

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVI

ANNÉE 1976

FASCICULE 2 - B

SOMMAIRE

John E. CONRAD. Sand grain angularity as a factor affecting colonization by marine meiofauna	181
B. ELKAIM. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou-Regreg. II. Unités indicatrices peu liées à l'étagement ou médiolittorales	199
Alain SOURNIA et Michel RICARD. Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, îles Tuamotu)	243
Claude RAZOULS et Suzanne RAZOULS. Dimensions, poids sec, valeur calorifique et courbes de croissance de deux populations naturelles de Copépodes planctoniques en Méditerranée	281
G. LASSERRE, P.-J. LABOURG et T. DO-CHI. Alevinage et exploitation des étangs saumâtres de la région d'Arcachon	299
Jean-Claude AMIARD. Impact des installations nucléaires françaises sur l'environnement aquatique	319

MASSON



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 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries : Série A : Biologie marine — Série B : Océanographie — Série C : Biologie terrestre.

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

Les manuscrits sont reçus par M. J. SOYER, Directeur de la Publication (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, 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), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, France), E. VIVIER (Lille, France).

Série B : Océanographie

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANG (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

A. ANGELIER (Toulouse, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), W. RÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France).

ABONNEMENTS 1977

	France	Etranger
Un an	185 FF	210 FF

Etablir le titre de paiement au nom de

SPPIF, 120, boulevard Saint-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Pour les pays suivants, s'adresser à :

USA Masson Publishing USA, Inc., 14 East, 60th Street, New York, NY 10022

ESPAGNE Toray Masson D.I.P.S.A., Francisco Aranda, 43, Barcelona 8

ITALIE Etmi S.p.a. Via San Simpliciano, 2, 21121 Milano

REP. FED. Kunst und Wissen, Wilhelmstrasse 4, Postfach 46, D-7000 d'ALLEMAGNE Stuttgart 1

SUISSE Crispa s.a., 16, avenue de Beaumont, CH-1700 Fribourg

BELGIQUE L.G.L.S., rue Otlet 44, B-1070 Bruxelles

CANADA Somabec, 2475 Sylva Caplin, St-Hyacinthe, Quebec

MASSON, Editeur

Paris, New York, Barcelone, Milan

à Paris, 120, bd St-Germain, 75280 Paris Cedex 06 (Téléphone 329-21-60)

Numéros de l'année et volumes antérieurs :

MASSON Services, 64, bd St-Germain, 75005 PARIS (Tél. : 325-74-73 et 326-68-45)

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVI

ANNÉE 1976

FASCICULE 2 - B

SOMMAIRE

John E. CONRAD. Sand grain angularity as a factor affecting colonization by marine meiofauna	181
B. ELKAIM. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou-Regreg. II. Unités indicatrices peu liées à l'étagement ou médiolittorales	199
Alain SOURNIA et Michel RICARD. Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, îles Tuamotu)	243
Claude RAZOULS et Suzanne RAZOULS. Dimensions, poids sec, valeur calorifique et courbes de croissance de deux populations naturelles de Copépodes planctoniques en Méditerranée	281
G. LASSERRE, P.-J. LABOURG et T. DO-CHI. Alevinage et exploitation des étangs saumâtres de la région d'Arcachon	299
Jean-Claude AMIARD. Impact des installations nucléaires françaises sur l'environnement aquatique	319

MASSON



Publication bimestrielle

**SAND GRAIN ANGULARITY
AS A FACTOR AFFECTING COLONIZATION
BY MARINE MEIOFAUNA**

by John E. CONRAD (*)

*Adelphi Institute of Marine Sciences, Oakdale,
New York, 11769, U.S.A.*

ABSTRACT

Plexiglass tubes filled with sterilized sand of different angularities were buried at mean water level in a sandy estuarine beach on Long Island, New York. After 90 days the tubes were recovered and the meiofauna were separated from the colonized sand and enumerated by major groups. Organism variation and total numbers indicate that the meiofauna community more readily colonize tubes filled with sand having the most angularity. The greater angularity provides a greater environmental heterogeneity which would result in an increase in the number of habitats, provide more predator free space, build up greater food supplies, and afford more protection from particle abrasion than the rounder sands. Certain individuals such as copepods seemed to populate environments of intermediate angularity. A combination of factors such as body shape, lower permeability, and sharp edges on angular grains may have prevented population build up of these organisms in environments of greater angularity.

(*) Died, July 1977, Nahant, Mass. during SCUBA field research activities.

INTRODUCTION

Only recently have studies on community function and structure of marine benthos included a vital component of this ecosystem, the omnipresent meiobenthos. Studies of individual species are cited in some of the earliest scientific publications but because of the size of meiofauna (< 1 mm) and difficulties encountered in taxonomy, quantitative work on community ecology is comparatively recent (McINTYRE, 1969).

If the importance of the marine meiobenthos is to be fully understood, knowledge of its ecology must be thoroughly investigated. One factor which may effect meiofauna community ecology is habitat complexity. The interstitial ecology of these organisms is known to be influenced by sediment granulometry (COULL, 1970; HEIP and DECRAEMER, 1974; RENAUD-MORNANT, 1971; TIETJEN, 1969; WARWICK and BUCHANAN, 1970; WIESER, 1959, 1960). But these studies have considered mostly sand grain size as a factor affecting the community structure and little attention has been paid to the angularity of the sand grains which may play a greater role in spatial heterogeneity.

The present study was carried out in order to determine if the angularity of sand grains can influence the number and kinds of meiofauna living in the sediment. Since interstitial meiofauna can migrate freely in the sediment (BOADEN and PLATT, 1971; BUSH, 1966; HARRIS, 1972), a colonization experiment was established in a sandy beach. Previous colonization experiments involving interstitial fauna have been carried out with success by RENAUD-DEBYSER (1959, 1963), who demonstrated that interstitial organisms migrate in response to tidal movements of interstitial water and BOADEN (1962) and NAIR and GOVINDANKUTTY (1972) who showed that meiofauna selectively colonize buried, sand-filled tubes according to the size of sand within the tubes.

METHODS AND MATERIALS

THE PRELIMINARY SURVEY.

A private beach with little wave action on Baldwin Bay, Long Island, was used as the experimental site because it was relatively

undisturbed yet readily accessible at any time. A preliminary survey of the littoral zone using three vertical and three horizontal mean tide samples taken with 30 cm by 3.1 cm Lucite core tubes was carried out to determine relative numbers and types of organisms to be expected. In the laboratory the contents of each core was washed into an Erlenmyer flask with 100 ml of isotonic magnesium chloride solution, and allowed to stand undisturbed for one-half hour to anesthetize the organisms. Next, the organisms were stained for two hours with the addition of 10 ml of 0.1 percent rose bengal. Finally 110 ml of a 20 percent buffered formalin solution was added (thus making the contents of the flask a 10 percent solution of formalin) to preserve the animals.

The organisms were elutriated from the sediment as follows. First the contents of the flasks were gently swirled to suspend the meiofauna. Then the suspension was filtered through a 63 μ mesh net which retained the stained organisms with only a small amount of sediment. Five subsequent washings of the sediment followed. Thus, each sample was filtered and washed six times. The sixth washing was used as an arbitrary stopping point because a seventh washing resulted in the extraction of few and, often, no additional organisms. After washing into a counting dish, the fauna was enumerated and sorted to major taxon.

Additional cores were taken on the beach for sediment size analysis. Samples were taken to the laboratory where they were dried in an oven. Three weighed replicates were then sieved through a series of screens (4.76 mm to 0.10 mm) on a vibratory shaker for 5 minutes. The portion remaining on each sieve was weighed to 0.1 milligram to determine the size distribution of sand present on the beach.

Salinity of the overlaying water was measured using a refractometer.

THE FIELD EXPERIMENT.

Numerous sand samples were obtained from a number of locations throughout the New York and New England areas and analyzed for specific roundness according to POWERS (1953). This method involved assigning fifty grains to one of six classes by comparison with photographs. Average roundness of the sample was determined by multiplying the number of grains in each class by the geometric mean for each class (0.14 for very angular, 0.21 for angular, etc.) and dividing the sum of the products by the total number of grains analyzed for each sample. Three replicates for each type of sand were taken. The three sand samples most approximating each of the following classes were used in the experiment: (1) very angular to angular, (2) subangular to subrounded, and (3) rounded to well rounded.

The very angular to angular sand was obtained from a newly dug pit of glacial sand in West Boylston, Massachusetts. Subangu-

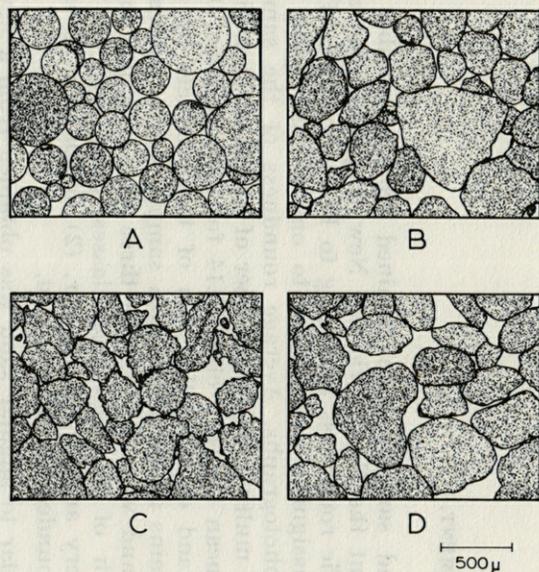
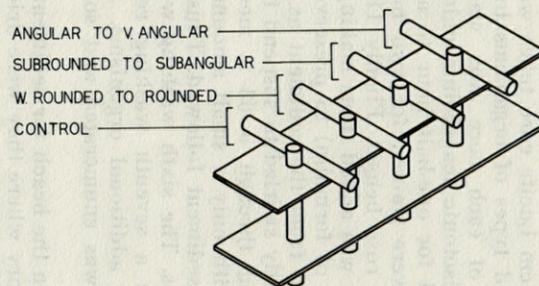


FIG. 1. — Line drawings taken from actual photomicrographs representing two dimensional views of the different roundness categories used in the experiment. Note especially the varying complexities of the interstitial space. A : glass beads; B : subrounded to subangular sand; C : angular sand; D : control sand from Baldwin Bay.

FIG. 2. — Design of the apparatus used to compare the attractiveness of the various sand roundness categories. Labels indicate the type of sand contained in each set of tubes on the frame. All tube diameters are 3.1 cm with lengths of 30.0 cm.

1

2



lar to subrounded sand was found on a beach in Glen Cove, New York. Glass beads, purchased from VWR Scientific, New York, were used to simulate the rounded environment.

Each of the roundness categories of sand was sorted for size by passing the sediment through a series of sieves and was later mixed in proportion to simulate the sizes of the sand found at the experimental site. Roundness values were again calculated. The very angular to angular sand had a roundness value of 0.215, that of the subangular to subrounded category was 0.380, and the glass beads came very close to the geometric mean of well rounded sands with a value of 0.85. Figure 1 depicts the three, experimentally defined, sand environments. Also included is the Baldwin Bay sand which had a calculated roundness of 0.370.

In order to remove any living matter and organic material on or adsorbed to the sand grains, all sediments were acid treated. This process involved soaking the sand in 30 percent hydrogen peroxide for five hours and then cleaning it in hot 4 N sulfuric acid for 24 hours.

WILSON (1955) found that in order to impart a greater attractiveness to acid-cleaned sand the sediment should be soaked in seawater before experimentation. Therefore, before beginning the experiment, seawater from Baldwin Bay was filtered through a 63 μ mesh net, and all sands were soaked in the filtrate for one week. Sand collected from Baldwin Bay was also prepared in the same manner and used as a control.

Frames supporting plexiglass core tubes 3.1 cm in diameter and 30.0 cm long were built. Each frame supported four vertical and four horizontal tubes (see Fig. 2). This arrangement was made so that both horizontal and vertical migration of the meiofauna could be measured. The tubes were filled with the acid treated sand grains of the three different roundness categories: on each frame one horizontal tube and its adjoining vertical tube were used for each type of sediment. The extra tubes at the end of the frame were filled with acid treated control sand from the Baldwin Bay beach. The sand filled tubes were stoppered and transported to the beach. Each frame with tubes was then placed in a hole dug in the sediment, the rubber stoppers removed, and the hole filled with sand in such a way that the uppermost part of the tubes was 3 cm below the surface of the beach sand.

After a period of 90 days, the frames were recovered and returned to the laboratory. The fauna in the tubes was then processed and enumerated in the same manner as described previously.

PERMEABILITY.

It has been shown that permeability, the ability of water to flow through the sediment, may affect the reactions of organisms (WEBB, 1958). This property is probably most controlled by the sand grain sizes (WEBB, 1958, 1969), but theoretically, the angularity of the grains may also contribute to this variable. In order to determine how different the three sand categories were, permeability determinations were carried out in a manner similar to that as described by WEBB (1958). A plexiglass tube having an inner diameter of 1.8 cm and a length of 75 cm was filled with sand to a depth of 10 cm. A few layers of plankton netting were fitted over the bottom of the tube and secured by a rubber band. The tube was clamped vertically in place and filled with distilled water. The time required for a head of 65 cm of water to drain to a mark .15 cm from the bottom of the tube (i.e. 50 cm of water to pass through 10 cm of stable sand) was used as the permeability value. The 10 cm of sand was considered stable when the drainage times in three consecutive trials did not differ by more than ± 0.5 percent. In order to achieve this degree of accuracy, the sand had to be uniformly mixed, free from air, and fully settled (i.e. the level of the column did not fall when the tube was tapped). Five determinations were made for each type of sand tested.

RESULTS

The preliminary survey taken during May 1973 revealed a density of 223 organisms per 10 cm^3 . The average density during January 1974 was 99 organisms per 10 cm^3 . The density grew greater again during the May 1974 survey in which 212 organisms per 10 cm^3 were found. I used cm^3 rather than units of cm^2 because it provided a better comparison to the fauna found in the colonized tubes. Although the density did vary during the year, the types of organisms and their numerical percentages remained fairly constant. The main components of this beach community were : approximately 80 percent nematodes, 11 percent Collembola juveniles, 6 percent copepods and 2 percent turbellarians.

The intertidal zone studied consisted mainly of medium to coarse sand (see Table I for specific sand grain sizes and proportions and Figure 3 for a cumulative percent frequency curve). The

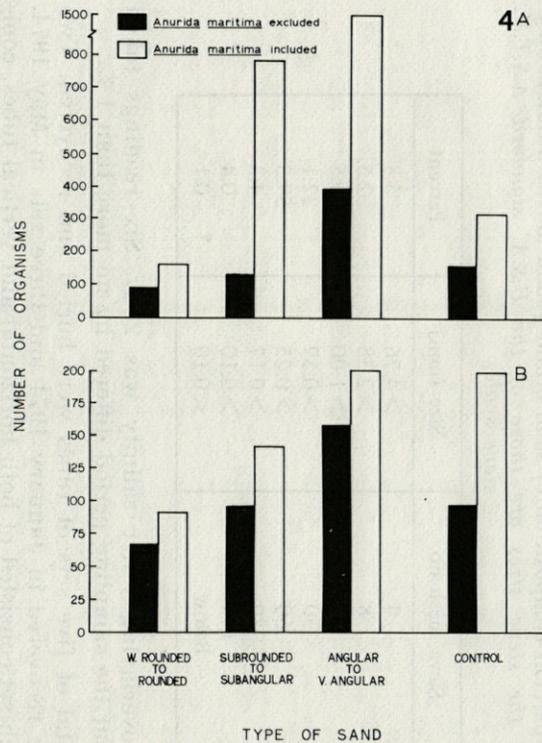
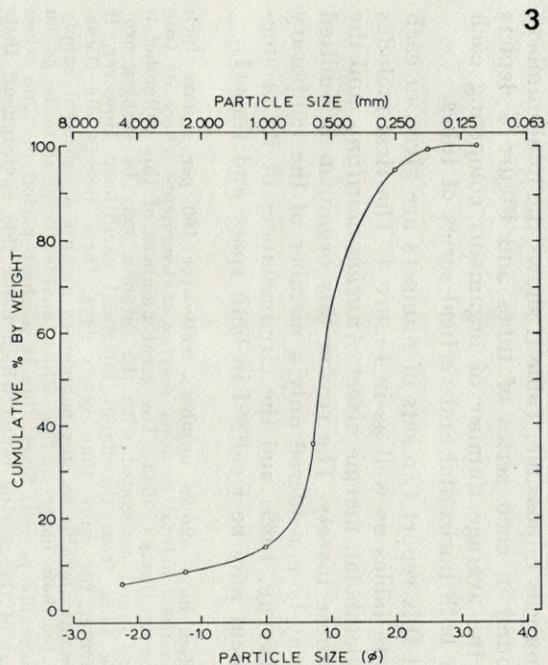


FIG. 3. — Cumulative curve (arithmetic ordinate) for the sand grain size distribution on the Baldwin Bay Beach.

FIG. 4. — Histograms of the average number of organisms colonizing the tubes filled with the different roundness categories of sand. A : vertical tubes; B : horizontal tubes.

TABLE I

Sizes and percent composition of sand grains found on the Baldwin Bay. Values of the sieve sizes are those of the U.S.A. standard A.S.T.M. sieve scale.

Sieve mesh no.	Size (mm)	Percent
4	> 4.76	5.8
8	> 2.38	2.5
18	> 1.00	5.5
30	> 0.59	22.1
60	> 0.25	59.3
80	> 0.17	4.3
140	> 0.10	0.4
Below	< 0.10	0.1

average overlaying water salinity was 28‰. Six readings taken throughout the sampling period differed by no more than 1‰.

A total of five sets of tubes were buried and recovered. Two sets were recovered in January 1974 and three sets in May 1974. Since each set consisted of both horizontal and vertical tubes, comparison between the varying angularities could have been carried out for 10 separate series of tubes. Data are shown, though, for only four of the vertical series because three tubes from series 5 cracked and varying amounts of sediment were lost thus making a quantitative analysis impossible. Table II shows the total numbers of organisms found in each series of tubes and Figure 4 depicts histograms for the average number of organisms colonizing each type of sand for both horizontal and vertical series of tubes.

Throughout this report two sets of numbers are given in each of the appropriate tables as well as in Figure 4. The first includes the juveniles collembolan marine insect, *Anurida maritima*, and the other excludes these insects. The reason this organism is omitted here is that it may be considered only a member of the temporary meiofauna (McINTYRE, 1969) and the circumstances of its production and settlement may be localized in both space and time (1).

(1) Other studies have shown numbers well over 100 per square inch outside of the interstitial habitat in other marine environments where its true habitat may be found (DEXTER, 1943). The great numbers of this collembolan juvenile, which are found associated with the infauna, may be seeking protection within the sand from the harsh intertidal conditions. However, if submerged in seawater for more than seven days, these insects die (MMS, 1906). These organisms are able to stay submerged because a sufficient supply of air is retained by their hairy coating which enables respiration to go on freely for a considerable period. Since this is a short period of time when compared with that of the marine fauna which make this environment their permanent habitat, a better representation of the meiofaunal community should probably exclude these organisms.

TABLE II

The total number of organisms found in each series of tubes recovered. Series 1 and 2 represent tubes recovered in January and series 3, 4 and 5 are tubes recovered in May. Total volume of each tube is 226 cm²

(a) Horizontal Tubes
With *A. maritima* included

Series	W. rounded to rounded sand	Subrounded to sub-angular sand	Angular to v. angular sand	Control sand
1	110	148	365	291
2	239	371	292	322
3	47	60	150	193
4	34	40	69	68
5	29	84	135	123
Total	459	703	1 011	997

(b) Vertical Tubes
With *A. maritima* included

Series	W. rounded to rounded sand	Subrounded to sub-angular sand	Angular to v. angular sand	Control sand
1	329	966	1 795	433
2	209	1 986	3 962	644
3	65	121	154	125
4	52	59	103	58
5		Broken tubes		
Total	655	3 132	6 014	1 260

Without *A. maritima* included

Series	W. rounded to rounded sand	Subrounded to sub-angular sand	Angular to v. angular sand	Control sand
1	78	124	285	102
2	167	186	176	94
3	45	53	131	122
4	22	36	66	52
5	23	83	130	119
Total	482	482	788	489

Without *A. maritima* included

Series	W. rounded to rounded sand	Subrounded to sub-angular sand	Angular to v. angular sand	Control sand
1	181	270	775	239
2	58	99	537	254
3	65	100	153	99
4	52	58	101	53
5		Broken tubes		
Total	356	527	1 566	645

TABLE III

The combined number of meiofauna for each taxon found in the various sand grain roundness categories for all tubes recovered.

(a) Horizontal Tubes

Taxon	W. rounded to rounded sand	Subrounded to sub-angular sand	Angular to v. angular sand	Control sand
Foraminifera	1	2		
Turbellaria	96	57	124	52
Gnathostomulida	20	22	49	41
Nemerteans	3		1	
Gastrotricha		2	1	
Nematoda	192	306	499	245
Polychaeta		2		1
Oligochaeta	1	17	21	9
Mollusca				1
Halacaridae	4	2	31	51
Ostracoda		1	2	
Copepoda	16	70	58	87
Collembola	124	221	223	508
Tardigrada	2	1	2	2
Total	459	703	1 011	997
Total without Collembola	335	482	788	489

(b) Vertical Tubes

Taxon	W. rounded to rounded sand	Subrounded to sub-angular sand	Angular to v. angular sand	Control sand
Foraminifera		1	3	
Turbellaria	43	82	201	84
Gnathostomulida	30	10	43	30
Gastrotricha		2		
Nematoda	267	391	1 289	458
Polychaeta	2			1
Oligochaeta	7	9	14	23
Halacaridae	4	6	4	8
Ostracoda	1		2	
Copepoda	2	25	8	39
Collembola	299	2 605	4 448	615
Tardigrada		1	2	2
Total	655	3 132	6 014	1 260
Total without Collembola	356	527	1 566	645

In eight out of nine series of tubes retrieved, the tube with the well rounded sand had the lowest number of organisms, the tube with the subrounded to subangular sand had an intermediate number of organisms, and the angular to very angular sand-filled tubes contained the greatest number of organisms. This was the case in enumerations with and without the juvenile Collembola.

Control tubes containing acid cleaned sand collected from the Baldwin Bay beach, were used to study whether or not organisms would preferably colonize sand taken from their own natural environment. This would suggest that meiofauna might recognize the angularity of foreign sands relative to the angularity of sands from their natural surroundings. The calculated roundness value of the Baldwin sand was 0.370, an angularity intermediate between the well rounded to rounded and the angular to very angular categories. If the organisms recognize only sand grain angularity and not selectively colonize sand from their own natural environment, the total number of organisms found in the Baldwin Bay sand should have fallen between the numbers found in the well rounded to rounded and the angular to very angular categories. This indeed was true in all the series of tubes in which *A. maritima* was not enumerated. When the insect was counted, the control tubes contained a number of organisms intermediate between the numbers found in the rounded and angular categories in seven out of nine counts.

TABLE IV
Permeability values and the average for the three types of sand used in the colonization experiment.

Type of sand	Permeability time	Ave. permeability time
W. rounded to rounded	19 min 45 sec 18 min 20 sec 16 min 17 sec 18 min 34 sec 15 min 59 sec	17 min 47 sec
Subrounded to sub- angular	15 min 42 sec 20 min 12 sec 24 min 36 sec 15 min 15 sec 19 min 40 sec	18 min 53 sec
Angular to v. angular	18 min 26 sec 29 min 23 sec 23 min 31 sec 19 min 33 sec 23 min 05 sec	22 min 47 sec

The meiofaunal composition of the combined horizontal series and the combined vertical series is shown in Table III. The most dominant groups found in the tubes were nematodes, collembolan juveniles, copepods, and turbellarians. These were also the major groups found in the core samples taken from the natural environment. In fact, all organisms present in the environment were able to colonize the tubes except rotifers which were also the rarest members of the total community on the beach. Only one was found during the January recovery period or the spring preliminary survey.

Permeability values are shown in Table IV. The well rounded to rounded category had the greatest permeability, the subrounded to subangular sands had an intermediate permeability, while the angular to very angular class had the least.

DISCUSSION

Factors which influence the distribution of meiofauna in marine environments are probably too complex and interrelated to allow a general statement of organism distribution to be made on the basis of only a few experiments. However, a study of all environmental variables affecting the distribution of the meiofauna would be an enormous task. Therefore, most studies of the habitat as it affects interstitial biology have been based on usually only one or two parameters (BOADEN, 1963; JANSSON, 1967; RENAUD-DEBYSER, 1963; WIESER, 1959). One such factor which seems to influence the distribution of these organisms on sandy beaches is the degree of sand grain angularity. My experiments suggest that the meiofauna prefer more angular sands.

Although the experiment restricted totally free interstitial migration, populations found in the colonized tubes resembled the populations found in the environment suggesting that the tubes themselves probably had little or no adverse effect on the main components of the natural meiofaunal community. Observations from this experiment may thus reflect what happens in the natural interstitial environment.

Probably the best explanation for the meiofaunal preference for a greater angularity on sand grains is that a greater number of organisms can live in a more geometrically complex environment. A greater complexity may be beneficial to the total community in several ways. One may be that the complexity allows for

a greater number of spatial niches. The presence of more angles on the sand grains would allow for both a greater surface area and greater environmental heterogeneity which would result in an increase in the number of habitats.

Greater complexity within the environment may also induce population growth and stability. HUFFAKER (1958), in his study of predator-prey interactions and their interrelations with parameters of population changes of terrestrial mites showed that a more complex environment can lead to greater stability of animal populations. His studies demonstrated that populations inhabiting less complex environments were more likely to exhibit self-extirpation than those in a more complex environment. The probability of a greater variety of crevices in the angular sand grains resulting in a heterogeneous interstitial environment may have afforded protection by providing more hiding spaces from predators for the meiofauna inhabiting it than did the more rounded sands. Thus, stability of the populations may have been enhanced.

Meiofauna may also have been attracted to the more angular sand grains by the availability of food on the sediment surface. MEADOWS and ANDERSON (1966, 1968) have suggested that certain microorganisms such as diatoms, other algae, and bacteria are more likely to be found in hollows and depressions on sand grains than on smooth surfaces because the crevices offer more protection from abrasion by other particles. Since these microorganisms may provide the principle nourishment for a number of different meiofaunal taxa (COULL, 1973), preferential colonization and greater population growth may have taken place because the angular sand — by nature probably having more crevices than the rounded sands — provided more micro-epibiotic food for the community. In the same manner, the crevices may have even been used for protection from abrasion by the small members of the meiofauna itself, especially in the intertidal environment where grains may be subject to shifting by tidal influence.

Studies on the introduction of geometrical complexity to the environment have been carried out in other ecosystems with similar results. For example, there are numerous reports (BULLOCH, 1965; BURCHARD, 1972; STEPHENS, 1969; TZIMOULIS, 1962) of sunken ships becoming virtual sanctuaries for invertebrates and fish in relatively flat areas which previously supported little life. Discoveries such as these have led to the successful idea of building so-called artificial reefs in which junk automobiles or old tires are dumped off coastlines in order to produce more gamefish (KYLE, 1958; STONE and BUCHANAN, 1970; STROUD, 1971). Again, this is just another way of increasing the environmental complexity of an

ecosystem which in turn produces greater numbers and presumably more species of organisms.

Although the results of this experiment suggest that an angular environment is more populated by the total meiofaunal community, adverse effects may have been operating against certain groups. For example, copepods made up only 4 percent of the entire community colonizing the angular to very angular sand-filled tubes while they comprised 10 percent of the community colonizing the subrounded to subangular sand. The value for the well rounded to rounded sand was 3 percent (2). The copepods therefore may be avoiding the angular environment. Theoretically, the roundness of the grains should affect the size of the interstices (JANSSON, 1971) and the more angular the sand, the less interstitial space is available. A lack of space may have prevented certain meiofauna from colonizing angular sand even though it provides for more spatial niches.

Besides affecting the amount of interstitial space, the compact arrangement of the angular sand may also affect sediment permeability. Permeability may be an important factor in organism reaction (BOADEN, 1968; WEBB, 1958) because the more permeable the sediment, the greater the penetration of oxygen and other nutrients. The angular to very angular sand exhibited less permeability when tested than the subrounded to subangular sand and these were both less permeable than the well rounded to rounded category. If less permeability also occurred in the experimental tubes containing the more angular sand, there may have been a lower amount of nutrients and oxygen percolating through this sediment than in the more permeable rounded sands. This may also have discouraged certain meiofauna from entering these tubes.

A large error, though, may be associated with the permeability values and caution must be exercised when correlating them with an experiment such as this one. Each permeability value appears to be due to a specific sand grain orientation. Reorientation of the grains, which most likely took place during the onset and retreat of the tides, occurs suddenly and may have given rise to a new lattice with a different geometry four times a day for the 90-day colonization period. Therefore, the values of permeability, even if taken from the tubes actually used in the experiment, may be somewhat variable because sand grain orientation on a beach may be only ephemeral.

Another possible disadvantage of an angular sand environment is that the grains may be too jagged for certain organisms. WEBB

(2) Numbers are calculated from the meiofauna without including the collembolan juveniles.

(1969) describes a reaction of avoidance by the tropical lancelet, *Branchiostoma nigeriense* to certain sand grains. He suggests that the grains were sharp.

Perhaps the few taxa, such as copepods, which were not able to colonize the angular sand in great numbers, are not able to bend their bodies as well as the truly vermiform taxa and are thus not able to make use of the habitat heterogeneity. For these members of the meiofauna it seems that a compromise must be made between inhabiting sand of greater angularity for protection and food and living in a less angular environment for more interstitial space, greater permeability, and the absence of sharp grains. The subrounded to subangular environment would seem to offer the best habitat for these taxa. But these organisms seem to comprise only a fraction of the entire community. The preference of the community as a whole may be for a more angular environment — at least this is suggested by the results from Baldwin Bay.

CONCLUSIONS

1. Meiofauna more readily colonize tubes filled with very angular sand grains rather than tubes filled with more rounded sands and population densities may be limited directly or indirectly by the spatial heterogeneity of their environment.

2. Greater angularity on sand grains provides a geometrically more complex environment. This complexity may provide a greater number of habitats, more predator-free space, and greater protection from particle abrasion thus leading to larger population densities in more angular environments.

3. The greater food source potential within the crevices of more angular sand may also attract meiofauna.

4. A few groups of meiofauna may avoid a more angular environment because they are discouraged by conditions such as less interstitial space, lower permeability, the sharp edges of the sand grains, and by the nature of their body structure and movements.

ACKNOWLEDGEMENTS.

This investigation is based on a thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the M.S. degree, Adelphi University, 1974 and was supported by the Department of Biology. I am indebted to Drs. A.H. Brenowitz, M. Simpson, J.J. Napolitano and A. Cok for their

assistance and suggestions and to Dr. B.C. Coull and Mr. B.M. Marcotte for their critical review of this manuscript. I would also like to thank Mr. F. Bear who was kind enough to allow me to perform this study on his property.

SUMMARY

A colonization experiment involving meiobenthic fauna was carried out at the mean tide area on a low energy beach. Tubes filled with sterilized sands of varying angularities were used to test meiofaunal preference. Organism variation and total numbers indicate that the community prefers a more angular sand. The greater habitat heterogeneity provided by angular sand grains may attract these organisms because it offers a greater number of spatial niches, more predator free space, more abundant food sources, and greater protection from sediment abrasion than the rounder sand. A few taxa were not attracted by a greater angularity. A combination of factors may be limiting these individuals including the nature of their body shape, adverse effects of sharp sand grains, and the lower amount of nutrient exchange in the angular sand.

RÉSUMÉ

Une expérience sur une faune méiobenthique dans l'aire de la mi-marée sur une plage de faible énergie a été entreprise. Des tubes à essai remplis de sables stérilisés de diverses angularités ont été employés pour tester la préférence de la méiofaune. La diversité des organismes et les résultats obtenus indiquent que la communauté préfère un sable plus angulaire. Une plus grande hétérogénéité d'habitat provenant des sables angulaires pourrait attirer la méiofaune parce qu'elle fournit un plus grand nombre de niches spatiales, plus d'espaces exempts de prédateurs, une plus grande abondance de nourriture et plus de protection de l'abrasion par les sédiments que dans les sables plus ronds. Certains organismes n'étaient pas attirés par la plus grande angularité. Il se peut qu'une combinaison de facteurs les limite, y compris la forme de leurs corps, les effets contraires des grains aigus, et le peu d'échange de nourriture dans le sable angulaire.

REFERENCES

- BOADEN, P.J.S., 1962. Colonization of graded sand by an interstitial fauna. *Cah. Biol. mar.*, **3** : 245-248.
- BOADEN, P.J.S., 1963. Behavior and distribution of the archiannelid *Trilobodrilus heideri*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **43** : 239-250.
- BOADEN, P.J.S., 1968. Water movement - a dominant factor in interstitial ecology. *Sarsia*, **34** : 125-136.
- BOADEN, P.J.S & H.M PLATT, 1971. Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community. *Thalassia jugosl.*, **7** : 1-12.
- BULLOCH, D.K., 1965. The development of the wreck, *Pinta* as a marine habitat. *Underwat. Naturalist*, **3** : 17-19.
- BURCHARD, H., 1972. Old Navy boats scuttled to aid marine life. Washington Post, April 24, p. C 1.
- BUSH, L.F., 1966. Distribution of sand fauna in beaches at Miami, Florida. *Bull. mar. Sci.*, **16** : 58-75.
- COULL, B.C., 1970. Shallow water meiobenthos of the Bermuda Platform. *Oecologia*, **4** : 325-357.
- COULL, B.C., 1973. Estuarine meiofauna : A review, trophic relationships and microbial interactions, pp. 499-511. I : Belle W. Baruch Library in Marine Science, No. 1, Estuarine Microbial Ecology. (L.H. Stevenson and R.R. Colwell, eds). Univ. South Carolina Press, Columbia.
- DEXTER, R.W., 1943. *Anurida maritima* : an important seashore scavenger. *J. econ. Ent.*, **36** (5) : 797.
- HARRIS, R.P., 1972. Seasonal changes in population density and vertical distribution of harpacticoid copepods on an intertidal sand beach. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52** : 493-505.
- HEIP, C. & W. DEGRAEMER, 1974. The diversity of nematode communities in the Southern North Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **54** : 251-255.
- HUFFAKER, C.N., 1958. Experimental studies on predation : Dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, **27** (14) : 343-383.
- IMMS, A.D., 1906. *Anurida*. L.M.B.C. Mem. **13 Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.**, **20** : 353-451.
- JANSSON, B.O., 1967. The availability of oxygen for the interstitial fauna of sandy beaches. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **1** : 123-143.
- JANSSON, B.O., 1971. The "Umwelt" of the interstitial fauna. In : N.C. Hulings, editor, Proceedings of the First International Conference on Meiofauna. *Smithson. Contr. Zool.*, **76** : 129-140.
- KYLE, C., 1958. Fisherman's junkyard. *Ala. Conserv.*, **29** : 20-22.
- MCINTYRE, A.D., 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, **44** : 245-290.
- MEADOWS, P.S. & J.G. ANDERSON, 1966. Micro-organisms attached to marine and freshwater sand grains. *Nature*, **212** : 1059-1060.

- MEADOWS, P.S. & J.G. ANDERSON, 1968. Micro-organisms attached to marine sand grains. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** : 161-175.
- NAIR, B.N. & A.G. GOVINDANKUTTY, 1972. Observations on the colonization of graded sands by the interstitial fauna of the south-west coast of India. *Proc. Indian Acad. Sci.*, **38 B** (3-4) : 251-258.
- POWERS, M.C., 1953. A new roundness scale for sedimentary particles. *J. sedim. Petrol.*, **23** : 117-119.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1959. Contribution à l'étude de la faune interstitielle du bassin d'Arcachon. Proceedings of the XVth International Congress of Zoology, 323-326.
- RENAUD-DEBYSER J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas). *Vie Milieu*, supplément **15** : 1-157.
- RENAUD-MORNANT, J.C., B. SALVAT & C. BOSSY, 1971. Macrobenthos and meiobenthos from the closed lagoon of a Polynesian atoll. Maturei Vavao (Tuamotu). *Biotropica*, **3** : 36-55.
- STEPHENS, W.M., 1969. Bimini's concrete wreck. *Oceans*, **2** : 22-27.
- STONE, R.B. & C.C. BUCHANAN, 1970. Old tires make new fishing reefs. *Underwat. Naturalist*, **6** : 23-28.
- STROUD, R.H., 1971. Auto-tire reefs. *Bull. Sport Fish. Int.*, **227** : 4-5.
- TJETJEN, J.H., 1969. The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia*, **2** : 251-291.
- TZIMOULIS, P., 1962. Our vanishing wrecks. *Skin Diver*, **11** : 26-27, 52.
- WARWICK, R.M. & J.B. BUCHANAN, 1970. The meiofauna off the coast of Northumberland. I. The structure of the nematode population. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **50** : 129-146.
- WEBB, J.E., 1958. The ecology of Lagos Lagoon V. Some physical properties of lagoon deposits. *Phil. Trans. R. Soc.*, séries B., **241** : 393-419.
- WEBB, J.E., 1969. Biologically significant properties of submerged marine sands. *Proc. R. Soc.*, series B., **174** : 355-402.
- WIESER, W., 1959. The effect of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches of Puget Sound. *Limnol. Oceanogr.*, **4** : 181-194.
- WIESER, W., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, **5** : 121-137.
- WILSON, D.P., 1955. The role of micro-organisms in the settlement of *Ophelia bicornis* Savigny. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **34** : 531-543.

Reçu le 6 septembre 1976

BIONOMIE ET ÉCOLOGIE
DES PEUPEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES
D'UN ESTUAIRE ATLANTIQUE MAROCAIN :
L'ESTUAIRE DU BOU REGREG.
II. — UNITÉS INDICATRICES PEU LIÉES A L'ÉTAGEMENT,
OU MÉDIOLITTORALES

par B. ELKAIM

*Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, 105, boulevard Raspail
75006 Paris*

ABSTRACT

In this article, I studied the mediolittoral units, differentiated according to a methodology which has been reported in a previous article.

Among the sand dwelling indicatory units, common in the marine environment, the sands with *Haustorius arenarius* and the sands with *Nerine cirratulus* are their representatives in the estuary, while the consolidated sediments with *Uca tangeri*, the muddy sands with *Corophium volutator*, the muds of the micro cliffs with *Paragnathia formica*, the muddy sands and the muds with *Spartina marina* characterize the indicatory units of compact sediments which are eurhyaline and non-tolerant to wave actions. As for the infralittoral units, the localization, the ecological conditions, the composition of the counted species in space and time as well as the stability of the biotope and the accompanying fauna of each unit have been followed and analyzed. Furthermore, a synecological interpretation is given, based on the analysis of the ecological conditions and on the accompanying fauna of each unit.

Cet article est le second d'une série de trois articles dont le premier a été publié dans le bulletin précédent.

Cet ensemble de trois articles correspond à un chapitre d'une thèse de Doctorat présentée en deux parties (ELKAIM, 1972 et 1974).

Les aires susceptibles d'être caractérisées par des unités indicatrices, peu liées à l'étagement ou médiolittorales, se situent exclusivement dans la zone intertidale.

Les unités peu liées à l'étagement se localisent à des niveaux divers, en fonction des conditions écologiques principales : hydrodynamisme interstitiel ou consolidation des sédiments.

Les unités médiolittorales se localisent suivant leurs affinités écologiques à des niveaux correspondant à des sédiments sableux essorés ou à des sédiments compacts renfermant à basse mer une proportion non négligeable d'air.

J'ai identifié six unités indicatrices :

— Les deux premières sont définies par des groupes indicateurs sabulicoles communs au milieu marin (ces unités supportent ici une dessalure) ; ces unités sont monospécifiques et sont représentées par :

les sables bien irrigués à *Haustorius arenarius* (peu liée à l'étagement),

les sables essorés à *Nerine cirratulus* (médiolittoral).

— Les quatre autres sont définies par des groupes indicateurs de sédiments compacts euryhalins, non tolérants à un hydrodynamisme de houle ; ces unités sont monospécifiques et sont représentées par :

les sédiments consolidés à *Uca tangeri* (peu liée à l'étagement),

les sables et sables vaseux

à *Corophium volutator*

les vases à *Paragnatia formica*
des microfalaises

les vases à *Spartina maritima*

} — médiolittorales,

Ces unités ont été réunies en raison de leurs affinités générales communes. Dans l'analyse écologique des peuplements, je discuterai de leur signification d'un point de vue synécologique.

I. — UNITÉS INDICATRICES SABULICOLES
COMMUNES AU MILIEU MARIN :
LES SABLES BIEN IRRIGUÉS A *HAUSTORIUS ARENARIUS*
LES SABLES ESSORÉS A *NERINE CIRRATULUS*

1. LES SABLES BIEN IRRIGUÉS A *Haustorius arenarius*.

A. *Localisation* (Fig. 1).

Les sables à *H. arenarius* ont une localisation restreinte : début du secteur à influence marine, principalement sur la rive gauche (limites de la répartition horizontale : en-deçà des Oudaïas et des Barcassiers). Ces sables sont donc soumis, à pleine mer, à un hydrodynamisme superficiel non négligeable. Leur répartition verticale débute aux cotes 0,9 - 1,20 m et culmine à 2,30 - 2,50 m environ proche du niveau moyen (horizon de résurgence situé à 2,10 - 2,30 m) ; ces sables occupent ainsi une grande partie de la zone saturée et de la zone de résurgence ; en amont de l'horizon de résurgence, les individus ont été récoltés en profondeur, à des niveaux où la nappe interstitielle est proche de 10 - 15 cm environ ; la position de l'horizon de résurgence est assez stable durant les marées des divers cycles de vives eaux et mortes eaux, ce qui pourrait expliquer la limite supérieure d'*Haustorius* proche de cet horizon (d'après la terminologie de SALVAT, 1962 et 1967, ces aires s'étendraient dans la zone de saturation et dans la zone de résurgence).

Les sables à *H. arenarius* se découvrent sur une distance de 80 m au maximum ; à leur partie inférieure, ils sont limités par une microfalaise de basse mer à pente raide surplombant le chenal principal ; les sables de ces bas niveaux sont riches en débris coquilliers grossiers.

La délamination de la zone inférieure des aires à *H. arenarius* est concomitante à la pénétration de l'espèce dans l'estuaire. Vers le haut des plages, ces aires passent rapidement aux sables à *Nerine cirratulus*.

Autres habitats de *H. arenarius*.

En dehors des aires qu'il caractérise, *H. arenarius* se localise sur les plages du secteur marin ; l'espèce, peu abondante (maximum 4 individus pour 0,25 m²), a une répartition en taches, comparable à celle d'autres espèces intertidales (*Eurydice pulchra* - *Sphaero-*

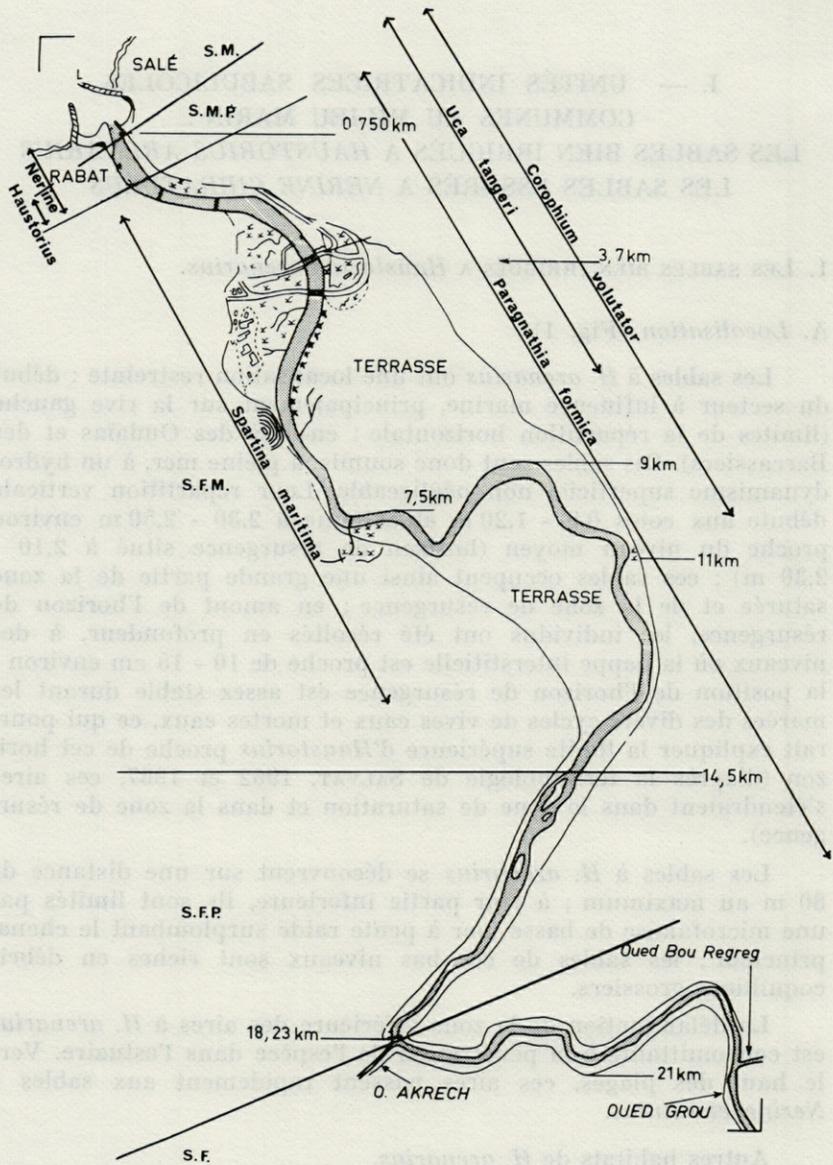


Fig. 1. — Répartition des unités indicatrices médiolittorales ou non liées à l'étagement.

S.M. : secteur marin; S.M.P. : secteur à influence marine; S.F.M. : secteur fluvio-marin; S.F.P. : secteur à influence fluviale; S.F. : secteur fluviatile.

ma weilli...). Sa répartition verticale diffère sur les deux plages. A Salé, elle s'étend surtout au niveau des sables saturés et des sables de l'horizon de résurgence (maximum d'abondance et de présence). A Rabat, elle se localise essentiellement aux sables de l'horizon de résurgence et, de manière inconstante, dans les sables essorés (nombreux jeunes) ; ces répartitions ne sont que l'expression d'une différence de circulation interstitielle liée ici à la topographie de ces estrans. A la plage de Rabat, découvrant à basse mer un estran de 240 m à pente faible, la rupture de pente du talus est à + 3,40 m environ, la position de l'horizon de résurgence variable durant la marée est de 1,60 à 2 m. A la plage de Salé, découvrant un estran de 100 m, à pente assez forte, la rupture de pente du talus est à la cote 3 m, la position de l'horizon de résurgence, assez stable, se situe entre 1,9 - 2,10 m (voir figures hors texte).

Signalons également la récolte exceptionnelle de cette espèce dans les sables du chenal, du début du secteur à influence marine, à des profondeurs de 4 à 8 m à pleine mer ; le nombre d'individus récoltés ne dépasse pas 6 individus/40 dm³ et n'est pas comparable à celui mentionné par MOVAGHAR (1964) lors de récoltes effectuées dans l'estuaire de l'Elbe : 470 individus/m² recueillis entre 3 et 20 m.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le tableau I.

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau I h.-t.. Je donne le recensement du peuplement des sables à *H. arenarius* dans le secteur à influence marine, dans une station typique.

D. Stabilité.

Les sables à *H. arenarius* se caractérisent par :

— une instabilité de leur aire de répartition et de leur peuplement ; l'arrivée d'éléments fins défavorables à la circulation interstitielle, les dessalures extrêmes (fin octobre 1965 - crue de février 1968 - crue de janvier 1970) accompagnées de modifications notables des sédiments en place (dépôt de sables fluviatiles, dépôt de sables vaseux aux bas niveaux, enrichissement pélagique des sables des niveaux élevés) sont les causes principales de la disparition ou de la réduction des aires à *H. arenarius*. Dans la figure 2, j'ai montré l'évolution de la granulométrie des bas niveaux entraînant une diminution du nombre d'*H. arenarius* pour des proportions

TABLEAU I
Conditions écologiques des aires à *Haustorius arenarius*.

Granulométrie (voir fig. 2)	Sables fins dominants (91 - 97% compris entre 0,1 et 0,5 mm) Médiane 0,16 à 0,32 mm. Moyenne 0,17 à 0,29 mm. Classement 0,41 à 0,64 (Bien - A Bien classé) Pélites 1 à 2,5 % pouvant atteindre exceptionnellement 7,5 %.
Carbonates	36 à 42 % (origine organique).
Porosité	33 à 36 % mais accroissement à 45 % peu après le flot (oxygénation de la strate superficielle).
Teneur en air	A l'exception des plus hauts niveaux (18 à 20 % d'air) les teneurs oscillent entre 0 et 4,4 %.
Matière organique (moyenne)	C% organique 0,087 N% organique 0,034
Salinité des eaux interstitielles)	Stabilité des aires pour des salinités minimales de 10 g/l aux bas niveaux (émersion d'une heure par cycle de marée) et de 15 - 20 g/l aux niveaux élevés (environ 6 h 30 mn par cycle de marée)
Oxygénation	Variable mais relativement élevée 3,2 à 6,6 mg/l.

Remarques sur les conditions édaphiques physiques.

Ces conditions ne présentent pas toujours les caractéristiques typiques des sables favorables à une abondance d'*H. arenarius* (rétention porale possible) ; ces conditions demeurent propices à l'installation de l'espèce et à une relative abondance : maximum de 33 individus pour 0,25 m², abondance moyenne sur huit prélèvements : 16 individus environ. Il est probable que la circulation de la nappe interstitielle favorisée par la forte pente des bas niveaux (pente de 8 à 10 %) de la microfalaise, contribue à un drainage des éléments fins ; rappelons en effet que la topographie de l'estran, le déséquilibre entre le plan d'eau de marée et le plan d'eau de la nappe interstitielle sont importants à considérer pour de bonnes conditions hydrodynamiques interstitielles, indépendamment des propriétés spécifiques du substrat sableux. En outre, dans les aires à *H. arenarius*, l'action hydrodynamique superficielle permet un remaniement des sables et une aération (sables clairs non réduits), ce qui contribue à éviter un colmatage des sables en présence d'éléments fins : la strate superficielle respire et s'oxygène.

Ainsi, les sables à *H. arenarius* sont des sables bien drainés.

SALVAT (1967) a montré que « la répartition verticale de l'Amphipode fouisseur est dominée par l'exigence éthologique et écologique des conditions hydrodynamiques interstitielles » (animal filtreur de matière organique).

Il est aussi significatif que cette espèce soit abondante (comme *Sphaeroma weilli*) dans les sables saturés près des épis rocheux qui constituent un écotope favorable à une zone d'écoulement.

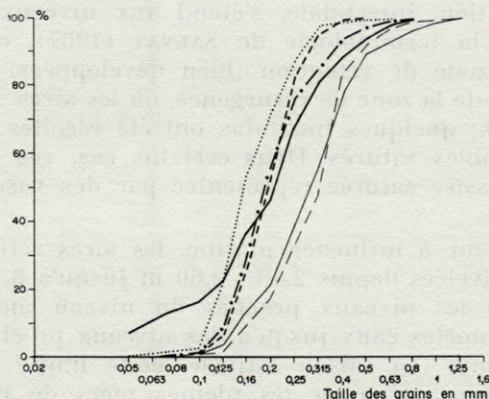


FIG. 2. — Courbes granulométriques des sédiments à *Haustorius arenarius*.

d'éléments inférieurs à 0,1 mm : 16 % et inférieurs à 0,05 mm : 7,7 %. Courbe en trait plein.

L'action hydrodynamique superficielle n'étant jamais violente, elle n'intervient en aucune façon dans la disparition de l'espèce; son action est au contraire bénéfique pour la réinstallation d'*H. arenarius* et des espèces accompagnatrices en lessivant les éléments fins.

H. arenarius ne disparaît jamais totalement de l'estuaire, mais sa répartition se limite à des taches localisées en arrière des plages de Rabat-Salé ou sur ces plages. La réinstallation des aires à *H. arenarius* s'effectue de manière régulière, à des périodes variables suivant les années.

— Une extrême pauvreté du peuplement temporaire succédant au peuplement habituel et régulier, recensé dans les aires; les espèces euryhalines significatives d'une dessalure dominante dans l'estuaire sont récoltées après des conditions extrêmes de dessalure : *Nereis diversicolor* (5 à 10 individus pour 0,25 m²), *Alkmaria romijni* (6 individus), *Capitella capitata* (2 individus), *Cyathura carinata* (1 individu), *Corophium orientale* (3 individus).

2. LES SABLES ESSORÉS A *Nerine cirratulus*.

A. Localisation (Fig. 1).

Les sables à *N. cirratulus* se localisent dans les secteurs marins et à influence marine (à l'exception des plages des Barcassiers); c'est dans ce dernier secteur que l'abondance est maximale : 320-396 individus pour 0,25 m² à la plage des Oudaïas.

Leur répartition, intertidale, s'étend aux niveaux des sables essorés. D'après la terminologie de SALVAT (1967), ces aires se situent dans la zone de rétention (bien développées) et dans la partie supérieure de la zone de résurgence, où les aires sont plus ou moins délaminiées; quelques individus ont été récoltés sporadiquement dans les sables saturés. Dans certains cas, ces sables reposaient sur une assise saturée représentée par des vases à *Scrobicularia*.

Dans le secteur à influence marine, les aires référables à *N. cirratulus* sont nivelées depuis 2,40 - 2,60 m jusqu'à 3,10 - 3,30 m, c'est-à-dire entre les niveaux proches du niveau moyen et des pleines mers de mortes eaux jusqu'à des niveaux proches des pleines mers moyennes (en saison estivale, cette limite semble être inférieure et ne pas dépasser les pleines mers de mortes eaux moyennes). A la plage des Oudaïas, la position topographique de ces aires s'est modifiée parallèlement au profil et à la granulométrie des sédiments des plages. En septembre 1963, les aires à *N. cirratulus* se localisaient depuis la limite inférieure du talus jusqu'à un niveau proche de l'horizon de résurgence (zone essorée et partie supérieure de la zone de résurgence, perdant son eau de gravité au cours de l'émersion). En avril 1966, ces aires se limitaient à la partie inférieure du talus (zone essorée).

Dans le secteur marin, les sables à *Nerine cirratulus* ont une position verticale bien délimitée. A Salé, ces aires se localisent dans la partie inférieure du talus et dans la partie de l'estran à déclivité moins forte qui lui fait suite jusqu'à un niveau proche de l'horizon de résurgence (voir article I, Fig. h.t.). A Rabat, ces aires sont localisées en-dessous du talus et n'occupent que les sables très essorés (1 à 2 individus sont récoltés à des niveaux près de l'horizon de résurgence) (voir Fig. h.t.).

Ainsi, les sables à *N. cirratulus* se situent topographiquement entre les sables à *Haustorius arenarius* et les sables à *Talorchestia spinifera*. Sur les plages du secteur à influence marine (rive droite), ces trois unités sont plus ou moins bien imbriquées; sur la rive gauche du même secteur, les sables à *N. cirratulus* passent aux niveaux inférieurs soit aux sables à *Cardium edule*, soit aux sables vaseux et vases à *Scrobicularia plana*. Sur les plages du secteur marin, les sables à *N. cirratulus* passent aux niveaux supérieurs aux sables à *Tylos latreilli* dont l'aire de répartition est nettement distincte.

Autres habitats de *N. cirratulus*.

En dehors des aires qu'il caractérise, *N. cirratulus* n'a été recensé que dans les sables essorés de la plage des Barcassiers, durant les périodes d'ensablement (quelques individus).

TABLEAU II
Conditions écologiques des aires à *Nerine cirratulus*.

Granulométrie (voir fig. 3).	Sables fins dominants (82, 7 à 97 % compris entre 0,1 et 0,5 mm) Médiane 0,17 à 0,35 mm. Moyenne 0,19 à 0,33 mm. Classement 0,4 à 0,8 (Bien et A Bien classés) Sables bimodaux caractéristiques ou présentant un palier pour trois ou deux maxima pondéraux (0,125 à 0,16 mm – 0,2 à 0,25 mm – 0,315 à 0,4 mm) Différences avec les sables à <i>Haustorius</i> : phase supérieure à 0,5 mm plus importante (0,5 à 17,1 %), valeurs plus élevées de la médiane et la moyenne.
Carbonates	40 à 44 % (origine organique)
Porosité	38 à 43 % (sédiments peu tassés et quelquefois alvéolaires)
Teneur en air	12 à 32 % (sables essorés)
Matière organique	C % : 0,11 } N % : 0,029 } Pauvreté
PH	7,6 à 8
Salinité des eaux interstitielles	Espèces euryhaline. Salinité minimale de 15 – 20 g/l de manière continue ou de 15 g/l de manière temporaire. Cette variabilité de la salinité n'entraîne pas de diminution d'abondance (392 individus pour 0,25 m ²).

Remarque sur la teneur en matière organique.

Ces valeurs, au moins pour le carbone organique, sont à la limite des minimales exigées pour des densités importantes ; d'après AMOUREUX (1966) « les densités importantes de l'Annélide ne se rencontrent pas en dessous de 0,25 % de matière organique » ; les valeurs en carbone organique sont ici proches de celles mentionnées par RULLIER (1959) dans l'aber de Roscoff : 0,132 % ; mais celles en azote organique trouvées dans les sables de l'estuaire sont deux fois plus fortes. Si l'on s'en tient aux valeurs du carbone organique dont la signification a été contestée par plusieurs chercheurs, les sables à *N. cirratulus* ne sont pas riches en matière organique. Les densités maximales, trouvées dans les sables, appartiennent aux sédiments situés au voisinage de zones à microflore bactérienne très développée : 1 à 10 millions de germes par litre dans les eaux de ruissellement de la plage des Oudaïas. Espèce errante, microphage, elle sélectionne ses particules alimentaires. GRAY (1971) a montré l'existence de fortes densités de populations de *Scolecopsis ciliata* dans les sables à faible teneur en matière organique ; il explique cette forte densité par la microflore bactérienne importante dans la nutrition de l'espèce. Dans l'estuaire, l'abondance maximale de *N. cirratulus* pourrait s'expliquer par le développement optimal de la microflore bactérienne.

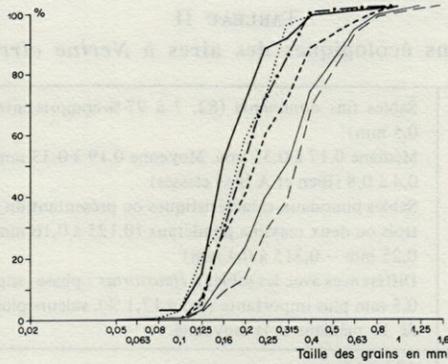


FIG. 3. — Courbes granulométriques des sédiments à *Nerine cirratulus*.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le tableau II.

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau II h.t. Je donne le recensement du peuplement des sables à *N. cirratulus* dans le secteur marin (deux stations) et dans le secteur à influence marine (une station).

D. Stabilité.

Les sables à *N. cirratulus* se caractérisent par :

— une stabilité de l'aire de répartition de cette espèce à l'exception des périodes de dessalure extrême. Les observations continues dans le temps ont révélé l'existence de faibles variations de la granulométrie de ces sables, en raison de la position hypsométrique des niveaux où vit *N. cirratulus* (fraction péltique : 4 % en surface au maximum). Les phénomènes d'ensablement et les modifications du profil des plages entraînent temporairement une large dispersion des populations ; l'hydrodynamisme régnant dans le secteur marin n'atteint pas un degré de violence comme sur le littoral en mer ouverte, et ne provoque pas l'élimination de l'espèce, comme sur la côte des Landes (LAGARDÈRE, 1966). En période de dessalure extrême, la stratification densimétrique des eaux est marquée ; de ce fait les niveaux correspondant aux sables à *N. cirratulus*, notamment au cours du cycle de mortes eaux et moyennes eaux, sont recouverts par des eaux de faible salinité (il est vraisemblable que la nappe phréatique continentale intervient dans la diminution de la salinité) : il en résulte soit une disparition totale de l'espèce, soit une fuite et une installation au moins tempo-

raire dans des aires à salinité tolérable. Un tel processus a été observé après la crue de 1970 à la plage de Salé où l'espèce, en nombre faible, se localisait dans les sables saturés (imprécision des étages - réaction individuelle des espèces) ;

— une extrême pauvreté des espèces ou une absence totale de peuplement temporaire, succédant au peuplement habituel et régulier ; dans le secteur à influence marine, les sables à *N. cirratulus* évoluent en sables à *Nereis diversicolor*, significatif d'une forte dessalure à ces niveaux ; dans le secteur marin, ces sables sont soit dépeuplés, soit peuplés d'espèces les plus euryhalines habituellement recensées dans les sables à *N. cirratulus* (*Bathyporeia pilosa* - *Eurydice pulchra* par exemple).

3. ANALYSE DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES ET DES PEUPELEMENTS.

A. Conditions écologiques.

Les unités caractérisées par *Haustorius arenarius* et *N. cirratulus* présentent en commun une localisation intertidale et un substrat sableux ; leur localisation circonscrite au secteur marin et au secteur à influence marine est conforme à leurs exigences écologiques.

L'unité à *Haustorius arenarius* caractérise des sables fins propres, à éléments pélitiques faibles ou absents, et bien irrigués (hydrodynamisme interstitiel optimal) dans des conditions de salinité normale ou de faible dessalure (supérieure à 15-20 g/l) ; ces sables saturés ou faiblement essorés dans la partie supérieure des aires témoignent de conditions en grande partie infralittorales de cette unité ; celle-ci est imbriquée avec l'unité à *N. cirratulus*, notamment dans le secteur à influence marine.

L'unité définie par *N. cirratulus* (espèce de conditions écologiques bien tranchées) caractérise des sables fins dominants (0,1 à 0,4 mm) à éléments pélitiques faibles ou absents, bien essorés et des conditions de salinité normales ou de faible dessalure (supérieure à 15-20 g/l).

B. Peuplement.

La faune accompagnatrice, recensée dans les aires de ces unités est pauvre ; dans les sables à *Haustorius arenarius* (25 espèces), les espèces à large répartition bathymétrique déjà présentes dans les sables à *Donax* dominant encore (19 espèces pour 4 espèces intertidales) et témoignent ainsi de conditions d'humectation encore tolérables ; dans les sables à *N. cirratulus* (15 espèces) l'appauvrissement est parallèle à la disparition des espèces à large répartition

bathymétrique (7 espèces intertidales dont 4 communes avec l'unité précédente).

Ainsi, à l'exception de trois espèces : *Ophelia bicornis* - *Eurydice affinis* - *Talorchestia spinifera* (supralittorale « accidentelle »), la faune ne montre pas de changement net d'une unité à l'autre ; on constate essentiellement un appauvrissement graduel en relation avec les conditions d'humectation : fort essorage.

Les unités à *Haustorius arenarius* et *N. cirratulus* se distribuent altitudinalement et linéairement dans des aires plus ou moins bien délimitées, aires généralement imbriquées mais dont aucune limite supérieure verticale et horizontale ne leur est commune ; leur prépondérance quantitative reflète des conditions d'habitat optimales en relation avec une signification écologique précise : irrigation et fort essorage. *Dans le cas présent, ces unités peuvent être considérées, soit comme des peuplements intertidaux sabulicoles marins imbriqués au sein d'un « continuum à facettes » à signification édaphique (hydrodynamisme) et climacique (essorage), à mi-chemin entre un groupement et un continuum (GODRON, 1967), soit comme des faciès d'un groupement intertidal sabulicole marin diversifié selon l'action linéaire et verticale d'un gradient édaphique (ces espèces indicatrices ne présentent aucun lien d'interdépendance).*

Outre ces conclusions, on soulignera :

— l'existence d'un stock d'espèces intertidales, soit communes à ces unités : *Eurydice pulchra* - *Sphaeroma weilli* - *Bathyporeia pilosa*, soit spécifiques à l'une d'elles : *Ophelia bicornis* - *Eurydice affinis* ; ces espèces intertidales (au cours de leur phase benthique) présentent une répartition précise dans l'estuaire.

II. — UNITÉS INDICATRICES DE SÉDIMENTS COMPACTS, EURYHALINES,

NON TOLÉRANTES A UN HYDRODYNAMISME DE HOULE :
LES SÉDIMENTS CONSOLIDÉS A *UCA TANGERI*,
LES SABLES VASEUX ET VASES A *COROPHIUM VOLUTATOR*,
LES VASES A *PARAGNATIA FORMICA* DES MICROFALAISES,
LES VASES A *SPARTINA MARITIMA* (ÉPIFLORE)

1. LES SÉDIMENTS CONSOLIDÉS ET NUS A *Uca tangeri*.

Je considère les aires nues où cette espèce constitue un peuplement dense et dans lesquelles la faune d'accompagnement est

réduite. Outre ces aires, *Uca tangeri*, espèce vagile effectuant des migrations régulières, colonise d'autres territoires.

A. Localisation (Fig. 1).

Les aires stables à *U. tangeri* se situent dans le secteur fluvio-marin depuis le marais du pont Hassan II, jusqu'au marais du Douar Doum. Ces aires s'étendent sporadiquement dans le secteur à influence marine : exemple en 1970 et 1971, à la plage des Barcassiers, d'une succession du peuplement à *Corophium volutator* à un peuplement à *U. tangeri* dans les mêmes aires. Signalons que les premiers individus sont recensés à la plage des Oudaïas dans des sables à des niveaux variables et les derniers individus à une station située à 12 km de l'embouchure (en période d'étiage).

Verticalement, les aires à *U. tangeri* font suite à celles à *Scrobicularia plana* ; ce passage entre ces unités est bien délimité ou s'effectue de manière plus ou moins nette suivant les stations et suivant les saisons. Ces aires culminent aux niveaux délimités par les sédiments compacts à *Salicornia perennis* ou *Halimione portulacoides*, ainsi qu'à la base des microfalaises à *Paragnatia formica*.

Les aires à *U. tangeri* évoluent dans le temps au profit des aires à *Spartina maritima*, *U. tangeri* jouant le rôle d'espèce pionnière. D'une année à l'autre, on peut observer de telles modifications (évolutions de vases à *Scrobicularia* en vases à *U. tangeri*...) dont quelques îlots témoins soulignent cette réduction progressive d'anciennes aires nues à *U. tangeri*.

Répartition hypsométrique, année 1970.

J'ai nivelé divers habitats où *U. tangeri* forme des populations denses ; le nivellement de ces habitats permettra de dégager des informations concernant les conditions recherchées par l'espèce.

Les aires nues et consolidées à *Uca tangeri* s'étendent entre les cotes extrêmes 2,30 et 3,50 m ; l'instabilité d'*Uca tangeri* au-dessus de la limite supérieure est nette en période estivale.

Ces aires ne sont donc pas soumises à des immersions quotidiennes et se localisent dans une frange intertidale où la fréquence d'immersion n'est pas très irrégulière (voir tableau VII h.t., et première partie, chapitre marée, avec réserves habituelles pour le phénomène marégraphique dans les différentes stations). En général, les aires à *Uca tangeri* s'étendent sur des territoires habituellement occupés ou envahis par *Spartina maritima*, absente pour diverses raisons : capacité du substrat, degré de consolidation, vitesse des courants ?

En dehors de ces aires typiques où *Uca tangeri* est considérée comme une espèce indicatrice, les populations de cette espèce sont recensées en période humide, jusqu'à la limite intertidale avec un maximum dans les aires à *Salicornia perennis* ou *Halimione portulacoides*. En période estivale et notamment au cours du cycle de mortes eaux, cette limite verticale s'abaisse (pont de Meknès, limite : 3,50 m environ) ; en outre, les individus sont nombreux dans la slikke, soumise régulièrement aux immersions, l'espèce étant absente dans les vases molles ou les sables thixotropiques.

Cette large répartition verticale montre que l'espèce recherche surtout un substrat consolidé, même si cette propriété physique ne caractérise pas la couche superficielle : l'aménagement des terriers est une des conditions de son installation nécessitant un sédiment cohérent et consolidé.

Uca tangeri est une espèce pionnière des « sols bruts » à structure massive, litée ou non (stratification des lits de 1 à 2 cm ou 5 cm). Dans certains sédiments, les couches sont de texture différente reflétant des conditions diverses de dépôt : sable de crue, strate d'éléments fins pélitiques « argileux » de période calme... ; les strates d'éléments fins se délimitent au niveau des strates sableuses.

En fait, la vagilité de cette espèce et son enfouissement dans un terrier ne facilitent pas la recherche de son statut écologique vis-à-vis de l'humectation. Il est certain que ses déplacements sont dus en partie à des modifications physiologiques internes, notamment sa régulation thermique (JANSEN, 1970) ou la concentration des sels de l'hémolymphe (la teneur en chlorure augmente avec la durée d'émersion) ; cette régulation s'effectue par la recherche d'un microclimat favorable, associé à d'autres moyens comme le rejet d'écume ; il s'en suit, en période d'insolation, surtout en mortes eaux, un dépeuplement en *Uca tangeri* de hauts niveaux (1).

En outre, les individus se localisent, au moment de la pleine mer, dans des terriers de près d'un mètre de profondeur dont ils ferment l'entrée au moyen de boulettes de sédiments ; dans le terrier, l'espèce peut migrer en profondeur à des niveaux où le sédiment est humide ou même atteindre la nappe phréatique (mélange des eaux de l'estuaire et des eaux de la nappe continentale enrichie de sels au cours de sa progression). L'espèce se maintient ainsi dans des conditions d'humectation, suppléant à une réelle immersion (à pleine mer, il est facile de constater l'existence d'air dans ces terriers, aussi bien pour les individus situés à des bas

(1) L'élévation thermique associée à une saturation du degré hygrométrique des terriers peut également expliquer ces déplacements.

niveaux que pour ceux des niveaux supérieurs). Lors des basses mers, de jour comme de nuit, l'espèce sort de son terrier, ce qui lui permet une possibilité d'immersion, notamment dans les eaux des chenaux secondaires ; en période estivale (seuil léthal thermique plus élevé), les individus se laissent immerger par les eaux du flot.

D'après Nicou (1960), leur durée de vie émergée n'excède pas une journée, et en laboratoire, cette espèce meurt au bout de trois jours d'immersion totale. Ces résultats ne correspondent pas à ceux que j'ai trouvés ; de toute manière, sur le terrain, les conditions ambiantes modifient les conditions réelles d'immersion.

On retiendra que ces précisions écophysiologiques ne permettent pas de déterminer de manière précise un statut médiolittoral ou supralittoral de l'espèce.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions écologiques sont exposées dans le tableau III.

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau III h.-t. Je donne le recensement du peuplement des sédiments consolidés et nus à *Uca tangeri* dans le secteur fluviomarin (5 stations — en majorité des vases sableuses, exceptionnellement des sables gris légèrement vaseux).

D. Stabilité.

Les aires à *Uca tangeri* se caractérisent par :

— une présence permanente dans le temps ; leur répartition horizontale subit dans le temps des modifications liées surtout à celles de la stabilité des sols (la salinité et la température interviennent également dans le contrôle de la répartition générale des populations). Depuis 1965, de vastes territoires nus : marais du Pont Hassan II — Barcassiers... ont été envahis par *Uca tangeri* ; l'extension de la répartition d'*Uca tangeri* semble s'accélérer ces dernières années ; de nombreuses aires à *Scrobicularia*, à *Corophium volutator*, ont été remplacées, notamment pour les premières lors de modifications physiographiques permettant une installation massive d'*Uca* qui participent eux-mêmes, par la suite, à l'exhaussement des aires à *Scrobicularia*. En période de crue, les aires à *Uca* ont une répartition très différente ; outre l'abaissement de salinité, toléré par l'espèce (5 g/l salinité minimale temporaire), l'espèce supporte ou échappe à des immersions de durée relativement longue, inhabituelle pour l'espèce : l'habitat est bien adapté

TABLEAU III
Conditions écologiques des aires à *Uca tangeri*.

Granulométrie	Sédiments variés : sables vaseux (14,5 % de pélites) à vases (86 % de pélites) Majorité des aires situées dans des sédiments à teneur élevée de pélites 33 à 86 % Hétérogénéité sédimentaire des sols à <i>Uca</i> Recherche d'un sédiment cohérent sur tout un profil vertical plus important qu'une granulométrie précise.
Carbonates	2 à 5 % (apport direct de calcium pour son métabolisme en avalant le sédiment).
Porosité (0 - 20 cm)	33 à 46 % (peu élevée pour ce type de sédiment fin : forte compacité)
Teneur en eau (0 - 60 cm) Volume en air (0 - 20 cm)	Couche superficielle peu saturée : 24,8 % à 72,3 % Variable le long du profil vertical notamment sur les vingt premiers cm (influence du cycle marégraphique) 0 à 13,8 % (faible)
Dureté du substrat	2,5 (surface) à 35 - 45 kg/cm ² (profondeur) : fermeté des sols à <i>Uca</i> liée à une structure massive (sols bruts). Pour les aires à <i>Scrobicularia</i> : 0,1 à 3,5 kg/cm ²
Température	34° (surface) et 24° (40 cm) pour le niveau hypsométrique 3,4 m. Dépeuplement des terriers pour une température de 41° (surface) et 29° (40 cm).
Matière organique (sédiments à pélites supérieures à 30 %)	C % organique : 0,9 } Teneur élevée sans être excessive N % organique : 0,17 } Aucune corrélation entre ces teneurs et le choix d'une localisation préférentielle de l'espèce.
Salinité des eaux	Stabilité des aires à <i>Uca</i> pour une salinité minimale de 5 g/l pour une immersion de six heures trente par cycle de marée, au niveau hypsométrique 2,3 m (lors de l'émersion, l'espèce peut équilibrer son milieu intérieur.) Concentration identique en chlorures du milieu intérieur pour des salinités extérieures de 8 à 41,2 g/l. En période d'étiage les aires à <i>Uca</i> ne dépassent pas des zones dont les eaux ont une salinité de 25 - 30 g/l (facteur limitant non déterminé).

Remarque.

Dans l'estuaire, les aires à *Uca tangeri* ne dépassent pas 7,6 km (marée du Douar Doum) ; à cette station *Uca tangeri* ne constitue pas de population dense ; pourtant en période d'étiage, la salinité des eaux recouvrantes atteint à pleine mer 30 g/l environ (les derniers individus sont recensés à 12 km de l'embouchure où la salinité des eaux recouvrantes atteint au maximum 25 g/l) ; en période de forte décharge fluviale, les aires à *Uca* se maintiennent dans des conditions de salinité minimale de 5 g/l environ (durée de ces conditions inférieure à six heures trente au niveau 2,30 m et deux heures vingt au niveau 3,50 m) ; il est vrai que lors de l'émersion, l'espèce peut équilibrer son milieu intérieur puisque la teneur en chlorure croît avec la durée d'émersion. L'absence d'aires à *Uca tangeri* ou de populations denses de cette espèce à partir du marais du Douar Doum doit être liée à un facteur limitant que je n'ai pu mettre en évidence.

pour des conditions défavorables (absence d'individus durant ces périodes aux bas niveaux de la slikke) ;

— un appauvrissement du peuplement primitif, en particulier dans les aires situées le long du chenal principal ; les espèces d'affinité terrestre et subterrestre sont éliminées : il y a translation verticale ; quelques espèces localisées aux niveaux inférieurs sont recensées : *Streblospio schrubsolei* - *Corophium orientale*, ou sont plus abondantes que de coutume : *Nereis diversicolor* - *Cyathura carinata* - *Hydrobia ulvae*. Il n'y a cependant pas pour les espèces des niveaux inférieurs un déplacement vertical généralisé et la présence d'espèces inhabituelles reste temporaire.

2. LES SABLES VASEUX ET VASES A *Corophium volutator*.

A. Localisation (Fig. 1).

Les aires à *C. volutator* sont de dimensions restreintes et sont très dispersées dans l'estuaire. Leur répartition horizontale s'étend principalement vers la fin du secteur à influence marine et dans le secteur fluviomarin. Les stations principales de ces aires sont : la plage des Barcassiers (aires limitées par les sables à *Talorchestia spinifera*), le début du marais Hassan II, au dessus de la microfalaise (aires limitées par les sédiments compacts à *Salicornia perennis* et réparties entre des touffes de spartines), le Pont Hassan II (aires limitées par des vases sableuses à *Uca tangeri*), le marais du Douar Doum (aires localisées en 1969, et limitées par des sédiments à faune pauvre ou absente, passant progressivement à des sédiments compacts à *Salicornia perennis*), la station à 11 km de l'embouchure sur la rive gauche (aires limitées par un abrupt envahi à sa base par *Paragnatia formica*). Cette dernière station représente la limite d'extension de ces aires ainsi que de l'espèce ; sporadiquement, des aires à *C. volutator* ont été observées à 11 km sur la rive droite. Après la crue de 1969, les aires à *C. volutator* ont régressé parallèlement à l'invasion d'*Uca tangeri* et de *Spartina maritima* (disparition des aires des premières stations).

Répartition hypsométrique.

La grande majorité des aires à *C. volutator* se situe dans une frange verticale empiétant légèrement dans la zone inondée à toutes les marées : 2,3 à 3,1 m ; ces aires culminent à des niveaux variables, toujours inférieurs au niveau des pleines mers moyennes. Cette position élevée de ces aires à texture sablo-vaseuse ou vaseuse (minimum de 14,6 % de pélites pour les aires situées au marais du Douar Doum) est reconnue comme caractéristique des sols à *C. volutator* (RULLIER, 1959 ; AMANIEU, 1967) ; on notera dans l'es-

tuaire, à la station 11 km de l'embouchure, rive droite, des sables gris à *C. volutator* (9,8 % de pélite et 12 % d'éléments inférieurs à 0,1 mm) localisés dans la zone inondée à toutes les marées : 2,25 à 6,63 m. Faut-il voir dans l'abaissement vertical de ces aires une influence de la texture entraînant une perméabilité accrue des sédiments et par suite un degré d'humectation juste tolérable au cours de l'émersion ?

L'amplitude maximale de ces aires est faible et ne dépasse pas 0,5 m.

Autres habitats de *C. volutator*.

L'espèce est recensée de manière variable et avec une faible abondance dans les microfalaises à *Paragnatia formica*, dans les chenaux secondaires (aires à *Uca tangeri*), dans les sédiments (à des niveaux élevés) servant de support aux épis rocheux, dans quelques aires à *Scrobicularia plana* (plage des Oudaïas en particulier). L'espèce est également présente dans les marais salants où sa disparition coïncide avec des salinités-températures trop élevées : 44,8 g/l et 35° en mai 1964 (MAC LUSKY, 1970, note des salinités tolérables pour 50 g/l) ; elle est observée exceptionnellement dans les petits étangs formés sur le schorre en voie d'évolution après une crue.

L'espèce n'a jamais été recensée dans le chenal principal.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le tableau IV.

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau IV h.-t. Je donne le recensement des sables vaseux et vases à *C. volutator*, dans le secteur à influence marine (une station) et dans le secteur fluvio-marin (quatre stations).

D. Stabilité.

Les aires à *C. volutator* se caractérisent par :

— une présence permanente dans l'estuaire ; leur répartition subit des modifications en relation avec le substrat et la salinité. Pour ce dernier facteur, seul un abaissement extrême entraîne une réduction de la répartition horizontale (la limite verticale de l'espèce peut être inhabituelle et temporaire après une crue : individus recensés dans les petits étangs établis dans le schorre en voie d'évolution). En outre, l'activité reproductrice étant continue,

TABLEAU IV
Conditions écologiques des aires à *Corophium volutator*.

Granulométrie (voir fig. 4)	Sables vaseux et vases. Majorité des sédiments à proportion relativement élevée de sables fins de 0,05 à 0,25 mm et présentant au minimum 87 % d'éléments inférieurs à 0,25 mm (sédiments formés d'une charpente homogène). Pélites de 9,8 à 72 % Hétérogénéité sédimentaire (microstratification : vases – sables particuliers – vases sableuses)
Carbonates	1,3 à 17,9 %
Teneur en eau (sédiments à pélites supérieures à 30 %)	43,5 – 66,5 % (surface) à 32,6 – 65 % (profondeur) : teneur variable en fonction du cycle marégraphique, de la période saisonnière, de la présence d'un recouvrement algal et de la granulométrie (dans le cas de microstratification, cette teneur est décroissante ou croissante en fonction de la taille des sédiments).
Teneur en air	9,5 à 17,5 % : les galeries ne sont pas saturées à basse mer.
Matière organique	C % organique : 0,56) N % organique : 0,11) Teneur élevée sans être excessive.
Salinité des eaux d'imbibition	Stabilité des aires pour des salinités de 5,2 g/l (strate superficielle) et 7,1 g/l (à 5 cm de profondeur) – Les températures respectives de ces strates sont 18 – 21° et 14 – 18° –. En période d'étiage après un cycle de mortes eaux, les aires extrêmes présentent des eaux de salinité 17,4 g/l (surface) à 16,8 g/l (à 10 cm) pour des températures respectives de 30° et 25 – 27° : pénétration limitée par un facteur non déterminé.

Remarque.

Les sédiments à *C. volutator* reflètent des exigences assez strictes pour l'établissement de cette espèce : composition granulométrique et arrangement structural doivent jouer un rôle primordial dans le choix du sédiment. De telles remarques rejoignent celles mentionnées par diverses études anciennes (HART, 1930) ou plus récentes (MEADOW, 1964 ; AMANIEU, 1967 ; MAC LUSKY, 1968...).

De telles exigences peuvent expliquer la dispersion et l'instabilité des aires à *C. volutator* (différence très nette avec *C. orientale*, espèce eurytope).

Espèce saumâtre, *C. volutator* pourrait supporter des salinités de 50 à 2 g/l avec une préférence pour 5 à 30 g/l (MAC LUSKY, 1967 et 1970).

Dans l'estuaire, les aires à *C. volutator* ne représentent pas toujours une répartition correspondante à de telles valeurs, l'espèce étant pourtant apte à migrer (substrat non favorable ? Interaction température-salinité ? Prédation ? Compétition interspécifique avec *C. orientale* ?).

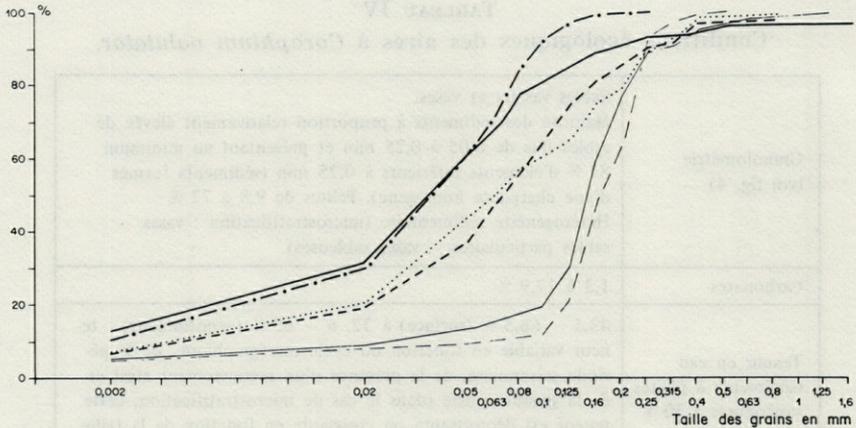


FIG. 4. — Courbes granulométriques des sédiments à *Corophium volutator*.

l'espèce, grâce à sa possibilité de migration en réponse à une augmentation de pression par la marée (MORGAN, 1965), peut se réinstaller rapidement dans les aires « amont » ; dans cette éventualité, le substrat associé au niveau hypsométrique joue un rôle primordial ; les aires à *C. volutator*, à l'exception des premières stations, sont très instables dans l'espace ; ainsi, dans de mêmes aires (station 11 km), j'ai relevé successivement, d'une année à l'autre : des sables gris à *C. volutator* puis des sables à *Bathyporeia pilosa* et des sables vaseux à *Nereis - Alkmaria - Streblospio* ; ces modifications faunistiques peuvent résulter de modifications physiographiques ou d'évolution de la granulométrie à la suite de l'installation de *Spartina* ou d'*Uca tangeri*. Après la crue de 1969, les aires à *Corophium* de la station du marais Hassan II ont régressé à la suite d'une érosion du substrat qui a contribué à modifier la topographie (abaissement du niveau de la partie inférieure des aires) et la géomorphologie (destruction de la microfalaise basse) : dans la partie moyenne et supérieure des aires, l'espèce était recensée, puis ces aires étaient envahies par *Spartina maritima* et *Uca tangeri* ;

— une variation de la composition qualitative et quantitative de la faune d'accompagnement en relation surtout avec le degré d'humectation (période estivale) et des conditions marégraphiques ; cette remarque est identique à celle relevée pour le peuplement recensé dans les aires à *Paragnatia formica* et *Spartina maritima*.

3. LES SABLES VASEUX ET VASES A *Spartina maritima*.

Ce peuplement d'épiflore a fait l'objet d'une étude succincte dans l'estuaire du Bou Regreg par DELMAS (1931) qui concluait que « *Spartina maritima* est en premier lieu une plante vasicole et secondairement seulement halophile ».

En fait, la discontinuité des aires à *S. maritima*, malgré un substrat et une salinité non limitante, incite à penser que d'autres facteurs interviennent pour contrôler sa répartition dans l'estuaire. En outre, la position verticale de l'espèce reflète certains préférences écologiques : la position élevée semble être une caractéristique des aires à *Spartina maritima*. Les travaux de JACQUET (1949) ont mis en évidence l'existence d'une entité marégraphique « la haute slikke » souvent définie bionomiquement par un *Salicornieto-Spartinum* (dans l'estuaire, *Salicornia perennis* et *arabica* n'appartiennent pas aux espèces de cette association ; vivaces et non annuelles comme les espèces de cette association, elles se situent à des niveaux hypsométriques supérieurs). AMANIEU (1967) a montré dans les plages abritées de la baie d'Arcachon que cette haute slikke devait être considérée comme une entité bionomique : le peuplement à *Spartina maritima* étant le « lien morphologique » des divers faciès de cette entité.

A. Localisation (Fig. 1).

Les aires à *S. maritima* s'étendent dans le seul secteur fluvio-marin. Elles débutent dès le marais Hassan II où elles forment de véritables prairies ; en dehors de cette station, le peuplement à *S. maritima* forme une ceinture discontinue, absente ou réduite à des touffes dans la partie concave des méandres du chenal et à l'intérieur des chenaux secondaires encaissés. La limite d'extension de ces aires sur la rive droite se situe en deçà de 10 km, limite à partir de laquelle ces aires régressent au profit de *Cyperus longus* ; sur la rive gauche, cette limite est reportée à 10 - 11 km environ au-delà de laquelle *Cyperus longus* localisé dans des aires bien circonscrites (11 km à 13 km) constitue un peuplement de transition entre *S. maritima* et *Juncus maritimus*. Ce dernier peuplement s'étend dans les secteurs à influence fluviale et en partie dans le secteur fluvial.

Remarque.

D'après les références données par DELMAS (1931) la limite des aires à *S. maritima* signalée par cet auteur correspondrait aux limites actuelles de *Cyperus longus*. Une régression des aires à *S. maritima* s'est-elle

produite au profit d'une installation de *C. longus*? ou n'y aurait-il pas eu confusion dans la détermination des espèces?

Répartition hypsométrique (année 1970).

Le nivellement des aires à *S. maritima* appelle quelques remarques.

1°) La base du peuplement est fluctuante : 2,20 m (spartines localisées près d'une microfalaise) à 3,03 m, soit 0,83 m de différence ; à l'opposé, le sommet de ce peuplement culmine entre 3,10 et 3,40 m, à l'exception de quelques points cotés entre 2,99 et 3,02 m.

2°) La base du peuplement empiète sur la zone inondée à toutes les marées (pleines mers de mortes eaux à 2,55 - 2,60 m). On n'observe pas, parallèlement au déplacement de la base, une translation du sommet du peuplement vers des niveaux hypsométriques plus bas : les aires culminent à des niveaux identiques. De plus, la base du peuplement est quelquefois délaminiée au profit d'aires à *Scrobicularia plana* (*Nereis diversicolor* y est très abondant), sans qu'il y ait relèvement du sommet des aires à *S. maritima* ; ceci est particulièrement net au marais Hassan II, quand les conditions topographiques favorisent écoulement et rétention d'eau : il y a extension des aires à *Scrobicularia plana* jusqu'à 3,03 m aux dépens des aires à *Spartina*, alors que par ailleurs le nivellement de ces aires débute à 2,40 - 2,65 m.

3°) Dans l'estuaire, l'extension verticale du peuplement à *S. maritima* n'est pas limitée par un abaissement de salinité provoquée par les eaux d'une nappe phréatique continentale circulant à proximité de la surface (présence quelquefois de poches de rétention d'eau infiltrée lentement à salinité variable et à localisation profonde 40 - 50 cm) ; l'absence d'une végétation moins halophile comme *Cyperus longus* ou *Juncus maritimus*, présents par ailleurs dans des zones dessalées, en est une preuve suffisante.

En revanche, l'extension horizontale semble limitée sur la rive droite par la présence d'eaux très dessalées à circulation lente qui contribuent localement à l'élimination de *S. maritima* au profit de *Cyperus longus* (présent dans les hauts niveaux en position supralittorale). Les aires à *Juncus maritimus* n'apparaissent qu'à partir des Deux Iles (présentes jusqu'à des niveaux adlittoraux), associées en dehors de la zone intertidale à une végétation de *Tamarix*. Dans ces conditions, la limite d'extension verticale de *S. maritima* est uniquement en rapport avec sa tolérance aux conditions d'émersion.

4°) La discontinuité du peuplement est difficile à interpréter ; son absence ou sa régression dans les méandres du chenal et dans les chenaux secondaires encaissés aux stations du Pont de Meknès et du Douar Doum (remplacé en général par des aires à *Uca*

tangeri) serait peut être en liaison avec la topographie (forte pente) et la réduction de la zone intertidale. Son interruption, dans les méandres convexes, serait peut être une conséquence de la texture massive du sédiment ; cette dernière hypothèse se justifie par le fait que l'installation d'un peuplement à *S. maritima* sur ces aires suit celle d'*Uca tangeri*, espèce pionnière jouant un rôle important dans le remaniement des sédiments.

5°) En définitive, les facteurs marégraphiques jouent un rôle important, mais certainement pas exclusif dans la répartition verticale ; une interaction facteur marégraphique — bilan d'humectation semble devoir mieux rendre compte de cette localisation ; la délamination de la frange inférieure du peuplement, dans le cas de rétention d'eau après l'heure de basse mer, dans des aires inondées régulièrement ou irrégulièrement en témoigne. Espèce qualifiée d'amphibie, son mode d'organisation morphologique est bien adapté à ces différentes localisations (rhizosphère étendue : 0,65 à 1,15 m — système aérifère important dans le rhizome, la gaine, la tige et les feuilles pour l'espèce *S. townsendi* étudiée par JACQUET, 1949).

Le statut de cette espèce, vis-à-vis du bilan d'humectation, pose cependant un problème ; son comportement est-il médiolittoral ou peu lié à un étagement, malgré sa répartition verticale assez bien délimitée ? Dans certaines aires à *S. maritima* (marais Hassan II en particulier), la bordure inférieure montre encore une endofaune infralittorale représentée notamment par *Scrobicularia plana* vivant dans la strate profonde de 20 cm ; cette espèce est ici en position normale et présente une stabilité dans le temps, suggérant que son cycle de présence et de reproduction se déroule normalement (en période de crue, un transport passif d'adultes peut permettre à l'espèce de s'implanter provisoirement dans certaines aires non peuplées de *Scrobicularia plana* comme ce fut le cas après la crue de 1969, au marais du Pont de Meknès : quelques individus sur près d'une cinquantaine vivants). Si l'on considère la totalité des aires à *S. maritima*, on peut envisager deux types d'explication. Dans le premier cas, la bordure inférieure constitue une zone biotique mal délimitée : imbrication d'unités indicatrices médiolittorale et infralittorale sur des mêmes aires mais dans des strates différentes ; dans le deuxième cas, le statut du peuplement à *S. maritima*, vis-à-vis du bilan d'humectation, est mal défini ; cette dernière hypothèse étant basée sur des exigences et des tolérances hydriques différentes entre la rhizosphère souterraine et la partie foliaire aérienne (voir le tableau de corrélations des peuplements des aires vaseuses et sablo-vaseuses défini par DERIJARD, 1965, dans lequel le *Spartinetum townsendi* dans l'estuaire de la Penzé en France, englobe les étages médio et infralittoral).

Ce statut de peuplement peu lié à l'étagement ne permettrait pas l'expliquer la position de la limite inférieure de *S. maritima*, même si, aux bas niveau, l'hydrodynamisme s'oppose à son installation; de la même façon, la délamination de la frange inférieure de ce peuplement serait mal explicitée (conditions marégraphiques favorables aux niveaux de ces aires nues).

Le statut médiolittoral du peuplement à *Spartina maritima*, quel que soit le rythme des immersions - émergences, dans son aire de répartition, est proche de ce statut, justifiant mieux sa localisation et son comportement vis-à-vis des variations du bilan d'humectation - facteur marégraphique.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le tableau V.

TABLEAU V
Conditions écologiques des aires à *Spartina maritima*.

Granulométrie	Sables vaseux et vases (15,8 à 71 % de pérites et 32,2 à 87 % pour la fraction inférieure ou égale à 0,1 mm) Hétérogénéité de sédiments sur une coupe verticale.
Teneur en eau	28,8 - 74,8 % (surface) à 30,7 - 77,8 % (10 cm de profondeur) Influence du cycle marégraphique et de la durée d'insolation. 25 % correspond à une limite proche du seuil de tolérance (étiolement des feuilles)
Teneur en air	5 % (faible)
Salinité des eaux d'imbibition	Salinité minimale supérieure à 5 g/l dans les strates 10 et 20 cm. Disparition du peuplement dans les aires influencées par la proximité d'une nappe d'eau dessalée (remplacée par <i>Cyperus longus</i>) ou dans les secteurs à influence fluviale dominante (remplacée par <i>Juncus maritimus</i>)

DELMAS (1931) qualifiait *S. maritima* d'espèce très plastique vis-à-vis des chlorures supportant des concentrations faibles non tolérables par *Salicornia*. La distribution horizontale des spartines et salicornes ne semble pas justifier de telles différences : *S. maritima* a sa limite horizontale (10 - 10,5 km) en aval de celle de *Salicornia arabica* et *Halimione portulacoides* (14,2 km).

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau V h.-t. Je donne le recensement du peuplement des sables vaseux et vases à *S. maritima* dans le secteur fluviomarain (trois stations).

D. *Stabilité.*

Les aires à *S. maritima* se caractérisent par :

— une présence permanente dans l'estuaire ; leur répartition générale est soumise, actuellement, à des modifications en relation avec la structure du substrat et le niveau hypsométrique : invasion de *S. maritima* près du Pont Hassan II, au marais du Pont Hassan II... sur des aires à *Uca tangeri* ou des aires à *Corophium volutator*. En revanche, il existe un équilibre dans la limite de la répartition horizontale de l'espèce, qui a peu changé au cours des sept dernières années, malgré quelques tentatives d'installation du peuplement dans la partie terminale du secteur fluviomarín (la période de floraison débute en juin et se termine en août-septembre, elle coïncide avec les conditions de salinité favorables à l'implantation de l'espèce dans ce dernier secteur) ;

— une importante variation de la composition qualitative et quantitative de la faune, en relation avec des conditions marégraphiques et le degré d'humectation ; c'est ainsi qu'*Hydrobia ulvae* atteint une abondance de 7 805 individus/m², mais se limite à une dizaine d'individus en période de forte insolation, après un cycle de mortes eaux (près de 1 000 coquilles recensées en juillet 1967) ; d'autres espèces vagiles comme *Uca tangeri*, *Orchestia mediterranea*, *Bledius unicornis* ont également un cycle de présence - abondance très variable dans de mêmes aires (dans la première partie, j'ai déjà insisté sur ces « migrations ») ; de plus, durant la période de forte insolation, après un cycle de mortes eaux, on observe déjà à ces niveaux une fréquence plus élevée d'espèces d'origine marine (*Phytia myosotis*, *Assiminea grayana*) ou terrestre (*Aphrodes limicola*, *Saldula saltatoria*) localisées surtout à des niveaux soumis irrégulièrement aux immersions (faune supralittorale commune des « schorres »). Ce dynamisme du peuplement est le reflet d'une recherche de microclimat de chaque espèce qui réagit de manière isolée, indépendamment les unes des autres.

4. LES VASES A *Paragnathia formica* DES MICROFALAISES.

A. *Localisation* (Fig. 1).

Les vases à *P. formica* se localisent dans des microfalaises ou à la base d'abrupts intertidaux de hauteur élevée, surplombant le chenal principal. Dans un estuaire, la position hypsométrique et la hauteur de ces accidents géomorphologiques sont variables. Il existe en particulier d'autres abrupts de terrasse dont la base ou la partie inférieure est seule atteinte par les plus grandes marées de vives eaux : les aires à *P. formica* y sont absentes. Les vases à *P. formica*

ont une extension horizontale étendue : secteur fluviomaritime et secteur à influence fluviale ; cependant, la dispersion et la faible amplitude de ces aires témoignent de conditions d'installation précises liées au bilan d'humectation (et dans une certaine mesure aux conditions marégraphiques) et à la géomorphologie.

Dans un estuaire, la formation des microfalaises est favorisée par le faible marnage. Dans les schorres littoraux, VERGER (1956) note que la marge maritime est généralement marquée par une microfalaise dont l'amplitude est en relation avec le marnage (entre autres facteurs) ; topographiquement, ces microfalaises séparent la haute slikke à spartines des schorres typiques. Dans un estuaire, sa position est variable ; de plus, ces accidents morphologiques évoluent sans cesse sous l'influence du cycle érosion-dépôt, surtout en période de crue ; ainsi, la microfalaise sur la rive droite concave du Pont de Meknès a sa limite inférieure cotée depuis 2,9 m jusqu'à 3,7 m, témoignant ainsi du recul de cette microfalaise ; il s'édifie, sur les aires érodées, un début de schorre typique à *Salicornia*.

Le large développement de ces microfalaises ou abrupts intertidaux m'ont amené à étudier leur position hypsométrique.

Répartition hypsométrique.

Il apparaît en général que les microfalaises intertidales à *P. formica* séparent des aires référables à la slikke (2,30 à 2,50 m) ou la haute slikke (2,6 à 3,30 m) de celle référable au schorre en voie d'évolution à *Salicornia arabica* - *Limoniastrum* (4,2-5,1 m) ou de celle de la marge du schorre typique (3,90-4,2 m). Les aires à *P. formica* occupent le plus souvent la partie inférieure de ces microfalaises ; les microfalaises typiques en position de haute slikke, sur lesquelles *P. formica* s'étend sur tout le front vertical, sont peu fréquentes. En outre il existe une microfalaise située à des niveaux hypsométriques nettement inférieurs (2,35 à 2,55-2,7 m) ; sa formation est due à des conditions déterminées localement par des facteurs pédologiques et par l'action des courants réguliers, plutôt que par des conditions marégraphiques ; cette microfalaise constitue une marge de transition bionomique où apparaît déjà *P. formica*.

Les vases à *P. formica* ont une répartition hypsométrique assez bien définie ; par rapport aux conditions marégraphiques, la limite supérieure ne dépasse pas en période d'étiage 3,30-3,40 m (niveaux proches des pleines mers moyennes).

Si les microfalaises se caractérisent par une densité exceptionnelle en *P. formica*, elles ne présentent pas uniquement ce seul peuplement spécifique. En accord avec AMANIEU (1967) les micro-

falaises abritent un ensemble d'espèces d'affinités diverses, notamment d'espèces présentes dans le schorre typique ou même dans le schorre en voie d'évolution.

B. Conditions écologiques.

Conditions édaphiques physiques.

a) Structure - Granulométrie.

P. formica creuse ses galeries dans les microfalaises ou dans les banquettes dont la structure est en général polyédrique (dominance des particules de 0,002 mm à 0,020 mm), plus rarement prismatique (dominance des particules inférieures à 0,002 mm); des veinules jaunâtres ou ocre correspondant à une oxydation du fer ferreux témoignent d'une aération des vases à *P. formica*. Celles-ci sont constituées de 60 à 90 % de pélites ; la cohésion du sédiment liée à la fraction argileuse permet à l'espèce de trouver un biotope favorable pour l'édification de ses galeries.

b) Teneur en eau - Teneur en air.

La teneur en eau reste assez homogène dans l'épaisseur du sédiment où l'espèce construit ses galeries ; elle varie essentiellement avec les saisons et avec le cycle marégraphique.

Quelques prospections, en début de la période estivale (juin 1968) ont donné après un cycle de mortes eaux des valeurs moyennes de 30,7 à 39 % (moyenne établie sur 5 échantillons par station).

La teneur en air est également variable mais reste élevée ; elle dépend de la densité des animaux et correspond essentiellement au volume des galeries. Au Pont de Meknès, cette teneur a été appréciée à partir d'une étude de la porosité (technique des cylindres ou des mottes paraffinées) ; sur dix échantillons prélevés, j'ai estimé que la teneur en air était de 10,1 à 18,6 %, avec une moyenne de 13,9 % (porosité de 50,9 à 55,7 %).

Conditions édaphiques chimiques.

a) Salinité.

Les aires à *P. formica* s'étendent en période d'étiage dans tout le secteur à influence fluviale, reflétant ainsi l'euryhalinité de l'espèce qui semble tolérer une salinité proche de 5 g/l.

L'eau d'imbibition des vases à *P. formica* a donné en période d'étiage (octobre 1967) des résultats conformes à sa tolérance à la salinité : 37,2 g/l (Pont Hassan II) à 4,8 g/l (Pont d'Akrech).

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau VI h.-t. Je donne le recensement du peuplement des vases à *Paragnathia formica* dans les secteurs fluviomarins (3 stations) et à influence fluviale (2 stations).

D. Stabilité.

Les aires à *Paragnathia formica* se caractérisent par :

— une présence permanente dans le temps ; j'ai souligné lors d'une étude sur le cycle biologique de l'espèce (ELKAIM, 1967), l'existence continue de larves et d'adultes (mâles et femelles), caractéristique propre du cycle de l'espèce au Maroc ; la répartition horizontale est liée surtout à la salinité ; le dépeuplement des aires à *P. formica* est temporaire, la recolonisation s'effectuant rapidement, parallèlement à la présence permanente de l'espèce et à son activité reproductrice continue ;

— une variation importante de la composition qualitative et quantitative de la faune d'accompagnement avec le degré d'humectation et les conditions marégraphiques ; c'est le cas pour les espèces d'origine continentale (Insectes - Myriapodes) ou d'origine marine (Amphipodes).

5. ANALYSE DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES ET DES PEUPELEMENTS.

A. Conditions écologiques.

Les unités zoologiques caractérisées par *Corophium volutator* et *P. formica* et l'unité d'épiflore à *Spartina maritima* ont pour caractéristiques communes leur dispersion et leur position hypsométrique élevée ; cette dernière, variable suivant chaque unité, empiète plus ou moins sur la zone inondée à toutes les marées et culmine, à sa limite extrême, peu au-dessus des pleines mers moyennes. Ces caractéristiques sont le reflet du comportement des unités vis-à-vis du facteur humectation, mais aussi de leurs préférences écologiques : une stabilité des sols ou un type géomorphologique. Ces sols, tant par leur texture (sédiments fins) et leur structure que par leur teneur en eau variable dans le temps (sédiments non saturés à basse mer), ainsi que par leurs propriétés mécaniques, constituent des biotopes favorables à l'édification de terriers pour la macrofaune endogée et à l'installation du peuplement d'épiflore. Leur tolérance vis-à-vis des émerSIONS - IMMERSIONS n'est pas toujours aisée à mettre en évidence ; comme le disait justement PÉRÈS (1967) « la grande difficulté des communautés médiolittorales est qu'elles devront dans l'avenir s'exercer sur les

trois dimensions ». Des mesures des teneurs en air et diverses observations portant sur la réelle inondation des terriers ou sur le comportement de l'espèce en fonction de la variation simultanée humectation - conditions marégraphiques (délamination du peuplement) ou encore sur la présence - absence d'une faune endogée indicatrice en sous-strate, ont permis d'apprécier le statut des espèces et unités indicatrices ; les teneurs en air, relativement élevées à basse mer dans les aires à *Corophium volutator* et à *P. formica*, mais faibles pour les aires à *Spartina maritima*, s'expliquent pour les premières, par la densité des galeries creusées par l'espèce ou par la faune d'accompagnement et pour la seconde par la structure compacte.

La répartition horizontale de ces unités n'est pas aussi différenciée que celle des unités indicatrices infralittorales. Ces unités débudent dans des aires voisines soulignant la recherche de biotopes abrités (secteur à influence marine ou secteur fluviomarín) qui contribuent à la texture fine des sédiments et à la formation de banquettes ou abrupts. Leur limite d'extension dans l'estuaire souligne leur caractère largement euryhalin (secteur fluviomarín et secteur à influence fluviale) ; cette limite n'est pas toujours liée à leur potentialité réelle vis-à-vis de ce facteur salinité (cas des aires à *Corophium volutator*). A ce point de vue, les aires à *P. formica* présentent, elles, une distribution conforme à leur tolérance à la salinité : eu-poly-mesohaline.

L'unité à *Corophium volutator* caractérise des sables vaseux et vases à granulométrie bien définie.

L'unité à *Spartina maritima* caractérise des vases et sables vaseux (structure déterminée ?).

L'unité à *P. formica* caractérise des vases de microfalaises.

L'unité caractérisée par *Uca tangeri*, c'est-à-dire celle qui est définie par le peuplement monospécifique à faune d'accompagnement réduite, se localise hypsométriquement à des niveaux proches de ceux des unités médiolittorales ; l'espèce *Uca tangeri* a en effet une répartition verticale assez large et une répartition horizontale presque continue, conformément à son écologie (peu liée à l'étagement - recherche de sols consolidés) et à son éthologie (espèce active à basse mer et vivant dans un terrier profond). Les aires présentent des caractères communs avec celles des unités médiolittorales ; ainsi la texture comprend une proportion de pélites (sédiments fins préférentiels), la teneur en eau est régie par un cycle de variations comme pour *Spartina maritima* (0,3 à 9,8 %), reflétant une compacité des sols. La répartition horizontale de cette unité est voisine de celle de *Corophium volutator* (secteur à influence marine et fluviomarín) soulignant, d'une part, la recherche de bio-

topes abrités, d'autre part, son caractère largement euryhalin (répartition horizontale non conforme à ses potentialités réelles de tolérance vis-à-vis de la salinité).

L'unité à *Uca tangeri* caractérise des sédiments nus très consolidés.

B. Peuplement.

Les unités indicatrices médiolittorales et peu liées à l'étagement ne montrent pas une succession horizontale et une évolution en fonction d'un facteur édaphique.

Le fort pourcentage d'espèces communes à ces unités reflète des conditions écologiques voisines :

- électisme vis-à-vis du substrat (sédiments fins cohérents) ;
- euryhalinité ;
- mode non agité ;
- position intertidale (répartition hypsométrique peu différente pour les unités médiolittorales à l'opposé de l'unité peu liée à l'étagement définie dans une partie de l'aire de répartition de l'espèce).

Leur différenciation est en rapport, soit avec une situation générale particulière (aires à *P. formica* dans les microfalaises), soit avec des conditions écologiques précises : texture bien définie (aires à *Corophium volutator*) agencement structural ? (aires à *Spartina maritima*), consolidation (aires à *Uca tangeri*).

On soulignera ainsi les conditions édaphiques voisines de ces unités avec celles des unités infralittorales : euryhalines, non tolérantes à un hydrodynamisme de houle.

Faut-il considérer ces unités :

comme des faciès d'un groupement intertidal euryhalin, non tolérant à un hydrodynamisme agité, parallèle au groupement infralittoral (aspects d'un même groupement ou groupements séparés sous des conditions climatiques différentes) ?

ou comme des peuplements intertidaux euryhalins, non tolérants à un hydrodynamisme agité, imbriqués au sein d'un continuum à facettes, à signification édaphique ou climacique ?

Outre ces conclusions, je relèverai plusieurs faits relatifs à ces unités et à leur faune d'accompagnement :

— la rareté ou la disparition des peuplements médiolittoraux entraîne souvent une confrontation entre peuplements supralittoraux et infralittoraux ;

— l'imbrication d'une faune d'accompagnement d'origine marine et d'origine terrestre, sur ces mêmes aires ; cette faune présente un comportement différent vis-à-vis du bilan d'humectation :

médiolittoral et supralittoral ; leur coexistence, quelquefois dans des strates à profondeur comparable pour la macrofaune endogée (insectes supralittoraux : *Bledius* et *Cillenus* avec *Corophium volutator*), est le reflet de conditions d'humectation variables, mais aussi la conséquence de leur éthologie liée à des exigences écophysiologiques précises : possibilité de migrations pour les espèces vagiles supralittorales et médiolittorales (en profondeur pour ces dernières), déplacements au cours de la basse mer, fuites à une émergence réelle pour les espèces supralittorales ou même adlittorales ;

— la faible spécificité de la faune d'accompagnement (en majorité endogée) à large répartition dans l'espace et à instabilité marquée dans le temps souligne le caractère dynamique de cette faune en rapport avec une variation d'espèces préférentielles de ces unités, notamment celles des vases à *P. formica* des microfalaises : *Ovatella bidentata* - *Hydroschendyla submarina* - *Heterocerus maritimus* ;

— le caractère halophile ou halobie d'une grande partie des espèces d'origine continentale à l'exception d'*Araneides errantes* (présentes surtout en cycle de mortes eaux) souligne le caractère sélectif de cette faune ; parmi les éléments typiques, les Coléoptères endogés sont bien représentés ;

— la présence d'espèces euryhalines endogées à large répartition verticale comme *Nereis diversicolor*.

Toutes ces remarques sur la faune d'accompagnement confirment la difficulté d'appliquer dans un estuaire les méthodes classiques de bionomie et la nécessité d'étudier chaque espèce comme un cas particulier. La notion d'étagement apparaît encore plus confuse sur les plages de sédiments meubles compacts, en estuaire, aussi bien pour la localisation topographique des étages que pour ses limites. Dans la baie d'Arcachon, AMANIEU (1967) avait souligné, pour les plages abritées, ce caractère confus de l'étagement et avait défini des faciès supralittoraux et médiolittoraux appartenant à une même entité topographique : la haute slikke (dans l'estuaire du Bou Regreg, les peuplements supralittoraux ont une répartition verticale plus étendue et plus instable).

RÉSUMÉ

Dans cet article j'ai abordé l'étude des unités médiolittorales ou peu liées à l'étagement, différenciées suivant une méthodologie qui a été exposée dans un article précédent.

Parmi les unités indicatrices sabulicoles communes du milieu marin, les sables à *Haustorius arenarius* et les sables à *Nerine cirratulus* en sont les représentants dans l'estuaire, tandis que les sédiments consolidés à *Uca tangeri*, les sables vaseux à *Corophium volutator*, les vases des microfalaises à *Paragnathia formica*, les sables vaseux et vases à *Spartina maritima* caractérisent les unités indicatrices de sédiments compacts, euryhalines et non tolérantes à un hydrodynamisme de houle. Comme pour les unités infralittorales, la localisation, les conditions écologiques, la composition des espèces recensées dans l'espace et le temps ainsi que la stabilité du biotope et de la faune accompagnatrice de chaque unité, ont été suivies et analysées. De même, une interprétation synécologique a été donnée, basée sur l'analyse des conditions écologiques et de la faune accompagnatrice de chaque unité.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit werden die mediolitoralen Einheiten untersucht, die nach einer an anderer Stelle beschriebenen Methode unterschieden werden.

Von den sandbewohnenden Leitformen, die im marinen Bereich häufig sind, sind im Estuar die Sande mit *Haustorius arenarius* und die Sande mit *Nerine cirratulus* vertreten, wohingegen die festen Sedimente mit *Uca tangeri*, die Schlicksande mit *Corophium volutator*, die Schlicke der Mikro-Steilhänge mit *Paragnathia formica*, und die Schlicksande und Schlicke mit *Spartina marina* die Leiteinheiten fester Sedimente charakterisieren, die euryhalin sind und Wellenschlag nicht vertragen.

Standort, ökologische Bedingungen, Artenzusammensetzung in Raum und Zeit, sowie Stabilität des Biotops und der jede Einheit begleitenden Fauna wurden wie im Falle der infralitoralen Einheiten verfolgt und analysiert. Ebenso wird eine synökologische Interpretation vorgelegt, die auf der Analyse der ökologischen Bedingungen und der jede Einheit begleitenden Fauna beruht.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M., 1967. Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. *Thèse Doct. Fac. Sci., Bordeaux*, 270 p.

- AMOUREUX, L., 1966. Etude bionomique et écologique de quelques Annélides Polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. *Archs Zool. exp. gén.*, **107** (1) : 220 p.
- DELMAS, H., 1931. Contribution à l'étude de la végétation et des plantes halophiles de l'embouchure du Bou-Regreg (Maroc). Castellvi, éd., Toulouse, 68 p.
- DERJARD, R., 1965. Contribution à l'étude du peuplement des sédiments sablo-vaseux intertidaux, compacts ou fixés par la végétation, de la région de Tuléar (Madagascar). *Trav. Stn Mar., Tuléar (Rép. Malgache)*, **43** : 1-94.
- ELKAIM, B., 1967. Cycle biologique d'une population marocaine de *Paragnatia formica* (Hesse) (Isopode Gnatjidae). *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **47** : 117-135.
- ELKAIM, B., 1972. Contribution à l'étude écologique d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou-Regreg. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **52** : 131-339.
- ELKAIM, B., 1974. Contribution à l'étude écologique d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou-Regreg. 2^e partie. *Thèse Doct. Univ. Bordeaux*, 251 p.
- ELKAIM, B., 1976. Bionomie et écologie des peuplements d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. I. — Unités indicatrices infralittorales. *Vie Milieu*, **26** (1 B) : 107-169.
- GODRON, M., 1967. Les groupes écologiques imbriqués en écailles. *Oecol. Plant.*, **2** (3) : 217-226.
- GRAY, J.S., 1971. Factors controlling population localization in polychaete worms. 3^e Symposium Européen de Biologie Marine, Archacon. *Vie Milieu, Suppl.* **22** (2) : 707-722.
- JACQUET, B., 1949. Recherches écologiques sur le littoral de la Manche. Lechevalier éd., Paris, 374 p.
- JANSEN, P., 1970. Physiologisch-ökologische Untersuchungen zum "Posen" von *Uca tangeri*. *Forma Functio*, **2** (1) : 58-100.
- HART, T.J., 1930. Preliminary notes on the bionomics of the Amphipod *Corophium volutator* Pallas. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **16** (3) : 761-790.
- LAGARDÈRE, J.-P., 1966. Recherches sur la biologie et l'écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte des Landes et de la côte Basque. *Bull. Cent. Etud. Rech. scient. Biarritz*, **6** (2) : 143-209.
- MAC LUSKY, D.S., 1967. Some effects of salinity on the survival, moulting and growth of *Corophium volutator* (Amphipoda). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47** (3) : 607-617.
- MAC LUSKY, D.S., 1968. Some effects of salinity on the distribution and abundance of *Corophium volutator* in the Ythan estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** (2) : 443-454.
- MAC LUSKY, D.S., 1970. Salinity preference in *Corophium volutator*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **50** : 547-752.
- MEADOWS, P.S., 1964. Substrate selection by *Corophium* species ; the particle size of substrates. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 387-394.

- MORGAN, E., 1965. The activity rhythm of the amphipod *Corophium volutator*, and its possible relationship to changes in hydrostatic pressure associated with the tides. *J. Anim. Ecol.*, **34** : 731-746.
- MOVAGHAR, C.A., 1964. Verbreitung und Oekologie der Amphipoden im Elb Aestuar. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. **29** (11) : 1-2.
- NICOU, R., 1960. Influence du milieu extérieur sur la teneur en chlorures de l'hémolymphe d'*Uca tangeri* (Eyd). *Annls Fac. Sci. Univ. Dakar*, **5** : 135-156.
- PÉRÈS, J.M., 1967. Les biocénoses benthiques dans le système phytal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **42** (58) : 3-113.
- RULLIER, F., 1959. Etude bionomique de l'Aber de Roscoff. *Trav. Stn biol. Roscoff*, **10** : 1-350.
- SALVAT, B., 1962. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **259** : 1576-1579.
- SALVAT, B., 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaïdacés, Isopodes et Amphipodes). Ethologie, bionomie et cycle biologique. *Mém. Mus. natn Hist. nat., Paris*, N.S., **65**, 275 p.
- VERGER, M.F., 1956. Quelques remarques sur la formation et le relief des schorres. *Bull. Ass. Géogr. fr.*, **259-260** : 146-174.

Reçu le 15 mars 1976

TABLEAU I h.-t.

Composition du peuplement des sables à *Haustorius arenarius*
(juin 1965 - avril 1966).

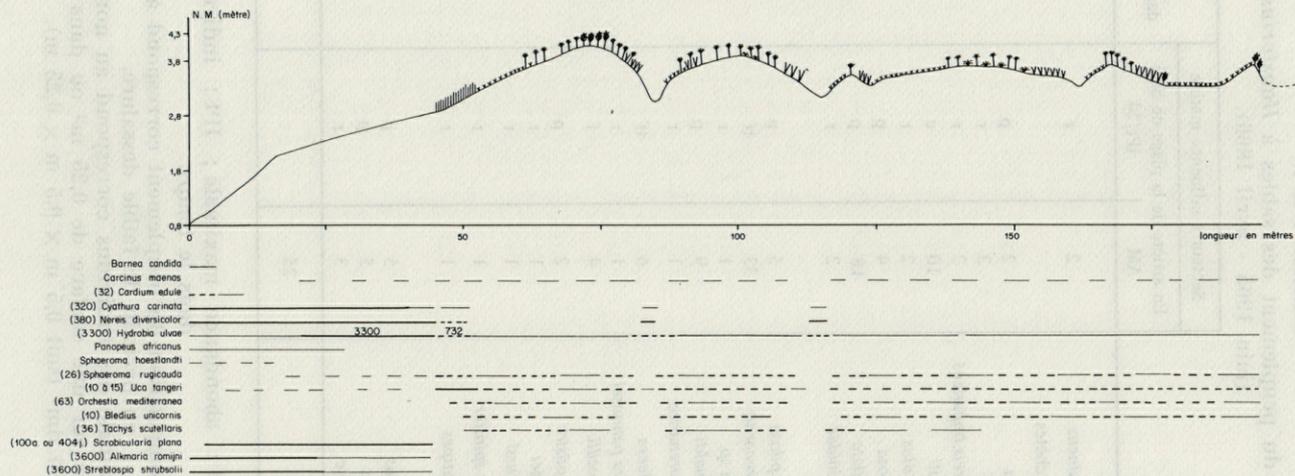
	Secteur à influence marine		Stabilité dans l'estuaire
	En arrière de la plage de Salé AM	Ipt/24	
Némertes			
<i>Lineus sanguineus</i>	2	r	R
Annélides Polychètes			
<i>Eteone longa</i>	2	p	R
<i>Glycera alba</i>	3	r	R
<i>Lumbriconereis impatiens</i>	2	r	R
<i>Nerine mesnili</i>	10	c	R
<i>Nerine cirratulus</i>	2	r	P
<i>Nephtys cirrosa</i>	4	p	R
<i>Scolelepis ciliata</i>	18	p	R
<i>Sigalion mathildae</i>	2	r	R
Crustacés			
<i>Bathyporeia pilosa</i>	5	p	P
<i>Haustorius arenarius</i>	33	tf	P
<i>Hippomedon</i> sp.	1	r	R
<i>Urothoë grimaldi</i>	9	p	R
<i>Pontocrates arenarius</i>	1	r	R
<i>Eurydice pulchra</i>	6	tf	P
<i>Parachiridotea panousei</i>	1	r	R
<i>Sphaeroma weilli</i>	4	f	R
<i>Cumopsis goodsi</i>	2	p	R
<i>Cumopsis fagei</i>	1	r	R
<i>Eocuma dofussii</i>	1	r	R
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	1	r	R
<i>Portumnus latipes</i>	1	r	R
Mollusques			
<i>Donax vittatus</i>	5	p	R
<i>Tellina tenuis</i>	5	p	R
<i>Cardium edule</i>	3	r	R
Nombre total d'espèces	25		

Abréviations. AM : abondance maximale ; IPT : indice de présence dans le temps.

Indications. La composition du peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvé sur une surface de 0,25 m² ou dans un volume de 60 dm³ (soit 0,5 m × 0,5 m × 0,25 m).

A Profil II Marais du Pont de Meknès



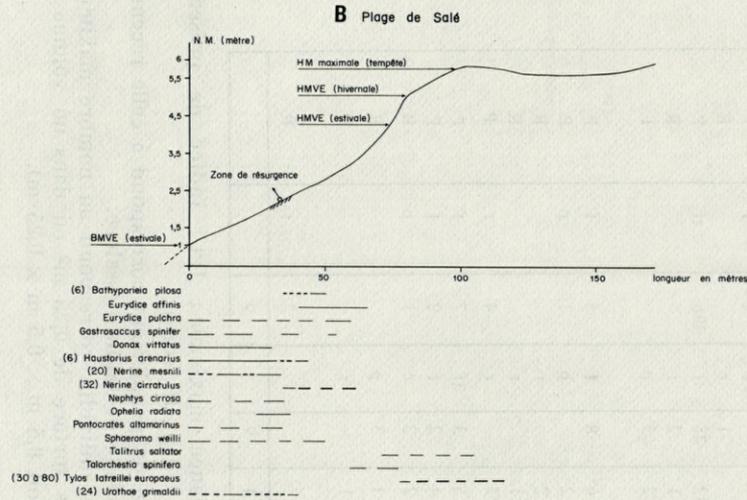


FIG. 1. h.-t.

Répartition verticale des principales espèces du substrat. A : profil du marais du Pont de Meknès (à 7,2 km de l'embouchure) ; B : profil de la plage de Salé (dans l'embouchure).

Les profils des marais Massan II (2,2 km de l'embouchure) et du Douar Doum (7,5 km) ainsi que celui de la plage de Rabat (dans l'embouchure) ont été publiés dans l'article précédent.

----- : abondance élevée ; ——— : répartition continue ; - - - - - : répartition discontinue.

Les chiffres indiqués entre parenthèses correspondent aux minimales d'individus trouvés sur une surface de 0,25 m² ou dans un volume de 16 dm³ environ (soit 0,25 m × 0,25 m × 0,25 m).

Se reporter à l'article I (Fig. h.-t.) pour la compréhension des symboles utilisés pour caractériser les halophytes mis en place sur le profil A.

TABLEAU II h.-t.
Composition du peuplement des sables à *Nerine cirratulus*
(juin 1965 - avril 1966).

	Secteur marin			Secteur à influence marine		Stabilité dans l'estuaire
	Rabat AM	Salé AM	IPt/30	AM	IPt/10	
Annélides Polychètes						
<i>Eteone longa</i>	1		r	2	r	R
<i>Glycera alba</i>		1	r			R
<i>Nerine cirratulus</i>	32	25	tf	396	tf	P
<i>Nephtys cirrosa</i>	1	2	r			R
<i>Ophelia bicornis</i>	2	3	p			I
Crustacés						
<i>Bathyporeia pilosa</i>	6	8	f	5	f	P
<i>Haustorius arenarius</i>	2		p	1	p	P
<i>Urothoë grimaldi</i>	2		r			R
<i>Pontocrates arenarius</i>	1		r			R
<i>Talorchestia spinifera</i>	2		r	4	r	P
<i>Eurydice affinis</i>	5	3	tf	7	f	P
<i>Eurydice pulchra</i>	4	2	f	2	f	P
<i>Sphaeromaweilli</i>	2	2	c	1	p	R
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	1	3	p			R
<i>Portunus latipes</i>	1		r			R
Mollusques						
<i>Cardium edule</i>				2	r	R
Nombre total d'espèces	14	9		9		

Abréviations. AM : abondance maximale ; IPt : indice de présence dans le temps.

Indications. La composition du peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvé sur une surface de 0,25 m² ou dans un volume de 60 dm³ (soit 0,5 m × 0,5 m × 0,25 m).

TABLEAU III h.-t.

Composition du peuplement des aires à *Uca tangeri* (mars - juillet 1967).

	Marais du Pont Hassan II				Ancienne passerelle	Pont de Meknès	Viaduc Douar-Doum		Stabilité dans l'estuaire
	sables gris	aires près d'un chenal secondaire (6)	aires le long du chenal principal (6)	IPt/15			vases près d'un chenal secondaire (15)	vases près du chenal principal (15)	
Némertes									
<i>Lineus longissimus</i>			1	p	1	1	p		P
<i>Tetrastemma coronatum</i>		2	3	p	4	1	p	2	p
Annélides									
— Polychètes									
<i>Nereis diversicolor</i>		21	19	f	41	4	f	13	f
Crustacés									
— Amphipodes									
<i>Corophium volutator</i>		3	12	c	7	3	c	8	p
<i>Orchestia mediterranea</i>		7	6	p	5	3	p	6	p
<i>Talorchestia spinifera</i>	7			r					P
Isopodes									
<i>Cyathura carinata</i>		5	1	p	3	2	c	3	c
<i>Paragnathia formica</i>		17		p	22	4	c	3	r
<i>Sphaeroma rugicauda</i>		3	5	c	4	2	c	2	c
<i>Tylos latreillei sardous</i>	11			p					P
— Décapodes									
<i>Carcinus maenas</i>			2	c	2	2	c	1	p
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>			1	p	1	1	p	1	r
<i>Uca tangeri</i>	10 à 12	8 à 14	10 à 15	tf	10 à 15	10 à 15	tf	10 à 12	tf
Mollusques									
— Gastéropodes									
<i>Hydrobia ulvae</i>		16		c	3	12	c	21	c
Insectes									
— Collemboles									
<i>Anurida maritima</i>		51	16	f	64	18	c	7	p
<i>Archisotoma pulchella</i>		3	6	p		11	p	7	p
<i>Axelsonia littoralis</i>		7	8	p		4	p	5	p
— Coléoptères									
<i>Bledius unicornis</i>			17	c		15	c	12	c
<i>Cilicenus lateralis</i>			5	c		12	c		P
<i>Pogonus chalceus</i>			3	p		4	p	4	p
<i>Pogonus littoralis</i>				r		2	p	2	r
Myriapodes									
<i>Hydroschendyla maritima</i>		x		p	x		p		P
Arachnides Aranéides									
<i>Arctosa cinerea</i>			x	c		x	c	x	c
<i>Arctosa lacustris</i>			x	c		x	c	x	c
<i>Devade hirsutissima</i>			x	p		x	p	x	p
<i>Diplocephalus graeca</i>			x	c		x	c	x	c
<i>Drassodes lapidosus</i>			x	p		x	p		I
<i>Pardosa proxima</i>			x	c		x	c	x	c
Nombre total d'espèces	3	13	22		14	25		22	

Abréviations. IPT : indice de présence dans le temps ; x : espèce recensée sans indication d'abondance.

Indications. La composition de ce peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

A l'exception des sables gris à pourcentage de pélites peu élevé, les aires à *Uca tangeri* correspondent à des sédiments fins.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvé sur une surface de 1/16 m² ou dans un volume de 16 dm³ (soit 0,25 m × 0,25 m × 0,25 m).

TABLEAU IV h.-t.

Composition du peuplement des aires à *Corophium volutator* (mars - décembre 1967) et pour la seule station du Douar Doum :
Juin - décembre 1969.

Secteur à influence marine	Secteur fluviomarin					Marais du Douar Doum	Station à 11 km de l'embouchure			Stabilité dans l'estuaire
	Barcassiers	Marais du Pont Hassan II		Pont Hassan II			AM	Station à 11 km de l'embouchure		
		AM	AM	AM	AM			épi	endo	
épi	épi	endo	endo	épi	IPt/18	épi	endo	IPt/6		
Némertes										
<i>Lineus longissimus</i>	2	2	2						P	
<i>Tetrastemma coronatum</i>	1	2	1	c		1	p	2	p	
Annélides										
<i>Nereis diversicolor</i>	2	8	3	f		5	tf	4	tf	
Crustacés										
- Amphipodes										
<i>Corophium volutator</i>	56-72	48-70	31-37	tf		36	tf	37	tf	
<i>Orchestia mediterranea</i>	4	9	6	c		3	c	4	c	
- Isopodes										
<i>Cyathura carinata</i>		2		p		2	p	2	p	
<i>Paragnathia formica</i>	4	5		p				8	p	
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	3	7	4	c				6	c	
- Décapodes										
<i>Carcinus maenas</i>	2	1		c		1	p	1	p	
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>		2		r						
<i>Uca tangeri</i>	2	1	1	f		1	p			
Mollusques										
- Gastéropodes										
<i>Hydrobia ulvae</i>	3	7	4	c		2	p			
<i>Leuconia bidentata</i>		3		p						
Insectes										
- Collemboles										
<i>Anurida maritima</i>		14		p						
- Coléoptères										
<i>Bledius unicornis</i>		6	4	c		3	p			
<i>Cillenus lateralis</i>	2	8	3	f						
<i>Dichirotrichus obsoletus</i>	2	1	1	p		1	p	1	p	
<i>Heterocerus maritimus</i>		3	2	c						
<i>Pogonus chalceus</i>	2	2	2	p		2	p	2	p	
<i>Pogonus littoralis</i>	2	1	1	p		2	p	2	p	
<i>Tachys scutellaris</i>		2	3	p						
Myriapodes										
<i>Hydroschendyla submarina</i>		2		p		1		1	p	
Arachnides - Aranéides										
<i>Arctosa cinerea</i>		x	x							
<i>Arctosa lacustris</i>		x	x							
<i>Diplocephalus graeca</i>		x	x					x		
<i>Pardosa proxima</i>		x	x							
Nombre total d'espèces	14	26	19			13		13		

Abréviations. AM : abondance maximale ; IPt : indice de présence dans le temps ; x : espèce recensée sans indication d'abondance ; épi : épifaune ; endo : endofaune.

Indications. La composition du peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvé sur une surface de 1/16 m² ou dans un volume de 16 dm³ (soit 0,25 m × 0,25 m × 0,25 m).

TABLEAU V h.-t.

Composition du peuplement des aires à *Spartina maritima* (mars 1967 - novembre 1968 ; avril 1970 - décembre 1970).

	Secteur fluviomarain						Stabilité dans l'estuaire						
	Marais du Pont Hassan II		Marais du Pont de Meknès		Marais du Douar Doum								
	épi	endo	épi	endo	épi	endo							
Annélides													
- Polychètes													
<i>Nereis diversicolor</i>		11	f		4	f		9	f	P			
Crustacés													
- Amphipodes													
<i>Corophium volutator</i>		5	p		1	r		3	6	p	P		
<i>Orchestia mediterranea</i>	35		c	20		c		28		c	P		
- Isopodes													
<i>Cyathura carinata</i>		2	p		2	p		3		p	P		
<i>Paragnathia formica</i>		6						3		p	P		
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	12	x	c	26	x	f		19	x	f	P		
<i>Tylos latreillei sardous</i>		5	r								P		
- Décapodes													
<i>Carcinus maenas</i>		5	x	f		6	x	f		3		c	P
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>		2		r		2		r					P
<i>Uca tangeri</i>		12		tf		9		tf		3		p	P
Mollusques													
- Gastéropodes													
<i>Assiminea grayana</i>		5		r					3		r	P	
<i>Hydrobia ulvae</i>	688	x	f	732	x	f		31		p		P	
<i>Phytia myosotis</i>		3		r		10		r		2		r	P
Insectes													
- Collemboles													
<i>Anurida maritima</i>	368		tf	24		p						P	
<i>Axelsonia littoralis</i>		16		c		4		c		2		p	P
- Héteroptères													
<i>Saldula saltatoria</i>		14		f		21		f		5		c	P
<i>Orthotylus curvipennis</i>		5		p		4		p					
- Coléoptères													
<i>Bledius unicornis</i>		12		c		5		c		3		p	P
<i>Cilleus lateralis</i>		7		p		4		p		2		p	P
<i>Dichirotrichus obsoletus</i>		2		p		2		p		3		p	P
<i>Pogonus chalceus</i>		5		p		4		p		2		p	P
<i>Pogonus littoralis</i>		2		r		2		r		2		r	P
<i>Tachys scutellaris</i>		5		f		2		f		2		p	P
Arachnides Aranéides													
<i>Arctosa cinerea</i>		x		x					x			P	
<i>Arctosa lacustris</i>		x		x					x			P	
<i>Diplocephalus graeca</i>		x		x					x			R	
<i>Pardosa proxima</i>		x		x					x			P	
Nombre total d'espèces		27				24				23			

Abréviations. IPT : indice de présence dans le temps ; x : espèce recensée sans indication d'abondance ; épi : épifaune ; endo : endofaune.

Indications. La composition du peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvé sur 1 m² pour l'épifaune et sur une surface de 1/16 m² ou dans un volume de 16 dm³ pour l'endofaune (soit 0,25 m × 0,25 m × 0,25 m).

TABLEAU VI h-t.
Composition du peuplement des vases à *Paragnathia formica*
(mars - décembre 1967).

	Secteur fluviomarain						Secteur à influence fluviale			Stabilité dans l'estuaire
	Marais du Pont Hassan II		Pont de Meknès		Douar Doum RG - RD		Après les Deux Iles		Pont d'Akrech	
		IPt/10		IPt/10		IPt/10		IPt/10		
Némertes										
<i>Tetrastemma coronatum</i>	x	f	x	f	x	p	x		p	P
<i>Lineus gesserensis</i>	x	p	x	p	x	r				P
<i>Lineus longissimus</i>	x	p	x	p	x	p				P
Annélides										
- Polychètes										
<i>Nereis diversicolor</i>	x	c	x	c	x	c	x	x	c	P
- Oligochètes										
<i>Halodrilus littoralis</i>	x	p	x	r	x	r				?
Crustacés										
- Amphipodes										
<i>Corophium volutator</i>	x	c	x	r	x	p				P
<i>Orchestia gammarella</i>	x	p					x		p	?
<i>Orchestia mediterranea</i>	x	tf	x	tf	x	tf	x		p	P
- Isopodes										
<i>Cyathura carinata</i>	x	p	x	p	x	p	x	x	p	P
<i>Paragnathia formica</i>	x	tf	x	tf	x	tf	x	x	tf	P
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	x	f	x	f	x	f	x	x	f	P
- Décapodes										
<i>Carcinus maenas</i>	x	p	x	p	x	p	x		r	P
<i>Uca tangeri</i>	x	c	x	c	x	p				P
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	x	p	x	r						P
Mollusques										
- Lamellibranches										
<i>Barnea candida</i>	x	r								R
- Gastéropodes										
<i>Assiminea grayana</i>							x	x	c	P
<i>Hydrobia ulvae</i>	x	p	x	p	x	r				P
<i>Leuconia bidentata</i>	x	p	x	p	x	p				P
<i>Melanopsis bedei</i>							x	x	c	P
Insectes										
- Collemboles										
<i>Anurida maritima</i>	x	tf	x	c	x	r				P
<i>Archisotoma pulchella</i>	x	r	x	r	x	r	x		r	?
<i>Axelsonia littoralis</i>	x	c	x	c	x	p	x		r	?
<i>Ballistura schoetti</i>			x	r	x	r	x			?
- Coléoptères										
<i>Bledius unicornis</i>	x	c	x	p	x	r				P
<i>Cilleus lateralis</i>	x	c	x	p	x	r				P
<i>Dichirotrichus obsoletus</i>	x	r	x	r	x	r	x	x	r	P
<i>Heterocerus maritimus</i>	x	f	x	f	x	p				P
<i>Ocydromus andreae</i>	x	r	x	r	x	r	x		r	P
<i>Pogonus chalceus</i>	x	p	x	p	x	p	x		p	P
<i>Tachys scutellaris</i>	x	c	x	c	x	p	x		r	P
Myriapodes										
<i>Hydroschendyla maritima</i>	x	c	x	c	x	c	x		p	P
Arachnides Aranéides										
<i>Arctosa cinerea</i>			x	r	x	r	x		r	P
<i>Pardosa proxima</i>			x	r	x	r	x		r	P
Nombre total d'espèces	28		29		28		20			

Abréviations. IPt : indice de présence dans le temps ; x : espèce recensée sans indication d'abondance ; RG ou RD : rive gauche ou rive droite.

Indications. La composition de ce peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

Pour 2,5 dm³ de vase en mottes, le nombre total d'individus de *Paragnathia formica* varie de 1266 à 2896.

TABLEAU VII h.-t.

Rappel des niveaux marégraphiques remarquables de la zone intertidale d'une station de l'estuaire du Bou Regreg (située à 3,7 km de l'embouchure) (1).

I. — Pleines et basses mers correspondant à divers coefficients (moyenne de juin-septembre 1970).

Coefficient	Pleine Mer	Basse Mer
120	+ 4,13 m (3,8 m)	+ 0,63 m (0,5 m)
100	+ 3,77 m (3,5 m)	+ 0,91 m (0,8 m)
95	+ 3,64 m (3,4 m)	+ 1,02 m (0,9 m)
70	+ 3,34 m (3,1 m)	+ 1,21 m (1,1 m)
45	+ 2,92 m (2,7 m)	+ 1,60 m (1,5 m)
20	+ 2,60 m (2,4 m)	+ 1,93 m (1,9 m)

Les chiffres entre parenthèses concernent le niveau théorique.

II. — Autres niveaux.

- + 4,80 m : Niveau de crue au cours de la pleine mer (Niveau prévu + 3,60 m).
- + 2,50 m : Niveau de crue au cours de la basse mer (Niveau prévu + 0,60 m).
- + 4,25 m : Niveau de pleine mer exceptionnelle (Vives eaux du 08-1970).
- + 0,50 m : Niveau de basse mer exceptionnelle (Vives eaux du 08-1970).
- + 2,20 m : Niveau de mi-marée.
- + 2,10 m : Niveau moyen du Port de Rabat.

III. — Fréquence d'immersion (mesurée pour 1970-71).

- Entre + 4,25 m et + 4,00 m : variation de la fréquence d'immersion importante et irrégulière.
- Entre + 4,00 m et + 3,25 m : variation de la fréquence d'immersion importante.
- Entre + 3,25 m et + 2,50 m : variation de la fréquence d'immersion monotone et faible.
- Entre + 2,50 m et + 2,00 m : la zone intertidale est inondée et exondée à chaque marée.

(1) L'étude des lieux biométriques des niveaux de pleine et basse mers pour différents marnages dans l'estuaire du Bou Regreg a montré, au moins en l'absence d'influence fluviale dominante, une semi-horizontalité pour les seuls niveaux de pleine mer. (jusqu'à 18,2 km le relèvement des profils est de 10 à 15 cm).

**DONNÉES SUR L'HYDROLOGIE
ET LA PRODUCTIVITÉ
DU LAGON D'UN ATOLL FERMÉ
(TAKAPOTO, ILES TUAMOTU)**

par Alain SOURNIA (*) et Michel RICARD (**)

Antenne du Muséum et de l'EPHE, Tahiti

ABSTRACT

Takapoto (14°S ; 145°W) is a landlocked atoll in the Tuamotu Islands, French Polynesia ; exchanges with oceanic water are restricted to the so-called " hoas " which are narrow and very shallow apertures of the atoll rim (there are no passes). Residence time of the lagoon water, as roughly estimated from salinity differences or water exchange, would be about 4 years. The average depth is 23 m ; transparency is such that the euphotic layer extends to the whole body of water.

The lagoon was studied rather extensively during August 1975, *i.e.* the cold and dry season, with respect to : temperature, salinity, N-NO₃, P-PO₄, Si-SiO₄ and chlorophyll ; in addition, measurements of phytoplankton cell numbers, benthic primary production, planktonic primary production and oxygen metabolism were obtained at a few stations in the lagoon. The hydrological characteristics and chlorophyll content of oceanic water were studied at a few stations outside and in the water entering the lagoon through the main " hoa ".

The lagoon proved to be virtually homogeneous with respect to temperature, salinity and nutrients. Salinity was higher than that of

(*) Adresse actuelle : Laboratoire de dynamique des populations aquatiques, Muséum national d'histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris 05.

(**) Adresse actuelle : Laboratoire de cryptogamie, Muséum national d'histoire naturelle, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

the ocean ; nutrient concentrations were extremely low and even lower than in the oligotrophic ocean.

Surprisingly, chlorophyll content was rather high ($0.46 \mu\text{g l}^{-1}$) in the lagoon and significantly higher than in the ocean (0.14) ; furthermore, chlorophyll concentrations in the lagoon increased from NE to SW and were vertically stratified at some places. Phytoplankton populations were dominated by dinoflagellates and ranged from $2 \cdot 10^4$ to $2 \cdot 10^6$ cells per litre. Primary production of phytoplankton as measured by ^{14}C in situ uptake varied from 20 to $400 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ at 1-meter and 20-meter stations respectively (no data were obtained from the ocean).

Diel changes in dissolved oxygen concentration at a 1-meter station on the SW side of the lagoon were used to compute total metabolism, according to H.T. Odum's principle. Gross production of the ecosystem amounted to $4 \text{ g C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. This, together with discrete measurements of oxygen metabolism on the giant clams (*Tridacna maxima*) and their symbiotic xanthellae, and on foraminiferan sands, provides evidence of the overwhelming role of benthos over plankton in the lagoon. However, net production of the ecosystem on a 24-hour basis was not significant.

Among the 400 atolls of the world, only a few of them have been similarly studied. Though the present data may be considered as the first detailed and (hopefully) comprehensive survey of the lagoon of a landlocked atoll, they still suffer from two common deficiencies : first, ocean characteristics were but sporadically examined, so that fertility gradients and "island mass effects" are left unknown ; second, one month only was examined instead of a full annual cycle.

One is left with something of a paradox. Takapoto lagoon behaves like a nutrient-depleted water lens amidst an oligotrophic ocean ; yet it sustains an appreciable level of phytoplankton life and a fairly opulent benthic life. High turn-over rates may partly explain such a situation, as is usually advocated for coral-reef environments.

On peut se représenter un lagon d'atoll comme "a lake in mid-ocean, cupped in a shallow saucer-like basin supported by a solitary mountain peak" (VON ARX, 1948), ou encore comme "a large, somewhat leaky reaction vessel" (SMITH et JOKIEL, 1975 a). La première image éveille d'emblée la curiosité : quelles peuvent être les particularités de la vie marine dans cette lentille d'eau posée sur l'océan ? Et la seconde suggère déjà la nécessité de rechercher les échanges possibles entre les deux masses d'eau.

Cependant, dans leurs topographies respectives, les 400 atolls disséminés sur le globe (BRYAN, 1953) reflètent de manières fort diverses les définitions ou métaphores précédentes. Sans parler du contour lui-même de l'atoll — qui n'est qu'exceptionnellement circulaire —, il faut rappeler qu'un atoll est soit ouvert, soit plus

ou moins clos, soit fermé, et que les communications entre lagon et océan sont diverses : passe navigable, récif submergé, « hoa » (ce dernier terme est défini plus loin). Les atolls clos, que l'on peut considérer comme type parfait de cet ensemble de formations récifales, sont les plus rares (1).

Hydrologie, chimie des eaux et productivité aquatique n'ont jusqu'ici été étudiées que dans un petit nombre d'atolls et, dans chaque cas, selon une optique assez restrictive parce qu'appropriée à la configuration de l'atoll en question. C'est ainsi que le métabolisme du platier d'Enewetak a été minutieusement analysé, mais que l'on ignore tout des caractéristiques propres du lagon et de l'océan alentour. Quant aux atolls fermés, leur cas est, si l'on peut dire, plus simple : aucune étude n'y a été faite dans les domaines mentionnés.

Ces lacunes s'expliquent par des considérations purement logistiques qu'il n'est pas inconvenant ni inutile de souligner ici. En effet, les travaux requis relèvent de l'océanographie biologique aussi bien que de la biologie marine, tiennent autant de l'expédition que de la croisière, et — puisque les fonds s'étagent de 0 à 70 m dans le lagon et de 0 à 2 000 m dans le proche océan — doivent faire appel à tous les moyens de l'exploration marine : marche, nage, plongée, canot, vedette, navire océanographique ; l'accostage d'un atoll sans passe est des plus délicats ; enfin, ce sont aussi des possibilités matérielles telles que transport, eau courante, électricité, qui conditionnent la maîtrise des paramètres physico-chimiques. La difficulté de réunir tous ces moyens explique qu'aucun programme synthétique n'ait pu encore être réalisé et que, en particulier, aucune couverture simultanée du lagon et de l'océan ne soit disponible pour aucun atoll.

Une chance s'offrait donc, dès lors que Takapoto avait été choisi comme l'un des sites d'application du Programme « MAB » (Man and Biosphere) dans le cadre de son thème VII, "Ecology and rational uses of insular ecosystems". C'est à ce titre qu'une mission a été organisée conjointement par le Muséum, l'Ecole Pratique des Hautes Etudes et le CEA en août 1975. Disposant notamment de trois embarcations légères, de matériel hydrologique, de chaînes Technicon et d'un fluorimètre, ainsi que de possibilités de transport aérien et maritime entre Tahiti et Takapoto, nous avons pu réaliser un quadrillage assez complet et assez diversifié du lagon mais, sans navire, avons dû nous contenter d'une brève reconnaissance au large.

(1) Les atolls des Tuamotu sont, dans leur ensemble, beaucoup plus « fermés » que ceux de Micronésie, tel Enewetak (anciennement : Eniwetok), le plus connu de la littérature ; voir par exemple SALVAT (1967, 1973).

Des données préliminaires, recueillies au cours du précédent hiver austral, ont été publiées par SOURNIA et RICARD (1975 b). Par ailleurs, MAGNIER et WAUTHY (1977) traitent des températures et salinités en hiver et en été à l'intérieur du lagon, et abordent le calcul du bilan hydrologique.

DESCRIPTION PHYSIQUE

L'ATOLL (1).

L'un des 75 atolls qui constituent l'archipel des Tuamotu, Takapoto est situé au nord-ouest de cet ensemble (14° S ; 145° W), approximativement à mi-distance de Tahiti et des îles Marquises. Allongé selon un axe NE-SW, il mesure environ 16 km de long et 4,5 km de large, et forme un périmètre de 35-40 km (Fig. 1). La couronne récifale est exondée et plantée de cocotiers sur sa quasi-totalité ; ne comportant ni passes navigables, ni portions immergées, cet atoll peut être dit « fermé ». Des communications existent cependant entre lagon et océan, d'un type particulier à cet archipel : ce sont les « hoas », larges de quelques dizaines de mètres et profonds de 0 à 50 cm, sortes de gués à fonctionnement intermittent. Selon les niveaux respectifs de la mer et du lagon, selon le régime des vents et selon la force des vagues et de la houle à l'extérieur, l'eau de surface de l'océan est admise ou non dans le lagon après franchissement de la crête algale ; plus rarement, un flux inverse s'observera.

Les hoas de Takapoto se répartissent en deux zones :

— Flanc SE de l'atoll : le double hoa de Teavatika (« T » sur la Figure 1) permet une entrée d'eau presque quotidienne et, rarement, une sortie d'eau. Il existe une vingtaine d'autres hoas sur cette côte, mais peu d'entre eux sont fonctionnels et le sont plus rarement.

— Flanc NW : le plus « ouvert » des hoas, celui de Takai, semble ne fonctionner qu'exceptionnellement (et l'on ne sait trop dans quel sens).

MARÉE, NIVEAUX DE LA MER ET DU LAGON.

Le marnage ne dépasse pas 1 mètre dans les eaux de la Polynésie Française ; il semble très réduit dans les parages de Takapoto

(1) Nous incluons ici des informations communiquées verbalement par les Techniciens locaux (D. Carlson, J.-L. Depierre, M. Duparloir et Y. Morizur) ou reportées dans des documents non publiés de J.-P. Chevalier et de Y. Yokomizo.

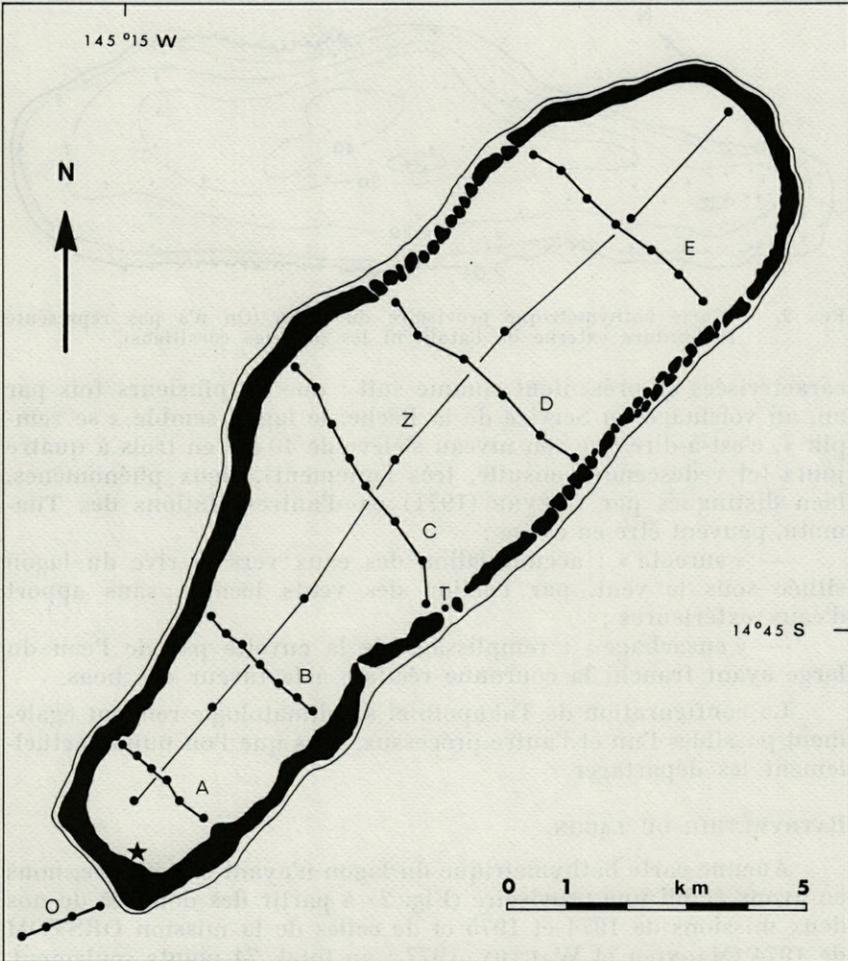


FIG. 1. — Stations et coupes en août 1975 dans le lagon de Takapoto. A, B, C, D et E : coupes transversales; Z : coupe longitudinale; O : quatre stations océaniques; T : station dans le hoà de Teavatika; l'étoile désigne l'emplacement du Service de la Pêche.

(quelques décimètres), ceci du fait de l'existence d'un point amphidromique à proximité de Takaroa, l'atoll voisin (CHEVRE, 1971).

La marée océanique, de type semi-diurne, n'a pas d'effet évident à cette échelle de temps sur le niveau du lagon (mais les mesures appropriées font défaut); elle n'en est pas moins une composante essentielle du régime des hoas. Le niveau du lagon subit par ailleurs des variations non périodiques dont les mieux

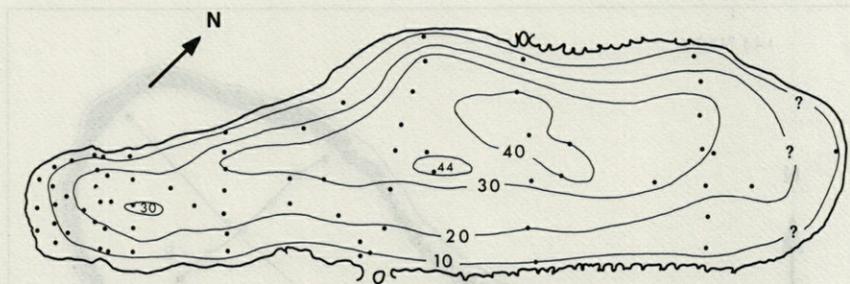


FIG. 2. — Carte bathymétrique provisoire du lagon (On n'a pas représenté la bordure externe de l'atoll, ni les pinacles coralliens).

caractérisées se présentent comme suit : une ou plusieurs fois par an, au voisinage du Service de la Pêche, le lagon semble « se remplir », c'est-à-dire que son niveau s'élève de 40 cm en trois à quatre jours (et redescendra ensuite, très lentement). Deux phénomènes, bien distingués par CHEVRE (1971) en d'autres stations des Tuamotu, peuvent être en cause :

— « surcote » : accumulation des eaux vers la rive du lagon située sous le vent, par l'action des vents locaux, sans apport d'eaux extérieures ;

— « enséchage » : remplissage de la cuvette par de l'eau du large ayant franchi la couronne récifale à la faveur des hoas.

La configuration de Takapoto et sa climatologie rendent également possibles l'un et l'autre processus, sans que l'on puisse actuellement les départager.

BATHYMÉTRIE DU LAGON.

Aucune carte bathymétrique du lagon n'ayant été dressée, nous en avons établi une provisoire (Fig. 2) à partir des données de nos deux missions de 1974 et 1975 et de celles de la mission ORSTOM de 1974 (MAGNIER et WAUTHY, 1977 : au total, 74 points seulement, particulièrement clairsemés dans la partie nord.

Pour imprécise qu'elle soit, cette carte révèle une nette dissymétrie dans la répartition des profondeurs de part et d'autre du grand axe (la moitié NW est la plus profonde), ainsi qu'une légère dissymétrie de part et d'autre du petit axe (la moitié NE est légèrement plus profonde).

Par planimétrie, on obtient les proportions suivantes :

14,9 % de la superficie du lagon est située entre 0 et 10 m ;

28,2 %... entre 10 et 20 m ;

30,3 %... entre 20 et 30 m ;

21,5 %... entre 30 et 40 m ;

5,1 %... entre 40 et 45 m.

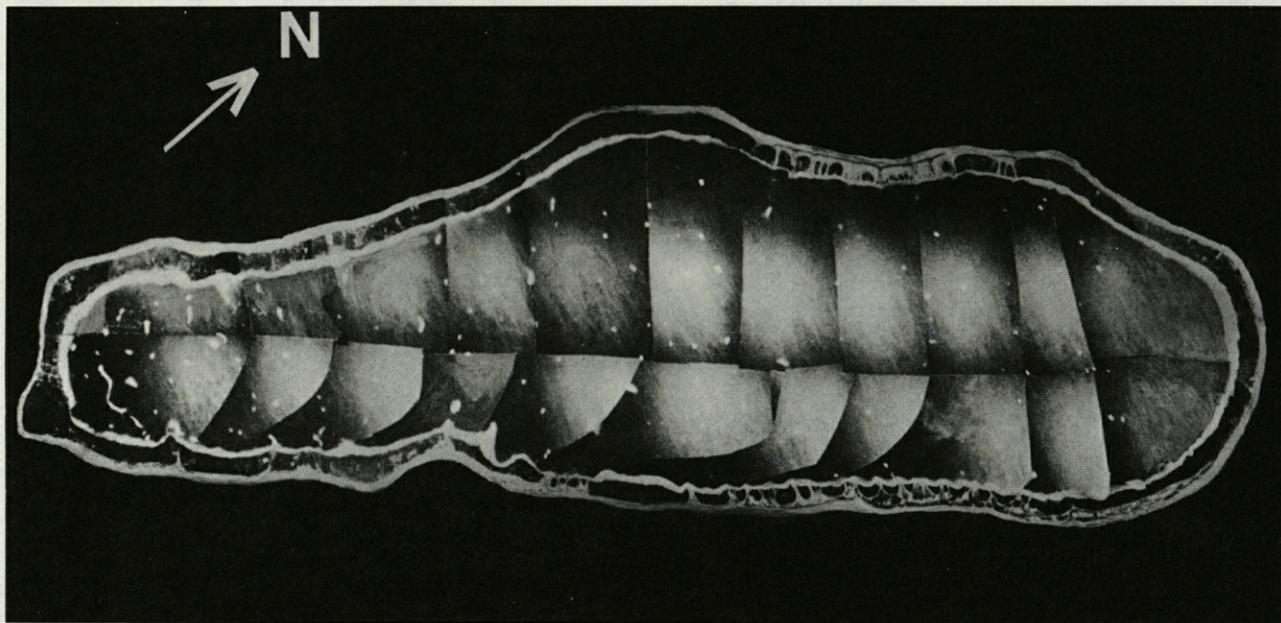


FIG. 3. — Takapoto, d'après une couverture aérienne à l'altitude de 4 000 pieds (24.VIII.1974). Remarquer les deux zones de hoas sur les côtes NW et SE ; les taches blanches dans le lagon sont les pinacles.

Sur un graphique cumulatif, la profondeur moyenne du lagon se situe à 23 m. La surface du lagon est de 57 km², son volume de $1\,313 \times 10^6$ mètres cubes.

A cette topographie se surimposent les nombreux pinacles qui, non affleurants, affleurants ou émergés, sont un élément non négligeable de l'écosystème, en même temps qu'un souci constant pour la navigation. On notera que ces formations sont les plus nombreuses dans la partie SW du lagon (Fig. 3).

TRANSPARENCE.

Les eaux du lagon sont claires. En août 1974 comme en août 1975, le disque de Secchi était visible jusqu'à 23 m au moins (une mesure même à 35 m). Le poids total des particules en suspension, stations très littorales exceptées, était de $0,32 \pm 0,08$ mg l⁻¹ (11 stations) en août 1975. La concordance entre ces deux paramètres est conforme à la relation établie par MANHEIM et al. (1972).

Ainsi, pendant l'hiver austral du moins, la couche euphotique occupe la totalité du bassin.

VENTS, PLUIES, ÉVAPORATION.

Nous ferons ici usage des données brutes, non publiées (Anonyme, 1976), recueillies au cours des 20 dernières années à la Station Météorologique de Takaroa, atoll situé à une trentaine de kilomètres seulement du nôtre.

Les vents dominants sont les alizés d'est et nord-est, qui totalisent dans l'année 70 % des fréquences ; cette direction s'infléchit légèrement vers le sud pendant la saison fraîche : 20 % d'alizés du sud-est en juin (Fig. 4). On voit sur la même figure que la vitesse moyenne des vents varie significativement au cours des saisons, mais qu'elle est toujours supérieure à 4 m sec⁻¹ (8 nœuds). Ce régime favorise donc le plus souvent l'« ensachage » du lagon par afflux des vagues contre les flancs SW de l'atoll.

La moyenne annuelle des pluies est de 150 cm. A l'hiver et à l'été australs correspondent respectivement la saison sèche et la saison humide (Fig. 4).

L'évaporation sous abri atteint un total annuel de 132 cm (évaporomètre Piche, moyenne des années 1957-1974). Il est toutefois préférable de se référer à l'évapotranspiration potentielle, qui prend en compte les divers facteurs régnant à la surface du lagon (vents, insolation, tension de vapeur, etc., selon la formule de

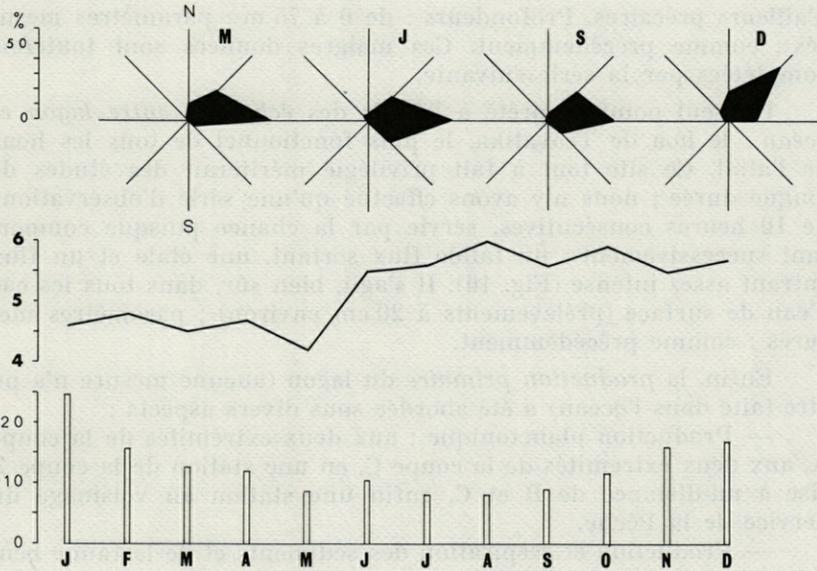


FIG. 4. — Données météorologiques de la Station de Takaroa (moyennes mensuelles de 1957 à 1974). En haut : direction des vents (%); au milieu : vitesse du vent ($m\ sec^{-1}$); en bas : précipitations (cm).

Penman); cette valeur intégrative était, pour l'année 1974, de 195 cm.

STATIONS ET MÉTHODES

CHOIX DES STATIONS.

L'emplacement des stations et des coupes est reporté sur la Fig. 1.

La *couverture du lagon* a été réalisée sous la forme de cinq coupes transversales A, B, C, D et E et d'une coupe longitudinale Z, à raison de 2 à 6 niveaux par station selon la profondeur; les paramètres mesurés étaient: température, salinité, sels nutritifs et chlorophylle. Chacune des coupes représentant le travail d'une journée, la couverture du lagon s'est échelonnée sur une semaine et n'est donc pas véritablement synoptique.

En ce qui concerne les *conditions océaniques*, nous avons dû nous contenter de mettre à l'eau une embarcation légère et d'effectuer la courte coupe 0 au sud-ouest de l'atoll, dans des conditions

d'ailleurs précaires. Profondeurs : de 0 à 75 m ; paramètres mesurés : comme précédemment. Ces maigres données sont toutefois complétées par la série suivante.

Un seul point se prête à l'étude des *échanges entre lagon et océan* : le hoas de Teavatika, le plus fonctionnel de tous les hoas de l'atoll. Ce site tout à fait privilégié mériterait des études de longue durée ; nous n'y avons effectué qu'une série d'observations de 10 heures consécutives, servie par la chance puisque comportant successivement : un faible flux sortant, une étale et un flux entrant assez intense (Fig. 10). Il s'agit, bien sûr, dans tous les cas d'eau de surface (prélèvements à 20 cm environ) ; paramètres mesurés : comme précédemment.

Enfin, la *production primaire* du lagon (aucune mesure n'a pu être faite dans l'océan) a été abordée sous divers aspects :

— Production planctonique : aux deux extrémités de la coupe A, aux deux extrémités de la coupe C, en une station de la coupe Z sise à mi-distance de B et C, enfin une station au voisinage du Service de la Pêche.

— Production et respiration des sédiments et de la faune benthique : au voisinage du Service de la Pêche.

— Métabolisme global : idem.

TECHNIQUES DE MESURE.

Tous les dosages étaient effectués à terre dans les locaux du Service de la Pêche. Le temps de transport pouvait atteindre quelques heures dans le cas des stations les plus éloignées ; les échantillons destinés au dosage des sels nutritifs et de la chlorophylle étaient alors conservés dans des glacières portatives.

Température : thermomètres à renversement.

Salinité : salinomètre Beckman.

Sels nutritifs : dosages automatisés des phosphates, nitrates, nitrites et silicates sur chaînes Technicon (cf. STRICKLAND & PARSONS, 1968 ; voir aussi les instructions pour l'emploi de l'« AutoAnalyser II »). Dosages le jour même des prélèvements ou, à défaut, le lendemain (en ce cas, conservation en congélateur).

Seston : méthode gravimétrique d'Anderson & Banse (cf. STRICKLAND & PARSONS, 1968) ; filtres Whatman GF/C.

Biomasse phytoplanctonique : méthode d'Utermöhl. Les échantillons, fixés au formol neutre à 4 %, ont été traités à Paris environ 8 mois après les prélèvements.

Pigments chlorophylliens du plancton : méthode fluorimétrique de

Lorenzen (cf. STRICKLAND & PARSONS, 1968) après filtration de 500 ml d'eau de mer sur filtres Whatman GF/C et broyage manuel dans l'acétone à 90 %.

Pigments chlorophylliens des sédiments : même méthode (sur le mode de prélèvement et l'extraction, voir SOURNIA, 1976).

Production primaire planctonique : méthode du ^{14}C , appliquée in situ. Radioactivité introduite : 5 μCi par flacon de 250 ml ; incubation : de l'aube à midi ; comptage : scintillation en phase liquide après combustion.

Production primaire des sédiments : méthode de l'oxygène, appliquée in situ (sur les détails, voir SOURNIA, 1976).

Bilan d'oxygène des invertébrés benthiques : extension de la méthode précédente (mesure des concentrations initiale et finale en oxygène dissous, les organismes étant enfermés pendant 1 à 3 heures dans des bocaux de verre de 2 litres).

Métabolisme global : flux d'oxygène dans l'eau de mer libre en une station fixe, selon le principe de H.T. Odum (voir par exemple ODUM & HOSKIN, 1958) ; mesures à toute heure du jour et de la nuit, selon disponibilité, pendant 9 jours consécutifs. L'évaluation est entachée d'un doute relatif à la représentativité de la masse d'eau échantillonnée, car celle-ci ne pouvait manifestement pas être réputée immobile ; on espère toutefois qu'une partie des fluctuations « parasites » (d'origine météorologique) se sont inversées et annulées au cours des 9 jours de mesures. Il aurait été bien sûr préférable de suivre un flux d'oxygène entre deux stations.

TEMPÉRATURE ET SALINITÉ

On observe sous ces deux aspects une homogénéité presque complète du lagon pendant la période étudiée — hiver austral, rappelons-le.

Les variations journalières (d'un jour à l'autre) d'une part, les variations diurnes (d'une heure à l'autre de la journée) d'autre part, masquent les éventuelles variations locales (d'une station à l'autre). Ainsi,

— il ne ressort aucune distribution significative, dans quelque plan horizontal que ce soit, de l'ensemble des six coupes (celles-ci, comme on l'a dit, échelonnées sur une semaine) ;

— sur une coupe donnée, on ne note qu'une très légère stratification, ou une homogénéité totale (Fig. 5-6) ;

— en surface, sur une coupe donnée, un certain gradient local existe (même Figs), mais il est dû à une sorte d'artefact : tempé-

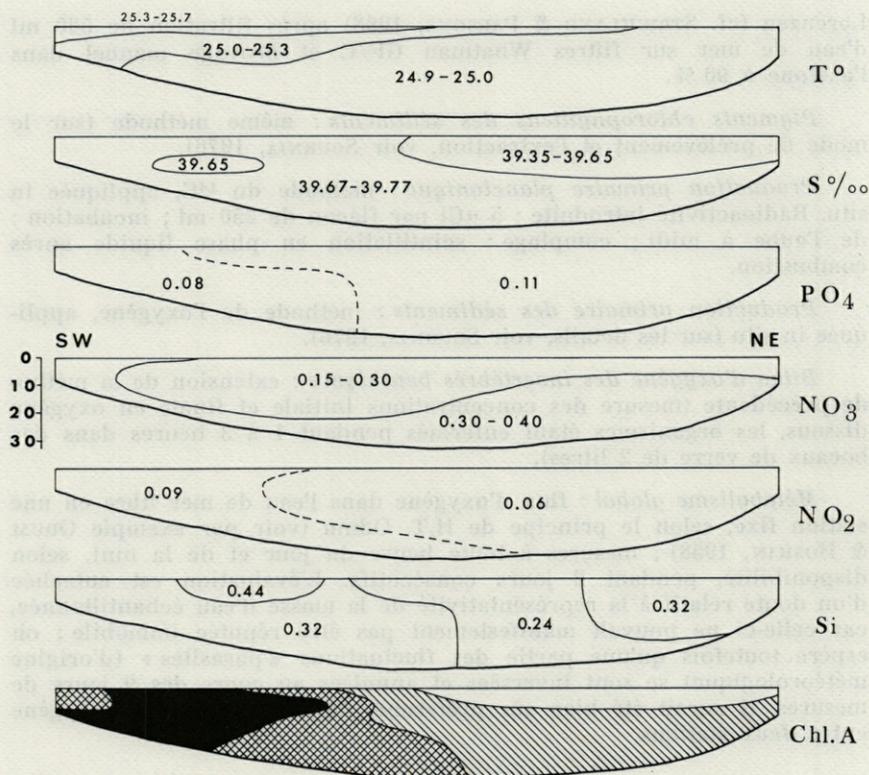


FIG. 5. — Coupe longitudinale « Z » dans le lagon (22.VIII.1975). Sels minéraux : μ at. g l^{-1} ; chlorophylle *a* selon les symboles de la Fig. 8.

rature et salinité croissent de la première station (effectuée vers 7 heures) à la dernière (vers 14 heures).

L'étude de la répartition des densités serait, dans ces conditions, sans intérêt.

A cette situation s'oppose celle rencontrée par la mission ORSTOM de décembre 1974 (MAGNIER et WAUTHY, 1977), c'est-à-dire pendant l'été austral et après une période de pluies particulièrement abondantes : apparaît alors une stratification discrète mais significative, de plus en plus marquée du NE vers le SW où elle atteint de l'ordre de 1 °C de température et 1 ‰ de salinité ; ceci s'accompagnant d'une relative dessalure dans les 15 premiers mètres de la moitié SW du lagon.

En août 1975, la température moyenne du lagon était de 24,94 °C. Sa salinité moyenne était de 39,69, contre 36,34 dans l'océan.

SELS NUTRITIFS

Une oligotrophie extrême est la première caractéristique du lagon en août 1975. Les valeurs moyennes sont reportées dans le Tableau I ; le rapport N/P apparaît relativement bas, mais ne prend pas en compte les ions ammonium (non dosés).

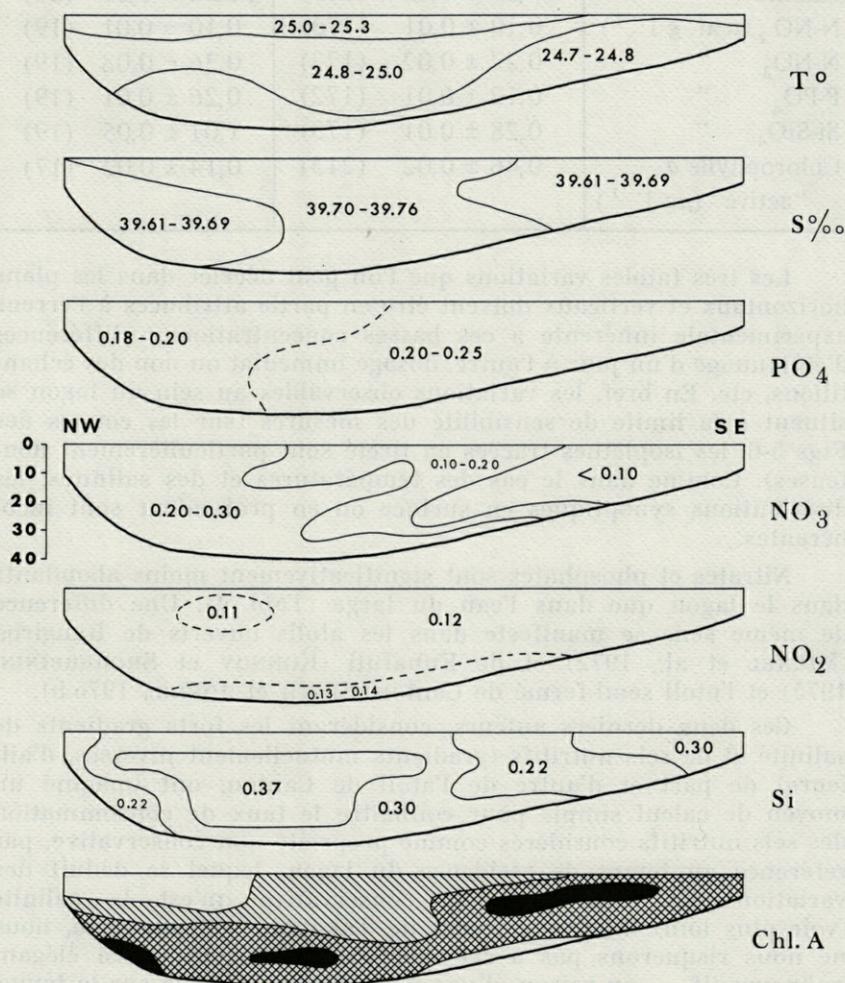


FIG. 6. — Coupe transversale « C » dans le lagon (18.VIII.1975). Sels minéraux : μ at. g l⁻¹; chlorophylle *a* selon les symboles de la Fig. 8.

TABLEAU I

Moyennes des valeurs mesurées d'une part dans le lagon (entre 0 et 40 m), d'autre part à l'extérieur du lagon ou dans le flux d'eau entrant par le hoa de Teavatika (entre 0 et 75 m). Intervalles de confiance à 5 % ; les nombres de mesures sont indiqués entre parenthèses.

	Lagon	Océan
Température	24,94 ± 0,04 (160)	? (3)
Salinité	39,69 ± 0,02 (163)	36,34 ± 0,01 (21)
N-NO ₂ (μ at. g l ⁻¹)	0,10 ± 0,01 (173)	0,10 ± 0,01 (19)
N-NO ₃ "	0,22 ± 0,02 (173)	0,36 ± 0,08 (19)
P-PO ₄ "	0,12 ± 0,01 (172)	0,26 ± 0,01 (19)
Si-SiO ₄ "	0,28 ± 0,01 (173)	1,01 ± 0,05 (19)
Chlorophylle <i>a</i> "active" (μg l ⁻¹)	0,46 ± 0,02 (213)	0,14 ± 0,02 (17)

Les très faibles variations que l'on peut déceler dans les plans horizontaux et verticaux doivent être en partie attribuées à l'erreur expérimentale inhérente à ces basses concentrations : différences d'étalonnage d'un jour à l'autre, dosage immédiat ou non des échantillons, etc. En bref, les variations observables au sein du lagon se situent à la limite de sensibilité des mesures (sur les coupes des Figs 5-6, les isoplèthes tracées en tireté sont particulièrement douteuses). Comme dans le cas des températures et des salinités, les distributions synoptiques en surface ou en profondeur sont incohérentes.

Nitrates et phosphates sont significativement moins abondants dans le lagon que dans l'eau du large (Tabl. I). Une différence de même sens se manifeste dans les atolls ouverts de Rangiroa (MICHEL et al., 1972) et de Funafuti (KONNOV et SHCHERBININ, 1975) et l'atoll semi-fermé de Canton (SMITH et JOKIEL, 1975 b).

Ces deux derniers auteurs, considérant les forts gradients de salinité et de sels nutritifs (gradients mutuellement inverses, d'ailleurs) de part et d'autre de l'atoll de Canton, ont imaginé un moyen de calcul simple pour connaître le taux de consommation des sels nutritifs considérés comme propriété non conservative, par référence au temps de résidence du lagon, lequel se déduit des variations de cette propriété conservative qu'est la salinité (voir plus loin). Bien que le cas de Takapoto soit analogue, nous ne nous risquerons pas à cet exercice — pourtant aussi élégant qu'instructif —, en raison, d'une part, de l'incertitude sur le temps de résidence de l'eau du lagon, d'autre part, du caractère trop localisé des données obtenues sur l'eau du large.

On retiendra que le lagon de Takapoto est appauvri en sels nutritifs par rapport à l'océan, tandis que sa salinité est plus élevée. Un fait énigmatique est que les silicates montrent la même tendance que nitrates et phosphates, bien que les processus de silicification soient fort discrets dans les milieux coralliens (à Takapoto même, le lagon est tapissé d'un sable à Foraminifères, et son plancton ne semble dominé ni par les Diatomées, ni — moins encore — par les Silicoflagellés).

LES ÉLÉMENTS DU BILAN HYDROLOGIQUE

Il convient de recenser les diverses composantes du bilan d'eau du lagon, puis de chercher à évaluer leurs rôles respectifs, le but final étant la connaissance du temps de renouvellement de la masse d'eau du lagon.

ECHANGES D'EAU PAR LES HOAS.

On a vu que ces échanges sont faibles et intermittents, mais aussi que le nombre de hoas fonctionnels et leur régime sont insuffisamment connus. Un essai d'évaluation est donné ci-dessous « à titre indicatif », c'est-à-dire pour montrer avant tout les difficultés d'une telle entreprise.

Dans le principal hoa (Teavatika), nous avons mesuré pendant quelques jours d'août 1975 un flux net moyen d'eau entrante de $0,30 \text{ m sec}^{-1}$, supposé se maintenir tel pendant 12 heures sur 24 (la marée étant semi-diurne à l'extérieur). Le lit du hoa occupait une section de 32 m^2 . D'où un débit quotidien de 415×10^3 mètres cubes. Ce dernier, s'il était constant tout au long de l'année, conduirait à un apport net annuel de 151×10^6 mètres cubes.

La dernière hypothèse, assurément, est tout à fait hasardeuse. Notons d'ailleurs que, d'après J.-P. RENON (comm. pers.), le débit du hoa décroît dans un rapport de 10 à 1 au cours d'une phase donnée de « remplissage » du lagon.

Une rapide reconnaissance des autres hoas de la même côte suggère que ceux-ci auraient, à eux tous, un débit égal à celui de Teavatika.

Négligeant enfin le rôle des hoas de la côte opposée (voir plus haut), on obtiendrait un apport annuel net de 300×10^6 mètres cubes d'eau océanique dans le lagon de Takapoto, soit 0,23 fois le volume du lagon.

On voit combien une telle estimation pêche à la fois par l'imprécision des mesures et l'incertitude des extrapolations. L'alternative adoptée par MAGNIER & WAUTHY (1977), à savoir :

estimer le débit de l'ensemble des hoas à partir des variations apparentes du niveau du lagon à proximité du Service de la Pêche, est tout aussi audacieuse puisqu'elle mêle les effets de l'« ensachage » à ceux de la « surcote » ; quoi qu'il en soit, les auteurs estiment par ce moyen que les apports par les hoas élèvent (virtuellement) le niveau du lagon de 5,5 m par an. Cette hauteur, compte tenu d'une profondeur moyenne de 23 m, équivaut à 0,24 fois le volume du lagon.

Eu égard aux erreurs introduites délibérément dans les deux modes d'évaluation, la coïncidence des résultats finaux tient du prodige.

ECHANGES A TRAVERS LA MASSE CORALLIENNE.

Ce phénomène est évoqué ici « pour mémoire », puisqu'aucune donnée locale ne s'y rapporte. LAM (1974), toutefois, a pu en calculer les effets dans le cas de l'un des atolls de l'archipel des Tokelau.

A Takapoto, la remarquable homogénéité des salinités et des concentrations en sels nutritifs, en saison sèche du moins, ne laisse aucun indice d'une éventuelle infiltration entre lagon et océan, ni d'une éventuelle diffusion à partir de la nappe phréatique de la couronne récifale.

EVAPORATION ET PRÉCIPITATIONS.

On sait que, pour l'ensemble de l'océan mondial et à l'échelle annuelle, les pertes d'eau par évaporation sont plus élevées que les apports des précipitations (le déficit général étant comblé par les eaux de ruissellement).

Il en va de même à Takapoto. Les données de la Station Météorologique de Takaroa révèlent un déficit annuel de $195 - 150 = 45$ cm. D'ailleurs, la compilation mondiale présentée par DIETRICH & KALLE (1957) donne également cette région du Pacifique comme déficitaire : 50 à 100 cm par an, déficit sensiblement supérieur à celui des estimations plus anciennes de G. Wüst.

On peut donc considérer avec MAGNIER & WAUTHY (1977) que le bilan de l'évaporation et des précipitations se solde à Takapoto par une perte annuelle d'environ 50 cm.

EVALUATION DU TEMPS DE RÉSIDENCE.

Les diverses évaluations présentées ci-dessous reposent toutes sur une hypothèse commune : à l'échelle de quelques années, sinon à l'échelle historique, la résultante des divers processus en cause tend vers l'état d'équilibre.

Tout d'abord, comme l'on fait GALLAGHER et al. (1971) pour l'atoll semi-fermé de Fanning, on peut considérer le rapport du volume du lagon au volume des échanges nets annuels en surface (à Fanning : échanges par les passes ; à Takapoto : échanges par les hoas). Ce rapport est de :

$$\frac{1\,313 \cdot 10^6}{300 \cdot 10^6} \text{ [m}^3\text{]} \text{ ou de } \frac{23}{5,5} \text{ [m]}$$

selon nos propres estimations ou celles de MAGNIER & WAUTHY, 1977 (voir plus haut). Soit un temps de résidence de 4,4 ou 4,2 ans respectivement.

Une autre possibilité est de traiter l'écart des salinités entre océan (S_0) et lagon (S_1) et la différence entre précipitations (r) et évaporation (e) sur un lagon de profondeur moyenne Z selon la formule de SMITH & JOKIEL (1975 a) :

$$\text{temps de résidence} = \frac{Z}{r - e} \cdot \frac{S_0 - S_1}{S_0}$$

Utilisant les salinités moyennes mesurées en août 1975 (Tableau I), qui d'ailleurs diffèrent peu de celles de la saison opposée (cf. MAGNIER & WAUTHY, 1977), on obtient un temps de 4,3 ans.

Ces deux approches traitent d'un *temps de résidence* (eau ou sels), c'est-à-dire du temps moyen de séjour dans le lagon d'une masse d'eau fictive venue de l'extérieur. MAGNIER & WAUTHY (1977) préfèrent considérer des *temps de renouvellement à x %*, temps requis pour remplacer $x\%$ de l'eau du lagon par de l'eau océanique (1). Il apparaît alors que le renouvellement quasi total (99 %) demanderait 16,7 et 18,4 ans pour l'eau et pour le sel respectivement ; cependant, les temps de résidence correspondants sont de 3,6 et 4 ans (MAGNIER, comm. pers.).

De 3,6 à 4,4 ans, l'écart est modeste, et même inespéré si l'on tient compte de l'imprécision des données de base. Pour l'atoll de Fanning, des estimations bien plus diverses ont été avancées : 10

(1) Ce paragraphe résulte d'une correspondance échangée avec Y. Magnier. Sans l'aide de celui-ci, nous confondions résolument les deux notions.

jours (SMITH & PESRET, 1974), 32-33 j (*ibid.*), 230 j (GORDON, 1971) ou 11 mois (GALLAGHER et al., 1971).

On peut retenir que le temps de résidence de l'eau du lagon de Takapoto se compte en années, et qu'il est de ce fait considérablement plus long que celui calculé pour quelques autres atolls du Pacifique (Tableau IV).

COMPOSITION TAXINOMIQUE DU PHYTOPLANCTON

L'examen d'une dizaine d'échantillons prélevés dans le lagon, en surface ou en profondeur, est récapitulé dans le Tableau II. Cet échantillonnage est trop clairsemé pour laisser voir quelque type de répartition horizontale ou verticale. Le nombre total de cellules par litre est néanmoins très variable : 2×10^4 à 2×10^6 .

Qualitativement (nombre de taxons), les populations sont dominées par les Diatomées. Dans ce groupe, les 2/3 des espèces recensées sont benthiques ou tychoplanctoniques ; une même tendance est relevée par MARSHALL (1933) et JEFFREY (1968) dans les eaux de la Grande Barrière australienne, ainsi que par MARSHALL (1965) dans le lagon d'Enewetak.

Quantitativement (nombre de cellules), le rôle des Diatomées devient minime et le phytoplancton apparaît comme essentiellement constitué de Dinoflagellés, comme l'ont signalé GORDON et al. (1971) pour le lagon de Fanning. Les Coccolithophorides viennent en seconde place puis, à parts égales, les Cyanophycées et les Diatomées.

Au vu de ce nouvel exemple, on peut avancer qu'un « faux plancton à Diatomées » (nombreuses espèces benthiques et peu d'individus) est caractéristique des eaux coralliennes oligotrophes. En outre, un trait spécifique du lagon de Takapoto, à la saison étudiée, est l'existence d'une abondante biomasse, dominée par les Dinoflagellés ; ces unicellulaires chlorophylliens sont probablement, de par leur motilité et de par leur pouvoir de phagotrophie (NORRIS, 1969), les mieux adaptés aux conditions oligotrophiques du lagon — comme ils le sont à celles de la Méditerranée pendant la période estivale (MARGALEF, 1958, etc.).

Notons aussi que les trois premiers des 4 genres de Cyanophycées énumérés dans le Tableau II sont, potentiellement, des fixateurs d'azote moléculaire (FOGG et al., 1973).

TABLEAU II

Composition taxinomique du phytoplancton dans le lagon.

1 : de 1 à 10^2 cell./l. ; 2 : de 10^2 à 10^3 cell./l. ; 3 : de 10^3 à 10^4 cell./l. ;
4 : de 10^4 à 10^5 cell./l. ; 5 : de 10^5 à 10^6 cell./l.

COCCOLITHOPHORIDES

3 Coccolithophorides indéterminés

CYANOPHYCÉES

2 *Lyngbya* sp.
2 *Nostoc* sp.
2 *Oscillatoria* sp.
2 *Spirulina* sp.
2-3 Cyanophycées indéterminées

DIATOMÉES

1-2 *Achnanthes brevipes* Agardh
1 *Actinoptychus undulatus* (Bailey) Ralfs
1-2 *Amphiprora alata* (Ehrenberg) Kützing
2 *Amphora arcus* Gregory
1 *Amphora dubia* Gregory
1 *Amphora graeffii* (Grunow) Cleve
1 *Amphora janischii* A. Schmidt
1 *Amphora spectabilis* Gregory
2 *Amphora staurophora* (Castracane) Cleve
1 *Amphora turgida* Gregory
1 *Amphora* sp.
1 *Asterolampra marylandica* Ehrenberg
1 *Auricula complexa* (Gregory) Cleve
1 *Campylodiscus brightwellii* Grunow
2 *Chaetoceros curvisetum* Cleve
3 *Chaetoceros* sp.
1 *Chrysanthemodiscus floriatus* Mann
1-2 *Climacosphenia moniligera* Ehrenberg
1-2 *Cocconeis* sp.
1 *Coscinodiscus nodulifer* A. Schmidt
1-2 *Coscinodiscus* sp.
1-3 *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & Lewin
1 *Diploneis bombus* Ehrenberg
1 *Diploneis crabro* (Ehrenberg) Ehrenberg
1 *Diploneis debyi* (A. Schmidt) Cleve
1 *Diploneis subcincta* (Greville) Cleve
1 *Ethmodiscus appendiculatus* (Grunow) Ricard
1 *Ethmodiscus gazellae* (Janisch) Hustedt
2 *Gyrosigma balticum* (Ehrenberg) Rabenhorst
2-3 *Leptocylindrus* sp.

- 2 *Licmophora ehrenbergii* (Kützing) Grunow
 1 *Licmophora* sp.
 1 *Mastogloia decipiens* Hustedt
 1 *Mastogloia erythraea* Grunow
 1 *Mastogloia* sp.
 1-2 *Melosira sulcata* (Ehrenberg) Kützing
 2 *Navicula longa* (Gregory) Ralfs
 1 *Navicula lyra* A. Schmidt
 1-2 *Navicula* spp.
 1 *Nitzschia distans* Gregory
 1 *Nitzschia maxima* Grunow
 1 *Nitzschia panduriformis* Gregory
 1 *Nitzschia spathulata* Brébisson
 1 *Nitzschia valida* Cleve
 1-2 *Nitzschia* sp.
 1-2 *Planktoniella sol* (Wallich) Schütt
 1 *Pleurosigma rigidum* W. Smith
 1-2 *Pleurosigma* sp.
 1-2 *Rhabdonema adriaticum* Kützing
 1-2 *Rhizosolenia alata* Brightwell
 1 *Rhizosolenia calcar-avis* Schultze
 1 *Rhizosolenia hebetata* Bailey
 1 *Rhizosolenia styliformis* Brightwell
 2 *Striatella unipunctata* (Lyngbye) Agardh
 1 *Synedra laevigata* Grunow
 1 *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg
 1-2 *Synedra undulata* Bailey
 3 *Synedrosphenia gomphonema* (Janisch & Rabenhorst) Hustedt
 1 *Trachyneis aspera* (Ehrenberg) Cleve
 1-2 *Triceratium formosum* Brightwell
 1 *Triceratium shadboltianum* Greville
 2 *Tropidoneis lepidoptera* (Gregory) Cleve
 2 Diatomées centriques indéterminées
 3 Diatomées pennées indéterminées

DINOFLAGELLÉS

- 1-2 *Amphidinium schroederi* Schiller
 1 *Amphidinium* sp.
 1 *Amphisolenia bidentata* Schröder
 3 *Centrodinium* sp.
 2-5 *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparède & Lachmann
 2-3 *Ceratium fusus* (Ehrenberg) Dujardin
 2-5 *Ceratium macroceros* (Ehrenberg) Vanhöffen
 1-3 *Ceratocorys armata* (Schütt) Kofoid
 1 *Ceratocorys horrida* Stein
 1 *Dinophysis doryphorum* (Stein) Abé
 2 *Dinophysis hastata* Stein

- 1-2 *Dinophysis* sp.
 2 *Exuviaella* sp.
 2 *Glenodinium* sp.
 1 *Goniodoma polyedricum* (Pouchet) Jörgensen
 1 *Goniodoma* sp.
 2-3 *Gonyaulax digitale* (Pouchet) Kofoid
 3-5 *Gonyaulax kofoidii* Pavillard
 2-4 *Gonyaulax monacantha* Pavillard
 2-5 *Gonyaulax polygramma* Stein
 3 *Gonyaulax spinifera* (Clarapède & Lachmann) Diesing
 2-3 *Gonyaulax* sp.
 1-2 *Gymnodinium* spp.
 1-2 *Gyrodinium* spp.
 1 *Ornithocercus magnificus* Stein
 1-2 *Ornithocercus quadratus* Schütt
 1 *Oxytoxum* sp.
 2-5 *Peridinium depressum* Bailey
 2-5 *Peridinium* cf. *globulus* Stein
 1 *Peridinium grande* Kofoid
 2 *Peridinium ovum* Schiller
 2 *Peridinium pyriforme* (Paulsen) Paulsen
 2-4 *Peridinium* spp.
 1 *Prorocentrum micans* Ehrenberg
 1-2 *Pyrophacus horologium* Stein
 1-3 Dinoflagellés indéterminés

PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS DU PHYTOPLANCTON

La concentration moyenne en chlorophylle *a* dans le lagon est plus élevée que ne le laisserait supposer celle des sels nutritifs : $0,46 \mu\text{g l}^{-1}$ pour la totalité des 213 prélèvements (Tabl. I). Et, dans le cas de cette variable, des structures horizontales et verticales sont parfaitement reconnaissables.

La représentation synoptique des concentrations de surface (Fig. 7) montre un net gradient selon le grand axe du lagon, la région SW étant de l'ordre de deux fois plus riche que la région NE. Ce caractère se trouve confirmé par la coupe verticale Z réalisée selon le même axe (Fig. 5, bas), ainsi que par les cinq coupes transversales A à E examinées dans leur ensemble (Fig. 8). Cette dernière figure laisse d'autre part reconnaître un certain nombre de modalités dans la distribution verticale : poche de faibles concentrations sur le flanc NW du lagon (coupes A et B), dissymétrie des moitiés NW et SE (coupes A, B et C), poche de fortes

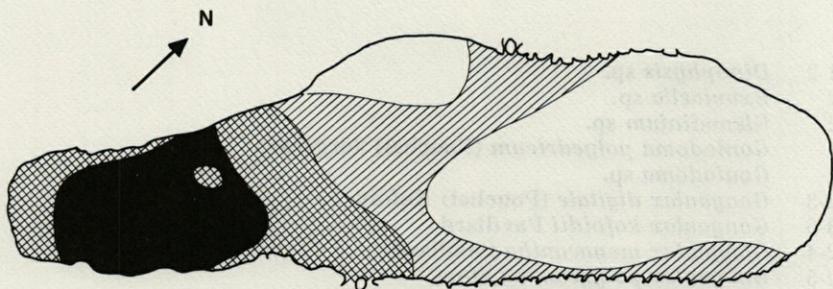


FIG. 7. — Concentrations superficielles en chlorophylle *a* (les symboles sont explicités sur la figure suivante) : compilation des données recueillies entre le 17.VIII et le 2.IX.1975.

concentrations au plus profond du lagon (coupe E), stratification verticale (coupes C, D et E).

Ainsi, en dépit de l'isotropie du milieu physique et des conditions nutritives, la biomasse phytoplanctonique, telle que mesurée par la concentration en chlorophylle, est manifestement hétérogène. Nous ne pouvons fournir d'explication à ce phénomène, mais seulement envisager — sans connaître leur nature — les effets possibles du vent dominant, de la dissymétrie des isobathes, ou de la répartition des pinacles.

Dans le lagon encore, les phéopigments sont en quantité négligeable par rapport à celle de la chlorophylle *a* non dégradée, et ne montrent de gradient ni local, ni vertical.

Dans les eaux océaniques, la chlorophylle *a* est significativement moins abondante : $0,14 \mu\text{g l}^{-1}$ (Tabl. I). MARSHALL (1965) et MICHEL (1969) ont noté une différence de même sens pour les atolls d'Enewetak et de Hao respectivement.

PRODUCTION PRIMAIRE PLANCTONIQUE

Ce qui suit ne concerne que le lagon, aucune mesure n'ayant pu être obtenue au large.

Rapportée à l'unité de volume, l'assimilation du ^{14}C est comprise entre 4 et $31 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$. Pour les cinq stations effectuées par 10 ou 20 m de profondeur, la production est toujours maximale dans le mètre superficiel, contrairement au principe de l'« inhibition de surface » ; l'activité photosynthétique à la base de la colonne d'eau demeure au moins égale au tiers de celle mesurée à la surface.

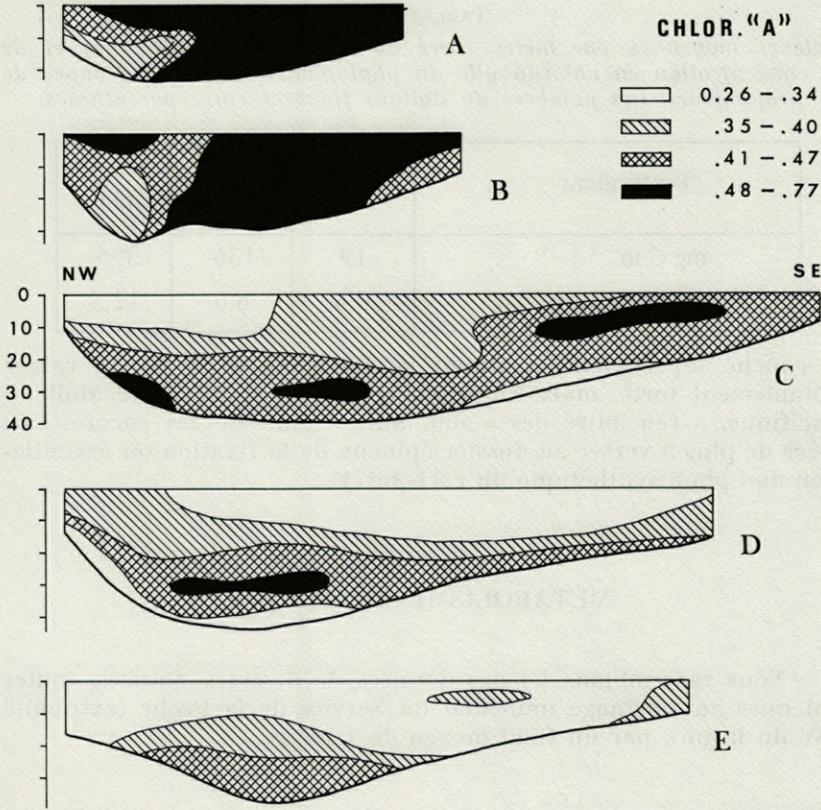


FIG. 8. — Coupes transversales des concentrations en chlorophylle a ($\mu\text{g l}^{-1}$) dans le lagon du 17 au 21.VIII.1975.

Vu le petit nombre des stations et des mesures, les seules variations apparentes sont celles affectant les valeurs rapportées au mètre carré (Tabl. III). La profondeur moyenne du lagon étant de 23 m, la valeur de $395 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ obtenue en une station de 20 m est la plus représentative du lagon.

A cette dernière station, le rapport « production/chlorophylle », calculé pour une heure moyenne du jour (production journalière divisée par 12) et pour l'ensemble de la colonne d'eau, est de $2,6 \text{ mg C (mg chl. } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ (cf. Tabl. III). Ceci est le signe d'un rendement photosynthétique globalement élevé puisque, sous éclairage optimal cette fois, une valeur de 4,0 est couramment retenue (STRICKLAND, 1960).

La fixation du carbone à l'obscurité n'a été mesurée que dans

TABLEAU III

Valeurs moyennes par mètre carré de la production primaire et de la concentration en chlorophylle du phytoplancton pour 3 groupes de profondeurs. Les nombres de stations figurent entre parenthèses.

Profondeur	1 m (4)	10 m (4)	20 m (1)
mg C m ⁻² j ⁻¹	19	136	395
mg chlor. a m ⁻²	0,4	6,0	12,5

la couche superficielle et atteint là 4 à 5 mg C m⁻³ j⁻¹ : valeur notablement forte, mais KRASNICK (1973), dans un autre atoll du Pacifique, a rencontré des « anomalies » plus élevées encore. Une pièce de plus à verser au dossier épineux de la fixation ou assimilation non photosynthétique du carbone (1)...

MÉTABOLISME BENTHIQUE

Nous rassemblons ici des données de diverses natures, toutes obtenues au voisinage immédiat du Service de la Pêche (extrémité SW du lagon), par un fond moyen de 1 mètre.

FONDS SABLEUX.

Les fonds meubles du lagon de Takapoto consistent pour une large part (sinon dans leur totalité — ce que seule une étude extensive pourra établir) en sables à Foraminifères ; ils sont le siège d'une forte production primaire, attribuée par SOURNIA (1976) aux symbiotes chlorophylliens qu'hébergent ces Protozoaires. Le travail cité donne, pour la station retenue ici et pour une épaisseur arbitraire de sable de 3 cm, des teneurs en chlorophylle *a* comprises entre 236 et 907 mg m⁻² et des productions comprises entre 430 et 1 330 mg C m⁻² h⁻¹.

On en déduit que, pour un mètre carré de cette frange côtière du lagon, la chlorophylle est environ 1 000 fois plus abondante dans le sédiment (microphytobenthos) que dans l'eau libre (phytoplanc-

(1) Ces taux n'ont pas été « soustraits » des activités mesurées à la lumière, car le principe de ces prétendues soustractions semble enfin abandonné (voir en ce sens, parmi la littérature récente, le travail de MORRIS et al., 1972).

ton) ; ce rapport s'abaisse aux environs de 50 pour ce qui est des activités photosynthétiques (SOURNIA, 1976).

Bien que ces données soient de caractère préliminaire et souffrent des incertitudes d'échantillonnage inhérentes aux recherches sur la productivité benthique, elles démontrent sans conteste que ces sables, pourtant si blancs, sont des producteurs primaires majeurs de l'écosystème.

TRIDACNES ET XANTHELLES.

L'extraordinaire densité des populations du Bivalve *Tridacna maxima* (Röding) sur toute la zone périphérique du lagon ainsi que sur les pinacles coralliens (G. RICHARD, comm. pers.) suggérerait quelques tests sur les échanges d'oxygène entre l'association Tridacne-xanthelles et le milieu.

On a donc mesuré les intensités photosynthétique et respiratoire de plusieurs « bénitiers » isolés dans des bocaux de verre (et, par commodité, choisis de petite taille : individus de 12 cm environ). A la lumière, la production nette, telle que résultant de la photosynthèse des algues, de la respiration animale et de la respiration végétale, était de l'ordre de 3,6 mg O₂ h⁻¹ par individu ; à l'obscurité, la respiration totale (animal et algues symbiotiques) était de 4,5 mg dans les mêmes unités. On peut donc penser que, aux erreurs près, l'excès d'oxygène produit pendant la journée compense les pertes respiratoires nocturnes et que, par conséquent, le bilan d'oxygène en 24 heures est à peu près nul. Ces tests sont confirmés par des expériences plus précises de J. JAUBERT (comm. pers.).

L'équilibre probable du bilan journalier ne doit pas faire négliger l'importance des échanges eux-mêmes. Imaginons en effet une population de 5 petits tridacnes par mètre carré (densité qui est largement dépassée par endroits) : elle produit et consomme environ 500 mg O₂ m⁻² en 24 heures.

MÉTABOLISME GLOBAL.

Les écosystèmes coralliens étant habituellement le siège d'une intense production primaire, il est courant et assez aisé d'évaluer le métabolisme total (résultant des activités animales et végétales dans les trois domaines du plancton, du benthos et du necton) par la mesure des gradients locaux ou temporels d'un paramètre remarquable tel qu'oxygène ou gaz carbonique (références *in* SOURNIA,

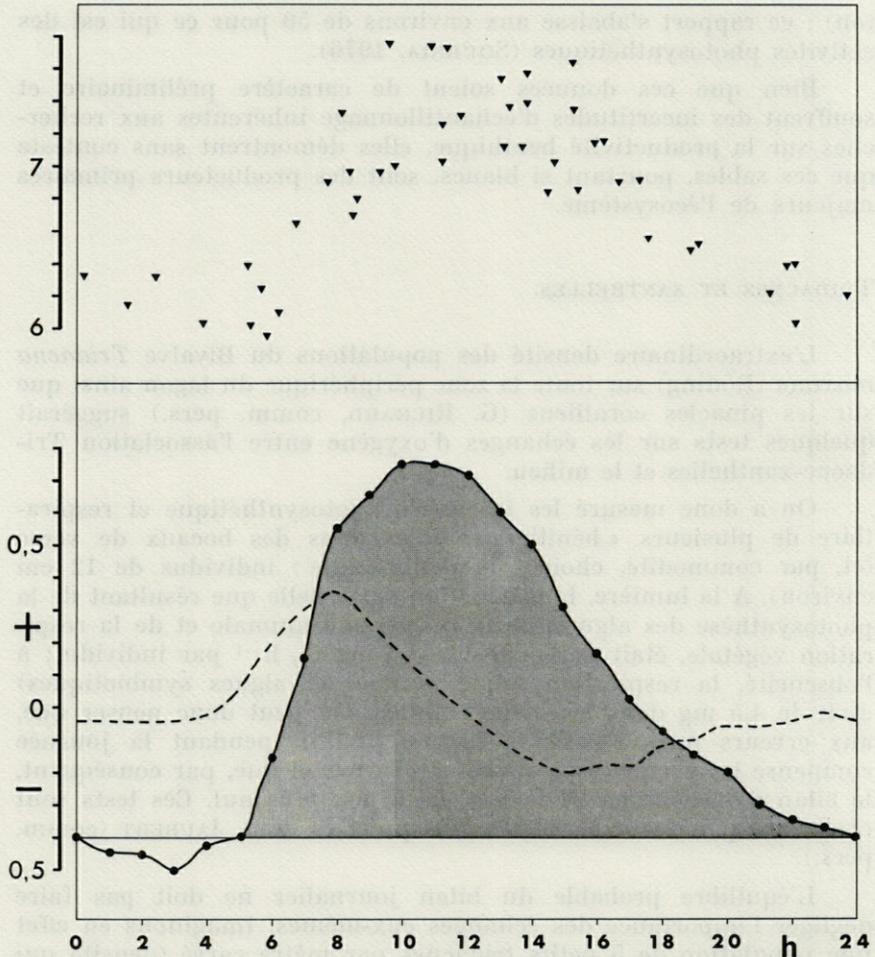


FIG. 9. — Bilan nycthéral des échanges d'oxygène au voisinage du Service de la Pêche, selon le principe d'ODUM & HOSKIN (1958).

En haut, concentrations mesurées ($\text{mg O}_2 \text{l}^{-1}$).

En bas, accroissements horaires ($\text{mg O}_2 \text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$).

Tiré : accroissements apparents déduits des concentrations mesurées. *Points et trait continu* : accroissements corrigés pour les échanges avec l'atmosphère. *En grisé* : production brute (le fait que la production est encore significative vers 18 heures et ne s'annule que vers 24 h doit être considéré comme une anomalie ou un artefact).

sous presse). Nous avons choisi la plus simple possible des approches, à savoir : mesure des variations nyctémérales de la concentration en oxygène dissous en une station fixe.

L'amplitude des variations est ici relativement modeste (Fig. 9) ; les concentrations observées varient entre 6 et 8 mg O₂ l⁻¹ (ou 90 et 120 % par rapport à la saturation). Cependant, les oscillations se trouvent largement amorties du fait des échanges par diffusion entre mer et atmosphère, échanges ici intensifiés par un vent souvent violent ; de fait, la correction de diffusion, calculée selon ODUM & HOSKIN (1958), est importante : 5 mg O₂ l⁻¹ h⁻¹.

Variations observées et variations corrigées sont reportées sur la figure 9. On obtient finalement, après conversion en poids de carbone :

production brute = 4 g C m⁻² pour 24 heures ;
 respiration = 3,6 g, mêmes unités ;
 production nette = 4 — 3,6 # 0 aux erreurs près.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Comme annoncé en préambule, l'état présent de la connaissance des atolls ne ménage que très peu de points de comparaison. Certains rapprochements ont déjà été proposés dans le cours de ce travail, mais il est utile de résumer les caractéristiques des quelques lagons d'atolls les mieux connus : quatre exemples seulement (soit un atoll pour cent dans le monde), que l'on peut présenter selon un gradient croissant d'« étanchéité » (Tabl. IV). Des similitudes et des divergences apparaissent alors (sans préjuger des variations saisonnières, souvent inconnues) :

— le temps de résidence de l'eau du lagon varie considérablement selon la géomorphologie de l'atoll : de 1 mois à plusieurs années, selon que la couronne récifale est interrompue ou continue ;

— la profondeur moyenne du lagon peut être de 5 comme de 50 m ;

— Takapoto possède des eaux particulièrement claires ;

— la salinité du lagon est, à Takapoto comme à Canton, supérieure à celle du large ; mais, à Fanning, la différence est nulle en hiver et de sens inverse (lagon < océan) en été ;

— pour ce qui est des sels nutritifs, les deux cas les mieux connus (Canton et Takapoto) sont ceux de lagons oligotrophes ayant

— sauf, peut-être, dans le lagon très ouvert d'Enewetak, les comme épuisés les réserves, déjà modestes, de l'océan ;

TABLEAU IV

Quelques caractéristiques comparées de quatre lagons d'atolls du Pacifique.

Références :

- | | |
|----------------------------|---------------------------|
| a) GALLAGHER et al., 1971 | h) ROY & SMITH, 1971 |
| b) GERBER & MARSHALL, 1974 | i) SARGENT & AUSTIN, 1949 |
| c) GORDON, 1971 | j) SMITH & JOKIEL, 1975 a |
| d) GORDON et al., 1971 | k) SMITH & JOKIEL, 1975 b |
| e) KRASNICK, 1973 | l) SMITH & PESRET, 1974 |
| f) MARSHALL, 1965 | m) VON ARX, 1948 |
| g) NUGENT, 1946 | |

	Bikini ou (*) atolls voisins (îles Marshall) 12°N, 170°E	Fanning (îles de la ligne) 4°N, 159°W	Canton (îles Phoenix) 3°S, 172°W	Takapoto (îles Tuamotu) 14°S, 145°W
Communications entre lagon et océan	plateaux submergés et larges passes	3 passes	1 passe	"hoas"
Profondeur moyenne	46 m [g]	5 m [d]	6,2 m [j]	23 m
Disque de Secchi	(*) 18 m [i]	10-15 ou 2 m selon les zones [h]	5 m [k]	23-35 m
Temps de résidence	39 j en hiver le double en été [m]	estimation la plus probable : 32 j [l] (voir aussi a et c)	50 j [j]	4 ans
Salinité, ‰	?	31,5 en été [l] 35,1 en hiver [d,h]	37,7 [j]	39,69
N-NO ₃ , μ at. gl ⁻¹	?	0,48-1,98 [e]	0-2,5 [k]	0,22
Chlorophylle a μg l ⁻¹	(*) 0,10 [b] (*) 0,16-0,61 [f]	0,548 [d] 0,23-0,62 [e]	0.8 [k]	0,46

concentrations en chlorophylle du phytoplancton sont relativement élevées et supérieures à celles de l'océan.

Les passes, lorsqu'elles existent, sont des sites privilégiés pour l'étude comparative des caractéristiques du lagon et de l'océan et, par suite, le calcul des échanges et bilans. Les « hoas » de Takapoto et des autres îles des Tuamotu peuvent être pareillement mis à profit. Ainsi la Figure 10 montre-t-elle clairement que l'eau entrante est moins saline, plus riche en sels nutritifs et plus pauvre en phytoplancton que l'eau intérieure. Nul doute que des études à long terme seraient particulièrement profitables au niveau de ces voies d'échange puisque, outre la connaissance des temps de renouvellement et des taux de consommation des sels nutritifs,

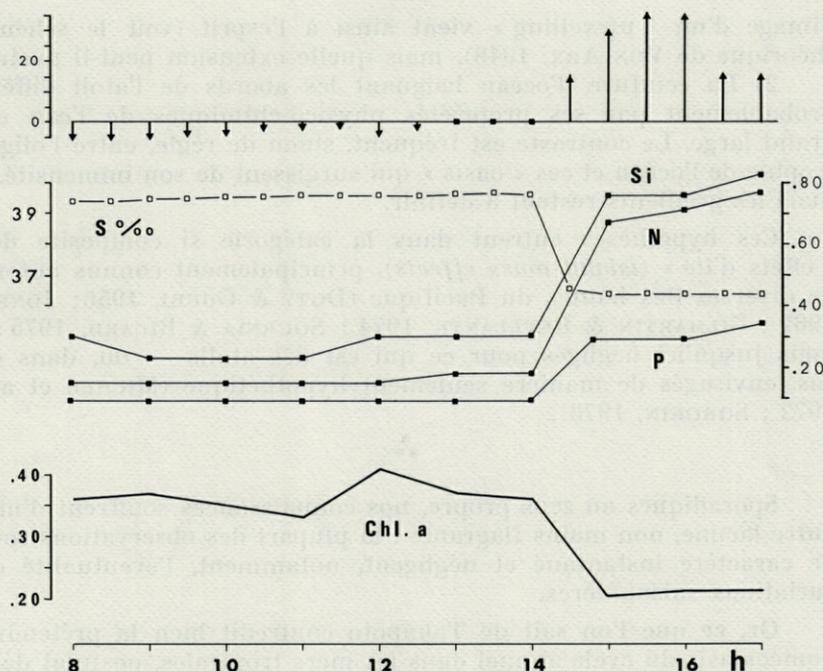


FIG. 10. — Hoa de Teavatika, le 20.VIII.1975 : caractéristiques de l'eau sortant du lagon puis de l'eau y entrant, pendant 10 heures consécutives. De haut en bas : courant (cm sec^{-1}), salinité (‰), sels nutritifs (Si-SiO_2 , N-NO_3 et P-PO_4 en $\mu \text{at. g l}^{-1}$), et chlorophylle a ($\mu\text{g l}^{-1}$).

toutes sortes de tests biochimiques et physiologiques peuvent y être conduits simultanément sur les deux types d'eaux.

*
**

Insistons ici sur la nécessité d'une étude extensive de la zone océanique entourant l'atoll — étude dont nous ne possédons encore aucun exemple. Une seule station ou série de stations au voisinage immédiat de l'atoll (par exemple, à l'abri de la côte sous le vent, comme nous avons choisi de le faire par commodité) ne saurait être pleinement représentative des caractéristiques océaniques ; ces dernières, en effet, doivent a priori être supposées hétérogènes. Deux remarques à ce sujet.

1) La circulation océanique superficielle est nécessairement modifiée par la présence de cet obstacle naturel qu'est l'édifice corallien (lequel, puisqu'affleurant, perturbe également le régime des vents locaux). Des mouvements verticaux doivent en résulter :

l'image d'un « upwelling » vient ainsi à l'esprit (voir le schéma théorique de VON ARX, 1948), mais quelle extension peut-il avoir ?

2) La ceinture d'océan baignant les abords de l'atoll diffère probablement par ses propriétés physico-chimiques de l'eau du grand large. Le contraste est fréquent, sinon de règle, entre l'oligotrophie de l'océan et ces « oasis » qui surgissent de son immensité..., mais les gradients restent à définir.

Ces hypothèses entrent dans la catégorie si composite des « effets d'île » (*island mass effects*), principalement connus autour de diverses îles hautes du Pacifique (DOTY & OGURI, 1956; JONES, 1962; GILMARTIN & REVELANTE, 1974; SOURNIA & RICARD, 1975 a) mais jusqu'ici négligés pour ce qui est des atolls — ou, dans ce cas, envisagés de manière seulement hypothétique (MICHEL et al., 1972; SOROKIN, 1973).

*

**

Sporadiques au sens propre, nos connaissances souffrent d'une autre lacune, non moins flagrante : la plupart des observations sont de caractère instantané et négligent, notamment, l'éventualité de variations saisonnières.

Or, ce que l'on sait de Takapoto contredit bien la prétendue homéostasie du cycle annuel dans les mers tropicales, postulat déjà combattu par SOURNIA (1969). Si l'amplitude thermique annuelle à la surface du lagon n'est « que » de 4 ou 5 °C (26 °C en août, 30-31 °C en février), on a vu pourtant que deux paramètres météorologiques d'importance (vents et pluies) sont affectés de variations saisonnières bien tranchées (Fig. 4). Par ailleurs, à défaut d'un cycle annuel du plancton dans le lagon, mentionnons qu'une « méduse » (1) prolifère tous les ans de novembre à mars — c'est-à-dire pendant la saison des pluies — sur des étendues considérables.

On se souviendra aussi de l'étude de VON ARX (1948) à Bikini, reliant la circulation dans le lagon au régime saisonnier des alizés.

D'autres échelles de temps sont à considérer. MICHEL et al. (1972) envisagent « des poussées phyto- et zooplanctoniques de grande amplitude et de faible durée ». D'autre part, la comparaison de nos données d'août 1975 à celles, préliminaires, recueillies exactement une année auparavant (SOURNIA & RICARD, 1975 b) laisse perplexe : les teneurs en chlorophylle étaient environ 4 fois plus faibles en août 1974 et les populations phytoplanctoniques de l'ordre de 10 fois plus pauvres (l'assimilation du ¹⁴C reste iden-

(1) Il s'agit de la Scyphoméduse *Linuche aquila* (Haeckel) ; échantillon recueilli par Y. MORIZUR et identifié au Muséum par J. Gov.

tique, mais sur la foi d'un petit nombre de stations pour chacune des deux années).

*
**

Les quelques données ici reportées concernant les échanges métaboliques au niveau du sédiment, chez le Tridacne et pour l'écosystème dans son ensemble s'accordent avec le principe d'une très forte production primaire en milieu corallien. En outre, comparées aux valeurs de la production primaire planctonique, elles semblent vérifier un second principe, celui de la prédominance du métabolisme benthique (caractérisé lui-même, comme le souligne SOURNIA (1976) par le développement des associations symbiotiques).

Cependant, cette forte productivité semble bien se solder par un bilan à peu près nul : la production nette, telle que déduite des variations nyctémérales des teneurs en oxygène dissous, n'est pas significative. Une conclusion identique est atteinte par SMITH & PESRET (1974) et SMITH & JOKIEL (1975 b) qui, par des approches pourtant différentes, ont évalué la même fonction dans les lagons des atolls de Fanning et de Canton. Ce point relève d'ailleurs d'un autre principe de la biologie corallienne : rapidité des recyclages, intensité du « turn-over », fonctionnement d'« économie fermée ». Ainsi, les innombrables Tridacnes, comme les Holothuries (un estomac d'*Halodeima* contient, en termes de chlorophylle *a*, l'équivalent d'un mètre carré de sédiment), sont autant de mini-pompes qui, si l'on peut risquer cette métaphore, réinjectent continuellement les éléments minéraux et les métabolites dans le réseau alimentaire. GORDON (1971) a pu évaluer à 11 jours seulement le turn-over du carbone organique dans le lagon de Fanning.

Ce sont des phénomènes de cette nature, ainsi sans doute que des causes physiques telles que la simple accélération des réactions biologiques sous l'effet d'une température moyenne élevée, qui éclaircissent — encore imparfaitement — ce paradoxe apparent que constitue un lagon d'atoll (ou, du moins, celui de Takapoto) : ce « lac », isolé à la surface d'un océan oligotrophique, parvient à maintenir en son sein une biomasse planctonique assez importante et une biomasse benthique considérable.

REMERCIEMENTS.

Cette étude s'inscrit dans le cadre du programme M.A.B./UNESCO : L'Homme et la Biosphère (thème VII - Ecologie et utilisation rationnelle des écosystèmes insulaires) ; elle a bénéficié d'une subvention du Territoire de la Polynésie Française, gérée par contrat avec l'Association

« Naturalia et Biologia ». Le soutien logistique a été assuré par le Service de Contrôle Biologique de la Direction des Centres d'Expérimentations Nucléaires (S.M.C.B./DIR.C.E.N.) et par le Service de la Pêche de Polynésie Française. Les Ingénieurs et Techniciens de la Mission d'Etude et de Surveillance de l'Environnement (M.E.S.E.) du C.E.A. ont réalisé les dosages de salinité et de sels minéraux. Un fluorimètre nous avait été aimablement prêté par le Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer (R.C.P. 247). MM. J.-C. Lacaze et O. Villedon de Naïde (Institut Océanographique, Paris) ont bien voulu assurer le comptage des filtres ^{14}C .

RÉSUMÉ

Le lagon de l'atoll de Takapoto (14° S ; 145° W) ne communique avec l'océan que par des ouvertures très peu profondes (les « hoas », qui ne sont pas des passes) et de fonctionnement intermittent ; sa profondeur moyenne est de 23 m. Il s'agit donc d'une sorte de cuvette posée sur l'océan et dont le contenu, d'après diverses estimations du bilan hydrologique, ne se renouvelle qu'en plusieurs années. On y a réalisé pendant l'hiver austral 1975 une étude assez extensive portant sur : température, salinité, sels nutritifs et biomasse phytoplanctonique, étude complétée par quelques stations à l'extérieur de l'atoll ; de plus, un petit nombre de mesures de la production primaire planctonique et de la production primaire benthique ont été obtenues dans le lagon.

L'homogénéité physico-chimique du lagon est quasi totale dans les trois dimensions. La salinité y est supérieure à celle de la mer ouverte ; les teneurs en sels nutritifs sont extrêmement basses et plus basses encore que celles de l'océan, lui-même oligotrophique. Les concentrations en chlorophylle a sont relativement élevées ($0,46 \mu\text{g l}^{-1}$) et plus élevées que celles de l'océan ($0,14$) ; en outre, elles croissent du NE vers le SW du lagon et montrent par endroits une stratification verticale. Le phytoplancton est dominé qualitativement par les Diatomées (espèces en majorité benthiques) et quantitativement par les Dinoflagellés ; on dénombre de 2×10^4 à 2×10^6 cellules par litre. Par suite de l'homogénéité des eaux et de leur transparence, la production primaire planctonique par mètre carré croît régulièrement avec la profondeur ; elle est de l'ordre de $0,4 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour une station de 20 m.

Dans la zone périphérique du lagon, la production primaire totale, telle que déduite des variations nycthémerales des teneurs en oxygène dissous, serait de $4 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (production brute). Ce résultat, appuyé par quelques données sur l'activité photosynthé-

tique des sables à Foraminifères, atteste de la prédominance du métabolisme benthique. Cependant, la production nette de l'écosystème est négligeable.

Des recherches de cette nature n'ont été menées que sur un très petit nombre d'atolls et, par ailleurs, on doit se contenter encore d'hypothèses sur deux points essentiels : amplitude des variations saisonnières, gradients de fertilité à l'extérieur de la couronne récifale.

ZUSAMMENFASSUNG

Takapoto ist ein geschlossenes Atoll in der Inselgruppe der Tuamotu (französisches Polynesien). Austausch mit ozeanischem Wasser ist auf die sogenannten « Hoas » beschränkt, enge und sehr seichte Oeffnungen im Atollring, die keine Durchfahrt gestatten. Eine grobe Schätzung aufgrund von Salinitätsunterschieden und Wasseraustausch ergibt eine Dauer von etwa 4 Jahren für das Verbleiben der gleichen Wassermasse in der Lagune. Die durchschnittliche Tiefe beträgt 23 m; die Wassertransparenz ist so hoch, dass die euphotische Zone den ganzen Wasserkörper umfasst.

Die Lagune wurde eingehend in August 1975 untersucht, d. h. während der kühlen, trockenen Jahreszeit, hinsichtlich : Temperatur, Salinität, N-NO₃, P-PO₄, SiO₄ und Chlorophyll. Zusätzlich wurden Phytoplankton-Menge, benthische Primärproduktion, planktische Primärproduktion und Sauerstoffumsatz an einigen Stationen in der Lagune gemessen. Hydrologische Merkmale und Chlorophyll-Gehalt des ozeanischen Wassers wurden an einigen Stationen an der Seeseite des Atolls und am Eingang des grössten « Hoa » ermittelt.

Hinsichtlich Temperatur, Salinität und Nährstoffen ist die Wassermasse der Lagune praktisch homogen. Die Salinität lag über der des Ozeans; die Nährstoffkonzentrationen waren äusserst niedrig und lagen sogar unter denen im oligotrophen Ozean.

Überraschend war der relativ hohe Chlorophyllgehalt der Lagune (0,46 µg l⁻¹), der deutlich über dem im Ozean gemessenen Wert lag (0,14); ferner nahmen die Chlorophyllwerte von Nordosten nach Südwesten zu und zeigten mancherorts Vertikalschichtung. Die Phytoplankton-Populationen waren von Dinoflagellaten beherrscht und reichten von ca. 2 · 10⁴ bis 2 · 10⁶ Zellen/Liter. Die Primärproduktion (C₁₄-Aufnahme in situ) variierte von 20 bis 400 mg C m⁻² Tag⁻¹ an 1-Meter bzw. 20-Meter-Stationen.

Tagesschwankungen in der Sauerstoffkonzentration an 1-Meter-Stationen an der Südwestseite der Lagune wurden zur Berechnung des Totalumsatzes verwendet. Totalproduktion des Oekosystems erreichte $4 \text{ g C m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$. Zusammen mit Einzelmessungen des Sauerstoffumsatzes der Riesenmuschel *Tridacna maxima* und ihrer symbiotischen Xanthellen und mit Messungen an Foraminiferensand zeigt die überwiegende Rolle des Benthos gegenüber dem Plankton in der Lagune. Die Nettoproduktion des Oekosystems über 24 Stunden erwies sich jedoch als unbedeutend.

Nur wenige der 400 bekannten Atolle sind bisher genau untersucht worden. Die vorliegenden Daten für ein geschlossenes Atoll sind ein Ansatz für eine weiterführende Untersuchung; die für unsere Untersuchung nachteiligen Faktoren waren die Unvollständigkeit der Daten aus dem ozeanischen Bereich und die sehr kurze Untersuchungsperiode.

Obwohl die Takapoto-Lagune als äusserts nährstoffarme Wasserlinse inmitten eines oligotrophen Ozeans erscheint, unterhält sie eine beträchtliche Menge Phytoplankton und eine relative Benthosgemeinschaft. Die Erklärung dafür dürfte teilweise in hohen Umsatzraten gefunden werden, wie für Korallenriffe allgemein angenommen.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1976. Climatologie de la région de Takapoto. Service Météorologique de Tahiti, 5 p. (non publié).
- BRYAN, E.H. Jr, 1953. Check list of atolls. *Atoll Res. Bull.*, 19-23 : 1-38.
- CHEVRE, H., 1971. Relations entre la situation météorologique et le niveau des lagons dans l'archipel des Tuamotu. *Cah. océanogr.*, 23 (7) : 603-610.
- DIETRICH, G. & K. KALLE, 1957. Allgemeine Meereskunde. Eine Einführung in die Ozeanographie. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 492 p. + cartes.
- DOTY, M.S. & M. OGURI, 1956. The island mass effect. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 22 (1) : 33-37.
- FOGG, G.E., W.D.P. STEWART, P. FAY & A.E. WALSBY, 1973. The blue-green algae. Academic Press, London and New York, vii-459.
- GALLAGHER, B.S., K.M. SHIMADA, F.I. GONZALEZ Jr & E.D. STROUP, 1971. Tides and currents in Fanning atoll lagoon. *Pacif. Sci.*, 25 (2) : 191-205.
- GERBER, R.P. & N. MARSHALL, 1974. Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetok atoll. *Limnol. Oceanogr.*, 19 (5) : 815-824.

- GILMARTIN, M., & N. REVELANTE, 1974. The "island mass effect" on the phytoplankton and primary production of the Hawaiian islands. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **16** (2) : 181-204.
- GORDON, D.C. Jr, 1971. Organic carbon budget of Fanning Island lagoon. *Pacif. Sci.*, **25** (2) : 222-227.
- GORDON, D.C. Jr, R.O. FOURNIER & G.J. KRASNICK, 1971. Note on the planktonic primary production in Fanning Island lagoon. *Pacif. Sci.*, **25** (2) : 228-233.
- JEFFREY, S.W., 1968. Photosynthetic pigments of the phytoplankton of some coral reef waters. *Limnol. Oceanogr.*, **13** (2) : 350-355.
- JONES, E.C., 1962. Evidence of an island effect upon the standing crop of zooplankton near the Marquesas Islands, central Pacific. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **27** (3) : 223-231.
- KONNOV, V.A. & A.D. SHCHERBININ, 1975. "Distribution of nutrients and water exchange between the lagoons of coral islands and the adjacent oceanic areas" [en Russe]. In : *Khimiko-okeanograficheskie issledovaniya morej i okeanov*. Nauka, Moscou : 171-174.
- KRASNICK, G., 1973. Phytoplankton pigments and nutrient concentrations in Fanning lagoon. Final Report, Fanning Island Expedition 1972, Hawaii Inst. Geophys., HIG-73/13 : 51-60.
- LAM, R.K., 1974. Atoll permeability calculated from tidal diffusion. *J. geophys. Res.*, **79** (21) : 3073-3081.
- MAGNIER, Y. & B. WAUTHY, 1977. Esquisse hydrologique du lagon de Takapoto (Tuamotu). *Cah. Off. Rech. sci. tech. Outre-Mer. Océanogr.*, **14** (4) : 279-287.
- MANHEIM, F.T., J.C. HATHAWAY & E. UCHUPI, 1972. Suspended matter in surface waters of the northern Gulf of Mexico. *Limnol. Oceanogr.*, **17** (1) : 17-27.
- MARGALEF, R., 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In : *Perspectives in marine biology*. A.A. Buzzati-Traverso, Edit., Univ. California Press, Berkeley and Los Angeles : 323-349.
- MARSHALL, N., 1965. Detritus over the reef and its potential contribution to adjacent waters of Eniwetok atoll. *Ecology*, **46** (3) : 343-344.
- MARSHALL, S.M., 1933. The production of microplankton in the Great Barrier Reef region. *Scient. Rep. Gt Barrier Reef Exped.*, **2** (5) : 111-157.
- MICHEL, A., 1969. Plancton du lagon et des abords extérieurs de l'atoll de Mururoa. *Cah. Pacif.*, **13** : 81-132.
- MICHEL, A., C. COLIN, R. DESROSIÈRES & C. OUDOT, 1972. Observations sur l'hydrologie et le plancton des abords et de la zone des passes de l'atoll de Rangiroa (Archipel des Tuamotu, océan Pacifique central). *Cah. Off. Rech. sci. tech. Outre-Mer, Océanogr.*, **9** [1971] (3) : 375-402.
- MORRIS, I., C.M. YENTSCH & C.S. YENTSCH, 1972. Relationship between light carbon dioxide fixation and dark carbon dioxide fixation by marine algae. *Limnol. Oceanogr.*, **16** [1971] (6) : 854-858.

- NORRIS, D.R., 1969. Possible phagotrophic feeding in *Ceratium lunula* Schimper. *Limnol. Oceanogr.*, **14** (3) : 448-449.
- NUGENT, L.E. Jr, 1946. Coral reefs in the Gilbert, Marshall, and Caroline Islands. *Bull. geol. Soc. Am.*, **57** (8) : 735-779.
- ODUM, H.T. & C.M. HOSKIN, 1958. Comparative studies on the metabolism of marine waters. *Publs Inst. mar. Sci. Univ. Texas*, **5** : 16-46.
- ROY, K.J. & S.V. SMITH, 1971. Sedimentation and coral reef development in turbid water : Fanning lagoon. *Pacif. Sci.*, **25** (2) : 234-248.
- SALVAT, B., 1967. Importance de la faune malacologique dans les atolls polynésiens. *Cah. Pacif.*, **11** : 7-49.
- SALVAT, B., 1973. Plaidoyer pour la protection d'atolls de Polynésie. Actes et Communications, Colloque régional sur la protection de la nature : récifs et lagons ; Nouméa, août 1971. Commission du Pacifique Sud, pp. 19-21.
- SARGENT, M.C. & T.S. AUSTIN, 1949. Organic productivity of an atoll. *Trans. Am. geophys. Un.*, **30** (2) : 245-249.
- SMITH, S.V. & P.L. JOKIEL, 1975 a. Water composition and biogeochemical gradients in the Canton atoll lagoon. I. Lagoon description ; design of system analysis ; salt and water budget. *Mar. Sci. Communities*, **1** (1) : 75-100.
- SMITH, S.V. & P.L. JOKIEL, 1975 b. Water composition and biogeochemical gradients in the Canton atoll lagoon. II. Budgets of phosphorus, nitrogen, carbon dioxide, and particulate materials. *Mar. Sci. Communities*, **1** (2) : 165-207.
- SMITH, S.V. & F. PESRET, 1974. Processes of carbon dioxide flux in the Fanning Island lagoon. *Pacif. Sci.*, **28** (3) : 225-245.
- SOROKIN, Yu. I., 1973. Microbiological aspects of the productivity of coral reefs. In : Biology and geology of coral reefs, O.A. Jones & R. Endean, Edit., Academic Press, New York and London, Vol. II, Biology (1) : 17-45.
- SOURNIA, A., 1969. Cycle annuel du phytoplancton et de la production primaire dans les mers tropicales. *Mar. Biol.*, **3** (4) : 287-303.
- SOURNIA, A., 1976. Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbionts. *Mar. Biol.*, **37** (1) : 29-32.
- SOURNIA, A., 1977. Analyse et bilan de la production primaire dans les récifs coralliens. *Annls Inst. océanogr., Paris*, **53** (1) : 47-74.
- SOURNIA, A & M. RICARD, 1975 a. Production primaire planctonique dans deux lagons de Polynésie Française (île de Moorea et atoll de Takapoto). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci Paris, Sér. D*, **280** (6) : 741-743.
- SOURNIA, A. & M. RICARD, 1975 b. Phytoplankton and primary productivity in Takapoto atoll, Tuamotu Islands. *Micronesica*, **11** (2) : 159-166.
- STRICKLAND, J.D.H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, **122** : viii-172 p.
- STRICKLAND, J.D.H. & T.R. PARSONS, 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, **167** : 311 p. + errata.

VON ARX, W.S., 1948. The circulation systems of Bikini and Rongelap lagoons. *Trans. Am. geophys. Un.*, 29 (6) : 861-870. [Publié à nouveau, sous une forme légèrement réduite, en 1954 : voir référence suivante].

VON ARX, W.S., 1954. Circulation systems of Bikini and Rongelap lagoons. Bikini and nearby atolls, Marshall Islands. *Prof. Pap. U.S. geol. Surv.*, 260 (B) : 265-273.

Reçu le 22 juillet 1976

Selon une minute topographique au 1/20 000, levée en avril 1969 par la Mission Hydrographique de Polynésie Française, les dimensions de l'atoll sont de 20 km (longueur max.) sur 6,8 km (largeur max.). Ces dimensions étant sensiblement supérieures à celles que nous indiquons, le volume du lagon se trouve accru et le temps de résidence passerait de 4 à 6 ans.

**DIMENSIONS, POIDS SEC, VALEUR CALORIFIQUE
ET COURBES DE CROISSANCE
DE DEUX POPULATIONS NATURELLES
DE COPÉPODES PLANCTONIQUES
EN MÉDITERRANÉE**

par Claude RAZOULS et Suzanne RAZOULS
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

During an annual cycle in a neritic area of the Gulf of Lion (Banyuls-sur-Mer), several biological characteristics have been measured on two natural populations of pelagic copepods: *Centropages typicus* and *Temora stylifera*.

The linear dimensions and the biovolume of the adults which vary depending on the thermic cycle, are constant from one year to another. The dry weights show strong short-term variations, which hinder any length-weight relation. The calorific values, correlated to dry weight, are 3.78 and 4.67 cal/mg for males and females *C. typicus*, and 4.04 and 4.24 cal/mg for *T. stylifera*.

The growth exponential coefficient (k_e medium) are: between C_2 and C_5 : 0.051, and 0.13 between C_5 and C_6 for *C. typicus*; and respectively 0.090 and 0.15 for *T. stylifera*.

Ce travail a été entièrement effectué sur des populations naturelles de *Centropages typicus* et *Temora stylifera*, Copépodes planctoniques particulièrement abondants dans la province néritique du Golfe du Lion. Cette étude a pour but d'une part de vérifier la constance des variations dimensionnelles, par référence à un travail antérieur (RAZOULS et GUINNESS, 1973), d'autre part de

déterminer la croissance à partir de la mesure des biomasses réelles exprimées en poids sec, après traitement suivant la méthode de LOVEGROVE (1966).

MÉTHODES

Les animaux sont prélevés à l'aide d'un filet WP₂ (soie de 0,200 mm de vide de maille) et d'un filet à phytoplancton (vide de maille de 0,090 mm), tirés obliquement du fond à la surface, sur des fonds de 40 mètres dans la baie de Banyuls. La fréquence des pêches est de une tous les quinze jours. Dès le retour au laboratoire, les animaux sont tués au formol à 5 %, la concentration finale de formol dans l'eau ne dépassant pas 0,05 %. Des échantillons de 100 à 200 adultes, de chaque sexe et de 200 à 600 copépodites de chaque stade, sont placés dans des coupelles et desséchés à l'étuve (70°) après rinçage rapide à l'eau douce afin d'éliminer les traces de formol et de sel. Ces échantillons sont pesés au 1/100^e de mg à l'aide d'une électro-balance Cahn. Des lots de 20 individus pris au hasard sont utilisés pour les mesures corporelles suivantes : longueur et largeur céphalothoraciques, longueur et largeur de l'abdomen, longueur de la furca, longueur totale. Ces mesures permettent de calculer le biovolume d'après la formule de PETIPA (1957) : $V = 1/6 \pi LT^2 + 1/4 \pi l^2$, où L et T sont les longueur et largeur du céphalotorax, l et t, les longueur et largeur de l'abdomen. En supposant un poids spécifique minimum de 1, on peut passer du biovolume à la biomasse exprimée en poids frais.

Les cycles des variations dimensionnelles et pondérales sont comparés au cycle thermique de la couche d'eau 0-30 mètres. Il a été montré préalablement (RAZOULS, 1974) que la température moyenne de cette couche d'eau représente la meilleure synthèse de la structure hydrologique où évoluent les animaux au cours de leurs migrations nycthérales.

Les mesures de valeur calorifique ont été effectuées sur les échantillons préalablement pesés, à l'aide d'une micro-bombe calorimétrique Phillipson.

I. — VARIATIONS DIMENSIONNELLES DES ADULTES

Les mesures ont été effectuées de 1973 à 1974.

VARIATIONS DE LA LONGUEUR DU CÉPHALOTHORAX.

La longueur du céphalothorax a été choisie comme indice de référence des variations dimensionnelles au cours de l'année, en

raison de la grande précision des mesures. Celles-ci se rapportent à la vue dorsale (dans le plan sagittal) excluant les pointes du 5^e segment thoracique.

Les courbes de la Figure 1, représentent l'évolution de la taille des classes dominantes (C.D.). Aucune différence significative n'apparaît entre celles-ci et l'ensemble de l'échantillon. Comme il avait été noté pour les années 1965-1966, les variations de la longueur céphalothoracique sont comparables pour les deux espèces et les deux sexes. Les dimensions maximales sont constatées en avril pour les deux espèces alors que les tailles minimales sont observées à la mi-juin pour *C. typicus* et fin juillet pour *T. stylifera* (Tabl. I).

TABLEAU I

Dimensions extrêmes (mm) et pourcentages de diminution de la longueur du céphalothorax.

		Max.	Min.	p. cent de diminution
<i>C. typicus</i>	♂	1,188	0,961	19,1
	♀	1,260	0,976	22,5
<i>T. stylifera</i>	♂	1,125	0,900	20,0
	♀	1.220	0,909	25,5

Les variations de la taille en fonction du temps révèlent les effets de la température et permettent de mettre en évidence la succession des générations au cours de l'année.

VARIATIONS DE LA LONGUEUR TOTALE.

On peut déduire la longueur totale de celle du céphalothorax après détermination des valeurs du rapport L_c/L_t (Tab. II).

TABLEAU II

Valeurs du rapport L_c/L_t (représentées par \bar{X}).

		n	\bar{x}	Sm	C_v
<i>C. typicus</i>	♂	26	0,67	0,0014	1,20
	♀	26	0,66	0,0028	2,24
<i>C. stylifera</i>	♂	23	0,60	0,0014	1,29
	♀	24	0,64	0,0025	1,94

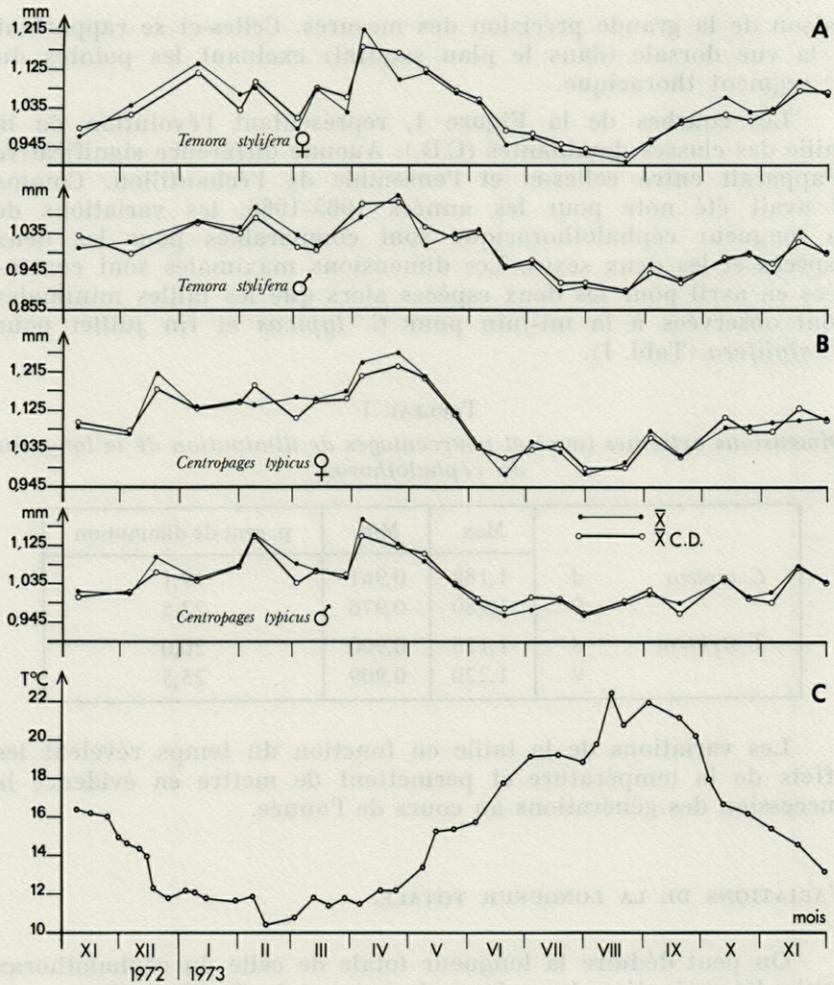


FIG. 1. — Variations saisonnières des longueurs céphalothoraciques des mâles et des femelles. A : *Temora styliifera* ; B : *Centropages typicus* ; C : température moyenne de la couche d'eau 0-30 mètres.

Les valeurs maximales au cours de l'année sont observées en avril pour *T. styliifera* avec 1,908 mm pour les femelles et 1,790 mm pour les mâles. Elles sont minimales fin juillet début août, avec les dimensions de 1,432 mm et 1,507 mm, respectivement pour les femelles et les mâles.

Chez *C. typicus*, les longueurs maximales s'observent en avril, 1,898 mm pour les femelles et 1,700 mm pour les mâles. Les lon-

guez minimales sont plus précoces que pour l'espèce précédente, fin juin - courant juillet avec, 1,498 mm pour les femelles et 1,440 mm pour les mâles.

Les pourcentages de diminution des longueurs totales entre le printemps et l'été sont de 15 p. cent et 16 p. cent pour les mâles de *C. typicus* et *T. stylifera* et de 21 p. cent et 25 p. cent pour les femelles.

BIOVOLUMES.

Calculés à partir des dimensions, longueur et largeur du céphalothorax et de l'abdomen, les biovolumes varient dans le même sens. Le fait d'inclure ou non la longueur de la furca dans les calculs, ne modifie pas sensiblement les résultats (Tab. III).

TABLEAU III

Valeurs extrêmes des biovolumes et pourcentages de diminution.

		Max.	Min.	p. cent
<i>C. typicus</i>	♂	0,115	0,070	39
	♀	0,157	0,085	46
<i>T. stylifera</i>	♂	0,193	0,098	49
	♀	0,278	0,139	50

Pour les deux espèces, les maximums ont lieu courant avril et les minimums, fin juillet - début août.

On peut calculer le biovolume à partir des seules mesures céphalothoraciques (L_C) ou de la longueur totale (L_t) d'après les équations :

pour *C. typicus*

$$\begin{array}{l} \delta \left[\begin{array}{l} V_{mm^3} = 0,200 L_C - 0,120 \quad (r = 0,94, n = 26) \\ V_{mm^3} = 0,140 L_t - 0,131 \quad (r = 0,94, n = 26) \end{array} \right. \\ \quad \left[\begin{array}{l} V_{mm^3} = 0,310 L_C - 0,223 \quad (r = 0,96, n = 26) \\ V_{mm^3} = 0,205 L_t - 0,224 \quad (r = 0,89, n = 26) \end{array} \right. \end{array}$$

pour *T. stylifera*

$$\begin{array}{l} \delta \left[\begin{array}{l} V_{mm^3} = 0,426 L_C - 0,282 \quad (r = 0,90, n = 23) \\ V_{mm^3} = 0,228 L_t - 0,235 \quad (r = 0,95, n = 24) \end{array} \right. \\ \quad \left[\begin{array}{l} V_{mm^3} = 0,510 L_C - 0,337 \quad (r = 0,95, n = 24) \\ V_{mm^3} = 0,344 L_t - 0,335 \quad (r = 0,95, n = 23) \end{array} \right. \end{array}$$

Il a été établi dans un travail antérieur (RAZOULS et GUINNESS, 1973) qu'une étroite relation existe entre la température moyenne

des différentes couches d'eau où se déplacent les animaux et les variations de la taille, donc du biovolume. Le cycle thermique de l'eau pour les années correspondantes est décrit sur la Figure 2 C.

Le calcul des relations entre température d'une part, longueur et biovolume d'autre part, donnent des résultats semblables à ceux trouvés préalablement.

Une légère différence entre ces deux séries de mesures, se traduit par une diminution de la valeur de l'ordonnée à l'origine, cette diminution est de l'ordre de 5 p. cent pour les longueurs céphalothoraciques et les longueurs totales et de 18 p. cent pour les biovolumes. La décroissance des mesures corporelles peut s'expliquer par des températures estivales plus chaudes en 1973. Les écarts de taille sont les plus importants pour les longueurs totales; les écarts minimums et maximums sont respectivement de 3 et 167 μ . Pour les biovolumes les diminutions atteignent 0,024 mm³ pour *C. typicus* et 0,054 mm³ pour *T. stylifera*.

II. — VARIATIONS PONDÉRALES DES ADULTES

Les variations de poids au cours d'une année sont représentées sur la Figure 2 et résumées dans le Tableau IV.

TABLEAU IV

Valeurs moyennes annuelles des poids secs (en mg).

		moyennes	valeurs extrêmes
<i>C. typicus</i>	♂	0,0471	0,010 - 0,110
	♀	0,0473	0,010 - 0,098
<i>T. stylifera</i>	♂	0,0421	0,011 - 0,089
	♀	0,0476	0,011 - 0,095

MARSHALL (1933) a montré que dans l'estuaire de la Clyde, les variations du poids de *C. finmarchicus* sont fortement corrélées avec les variations de taille et en liaison avec la richesse nutritive du milieu.

De nombreux auteurs ont cherché à établir la relation Poids sec - Longueur, soit dans des échantillons localisés dans le temps et l'espace, soit à partir d'échantillons plurispécifiques. Ces auteurs ont obtenu des équations servant de point de départ à des calculs ultérieurs (GAUDY, 1970 ; NIVAL et coll., 1972, 1974). Chez les auteurs russes (PETIPA, 1957 ; SHMELEVA, 1965), le poids est extrapolé à partir des biovolumes.

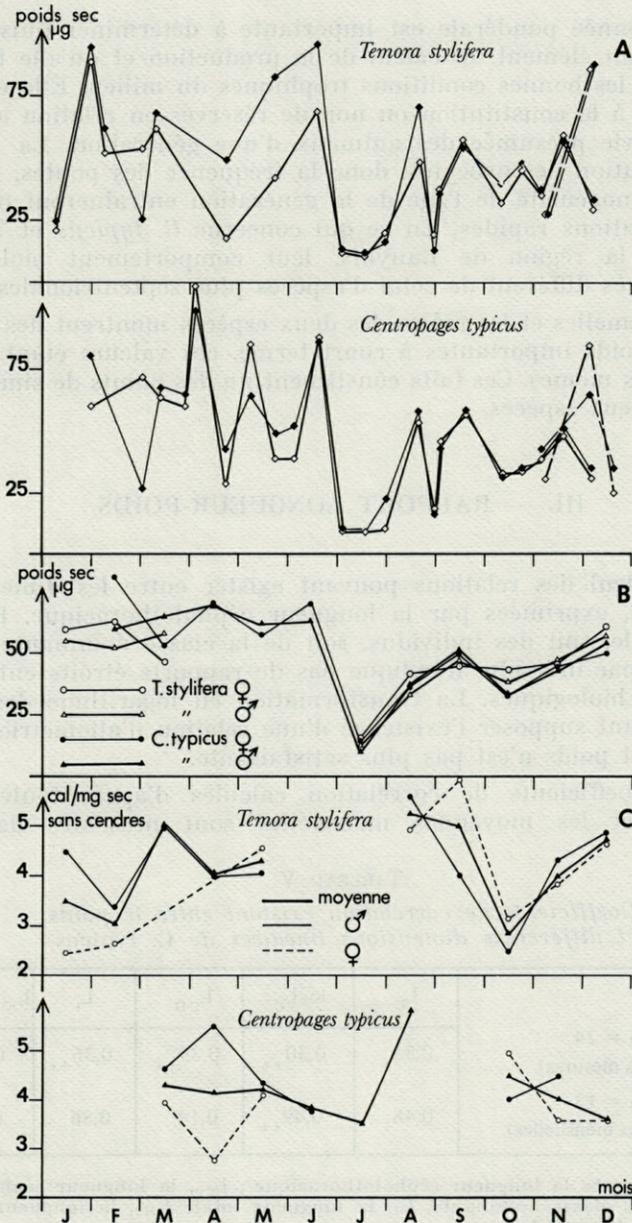


FIG. 2. — A : évolution saisonnière des poids secs de *Temora stylifera* et *Centropages typicus* ; B : moyennes mensuelles des variations pondérales ; C : valeurs calorifiques (moyennes mensuelles) des adultes de *Temora stylifera* et *Centropages typicus*.

La donnée pondérale est importante à déterminer puisqu'elle constitue un élément du calcul de la production et qu'elle traduit également les bonnes conditions trophiques du milieu. Elle est liée également à la constitution ou non de réserves en relation avec la durée de vie présumée des animaux d'une génération. La vitesse de constitution des ovocytes, donc la fréquence des pontes, la fertilité, l'homogénéité de l'âge de la génération entraîneront ou non des fluctuations rapides. En ce qui concerne *C. typicus* et *T. stylifera* de la région de Banyuls, leur comportement biologique apparaît très différent de celui d'espèces plus septentrionales.

Les femelles et les mâles des deux espèces montrent des variations de poids importantes à court terme, ces valeurs étant sensiblement les mêmes. Ces faits constituent un des points de similitude entre les deux espèces.

III. — RAPPORT LONGUEUR-POIDS

Le calcul des relations pouvant exister entre les dimensions corporelles, exprimées par la longueur céphalothoracique, la longueur totale, soit des individus, soit de la classe dominante, et le poids sec par individu, n'indique pas de rapports étroits entre ces grandeurs biologiques. La transformation en logarithme des données, laissant supposer l'existence d'une relation d'allométrie entre longueur et poids n'est pas plus satisfaisante.

Les coefficients de corrélation calculés d'après toutes nos mesures, et les moyennes mensuelles sont présentés dans le Tableau V.

TABLEAU V

Coefficients de corrélation existant entre le poids et différentes dimensions linéaires de C. typicus.

	L_C	$\log L_C$	L_{CD}	L_t	L_{tCD}
n = 24 (toutes les mesures)	0,31 ₊	0,30 ₊₊	0,39 ₊₊	0,36 ₊₊	0,025
n = 13 (moyennes mensuelles)	0,48 ₊	0,49 ₊₊	0,14	0,56	0,34 ₊

L_C représente la longueur céphalothoracique ; L_{CD} , la longueur céphalothoracique de la classe dominante, L_t , la longueur totale L_{tCD} la longueur totale de la classe dominante.

Seule la valeur 0,56 est réellement significative (probabilité entre 95 et 98 %).

+ Probabilité inférieure à 90 %.

++ Probabilité inférieure à 95 %.

Une bonne relation existe uniquement entre longueur totale du corps et poids au niveau des moyennes mensuelles. Elle est le reflet de l'action des variations thermiques au moment de l'arrivée à l'état adulte des individus. La courbe moyenne des poids des animaux évolue au cours de l'année, parallèlement à celle des longueurs (Fig. 2). Les poids les plus forts sont observés pendant les saisons froides, les plus faibles en été, ce qui rejoint l'hypothèse de MARSHALL d'un rythme des poids lié au cycle d'abondance de la nourriture.

Pour *T. stylifera*, aucun des coefficients de corrélation calculé sur les mêmes grandeurs n'est significatif à 90 %.

Il paraît donc peu adéquat d'établir une équation traduisant un rapport longueur-poids.

IV. — CALORIMÉTRIE

Les premières mesures des valeurs calorifiques effectuées sur un échantillonnage d'espèces variées du zooplancton, ont été faites par SLOBODKIN et RICHMANN (1961). Une synthèse de PRUS (1970) résume les travaux de calorimétrie réalisés au cours des dix dernières années. Il s'agit le plus souvent de données instantanées et fragmentaires sur des *Calanus* ou des Copépodes d'eau douce.

Une seule étude approfondie concernant *C. finmarchicus* a été faite (COMITA et coll., 1966).

Les valeurs exprimées en calories/g de matière sèche s'échelonnent entre 6 470 et 7 935. Les auteurs montrent que la valeur calorifique suit les variations saisonnières de poids.

Nos valeurs calorifiques obtenues à partir d'échantillons monospécifiques de *C. typicus* et *T. stylifera* sont données dans le Tableau VI.

Les valeurs calorifiques de *Centropages* et *Temora* sont plus faibles que celles observées chez les *Calanus*, elles s'échelonnent de 2,78 cal/mg minimum à 8,87 cal/mg maximum pour *C. typicus* et de 2,49 cal/mg à 6,83 cal/mg pour *T. stylifera*. Ces différences proviennent sans doute de la possibilité pour les *Calanus* de stocker des lipides en quantité appréciable. La teneur en calories (exprimée en calorie/mg de poids sec) suit une évolution saisonnière, avec une poussée au début du printemps et en fin d'été (août-septembre), positivement corrélée au poids sec des animaux (Fig. 2 C). Une relation linéaire de la forme $Y = aX + b$, où Y représente le

TABLEAU VI

Variations des valeurs calorifiques des adultes de *C. typicus* et *T. stylifera*, en fonction de la saison (exprimées en calories).

Mois	<i>C. typicus</i> mâle		<i>C. typicus</i> femelle		<i>T. stylifera</i> mâle		<i>T. stylifera</i> femelle	
	/mg sec sans cendre	/animal	/mg sec sans cendre	/animal	/mg sec sans cendre	/animal	/mg sec sans cendre	/animal
Janvier	—	—	—	—	4,51	0,090	2,49	0,053
Février	—	—	—	—	3,41	0,159	2,66	0,159
Mars	4,64	0,130	3,82	0,125	5,05	0,164	—	—
Avril	5,50	0,099	2,78	0,101	4,02	0,036	—	—
Mai	4,37	0,100	4,13	0,125	4,09	0,106	4,58	0,144
Juin	3,77	0,073	—	—	—	—	—	—
Juillet	(8,87)	(0,116)	3,57	0,047	(6,98)	(0,101)	(5,29)	(0,091)
Août	5,87	0,219	(3,89)	(0,048)	5,61	0,179	4,94	0,210
Septembre	—	—	—	—	4,04	0,093	5,97	0,087
Octobre	4,03	0,072	4,94	0,111	2,54	0,060	3,17	0,095
Novembre	4,50	0,070	3,58	0,088	4,34	0,097	3,85	0,087
Décembre	—	—	3,57	0,103	4,88	0,110	4,65	0,120
Moyennes	4,67	0,109	3,78	0,100	4,24	0,109	4,04	0,119

Les valeurs () ont été obtenues en 1976 et n'ont pas été comptées dans la moyenne.

nombre de calories par animal et X, le poids sec d'un individu, prend la forme :

$Y = 0,002 X + 0,0001$ ($n = 9$, $r = 0,90$) pour *C. typicus* et
 $Y = 0,002 X + 0,024$ ($n = 10$, $r = 0,62$) pour *T. stylifera*, X et Y étant des valeurs mensuelles.

Les coefficients de corrélation sont significatifs à 95 %, ils sont identiques si l'on prend toutes les valeurs expérimentales. Aucune différence significative n'apparaît entre les valeurs calorifiques des mâles et des femelles des deux espèces.

V. — CROISSANCE PONDÉRALE DES POPULATIONS DANS DES CONDITIONS NATURELLES

EVOLUTION DU POIDS DES COPÉODITES.

Les Figures 3 A et 3 B retracent l'évolution au cours de l'année des poids secs des différents stades copéodites, jusqu'à l'adulte, en fonction des différentes générations observées (RAZOULS, 1974).

Ces courbes sont caractérisées par une croissance en trois phases : la première phase correspond à l'évolution de l'œuf aux premiers stades copépodites 1 ou 2 (selon les possibilités offertes par les pêches de plancton), la deuxième phase se situe entre les stades copépodites 2 (ou 1) et 5, enfin la dernière correspond à l'accroissement entre le stade 5 et l'adulte. Le poids des œufs a été estimé d'après le calcul de leur biovolume et une densité voisine de 1.

Le coefficient journalier exponentiel de croissance k_e a été déterminé pour chaque génération à partir de l'expression : $W_t = W_0 e^{k_e t}$, dans laquelle W représente le poids sec et t l'intervalle

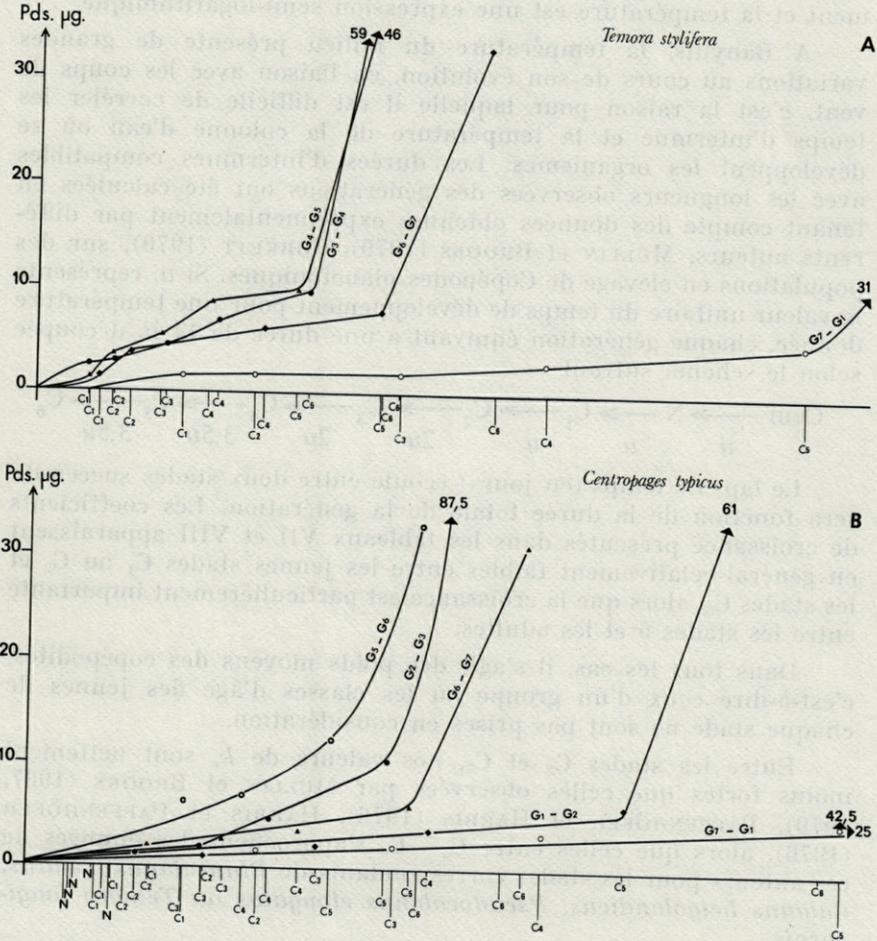
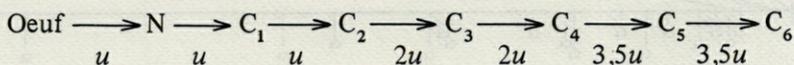


FIG. 3. — Courbes de croissance des différentes générations. A : de *Temora stylifera* ; B : de *Centropages typicus* (durée d'une génération : 14 unités).

de temps entre deux stades successifs. Ces intervalles de temps sont difficiles à déterminer dans le cas de l'évolution naturelle des populations. Une des causes essentielles du développement paraît bien due à la température, l'autre facteur étant la nutrition et plus particulièrement la concentration algale. La durée globale du développement est généralement déduite de l'étude des cycles annuels. Selon les conditions géographiques, il est plus ou moins aisé de suivre la succession des générations. Il apparaît toutefois que la vitesse de développement est sous la dépendance directe de la température du milieu (DEEVEY, 1960 ; RAZOULS, 1974). Pour GAUDY (1970) la meilleure expression liant la vitesse du développement et la température est une expression semi-logarithmique.

A Banyuls, la température du milieu présente de grandes variations au cours de son évolution, en liaison avec les coups de vent, c'est la raison pour laquelle il est difficile de corrélérer les temps d'intermue et la température de la colonne d'eau où se développent les organismes. Les durées d'intermue compatibles avec les longueurs observées des générations ont été calculées en tenant compte des données obtenues expérimentalement par différents auteurs, MULLIN et BROOKS (1970), CORKETT (1970), sur des populations en élevage de Copépodes planctoniques. Si u , représente la valeur unitaire du temps de développement pour une température donnée, chaque génération équivaut à une durée de $14 u$, découpée selon le schéma suivant :



Le laps de temps (en jours) écoulé entre deux stades successifs sera fonction de la durée totale de la génération. Les coefficients de croissance présentés dans les tableaux VII et VIII apparaissent en général relativement faibles entre les jeunes stades C_1 ou C_2 et les stades C_5 , alors que la croissance est particulièrement importante entre les stades 5 et les adultes.

Dans tous les cas, il s'agit des poids moyens des copépodites, c'est-à-dire ceux d'un groupe où les classes d'âge des jeunes de chaque stade ne sont pas prises en considération.

Entre les stades C_2 et C_5 , nos valeurs de k_e sont nettement moins fortes que celles observées par MULLIN et BROOKS (1967, 1970), PAFFENHÖFER et HARRIS (1976), HARRIS et PAFFENHÖFER (1976), alors que celles entre $C_5 - C_6$ s'approchent des données de ces auteurs pour les stades correspondants de *Rhincalanus nasutus*, *Calanus helgolandicus*, *Pseudocalanus elongatus* ou *Temora longicornis*.

TABLEAU VII

Accroissement de Centropages typicus entre l'œuf et l'adulte pour différentes générations.

	Oeuf	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆
G_1-G_2 Δ_t jours	10,8	5,40	10,8	10,8	18,9	18,9	
Accroiss. W_t/W_0 en pds.	← 55,0 →		2,00	1,77	1,61	9,68	
Accroiss./j.	← 3,39 →		0,18	0,16	0,085	0,51	
k_e /j.	← 0,24 →		0,064	0,053	0,025	0,12	
k_e moyen			← 0,04 →				
G_2-G_3 Δ_t jours	6,4	3,2	6,4	6,4	11,2	11,2	
Accroiss. W_t/W_0 en pds.	← 55,0 →		1,82	2,40	2,39	7,61	
Accroiss./j.	← 5,73 →		0,28	0,37	0,21	0,68	
k_e /j.	← 0,42 →		0,093	0,136	0,078	0,18	
k_e moyen			← 0,10 →				
G_5-G_6 Δ_t jours	5,6	2,8	5,6	5,6	8,4	8,4	
Accroiss. W_t/W_0 en pds.	← 320,0 →			1,09	1,78	2,64	
Accroiss./j.	← 22,86 →			0,19	0,21	0,31	
k_e /j.	← 0,41 →			0,015	0,069	0,11	
k_e moyen			← 0,042 →				
G_6-G_7 Δ_t jours	7,2	3,6	7,2	7,2	10,8	10,8	
Accroiss. W_t/W_0	← 103,0 →		1,31	1,30	1,74	5,08	
Accroiss./j.	← 9,54 →		0,18	0,18	0,16	0,47	
k_e /j.	← 0,43 →		0,037	0,036	0,051	0,15	
k_e moyen			← 0,041 →				
G_7-G_1 Δ_t jours	14,2	7,1	14,2	14,2	24,8	24,8	
Accroiss. W_t/W_0	← 85,0 →		1,29	1,59	1,48	8,17	
Accroiss./j.	← 2,39 →		0,091	0,11	0,059	0,33	
k_e /j.	← 0,12 →		0,017	0,032	0,015	0,085	
k_e moyen			← 0,021 →				

CONCLUSIONS

Les points essentiels qui ressortent de cette étude sont les suivants :

1) Les dimensions linéaires des adultes ne montrent pas de différences d'une année à l'autre, autres que celles occasionnées par de légères variations du cycle thermique.

TABLEAU VIII
Accroissement de Temora stylifera entre l'œuf et l'adulte pour différentes générations.

		Oeuf	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆
G_3-G_4	Δ_t jours	5	2,5	5	5	8,75	8,75	
	Accroiss. en pds W_t/W_o	131,0	1,14	1,53	1,52	1,37	6,14	
	Accroiss./j.	26,2	0,45	0,31	0,30	0,16	0,70	
	$k_e/j.$	0,98	0,052	0,084	0,084	0,035	0,21	
	k_e moyen		← 0,064 →					
G_4-G_5	Δ_t jours	5	2,36	4,7	4,7	8,26	8,26	
	Accroiss. en pds W_t/W_o	61,5	2,84	1,57	1,58	1,11	4,74	
	Accroiss./j.	12,3	1,20	0,33	0,34	0,13	0,57	
	$k_e/j.$	0,82	0,44	0,096	0,097	0,012	0,189	
	k_e moyen		← 0,16 →					
G_6-G_7	Δ_t jours	6	3		12,8	11,2	11,2	
	Accroiss. en pds W_t/W_o	75,0	2,52		1,66	1,24	4,23	
	Accroiss./j.	12,5	0,84		0,13	0,11	0,38	
	$k_e/j.$	0,72	0,31		0,040	0,019	0,13	
	k_e moyen		← 0,12 →					
G_7-G_1	Δ_t jours	14	7	14	14	24,5	24,5	
	Accroiss. en pds W_t/W_o	81,0	1,11	1,05	1,58	1,66	6,2	
	Accroiss./j.	5,78	0,16	0,075	0,11	0,068	0,25	
	$k_e/j.$	0,31	0,015	0,0035	0,032	0,021	0,074	
	k_e moyen		← 0,018 →					

2) Les rapports des longueurs céphalothoraciques aux longueurs totales sont constantes.

3) Les biovolumes peuvent être déduits des L_C et L_t , une bonne corrélation existant entre ces trois dimensions.

4) Les poids secs montrent au cours d'un cycle annuel des variations importantes à court terme.

5) Il est impossible de mettre en évidence une bonne relation linéaire (ou logarithmique) entre longueur et poids.

6) Les valeurs calorifiques moyennes sont de 3,78 et 4,67 cal/mg pour les mâles et les femelles de *C. typicus* et de 4,04 et 4,24 cal/mg pour les mâles et les femelles de *T. stylifera*.

7) Les variations saisonnières des valeurs calorifiques sont corrélées au poids sec des animaux.

8) Les coefficients exponentiels de croissance sont calculés à partir des données pondérales et des durées de génération estimées par l'observation des populations naturelles *in situ*. Pour *C. typicus*,

k_e moyen = 0,051 entre C_2 et C_5 et 0,13 entre C_5 et C_6 , pour *T. stylifera* ces coefficients sont respectivement de 0,090 et 0,15.

RÉSUMÉ

Divers caractères biologiques ont été mesurés sur deux populations naturelles de Copépodes pélagiques : *Centropages typicus* et *Temora stylifera* au cours d'un cycle annuel dans une province néritique du Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer).

Les dimensions linéaires et le biovolume des adultes, variables en fonction du cycle thermique, sont constants d'une année à l'autre. Les poids secs montrent des variations importantes à court terme qui rendent impossible toute relation longueur-poids. Les valeurs calorifiques corrélées aux poids secs sont de 3,78 et 4,67 cal/mg pour les mâles et les femelles de *C. typicus* et de 4,04 et 4,24 cal/mg chez *T. stylifera*.

Les coefficients exponentiels de croissance (k_e moyen) sont, pour *C. typicus* entre C_2 et C_5 : 0,051 et 0,13 entre C_5 et C_6 ; pour *T. stylifera*, respectivement : 0,090 et 0,15.

ZUSAMMENFASSUNG

Verschiedene biologische Parameter wurden bei zwei natürlichen Populationen pelagischer Copepoden gemessen : bei *Centropages typicus* und *Temora stylifera* während eines Jahreszyklus im neritischen Bereich des Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer).

Die linearen Abmessungen und das Biovolumen der Adulten, die in Abhängigkeit vom Temperaturzyklus variieren, weisen keine jährlichen Schwankungen auf. Die jeweiligen Trockengewichte zeigen starke kurzfristige Schwankungen, die es verunmöglichen, eine Länge/Gewicht-Relation festzustellen. Die auf das Trockengewicht bezogenen kalorischen Werte betragen 3,78 und 4,67 cal/mg für Männchen und Weibchen von *C. typicus*, und 4,04 bzw. 4,24 cal/mg bei *T. stylifera*.

Die Exponentialkoeffizienten des Wachstums (k_e -Mittelwert) betragen bei *C. typicus* zwischen C_2 und C_5 : 0,051, und zwischen C_5 und C_6 : 0,13 ; bei *T. stylifera* entsprechend : 0,090 bzw. 0,15.

BIBLIOGRAPHIE

- COMITA, G.W., S.M. MARSHALL & A.P. ORR, 1966. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XIII. Seasonal changes in weight, calorific value and organic matter. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **46** : 1-17.
- CORKETT, C.J., 1970. Techniques for breeding and rearing Calanoid Copepods. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **20** (1-4) : 318-324.
- DEEVEY, G.B., 1960. Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine Copepods in some Eastern American and Western European Waters. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **12** (1) : 1-44.
- GAUDY, R., 1970. Contribution à la connaissance du cycle biologique et de la physiologie des Copépodes du Golfe de Marseille. *Thèse Doc., Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille II*.
- HARRIS, R.P. & G.A. PAFFENHÖFER, 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **56** : 675-690.
- LOVEGROVE, T., 1966. The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. In : H. BARNES, Some contemporary studies in Marine Science, 429-467.
- MARSHALL, S.M., 1933. On the biology of *Calanus finmarchicus*. II. - Seasonal variations in the size of *C. finmarchicus* in the Clyde sea area. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **19** : 111-138.
- MULLIN, M.M. & E.R. BROOKS, 1967. Laboratory culture, growth rate and feeding behaviour of a planktonic marine Copepod. *Limnol. Oceanogr.*, **12** : 657-666.
- MULLIN, M.M. & E.R. BROOKS, 1970. Growth and metabolism of two planktonic marine Copepods as influenced by temperature and type of food. In : J.H. STEELE, Marine food chains : 74-95.
- NIVAL, P., S. NIVAL & I. PALAZZOLI, 1972. Données sur la respiration de différents organismes communs dans le plancton de Villefranche-sur-Mer. *Mar. Biol.*, **17** (1) : 63-76.
- NIVAL, P., G. MALARA & R. CHARRA, 1974. Etude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes planctoniques dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **15** : 231-260.
- PAFFENHÖFER, G.A. & R.P. HARRIS, 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic Copepods *Pseudocalanus elongatus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **56** : 327-344.
- PETIPA, T.S., 1957. On average weight of common forms of zooplankton in the Black Sea. *Trudy Sevastopol'. biol. Sta.*, **9** : 39-57.
- PRUS, T., 1970. Calorific value of animals as an element of bioenergetical investigations. *Polskie Archiwum Hydrobiol.*, **17** (1-2) : 183-199.

- RAZOULS, C. & C. GUINNESS, 1973. Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimations de la production. II. Variations dimensionnelles et mesures de la croissance. *Cah. Biol. mar.*, **14** : 413-427.
- RAZOULS, C., 1974. Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimation de la production. III. Dynamique des populations et calcul de leur production. *Cah. Biol. mar.*, **15** : 51-88.
- SHMELEVA, A.A., 1965. Weight characteristics of the zooplankton of the Adriatic sea. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **65**, 1351 : 1-24.
- SLOBODKIN, L.B. & S. RICHMAN, 1961. Calories/gm in species of animals. *Nature*, **191** (4785) : 299.

Reçu le 25 octobre 1976

ALEVINAGE ET EXPLOITATION DES ÉTANGS SAUMÂTRES DE LA RÉGION D'ARCACHON⁽¹⁾

par G. LASSERRE (*), P.J. LABOURG (**) et T. DO-CHI (*)

(*) *Laboratoire d'Hydrobiologie marine, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier Cédex, France.*

(**) *Institut Universitaire de Biologie marine, Université de Bordeaux I, 2, rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France.*

ABSTRACT

We practised experimental fishing in some brackish ponds of Arcachon Bay, using Mediterranean fishing nets called "Capetchade" and fry trap nets.

The sampling methods employed have revealed the qualitative and quantitative characteristics of the natural frying of the ponds.

Comparisons between Mediterranean and Atlantic ponds based on stocks of bass (*Dicentrarchus labrax*) grey mullet (*Crenimugil labrosus*, *Liza ramada*), gilt head (*Sparus auratus*) and eel (*Anguilla anguilla*), show that production is higher in Atlantic ponds.

The structure of the bass samples reveals a light representation of the group I age in the ponds contrary to what happens in Arcachon Bay. A rough estimate of the stock gives us about 8 000 eels of a total length higher than 33,5 cm per ha. Coefficients of mortality and of fishing mortality of the bass are : $M = 0,30$ and $F = 0,49$.

In a future rational management of the bass, an increase in the fishing effort would give a very slight increase in the efficiency per recruit. The only possible management is to introduce fingerlings in large quantities.

(1) Ce travail a été réalisé avec le soutien financier du CNEXO.

INTRODUCTION

L'exploitation des stocks de poissons en cours de grossissement dans les « réservoirs » de la côte atlantique est très empirique (voir AMANIEU, 1967, 1973 ; DO-CHI et LAM-HOAI, 1971 ; LABOURG, 1976). Ce n'est que récemment que STEQUERT (1972) a apporté dans la région d'Arcachon les premières données quantitatives sur l'état des stocks et la situation de l'exploitation des classes âgées. Bien des inconnues subsistent, notamment sur le mécanisme et l'importance de l'alevinage naturel par le jeu des écluses, sur l'équilibre des populations en présence, principalement bars (ou loups), muges (ou mulets) et anguilles, enfin sur les directives d'exploitation qui pourraient être données pour améliorer la production.

C'est dans le but d'étudier ces problèmes, en utilisant à Arcachon des méthodes de pêche et des protocoles d'analyse des résultats expérimentés sur les étangs méditerranéens du Languedoc, que nous avons abordé le présent travail, réalisé conjointement par des chercheurs du laboratoire d'Hydrobiologie Marine de Montpellier et de l'Institut Universitaire de Biologie Marine d'Arcachon.

1. — ALEVINAGE DES RÉSERVOIRS A POISSONS DU DOMAINE DE GRAVEYRON

Dans le but de contrôler l'alevinage des étangs saumâtres de la région d'Arcachon, nous avons utilisé des méthodes d'échantillonnage efficaces dans les étangs méditerranéens. Ces méthodes nous avaient permis d'estimer la quantité d'alevins de daurades qui se trouvait dans les étangs de Thau et du Prévost (AMANIEU et LASSERRE, 1973, 1974 ; LASSERRE, 1974). Nous avons placé une capetchade (1) double dans le chenal de Certes (Fig. 1) et de Graveyron (2). De plus, nous avons testé d'autres engins : nasse de capetchade (1), piège à alevins (3) dans les esteys situés aux débouchés des écluses. Si l'utilisation de la capetchade ne pose aucun problème dans les étangs, il n'en n'est pas de même en milieu ouvert, dans le bassin d'Arcachon, en raison de la nature du fond des chenaux

(1) Voir description *in* LASSERRE, 1974.

(2) Cette étude n'eut pas été possible sans l'accueil extrêmement chaleureux et l'aide efficace que nous ont prodigués tout au long de ce travail, Mesdames de Moneys, propriétaires du domaine de Graveyron à Audenge. Qu'elles trouvent ici l'expression de nos remerciements.

(3) Voir description *in* ASSIE R. et LASSERRE G. (à paraître).

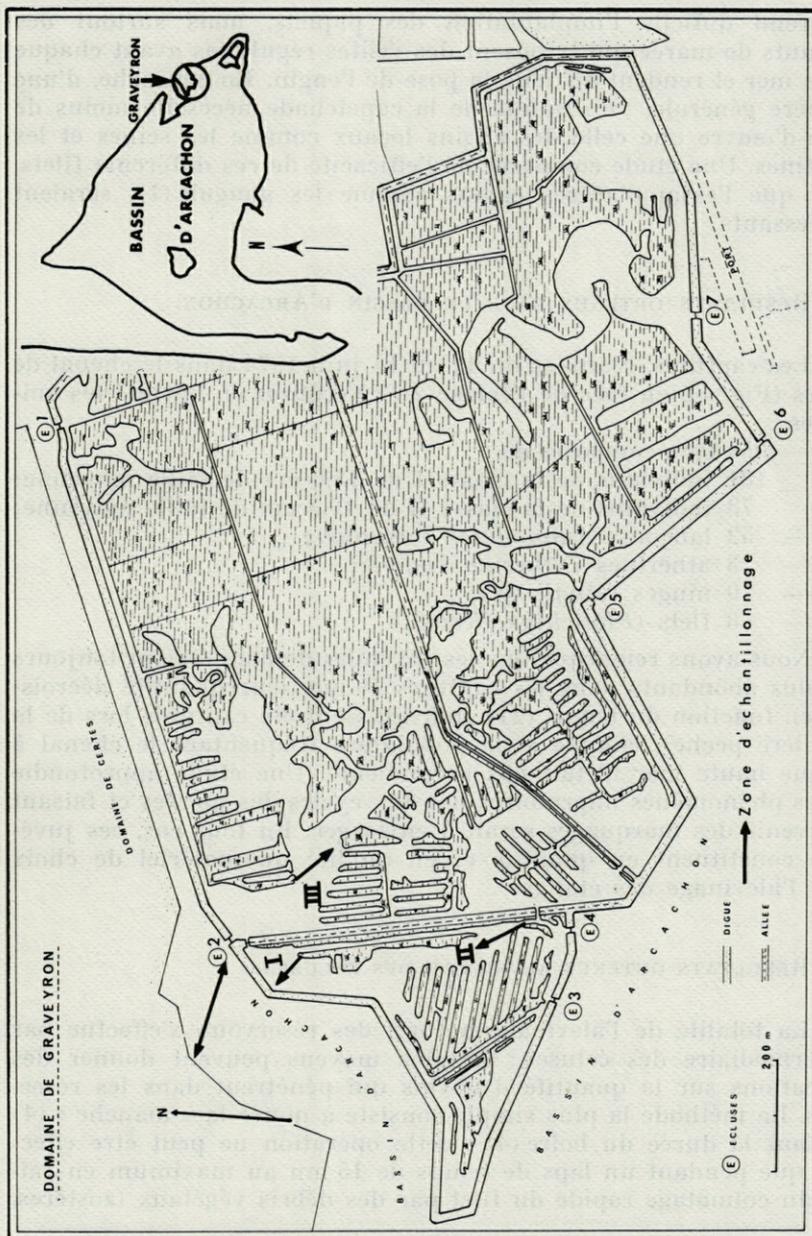


Fig. 1. — Topographie du domaine de Graveyron.

qui rend difficile l'implantation des piquets, mais surtout des courants de marée qui imposent des visites régulières avant chaque basse mer et rendent difficile la pose de l'engin. En revanche, d'une manière générale, l'utilisation de la capetchade nécessite moins de main-d'œuvre que celle des engins locaux comme les seines et les courtines. Une étude comparée de l'efficacité de ces différents filets, ainsi que l'essai d'autres engins comme les ganguis (1), seraient intéressants.

1.1. RÉSULTATS OBTENUS DANS LE BASSIN D'ARCACHON.

Les captures, réalisées du 11 au 14 juin 1974 dans le chenal de Certes (Fig. 1), en face de l'écluse 2 (« Verduret »), ont été les suivantes :

- 254 bars composés de :
 - 181 individus de la classe I de 13,6 cm de taille moyenne;
 - 73 individus de la classe II de 19,5 cm de taille moyenne;
- 52 lançons (*Ammodytes tobianus*);
- 23 athérines (*Atherina boyeri*);
- 9 muges (*Mugil* sp.);
- 3 flets (*Platichthys flesus*).

Nous avons remarqué que les juvéniles de bars étaient toujours les plus abondants dans les captures et que leur quantité décroissait en fonction du temps (217 individus ont été capturés lors de la première pêche), comme si la population fréquentant le chenal à chaque haute mer n'était pas permanente. Une étude approfondie de ces phénomènes migratoires liés aux cycles des marées et faisant intervenir des marquages serait à envisager. En tous cas, ces juvéniles constituent en quantité et en qualité un matériel de choix pour l'alevinage des étangs.

1.2. RÉSULTATS OBTENUS AU NIVEAU DES ÉCLUSES.

La totalité de l'alevinage naturel des réservoirs s'effectue par l'intermédiaire des écluses. Certains moyens peuvent donner des indications sur la quantité d'alevins qui pénètrent dans les réservoirs. La méthode la plus simple consiste à nouer la « manche » (4) pendant la durée du boire (4) ; cette opération ne peut être effectuée que pendant un laps de temps de 15 mn au maximum en raison du colmatage rapide du filet par des débris végétaux (zostères,

(4) Voir description in LABOURG P.J., 1976.

joncs), mais est susceptible d'être répétée plusieurs fois. Nous avons placé dans l'écluse deux types d'engins : une nasse de capetchade et un piège à alevins (3). Avec ce dernier nous avons obtenu les résultats suivants :

Ecluse n° (*)	Date	Nombre de bars capturés	Longueur moyenne en mm
E3	9/06	27	31
E3	10/06	0	
E4	11/06	93	29
E4	12/06	0	
E4	13/06	0	

Avec une nasse de capetchade nous avons obtenu les captures suivantes :

Ecluse n° (*)	Date	Nombre de bars capturées	Longueur moyenne en mm
E2	27/06	24	44
E2	28/06	4	
E2	29/06	0	
E2	30/06	0	

Les pièges à alevins comme les nasses de capetchade sont en mesure de donner des indications précises sur la quantité d'alevins qui se trouvent devant les écluses. Comme dans le chenal de Certes, les captures sont toujours importantes le premier jour, puis diminuent très rapidement comme si l'engin avait capturé la totalité du groupe, celui-ci n'étant remplacé qu'ultérieurement. On peut penser que l'alevinage des réservoirs se fait à peu près de la même façon et une étude des mécanismes du recrutement serait à lier au cycle des marées.

Remarque.

Les capetchades placées dans les réservoirs de Graveyron dans les secteurs I, II et III (Fig. 1) ne nous ont pas permis de capturer des

(*) Voir localisation Fig. 1.

(*) Voir localisation Fig. 1.

alevins de loup et de daurade (sauf un spécimen de 70 mm). En revanche dans les réservoirs de Malprat, nous avons capturé 135 alevins de loup en 24 h.

2. — INTÉRÊT DE L'UTILISATION DES CAPETCHADES POUR L'EXPLOITATION DES RÉSERVOIRS A POISSONS D'ARCACHON

2.1. MODE D'EXPLOITATION ACTUEL.

Les muges et les bars sont pêchés avec des tramails ou des lous (filets à une nappe de maille). L'anguille de dévalaison est capturée à l'écluse (5). Pour l'année 1971-1972, les rendements des étangs de Graveyron ont été les suivants : (d'après STEQUERT, 1972 et LABOURG, 1976).

Espèce	Poids pêché en kg/ha	Pourcentage	Effort de pêche
bars	28,5	20,6	26 à 35 jours/an
muges	57,2	41,3	
daurades	10	7,2	
total (bars + muges + daurades)	95,7	69,1	5 à 10 nuits/an
anguilles	42,8	30,9	

2.2. COMPARAISON DES RENDEMENTS DES ÉTANGS DE GRAVEYRON ET DES ÉTANGS DE LA CÔTE MÉDITERRANÉENNE.

Pour l'étang de Thau les rendements de la pêche en 1971 (d'après BONNET, 1973) ont été les suivants :

Espèce	Poids pêché en kg	Poids pêché en kg/ha	Pourcentage
bars	170.000	23	9
muges	320.000	43	17
daurades	30.000	4	2
total (bars + muges + daurades)	520.000	70	28
anguilles	1.340.000	179	72

(5) Voir LABOURG, 1976.

Pour les loupes, muges et daurades bien que l'ordre de grandeur des chiffres soit comparable, les rendements apparaissent supérieurs dans les étangs de Graveyron. En revanche, l'anguille est largement plus exploitée dans les étangs méditerranéens que dans les étangs arcachonnais ; elle représente 72 % des captures dans l'étang de Thau contre 18 % dans les étangs de Graveyron. Dans l'étang de Berre, les chiffres sont comparables à ceux de l'étang de Thau ; l'anguille représente 89 % des captures. Une telle différence entre la côte Atlantique et la côte Méditerranéenne est-elle imputable au mode d'exploitation ou bien s'agit-il de stocks d'importance différente ? Pour répondre à une telle question, nous avons utilisé les engins de pêche méditerranéens dans les étangs de Graveyron et effectué des marquages sommaires par ablation d'une nageoire pectorale.

Du 20 juin 1974 au 28 juin 1974, nous avons obtenu les captures suivantes par capetchade dans les secteurs I, II et III (Fig. 1) :
bars : 62 kg
anguilles : 375 kg.

Dans ces conditions, l'anguille représente 86 % des captures, soit à peu près le pourcentage obtenu dans les pêcheries lagunaires méditerranéennes. Bien que ce chiffre soit surestimé car il ne tient pas compte des muges, on retrouve des proportions comparables à celles de l'étang de Thau et de Berre. Ce résultat montre qu'un meilleur rendement en anguilles peut être obtenu dans les étangs de Graveyron par l'utilisation d'engins de pêche méditerranéens du type capetchade, en prenant certaines précautions car le maillage très faible de la nasse retient des juvéniles de muges et de bars qui survivent mal. En se référant aux proportions méditerranéennes et si le stock le supporte, 11 tonnes d'anguilles devraient pouvoir être exploitées annuellement dans les réservoirs de Graveyron.

3. — STRUCTURE DES POPULATIONS ET STOCK D'ANGUILLES ET DE BARS DES RÉSERVOIRS DE GRAVEYRON

3.1. POPULATION D'ANGUILLES.

Les mensurations effectuées conduisent à la structure suivante :

Classes tailles en cm	Fréquences	Classes tailles en cm	Fréquences
33,5	1	44,5	17
34,5	1	45,5	13
35,5	2	46,5	2
36,5	3	47,5	6
37,5	3	48,5	7
38,5	6	49,5	5
39,5	8	50,5	3
40,5	12	54,5	1
41,5	8	56,5	1
42,5	13	+80	6
43,5	8	poids moyen : 160 g	

Les individus marqués par ablation d'une nageoire pectorale ont été relâchés sur une superficie de 1 ha autour d'une capetchade dans le secteur I (Fig. 1). Les données brutes obtenues ont été les suivantes :

Date	Nombre capturé à chaque pêche	Nombre marqué	Nombre recapturé
20/06	175	97	
21/06	128	122	6
22/06	112	109	3
24/06	35	35	0

La méthode théorique de SCHUMACHER et ESCHMEYER (1943) conduit à un stock de 8 000 individus par ha, de taille supérieure à 33 cm, soit 1 200 kg/ha pour l'ensemble de la propriété soit en extrapolant, à 42 000 kg.

Remarque.

Ces derniers chiffres, obtenus à partir d'une expérience sommaire, ne sont qu'indicatifs. Ils doivent être confirmés par des expériences plus puissantes portant sur une période plus grande, 2 à 3 mois, et sur l'ensemble des secteurs. D'autres études comme celles de la croissance permettraient de définir le niveau optimum d'exploitation de l'anguille. Une autre propriété, celle de Malprat dans laquelle nous avons effectué un sondage, présente elle aussi un grand intérêt pour l'étude des populations d'anguilles et de loups.

De toute manière, l'exploitation des anguilles apparaît dès à présent prometteuse. Nous constatons en effet que les captures d'anguilles réalisées ces dix dernières années sont fortement corrélées à l'effort de pêche (nombre de nuits de pêche par écluse) et de ce fait, toute augmentation de l'effort de pêche ne peut se traduire que par un accroissement des captures.

Poids pêché (kg)	Effort de pêche
1 736	10
600	8
1 677	10
1 464	10
1 544	9
1 043	8
346	5
1 540	9
1 499	10

3.2. POPULATION DE BARS.

3.2.1. Structure et définition de la population.

La structure de la population définie par une capetchade de juin 1974 à juin 1975 pour les secteurs I et II de la figure 1 a été la suivante :

Classes d'âge (en année)	Juin 1974		Déc. 1974		Juin 1975	
	P.	P.U.E.	P.	P.U.E.	P.	P.U.E.
0,5						
1			205	25,6		
1,5	15	2,5			25	1,0
2			35	3,8		
2,5	48	8			12	0,5
3			28	3,5		
3,5	19	3,2			93	3,9
4			3	0,4		
4,5	25	4,2			25	1,0
5						
5,5	4	0,7			20	0,8
6						
6,5	2	0,3			3	0,1

(Avec P nombre de poissons capturés et P.U.E. prise par unité d'effort de pêche avec comme effort la durée de la pêche et le nombre d'engins).

La structure des captures obtenues par la capetchade comparée à celle réalisée par le tramail, engin utilisé pour l'exploitation des bars, montre que la sélectivité de l'engin d'exploitation, porte sur une gamme de taille tellement réduite que nous pouvons la considérer comme intervenant à taille constante 290-300 mm. Cette sélection s'opère sur un stock ayant un recrutement achevé à 100 % et correspond à une taille $L_c = 295$ mm.

Tailles (mm)	Captures Capetchades	Captures tramail	Total	Tailles (mm)	Captures Capetchades	Captures tramail	Total
37- 41	6	0	6	220-230	13	0	13
41- 45	9	0	9	230-240	9	0	9
45- 49	7	0	7	240-250	21	0	21
49- 53	0	0	0	250-260	18	0	18
53- 80	2	0	2	260-270	6	0	6
80- 90	7	0	7	270-280	10	1	11
90-100	25	0	25	280-290	13	0	13
100-110	63	0	63	290-300	8	15	23
110-120	43	0	43	300-310	6	16	22
120-130	25	0	25	310-320	9	15	24
130-140	20	0	20	320-330	5	12	17
140-150	16	0	16	330-340	3	11	14
150-160	4	0	4	340-350	10	17	27
160-170	5	0	5	350-360	8	9	17
170-180	7	0	7	360-370	2	11	13
180-190	3	0	3	370-380	5	6	11
190-200	3	0	3	380-390	0	2	2
200-210	4	0	4	390-400	0	4	4
210-220	9	0	9	400-410	3	3	6

L'unité de stock de bars des réservoirs de Graveyron est parfaitement définie. Son recrutement est réalisé par R individus d'âge t_r , trop jeunes pour être exploités ; ils passent entre les mailles de l'engin de pêche d'exploitation. Ce stock correspond aux alevins qui pénètrent à travers les écluses au cours des opérations du « boire » des réservoirs (voir *in* LABOURG, 1976). Cette phase de recrutement étalée dans le temps concerne en moyenne les poissons âgés de 6 à 8 mois et se situe principalement entre juin et octobre (nous prendrons $t_r = 0,58$ année). Au temps t_c , âge correspondant à L_c , les R' bars issus des R après mortalité naturelle (6) ont atteint une taille suffisante pour être retenus par les engins de pêche de l'exploitation, et à la mortalité naturelle (M) s'ajoute une mortalité par pêche (F), soit une mortalité totale $Z = F + M$, proportionnelle aux effectifs. Enfin à l'âge $t = 7$ ans, les individus sont pratiquement exploités.

3.2.2. Croissances.

Croissance en longueur.

Nous avons utilisé le modèle de Von Bertalanffy qui s'ajuste le mieux aux données observées. Les prélèvements ont été effectués en juin et en décembre 1974 au moyen d'une capetchade pour les groupes non exploités d'une part et de tramails pour les groupes

(6) Des mortalités accidentelles de bars dues à des phénomènes « d'eaux blanches » furent observées par l'un de nous (voir *in* LABOURG, 1975).

exploités d'autre part. Les calculs ont été effectués sur ordinateur d'après le programme d'ABRAMSON, 1971. Les résultats obtenus ont été résumés dans le tableau ci-dessous.

	L_{∞} (cm)	K	t_0 (mois)
Estimation	42,01	0,03578	3,360
Ecart type	0,51	0,00102	0,134

Âges (mois)	Longueur totale moyenne observée (cm)	Longueur totale calculée (cm)	écart type	effectif
6	3,53	3,79	0,086	91
12	11,36	11,17	0,125	181
18	17,55	17,13	0,238	15
24	22,41	21,94	0,264	35
30	25,06	25,81	0,186	48
36	28,53	28,94	0,208	29
42	31	31,47	0,341	19
48	33,75	33,51	0,228	44
54	35,06	35,15	0,322	25
60	36,75	36,47	0,358	35

Relations taille-poids.

Après DO-CHI, 1975, les relations tailles-poids ont été calculées suivant deux méthodes différentes à partir de 47 couples de données :

L'ajustement par la droite des moindres carrés donne :

$x_w = 0,010068 L^{3,0072}$ avec $2,9838 > 3,0072 > 3,0317$, $3,0072$ ne différant pas significativement de 3.

L'ajustement par la droite des moindres rectangles ou axe majeur réduit donne :

$x_w = 0,010036 L^{3,0088}$ avec $2,9850 < 3,0088 < 3,0327$, $3,0088$ ne différant pas significativement de 3.

Remarque.

La deuxième équation décrit les variations simultanées des poids en fonction des longueurs et elle a une signification biologique, la première équation purement mathématique n'a d'autre utilité que de calculer un poids pour une longueur connue.

Croissance en poids.

En utilisant l'équation de croissance en longueur calculée puis la relation taille-poids calculée, nous avons défini l'équation de croissance pondérale suivante :

$$(*) x_{w_t} = 768,5 (1 - e^{-0,03578 (t-3,36)})^3$$

(*) w en grammes et L en cm. t en mois.

3.2.3. Variations des effectifs.

La forme générale de l'équation de variation des effectifs étant :

$$N_t = N_0 \times e^{-Zt}$$

On aboutit aux relations suivantes :

$$\begin{aligned} \text{entre } t_c \text{ et } t_r &= R' = R \times e^{-M(t_c - t_r)} \\ \text{au-delà de } t_c &= N_t = R' \times e^{-Z(t - t_c)} \end{aligned}$$

On prendra $t_r = 0,58$ années

et $t_c = 3,08$ années (l'âge correspondant à la première exploitation calculée en remplaçant L_c par sa valeur dans l'équation de croissance en longueur).

Calcul de Z.

Il a été effectué d'après les données du tableau III portant sur les classes d'âge exploitées et capturées du 20 au 27 juin 1974 avec une capetchade. On supposera un recrutement homogène.

Classes d'âge (année)	Effectif capture
1,5	15
2,5	48
3,5	19
4,5	25
5,5	4

Calcul de F et M.

Ces paramètres ont été évalués à partir d'expériences de marquage.

Soit N_0 le nombre total d'individus marqués. Un an après le marquage, le nombre d'individus marqués N_1 qui reste dans la population, est : $N_1 = N_0 e^{-(F+X)}$ (avec F mortalité par pêche et X mortalité due à toute autre cause de perte).

Un an après le marquage, l'effectif recapturé est de

$$n_1 = F \int_0^1 N_1 dt$$

ou encore :

$$n_1 = [(FN_0)/(F + X)] (1 - e^{-(F+X)})$$

entre $t = 1$ an et $t = 2$ ans, le nombre de recaptures n_2 a été

$$n_2 = F \int_0^1 N_2 dt$$

ou encore avec

$$N_2 = N_1 e^{-(F+X)}$$

$$n_2 = [(FN_1)/(F+X)](1 - e^{-(F+X)}) \text{ ou encore}$$

$$n_2 = [(F.N_0 \cdot e^{-(F+X)})/(F+X)](1 - e^{-(F+X)}) \text{ équivalent à}$$

$$n_2/n_1 = e^{-(F+X)}$$

$$X = \text{Log}(n_1/n_2) - F \text{ et}$$

$$F = n_1 \text{Log}(n_1/n_2)/(N_0(1 - n_2/n_1))$$

Avec des données recueillies par STEQUERT et LABOURG au cours d'une opération de marquage de bars de taille exploitable,

- Année 1971 $N_0 = 505$
- Année 1972 $n_1 = 116$
- Année 1973 $n_2 = 20$

on trouve $F = 0,49$ et $M = 0,30$, d'après BEVERTON et HOLT, 1957.

3.2.4. *Exploitation rationnelle des bars du domaine de Graveyron.*

Entre les âges t_λ et t_c , la quantité de poisson exploitable est donnée par la relation suivante :

$$y = F.R' \cdot \int_{t_c}^{t_\lambda} N_t W_t dt.$$

Avec l'équation de croissance pondérale de Von Bertalanffy et l'équation de variation numérique des stocks, on obtient :

$$y = F.W^\infty.R.e^{-M(t_c - t_r)} \sum_0^3 U_n e^{-nk(t_c - t_0)} (1 - e^{-(z+nk)(t_\lambda - t_c)})/(Z + nk)$$

En prenant les valeurs des paramètres trouvés aux paragraphes précédents :

- $t_r = 0,58$ années, $t_c = 3,08$ années, $t_0 = 0,28$ années
- $t_\lambda = 7$ années, $K = 0,429$, $W^\infty = 768,5$ gr, $Z = 0,79$, $F = 0,49$ et $M = 0,30$

puis en faisant varier simultanément $t_c =$ âge de première capture (lié à la sélectivité de l'engin de pêche) et F mortalité par pêche (liée à l'effort de pêche), on obtient les résultats suivants, tableau ci-contre (illustrés Fig. 2).

On constate que, dans les meilleures conditions de sélection,

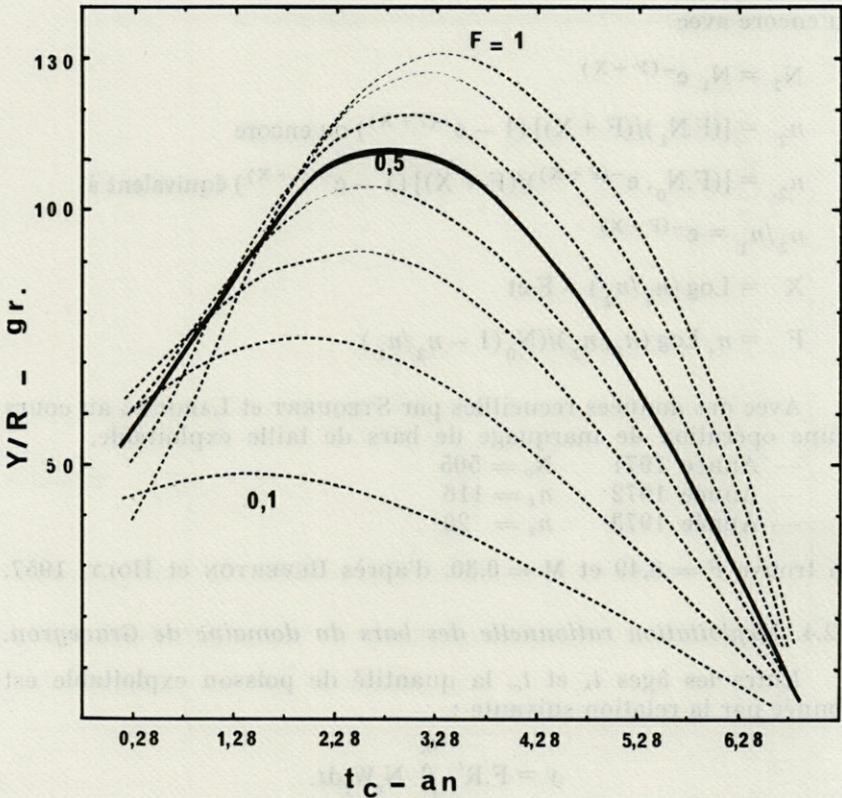


FIG. 2. — Variations des rendements par recrue (Y/R) en fonction des mortalités par pêche (F) et de l'âge de première exploitation (t_c).

il faudrait, pour accroître le rendement par recrue de 15 %, doubler l'effort de pêche actuel, de manière à obtenir une mortalité par pêche F de 1.

C'est ainsi qu'avec un rendement actuel de 983 kg, on obtiendrait un gain de prise de 147 kg ce qui apparaît tout juste rentable comparé au coût de la main-d'œuvre et à celui du prix de vente du bar.

3.2.5. Conclusions.

A la suite du travail de STEQUERT (1972), on peut écrire que l'exploitation des bars du domaine de Graveyron est bonne en ce qui concerne l'effort de pêche et la maille des engins d'exploitation traditionnellement utilisés.

Le seul moyen d'accroître les rendements est, outre un aménagement topographique, de pratiquer des alevinages intensifs. Cet apport serait très facilement contrôlable grâce aux travaux de base en cours. Graveyron constitue un terrain de choix pour y effectuer des expériences de repeuplement. D'autres problèmes peuvent y être également abordés en ce qui concerne l'alevinage des daurades, des anguilles et les équilibres interpopulations.

4. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1) Les méthodes d'échantillonnage utilisées se sont révélées efficaces pour la connaissance de la quantité d'alevins qui pénètre dans les étangs à travers les écluses. Cette connaissance est indispensable pour pouvoir juger de l'efficacité des apports d'alevins prélevés dans le Bassin d'Arcachon ou bien provenant de pontes induites.

2) Un apport d'alevins est nécessaire pour accroître le rendement des étangs mais il serait souhaitable de définir la quantité maximum à déverser pour obtenir un rendement maximum. Notre échantillonnage prospectif nous a montré qu'il était possible de pêcher des juvéniles de loup (classe 1), dans le Bassin d'Arcachon, en quantité assez importante. L'efficacité de la pêche pourrait être améliorée par une connaissance plus approfondie de la biologie migratoire de ces juvéniles et par la mise en œuvre des moyens de capture mieux adaptés aux courants de marée tels que les ganguis et les courtines.

3) Notre enquête a conduit à des résultats approximatifs sur la quantité d'anguilles exploitables dans les réservoirs à poissons de Graveyron. Si nos chiffres sont vérifiés, l'exploitation de l'anguille est prometteuse à condition qu'elle soit rationnelle, d'où la nécessité de réaliser des études complémentaires sur la dynamique des populations d'anguilles, afin de définir dans un premier temps l'effort de pêche et la taille de première exploitation qui correspondent à un rendement maximum, puis dans un second temps, l'opportunité des apports de civelles, qui d'ailleurs étaient pratiqués autrefois (LABOURG, 1976).

4) Les filets de pêche utilisés dans les étangs méditerranéens (les capetchades) sont efficaces pour l'exploitation des anguilles dans les étangs de Graveyron ; bien entendu, ils doivent être modifiés en maille et en dimension pour être mieux adaptés à la morphologie du milieu. En ce qui concerne les bars, leur utilisation est plus discutable à cause de l'absence de recapture des poissons que

nous avons marqués durant notre expérimentation. Cependant, les capetchades peuvent être utilisées pour répondre à certaines exigences du marché (faible demande en muges, cours du bar élevé). En effet les engins de pêche traditionnels (les tramails) ne permettent pas de pêcher les bars sans une quantité plus importante de muges. Comme nous l'avons constaté durant notre campagne, la capetchade permet de pêcher le bar seul, à condition que sa maille soit suffisamment grande pour laisser passer les anguilles.

RÉSUMÉ

Des pêches expérimentales, mettant en œuvre des filets pièges méditerranéens du type capetchade et des pièges à alevins, ont été réalisées dans des étangs à salinité variable de la région d'Arcachon.

Les méthodes d'échantillonnage mises au point ont permis de cerner les caractéristiques qualitatives et quantitatives de l'alevinage naturel des étangs.

Les comparaisons étangs méditerranéens/étangs atlantiques, basées sur les stocks de bars, muges, daurades et anguilles, montrent que les rendements de ces derniers sont plus élevés.

La structure des échantillons de bars montre une faible représentation de la classe d'âge I dans les réservoirs, inversement à ce qui se passe dans le bassin d'Arcachon. Une grossière estimation du stock nous donne environ 8 000 anguilles de $LT = 33,5$ cm par hectare. Les coefficients de mortalité par pêche et naturelle des bars sont : $F = 0,49$ et $M = 0,30$.

Dans l'optique d'une exploitation rationnelle des bars, une augmentation de l'effort de pêche n'entraînerait qu'une légère augmentation des rendements par recrue. Le seul aménagement possible, outre le reprofilage des étangs à la côte d'origine, est la pratique d'alevinages intensifs.

ZUSAMMENFASSUNG

In Brackwasserseen der Region von Arcachon wurden Versuchsfänge unter Verwendung von Stellnetzen (Mittelmeertypus « capetchade ») und Jungfischreusen durchgeführt.

Die angewendeten Fangmethoden ermöglichen eine qualitative und quantitative Charakterisierung der natürlichen Fischnachzucht in den Seen.

Ein Vergleich zwischen Randseen des Mittelmeers und atlantischen Randseen hinsichtlich der jeweiligen Gesamtmasse an Seebarsch, Meeräsche, Goldbrasse und Aal zeigt, dass die Erträge bei den Aalen höher liegen.

Die Struktur der Proben von Seebarschen zeigt eine schwache Vertretung der Altersklasse I in den Speicherbecken und damit ein gegenüber den Verhältnissen im Becken von Arcachon umgekehrtes Verhältnis. Eine grobe Schätzung des Gesamtbestandes ergibt etwa 8 000 Aale mit mindestens 33,5 cm Totallänge pro Hektar. Die Koeffizienten für Ausfall durch Fang und für natürliche Mortalität bei Seebarschen sind : $F = 0,49$ und $M = 0,30$.

Im Hinblick auf eine rationelle Ausbeutung der Seebarschbestände ist festzuhalten, dass eine Erhöhung der Fangintensität nur zu einer geringen Zunahme des jeweiligen Ertrags pro Nachzuchtgeneration führen kann. Die einzige in Betracht kommende Verbesserung besteht im konsequenten Einsatz von gross angelegter Jungfischzucht.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMSON, N.J., 1971. Computer programs for fish stock assessment. *F.A.O. Fish. Tech. Pap.*, 11 p.
- AMANIEU, M., 1967. Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Vie Milieu*, 18 (2 B) : 381-446.
- AMANIEU, M., 1973. Ecologie et exploitation des étangs et lagunes saumâtres du littoral français. *Annls Soc. r. zool. Belgique*, 103 (1) : 79-94.
- AMANIEU, M. & G. LASSERRE, 1973. Stock et biomasse en 1972 des daurades 0⁺ (*Sparus auratus* L.) de l'étang de Prévost à Palavas (Hérault), France. *Bull. Ecol. Brunoy*, 4 (2) : 132-143.
- AMANIEU, M. & G. LASSERRE, 1974. Biomasse et taux de charge des daurades juvéniles. Comparaison entre étangs Atlantiques et Méditerranéens. *Union Océanogr. Fr.*, 6 (2) : 29-34.
- BEVERTON, R.J. & S.J. HOLT, 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Invest. Lond.*, 2 (9) : 533 p.
- BONNET, M., 1973. Les pêches maritimes sur les côtes françaises de Méditerranée. Actualité, perspectives. *Science et pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, 222 : 18 p.
- DO-CHI, T., 1975. Remarques sur le facteur de condition de *Squilla mantis* L., Crustacé Stomatopode. *Cah. Biol. mar.*, 16 : 415-423.
- DO-CHI, T. & T. LAM-HOAI, 1971. Croissance différentielle de *Dicentrarchus labrax* (Linné, 1758). Etude préliminaire du phénomène dans la région des Sables d'Olonne (Vendée). *Trav. Lab. Biol. Halieut., Univ. Rennes*, 5 : 29-43.

- LABOURG, P.J., 1975. Contribution à l'hydrologie des étangs saumâtres de la région d'Arcachon : Description des phénomènes d'eaux blanches. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 5 (1-3) : 6 p.
- LABOURG, P.J., 1976. Les réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon et l'élevage extensif de poissons euryhalins (muges, anguilles, bars, daurades). *La pisciculture française*, 45 : 35-52.
- LASSERRE, G., 1974. Recherche sur la dynamique des populations des daurades royales *Sparus auratus* L. des régions de Sète et d'Arcachon. *Thèse de 3^e cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc*, 306 p.
- SCHUMACHER, F.X. & R.W. ESCHMEYER, 1943. The estimation of fish populations in lakes or pounds. *J. Tenn. Acad. Sci.*, 18 : 228-249.
- STEUERT, B., 1972. Contribution à l'étude du bar *Dicentrarchus labrax* (Linné) des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Thèse 3^e cycle, Fac. sci. Bordeaux*, 149 p.

Reçu le 28 juillet 1976

Valeurs des rendements par recrue (en grammes)
en fonction des mortalités par pêche (F) et âge de première capture t_c .

$\begin{matrix} F \\ t_c \end{matrix}$	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1	1,1	1,2	1,3	1,4
0,28	43,42	60,09	63,60	61,21	56,37	50,79	45,29	40,21	35,66	31,65	28,10	25,11	22,47	20,16
0,78	45,58	66,17	73,67	74,46	72,00	68,10	63,73	59,36	55,21	51,39	47,91	44,78	41,96	39,42
1,28	47,17	71,62	83,27	87,79	88,43	87,01	84,58	81,72	78,74	75,83	73,05	70,46	68,05	65,83
1,78	<u>47,46</u>	74,81	90,09	98,16	101,94	103,20	103,01	102,00	100,56	98,92	97,22	95,52	93,88	92,31
2,28	46,16	<u>75,02</u>	<u>92,91</u>	103,83	110,32	114,01	115,93	116,74	116,85	116,54	115,26	115,26	114,47	113,66
2,78	43,34	72,28	91,61	<u>104,48</u>	<u>113,04</u>	<u>118,69</u>	122,38	124,75	126,23	127,11	127,58	127,78	127,79	127,68
3,28	39,30	67,06	86,70	100,65	110,57	117,64	<u>122,70</u>	<u>126,33</u>	<u>128,94</u>	<u>130,81</u>	<u>132,16</u>	<u>133,13</u>	<u>133,82</u>	134,31
3,78	34,42	59,97	78,98	93,17	103,80	111,80	117,84	122,43	125,93	128,62	130,69	132,31	133,57	<u>134,57</u>
4,28	29,04	51,61	69,20	82,93	93,69	102,14	108,81	114,09	118,28	121,64	124,33	126,50	128,27	129,71
4,78	23,43	42,49	58,00	70,65	80,99	89,45	96,39	102,10	106,81	110,70	113,94	116,62	118,87	120,76
5,28	17,82	32,97	45,86	56,84	66,20	74,18	81,00	86,83	91,83	96,11	99,79	102,95	105,67	108,03
5,78	12,34	23,32	33,09	41,79	49,54	56,44	62,59	68,08	72,97	77,34	81,24	84,72	87,84	90,62
6,28	7,08	13,69	19,85	25,59	30,94	35,93	40,59	44,93	48,98	52,76	56,29	59,58	62,64	65,51

IMPACT DES INSTALLATIONS NUCLÉAIRES FRANÇAISES SUR L'ENVIRONNEMENT AQUATIQUE *

par Jean-Claude AMIARD (**)

*Commissariat à l'Energie Atomique, Département de Protection,
Section de Radioécologie, Centre d'Etudes Nucléaires de Cadarache,
B.P. n° 1, 13115 Saint-Paul-lez-Durance.*

ABSTRACT

The different sources of radioactive pollutions of the aquatic environment due to industrial utilization of nuclear energy are reviewed. Data, available in the literature, concerning radioactive pollution measurements of marine and freshwater environments are synthetized. Problems which may arise in a near or distant future because of nuclear energy utilization are then approached, and the major lacks in radioecology are listed.

INTRODUCTION

La présence de radionucléides dans le milieu aquatique a une triple origine :

a) une origine naturelle due à l'action des rayonnements cosmiques sur la matière et à la présence de radionucléides naturels dans l'écorce terrestre (AVARGUES, 1971);

(*) Les informations contenues dans ce texte proviennent des seules publications officielles à diffusion large accessibles en décembre 1975.

(**) Adresse actuelle : Laboratoire de Biologie marine et d'Ecologie animale, Université de Nantes. BP. 1044. 44037 NANTES CEDEX.

b) une origine artificielle à dominante militaire consécutive à l'utilisation des bombes atomiques A ou H (AEBERHARDT, 1956, FONTAINE, 1960 et U.S.A.E.C., 1964) ;

c) et une origine artificielle liée à l'utilisation essentiellement pacifique de l'énergie nucléaire dans divers domaines industriels (production d'électricité, propulsion nucléaire des navires...).

Nous envisagerons ici uniquement l'impact des installations nucléaires françaises sur l'environnement aquatique et nous nous limiterons à l'aspect pollution nucléaire.

1. — ORIGINE INDUSTRIELLE DES POLLUANTS RADIOACTIFS DANS LE MILIEU AQUATIQUE

Nous passerons en revue les diverses installations nucléaires implantées en France en commençant par l'extraction du minerai et en finissant par les usines de retraitement du combustible nucléaire et le stockage des déchets radioactifs.

1.1. INSTALLATIONS NUCLÉAIRES

FABRIQUANT LE COMBUSTIBLE NUCLÉAIRE.

L'implantation des principales installations fabriquant le combustible nucléaire est rapportée dans le tableau I.

Les mines puis les usines de traitement mécanique, de raffinage, de conversion, d'enrichissement, de reconversion et de fabrication du combustible sont responsables d'une faible pollution des rivières, des fleuves et des océans par l'uranium métal contenant, selon le stade, une plus ou moins grande quantité de radionucléides naturels émetteurs bêta ou alpha descendants des quatre familles radioactives naturelles (^{238}U , ^{235}U , ^{232}Th et ^{237}Np) c'est-à-dire principalement le radon 222, le radium 226 et les uraniums 235 et 238. PRADEL et ZETWOOG (1974) estiment que la pollution nucléaire du milieu aquatique résultant des rejets d'effluents liquides en provenance des mines et des usines de traitement peut entraîner une irradiation des populations avoisinantes ainsi que de la faune et de la flore aquatiques. Ces effluents contiennent en effet du radium 226 à des concentrations supérieures d'un facteur 10 à 50 aux concentrations maximales admissibles pour l'eau de boisson des populations (10 pCi/l). Mais en raison des faibles débits rejetés et de la dilution des rivières et de la sédimentation des radionucléides,

TABLEAU I
Récapitulation de la nature et de la quantité des rejets d'effluents radioactifs liquides effectués par les principales installations nucléaires françaises.

Types et lieux d'implantations des installations nucléaires	Nature des rejets radioactifs liquides	Quantité rejetée (Ci/an)
1 - MINES : L'Escarprière (Vendée) ; La Crouzille (Hte Vienne) ; Forez (Loire) ; St Jean Le Fouilloux ; St Pierre du Cantal ; Pontivy...	^{226}Ra , ^{230}Th , ^{222}Rn , ...	
2 - USINES DE CONCENTRATION : Bessines (Hte Vienne) ; L'Escarprière (Vendée) ; Bois Noirs (Loire) ; Gueugnon (S & L.)	^{226}Ra , ^{230}Th , ...	
3 - USINES DE RAFFINAGE ET DE CONVERSION : Malvésé (Aude) ; Pierrelatte (Drôme)	^{235}U , ^{238}U , ^{239}Pu , ...	
4 - USINE DE SEPARATION ISOTOPIQUE : Pierrelatte (Drôme)	^{235}U , ^{238}U , ^{239}Pu , ...	
5 - USINES DE FABRICATION DU COMBUSTIBLE : Annecy ; Veurey ; Romans...	^{235}U , ^{238}U , ^{239}Pu , ...	
6 - CENTRALES ELECTRONUCLEAIRES : UNGG : Chinon 2, 3 ; St Laurent des eaux 1, 2 ; Bugey 1 PWR : Chooz	rejets gazeux : ^{41}Ar , ^{16}N , ^{19}O , ^{14}C , ... rejets liquides : négligeables rejets gazeux : ^{133}Xe , ^{85}Kr , ... rejet liquides : ^3H , ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{131}I , ^{95}Zr , ^{58}Co , ^{60}Co , ^{54}Mn , ^{124}Sb , ...	$\beta = 1 \text{ à } 7$ négligeables $\beta = 3 \text{ à } 34$; $\alpha = 0,0004$ $^3\text{H} : 340 \text{ à } 700$
7 - NAVIRES A PROPULSION NUCLEAIRE : Le Redoutable ; Le Terrible ; Le Foudroyant ...	^{131}I , ^{90}Sr , ^{95}Zr , ^{106}Ru , ^{137}Cs , ^{95}Nb , ^{144}Ce , ^{60}Co , ^{55}Fe , ^{59}Fe , ^{182}Tl , ^{51}Cr , ^{64}Cu , ...	3 000
8 - USINES DE RETRAITEMENT DU COMBUSTIBLE IRRADIE : Marcoule (UP ₁) ; La Hague (UP ₂)	^{106}Ru , ^{103}Ru , ^{134}Cs , ^{137}Cs , $^{95}\text{Zr-Nb}$, $^{144}\text{Ce-Pr}$, ^{125}Sb , ^{89}Sr , ^{90}Sr , ^{60}Co , $^{110\text{m}}\text{Ag}$, ^{131}I , ...	$\beta = 2\,000 \text{ à } 14\,000$ $\alpha = 0,5 \text{ à } 4$
9 - REJETS DE DECHETS : Océan Atlantique		$\beta\gamma = 1967 : 5\,700$ $\beta\gamma = 1969 : 3\,500$

l'augmentation de la concentration naturelle en radium n'est sensible que sur de très faibles distances. La pollution de nos rivières peut également résulter des rejets d'effluents gazeux en provenance surtout des mines (radon) et accessoirement des carrières, des stocks de minerai et des bassins de décantation. Il ne faut pas non plus négliger les poussières de minerai contenant tous les produits de filiation de ^{238}U et de ^{235}U et notamment le ^{226}Ra et le ^{230}Th et qui finissent en partie par se déposer sur les cours d'eau.

1.2. INSTALLATIONS NUCLÉAIRES

UTILISANT LE COMBUSTIBLE NUCLÉAIRE ET SES DÉRIVÉS.

La seconde étape est l'utilisation proprement dite de ce combustible nucléaire, soit dans les centrales électronucléaires productrices d'électricité, soit dans les navires à propulsion nucléaire, soit encore dans diverses installations industrielles ou de recherche.

1.2.1. Les centrales électronucléaires.

En France, les centrales nucléaires se rattachent à deux filières : la filière « française » uranium naturel-graphite-gaz (UNGG) avec Marcoule (G₂-G₃) ; Chinon (EDF_{1, 2, 3}) ; Saint-Laurent-des-Eaux_{1, 2} ; et Bugey₁ ; la filière « américaine » (licence Westinghouse) uranium enrichi-eau légère pressurisée (PWR) avec Chooz (SENA) et prochainement Fessenheim_{1, 2, 3} ; Bugey_{2, 3, 4, 5} ; Tricastin_{1, 2, 3, 4} ; Gravelines B 1, B 2, B 3, B 4 ; Dampierre_{1, 2} ; Ambes B 1, B 2 ; Saint-Laurent-des-Eaux_{3, 4}. D'autres sites sont actuellement étudiés en vue de l'installation d'éventuelles centrales : Port - la Nouvelle, Creys Malville, Paluel, Nogent-sur-Seine, Le Blayais, Le Pellerin...

A ces réacteurs de production doivent être ajoutés les réacteurs de recherche, d'essais, d'enseignement, ainsi que les réacteurs expérimentaux et de prototypes (PAT, EI 4, Rapsodie, Célestin, Phénix...), les assemblages et les maquettes critiques qui contrairement aux réacteurs de puissance ne sont pas forcément près d'un cours d'eau ou d'une mer et se trouvent en majorité dans les centres d'études nucléaires du CEA : Fontenay-aux-Roses, Saclay, Grenoble, Marcoule et Cadarache ou dans les Monts d'Arrée.

En fonctionnement normal les centrales nucléaires fabriquent des produits de fission dont certains sont radioactifs (¹³⁵Xe, ⁸⁵Kr, ⁹⁰Sr, ¹³¹I, ¹³⁷Cs, ¹⁴⁴Ce, ¹⁰⁶Ru, ¹⁰³Ru, ⁸⁹Sr, ¹⁴⁰La, ¹²⁹Te, ¹⁴³Pr, ¹⁴⁰Ba et ⁹⁵Zr), de la matière fissile (²³⁹Pu ou ²³⁹U à partir du ²³²Th), du tritium et des produits d'activation (⁶⁵Zn, ⁵⁸Co, ⁶⁰Co, ⁵⁵Fe, ⁵⁹Fe, ⁵⁴Mn, ¹²⁴Sb, ^{110m}Ag et ⁵¹Cr) (EISENBUD, 1973). Le fluide caloporteur (CO₂ ou H₂O) se charge progressivement en produits de fission qui ont franchi la barrière de la gaine du combustible soit par diffusion, soit par rupture de gaine, auxquels s'ajoutent les produits d'activation formés dans le modérateur (graphite ou eau), par érosion des gaines (⁹⁵Zr notamment), par érosion des revêtements d'acier (⁵⁶Mn, ⁵¹Cr, ⁵⁵Fe, ⁵⁹Fe).

Les quantités de produits de fission rejetées sont variables selon que le combustible sera enrichi ou non. De même les produits d'activation vont varier considérablement en nature et en quantité avec les diverses centrales par suite de fabrication différente : combustible, réfrigérants, fluides caloporteurs, modérateurs, gaines retenant le combustible... D'autre part, la composition des effluents varie également avec la durée de fonctionnement du réacteur. Ainsi, un réacteur âgé a tendance à être plus polluant (C.C.E., 1974) comme Bradwell et Hinkley Point « A » en Grande-Bretagne. Il faut signaler également que la composition des effluents peut varier à la suite d'opérations périodiques d'arrêt de la centrale et de stockage des éléments de combustibles dans la piscine de désacti-

vation (sans container comme à Saint-Laurent-des-Eaux), par suite de rechargement ou d'incidents de fonctionnement.

La comparaison des diverses filières s'avère donc délicate sinon impossible en raison des grandes variations entre les centrales d'une même filière. De plus, « l'absence d'intercomparaison entre les méthodes utilisées par les différentes centrales pour la mesure et la comptabilisation des effluents impose d'utiliser ces résultats avec réserve » (E.D.F., 1974).

Cependant, on constate que les réacteurs bouillants et les réacteurs pressurisés ont des rejets d'effluents liquides similaires, les PWR étant plus fluctuants dans leurs rejets. Les centrales à eau pressurisée rejettent plus de tritium que les centrales à eau bouillante sauf pour celles employant des gaines en zircalloy (C.C.E., 1974). En valeur absolue, la centrale franco-belge de Chooz a été l'une des centrales les plus polluantes en 1972 en ce qui concerne les effluents liquides et les rejets de tritium (E.D.F., 1974). FUKAI et MURRAY (1974) ne constatent aucune différence dans les rejets liquides de ^{60}Co , ^{58}Co et $^{110\text{m}}\text{Ag}$ pour les centrales PWR et BWR.

En France, les rejets d'effluents liquides effectués de 1969 à 1972, en excluant les rejets de tritium, varient de 2 à 7,44 Ci/an à Chinon ; de 0,77 à 9,4 Ci/an à Saint-Laurent-des-Eaux et de 3,8 à 34,4 Ci/an à Chooz. Par contre, nous ne connaissons la composition en radionucléides des effluents liquides des centrales françaises que pour la centrale franco-belge de Chooz rendant impossible la comparaison UNGG-PWR (les autres mesures sont faites en beta total avec des compteurs proportionnels). Les radionucléides les plus importants sont, à Chooz, en 1972 : ^{134}Cs (30 %), ^{137}Cs (30 %), ^{131}I (22 %), ^{60}Co (15 %), ^{90}Sr (1,3 %), puis avec moins de 1 % : ^{58}Co , ^{54}Mn , $^{95}\text{Zr-Nb}$, et alpha total (0,006 %) (C.C.E., 1974). En ce qui concerne le tritium la centrale de Chooz a rejeté entre 340 et 1 762 Ci/an de 1970 à 1972, d'après la C.C.E. et MARTIN et BEAU (1972), étant ainsi la centrale européenne la plus polluante.

1.2.2. *La propulsion nucléaire navale.*

En France, actuellement, l'utilisation de l'énergie nucléaire en tant que moyen de propulsion navale est limitée aux sous-marins nucléaires militaires de la « force de dissuasion » : Le Redoutable, Le Terrible, Le Foudroyant... Ces sous-marins utilisent des réacteurs comprenant de l'uranium enrichi comme combustible, et de l'eau comme modérateur et fluide caloporteur (PWR).

Nous sommes peu renseigné quant aux rejets radioactifs de ces navires. Toutefois signalons que les Américains (PRITCHARD et coll., 1959) ont constaté que le « Savannah » et le « Nautilus »

relarguaient dans le milieu environ 2 900 Ci/an d'effluents liquides contenant des produits de fission (^{90}Sr , $^{95}\text{Zr-Nb}$, $^{106}\text{Ru-Rh}$, ^{137}Cs , ^{144}Ce , ^{131}I) et des produits d'activation (^{60}Co , ^{55}Fe , ^{59}Fe , ^{182}Ta , ^{51}Cr , ^{64}Cu et ^{175}Hf). Nous pouvons raisonnablement penser que nos sous-marins relargueront au maximum ces qualités d'effluents (OUVRARD, 1972).

1.2.3. *Les autres utilisations.*

Ce sont principalement les laboratoires médicaux et de recherches et quelques installations industrielles.

Les laboratoires utilisent des quantités assez importantes de traceurs radioactifs en sources non scellées : 266 000 Ci de ^3H , 201 000 Ci de ^{60}Co , 66 000 Ci de ^{137}Cs , 37 600 Ci de ^{192}Ir , 670 Ci d' ^{131}I ,... (C.E.A., 1970, CHANTEUR et PELLERIN, 1972) dont une partie (faibles radioactivités) est rejetée après dilution directement dans les égouts. Ces laboratoires sont répartis dans toute la France avec une concentration plus importante dans la région parisienne. A ces laboratoires civils, nous devons ajouter les centres d'études nucléaires du C.E.A. (Fontenay-aux-Roses, Saclay, Grenoble, Cadarache) et les centres dépendant de la Direction des Applications Militaires du C.E.A. (Valduc, Le Ripault, Le Barp, Bruyères-le-Châtel, Vaujours, Limeil). Il ne faut pas oublier également l'utilisation des radionucléides artificiels à des fins diverses comme la gammagraphie, les mesures d'épaisseur, la stérilisation, l'inhibition de la germination de certaines plantes, la radioluminescence...

Les quantités de radioactivité rejetées par l'ensemble de ces diverses installations sont faibles par rapport aux sources industrielles et sont diluées dans des volumes d'eau considérables, il est cependant nécessaire de suivre attentivement l'évolution quantitative de ces rejets.

1.3. USINES DE TRAITEMENT DES COMBUSTIBLES IRRADIÉS.

1.3.1. *Transports.*

Les barreaux d'uranium irradiés sont sortis du réacteur et déposés dans une piscine de désactivation située sur le site de la centrale pendant plusieurs mois de façon à éliminer tous les produits radioactifs de fission à vie courte formés dans le cœur du réacteur. L'eau de cette piscine est en général rejetée directement dans le milieu aquatique sauf en cas de rupture de gaines où elle subit une décontamination par passage sur résines échangeuses d'ions.

Les barreaux sont ensuite chargés dans des containers eux-mêmes placés dans des châteaux de transport et acheminés par voie ferrée (S.N.C.F.) ou par route (Société Transnucléaire) vers les usines de retraitement des combustibles irradiés (Marcoule et surtout La Hague). Le C.E.A. n'effectue que les transports radioactifs touchant à la Défense Nationale.

Les principaux axes de transports radioactifs sont les vallées du Rhône, de la Seine, l'axe Paris-Verneuil-Cherbourg-La Hague, l'axe Rouen-Caen-Cherbourg et les diverses voies de raccordement des installations nucléaires à ces grands axes vers Marcoule ou La Hague.

1.3.2. *Les usines de retraitement des combustibles irradiés.*

En France, deux usines sont en fonctionnement l'une sur le Rhône à Marcoule (UP₁), l'autre sur la Manche à La Hague (UP₂).

Les usines sont reconnues comme étant les plus polluantes d'un point de vue radioactif. En effet, ces usines ont à traiter des quantités assez importantes de combustible irradié ; une centrale nucléaire à eau légère (PWR ou BWR) « consomme » environ 30 t de combustible par an. Ce combustible est fortement radioactif même après son passage dans la piscine de désactivation. Nous pouvons citer pour un chargement de 30 t d'un réacteur à eau légère de 1 000 MWe, 150 jours après le déchargement du cœur, des radioactivités telles que 350 000 Ci de ⁸⁵Kr, 68 Ci de ¹³¹I, 2 175 Ci de ³H et 137 · 10⁶ Ci de produits de fission (DETILLEUX, 1974) soit d'après SOUSSELIER (1973) 6,21 · 10⁶ Ci/t de combustible.

Une grande partie de ces effluents radioactifs (999/1 000 des produits de fission et 98,5 % du plutonium) sont retenus grâce à de multiples traitements physiques et chimiques et viennent grossir la quantité des déchets radioactifs. Les déchets de faibles radioactivités sont stockés pendant quelques temps avant d'être rejetés dans le milieu aquatique (Rhône pour Marcoule et Manche pour La Hague). Les rejets qualitatifs de ces usines comprennent le ¹⁰⁶Ru-Rh, ¹³⁴Cs, ¹³⁷Cs, ⁹⁵Zr-Nb et ¹⁴⁴Ce-Pr (BITTEL, 1968 ; RODIER et coll., 1966 ; SCHEIDHAUER et coll., 1974). Quantitativement nous pouvons relever pour La Hague des rejets maximaux dans le milieu marin d'environ 3 700 Ci/trim. pour le ¹⁰⁶Ru-Rh, 2 500 Ci/trim. pour le ¹³⁷Cs, 300 Ci/trim. pour le ¹⁴⁴Ce-Pr, 180 Ci/trim. pour le ⁹⁵Zr-Nb et 900 Ci/trim. pour l'^{110m}Ag (SCHEIDHAUER et coll., 1974).

1.4. INSTALLATIONS STOCKANT LES DÉCHETS RADIOACTIFS.

Les déchets sont généralement classés en trois catégories selon leur radioactivité ; faible ($< 10^{-6}$ Ci/m³), moyenne (10^{-6} à 1 Ci/m³) et forte (10^4 à 10^6 Ci/m³) (DETILLEUX, 1974). Les déchets solides de faibles activités provenant des résidus de l'extraction du minerai d'uranium (stériles) sont stockés à Bauzot (S.-et-L.) (SOUSSELIER et PRADEL, 1970).

Les déchets liquides de faibles activités sont soit rejetés directement dans le milieu après dilution (Rhône, Manche), soit stockés sur les lieux mêmes de leur production (Centrales électronucléaires, centres d'études nucléaires, usines de retraitement) (BOVARD et CANTILLON, 1960 ; BARBREAU et coll., 1970 ; POMAROLA et coll., 1970 ; SCHEIDHAUER et coll., 1974).

Les déchets solides et liquides de moyennes activités sont stockés provisoirement sur place avant d'être regroupés à La Hague (Infratome) après avoir subi un enrobage dans du bitume ou du béton.

Il en est de même des déchets de hautes activités qui sont stockés dans des silos bétonnés (déchets solides) ou dans des cuves en acier inoxydable munies de systèmes de brassage et de refroidissement (déchets liquides) (SOUSSELIER et PRADEL, 1971).

Il est prévu, pour 1977, de mettre en service à Marcoule une usine de vitrification des déchets de haute activité de la filière graphite-gaz. Pour ces mêmes déchets provenant de la filière eau légère dès 1978, une calcination faite à La Hague précèdera leur conservation soit par vitrification, soit par introduction dans une matrice métallique.

Une partie des déchets faiblement ou moyennement contaminés, enfermés dans des fûts bétonnés, est rejetée en mer dans le Golfe de Gascogne sous l'égide de l'OCDE-ENEA. La France a participé à deux campagnes en 1967 et 1969 rejetant respectivement 5 700 et 3 500 Ci bêta-gamma (SOUSSELIER et PRADEL, 1970).

2. — CONSTATS DE CONTAMINATION RADIOACTIVE AUTOUR DES INSTALLATIONS NUCLÉAIRES FRANÇAISES

Une surveillance assidue et continue est effectuée autour de toutes les installations nucléaires françaises par les utilisateurs, supervisée par le SCPRI secondé par d'autres organismes. Les

résultats de ces mesures font l'objet de rapports mensuels donnant ainsi un aperçu global de la situation. Jusqu'ici les mesures de radioactivité *in situ* se sont avérées inférieures aux normes de concentration maximales admissibles édictées par le CIPR.

Nous essaierons ici de regrouper un certain nombre de résultats de mesures effectuées *in situ* autour de certaines installations nucléaires françaises ou belges ou dans divers fleuves français ou belges (Tabl. II).

2.1. AUTOUR DES INSTALLATIONS FABRIQUANT LE COMBUSTIBLE NUCLÉAIRE.

D'après SAUMANDE et coll. (1973), les eaux naturelles du Limousin contiennent 2,2 pCi/l (0,1 à 14,4 pCi/l) de ^{226}Ra et 8 nCi/l (0,2 à 90 nCi/l) de ^{222}Ra ainsi que 8,7 $\mu\text{g/l}$ (0,8 à 24,4 $\mu\text{g/l}$) d'uranium soit en moyenne environ 3 pCi/l. Ces auteurs rapportent que les rapports mensuels de la SCPRI donnent des valeurs comprises entre 5 et 25 pCi/l pour le ^{226}Ra . Rappelons que la CIPR et la réglementation française recommandent les valeurs de 100 pCi/l (10^{-4} $\mu\text{g/l}$) pour le ^{226}Ra et 6 000 pCi/l (18 mg/l) pour l'uranium comme activités volumiques admissibles dans l'eau. SAUMANDE et coll. (1973) sont d'accord avec les autres données fournies par la littérature.

PEETERS et MERTENS (1973) constatent que, dans les sédiments et les matières en suspension de l'estuaire de l'Escaut, le rapport $^{214}\text{Bi}/^{208}\text{Tl}$ est supérieur à 1 dénotant une contamination du fleuve en uranium qui s'atténue pour disparaître au large de la côte belge. Ces mêmes auteurs trouvent de 0,36 à 9,30 $\mu\text{Ci/Kg}$ de ^{137}Cs et de 0,12 à 4,36 $\mu\text{Ci/kg}$ de ^{144}Ce dans les mêmes sédiments.

En conclusion, la première étape de l'utilisation de l'uranium comme source d'énergie amène une contamination, actuellement pratiquement insignifiante, de nos rivières en émetteurs radioactifs naturels alpha et bêta (^{234}U , ^{235}U , ^{238}U , ^{230}Th , ^{232}Th , ^{234}Th , ^{226}Ra , ^{222}Rn , ^{210}Po , ^{210}Pb , ^{228}Ra , ^{228}Th , ^{227}Ac , ^{231}Pa).

2.2. AUTOUR DES INSTALLATIONS UTILISANT LE COMBUSTIBLE NUCLÉAIRE.

En 1971, à la centrale de Chooz on a effectué des rejets liquides entraînant une augmentation de la radioactivité atteignant 20 % de la CMAP dans l'eau de boisson (C.C.E., 1974).

CANTILLON et coll. (1969), MICHOLET-COTE et coll. (1973) et

TABLEAU II
*Quelques exemples de mesures « in situ » de contaminations radioactives
de l'environnement aquatique (France et Belgique).*
(En pCi/l ou pCi/kg).

Radionucléides	Eau de mer	Eau douce	Sédiment	Organismes dulçaquicoles et euryhalins	Organismes marins
<i>Produits de fission :</i>					
⁹⁰ Sr	Méditerranée : 56 ^(a) Oc. Atlantique : 0,11 ^(a)	0,9 ^(b) 0,86 ^(c)	50 ^(b) 92 ^(c)	Vég.Mousses 250 ^(c) Ani.900 ^(c) Poissons 74 ^(c) Anguille 0,3 ^(b)	Vég.Algues 10,3 ^(a)
¹³⁷ Cs-Ba	0,03 à 0,20 ^(d) 0,8 à 2,8 ^(e) 0,2 ^(b)	0,2 ^(b) 4,46 ^(c)	1 700 à 6 300 ^(b) 60 000 ^(c) 13 360 à 24 980 ⁽ⁿ⁾ 8 940 à 31 640 ⁽ⁿ⁾	Vég.Cladophora 170 à 640 ^(s) Clinclidotus 550 à 900 ^(s) Mousses 9 600 ^(c) Ani.Anguille 150 ^(b) Poisson 180 à 190 ^(h) " 8 200 ^(c) animaux 1 000 ^(c)	Vég.Fucus serratus 90 ^(e) Chondrus crispus 85 ^(e) Corallina offic. 170 ^(e) Ani.Poisson 100 à 700 ^(e)
¹³⁴ Cs	0,12 ^(e)	3,41 ^(c)	15 500 ^(c)	Vég.Cladophora 350 à 500 ^(s) Clinclidotus 600 à 970 ^(s) Mousses 17 700 ^(c) An. 1 100 ^(c) Poisson 4 850 ^(c)	
¹⁰⁶ Ru-Rh	0,9 à 2,3 ^(e) 0,2 à 1,25 ^(e)	12,6 ^(f)	11 500 ^(f)	Ani. Poisson 260 à 530 ^(h)	Vég.Fucus ser. 158 à 700 ^(f) Porphyra 580 à 760 ^(f) Chondrus 400 à 820 ^(f) Corallina 455 à 1 400 ^(f) Laminaria 190 à 455 ^(f) Ani.Halichondria 650 à 840 ^(f) Dendrodoa 720 à 1 530 ^(f)
¹⁴⁴ Ce-Pr	n.d. ^(e) 0 à 0,72 ^(f)			Ani Poisson 330 à 350 ^(h)	Vég.Corallina 0 à 430 ^(f) Chondrus 0 à 120 ^(f) Ani.Dendrodoa 0 à 200 ^(f)
⁹⁵ Zr-Nb	0 à 0,175 ^(f)				Vég.Corallina 0 à 190 ^(f) Chondrus 0 à 930 ^(f) Ani.Dendrodoa 0 à 350 ^(f) Halichondria 0 à 590 ^(f)

	Produits d activation				
^{110m}Ag					Ani. Patella vulgata 105 ^(e) Cancer pagurus 75 ^(e)
^{125}Sb	0,9 ^(e)				
^{54}Mn		3 ^(c)	30 000 ^(c)	Vég. Cladophora 170 à 1 140 ^(s) Cinclidotus 790 à 1 810 ^(s) Mousses 89 000 ^(c) " 4 100 ^(d) Nénuphar 190 à 200 ^(d) Potamot 27 ^(d) Myriophille 1 070 à 2 320 ^(d) Ani. 67 200 ^(c) Poisson 122 ^(c) " 5,8 ^(d) Unio 17 000 ^(d)	
^{60}Co		10 ^(c)	30 000 ^(c)	Vég. Cladophora 170 à 1 080 ^(s) Cinclidotus 640 à 1 220 ^(s) Mousses 38 000 ^(c) " 530 ^(d) Nénuphar 120 ^(d) Potamot 14 ^(d) Myriophille 210 à 300 ^(d) Ani. 5 800 ^(c) Poisson 28 ^(c) " 1,6 à 7 ^(d) Dreysenia 220 ^(d)	
^{58}Co		12,29 ^(c)	50 000 ^(c)	Vég. Mousses 84 500 ^(c) Ani. 9 120 ^(c) Poisson 250 ^(c)	
	Transuraniens :				
^{210}Po	$25 \cdot 10^{-3}$ ^(k)				Ani. Meganyctiphanes 290 ^(k)
^{226}Ra	0,18 à 0,23 ^(l)	0,06 à 3,37 ^(l)		Vég. Fucus 36 à 91 ^(l) Ani. Moule 206 ^(l) Carcinus maenas 148 ^(l) Plie 1,4 à 10,4 ^(l) Flet 1,5 à 11,1 ^(l) Littorine 213 ^(l) Balane 400 ^(l)	Vég. Fucus 27,9 ^(l) Ani. Moule 1,2 ^(l) Carcinus maenas 2,6 ^(l) Plie 0,77 ^(l) Crevette 5,2 ^(l) Littorine 6,5 ^(l)
^{222}Rn			8 000 (200 à 9000) ^(m)		

(a) Fukai & al. 1976.

(b) Bovard & al. 1973

(c) Micholet Cotet & al. 1973

(d) Thommeret & al. 1976

(e) Scheidhauer & al. 1974.

(f) Picat & al. 1972.

(g) Kirchmann & al. 1974b

(h) Rodier & al. 1966

(i) Gueguegniat & al. 1969.

(j) Cantillon & al. 1969.

(k) Heyraud & al. 1976.

(l) Kirchmann & al. 1974a

(m) Saumande & al. 1973.

(n) Picat et Grauby 1969.

KIRCHMANN et coll. (1974 b) ont pu mesurer la radioactivité en ^{90}Sr , ^{137}Cs -Ba, ^{134}Cs , ^{54}Mn , ^{60}Co et ^{58}Co de quelques organismes, principalement des Mousses et des Poissons, vivant dans la Meuse en aval de la centrale franco-belge de Chooz (Tabl. II).

2.3. AUTOUR DES INSTALLATIONS RETRAITANT LE COMBUSTIBLE IRRADIÉ.

Cette étape, de loin la plus polluante, aboutit à des concentrations de certains radionucléides chez les organismes vivants et en particulier chez les Algues. Ainsi, en milieu marin, SCHEIDHAUER et coll. (1974) constatent une contamination de certains organismes en ^{144}Ce -Pr, ^{106}Ru -Rh, ^{137}Cs -Ba, $^{110\text{m}}\text{Ag}$; les valeurs moyennes oscillant autour de 100 pCi/Kg frais d'Algues. GUEGUEGNIAT et LUCAS (1969) détectent également *in situ* près de La Hague quelques radionucléides (^{106}Ru -Rh, ^{144}Ce -Pr, ^{95}Zr -Nb) chez divers organismes (Algues, Eponges et Ascidiées) (Tabl. II).

Signalons que récemment FRAIZIER et GUARY (1975) ont mesuré la concentration en plutonium dans la faune et la flore marine près du Centre de La Hague. Ces concentrations varient de 171,6 pCi/Kg frais pour *Lichina pygmaea* (Lichen) à 0,04 pCi/Kg frais pour *Dicentrarchus labrax* (Poisson) tandis que l'eau de mer contenait 0,04 pCi/l et les sédiments de 9,1 à 74,7 pCi/Kg sec.

En milieu dulçaquicole, RODIER et coll. (1966) rapportent quelques mesures de ^{137}Cs -Ba, ^{106}Ru -Rh et ^{144}Ce -Pr pour des Poissons vivant dans le Rhône près de Marcoule (Tabl. II).

2.4. AUTOUR DES INSTALLATIONS STOCKANT LES DÉCHETS RADIOACTIFS.

A la suite de mesures régulières de radioactivité faites autour des silos et des cuves où sont entreposés les déchets radioactifs, aucune augmentation de la contamination radioactive n'a été détectée jusqu'ici au niveau des sols, des nappes phréatiques et des ruisseaux.

3. — PROBLÈMES DANS L'AVENIR

Nous avons vu que l'origine industrielle des polluants radioactifs était due principalement aux usines de retraitement de com-

bustibles irradiés ce qui ne doit nullement nous faire négliger les autres causes de pollution. Nous avons vu également que le niveau de contamination actuel des milieux aquatiques est faible. Cette contamination apparaîtra d'autant plus faible qu'on la comparera avec des sites nucléaires étrangers similaires : milieux dulçaquicoles américains (Columbia River et lac d'Oak Ridge) et milieu marin anglais (baie de Windscale) (EISENBUD, 1973).

Cela est rassurant mais ne doit pas nous faire sous-estimer les problèmes qui risquent d'apparaître dans l'avenir : soit comme conséquences d'une industrialisation de plus en plus poussée pouvant amener un certain relâchement des règles de sécurité d'une part, et d'autre part, une augmentation sensible de la probabilité d'apparition d'incidents, voire d'accidents ; soit du fait de la méconnaissance (malgré de nombreuses études scientifiques) de certains processus physico-chimiques et biologiques relatifs à la contamination de la biosphère.

L'évolution des formes physico-chimiques des polluants radioactifs en milieu liquide est loin d'être complètement élucidée ainsi que son impact sur la contamination des organismes (AMIARD, 1974). Si l'on commence à connaître le facteur de concentration (*) d'un grand nombre de radionucléides chez la majorité des groupes d'organismes, certaines lacunes subsistent (AMIARD, 1974). Mais c'est surtout le concept de facteur de concentration lui-même qui est remis en cause car il ne fait appel, la plupart du temps, qu'à une contamination par l'eau négligeant la contamination par voie alimentaire (AMIARD & TRIQUET, 1976). Certains auteurs ont considéré cette voie comme privilégiée entraînant une « focalisation » des radionucléides depuis les producteurs primaires jusqu'au consommateur final : l'Homme. Il faut être prudent et cet effet de concentration au long des chaînes alimentaires n'a pu être démontré avec certitude que pour quelques radionucléides (^{137}Cs ^{32}P par exemple) et pour quelques groupes d'organismes entretenant des relations trophiques. La majorité des expériences a montré au contraire une diminution de la concentration des radionucléides (AMIARD & AMIARD-TRIQUET, 1977).

Cela s'explique aisément si l'on sait que l'on peut classer les radionucléides en trois catégories (AMIARD, 1976) :

a) ceux présentant une fonction biochimique et qui sont régulés par la plupart des organismes aquatiques notamment les plus évolués : Annélides, Echinodermes, Crustacés, Poissons, Reptiles et Amphibiens (sodium, calcium, potassium, magnésium, cobalt, fer,

(*) Facteur de concentration (F.C.) = $\frac{\text{Radioactivité de l'organisme (Ci/g frais)}}{\text{Radioactivité du milieu (Ci/ml)}}$

Radioactivité du milieu (Ci/ml)

zinc, cuivre, chlore...) (AMIARD & AMIARD-TRIQUET, 1975; AMIARD-TRIQUET, 1975; AMIARD-TRIQUET & AMIARD, 1974, 1975 a, 1975 b; AMIARD & LE LANNOU, 1973; FONTAINE, 1969; BOVARD, 1974).

En général, les organismes ne font pas la discrimination entre les isotopes stables et radioactifs sauf pour des éléments très légers comme l'hydrogène (^1H , ^2H , ^3H) d'où une régulation identique pour les isotopes stables et les isotopes radioactifs d'un même élément (AMIARD, 1974).

b) ceux présentant une analogie chimique avec un élément régulé. Ainsi les alcalins (Rb, Cs, ...) auront un comportement proche du potassium, de même les alcalino-terreux (Sr, Ba, Ra, ...) se comporteront pratiquement comme le calcium.

c) ceux qui n'ont apparemment aucune fonction biochimique, ne sont pas régulés par les organismes et ne sont pas chimiquement proches d'éléments régulés. Cette troisième catégorie regroupe un grand nombre d'éléments comme les lanthanides, les transuraniens... Ce sont des éléments généralement d'un poids atomique élevé et qui ont un comportement physico-chimique complexe présentant, pour la majorité, des formes particulières ou colloïdales.

Pour les éléments de la première catégorie, le phénomène de la régulation interviendra également pour limiter l'accumulation des isotopes radioactifs. Il en est sensiblement de même pour la seconde catégorie, car on peut supposer qu'il existe un mécanisme de corégulation de ces éléments (AMIARD & AMIARD-TRIQUET, 1976; BERNHARD, 1970). Pour la dernière catégorie, les radionucléides pourraient se concentrer au long des chaînes alimentaires, mais les formes colloïdales et particulières qui s'adsorbent en grande quantité à la surface des producteurs primaires ne passeront généralement pas les barrières que constituent les membranes biologiques des organismes supérieurs.

La compétition isotopique entre isotopes stables et radioactifs présents en quantité pondérale très différente dans le milieu se traduit généralement en accentuant cet effet de limitation de la contamination radioactive comme c'est le cas pour le strontium (AMIARD, 1972).

Ainsi s'il est intéressant et indispensable de connaître les taux de transfert des radionucléides au long des chaînes alimentaires, il est permis d'être optimiste pour cet aspect du problème nucléaire.

Il convient de prendre en compte également l'influence des paramètres biotiques (âge, taille, sexe et maturité sexuelle, mue, équipement enzymatique, rythme des repas, rapport volume/surface, ...) et abiotiques (formes physico-chimiques, compétition isotopique et chimique, salinité, température, nature de la nourriture, ...) sur les modalités et les taux de contamination des orga-

nismes par les polluants radioactifs (AMIARD, 1975 ; AMIARD-TRIQUET, 1975 ; AMIARD-TRIQUET & AMIARD, 1976). D'autres paramètres difficilement quantifiables comme par exemple la qualité des eaux, l'état physiologique des animaux, ... peuvent avoir des effets non négligeables. Or ces facteurs varient considérablement d'une région à l'autre, d'une espèce à l'autre.

La réaction des organismes aquatiques aux faibles irradiations et à leurs effets somatiques, génétiques et biocoénotiques est l'une des lacunes les plus flagrantes dans le domaine des conséquences écologiques de la pollution radioactive des milieux aquatiques (AMIARD-TRIQUET & AMIARD, 1976).

La multiplicité des installations nucléaires entraîne le problème du choix des sites d'implantation. Les recommandations et les expériences dans ce domaine abondent et aucun détail ne devrait manquer si les délais d'étude et les programmes ne sont pas écourtés et allégés notamment pour les études physiques et socio-économiques de la région concernée (AUSSET & FARGES, 1968 ; AVARGUES & JAMMET, 1966).

Dans le domaine des études de sécurité, les résultats sont très controversés. Ils peuvent aboutir soit 1) à des estimations des risques encourus ou à des probabilités d'apparition d'incidents ou d'accidents, soit 2) à des évaluations des dégâts occasionnés par ces accidents. Si on compare ces probabilités d'accidents (nombre d'apparition de l'accident) avec celles dues à d'autres causes (chutes d'avion, feux, explosions, tornades, tremblements de terre, ...) la plupart des auteurs admettent que la probabilité d'apparition d'accidents dus aux centrales est inférieure aux autres risques. De même, les conséquences des accidents (nombre de morts, dégâts d'ordre économique) survenant aux centrales électronucléaires sont inférieures aux conséquences des autres accidents (RASMUSSEN, 1974 ; GEY, 1975).

Un autre problème tout aussi sérieux est celui de la gestion des déchets radioactifs. Ceux-ci vont augmenter avec le développement de l'énergie nucléaire. Il faudra bientôt résoudre deux problèmes :

a) la séparation des produits de fission d'avec les transuraniens car ces derniers du fait de leurs longues périodes physiques doivent être gérés de façon particulière, pendant plusieurs dizaines de siècles ;

b) le stockage définitif des déchets de haute activité. Dans ce cas une solution définitive devra être arrêtée et le choix se portera vraisemblablement sur une solidification de ces déchets (vitrification ou autres) et un stockage dans des formations géologiques stables (mines de sels par exemple).

D'autres problèmes surgiront avec le développement probable des filières à neutrons rapides et des surgénérateurs où les quantités d'uranium et de plutonium manipulées seront plus importantes. De même, l'utilisation du thorium comme combustible nucléaire devra obligatoirement entraîner une adaptation des règles de sécurité.

CONCLUSIONS

Comme nous venons de le voir et comme le montrent particulièrement les valeurs portées dans le tableau I la présence de polluants radioactifs d'origine industrielle dans le milieu aquatique est due essentiellement au retraitement des combustibles irradiés. Un effort est donc nécessaire à ce stade pour améliorer les traitements physiques et chimiques de rétention des radionucléides.

Les constats de pollution radioactive effectués autour des installations nucléaires françaises et belges indiquent que le sédiment, en particulier en milieu dulçaquicole, retient la majorité de la radioactivité. Parmi les organismes vivants, ce sont les végétaux et plus particulièrement les Mousses et les Algues qui accumulent les radionucléides, notamment ^{137}Cs -Ba, ^{106}Ru -Rh, ^{144}Ce -Pr, ^{54}Mn et ^{60}Co . En règle générale, les organismes les plus évolués — comme les Poissons — sont moins contaminés que les producteurs primaires. Dans la majorité des cas, même dans les zones polluées autour des installations nucléaires, la contamination radioactive des organismes n'est pas alarmante.

Toutefois, dans l'avenir, plusieurs problèmes risquent de se poser, qui devront être résolus rapidement. Si chez l'Homme et les Mammifères l'influence des faibles irradiations a été bien étudiée, d'un point de vue écologique, il est nécessaire de déterminer l'influence des faibles irradiations sur la flore et la faune aquatique. Par ailleurs, il est nécessaire de connaître plus précisément l'évolution des formes physico-chimiques des radionucléides pour mieux évaluer les diverses modalités de contamination. Il est important également de connaître avec précision les taux de transfert de la majorité des radionucléides au long des chaînes trophiques.

D'un point de vue protectionniste, trois problèmes doivent être résolus :

- la découverte de sites d'implantation répondant aux normes de sécurité ;
- l'évaluation des risques encourus et des dégâts susceptibles d'être occasionnés par d'éventuels accidents et,

— la politique de stockage définitif des déchets hautement radioactifs.

En conclusion si l'état actuel de la pollution radioactive est loin d'être catastrophique, il reste un certain nombre de problèmes à résoudre qu'il ne faut pas minimiser, ni éliminer. De même, si nous n'avons envisagé que l'aspect pollution nucléaire, d'autres pollutions sont provoquées par l'utilisation industrielle de l'énergie nucléaire : thermique, chimique, ... qu'il ne faut pas négliger pour avoir une vue d'ensemble de l'impact des installations nucléaires sur l'environnement.

RÉSUMÉ

L'auteur passe en revue les diverses sources de pollutions radioactives du milieu aquatique dues aux utilisations industrielles de l'énergie nucléaire. Puis il synthétise les mesures de pollutions radioactives des milieux marin et dulçaquicole fournies par la littérature. Il aborde ensuite les problèmes susceptibles d'apparaître dans un avenir plus ou moins proche du fait de l'utilisation de l'énergie nucléaire et recense les lacunes les plus importantes dans le domaine de la radioécologie.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor beschreibt die Verunreinigungen der aquatischen Umgebung durch radioaktive Stoffe industrieller Herkunft. Dann synthetisiert er die Verhältnisse der radioaktiven Verunreinigung des Meeres und des Süßwassers im Querschnitt durch die Literatur. Er erörtert die Probleme, welche in Zukunft durch die Verwendung radioaktiver Stoffe bei der Atombehörde erscheinen können sowie die wichtigsten Nachteile in der radioökologischen Sparte.

BIBLIOGRAPHIE

- AEBERHARDT, A., 1956. Explosion nucléaire et contamination interne. *Rapport C.E.A.-R-587*.
- AMIARD, J.-C., 1972. Contribution à l'étude du métabolisme du Strontium et du Calcium chez deux Téléostéens marins : le Mulet (*Mugil auratus*)

- Risso) et la Plie (*Pleuronectes platessa* L.) Thèse de Spécialité, Université P. et M. Curie, Paris VI, 208 p.
- AMIARD, J.-C., 1974. Utilisation des traceurs radioactifs en Océanologie biologique. 1^{re} partie : *Bull. Un. Océanogr. Fr.*, 6 (2) : 35-40. 2^e partie : *Bull. Un. Océanogr. Fr.*, 6 (3) : 21-25.
- AMIARD, J.-C., 1975. Influences de divers facteurs écologiques sur l'accumulation du radiostrontium chez deux Téléostéens euryhalins : *Mugil auratus* Risso et *Pleuronectes platessa* L. *Rapport C.E.A.-R-4706*, 100 p.
- AMIARD, J.-C., 1976. Etude expérimentale de la toxicité aiguë de sels de cobalt, de strontium, d'antimoine et d'argent chez quelques Crustacés et leurs larves et chez quelques Téléostéens. *Rev. Int. Océanogr. Méd.*, 43 : 79-95.
- AMIARD, J.-C. & C. AMIARD-TRIQUET, 1975. Expérience préliminaire à l'utilisation d'une chaîne trophique marine dans l'étude d'une pollution par le cobalt 60 : bilan après une ingestion unique. *Wat. Air Soil Pollut.*, 5 (2) : 221-229.
- AMIARD, J.-C. & C. AMIARD-TRIQUET, 1976. The different methods for studying the biological consequences of metallic pollutions in the aquatic environment. *1st World Congress of Environmental Medicine and Biology*, 1-5 juillet 1974, Paris. Editions Georgi, St Saphorin, Suisse (sous presse).
- AMIARD, J.-C., & C. AMIARD-TRIQUET, 1977. Health and ecological aspects of cobalt 60 transfer in a seawater food chain typical of an intertidal mud-flat. *Int. J. Environ. stud.*, 10 : 113-118.
- AMIARD, J.-C. & M. LE LANNOU, 1973. Les variations du facteur de concentration du cobalt 60 chez la moule *Mytilus edulis*. *Thalassia jugosl.*, 9 (1-2) : 139-148.
- AMIARD-TRIQUET, C., 1975. Etude du transfert des radionucléides entre le milieu sédimentaire marin et les Invertébrés qui y vivent. Thèse d'Etat Université de Nantes. *Rapport CEA-R-4705*, 100 p.
- AMIARD-TRIQUET, C. & J.-C. AMIARD, 1974. Contamination de chaînes trophiques marines par le cobalt 60. *Rev. Int. Océanogr. Méd.*, 33 : 49-59.
- AMIARD-TRIQUET, C. & J.-C. AMIARD, 1975 a. Etude expérimentale du transfert du cobalt 60 entre une Annélide marine (*Arenicola marina* L.) et ses prédateurs : le Crabe enragé (*Carcinus maenas* L.) et la Plie (*Pleuronectes platessa* L.). *Rapport CEA-R-4658*, 51 p.
- AMIARD-TRIQUET, C. & J.-C. AMIARD, 1975 b. Etude expérimentale du transfert du cobalt 60 dans une chaîne trophique marine benthique. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 27 (3) : 283-297.
- AMIARD-TRIQUET, C. & J.-C. AMIARD, 1976. La pollution radioactive du milieu aquatique et ses conséquences écologiques. *Bull. Ecol.*, 7 (1) : 3-32.
- AUSSET, R. & L. FARGES, 1968. Utilisation de la rhodamine B dans l'étude des caractéristiques hydrologiques d'un site marin de rejet d'effluents radioactifs. *Rev. Int. Océanogr. Méd.*, 9 : 167-189.

- AVARGUES, M., 1971. La contamination radioactive de l'environnement. In : *Précis général des nuisances*, Vol. 2 : *Nuisances dues aux activités industrielles*, Bibliothèque de l'Environnement, Guy Le Prat ed., Paris, Chap. VI : 315-363.
- AVARGUES, M. & H. JAMMET, 1966. Etude du site marin de La Hague en relation avec le rejet d'effluents radioactifs. In : *Symp. Disposal of radioactive wastes into seas, oceans and surface waters*, Vienna, 16-20 May 1966, IAEA, Vienna : 787-796.
- BARBREAU, A., G. BARBET, P. ESCALIER DES ORRES, P. JOURDE, J. SCHEIDHAUER & Y. SOUSSELIER, 1970. Expérience industrielle de stockage de déchets radioactifs sur le site de La Hague. *Symp. Management of Low- and Intermediate- Level Radioactive Wastes*, Aix-en-Provence, 7-11 sept. 1970, IAEA, Vienna : 485-501.
- BERNHARD, M., 1970. The role of vertebrate in the uptake and loss of radioisotopes. *Rev. Int. Océanogr. Méd.*, 20 : 101-123.
- BITTEL, R., 1968. Discussion bibliographique sur le comportement physico-chimique et la radioécologie du ruthénium dans les systèmes hydrologiques. *Bibliographie CEA-BIB-123 (EUR-3863 f)*.
- BOVARD, P., 1974. La radioécologie. In : *Précis général des nuisances*, Vol. V1 : *L'écologie contre les nuisances pour la conservation de la nature*, Bibliothèque de l'Environnement, Guy Le Prat ed., Paris, Chap. 4 : 151-211.
- BOVARD, P. & C. CANDILLON, 1960. Elimination par dilution d'effluents liquides faiblement radioactifs. *Symp. Disposal of radioactive wastes*, 16-21 nov. 1959, Monaco, IAEA, Vienna, 1 : 301-318.
- BOVARD, P., A. GRAUBY, L. FOULQUIER & P. PICAT, 1973. Etude radioécologique du bassin rhodanien. Stratégie et bilan. *Symp. Environmental behaviour of radionuclides released in the nuclear industry*, 14-18 mai 1973, Aix-en-Provence, IAEA, Vienna : 507-523.
- CANTILLON, G., R. KIRCHMAN & O. VAN DER BORGHT, 1969. Fixation du radiomanganèse et du radiocobalt par les sédiments, la faune et la flore dans la Meuse en aval de la centrale franco-belge des Ardennes. *Symp. Intern. de radioécologie*, 8-12 sept. 1969, Cadarache, CEA, Paris : 127-163.
- C.C.E., 1974. Effluents radioactifs des centrales nucléaires de la Communauté. Bilan des rejets. Aspects radiologiques. *Commission des Communautés Européennes, Luxembourg*.
- C.E.A., 1970. *Rapport annuel d'activité du Commissariat à l'Energie Atomique, Paris*.
- CHANTEUR, J. & P. PELLERIN, 1972. Pollution nucléaire et rayonnements ionisants. In : *La sauvegarde du milieu naturel et urbain. II. Les mesures positives de protection et de mise en valeur*. Environnement n° 7, La Documentation Française, Paris, 56 p.
- DETILLEUX, E., 1974. Le problème des déchets radioactifs dans une usine de retraitement des combustibles nucléaires. *J. belge Radiol.*, 57 (2) : 107-115.
- E.D.F., 1974. Rejets d'effluents et productions de déchets solides des centrales à eau. *Radioprotection*, 9 (2) : 141-149.

- EISENBUD, M., 1973. *Environmental radioactivity*, 2nd ed., Academic Press, New-York, 550 p.
- FONTAINE, Y., 1960. La contamination radioactive des milieux et des organismes aquatiques. *Rapport CEA-R-1588*.
- FONTAINE, M., 1969. Le milieu intérieur et quelques exemples de régulation. In : *Physiologie*, Fontaine M., ed., *Encyclopédie de la Pléiade*, Paris : 1548-1593.
- FRAIZIER, A. & J.-C. GUARY, 1975. Etude, *in situ*, de l'accumulation du plutonium chez des espèces marines végétales et animales en fonction de leur position systématique. *Note CEA-N-1818*
- FUKAI, R. & C.N. MURRAY, 1974. Environmental Behaviour of Radiocobalt and Radiosilver Released from Nuclear Power Stations into Aquatic Systems. *Symp. Environmental Behaviour of Radionuclides Released in the Nuclear Industry*, 14-18 May 1973, Aix-en-Provence, IAEA, Vienna : 217-242.
- FUKAI, R., G. STAHAM & K. ASARI, 1976. A Rapid Method for Strontium-90 Analysis by HDEHP Solvent Extraction. Application to Large Volume Sea Water Samples. *24^e Congrès-Assemblée plénière de la C.I.E.S.M.M.*, 6-14 déc. 1974. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, **23** (7) : 149-150.
- GEY, A., 1975. Une évaluation des risques dus à un accident dans les installations nucléaires commerciales aux Etats-Unis, Rapport WASH-1400. *Radioprotection*, **9** (4) : 325-332.
- GUEGUEGNIAT, P. & Y. LUCAS, 1969. Observations sur la contamination *in situ* de quelques espèces marines. *Note CEA-N-1185*.
- HEYRAUD, M., S. FOWLER, T. BEASLEY & R. CHERRY, 1976. Polonium-210 in Euphausiids : a detailed study. *Mar. Biol.*, **34** (2) : 127-136.
- KIRCHMANN, R., S. BONOTTO & G. CANTILLON, 1974 a. Contamination des organismes vivants d'un estuaire par le radium-226 provenant d'effluents liquides d'origine industrielle. *Symp. Environmental surveillance around nuclear installations*, 5-9 nov. 1973, Warsaw, IAEA, Vienna, **2** : 167-183.
- KIRCHMANN, R., J. LAMBINON, E. BONNIJNS - VAN GELDER & J. COLARD, 1974 b. Utilisation de bioindicateurs à des fins de surveillance des sites nucléaires. *Symp. Environmental surveillance around nuclear installations*, 5-9 nov. 1973, Warsaw, IAEA, Vienna, **2** : 105-118.
- MARTIN, J.J. & P. BEAU, 1972. Rejets d'effluents des centrales nucléaires et surveillance de l'environnement. *6^e Congrès Intern. Soc. française de Radioprotection*, 27-30 mars 1972, Bordeaux : 871-886.
- MICHOLET-COTE, C.M., R. KIRCHMANN, G. CANTILLON, J. COLARD & G. KOCH, 1973. Etude de la radiocontamination des poissons de la Meuse. *Symp. Environmental behaviour of radionuclides released in the nuclear industry*, 14-18 May 1973, Aix-en-Provence, IAEA, Vienna : 413-427.
- OUVRARD, R., 1972. La radioactivité marine. *Rayonnements ionisants*, **1** : 15-29.

- PEETERS, E. & M. MERTENS, 1973. Les polluants radioactifs, métalliques et bactériens dans l'estuaire de l'Escaut et sur la côte belge. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 49 (12) : 1-10.
- PICAT, P. & A. GRAUBY, 1969. Evolution de la radiocontamination des canaux d'irrigation alimentés par le Rhône. *Symp. Intern. de Radio-écologie*, 8-12 sept. 1969, Cadarache, CEA, Paris : 33-81.
- PICAT, P., P. BOVARD, A. GRAUBY, M. IJUIN, J. REVEILLAULT, J. FAURE & J. ANDRES, 1972. Bilan de la dispersion des radionuclides dans un bassin hydrologique. Perspectives en fonction des activités nucléaires : usines de traitement et réacteurs de puissance. *Symp. Radioecology applied to the protection of man and his environment*, 7-10 sept. 1971, Roma, IAEA, Vienna : 139-174 (EUR-4800-dfie).
- POMAROLA, J., P. FELIERS & G. TESTEMALE, 1970. Evolution de la gestion des déchets radioactifs au centre de Fontenay-aux-Roses. *Symp. Management of Low- and Intermediate-Level Radioactive Wastes*, 7-11 sept. 1970, Aix-en-Provence, IAEA, Vienna : 537-562.
- PRADEL, J. & P. ZETWOOG, 1976. La Radioprotection dans l'extraction et le traitement des minerais d'uranium en France. *Colloque sur la radioprotection dans l'extraction et le traitement de l'uranium et du thorium*, 9-11 sept. 1974, Bordeaux. Int. Labour Office ed., Genève p. 249-261.
- PRITCHARD, D.W., E.D. GOLDBERG, M.B. SCHAEFER, J.M. Jr. SMITH, T.T. SUGIHARA, L.A. WALFORD & W.S. WORSTER, 1959. Considerations on the disposal of radioactive wastes from nuclear powered ships into the marine environment. *Hearings before the Joint Committee on Atomic Energy, Congress of the United States, Eighty Sixth Congress, first Session on industrial Radioactive Waste Disposal*, 28 Jv - 3 Fb. 1959, 2 : 1489-1527.
- RASMUSSEN, N.C., 1974. Reactor safety study. An Assessment of Accident risks in U. S. Commercial Power Plants. USAEC, Washington, D.C. *Rapport WASH-1400*, 244 p.
- RODIER, J., M. MARICHAL & R. BENOIT, 1966. Etude expérimentale de la fixation sur les végétaux et les poissons des radioéléments des effluents d'un centre de production de plutonium. *Symp. Disposal of radioactive wastes into seas, oceans and surface waters*, 16-20 mai 1966, Vienna, IAEA, Vienna : 519-533.
- SAUMANDE, P., F. REIX & C. BECK, 1973. Etude de la radioactivité des eaux naturelles du Limousin : le radium 226, l'uranium et le radon. *Bull. Soc. Pharm. Strasb.*, 16 (2) : 141-152.
- SCHIEDHAUER, J., R. AUSSET, J. PLANET & R. COULON, 1974. Programme de surveillance de l'environnement marin du Centre de La Hague. *Symp. Population dose evaluation and standards for man and his environment*, 20-24 May 1974, Porto-Roz, IAEA, Vienna : 347-366.
- SOUSSELIER, Y., 1973. Principes de sécurité de stockage des produits de fission. *Colloque sur la gestion des déchets radioactifs résultant du traitement du combustible irradié*, 27 nov. - 1^{er} déc. 1972, Paris, OCDE, Paris : 181-197.

- SOUSSELIER, Y. & J. PRADEL, 1970. Politique française de gestion des déchets radioactifs de basse activité et d'activité intermédiaire. *Symp. Management of Low- and Intermediate-Level Radioactive Wastes*, 7-11 sept. 1970, Aix-en-Provence, IAEA, Vienna : 9-25.
- SOUSSELIER, Y. & J. PRADEL, 1971. La gestion des déchets radioactifs et leur stockage à long terme. *4^e Conf. Intern. des Nations Unies sur l'utilisation de l'Energie Atomique à des fins pacifiques*, 6-16 sept. 1971, Geneva, IAEA, Vienna : 11 : 445-462.
- THOMMERET, J., Y. THOMMERET & G. HUGHES, 1976. Quelques mesures de carbone 14 et de césium 137 en Mer Ligure. *24^e Congrès-Assemblée plénière de la C.I.E.S.M.M.*, 6-14 déc. 1974, Monaco *Rapp. P.-v. Réunion Comm. int. Explor. Scient. Mer Méditerr.*, 23 (7) : 173-176.
- U.S.A.E.C., 1964. The effects of nuclear weapons. Glasstone S. éd., 730 p.

Reçu le 15 juin 1976

TABLE DES MATIÈRES

Jean-Claude AMIARD. Impact des installations nucléaires françaises sur l'environnement aquatique	319
E. BALECH. Sur quelques <i>Protoberidinium</i> (Dinoflagellata) du Golfe du Lion	27
Guy CAHET. Biogéochimie du carbone et du soufre en sédiments littoraux méditerranéens (Golfe du Lion) : modèles biopédologiques	1
R. CHARRA. cf. P. NIVAL, J. GOSTAN, G. MALARA	47
John E. CONRAD. Sand grain size angularity as a factor affecting colonization by marine meiofauna	181
T. DO-CHI. cf. G. LASSERRE, P.-J. LABOURG	299
B. ELKAIM. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. I. — Unités indicatrices infralittorales	107
B. ELKAIM. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. II. — Unités indicatrices peu liées à l'étagement ou médiolittorales	199
R. GAUDY. Etude du plancton de la zone nord de la rade de Villefranche-sur-mer à la fin du printemps (17 mai 1971 au 16 juin 1971). III. — Production secondaire des Copépodes pélagiques	77
J. GOSTAN. cf. P. NIVAL, G. MALARA, R. CHARRA	47
H. GOT. cf. G. SERRA-RAVENTOS	171
P.-J. LABOURG. cf. G. LASSERRE, T. DO-CHI	299
G. LASSERRE, P.-J. LABOURG et T. DO-CHI. Alevinage et exploitation des étangs saumâtres de la région d'Arcachon ...	299

G. MALARA. cf. P. NIVAL, J. GOSTAN, R. CHARRA	47
P. NIVAL, J. GOSTAN, G. MALARA et R. CHARRA. Evolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971). II. — Biomasse de phytoplancton, production primaire	47
Claude RAZOULS et Suzanne RAZOULS. Dimensions, poids sec, valeur calorifique et courbes de croissance de deux popu- lations naturelles de Copépodes planctoniques en Médi- terranée	281
Suzanne RAZOULS. cf. Claude RAZOULS	281
Michel RICARD. cf. Alain SOURNIA	243
G. SERRA-RAVENTOS et H. GOT. Notice explicative de la carte sédimentologique de San Feliu de Guixols	171
Alain SOURNIA et Michel RICARD. Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, îles Tuamotu)	243

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des feuilles numérotées ne doivent pas excéder 20 pages, et seront présentés, en double exemplaire, sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Un sommaire en anglais doit figurer en début du texte, et deux résumés, l'un en français, l'autre en allemand à la fin du texte. Dans le cas d'un article en langue étrangère, un résumé sera dans la langue de l'article, l'autre en français. Ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177). Un titre courant (45 signes et espaces), pour haut de page doit être fourni.

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. & L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163.

PRUVOT, G., 1895a. Coup d'oeil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, 3 (3) : 629-658.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales.

2) ILLUSTRATIONS.

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le nombre des Tableaux et Figures doit être réduit au maximum.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART.

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs qui doivent retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

Cinquante tirés à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVI

YEAR 1976

PART 2 - B

CONTENTS

John E. CONRAD. Sand grain angularity as a factor affecting colonization by marine meiofauna	181
B. ELKAIM. Bionomy and ecology of the population of the soft bottom in an Atlantic estuary of Morocco : the Bou Regreg estuary. II. Mediollittoral indicator units	199
Alain SOURNIA and Michel RICARD. Data on the hydrology and productivity of a closed lagoon (Takapoto, Tuamotu Islands)	243
Claude RAZOULS and Suzanne RAZOULS. Dimensions, dry weight, calorific value and growth in two populations of planktonic copepods from the Mediterranean	281
G. LASSERRE, J.P. LABOURG and T. DO-CHI. Fry implantation and exploitation of the brackish water ponds of the Arcachon region	299
Jean-Claude AMIARD. Impact of the french nuclear installations on the aquatic environment	319

MASSON & Co

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly