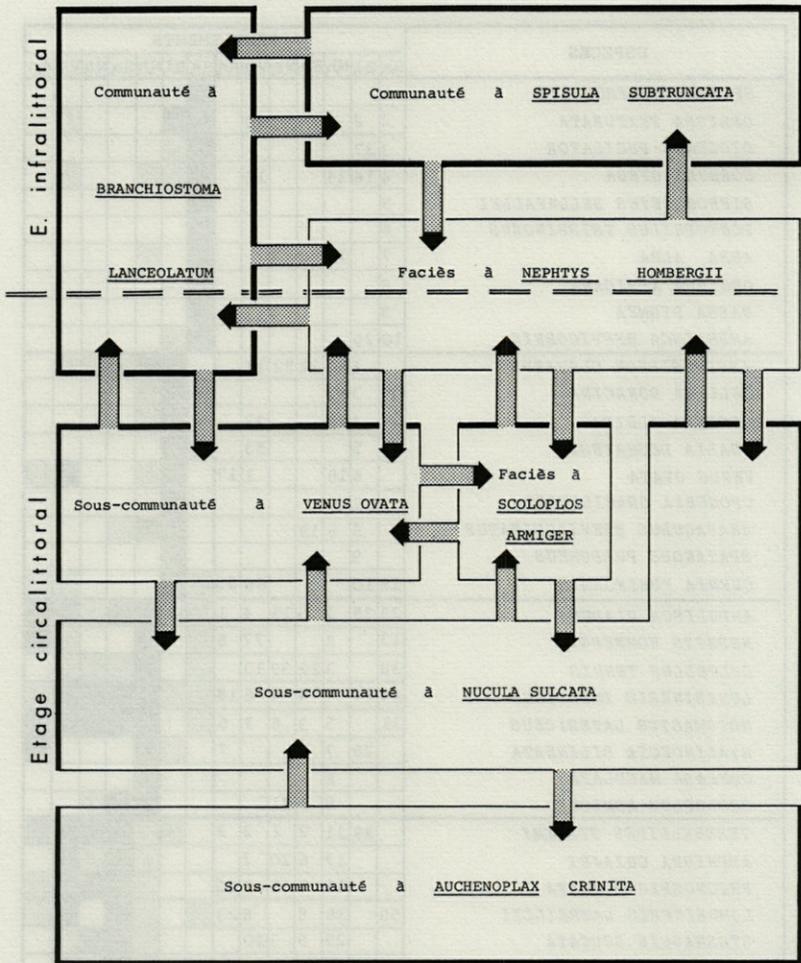


Fig. 18. — Contact entre les peuplements. Leur distribution par rapport aux étages.

— la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis*, circalittorale, sténotherme relative, limicole.

2) Les sous-communautés. Celles-ci sont rencontrées uniquement dans la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis* et sont dues à des modifications d'importance secondaire de la composition faunistique :

— la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* : apparition aux côtés du stock faunistique limicole dominant d'un stock gravellicole,

— la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* : présence d'un seul stock faunistique limicole,

— la sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita* : sténothermie plus grande, diminution du nombre et surtout de la densité des espèces, présence de 3 stocks faunistiques, sabulicole, gravellicole et limicole, ce dernier restant toujours prépondérant.

3) Les faciès. Ils correspondent à des modifications purement quantitatives de la composition faunistique qui, qualitativement, reste la même :

— faciès des baies et de la plage de la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*,

— faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* de la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis*.

4) La marge de contact (faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii*) entre les communautés détritiques infralittorales et vaseuse circalittoriale, composée donc de la juxtaposition des stocks faunistiques de celles-ci et où certaines espèces trouvent des conditions favorables à leur pullulation.

La figure 19 donne la répartition spatiale de ces différents peuplements en fonction de leur bathymétrie et de leur distance à la côte. Elle complète donc l'évaluation des superficies, qui sera donnée lors de l'étude quantitative. La topographie différente du plateau continental au nord et au sud de la zone étudiée entraîne une extension horizontale différente des peuplements. Cependant sont mis en évidence :

— le caractère très côtier de la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*, du faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* et de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*.

— l'extension horizontale du faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii* due à son développement au large de la grande plage du Roussillon, et surtout celle de la sous-communauté des vases à *Nucula sulcata* et celle du détritique du large à *Auchenoplax crinita* qui occupent les 3/4 de la superficie du plateau continental.

— l'extension verticale de la communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*, de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* et dans une moindre mesure de celle des vases à *Nucula sulcata*.

Tout au long de cette étude, nous nous sommes constamment référé aux conditions physico-chimiques du milieu, et essentiellement à la nature du substrat et à la température (ou la profondeur)

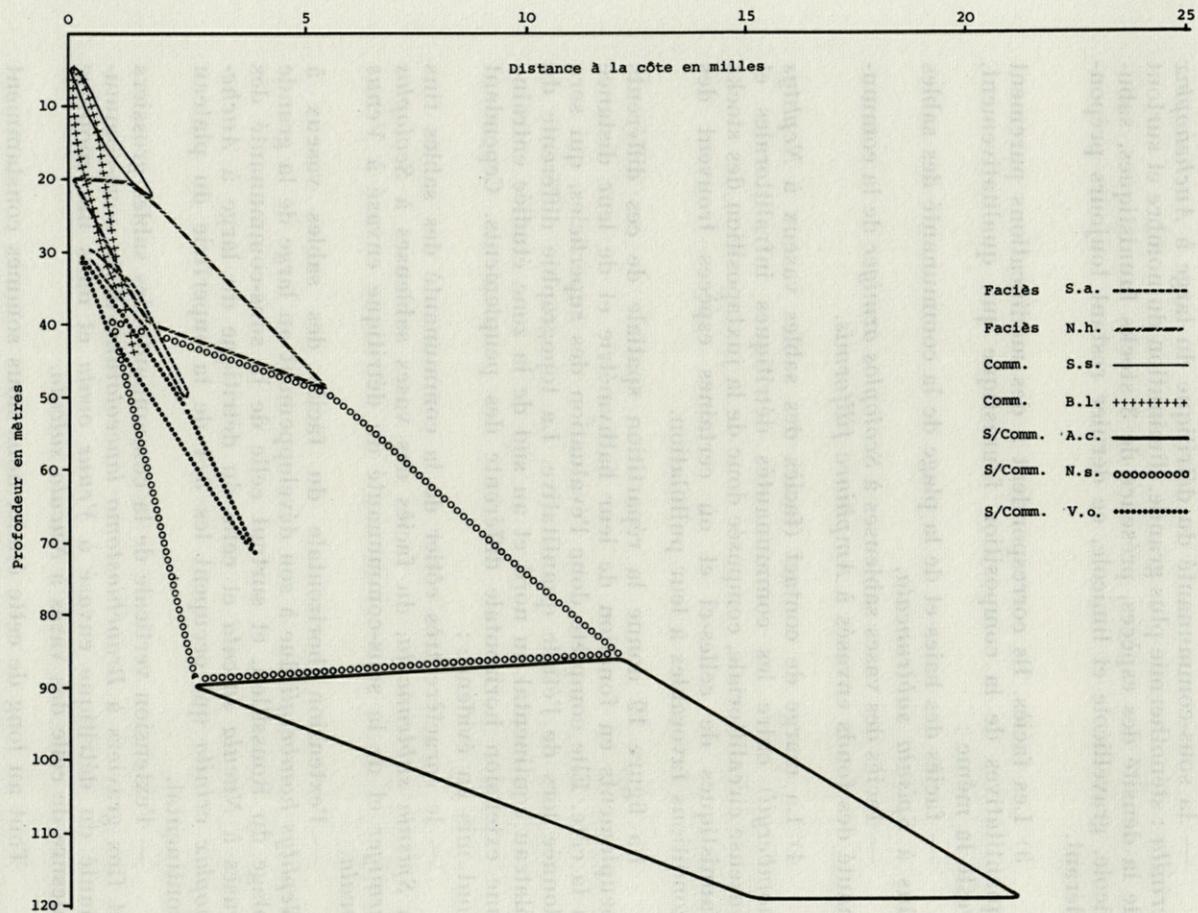


FIG. 19. — Répartition des peuplements en fonction de la profondeur et de l'éloignement par rapport à la côte.

pour expliquer la topographie et la nature des peuplements. L'influence de ces deux facteurs paraît la plus évidente mais il faut garder à l'esprit la remarque d'EISMA : « l'effet des caractéristiques de l'environnement est mal connu ou inconnu, l'influence de certaines combinaisons de caractéristiques de l'environnement est probablement plus importante que l'influence de chaque caractéristique prise séparément ».

a) Influence du substrat

« Les biocénoses des substrats meubles marins sont essentiellement sous la dépendance des facteurs édaphiques » (PICARD, 1965). Le facteur édaphique prépondérant, comme le souligne encore cet auteur, est la nature du substrat, résultant elle-même des conditions rhéologiques.

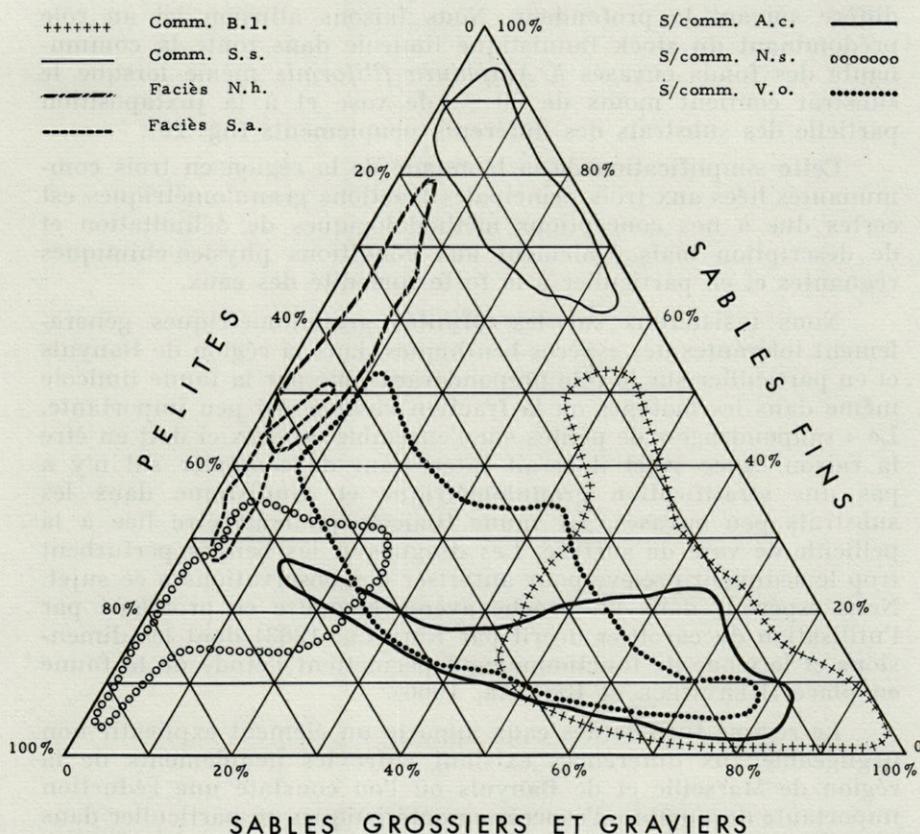


FIG. 20. — Limites de la composition granulométrique des substrats des différents peuplements.

La division de la faune du plateau continental en trois grandes communautés liées à la prépondérance d'une des trois grandes fractions granulométriques du substrat en est l'illustration. Il en est de même à une échelle plus petite de la subdivision de ces trois grandes unités faunistiques en sous-communautés, et faciès (hors-textes n° 1 et 2). La figure 20 schématise en outre les limites de répartition des différentes stations de chaque peuplement en fonction de la nature du substrat. Nous avons enfin indiqué dans la description de chaque peuplement le pourcentage de chaque stock faunistique présent, lié aux trois principales fractions granulométriques.

Chaque peuplement correspond donc à une texture particulière du substrat mais les variations progressives ou brusques de celle-ci se traduisent plus ou moins rapidement ou fidèlement au niveau de la faune, sur des substrats de composition très voisine la faune diffère suivant la profondeur. Nous faisons allusion ici au rôle prédominant du stock faunistique limicole dans toute la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis* même lorsque le substrat contient moins de 50 % de vase et à la juxtaposition partielle des substrats des différents peuplements (fig. 20).

Cette simplification de la bionomie de la région en trois communautés liées aux trois principales fractions granulométriques est certes due à nos conceptions méthodologiques de délimitation et de description mais également aux conditions physico-chimiques régnantes et en particulier à la forte turbidité des eaux.

Nous insisterons sur les affinités granulométriques généralement tolérantes des espèces benthiques dans la région de Banyuls et en particulier sur le rôle prépondérant joué par la faune limicole même dans les biotopes où la fraction vaseuse est peu importante. Le « saupoudrage » de pérites sur l'ensemble de ceux-ci doit en être la raison. A ce sujet il serait intéressant de constater s'il n'y a pas une stratification granulométrique et faunistique dans les substrats peu envasés. La faune limicole pourrait être liée à la pellicule de vase de surface. Les dragues et les bennes perturbent trop le sédiment prélevé pour autoriser des observations à ce sujet. Nous espérons dans un proche avenir résoudre ce problème par l'utilisation du carottier décrit par REINECK (1963) dont les dimensions et le mode de fonctionnement permettent l'étude de la faune en place (HERTWECK et REINECK, 1966).

Le régime turbide des eaux apporte un élément explicatif non négligeable aux différences existant entre les peuplements de la région de Marseille et de Banyuls où l'on constate une réduction importante du nombre d'espèces caractéristiques en particulier dans les biotopes circalittoraux. Ces espèces ont en général des affinités granulométriques strictes puisque les peuplements sont liés étroi-

tement à la texture du sédiment. Ainsi PICARD considère à la fois comme limicoles strictes et comme « exclusives » de sa biocénose de la Vase Terrigène Côtière les espèces suivantes : *Æstergrenia digitata*, *Abra nitida*, *Ninoë kinbergi*, *Laonice cirrata*, *Prionospio pinnata*, *Goneplax rhomboides*, *Poecilochaetus serpens*, *Sternaspis scutata*. Celles-ci, à Banyuls, sont effectivement abondantes dans le peuplement parallèle, la sous-communauté de la vase à *Nucula sulcata*, mais fréquentent également de nombreux autres biotopes où est présente une fraction pélagique beaucoup plus réduite.

#### b) Influence de la température. Notion d'étage

Un second facteur physico-chimique, la température, en relation étroite avec la profondeur, joue un rôle dans la distribution des espèces. GLÉMAREC (1969) a pu rencontrer dans chacun des trois étages thermiques qu'il a différencié sur le plateau continental nord-Gascogne les trois grands types de sédiments, vase, graviers et sables et ainsi mettre en évidence séparément le rôle des facteurs granulométrique et thermique. Il n'en est pas de même en Méditerranée occidentale où les différents types de sédiments sont distribués en fonction essentiellement de la bathymétrie (PICARD, 1965). Aussi l'action des facteurs granulométrique et thermique se juxtapose dans la composition faunistique de l'étage infralittoral eurytherme et détritique et de l'étage circalittoral plus sténotherme et vaseux. Toutefois dans la partie inférieure de l'étage circalittoral, dans la sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*, installée sur un substrat où l'on retrouve en proportions variables les 3 principales fractions granulométriques, le rôle de la température apparaît plus nettement et se traduit par une diminution qualitative et quantitative de la densité de la faune. De nombreuses espèces disparaissent, remplacées par quelques espèces à plus grande sténothermie, les caractéristiques de la sous-communauté.

GLÉMAREC fait une excellente revue critique sur les différentes définitions de la notion d'étage et souligne l'intérêt d'une recherche d'un système d'étagement applicable à la faune des substrats meubles. Il propose de remplacer le facteur lumière, critère de délimitation des étages défini au colloque de Gênes (1957) et essentiellement applicable à la faune des substrats durs par celui de la température. Il est amené ainsi à décomposer l'étage circalittoral en 2 nouveaux étages : côtier et profond.

Nous venons nous-même de constater une discontinuité qualitative et quantitative vers 90 mètres de profondeur, attribuée à l'augmentation de sténothermie. PICARD y fait allusion quand il note qu'« il existe, d'ailleurs, des coupures zonées, aussi nettes qu'entre étages, à l'intérieur des étages eux-mêmes (... entre les

biocénoses DC et DL de l'étage circalittoral) ». Cependant GLÉMAREC constate que les peuplements nord-Gascogne du circalittoral côtier sont beaucoup plus proches de ceux de l'infralittoral que de ceux du circalittoral du large. Il n'en est rien en Méditerranée comme le montrent aussi bien les travaux de PICARD que surtout les nôtres où tous les peuplements circalittoraux ont une grande affinité et sont réunis dans une même communauté. Peut-être, répétons-le, est-ce dû à la distribution particulière des sédiments. L'évolution des températures n'est pas d'autre part la même en fonction de la profondeur dans ces deux aires marines. Quoiqu'il en soit, GLÉMAREC a le mérite d'aborder ce problème difficile et de proposer l'intervention du facteur thermique qui est un des facteurs importants de la distribution de la macrofaune benthique des substrats meubles. Un système d'étagement doit être valable à l'échelle mondiale et les caractères physico-chimiques et biologiques particuliers de la Méditerranée, et à fortiori le cadre restreint de notre étude, ne permettent d'y apporter qu'une contribution limitée.

#### REMERCIEMENTS

Cette étude, ainsi que les résultats concernant le macrobenthos exposés dans les autres articles à paraître de la série « Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française », a fait l'objet d'une thèse, enregistrée au C.N.R.S. sous le n° AO 3707, et présentée à la Faculté des Sciences de Paris le 28 Novembre 1969 pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Naturelles.

Ma gratitude est exprimée aux membres du jury : Messieurs les Professeurs P. DRACH, Président, G. PETIT, P. BOUGIS et Monsieur J. PICARD, Maître de Recherches au C.N.R.S., ainsi qu'au personnel du Laboratoire Arago qui ne m'a pas ménagé son aide, scientifique, morale ou technique, dans la réalisation de ces recherches, en particulier Messieurs J. SOYER, Sous-Directeur, J. MABIT, Technicien au C.N.R.S. et Mademoiselle J. ROUGET, Dessinatrice.

Je remercie également le C.N.R.S. et le C.N.E.X.O. pour l'aide matérielle que ces organismes m'ont accordé dans le cadre des conventions passées avec le Laboratoire Arago.

#### RÉSUMÉ

La délimitation et la description des peuplements benthiques présents sont obtenues par l'établissement de diagrammes-treillis groupant les stations à composition faunistique présentant une forte affinité et par l'emploi de la méthode des indices biologiques (SANDERS, 1960).

Chaque peuplement délimité n'a pas la même valeur biocénotique. La *communauté* est caractérisée par une certaine structure qualitative et quantitative liée à certaines conditions moyennes du milieu. La *sous-communauté* correspond à des modifications qualitatives et quantitatives de la faune d'une partie de la communauté, modifications dont l'importance secondaire ne justifie pas cependant la création d'une communauté distincte. Le *faciès* désigne une subdivision d'une communauté ou d'une sous-communauté caractérisée par la dominance d'une ou d'un très petit nombre d'espèces sans modifications qualitatives de la composition faunistique.

Sept peuplements de l'endofaune et de l'épifaune vagile sont présents sur le plateau continental au large de Banyuls :

— dans l'étage infralittoral, la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* et celle des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*;

— à la limite des étages infra- et circalittoral le faciès de transition des sables vaseux à *Nephtys hombergii*;

— l'ensemble de l'étage circalittoral est occupé par la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis* dans laquelle sont distinguées quatre subdivisions : le faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger* et les sous-communautés des vases à *Nucula sulcata*, du détritique envasé à *Venus ovata* et du détritique du large à *Auchenoplax crinita*.

L'épifaune sessile est représentée par un faciès à *Caryophyllia clavus* dans lequel est distingué un « aspect » à *Eunicella stricta*.

715 espèces ont été récoltées à l'occasion de ces recherches. Un tableau récapitulatif précise leur caractère biocénotique par rapport aux différents peuplements délimités.

Les indices de diversité sont élevés dans les peuplements composés de plusieurs stocks faunistiques liés à l'hétérogénéité du substrat. Ils sont par contre faibles dans les peuplements composés d'un seul stock faunistique, sabulicole ou limicole.

Dans la description des peuplements, la méthode des indices biologiques fait intervenir en moyenne le quart des espèces présentes qui représente toutefois, en dominance, de 58 à 93 % de la faune. Le classement des espèces en fonction de leur abondance permet de distinguer des peuplements constitués par ailleurs d'un très petit nombre d'espèces caractéristiques et d'espèces dominantes souvent ubiquistes.

La bionomie des substrats meubles du plateau continental au large du Roussillon se résume par l'existence de trois grandes unités ayant valeur de communautés. Chacune est liée à l'une

des trois principales fractions granulométriques : les sables fins, les sables grossiers et graviers, les vases. Les subdivisions de la communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis* ont dans d'autres aires marines ou dans d'autres régions de la Méditerranée occidentale valeur de communauté ou de biocénose mais la grande turbidité des eaux dans la région de Banyuls provoquant une prédominance du stock limicole dans tout l'étage circalittoral masque ce caractère. Cette situation, ainsi que la coïncidence existant entre la répartition des principales fractions granulométriques constituant le substrat et la bathymétrie, masquent également partiellement l'influence des autres facteurs responsables de la distribution de la faune en étages.

#### SUMMARY

We delimited the benthic populations with the help of "trellis-diagram" which group the stations presenting a strong similarity in their faunal compositions. The method of biological indicators (Sanders, 1960) was employed for the description and the characteristics of the populations.

Each delimited population does not have the same biocenotic value. The whole community is characterized by a certain quantitative and qualitative structure bound to some mean conditions of the environment. The subcommunity corresponds with quantitative and qualitative modifications of a part of the community's fauna, yet the secondary importance of these modifications do not justify the creation of a distinctive community. The "facies" indicates a subdivision of a community or a subcommunity characterized by the dominance of a single or very small number of species without qualitative modifications of the faunal composition.

Seven populations of the mobile endofauna and epifauna are present on the continental shelf off-shore of Banyuls.

— in the infralittoral zone, the *Spisula subtruncata* community on clean fine sands and the *Branchiostoma lanceolatum* community on coarse sands and gravels;

— at the limit of these infralittoral and circalittoral zones the *Nephtys hombergii* transition's facies on muddy sands;

— the whole of the circalittoral zone is inhabited by the *Amphiura filiformis* community on muddy bottoms where are found 4 subdivisions : the *Scoloplos armiger* facies on sandy muds; the *Nucula sulcata* subcommunity on muds; the *Venus ovata* subcommunity on muds and gravels; the *Auchenoplax crinita* subcommunity on the detritic of the off-shore.

The sessile epifauna are represented by a *Caryophyllia clavus* facies which is distinguished by an *Eunicella stricta* « aspect ».

Altogether 715 species have been sampled. A recapitulative table specifies their biocenotic character in connection with the different delimited populations.

The diversity index value is high in the population composed of many faunal stocks bound to the heterogeneity of the substratum. It is on the other hand, low in the populations composed of a single faunal stock, either sand-loving or mud-loving species.

In the description of the populations, the method using biological indexes brings in, on the average, a quarter of the present species which nevertheless represents from 58 to 93 % of the fauna. The " listing of these species " according to their abundance permits us to distinguish populations in which there are, in other respects, a very small number of characteristic species and often ubiquitous dominant species.

The bionomy of the soft bottoms of the continental shelf off-shore of Roussillon can be summed up by the existence of three large units resembling communities. Each one is bound to the three main granulometric fractions : fine sands, coarse sands and gravel, muds. The subdivisions of the *Amphiura filiformis* community on muddy bottoms can be designated in other marine areas, or in other regions of the western Mediterranean, as communities or biocenosis, but the strong turbidity of the waters of the region of Banyuls hides this character and induces a predominance of the mud-loving stock in the whole circalittoral zones. This situation as well as the relation existing between the repartition of the main granulometric fractions making up the substratum and the submarine topography also partially masks the influence of other factors responsible for the zones of faunal distribution.

## ZUSAMMENFASSUNG

Abgrenzung und Beschreibung benthischer Faunenbestände wurden mit Hilfe von Netzdiagrammen, in denen Stationen mit ähnlicher faunistischer Zusammensetzung aufgeführt sind, sowie durch die Verwendung biologischer Indices erarbeitet.

Die einzelnen Bestände haben unterschiedliche biozönotische Werte. Die *Gemeinschaft* ist durch eine bestimmte qualitative und quantitative Struktur gekennzeichnet, die an bestimmte durchschnittliche Bedingungen des Milieus gebunden sind. Die *Unter-Gemeinschaft* entspricht qualitativen und quantitativen Veränderungen in der Fauna eines Teils der Gemeinschaft, indem die

zweitrangige Bedeutung dieser Veränderungen die Abgrenzung einer eigenen Gemeinschaft nicht rechtfertigt. Die *Facies* bezeichnet eine Unterabteilung einer Gemeinschaft oder Untergemeinschaft, die durch das Vorherrschen einer einzigen oder kleinen Anzahl von Arten ohne qualitative Veränderungen der faunistischen Zusammensetzung gekennzeichnet ist.

Auf der Höhe von Banyuls weist der Schelf sieben Bestände der Endofauna und der vagilen Epifauna auf :

— auf der infralitoralen Stufe die Gemeinschaft der Feinsande mit *Spisula subtruncata* und die der Grobsande und feinen Kiese mit *Branchiostoma lanceolatum*;

— an der Grenze zwischen infra- und zirkalitoraler Stufe die Uebergangsfazies der Schlicksande mit *Nephtys hombergii*;

— die gesamte zirkalitorale Stufe wird von der Gemeinschaft der Schlickböden mit *Amphiura filiformis* eingenommen, in der vier Unterabteilungen zu unterscheiden sind : die Fazies der Sand-Schlickböden mit *Scopolos armiger* und die Unter-Gemeinschaften der Schlickböden mit *Nucula sulcata*, der schlickigen Detritusablagerungen mit *Venus ovata* und der Tiefendetritusablagerungen mit *Auchenoplax crinita*.

Die sessile Epifauna ist durch eine Fazies mit *Caryophyllia clavus* vertreten, in der ein «Aspekt» mit *Eunicella stricta* zu unterscheiden ist.

715 Arten sind im Laufe dieser Untersuchungen gesammelt worden. Eine Uebersichtstafel gibt ihre jeweilige biozönotische Eigenart hinsichtlich der verschiedenen Bestände an.

Die Variationsindices erreichen hohe Werte bei den, auf Grund der Substratheterogenität aus mehreren faunistischen Einzelbeständen zusammengesetzten Gesambeständen. Sie sind dagegen klein bei den nicht zusammengesetzten, sand- oder felsbewohnenden Beständen.

Bei der Beschreibung der Bestände erstreckt sich die Methode der biologischen Indices auf etwa ein Viertel der vorhandenen Arten, was meist 58 bis 93 % der Fauna entspricht. Die Klassierung der Arten nach ihrer Häufigkeit erlaubt eine Unterscheidung zwischen Beständen, die sich aus einer kleinen Zahl charakteristischer Arten zusammensetzen, und vorherrschenden, häufig ubiquistischen Arten.

Die Bionomie der Weichböden des Schelfs vor der Küste des Roussillon drückt sich im Vorhandensein dreier grosser Einheiten mit der Wertigkeit von Gemeinschaften aus. Jede ist einer der drei hauptsächlichen Korngrössen zugeordnet : Feinsand, Grobsand und Kies, Schlick. Die Unterabteilungen der Gemeinschaft der Schlickböden mit *Amphiura filiformis* haben in anderen Meeresteilen oder

in anderen Gebieten des westlichen Mittelmeers die Wertigkeit von Gemeinschaften oder Biozönosen, aber das aus der starken Wassertrübung in der Gegend von Banyuls folgende Vorherrschen des felsbewohnenden Bestandes auf der gesamten zirkalitoralen Stufe verdeckt diese Eigenschaft. Diese Situation sowie die Uebereinstimmung in der Verteilung der Korngrößen hinsichtlich Substrat und Bathymetrie, überlagern ebenfalls teilweise den Einfluss der anderen Faktoren, die für die Verteilung der Fauna in Stufen verantwortlich sind.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BARNES, H., 1967. Ecology and experimental biology. *Helgölander wiss. Meeresunters*, 15 (1-4) : 6-26.
- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, 49 (33) : 1-371.
- BODENHEIMER, F.S., 1955. Précis d'écologie animale. Paris, Payot édit., 315 p.
- BODENHEIMER, F.S., 1958. Animal ecology today. *Monographiae Biol.*, 6 : 277 p.
- BOURY-ESNAULT, N., 1968. Les Spongiaires des fonds rocheux de Banyuls-sur-Mer. Ecologie et systématique. *Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Fac. Sci.* Paris.
- BUCHANAN, J.B., 1958. The bottom fauna communities across the continental shelf off Accra, Ghana (Gold Coast). *Proc. Zool. Soc., Lond.*, 130 (1) : 1-56.
- BUCHANAN, J.B., 1963. The bottom fauna communities and their sediment relationships off the coast of Northumberland. *Oikos*, 14 (2) : 154-175.
- BUCHANAN, J.B. et R.H. HEDLEY, 1960. Contribution to the biology of *Astrorhiza limicola* Sandahl. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 39 : 549-560.
- CABIOCH, L., 1961. Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, 2 : 1-40.
- CABIOCH, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale. *Cah. Biol. mar.*, 9 (5) : 493-720.
- CHAPMAN, G., 1965. The egg cocoons of *Scoloplos armiger* O.F. Müller. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 128 : 189-197.
- CURTIS, J.T., 1955. A prairie continuum in Wisconsin. *Ecology*, 36 (4) : 558-566.
- DAJOZ, R., 1966. Ecologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie (1<sup>re</sup> partie). *Vie Milieu*, 17 (1 C) : 525-636.
- EISMA, D., 1966. The distribution of the benthic marine Mollusca off the Main Dutch coast. *Neth. Jnl Sea Res.*, 3 (1) : 107-163.
- ELTON, C., 1927. Animal ecology. *Sidgwick et Jackson édit.*
- FAGER, E.W., 1957. Determination and analysis of recurrent groups. *Ecology*, 38 : 586-595.

- FISHER, R.A., S.A. CORBETT et C.B. WILLIAMS, 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12 : 42-58.
- FORD, E., 1923. Animal communities of the level-bottom in the waters adjacent to Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 13 : 164-224.
- GIBBS, P.E., 1968. Observations on the population of *Scoloplos armiger* at Whitstable. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 48 (1) : 225-254.
- GLEASON, H.A., 1922. On the relation between species and area. *Ecology*, 3 : 156-162.
- GLÉMAREC, M., 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Cah. Biol. mar.*, 5 (1) : 33-96.
- GLÉMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental nord-Gascogne. *Thèse Fac. Sci. Paris*.
- GUILLE, A., 1963. Contribution à l'étude de la systématique et de l'écologie d'*Ophiothrix quinquemaculata* d. Ch. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle Fac. Sci. Paris*.
- GUILLE, A., 1965. Observations faites en soucoupe plongeante à la limite inférieure d'un fond à *Ophiothrix quinquemaculata* d. Ch. au large de la côte du Roussillon. *Rapp. P. v. Réun. C.I.E.S.M.M.*, 18 (2) : 115-118.
- GUILLE, A., 1965. Exploration en soucoupe plongeante COUSTEAU de l'entrée nord-est de la baie de Rosas (Espagne). *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, 65 (1357) : 12 p.
- GUILLE, A. et J. SOYER, 1968. La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-Mer. Premières données qualitatives et quantitatives. *Vie Milieu*, 19 (2 B) : 323-359.
- GUILLE, A. et J. SOYER, 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. 1. Physiographie. *Vie Milieu*, 21 (1 B) : 137-147.
- HAGMEIER, H., 1951. Die Nahrung der Meerestiere. III-IV. In *Handbuecher Seefischerei Nord Europa*, Bd 1.
- HERTWECK, G. et H.E. REINECK, 1966. Untersuchungsmethoden von Gangbauten und anderen Wühlgefüngen mariner Bodentiere. *Natur. Mus., Frankf.*, 96 (11) : 429-438.
- JACCARD, P., 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, 38 : 59-130.
- JAGERSTEN, G., 1940. Die Abhängigkeit des Metamorphose vom Substrat des Biotops bei *Protodrilus*. *Ark. Zool. Stockholm*, 32 A : 1-12.
- JONES, N.S., 1952. The bottom fauna and the food of flatfish off the Cumberland coast. *J. Anim. Ecol.*, 21 : 182-205.
- KENDALL, M.G., 1955. Rank correlations methods. 2nd edition. London : *Charles Griffin, édit.*, 196 p.
- KERNEIS, A., 1960. Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de Posidonies de la région de Banyuls. *Vie Milieu*, 11 (2) : 145-187.
- KULCZYNSKI, S.M., 1927. Die Pflanzenassociation der Pienen. *Bull. int. pol. Sci. Lett. Acad. Cracovie*, 2 : 27-204.
- LAUBIER, L., 1966. Découverte d'une Annélide Polychète nouvelle en Méditerranée occidentale : *Auchenoplax crinita* Ehlers, 1887. *Vie Milieu*, 17 (1 B) : 438-439.

- LAUBIER, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénétique. *Annls Inst. oceanogr. Monaco*, N.S., 43 (2) : 316 p.
- LEDOYER, M., 1967. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. *Thèse Doc. Fac. Sci. Marseille*.
- LINDROTH, A., 1935. Die Associationen der marinen Weichböden. *Zool. Bidr. Upps*, 15 : 1-8.
- MAC FADYEN, A., 1954. The invertebrata fauna of Jan Mayen Island (East Green land). *J. Anim. Ecol.*, 23 : 261-297.
- MAC GINITIE, G.E., 1939. Ecological aspects of a California marine estuary. *Am. Midl. Nat.*, 21 (1) : 28-55.
- MARGALEF, R., 1958. Informacion y diversidad especifica en las comunidades de organismos. *Investigacion Pesq.*, 3 : 99-106.
- MASSE, H., 1962. Cartographie bionomique de quelques fonds meubles de la partie sud-orientale du Golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 27 (42) : 221-260.
- MÉDIONI, A., 1968. Les Ascidies et les Bryozoaires des fonds rocheux de Banyuls-sur-Mer. Ecologie et systématique. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle Fac. Sci. Paris*.
- MOBIUS, K., 1877. Die Auster und die Austernwirthschaft. *Wiegandt, Hempel et Parry, édit.*
- MOLANDER, A.R., 1928. Animal communities on soft bottom areas in the Gullmar Fjord. *Kristinebergs Zool. Sta. 1877-1927*, 2 : 1-90.
- MONNIOT, F., 1962. Recherches sur les graviers à Amphioxus de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 13 (2) : 231-322.
- MONNIOT, C., 1965. Les « Blocs à *Microcosmus* » des fonds chabutables de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 16 (2 B) : 819-851.
- MULICKI, Z., 1957. Ecology of the more important Baltic Invertebrates. *Pr. morsk. Inst. ryb. Gdyni.*, 9 : 313-317.
- PARIS, J., 1955. Contribution à la connaissance de la « zone nord des Cannalots ». *Vie Milieu*, 5 (4) : 469-512.
- PÉRÈS, J.M., 1961. Océanographie biologique et biologie marine. I. Coll. « Euclide ».
- PÉRÈS, J.M., 1967. The Mediterranean Benthos. *Oceanogr. Mar. Biol.* Edit. H. Barnes, 5 : 449-434.
- PÉRÈS, J.M., 1967. Les biocénoses benthiques dans le système phytal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 42 (58) : 3-114.
- PÉRÈS, J.M. et J. PICARD, 1958. Manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 23 (14) : 5-122.
- PÉRÈS, J.M. et J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 31 (47) : 5-137.
- PETERSEN, C.G.J., 1913. Valuation of the sea. II. Animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. Dan. biol. Stn*, 21 : 1-44.
- PETERSEN, C.G.J., 1918. The sea bottom and its production of fish food. *Pep. Dan. biol. Stn*, 25 : 1-62.

- PETERSEN, C.G.J., 1924. A brief survey of the animal communities in Danish waters. *Am. J. Sci.*, sér. 5, 7 (41) : 343-354.
- PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, 36 (52) : 1-160.
- PIERRE, F., 1958. Ecologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara nord occidental. *Edit. C.N.R.S.* : 332 p.
- PRENANT, M., 1927. Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires, Associations de la faune fixée. *Trav. Stn biol. Roscoff*, 6 : 3-58.
- PRUVOT, G., 1895. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (Golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, 3 (3) : 629-658.
- REINECK, H.E., 1963. Der Kastengreifer. Die Entwicklung eines Gerätes zur Entnahme ungestörter, orientierter Grundproben vom Meeresboden. *Natur Mus.*, 93 (3) : 102-108.
- RENKONNEN, O., 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. *Ann. bot. Soc. zool. bot. fenn.*, Vanamo, 6 (1) : 277 p.
- REYSS, D., 1964. Contribution à l'étude du rech Lacaze-Duthiers, vallée sous-marine des côtes du Roussillon. *Vie Milieu*, 15 (1) : 1-46.
- SANDERS, H.L., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. X. The biology of marine bottom communities. *Bull. Bingham. oceanogr. Coll.*, 15 : 345-414.
- SANDERS, H.L., 1960. Benthic studies in Buzzards bay. III. The structure of the soft bottom community. *Limnol. Oceanogr.*, 5 (2) : 138-153.
- SORENSEN, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species contents and its application to analyses of the vegetation on Danish Commons. *Vid. Selsk. Biol. Skr.*, V (4).
- SPARCK, R., 1937. The benthonic animal communities of the coastal waters. *The Zoology of Iceland*, 1 (6) : 1-45.
- SPOONER, G.M. et H.B. MOORE, 1940. The ecology of the Tamar Estuary. VI. An account of the macrofauna of intertidal muds. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 24 : 23-330.
- THIENEMANN, A., 1939. Grundzüge einer allgemeinen Oekologie. *Arch. Hydrobiol.*, 35 : 267-285.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr. Kommn Havunders sér. Plankton*, K : 1-523.
- THORSON, G., 1955. Modern aspects of marine level-bottom animal communities. *J. mar. Res.*, 14 : 387-397.
- THORSON, G., 1957. Bottom communities (Sublittoral or shallow shelf). *Mem. geol. Soc. Am.*, 67 (1) : 461-534.
- TISCHLER, W., 1955. Synökologie der Landtiere. *G. Fischer Verlag, Stuttgart* : 414 p.

- TOULEMONT, A., F. HINSCHBERGER et A. SAINT-REQUIER, 1967. Recherches sédimentologiques et écologiques sur les fonds sous-marins dans les parages de la Chaussée de Sein (Finistère). *Rev. Trav. Inst. Scient. tech. Pêch. Marit.*, 31 (4) : 425-448.
- TRAVE, J., 1963. Ecologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. *Vie Milieu, Suppl.* 14, 267 p.
- VATOVA, A., 1947. Caratteri della fauna bentonica dell'Alto Adriatico e zoocenosi cui da origine. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 21 (1) : 51-67.
- VIDAL, A., 1967. Etude des fonds rocheux circalittoraux le long de la côte du Roussillon. *Vie Milieu*, 18 (2 B) : 167-220.
- WIESER, W., 1960. Benthic studies in Buzzards bay. II. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5 (2) : 121-137.
- WILSON, D.P., 1952. The influence of the nature of the substratum on the metamorphosis of the larvae of marine animals, especially the larvae of *Ophelia bicornis* Savigny. *Annls Inst. océanogr.*, 27 (2) : 49-156.

Reçu le 8 janvier 1970.

## INDEX FAUNISTIQUE

### TABLE DES ABRÉVIATIONS

- A espèce accompagnatrice.  
Acc espèce accessoire.  
A. c. sous-communauté du détritique du large à *Auchenoplax crinita*.  
A. f. communauté des fonds envasés à *Amphiura filiformis*.  
Alg. Algue.  
Asc. Ascidie.  
B. l. Communauté des sables grossiers et fins graviers à *Branchiostoma lanceolatum*.  
Bry. Bryzoaire.  
C1 espèce caractéristique de 1<sup>er</sup> ordre.  
C2 espèce caractéristique de 2<sup>e</sup> ordre.  
C3 espèce caractéristique de 3<sup>e</sup> ordre.  
Cép. Céphalocordé.  
Cni. Cnidaire.  
Cru. Crustacé.  
D espèce accidentelle.  
E espèce appartenant à l'épifaune sessile ou à sa faune associée.  
Ecm Echinoderme.  
Ent. Entéropneuste.  
Mol. Mollusque.  
N. h. faciès des sables vaseux à *Nephtys hombergii*.  
Nmt Némerte.  
N. s. sous-communauté des vases à *Nucula sulcata*.  
P espèce préférante.  
Poi. Poisson.  
Pol. Polychète.  
Pri. Priapulien.  
Pyc. Pycnogonide.  
R espèce rare.  
S. a. faciès des vases sableuses à *Scoloplos armiger*.  
Sip. Sipunculien.  
Spo. Spongiaire.  
V. s. communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*.  
V. o. sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata*.

LISTE DES ESPECES	PEUPELEMENTS						
	S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
ABRA ALBA (Wood)	Mol	P	Acc.	A	Acc.		
ABRA LONGICALLUS (Scacchi)	Mol						R
ABRA NITIDA (Müller)	Mol			A	A	Acc.	A
ABRA PRISMATICA (Laskey)	Mol	A	Acc.			A	A
ACANTHOCHITON FASCICULARIS (L.)	Mol	Acc.	R				
ACERA BULLATA Müller	Mol	Acc.					
ACIDOSTOMA LATICORNE (O. Sars)	Cru			Acc.		Acc.	Acc.
ACROCNIDA BRACHIATA (Montagu)	Ecm	A	Acc.				
ACTEON TORNATILIS (Linné)	Mol	C <sub>2</sub>	D	D			
ADAMSIDIA PALLIATA (Bohadsch)	Cni					Acc.	Acc.
AEGEON CATAPHRACTUS Olivé	Cru		Acc.	Acc.		Acc.	Acc.
AETEA SICA (Couch)	Bry			E		E	E
AGLAOPHAMUS AGILIS (Langerhans)	Pol	C <sub>2</sub>		D			
AGLAOPHAMUS RUBELLA Michaelsen	Pol		C <sub>2</sub>	D			
AGLAOPHENIA PLUMA Linné	Cni					Acc.	
AGLAOPHENIA TUBULIFERA Hincks	Cni	R				Acc.	
AIPTASIA MUTABILIS Andres	Cni			R			
ALCYONIDIUM POLYOUM Hassal	Bry				T	P	Acc.
ALCYONIUM ACAULE Marion	Cni			R			
ALCYONIUM PALMATUM Pallas	Cni			R		Acc.	R
ALPHEUS GLABER (Olivé)	Cru				Acc.	A	P
ALPHEUS MACROCHELES (Hallstone)	Cru			Acc.	Acc.		
AMAEA TRILOBATA (Sars)	Pol			Acc.		A	Acc.
AMAGE ADSPERSA (Grube)	Pol	R	A	Acc.	Acc.	A	Acc.
AMAROCIUM DENSUM Giard	Asc					R	
AMMOTHELLA APPENDICULATA Dohrn	Pyc			R			
AMMOTRYPANE AULOGASTER Rathke	Pol						R
AMPELISCA BREVICORNIS (A. Costa)	Cru	P	A	Acc.		T	
AMPELISCA DIADEMA (A. Costa)	Cru	A	A	A	P	P	A
AMPELISCA GIBBA O. Sars	Cru					A	A
AMPELISCA RUBELLA A. Costa	Cru	R					
AMPELISCA SERRATICAUDATA Chevreux	Cru	Acc.			Acc.		Acc.
AMPELISCA SPINIMANA Chevreux	Cru			Acc.	Acc.	Acc.	Acc.
AMPELISCA SPINIPES Boeck	Cru	R					
AMPELISCA TENUICORNIS Lilljeborg	Cru	Acc.		Acc.	Acc.		Acc.
AMPELISCA TYPICA (Bate)	Cru	Acc.	Acc.	Acc.	Acc.		Acc.
AMPHARETE ACUTIFRONS Grube	Pol	R		Acc.	A	A	Acc.
AMPHICTEIS GUNNERI (Sars)	Pol	Acc.		Acc.	A	A	A
AMPHICTENE AURICOMA (Müller)	Pol			Acc.	A	Acc.	
AMPHIGLENA MEDITERRANEA (Leydig)	Pol	R			R		

	S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
AMPHILEPIS NORVEGICA (Ljungman)	Ecm	R		R			
AMPHIPHOLIS SQUAMATA Delle Chiaje	Ecm	Acc.	Acc.		Acc.	Acc.	
AMPHITOE VAILLANTI Lucas	Cru					R	
AMPHITRITE CIRRATA (O.F. Müller)	Pol		Acc.		Acc.		
AMPHITRITE GRACILIS (Grube)	Pol				R		
AMPHITRITE JOHNSTONI Malmgren	Pol						R
AMPHITRITE VARIABILIS Risso	Pol					R	
AMPHIURA APICULA Cherbonnier	Ecm	R					
AMPHIURA CHIAJEI Forbes	Ecm	R	A	A	P	A	Acc.
AMPHIURA DELAMAREI Cherbonnier	Ecm	R			R		
AMPHIURA FILIFORMIS Müller	Ecm	R	Acc.	A	A	P	A
AMPHIURA MEDITERRANEA Lyman	Ecm	R					
ANAITIDES MUCOSA (Oersted)	Pol	R					
ANAPAGURUS BICORNIGER Edwards et Bouvier	Cru		Acc.	Acc.		Acc.	
ANAPAGURUS BREVIACULEATUS Fenizia	Cru	Acc.	P	Acc.	A		
ANAPAGURUS CHIROACANTHUS (Lilljeborg)	Cru	Acc.		Acc.	A		A
ANAPAGURUS LAEVIS Thompson	Cru				A		P
ANAPAGURUS PETITI Dechancé et Forest	Cru	A	Acc.	Acc.	Acc.		
ANATHAS AMAZONE Holthuis	Cru			R		R	
ANEMOMACTIS MAZELI (Jourdan)	Cni		Acc.			Acc.	
ANOBOTHRUS GRACILIS (Malmgren)	Pol						R
ANOMIA EPHIPPIMUM (Linné)	Mol	E	E		E		E
ANOPLODACTYLUS PETIOLATUS Kroyer	Pyc	Acc.					
ANSEROPODA PLACENTA Pennant	Ecm				Acc.		
ANTEDON MEDITERRANEA Lamarck	Ecm				Acc.		
AONIDES OXYCEPHALA (Sars)	Pol	R					
APHRODITA ACULEATA Linné	Pol			R	Acc.		
APHRODITE sp.	Pol	R					
APORRHAIUS PESFELICANI (Linné)	Mol	A	Acc.	Acc.	Acc.	R	
APORRHAIUS SERRESIANUS Michaud	Mol						R
APSEUDES LATREILLI MEDITERRANEUS Bacescu	Cru	C <sub>3</sub>					
APSEUDES sp.	Cru			A	Acc.	A	A
ARABELLA GENICULATA (Claparède)	Pol						Acc.
ARABELLA IRRICOLOR (Montagu)	Pol				Acc.		
ARCA DILUVI Lamarck	Mol				Acc.		Acc.
ARCA LACTEA (Linné)	Mol				R		
ARCTURIDAE indet.	Cru	Acc.					
ARICIDEA ANNAE Laubier	Pol				Acc.		
ARICIDEA C. aff.	Pol			R			R
ARICIDEA CATHERINAE Laubier	Pol			C <sub>3</sub>			
ARICIDEA CLAUDIAE Laubier	Pol			R			R
ARICIDEA F.	Pol				R		R
ARICIDEA FAUVELI Hartmann.	Pol					R	
ARICIDEA G.	Pol			R			
ARICIDEA MONICAE Laubier	Pol					R	

	S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
ARISTEOMORPHA FOLIACEA Risso	Cru		R				R
ARISTIAS NEGLECTUS Hansen	Cru				R		
ARMINA NEAPOLITANA (D. Chiaje)	Mol				R		
ARNOGLOSSUS THORI Kyle	Pol	Acc.	Acc.				
ASCIDIA ASPERSA CRISTATA (Roule)	Asc		R	R		R	
ASCORHYNCHUS CASTELLI Dohrn	Pyc				R		
ASCORHYNCHUS SIMILE Fage	Pyc	R	R		R		
ASPIDOSIPHON CLAVATUS (de Blainville)	Sip	Acc.	P	Acc.	A	A	d
ASTARTE FUSCA (Poli)	Mol		Acc.	Acc.		A	A
ASTROPECTEN ARANCIACUS Linné	Ecm	A	Acc.	Acc.		R	
ASTROPECTEN IRREGULARIS Pennant	Ecm	Acc.	A	Acc.	R		
ASYCHIS GOTOI Izuka	Pol			R	A	Acc.	Acc.
ATELECYCLUS SEPTENDENDATUS Montagu	Cru		Acc.	Acc.		Acc.	
ATYLUS SWAMMERDANI (M. Edw.)	Cru	C <sub>3</sub>					
ATYLUS VELDOMESENSIS (Bate et Westw.)	Cru	R					
AUCHENOPLAX CRINITA Ehlers	Pol						C <sub>2</sub>
AURELIANA HETEROCEBA Thompson	Cni				Acc.	Acc.	
BARENTSIA GRACILIS (M. Sars)	Bry				E		
BATHYPOREIA GULLIAMSONIANA Bate	Cru	C <sub>2</sub>					
BATHYPOREIA PELAGICA Bate	Cru	C <sub>3</sub>	D				
BEANIA MIRABILIS Johnston	Bry						R
BODOTRIA GIBBA (G.O. Sars)	Cru			R			
BODOTRIA PULCHELLA (G.O. Sars)	Cru					R	
BODOTRIA SCORPIOIDES (Montagu)	Cru	Acc.		Acc.			
BOTRYLLUS SCHLÖSSERI Pallas	Asc				R		
BRANCHIOMMA BOMBYX (Dalyell)	Pol						Acc.
BRANCHIOMMA LUCULLANA (D. Chiaje)	Pol						Acc.
BRANCHIOMMA VESICULOSUM (Montagu)	Pol						R
BRANCHIOSTOMA LANCEOLATUM (Pallas)	Cép		C <sub>2</sub>				
BRISSOPSIS LYRIFERA Forbes	Ecm			Acc.	A	A	A
BUGULA TURBINATA (Alder)	Bry			E	E		
CALLIACTIS PARASITICA (Couch)	Cni		R			Acc.	
CALLIANASSA LATICAUDA Otto	Cru		Acc.			Acc.	
CALLIANASSA SUBTERRANEA Montagu	Cru					A	A
CALLIONYMUS PHAETON Gunther	Poi			Acc.		Acc.	Acc.
CALLIOSTOMA GRANULATUM (Bohrn)	Mol	Acc.			Acc.	R	
CALLIOSTOMA MILIARE (Brocchi)	Mol				R		
CALLIOSTOMA ZYZIPHINUS (Linné)	Mol				Acc.		
CALLISTA CHIONE (Linné)	Mol	C <sub>2</sub>					
CALOCARIS MACANDREAE Bell	Cru					R	
CALLOCHITON ACHATINUS (Brown)	Mol		D				
CALYPTREA SINENSIS (Linné)	Mol	E	E	E	E		
CAPULUS HUNGARICUS (Linné)	Mol		R		Acc.		Acc.
CARDITA ACULEATA (Poli)	Mol						C <sub>2</sub>
CARDIUM ACULEATUM Linné	Mol	Acc.					

		S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
<i>CARDIUM DESHAYESI</i> Payraudeau	Mol			R				
<i>CARDIUM ECHINATUM</i> (Linné)	Mol	Acc.		Acc.		Acc.		
<i>CARDIUM ERINACEUM</i> Lamarck	Mol			R		R		
<i>CARDIUM EXIGUUM</i> Gmelin	Mol					R		
<i>CARDIUM PAPILLOSUM</i> Poli	Mol		A			A		Acc.
<i>CARDIUM PAUCICOSTATUM</i> Sowerby	Mol	Acc.	Acc.	A	Acc.	Acc.		
<i>CARDIUM TUBERCULATUM</i> Linné	Mol	A	Acc.	Acc.		A		
<i>CARINELLA</i> Sp.	Nmt	R						
<i>CARYOPHYLLIA CLAVUS</i> (Scacchi)	Cni					E		E
<i>CELLARIA SALICORNIA</i> (Pallas)	Bry		E		E	E		E
<i>CELLEPORA PUMICOSA</i> Gautier	Bry					E		
<i>CERATONEREIS COSTAE</i> (Grube)	Pol		Acc.			A		
<i>CERANTHUS MEMBRANACEUS</i> (Spallanzani)	Cni						Acc.	Acc.
<i>CERITHIUM VULGATUM</i> Bruguière	Mol		Acc.			Acc.		
<i>CHAETOZONE SETOSA</i> Malmgren	Pol			Acc.	Acc.	Acc.	A	
<i>CHEIROCRATUS SUNDEVALLI</i> (Rathke)	Cru			R	Acc.			
<i>CHLAMYS CLAVATA</i> Poli	Mol						R	
<i>CHLAMYS MULTISTRIALIS</i> (Poli)	Mol							R
<i>CHLAMYS VARIA</i> (L.)	Mol	A	Acc.	Acc.		Acc.	R	
<i>CHONE COLLARIS</i> Langerhans	Pol			R				
<i>CHONE DUNERI</i> Malmgren	Pol	R						
<i>CHONE FILICAUDATA</i> Southern	Pol	Acc.		R				Acc.
<i>CIDARIS CIDARIS</i> (Linné)	Ecm						R	
<i>CIROLANA GALLICA</i> Hansen	Cru		C <sub>3</sub>					
<i>CIROLANA NEGLECTA</i> Hansen	Cru		D	D		C <sub>3</sub>		
<i>CIRRATULUS CIRRATUS</i> (O.F. Müller)	Pol					Acc.	R	
<i>CIRRATULUS CHRYSODERMA</i> Claparède	Pol	R		R	R		R	
<i>CIRROPHORUS BRANCHIATUS</i> Ehlers	Pol				R			
<i>CLATHRINA LACUNOSA</i> (Johnston)	Spo						R	
<i>CLATHURELLA LEUFROYI</i> (Michaud)	Mol							Acc.
<i>CLIONA VIRIDIS</i> Schmidt	Spo			R		R		
<i>COECULA IMBERBIS</i> (de la Roche)	Poi			Acc.	Acc.			
<i>CONILERA CYLINDRACEA</i> Montagu	Cru		Acc.	Acc.		A		
<i>CORALLIUM RUBRUM</i> (Linné)	Cni			E				
<i>CORBULA GIBBA</i> (Olivì)	Mol	A	A	A	R	A	Acc.	Acc.
<i>CORBULA MEDITERRANEA</i> (Costa)	Mol	D		D				
<i>COROPHIUM RUNCICORNE</i> Della Valle	Cru	Acc.		Acc.	Acc.		Acc.	Acc.
<i>CORYSTES CASSILEVAUNUS</i> Pennant	Cru	Acc.						Acc.
<i>CRISIA DENTICULATA</i> (Lamarck)	Bry					E		
<i>CUCUMARIA PLANCI</i> Brandt	Ecm	D				Acc.	Acc.	Acc.
<i>CULTELLUS TENUIS</i> (Philippi)	Mol	A		P	A	A	A	
<i>CUSPIDARIA CUSPIDATA</i> (Olivì)	Mol							R
<i>CYLICHA CYLINDRACEA</i> (Pennant)	Mol			R				
<i>CYCLONASSA DONOVANI</i> (Risso)	Mol	C <sub>2</sub>	D					
<i>CYCLONASSA NERITEA</i> (Linné)	Mol	R						

		S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
<i>CYMODOCE TRUNCATA</i> (Montagu)	Cru	A	Acc.	R		R		
<i>CYMODOCE TUBERCULATA</i> Leach	Cru	Acc.						
<i>CYPRINIDA MEDITERRANEA</i> Costa	Cru	R						
<i>CYTHARA MULTISTRIATA</i> (Deshayes)	Mol			Acc.				
<i>CYTHARA RUGULOSA</i> Philippi	Mol			R				
<i>DARDANUS ARROSOR</i> (Herbst)	Cru	R		Acc.		Acc.	Acc.	
<i>DASYBRANCHUS CADUCUS</i> (Grube)	Pol						A	A
<i>DASYBRANCHUS GAJOLAE</i> Eisig	Pol				Acc.			
<i>DENTALIUM DENTALIS</i> Linné	Mol	Acc.		Acc.				
<i>DENTALIUM INAEQUICOSTATUM</i> Dautzenberg	Mol	R	A	A	A	A	A	
<i>DENTALIUM RUBESCENS</i> Deshayes	Mol	R		R				
<i>DENTALIUM VULGARE</i> Da Costa	Mol	Acc.	Acc.					
<i>DEREITUS PLICATUS</i> Schmidt	Spo		R					
<i>DEXAMINE SPINIVENTRIS</i> (A. Costa)	Cru	R					R	
<i>DIALYCHONE ACUSTICA</i> Claparède	Pol	Acc.		Acc.				
<i>DIASYTLIS RUGOSA</i> Sars	Cru	Acc.	R	Acc.				
<i>DIDEMNUM CANDIDUM</i> Savigny	Asc					R		
<i>DIDEMNUM MACULOSUM</i> (Edwards)	Asc					Acc.		
<i>DIOGENES PUGILATOR</i> (Roux)	Cru	C <sub>1</sub>	D					
<i>DIPLOCIRRUS GLAUCUS</i> (Malmgren)	Pol			Acc.	A	R	R	
<i>DIPLODONTA INTERMEDIA</i> Biondi	Mol					R		
<i>DISTOMUS VARIOLOSUS</i> Gaertner	Asc					E		
<i>DIVARICELLA DIVARICATA</i> (Linné)	Mol	R					R	
<i>DODECACERIA CONCHARUM</i> (Oersted)	Pol					R		
<i>DONAX TRUNCULUS</i> Linné	Mol	R						
<i>DONAX VARIEGATUS</i> Gmelin	Mol	Acc.						
<i>DORIPPE LANATA</i> (Linné)	Cru			Acc.			Acc.	
<i>DORVILLEA RUDOLPHI</i> (Delle Chiaje)	Pol					R		R
<i>DOSINIA EXOLETA</i> (Linné)	Mol	D	C <sub>2</sub>	D		D		
<i>DOSINIA LUPINUS</i> Linné	Mol	C <sub>2</sub>						
<i>DRILONEREIS FILUM</i> (Claparède)	Pol	R		Acc.	A	P	Acc.	A
<i>DYSIDEA FRAGILIS</i> (Bowerbanck)	Spo					E		
<i>EBALIA CRANCHI</i> Leach	Cru	?	?	?	?	?	?	?
<i>EBALIA DESHAYESI</i> Lucas	Cru	A	P	Acc.		A		
<i>EBALIA GRANULOSA</i> Edwards	Cru	A?	Acc?	Acc?	Acc?	A?	A?	Acc?
<i>EBALIA TUBEROSA</i> (Edwards)	Cru					Acc.		A
<i>ECHINOCARDIUM CORDATUM</i> (Pennant)	Ecm	C <sub>3</sub>	D			D	D	
<i>ECHINOCARDIUM FENAUXI</i> Pequignat	Ecm	R						
<i>ECHINOCARDIUM FLAVESCENS</i> (O.F. Müller)	Ecm					Acc.		A
<i>ECHINOCARDIUM MEDITERRANEUM</i> (Forbes)	Ecm	A				A	R	
<i>ECHINOCARDIUM MORTENSENI</i> Thiéry	Ecm		A					
<i>ECHINOCYAMUS PUSILLUS</i> O.F. Müller	Ecm	A	A	Acc.				
<i>ECHINUS ACUTUS</i> Lamarck	Ecm					Acc.		Acc.
<i>EDWARDSIA CALLIMORPHA</i> Gosse	Cni			Acc.		Acc.	Acc.	R
<i>EHLERSIA FERRUGINA</i> Langerhans	Pol	R						

		S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
<i>ENSIS ENSIS</i> (Linné)	Mol	C <sub>2</sub>						
<i>ENTEROCOLA PETITI</i> Guille	Cru					R		
<i>EPIMERIA CORNIGERA</i> (Fabricius)	Cru							R
<i>EPIZOANTHUS ARENACEUS</i> (Delle Chiaje)	Cni		E	E	E	E	E	E
<i>EPIZOANTHUS PAGURICOLA</i> (Roule)	Cni					E		
<i>ETEONE LACTEA</i> Claparède	Pol			R				
<i>ETEONE LONGA</i> (Fabricius)	Pol		Acc.		Acc.	A	Acc.	
<i>ETHUSA MASCARONE</i> Herbst	Cru		R	R		Acc.		
<i>EUCHONE ROSEA</i> Langerhans	Pol			R		R		R
<i>EUCHONE RUBROINCTA</i> (Sars)	Pol			R				
<i>EUCLYMENE LOMBRICOIDES</i> (Quatrefages)	Pol					R		
<i>EUCLYMENE OERSTEDII</i> (Claparède)	Pol	Acc.	A	Acc.			Acc.	
<i>EUCLYMENE PALERMITANA</i> (Grube)	Pol	D				Acc.	Acc.	Acc.
<i>EUDENDRIUM RAMOSUM</i> (Linné)	Cni					E		
<i>EUDORELLA NANA</i> Sars	Cni			Acc.				
<i>EUGYRA ARENOSA</i> (Alder et Hancock)	Asc	R		Acc.				
<i>EULIMA INTERMEDIA</i> (Cantraine)	Mol							Acc.
<i>EULIMA SUBULATA</i> Donovan	Mol	R		Acc.	Acc.	Acc.		
<i>EULIMELLA ACICULA</i> Philippi	Mol					R		
<i>EUMIDA SANGUINEA</i> (Oersted)	Pol					R		
<i>EUNEREIS LONGISSIMA</i> (Johnston)	Pol				R	R		
<i>EUNICE HARASSII</i> Audoin et Edwards	Pol		A	Acc.		Acc.		
<i>EUNICE PENNATA</i> (Müller)	Pol	R	Acc.			Acc.		Acc.
<i>EUNICE SCHIZOBRANCHIA</i> Claparède	Pol					R		
<i>EUNICE TORQUATA</i> Quatrefages	Pol		A					
<i>EUNICE VITTATA</i> (Delle Chiaje)	Pol		Acc.	Acc.		A		A
<i>EUNICELLA STRICTA</i> (Bertoloni)	Cni		E			E		
<i>EUPANTHALIS KINBERGI</i> Mc'Intosh	Pol							R
<i>EUPHROSYNE ARMADILLO</i> Sars	Pol							R
<i>EUPOLYMNIA NESIDENSIS</i> (Delle Chiaje)	Pol		A					
<i>EUPOMATUS UNCINATUS</i> Philippi	Pol		R					
<i>EURATELLA SALMACIDIS</i> (Claparède)	Pol		R	R	R			
<i>EURYDICE TRUNCATA</i> Norman	Cru		C <sub>3</sub>	R				
<i>EURNOME ASPERA</i> Pennant	Cru		A		R	Acc.		A
<i>EURYSTHEUS MACULATUS</i> (Johnston)	Cru	Acc.						
<i>EUSIRUS LONGIPES</i> Boeck	Cru				D		C <sub>3</sub>	
<i>EUTHERIA CORNEA</i> (Linné)	Mol	R						
<i>EVARNELLA IMPAR</i> (Johnston)	Pol					R		
<i>FACELINA DRUMMONDI</i> Thompson	Mol				R			
<i>FICULINA FICUS</i> (Linné)	Spo					R		R
<i>FILELLUM SERPENS</i> Hassall	Cni					E		
<i>FUSUS ROSTRATUS</i> (Olivé)	Mol	R		Acc.	R			Acc.
<i>GALATHEA DISPERSA</i> Bate	Cru					R		Acc.
<i>GALATHEA INTERMEDIA</i> Lilljeborg	Cru	Acc.		Acc.	Acc.	Acc.	Acc.	R
<i>GARI COSTULATA</i> (Turton)	Mol		C <sub>3</sub>	D				

		S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
<i>GARI FAROENSIS</i> (Chemnitz)	Mol	Acc.		Acc.	R			
<i>GELLIUS</i> Sp.	Spo							R
<i>GLANDICEPS TALABOTI</i> (Marion)	Ent				Acc.	Acc.	A	Acc.
<i>GLYCERA ALBA</i> (Müller)	Pol					A	Acc.	
<i>GLYCERA CAPITATA</i> Oersted	Pol		R	Acc.			A	A
<i>GLYCERA CONVOLUTA</i> Keferstein	Pol	Acc.	Acc.	Acc.	Acc.	Acc.	R	
<i>GLYCERA GIGANTEA</i> Quatrefages	Pol	R		R	R	R		
<i>GLYCERA LAPIDUM</i> Quatrefages	Pol		C <sub>2</sub>	D				
<i>GLYCERA ROUXII</i> (Audoin et Edwards)	Pol	R	R	Acc.	A	A	P	A
<i>GLYCERA TESSELATA</i> Grube	Pol	R		R	Acc.	Acc.		
<i>GLYCERA UNICORNIS</i> Savigny	Pol			Acc.	Acc.	R		
<i>GLYCIDINE NORDMANNI</i> (Malmgren)	Pol	R		Acc.	Acc.	Acc.	Acc.	A
<i>GNATHIA</i> Sp.	Cru							R
<i>GNATHIA VORAX</i> (Lucas)	Cru		R	R				
<i>GOBIUS MICRUPS</i> Krøyer	Poi						R	
<i>GOBIUS QUADRIMACULATUS</i> Cuvier et Valenciennes	Poi				Acc.		Acc.	Acc.
<i>GOLFINGIA ELONGATA</i> (Keferstein)	Sip					Acc.		Acc.
<i>GOLFINGIA MINUTA</i> (Keferstein)	Sip					R	R	Acc.
<i>GOLFINGIA PROCERA</i> (Möbius)	Sip						C <sub>3</sub>	
<i>GOLFINGIA VULGARE</i> Blainville	Sip						R	
<i>GONEPLAX RHOMBOIDES</i> Pennant	Cru			Acc.	A	Acc.	A	R
<i>GONIADA MACULATA</i> Oersted	Pol		R	Acc.	A		Acc.	A
<i>GOULDIA MINIMA</i> Montagu	Mol						Acc.	Acc.
<i>HADRIANA CRATICULATA</i> (Brocchi)	Mol						Acc.	
<i>HALECIUM BANYULENSE</i> (Motz. Kossovskaja)	Cni						R	
<i>HALECIUM PLUMOSUM</i> Hincks	Cni						Acc.	
<i>HALIMEDA TUNA</i> Lamarck	Alg						Acc.	
<i>HAMINEA HYDACTIS</i> (Linné)	Mol		R					
<i>HAPLOOPS DELLAVALLEI</i> Chevreux	Cru					Acc.	Acc.	
<i>HAPLOOPS TUBICOLA</i> Lilljeborg	Cru				A			A
<i>HARMOTHOE ANTILOPIS</i> Mc'Intosh	Pol				Acc.	Acc.	Acc.	
<i>HARMOTHOE AREOLATA</i> (Grube)	Pol			R				
<i>HARMOTHOE FRASER-THOMSONI</i> (Mc'Intosh)	Pol					Acc.		
<i>HARMOTHOE IMBRICATA</i> (Linné)	Pol							R
<i>HARMOTHOE JOHNSTONI</i> (Mc'Intosh)	Pol					R		R
<i>HARMOTHOE LONGISETIS</i> (Grube)	Pol	Acc.	Acc.					
<i>HARPINIA ANTENNARIA</i> Meinert	Cru						R	Acc.
<i>HARPINIA CREMULATA</i> Boeck	Cru				R			A
<i>HARPINIA DELLAVALLEI</i> Chevreux	Cru						C <sub>3</sub>	
<i>HAVELOCKIA INERMIS</i> (Heller)	Ecm					Acc.		A
<i>HERMONIA HYSTRIX</i> (Savigny)	Pol		Acc.	R		Acc.		
<i>HERPYLLOBIUS ARCTICUS</i> Steenstrup et Lütken	Cru					R		
<i>HETEROCIRRUS BIOCULATUS</i> (Keferstein)	Pol	R						R
<i>HETEROCIRRUS CAPUT-ESOCIS</i> St-Joseph	Pol			Acc.		Acc.	Acc.	
<i>HETEROMASTUS PILIFORMIS</i> (Claparède)	Pol					Acc.		R

	S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
HETEROSTIGMA Sp.	Asc		R				
HIATELLA ARTICA Linné	Mol	Acc.		Acc.		Acc.	Acc.
HIPPODIPLOSIA FASCIALIS (Pallas)	Bry				E		
HIPPOLYTE VARIANS Leach	Cru	R	Acc.				
HIPPOMEDON DENTICULATUS (Bate)	Cru	A	Acc.	Acc.			A
HIPPOMEDON OCULATUS Chevreux et Fage	Cru	Acc.	R	R			
HOLOTHURIA FORSKALI Delle Chiaje	Ecm		Acc.				
HOLOTHURIA TUBULOSA Gmelin	Ecm		Acc.				
HYALE PERIERI Lucas	Cru				R	R	
HYALINOECIA Abranche	Pol			R		R	
HYALINOECIA BILINEATA Baird	Pol	Acc.	A	P			A
HYALINOECIA BREMENTI Fauvel	Pol						C <sub>2</sub>
HYALINOECIA FAUVELI Rioja	Pol			D			C <sub>2</sub>
HYALINOECIA TUBICOLA (Müller)	Pol		A		R	A	A
HYDRACTINIA ACULEATA Sars	Cni	E					
HYDRACTINIA CARNEA (Sars)	Cni		E	E	E		E
HYDRACTINIA PROBOSCIDEA Hincks	Cni		E.R				
HYDROIDES NORVEGICA Gunnerus	Pol	R	Acc.	Acc.			
IDOTHEA NEGLECTA Sars	Cru	R					
ILIA NUCLEUS Linné	Cru		R	R			
INACHUS DORSETTENSIS (Pennant)	Cru	R			A		Acc.
IOPHON HYNDMANI Bowerbank	Spo				R		
IPHINOE INERMIS Sars	Cru	C <sub>3</sub>					
IPHINOE SERRATA Norman	Acc.		Acc.	Acc.		Acc.	Acc.
IPHINOE TENELLA Sars	Cru	Acc.		Acc.	R		
IPHINOE TRISPINOSA (Goodsir)	Cru	A	A	Acc.			
JASMINEIRA CANDELA (Grube)	Pol						R
JASMINEIRA CAUDATA Langerhans	Pol		Acc.		R		
JASMINEIRA ELEGANS St-Joseph	Pol				R		
JASSA DENTEX (Cverniavsky)	Cru		R	R			
JASSA FALCATA (Montagu)	Cru				R		
JAXEA NOCTURNA Nardo	Cru					C <sub>3</sub>	
JORUNNA TOMENTOSA (Cuvier)	Mol				R		
LABIDOPLAX BUSKI (Mc'Intosh)	Ecm						R
LAEONEREIS GLAUCA (Claparède)	Pol		Acc.	Acc.	Acc.	Acc.	
LAEVICARDIUM CRASSUM (Gmelin)	Mol	R	A	Acc.	Acc.		Acc.
LAEVICARDIUM OBLONGUM (Chemnitz)	Mol				R		
LAFOEA DUMOSA Fleming	Cni				Acc.		R
LAFOEA FRUCTICOSA Sars	Cni						R
LAFOEA GRACILLIMA (Adler)	Cni				Acc.		
LAGIS KORENI Malmgren	Pol	R		R	Acc.	R	
LAGISCA EXTENUATA (Grube)	Pol	R				R	
LAMBRUS MASSENA Roux	Cru	D	C <sub>2</sub>	D			
LANGERHANSIA CORNUTA (Rathke)	Pol		R	R	Acc.	R	
LANICE CONCHILEGA (Pallas)	Pol	A		Acc.	A		Acc.

		S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
LAONICE CIRRATA (Sars)	Pol	R	R	Acc.	A	A		
LAPHANIA BOECKI Malmgren	Pol			R				
LEANIRA YHLENI Malmgren	Pol	Acc.		Acc.	Acc.	Acc.	A	Acc.
LEDA FRAGILIS (Chemnitz)	Mol				R	A	R	A
LEDA PELLA (Linné)	Mol	A	Acc.	A		Acc.		
LEIOCAPITELLA DOLLFUSI Fauvel	Pol			R	R	A		A
LEIOCHONE CLYPEATA St-Joseph	Pol			R				
LEMBOS WEBSTERI Bate	Cru	Acc.						
LEPIDASTHENIA MACULATA Potts	Pol							R
LEPIDECREUM CARINATUS Bate	Cru		R			R		
LEPIDECREUM LONGICORNE (Bate et Westwood)	Cru		R	Acc.				
LEPIDONOTUS CLAVA (Montagu)	Pol		R					
LEPTOCHEIRUS DELLAVALLEI Stebbing	Cru	Acc.		Acc.	R			
LEPTOMETRA PHALANGIUM Müller	Ecm							C <sub>2</sub>
LEPTOSYNAPTA INHAERENS (Müller)	Ecm	Acc.	A			R		Acc.
LEPTOSYNAPTA MACRANKYRA (Ludwig)	Ecm							R
LEPTOSYNAPTA MINUTA (Becher)	Ecm		Acc.					
LEUCKARTARIA OCTONA (Fleming)	Cni			R				
LEUCON MEDITERRANEUS Sars	Cru					R		
LEUCOTHOE INCISA Robertson	Cru	Acc.	Acc.	Acc.	Acc.		Acc.	
LEUCOTHOE LILLJEBORGI Boeck	Cru				R			
LEUCOTHOE PACHYCERA Della Valle	Cru			R				
LEUCOTHOE SPINICARPA Sars	Cru					R		
LIMA INFLATA (Chemnitz)	Mol					R		
LIMA LOSCOMBER Sowerby	Mol			R				
LIMA SUBAURICULATA (Montagu)	Mol							R
LOIMIA MEDUSA (Savigny)	Pol			R		R		R
LOPHOGASTER TYPICUS Sars	Cru							C <sub>3</sub>
LOPHOGORGIA SARMENTOSA (Esper)	Cni		E			E		E
LORIPES LACTEUS (Linné)	Mol	Acc.	R			Acc.	Acc.	
LUDWIGIA PETTI Cherbonnier	Ecm				R		Acc.	A
LUMBRINERIS COCCINEA (Renier)	Pol		R			R		
LUMBRINERIS FRAGILIS (Müller)	Pol			Acc.	Acc.	Acc.	Acc.	R
LUMBRINERIS GRACILIS (Ehlers)	Pol		Acc.	Acc.	P	A		Acc.
LUMBRINERIS IMPATIENS (Claparède)	Pol	A	A	P	P	P	P	A
LUMBRINERIS LATREILLII Audouin et Edwards	Pol	A		Acc.	P	P	Acc.	A
LUTRARIA LUTRARIA Linné	Mol	R		Acc.	Acc.	R		
LYNSIA NORVEGICA (Chemnitz)	Mol			D		C <sub>3</sub>		
LYSIONASSA BISPINOSA (Della Valle)	Cru							R
LYSIANASSA CERATINA (Walker)	Cru					R		R
LYSIANASSA PLUMOSA Boeck	Cru	R						
LYSIDICE NINETTA Audouin et Edwards	Pol		Acc.			Acc.		
LYSILLA LOVENI Malmgren	Pol							C <sub>3</sub>
LYSIPPE LABIATA Malmgren	Pol			R	R			R
LITHOTHAMNION CALCAREUM (Pallas)	Alg					E		

		S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
<i>LYTOCARPIA MYRIOPHYLLUM</i> (Linné)	Cni						E	E
<i>MACROPIPIUS DEPURATOR</i> (Linné)	Cru	Acc.	R			Acc.		
<i>MACROPIPIUS PUSILLUS</i> (Leach)	Cru		A		R	A		
<i>MACROPIPIUS VERNALIS</i> (Risso)	Cru	C <sub>2</sub>						
<i>MACROPODIA ROSTRATA</i> Linné	Cru			Acc.		Acc.		A
<i>MACTRA CORALLINA</i> Linné	Mol	C <sub>2</sub>		D			D	D
<i>MACTRA GLAUCA</i> Born	Mol	C <sub>3</sub>						
<i>MAERA GROSSIMANA</i> (Montagu)	Cru		R	Acc.	Acc.	Acc.	Acc.	
<i>MAERA OTHONIS</i> (Edwards)	Cru						R	
<i>MAGELONA ALLENI</i> Wilson	Pol			Acc.		Acc.	A	
<i>MAGELONA EQUILAMELLAE</i> Harmelin	Pol				R	R	R	
<i>MAGELONA PAPILLICORNIS</i> Müller	Pol	C <sub>3</sub>	D					
<i>MAGELONA ROSEA</i> Moore	Pol				C <sub>3</sub>			
<i>MAGELONA WILSONI</i> Glémarec	Pol					A	Acc.	A
<i>MALDANE GLEBIPEX</i> Grube	Pol				R	Acc.	Acc.	P
<i>MALMGRENIA CASTANEA</i> Mc'Intosh	Pol							R
<i>MANGELIA TURRICULA</i> Montagu	Mol				R			
<i>MARPHISA BELLII</i> (Audoin et Edwards)	Pol			R		Acc.	A	P
<i>MELINNA PALMATA</i> Grube	Pol	Acc.		Acc.		Acc.		A
<i>MESOTHURIA INTESTINALIS</i> (Ascanius)	Ecm							Acc.
<i>METAPHOXUS FULTONI</i> (Scott)	Cru			R	R	Acc.		
<i>METAPHOXUS PECTINATUS</i> (Walker)	Cru		R			R		
<i>MICROCIONA ATRASANGUINEA</i> Bowerbank	Spo		R					
<i>MICROCOSMUS VULGARIS</i> Heller	Asc					E		
<i>MICROPORELLA CILIATA</i> (Pallas)	Bry							E
<i>MICROPORELLA VIOLACEA</i> (Johnston)	Bry					E		
<i>MICROPROTOPUS MACULATUS</i> Norman	Cru				R			
<i>MODIOLUS ADRIATICUS</i> Lamarck	Mol	E						
<i>MODIOLUS PHASEOLINUS</i> Philippi	Mol	E		E		E		E
<i>MOLGULA APPENDICULATA</i> Heller	Asc	A						
<i>MOLGULA BLEIZI GRAVELLOPHILA</i> Monniot	Asc	Acc.	Acc.					
<i>MOLGULA OCCULTA</i> Kupffer	Asc	R						
<i>MONOCULODES CARINATUS</i> (Bate)	Cru	R						
<i>MUREX BRANDARIS</i> Linné	Mol	Acc.		R	R			
<i>MUSCULUS MARMORATUS</i> (Forbes)	Mol					E	E	
<i>MYRIAPORA TRUNCATA</i> (Pallas)	Bry		ER					
<i>MYRIOCHELE HEERI</i> Malmgren	Pol			R				R
<i>MYSIA UNDATA</i> (Pennant)	Mol			R		Acc.	R	
<i>MYSIDACES</i> indét.	Cru	Acc.				Acc.	Acc.	Acc.
<i>MYSTA PICTA</i> (Quatrefages)	Pol	Acc.	Acc.	Acc.		Acc.	Acc.	
<i>NASSA INCRASSATA</i> (Müller)	Mol	C <sub>2</sub>		D		D		
<i>NASSA MUTABILIS</i> (Linné)	Mol	C <sub>3</sub>						
<i>NASSA PYGMEA</i> (Lamarck)	Mol	C <sub>1</sub>	D	D		D		
<i>NASSA RETICULATA</i> (Linné)	Mol	R		R				
<i>NATICA ALDERI</i> Forbes	Mol	A	A	Acc.	R	R		

		S. s.	B. l.	N. h.	S. a.	V. o.	N. s.	A. c.
<i>NATICA GUILLEMINI</i> Payraudeau	Mol	C <sub>2</sub>	D	D				
<i>NATICA INTRICATA</i> Donovan	Mol	R						
<i>NEANTHES FUCATA</i> (Savigny)	Pol	R				R		
<i>NEMATONEREIS UNICORNIS</i> (Grube)	Pol	R	Acc.	Acc.	Acc.	Acc.	Acc.	Acc.
<i>NEMERTES</i> indéf.	Nmt		Acc.		Acc.	Acc.	Acc.	
<i>NEMERTESIA ANTENNINA</i> Linné	Cni					E	ER	E
<i>NEMERTESIA TETRASTICHA</i> (Meneghini)	Cni		E			E		
<i>NEOCUCUMIS MARIONI</i> Marenzeller	Ecm			Acc.	Acc.	A		
<i>NEPHTYS CIRROSA</i> (Ehlers)	Pol						R	
<i>NEPHTYS HISTRICIS</i> Mc'Intosh	Pol			Acc.	A	A	A	
<i>NEPHTYS HOMBERGII</i> Savigny	Pol	A	Acc.	P	R	A		P
<i>NEPHTYS INCISA</i> Malmgren	Pol	A	A	Acc.	Acc.	A	P	A
<i>NEREICOLA OVATUS</i> Keferstein	Cru							R
<i>NEREIS IRRORATA</i> (Malmgren)	Pol	Acc.						
<i>NEREIS PELAGICA</i> Linné	Pol			R				
<i>NEREIS RAVA</i> Ehlers	Pol							R
<i>NEREIS ZONATA</i> Malmgren	Pol		A					
<i>NERINE CIRRATULUS</i> (Delle Chiaje)	Pol	Acc.	R					
<i>NICOLEA VENUSTULA</i> (Montagu)	Pol		R	Acc.		Acc.	Acc.	
<i>NINOE KINBERGI</i> Ehlers	Pol			R	Acc.	A	P	Acc.
<i>NOLELLA DILATA</i> (Hincks)	Bry					E		
<i>NOTHRIA CONCHYLEGA</i> (Sars)	Pol					Acc.	A	A
<i>NOTOMASTUS LATERICEUS</i> Sars	Pol	A	R	Acc.	P	P	P	P
<i>NOTOPHYLLUM FOLIOSUM</i> Sars	Pol		R	R		R		R
<i>NUCULA NUCLEUS</i> (Linné)	Mol	R	A	Acc.		A	A	A
<i>NUCULA SULCATA</i> Bronn	Mol					D	C <sub>2</sub>	D
<i>NUCULA TURGIDA</i> Leckenby et Marshall	Mol	A		Acc.	Acc.			Acc.
<i>NYMPHONELLA LECALVEZI</i> Guille et Soyer	Pyc	Acc.						
<i>OCTOPUS VULGARIS</i> Lamarck	Mol		R					
<i>ODONTOSYLLIS DUGESIANA</i> Claparède	Pol					Acc.		
<i>ODONTOSYLLIS FULGURANS</i> (Audoin et Edwards)	Pol					R		
<i>OESTERGRENNIA DIGITATA</i> (Montagu)	Ecm	R		Acc.	A	Acc.	A	A
<i>OMALOSECOSA RAMULOSA</i> (Linné)	Bry					E		E
<i>OPHELIA LIMACINA</i> (Rathke)	Pol		C <sub>3</sub>					
<i>OPHIOCTEN ABYSSICOLUM</i> Marenzeller	Ecm							R
<i>OPHIODROMUS FLEXUOSUS</i> (Delle Chiaje)	Pol	Acc.		Acc.			Acc.	R
<i>OPHIOPSILA ARANEA</i> Forbes	Ecm		A					
<i>OPHIOPSILA GUINEENSIS</i> Koehler	Ecm						R	R
<i>OPHIOTHRIX FRAGILIS</i> Albigaard	Ecm		A			Acc.		
<i>OPHIOTHRIX QUINQUEMACULATA</i> Delle Chiaje	Ecm					P		P
<i>OPHISURUS SERPENS</i> Linné	Poi		R					
<i>OPHIURA AFRICANA</i> (Koehler)	Ecm	C <sub>1</sub>	D	D				
<i>OPHIURA ALBIDA</i> Forbes	Ecm	A	P	Acc.	R	A		
<i>OPHIURA TEXTURATA</i> Lamarck	Ecm	P	P	Acc.		A		
<i>ORBINIA CUVIERI</i> (Audoin et Edwards)	Pol					R		

	S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
ORCHOMENE HUMILIS (Costa)	Cru				Acc.		
ORIOPSIS ARMANDI (Claparède)	Pol		R				
OSTREA EDULIS Linné	Mol				R		
OVA CANALIFERA (Lamarck)	Ecm		Acc.	Acc.	A	Acc.	Acc.
OWENIA FUSIFORMIS Delle Chiaje	Pol	A	P	Acc.	A		A
PAGURISTES OCULATUS (Fabricius)	Cru		R	Acc.	R		
PAGURUS ALATUS Fabricius	Cru	Acc.		Acc.	Acc.		
PAGURUS ANACHORETUS Risso	Cru						R
PAGURUS CUANENSIS (Thompson)	Cru		Acc.	A	A		A
PAGURUS PRIDEAUXI Leach	Cru		Acc.		Acc.		A
PAGURUS SCUPTIMANUS Lucas	Cru		C <sub>2</sub>	D	D		
PANDALINA BREVIROSTRIS (Rathke)	Cru		R	R	R		
PANDORA INAEQUIVALVIS (Linné)	Mol		A	Acc.	Acc.	Acc.	
PARACUCUMARIA HYNDMANNI Theel	Ecm			R	R		
PARAERYTHROPODIUM CORALLOIDES (Pallas)	Cni			E	E		
PARALACYDONIA PARADOXA Fauvel	Pol	R	R	Acc.	Acc.	A	Acc.
PARANAITIS KOSTERIENSIS (Malmgren)	Pol	R		Acc.	Acc.	Acc.	
PARANAITIS LINEATA (Claparède)	Pol	D		D	C <sub>3</sub>		
PARAONIS GRACILIS (Tauber)	Pol			Acc.	Acc.		
PARAPHOXUS MACULATUS Chevreux	Cru					R	Acc.
PARIAMBUS TYPICUS INERMIS Mayer	Cru	C <sub>3</sub>		D			
PECTEN JACOBEUS Linné	Mol	Acc.					
PECTINARIA BELGICA (Pallas)	Pol				Acc.		
PEDICELLINA CERNUA (Pallas)	Bry				ER		
PENNATULA RUBRA Ellis	Cni						R
PERIOCULODES LONGIMANUS (Bate et Westwood)	Cru	C <sub>2</sub>					
PETALOPROCTUS TERRICOLA Quatrefages	Pol				R		
PETTA PUSILLA Malmgren	Pol			Acc.			
PHASCOLION STROMBI (Montagu)	Sip	A	Acc.	Acc.		Acc.	
PHERUSA ERUCA (Claparède)	Pol	Acc.	Acc.			Acc.	
PHERUSA PLUMOSA (Müller)	Pol	R		R		Acc.	R
PHILINE APERTA (Linné)	Mol	C <sub>3</sub>					
PHILINE CATENA Montagu	Mol					Acc.	
PHILINE Sp.	Mol	R					
PHISIDIA AUREA Southward	Pol	R				R	R
PHOTIS LONGICAUDATA (Bate et Westwood)	Cru	Acc.	Acc.	Acc.		Acc.	Acc.
PHTISICA MARINA Slabber	Cru	Acc.		Acc.			
PHYLACTELLA LABROSA (Busk)	Bry					ER	
PHYLLODOCE LAMELLIGERA (Linné)	Pol	R		Acc.		Acc.	
PHYLLODOCE LAMINOSA Savigny	Pol	R				Acc.	Acc.
PHYLLODOCE MADEIRENSIS (Langerhans)	Pol			Acc.		R	R
PHYLLOPHORUS DRACHI Cherbonnier et Guille	Ecm						R
PHYLLOPHORUS URNA Grube	Ecm					Acc.	Acc.
PHYLO NORVEGICA Sars	Pol						R
PHYSCOSOMA GRANULATUM De Blainville	Sip	R			R	Acc.	R

		S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
<i>PILARGIS VERRUCOSA</i> St-Joseph	Pol					Acc.		R
<i>PILUMNUS HIRTELLUS</i> (Linné)	Cru		Acc.	R		Acc.		
<i>PINNA NOBILIS</i> Linné	Mol							R
<i>PINNA PECTINATA</i> Linné	Mol	R				Acc.	R	
<i>PINNOTHERES PINNOTHERES</i> Linné	Cru					R		
<i>PISA NODIPES</i> Leach	Cru	R				R		
<i>PISTA CRETACEA</i> (Grube)	Pol		A			A		Acc.
<i>PISTA CRISTATA</i> (Müller)	Pol	R		Acc.		Acc.	A	A
<i>PITAR RUDIS</i> (Poli)	Mol		A	Acc.		Acc.		Acc.
<i>PLATYNEREIS DUMERILLII</i> (Audoin et Edwards)	Pol				R	R		
<i>PLEUROTOMA GRACILE</i> (Montagu)	Mol	R	R			R		
<i>PLUMULARIA</i> Sp.	Cni							R
<i>PODARKE AGILIS</i> Ehlers	Pol			R				
<i>POECILOCHAETUS SERPENS</i> (Allen)	Pol					Acc.	Acc.	Acc.
<i>POLYCARPA COMATA</i> (Aldar)	Asc		C <sub>2</sub>					
<i>POLYCARPA GRACILIS</i> Heller	Asc					C <sub>3</sub>		
<i>POLYCARPA POMARIA</i> (Savigny)	Asc					C <sub>2</sub>		
<i>POLYCARPA</i> Sp.	Asc							R
<i>POLYCIRRUS AURANTIACUS</i> Grube	Pol			Acc.		Acc.		
<i>POLYCIRRUS HAEMATODES</i> (Claparède)	Pol				R	Acc.	Acc.	
<i>POLYDORA CILIATA</i> Johnston	Pol				R			
<i>POLYGORDIUS LACTEUS</i> Schneider	Pol		R					
<i>POLYNOE CAECILIAE</i> Fauvel	Pol		R		R	R		
<i>POLYNOE LUNULATA</i> Delle Chiaje	Pol					Acc.	Acc.	Acc.
<i>POLYNOE SCOLOPENDRINA</i> Savigny	Pol						R	
<i>PONTOCRATES ARENARIUS</i> (Bate)	Cru	R	R	R				
<i>PONTOCRATES NORVEGICUS</i> Boeck	Cru	R						
<i>PONTOPHILUS BISPINOSUS</i> Hailstone	Cru	Acc.	Acc.		R		R	
<i>PONTOPHILUS SCULPTUS</i> (Bell)	Cru	D	C <sub>2</sub>					
<i>PONTOPHILUS TRISPINOSUS</i> Hailstone	Cru	C <sub>1</sub>						
<i>PORCELLANA LONGICORNIS</i> (Linné)	Cru	R	Acc.	Acc.	R	A	R	
<i>PORELLA CERVICONIS</i> (Pallas)	Bry					ER		
<i>POTAMILLA TORELLI</i> Malmgren	Pol					R		
<i>PRAXILELLA AFFINIS</i> (Sars)	Pol			R	R		R	
<i>PRAXILELLA GRACILIS</i> (Sars)	Pol			Acc.	A	A	A	
<i>PRAXILELLA PRAETERMISSA</i> (Malmgren)	Pol			Acc.	A	A	A	Acc.
<i>PRIAPULUS</i> Sp.	Pri							R
<i>PRIONOSPPIO BANYULENSIS</i> Laubier	Pol	Acc.		R	R		R	
<i>PRIONOSPPIO CASPERSI</i> Laubier	Pol	Acc.			Acc.			
<i>PRIONOSPPIO CIRRIFERA</i> aff. Wiren	Pol				Acc.	Acc.		A
<i>PRIONOSPPIO CIRRIFERA</i> Wiren	Pol				C <sub>3</sub>			
<i>PRIONOSPPIO EHLERSI</i> Fauvel	Pol					Acc.	A	Acc.
<i>PRIONOSPPIO MALMGRENI</i> Claparède	Pol				Acc.			R
<i>PRIONOSPPIO PINNATA</i> Ehlers	Pol	R		Acc.	P	P	P	A
<i>PRIONOSPPIO STEENSTRUPI</i> Malmgren	Pol				Acc.		Acc.	Acc.

		S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
<i>PROCESSA CANALICULATA</i> Leach	Cru			Acc.	A	Acc.	Acc.	Acc.
<i>PROCESSA ELEGANTULA</i> Nouvel et Holthuis	Cru		R	Acc.		Acc.	Acc.	
<i>PROCESSA MACROPHALMA</i> Nouvel et Holthuis	Cru						R	
<i>PROCESSA MEDITERRANEA</i> (Pausi)	Cru			R			R	
<i>PROCESSA PARVA</i> Holthuis	Cru	Acc.		Acc.		Acc.		
<i>PROTULA TUBULARIA</i> (Montagu)	Pol					E		E
<i>PSAMMECHINUS MICROTUBERCULATUS</i> (De Blainvil.)	Ecm		Acc.			Acc.		
<i>PSAMMOLYCE INCLUSA</i> (Claparède)	Pol	R	R	R				
<i>PSEUDOLEIOPITELLA FAUVELI</i> Harmelin	Pol				Acc.			A
<i>PSEUDOTHYONE RAPHANUS</i> (Düben et Koren)	Ecm				R	Acc.	Acc.	
<i>PSEUDOTHYONE SCULPONEA</i> Cherbonnier	Ecm				A		Acc.	
<i>PTERIA HIRUNDO</i> (Linné)	Mol					Acc.	R	
<i>PTEROIDES GRISEUM</i> (Bohadsch)	Cni					Acc.	R	Acc.
<i>PYCNODONTA COCHLEAR</i> Poli	Mol							R
<i>PYURA TESSELATA</i> Forbes	Asc			R				
<i>RAPHITOMA ATTENUATA</i> Montagu	Mol	Acc.		Acc.	R	Acc.		R
<i>RAPHIROMA GINNANIANA</i> (Risso)	Mol	C <sub>3</sub>		D				
<i>RAPHITOMA NEBULA</i> Montagu	Mol	C <sub>2</sub>		D		D		
<i>RENIERA</i> Sp.	Spo							R
<i>RETEPORA</i> Sp.	Bry		ER					
<i>RETUSA TRUNCATULATA</i> (Bruguiere)	Mol					R		
<i>RHIZAXINELLA GRACILIS</i> (Lendenfeld)	Spo				R	R		
<i>RINGULA AURICULATA</i> Ménard	Mol	R						
<i>SABATIA UTRICULUS</i> (Brocchi)	Mol	R		Acc.	Acc.			
<i>SABELLA CRASSICORNIS</i> Sars	Pol					E		
<i>SACCOPSIS TEREPELLIDIS</i> (Levinsen)	Cru						R	
<i>SALMACINA DYSTERI</i> (Huxley)	Pol							ER
<i>SCALARIA COMMUNIS</i> Lamarck	Mol				R	R		
<i>SCALIBREGMA INFLATUM</i> Rathke	Pol					Acc.		
<i>SCALPELLUM VULGARE</i> Leach	Cru						ER	E
<i>SCAPHANDER LIGNIARIUS</i> (Linné)	Mol			R	R			R
<i>SCHISMOPORA ARMATA</i> (Hincks)	Bry		E			E		
<i>SCHISMOPORA AVICULARIS</i> (Hincks)	Bry		E			E		
<i>SCHIZOMAVELLA RUDIS</i> (Manzoni)	Bry				ER	E	ER	
<i>SCHIZOPORELLA LINEARIS</i> (Hassal)	Bry					ER		
<i>SCHIZOPORELLA LONGIROSTRIS</i> (Hincks)	Bry			ER				
<i>SCHIZOPORELLA UNICORNIS</i> (Johnston)	Bry							ER
<i>SCLEROCHEILUS MINUTUS</i> Grube	Pol						R	
<i>SCOLARICIA TYPICA</i> Eysig	Pol	Acc.		Acc.	Acc.		R	
<i>SCOLELEPIS FULIGINOSA</i> (Claparède)	Pol	R		R				
<i>SCOLELEPIS GIRARDI</i> (Quatrefages)	Pol	R						
<i>SCOLOPLOS ARMIGER</i> (Müller)	Pol	R		Acc.	P	Acc.	A	
<i>SCRUPOCELLARIA SCRUPESA</i> Busk	Bry			ER		ER		ER
<i>SCRUPOCELLARIA SCRUPOSA</i> (Linné)	Bry					ER		
<i>SEPIOLA AFFINIS</i> Naef	Mol	Acc.						

		S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
<i>SERPULA VERMICULARIS</i> Linné	Pol	ER						
<i>SERTELLA</i> Sp.	Bry							ER
<i>SERTULARELLA POLYZONIAS</i> (Linné)	Cni		E		ER	E	ER	
<i>SERTULARELLA GAYI</i> (Lamouroux)	Cni					ER		ER
<i>SIGALION MATHILDAE</i> Audoin et Edwards	Pol	C <sub>3</sub>	D					
<i>SIGE MACROCEROS</i> (Grube)	Pol					R		R
<i>SIPHONOECETES DELLAVALLEI</i> Stebbing	Cru	C <sub>1</sub>	D	D				
<i>SIPUNCULUS NUDUS</i> Linné	Sip	Acc.		Acc.		R		R
<i>SOLENCERA MEMBRANACEA</i> Edwards	Cru				R		Acc.	Acc.
<i>SOSANE SULCATA</i> Malmgren	Pol					R		Acc.
<i>SPATANGUS INERMIS</i> Mortensen	Ecm	R	Acc.	Acc.				
<i>SPATANGUS PURPUREUS</i> (Müller)	Ecm		P					Acc.
<i>SPHAENIA BINGHAMI</i> Turton	Mol					R		
<i>SPHAERECHINUS GRANULARIS</i> Lamarck	Ecm					R		
<i>SPIO MULTILOCULATA</i> (Rioja)	Pol					Acc.	Acc.	Acc.
<i>SPIOPHANES BOMBYX</i> (Claparède)	Pol	R						
<i>SPIOPHANES KROYERI REYSSI</i> Laubier	Pol		Acc.	Acc.	Acc.	Acc.	A	
<i>SPIRONTOCARIS OCULTA</i> Lebour	Cru					R		
<i>SPISULA SUBTRUNCATA</i> Da Costa	Mol	C <sub>1</sub>	D	D	D	D		
<i>SPONGELIA ELEGANS</i> Nardo	Spo					R		
<i>STEREODERMA KIRSCHBERGI</i> (Heller)	Ecm		R		R	Acc.	R	Acc.
<i>STERNAPSIS SCUTATA</i> (Renier)	Pol	D		Acc.	P	A	P	
<i>STHENELAIS BOA</i> (Johnston)	Pol	Acc.	Acc.	Acc.	R	Acc.		Acc.
<i>STHENELAIS LIMICOLA</i> (Ehlers)	Pol	A		Acc.	Acc.			
<i>STHENELAIS MINOR</i> Pruvot et Racovitza	Pol				Acc.			
<i>STREBLOSOMA BAIRDI</i> Malmgren	Pol			R	R			
<i>STYLOBELEMNON PUSILLUM</i> Philippi	Cni						R	Acc.
<i>STYLOTELLA PELLIGERA</i> (Schmidt)	Spo		R					
<i>SUBERITES CARNOSUS</i> (Johnston)	Spo					E		
<i>SYCON</i> Sp.	Spo							R
<i>SYLLIS GRACILIS</i> Grube	Pol					R		
<i>SYNAPTIPHILUS CANTACUZENEI MIXTUS</i> Guille et Laubier	Cru					E		
<i>TAPES AUREUS</i> Gmelin	Mol	R						
<i>TAPES LUCENS</i> Locard	Mol					Acc.		
<i>TAPES RHOMBOIDES</i> (Pennant)	Mol	Acc.	Acc.			A		
<i>TELLINA BALAUSTINA</i> Linné	Mol		Acc.				R	A
<i>TELLINA DISTORTA</i> Poli	Mol	Acc.		Acc.				
<i>TELLINA DONACINA</i> (Linné)	Mol	A	P					
<i>TELLINA FABULA</i> Gronovius	Mol	C <sub>2</sub>		D				
<i>TELLINA INCARNATA</i> Linné	Mol	Acc.		R				
<i>TELLINA PYGMEA</i> Philippi	Mol	C <sub>2</sub>						
<i>TELLINA SERRATA</i> Renier	Mol			Acc.	Acc.	A	Acc.	
<i>TELLYMIA SUBORBICULARIS</i> (Montagu)	Mol					Acc.		
<i>TEREBELLES STROEMI</i> Sars	Pol		R	Acc.	P	P	P	P

	S.s.	B.l.	N.h.	S.a.	V.o.	N.s.	A.c.
THARYX HETEROCHAETA Laubier	Pol			Acc.		A	
THARYX MARIONI (St-Joseph)	Pol		Acc.	Acc.	A	A	Acc.
THARYX MULTIBRANCHIS (Grube)	Pol				A	Acc.	
THELEPUS SETOSUS (Quatrefages)	Pol		R		R		
THELEPUS TRISERIALIS (Grube)	Pol		R				
TETHYA LYNCURIUM Linné	Spo					R	
THIA POLITA Leach	Cru	R	R				
THRACIA PAPIRACEA (Poli)	Mol	Acc.			Acc.	A	
THRACIA VILLOSIUSCULA (Macgillivray)	Mol		C <sub>3</sub>		D		
THYASIRA FERRUGINEA (Forbes)	Mol				Acc.		
THYASIRA FLEXUOSA (Montagu)	Mol			Acc.	A	Acc.	
THYONE CHERBONNIERI Reys	Ecm	R	R	Acc.	A	Acc.	Acc.
THYONE FUSUS Müller	Ecm		R	Acc.	Acc.	Acc.	Acc.
THYONE GADEANA (Perrier)	Ecm						C <sub>3</sub>
TRACHYTHYONE ELONGATA (Düben et Koren)	Ecm	R	R	Acc.	A	A	A
TRACHYTHYONE TERGESTINA (Sars)	Ecm			Acc.	Acc.	A	P
TRICHOBRANCHUS GLACIALIS Malmgren	Pol		R	Acc.	Acc.	P	Acc.
TRICOLIA PULLUS Linné	Mol		R				
TRIVIA ARCTICA (Pulteney)	Mol					R	
TROPHON MURICATUS (Montagu)	Mol				R	R	
TRYPHOSA MINIMA Chevreux	Cru					R	
TRYPHOSITES LONGIPES (Bate et Westwood)	Cru	R		R			
TURBONILLA RUFA Philippi	Mol	R					
TURRITELLA TRICARINATA COMMUNIS Risso	Mol			D		C <sub>2</sub>	
TURRITELLA TRIPLICATA Brocchi	Mol	Acc.	Acc.	Acc.	A	A	A
TYPOSYLLIS ARMILLARIS (Malmgren)	Pol					R	
TYPOSYLLIS HYALINA (Grube)	Pol						R
TYPOSYLLIS KROHNII (Ehlers)	Pol		Acc.			R	
TYPOSYLLIS VARIEGATA (Grube)	Pol					R	
UPOGEBIA DELTAURA Leach	Cru			Acc.	Acc.		A
UPOGEBIA TYPICA (Nardo)	Cru		C <sub>1</sub>			D	
URANOSCOPUS SCABER Linné	Poi				R		
UROTHOE BREVICORNIS Bate	Cru	C <sub>2</sub>					
UROTHOE ELEGANS Bate	Cru			Acc.			
UROTHOE GRIMALDI Chevreux	Cru	R					
UROTHOE PULCHELLA (Costa)	Cru	C <sub>2</sub>					
VENERICARDIA ANTIQUATA (Linné)	Mol	R					
VENUS CASINA ARADASI Linné	Mol	A	Acc.	Acc.	Acc.	A	Acc.
VENUS FASCIATA (Da Costa)	Mol	D	A	Acc.		A	A
VENUS OVATA Pennant	Mol	R	P	A	R	P	Acc.
VENUS GALLINA Linné	Mol	C <sub>2</sub>	D				
VENUS VERRUCOSA Linné	Mol						R
VERETILLUM CYNOMORIUM (Pallas)	Cni		Acc.		Acc.	R	
VIRGULARIA MIRABILIS Lamarck	Cni					C <sub>3</sub>	
WESTWOODILLA RECTIROSTRIS (Della Valle)	Cru			R			
XANTHO COUCHI (Edwards et Bouvier)	Cru		R				
ZOZIA CHAMASOLEN Da Costa	Mol				Acc.	A	Acc.

IMPRIMERIE  
LOUIS-JEAN  
— 05 - GAP —

Le Directeur de la publication : P. DRACH

---

Dépôt légal N° 4523

— Date de parution : Mars 1971

— N° d'impression : 86 - 1971

IMPRIMERIE  
LOUIS-JEAN  
- 02 - GAS -

UNIVERSITE DE PARIS

LABORATOIRE ARAGO

CARTE BIONOMIQUE (MACROFAUNE) DU PLATEAU CONTINENTAL AU  
LARGE DE LA  
COTE CATALANE FRANÇAISE  
I. CARTE GENERALE

Carte levée par M.A.GUILLE

et dessinée par H.Ph.DANOY et J.ROUGET

Cette carte a été établie sur le figuré de la carte sédimentologique  
(H.GOT, A.GUILLE, A.MONACO, J.SOYER, 1968)

BANYULS-SUR-MER

1970

LEGENDE :

I. Bionomie

S.s. : communauté à *Spisula subtruncata*  
 B.l. : communauté à *Branchiostoma lanceolatum*  
 N.h. : faciès à *Nephtys hombergii*

— Limites des peuplements de l'endofaune

S.a. : faciès à *Scoloplos armiger*  
 V.o. : sous-communauté à *Venus ovata*  
 N.s. : sous-communauté à *Nucula sulcata*  
 A.c. : sous-communauté à *Auchenoplax crinita*

} communautés à *Amphiura filiformis*

II. Sédimentologie

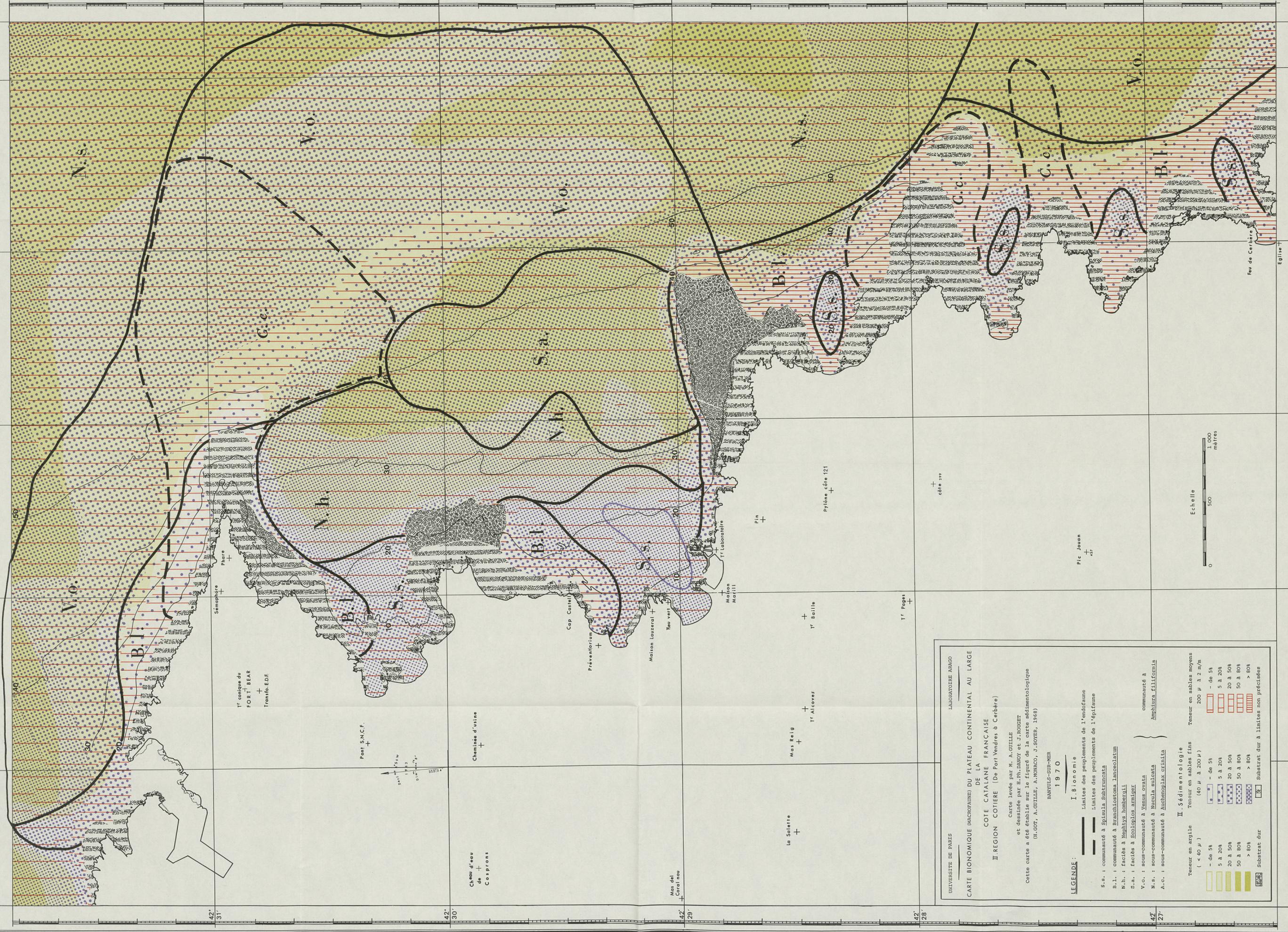
Teneur en argile ( < 40 μ )	Teneur en sables fins ( 40 μ à 200 μ )	Teneur en sables moyens 200 μ à 2 m/m
- de 5%	- de 5%	- de 5%
5 à 20%	5 à 20%	5 à 20%
20 à 50%	20 à 50%	20 à 50%
50 à 80%	50 à 80%	50 à 80%
> 80%	> 80%	> 80%

Echelle



Les courbes bathymétriques sont exprimées en mètres.





UNIVERSITE DE PARIS  
LABORATOIRE ARAGO

CARTE BIONOMIQUE (MACROFAUNE) DU PLATEAU CONTINENTAL AU LARGE DE LA COTE CATALANE FRANCAISE  
II REGION COTIERE (De Port Vendres à Cerbère)

carte levée par M. A. GUILLE et dessinée par H. PH. DANOY et J. ROUDET  
Cette carte a été établie sur le figuré de la carte sédimentologique (H. GOT, A. GUILLE, A. MONACO, J. SOYER, 1966)

BANYULS-SUR-MER  
1970

**LEGENDE :**

I. Bionomie  
 - Limites des peuplements de l'endofaune  
 - Limites des peuplements de l'épifaune  
 S.s. : communauté à *Spilina subtruncata*  
 B.I. : communauté à *Branchiostoma lanceolatum*  
 N.h. : faciès à *Nephtys hombergii*  
 S.a. : faciès à *Scoloplos armiger*  
 V.o. : sous-communauté à *Venus ovata*  
 N.s. : sous-communauté à *Nucula sulcata*  
 A.c. : sous-communauté à *Auchemoplax orcinia*  
 communauté à *Amphitrua filiformis*

II. Sédimentologie

Teneur en argile (< 40 μ)	Teneur en sables moyens (200 μ à 2 m/m)
- de 5%	- de 5%
5 à 20%	5 à 20%
20 à 50%	20 à 50%
50 à 80%	50 à 80%
> 80%	> 80%

Substrat dur à limites non précisées



42° 31' 42° 30' 42° 29' 42° 28' 42° 27'

3'11 3'10 3'09 3'08 3'07

Carte bionomique (macrofaune) du plateau continental  
au large de la côte catalane française.

# VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

---

VOLUME XXI

YEAR 1970

PART 1-B

---

## CONTENTS

Guy CAHET. The sulfur in the chemotrophic aspects of lagoon sediments ..	1
Guy JACQUES. Quantitative aspects of the phytoplankton at Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). IV - Biomass and production .....	37
Charles-Françoise BOUDOURESQUE. Research on concepts of biocœnosis and continuum at the level of the benthic sciaphile populations .....	103
Alain GUILLE et Jacques SOYER. Benthic bionomy of the continental shelf of the french catalan coast. I - Physiography .....	137
Alain GUILLE. Benthic bionomy of the continental shelf of the french catalan coast. II - Benthic communities of the macrofauna .....	149

---

MASSON & Co  
120, Bd St-Germain, Paris-VI

*Published Bi-monthly*