

# VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVII

ANNÉE 1977

FASCICULE 1-B

## SOMMAIRE

Richard V. LEVY and Bruce C. COULL. Feeding groups and size analysis of marine meiobenthic nematodes from South Carolina, USA .....	1
Suzanne RAZOULS et Maria APOSTOLOPOULOU. Bilan énergétique de deux populations de Copépodes pélagiques <i>Temora stylifera</i> et <i>Centropages typicus</i> , en relation avec la présence d'une thermocline .....	13
B. ELKAIM. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. III — Unités indicatrices supralittorales ou en position infralittorale.	27
M. AMANIEU, O. GUELORGET et P. MICHEL. Richesse et diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne .....	85
O. GUELORGET et P. MICHEL. Etude sédimentologique d'une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault) .....	111
F.X. de CONTENCIN, J.M. PALAU, L. LASSABATERE, J.P. LONGUEMARD. Dispositif d'étude in situ du comportement des fonds marins sous l'effet de contraintes artificielles .....	131

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 1200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries : Série A : Biologie marine — Série B : Océanographie — Série C : Biologie terrestre.

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

Les manuscrits sont reçus par le Professeur J. SOYER, Directeur de la Publication, ou M<sup>me</sup> N. COINEAU, Secrétaire de Rédaction (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. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), J. BROUARDEL (Monaco), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOFF (Paris, France), L. LAUBIER (C.O.B., Brest, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÈRES (Marseille, France), J. POGHON (Paris, France).

#### Série C : Biologie terrestre

A. ANGELIER (Toulouse, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT GIRON (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 Etni S.p.a. Via San Simeoniano, 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.C.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)

Nombres 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 XXVII

ANNÉE 1977

FASCICULE 1 - B

## SOMMAIRE

Richard V. LEVY and Bruce C. COULL. Feeding groups and size analysis of marine meiobenthic nematodes from South Carolina, USA .....	1
Suzanne RAZOULS et Maria APOSTOLOPOULOU. Bilan énergétique de deux populations de Copépodes pélagiques <i>Temora stylifera</i> et <i>Centropages typicus</i> , en relation avec la présence d'une thermocline .....	13
B. ELKAIM. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain: l'estuaire du Bou Regreg. III — Unités indicatrices supralittorales ou en position infralittorale.	27
M. AMANIEU, O. GUELORGET et P. MICHEL. Richesse et diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne .....	85
O. GUELORGET et P. MICHEL. Etude sédimentologique d'une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault) .....	111
F.X. de CONTENCIN, J.M. PALAU, L. LASSABATERE, J.P. LONGUEMARD. Dispositif d'étude in situ du comportement des fonds marins sous l'effet de contraintes artificielles .....	131

MASSON



Publication bimestrielle



— « Les biens d'Etat, qui se trouvent dans les communes, les  
communes (Canton et Département) ainsi que les communes organisées dans  
— sont ce qui est de la nature de la commune, les biens des communes

à la fin de la commune, il est dit :  
L'Etat est la commune qui se trouve dans les communes (Canton et Département) et  
dans le 38 (38) 1828, ainsi que : « Les biens d'Etat, les biens d'Etat et de  
dans les communes de la commune, les biens d'Etat et de la commune, les biens

---

ΕΒΒΥΛΩΝ

## ERRATUM

---

Dans l'article de MM. Alain SOURNIA et Michel RICARD, paru dans le 26 (2B) 1976, intitulé : « Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, îles Tuamotu) », à la p. 269, 4 dernières lignes, il faut lire :

- pour ce qui est des sels nutritifs, les deux cas les mieux connus (Canton et Takapoto) sont ceux de lagons oligotrophes ayant comme épuisé les réserves déjà modestes de l'océan;
- sauf, peut-être, dans le lagon très ouvert d'Enewetak, les

**FEEDING GROUPS AND SIZE ANALYSIS  
OF MARINE MEIOBENTHIC NEMATODES  
FROM SOUTH CAROLINA, USA <sup>(1)</sup>**

by Richard V. LEVY\* and Bruce C. COULL\*\*

\* *Div. of Natural Science, Assumption College, Worcester,  
Massachusetts 01605 USA*

\*\* *Belle W. Baruch Institute for Marine Biology and Coastal Research  
and the Department of Biology, University of South Carolina,  
Columbia, South Carolina 29208 USA*

**RÉSUMÉ**

L'étude des groupes trophiques de Nématodes marins dans des substrats sableux et dans des substrats vaseux d'un marais saumâtre — complexe d'estuaire — a montré comme on le supposait, la dominance des consommateurs de particules dans la vase et celle des consommateurs d'épistrates dans le sable. Néanmoins, des changements saisonniers se produisent dans les groupes trophiques de transition qui se retrouvent dans les deux stations. Le diamètre moyen des Nématodes est le même aux deux stations, mais la variabilité de ce diamètre est significativement plus élevée dans la vase que dans le sable. Il semble qu'il y ait peu de différence pour un Nématode fouisseur, qu'il soit élancé ou robuste, mais les formes interstitielles doivent avoir des tailles similaires pour s'ajuster dans les interstices. Une forte diversité trophique chez ces Nématodes de sable de taille similaire, implique une bonne utilisation des ressources.

(1) Contribution No. 198 from the Belle W. Baruch Institute for Marine Biology and Coastal Research.

There is not doubt that the marine free-living Nematoda are the most ubiquitous meiobenthic organisms, yet they do not receive the ecological emphasis they deserve because of their enormously difficult taxonomy. One ecologically significant way to approach complex nematode assemblages is through the medium of buccal structure examination with a goal of at least, elucidating intra-nematode trophic relationships. It was to this end that we initiated a seasonal study of nematode feeding groups at two subtidal stations in the *Spartina* estuarine complex of the North Inlet area of South Carolina, USA.

Based on buccal structure and gut contents many nematodes appear to be ingesting similar foods, suggesting interspecific competition for the same resources. Are there additional mechanisms that allow many nematode species to co-exist or is it all based on food supply? Herewith, we suggest a relationship between nematode body-diameter, and sediment granulometry and speculate on this relationship in maintaining (or an aid in maintaining) nematode trophic diversity in sands and muds.

## METHODS AND MATERIALS

This study is a part of the long-term studies (initiated in September 1972 and continuing) on the meiofauna of the North Inlet Estuary, Georgetown, South Carolina, USA (33° 20.0'N, 79° 10.0'W).

Four replicate quantitative samples for faunal analysis are collected monthly at two subtidal stations in the estuary. One area in Bread and Butter Creek (BB) has a muddy substrate; the other area, Debidue (DD), is sandy. Samples are collected monthly by hand coring with 3.5 cm (inner diameter) core tubes within a m<sup>2</sup> area at the station marker at 1 m depth at low tide. Additional samples are collected and analyzed for sediment organic carbon and granulometric analysis and temperature, salinity, pH and Eh are always measured in the field at the time of sample collection. In the lab each sample is extracted by the shaking-supernatant technique of WIESER (1960) and all meiofauna identified to major taxon immediately. Every third nematode is removed from the sample for further classification.

Each sexually mature nematode was examined and classified to feeding group, and several key characteristics were measured by means of an eyepiece graticule: diameter of the buccal cavity, head, and body (median); morphology of the buccal teeth and cephalic setation; and gut contents. The feeding group designation follows WIESER's (1953) classification, but we have further separated out the forms based on additional data. WIESER (1953) defined four (4) nematode feeding categories i.e. Group 1 A (selective deposit feeders), Group 1 B (non-

selective deposit feeders), Group 2 A (epistrate feeders) and Group 2 B omnivore-predators). Since the nematodes from the two stations were completely different and to retain notice of these differences we used subcategories (modified from BOUCHER, 1973) noting these different types (e.g. 2A1, 2A2, ... 2A5, etc...). A Listing in Table I or Figures 1 and 2 of such categories as 2A3, 2B5, etc. simply indicates that they were « different » (perhaps only in gut contents) than the Group 2A2 from the other station, but all belonged to Group 2 A (epigrowth feeders). Table I gives the characteristics of these nematode subcategories. The gut cavity of all nematodes was examined microscopically. Not all nematodes had identifiable gut contents, some were empty or contained only fluids. Contents of a liquid nature were not identifiable.

## RESULTS

The mud station (BB) is located just subtidally to an intertidal *Spartina* derived mud flat. The sediment is a well sorted mud (medium grain size 5-32  $\mu\text{m}$ ;  $S_o = 1.09-1.22$ ) composed of fecal pellets, *Spartina* debris and clay particles. Sediment organic carbon, which ranges between 1.6 and 5.2 % is highest in September-October. The overlying water column and upper 2-5 mm of sediment is oxidizing (Eh + 40 to + 200 mv). Water column salinities range between 29-35 ‰ and water-sediment interface temperatures between 10.5-29.8°.

The sand station (DD), just inside the North Inlet Estuary mouth, lies subtidal to an extensive sand flat. The sediment and granulometry changes seasonally, with median grain sizes of 175-200  $\mu\text{m}$  ( $S_o = 1.20-1.34$ ) in the late Spring and Summer, and 250-350  $\mu\text{m}$  ( $S_o = 1.31-1.57$ ) the remainder of the year. Organic carbon measures 0.1-1.0 % reaching the 1 % mark in the finer summer sediments. In general, the sediment is oxidizing to 8 cm (+ 100 to + 210 mv); below that it is reducing (- 20 to - 170 mv). The reducing layer, however, migrates vertically seasonally and is deepest in the winter. Overlying water column salinities range from 26 ‰ (after Spring runoff) to 35 ‰ and the temperature range is the same as reported for the Bread and Butter Station.

No attempt was made to identify the nematodes to species. Therefore a feeding group does not represent a single species or even a single genus. Stations could, however, be characterized by the relative abundances of each group. Figures 1 and 2 illustrate the seasonal pattern of the nematodes feeding groups at the two stations.

The mud station, Bread and Butter (Fig. 1) was, as expected, dominated overall by deposit feeders (82.4 %). Group 1A2 (selec-

tive) comprised 38.5 %; Group 1A1 (selective) 27.0 % and non-selective deposit feeders (Group 1B1) made up the remaining 16.9 %. Other groups were much less frequent: omnivore-epigrowth feeders, (Group 2B3) comprised 8.5 % of the total and epigrowth carnivores (2A2) and epigrowth feeders (2A1) 4.8 % of the total. Seasonally there is consistency with dominance of the two types of selective deposit feeders and non-selective deposit feeders during late summer — early fall (Sept.-Nov.).

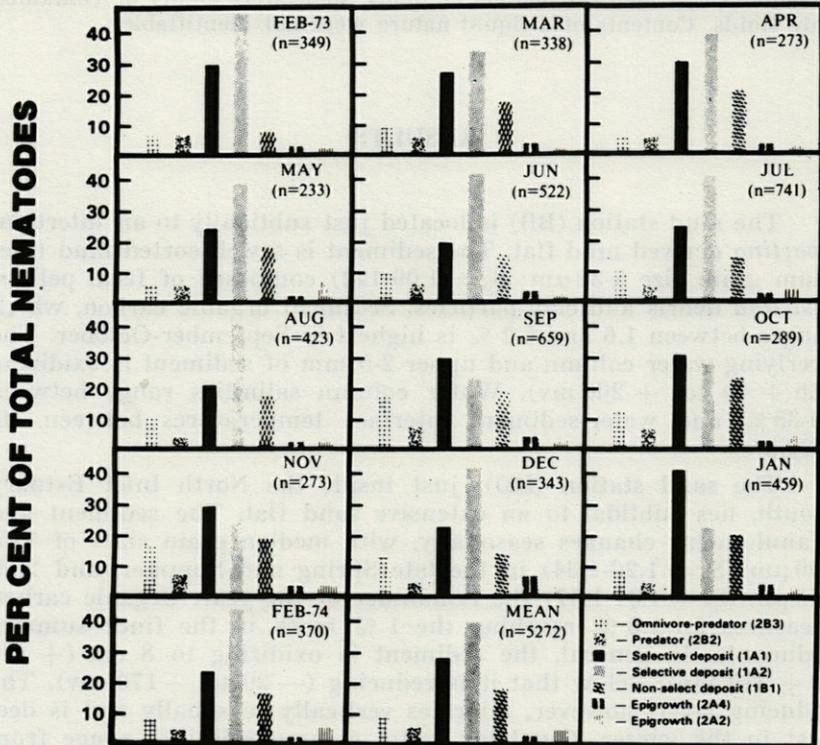


FIG. 1. — Relative abundances of the nematode feeding groups at the mud (Bread and Butter) station monthly during the study period (February 1973 - February 1974) and the mean abundance of each group.

The sand station, Debidue (Fig. 2) was not as clearly dominated by one or two groups. Large epigrowth feeders (Group 2A5) comprised 20.8 %, omnivore-predators (Group 2B4) also made up 20.8 % other predators (Group 2B5) ranked a close third at 19.7 % while small epigrowth feeders (2A4) ranked fourth at 16.6 %. Carnivore-

epigrowth feeders (2A3) and non-selective deposit feeders (1B2) made up the remaining 10.1 %. Monthly each feeding group was relatively consistent with an increase (from 5 % in May and 15 % in September) in the deposit feeders (1B's) during the summer months when the sediment was finer.

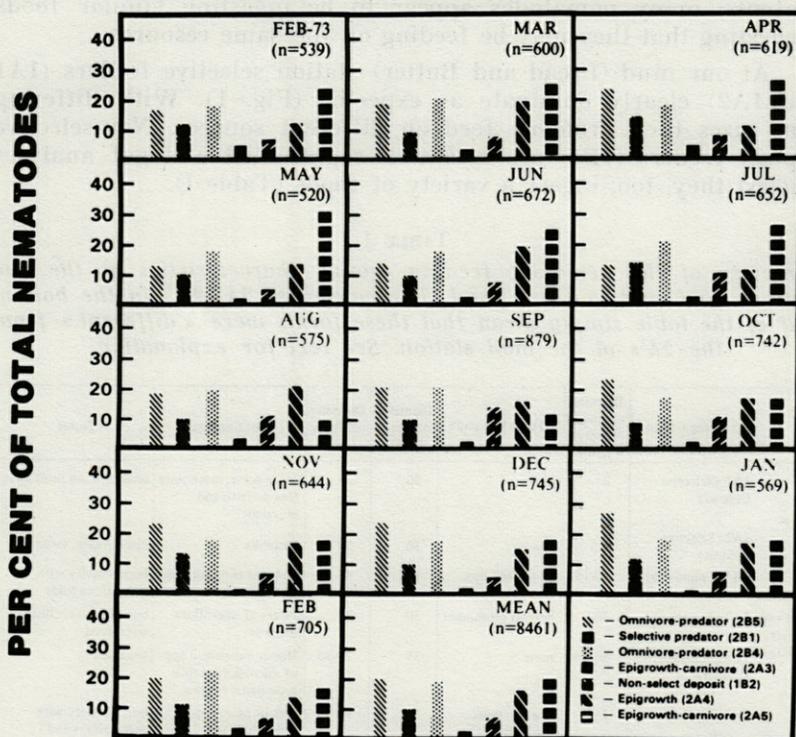


FIG. 2. — Relative abundances of the nematodes feeding groups at the sand (Debidue) station monthly during the study period (February 1973 - February 1974) and the mean abundance of each group.

## DISCUSSION

### NEMATODE FEEDING GROUPS.

Several authors (e.g. WIESER, 1953, 1959 a, b, c, 1960; KING, 1962; HOPPER and MEYERS, 1967 a, b; TIETJEN, 1969; COULL, 1970; BOUCHER, 1973; WARD, 1973, 1975) have studied the distribution of

feeding types in various habitats, and the general consensus is that morphological differences are due to the available food at particular locations. TIETJEN and LEE (1973, 1977) have shown that certain nematodes are indeed selective when given a choice between food sources and that a relatively large number of different nematodes can coexist at a single site. Based on buccal structure and gut contents, many nematodes appear to be ingesting similar foods suggesting that they may be feeding on the same resource.

At our mud (Bread and Butter) station selective feeders (1A1 and 1A2) clearly dominate as expected (Fig. 1). With differing head sizes they probably feed on different sources. Non-selective deposit feeders (1B1) are also well represented and gut analyses suggest they, too, ingest a variety of foods (Table I).

TABLE I

*Summary of the nematode feeding groups characteristics at the two stations, one mud and one sand. The categories 2A3-2A5 in the bottom half of the table simply mean that these forms were « different » from the 2A's at the mud station. See text for explanation.*

Feeding Group	Diameter of Buccal Cavity ( $\mu\text{m}$ )	Teeth Structure	Diameter of Head ( $\mu\text{m}$ )	Diameter of Body ( $\mu\text{m}$ )	Gut Contents	Notes	
Bread and Butter (Mud)	1A1 (Selective Deposit)	2	none	20	35	often none, sometimes fine detritus and inorganic	small lips, no head setae
	1A2 (Selective Deposit)	4-5	none	30	50	Pastelike	lips obvious, setae
	2A1 (Epigrowth)	10-15	Chitinized lips, resemble setae	15	45-50	Detritus and inorganic crystals	buccal cavity with numerous folds
	2A2 (Epigrowth)	30	Several prominent	30	35	Pieces of microflora, detritus	buccal cavity, chitin reinforced
	1B1 (Non-selective Deposit)	30-40	none	35	70-80	Highly variable, 3 spp. of microflora, nematode parts, forams	large lips
	1B2 (Predator)	15	one set, meet medially	30	40-50	One or more spp. of microflora and metazoan fragments	buccal cavity with chitin ridges and denticles
	2B3 (Omnivore Predator)	40-50	Heavy chitinized lips	40	50-60	Highly variable, whole metazoans, fragments, detritus, microflora	
Debidue (Sand)	2A3 (Carnivorous Epigrowth)	30	few visible	40-45	40-50	Whole diatoms, metazoans in pastelike contents	amphid close to anterior (5 $\mu\text{m}$ ) pointed chitinous lips, strong pharynx
	2A4	10	> 3, Irreg., 45° from wall	25-30	35-40	Pastelike, inorganics and organics	triangular lips, chitin reinforced
	2A5	10-15	none	35-40	40-50	Fragments of microflora, inorganic particles	strong musculature in pharynx suggests sucking and scraping
	1B2 (Non-selective Deposit)	30	none	40-45	50-55	All types of contents	
	2B1 (Selective Predator)	25-30	Two sets	40-45	50	3 spp. of microflora, pieces metazoans	very heavy lips, chitinized
	2B5 (Omnivore Predator)	40	large, sharp (2 rows)	40-45	50	At least 3 spp. of microflora, metazoans, detritus	18 pointed, chitinous lips

Perhaps the most striking feature of the mud fauna was the existence of several transitional feeding groups which were found in much greater abundance at the sand station. For example, epigrowth feeders (Groups 2A1 and 2A2), characteristic of sandy substrates, also occurred in the mud. Although they are relatively similar in buccal morphology to the sand epigrowth feeders (2A4, 2A5, Table I), we doubt they could « scrape » food from the soft, muddy Bread and Butter sediment particles. Rather, they probably break the soft fecal pelleted particles apart and ingest the associated bacteria. Predators (Group 2B2) are the best established of the transitional groups, and they show very little morphological difference from sand predators (except for cephalic setation). Some overlap was anticipated since, by nature, predators are not limited to the interstitial environment. Group 2B3, the omnivore-predators, are probably also a transitional feeding group which feeds on a diet that runs the gamut from whole organisms to detritus covered with bacterial films. This group differs from its sand counterparts (2B5, Table I) in that most sand specimens had cuticular punctuations while the mud specimens did not. The diet of these two feeding groups at the mud and sand stations are considerably alike, and they appear to be occupying similar ecological positions in the two communities.

At our sandy site the nematode taxocene is not dominated by any one feeding group. Instead, two feeding groups exist in almost equal abundance: the epigrowth feeders (Groups 2A4 and 2A5) and the predators (Groups 2B1, 2B4, 2B5). The dominance of the epigrowth feeders was to be expected and is correlated seasonally with changes in microfloral production (R.G. ZINGMARK, pers. comm.), but the predator density was not. Some predators (Groups 2B1) have no visible gut contents, and we suspect that they attack prey, pierce the outer membranes with their large tooth, and suck out the tissues and fluids, although some specimens did have one species of diatom in the gut indicating selective predation. Others (Group 2B4) with heavy buccal armature and at least 3 species of microflora and fragments of metazoans in the gut, are probably somewhat selective.

Non-selective deposit feeders (Group 1B2) represent a small percentage of the feeding groups in the sand and reach their maximum abundance in the summer (June-Sept. see Fig. 2) at the time of increased silts and clays in the sediments. They probably represent a transitional fauna normally associated with high silt-clay contents. They appear to show little selectivity in nutritional sources and apparently scavenge the detritus associated with the finer summer sediments.

WIESER (1960) stated that the main difference in nematode feeding habits appears to be the preponderance of epistrate (epi-growth) feeders in sand and deposit feeders in mud. Our data simply substantiate this hypothesis, but indicate a high number of predators in the sandy environment; an observation not reported previously. Further, our data confirm that mud and sand habitats in North Inlet may be characterized by dominant feeding groups, but are linked to one another by transitional groups present in smaller percentages than those that dominate the station similar to the observations of WARD (1973).

#### NEMATODE DIAMETER AND SEDIMENT SIZE.

REMANE (1933) suggested that a relationship exists between the substrate composition and the body length of organisms inhabiting it. Smaller meiofaunal organisms were to be found in sandy substrates, and larger specimens in muddy sediments. In sand habitats the organisms would be expected to move interstitially, and thus be smaller. In mud where little interstitial space exists, nematodes should be larger burrowing forms, and WIESER (1959 c) reported that substrates with a median grain diameter of less than 200  $\mu\text{m}$  do not support an interstitial fauna, but are the habitats of burrowing forms. Yet in his Chilean study, WIESER (1959 a) found little correlation between length of nematodes and grain size. However, WARD (1975) found that there was a correlation between the size range of nematodes and the substrate: longer forms were present at coarse, well sorted habitats and nematodes of more uniform length in other sediments, but WILLIAMS (1972) could find no correlation between length or diameter of nematodes with pore space in shell gravels.

Although we could not accurately measure nematode length, we explored the relationship between body diameter and substrate composition. This appeared to be at least as important a limiting factor because if the maximum body diameter is smaller than the interstice, a nematode can probably slither through the space regardless of its body length, although in soil nematodes mobility is maximized when mean particle size is about 1/3 nematode body length (PITCHER, 1975). Based on 13,733 nematodes measured and classified to feeding group (5,272 from mud, 8,641 from sand), we could find no significant differences (Mann-Whitney U-test,  $p > 0.05$ ) in mean body diameter between the nematodes from the two stations (sand,  $\bar{X} = 46.4 \mu\text{m}$ ; mud  $\bar{X} = 49.9 \mu\text{m}$ ). Even though nematodes of muds may be longer (REMANE 1933, WARD 1975), we cannot substantiate that they are, in a statistical sense, "wider".

However, testing the null hypothesis that both populations came from the same normally distributed population and therefore, have the same variances, we find a highly significant difference ( $p \leq 0.001$ ) between the faunas. The sand nematodes had a very small variance ( $S^2 = 22.3$ ) and the mud nematodes a large variance ( $S^2 = 179.3$ ) and this we did not expect. We had presupposed that the mud fauna would be uniformly large (they were not) and the sand fauna uniformly small (as they were), as suggested by REMANE (1933), SWEDMARK (1964) and WIESER (1959 c).

If we calculate pore space (after CRISP and WILLIAMS, 1971, for well sorted sediments) with both of our stations having sorting coefficients  $\sim 1.00$ , we find that the interstices at the sand station would have varied between  $61.3 - 122.5 \mu\text{m}$  over the study period and  $1.8 - 11.2 \mu\text{m}$  at the mud station. Obviously the sand interstices are of sufficient magnitude to accommodate the nematodes of the diameters encountered, but the mud "interstices" if they exist at all (since the sediment is 95 % silts and clays), obviously cannot accommodate the measured nematodes in between the sediment particles. The sand fauna being all similar sized ( $S^2 = 22.3$ ) is limited within a small range of body diameters which are particularly adapted for movement through the specific amount of available interstitial space. At the mud station, there does not appear to be an optimum diameter, but rather, once the interstitial space gets below the critical diameter it makes no difference if the nematode is « skinny » or « fat ». In fact, the large variance in diameter ( $S^2 = 179.3$ ) suggests that size (diameter) is partially responsible for allowing these nematodes to coexist. At the sand station (with all the nematodes being of similar diameter) diameter and, therefore pore space, cannot be a significant agent in resource partitioning. However, if we attempt a quantification of « trophic diversity », by calculating  $H'$  Diversity (using the feeding groups as species), we find that the sand fauna trophic diversity is significantly greater (Mann-Whitney « U » test at 0.001) than the mud fauna trophic diversity (sand,  $H' = 1.79 \pm 0.03$  mud  $H' = 1.50 \pm 0.80$ ). The sand fauna then, even though of similar diameter, appears to be able to utilize an array of food gathering mechanisms to partition the available resources. WILLIAMS (1972) also suggests that in sands unknown factors must be responsible for the distribution and our data certainly support this.

Hypothetically, then, one could envision a gradient of nematode diameters, along a sediment gradient from coarse shell gravels to muds. One would predict the mean nematode diameter to linearly decrease to the limit of the interstitial existence (median of  $200 \mu\text{m}$  ? — WIESER, 1959 c). Once sediment median diameters (and considering, of course, sorting etc.), went below the theoretical interstitial

limit, one would predict a random arrangement of diameters, since it would appear to make little difference as to *burrowing* effectiveness whether the nematode is slender or robust. The obvious test of the hypothesis is to collect along such a gradient and measure diameter. Ideally, one would like to identify the nematodes to species but that is beyond the scope of our expertise.

The study was the first, and admittedly preliminary, attempt to assess the ecological significance of the omnipresent nematodes within the framework of ongoing meiofauna studies of the North Inlet Estuary. Subsequently, Bruce E. HOPPER has agreed to assist us in our effort to continue ecological studies with the nematodes and his effort should build substantially upon the base provided here. Clearly the need exists for a detailed study of the microflora, microfauna, and meiofauna that these organisms ingest on a seasonal basis as well as detailed nematode taxonomy in order to more accurately assess the role of the marine meiobenthic nematodes in the North Inlet Estuary.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Grateful thanks to Bruce E. HOPPER and John H. TIETJEN for reading an earlier version of the manuscript and suggesting substantial revision, which we are convinced greatly improved the manuscript. This research was supported by the Oceanography Section, National Science Foundation, NSF Grant No. DES72-01573 A01. Based in part, on a M.A. Thesis at Clark University by RVL.

#### ABSTRACT

Feeding group analysis of marine nematodes in a sandy habitat and a muddy habitat in a salt marsh — estuarine complex indicated, as expected, the dominance of deposit feeders in mud and epigrowth feeders in sand. There were, however, seasonal changes in the feeding groups and, both stations were linked by transitional feeding groups more dominant at the other station. Mean nematode diameter was significantly greater in the mud than in the sand. It appears to make little difference to a burrowing nematode whether it is slender or robust, but interstitial forms must be similarly sized to fit into the extant interstices. Resource partitioning of these similarly sized sand nematodes is most likely accomplished by high « trophic diversity ».

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Analyse von trophischen Gruppen bei marinen Nematoden in sandigem oder schlammigem Untergrund eines Aestuars hat gezeigt, dass — wie zu erwarten — Partikel-Fresser im Schlamm und Aufwuchs-Fresser im Sand dominieren. Allerdings sind jahreszeitliche Schwankungen festzustellen, und beide Stationen waren durch Uebergangsguppen verbunden. Der mittlere Durchmesser der Nematoden unterschied sich nicht von einer Station zur anderen, dagegen war die Schwankungsbreite bei den schlammbewohnenden Nematoden beträchtlich höher als bei den sandbewohnenden. Es scheint für einen grabenden Nematoden von geringer Bedeutung zu sein, ob er schlank oder umfangreich ist, dagegen müssen interstitiell lebende Formen von etwa gleicher Grösse sein, um in die vorhandenen Lücken zu passen. Verteilung des Nahrungsangebots unter diesen Sand-Nematoden mit untereinander ähnlicher Grösse ist wahrscheinlich durch hohe "trophische Diversität" gewährleistet.

## REFERENCES

- BOUCHER, G., 1973. Premières données écologiques sur les nématodes libres marins d'une station de vase côtière de Banyuls. *Vie Milieu*, 23 (1 B) : 69-100.
- COLL, B. C., 1970. Shallow water meiobenthos of the Bermuda platform. *Oecologia*, 4 : 325-357.
- CRISP, D. J. & R. WILLIAMS, 1971. Direct measurement of pore-size distribution on artificial and natural deposits and prediction of pore space accessible to interstitial organisms. *Mar. Biol.*, 10 : 214-226.
- HOPPER, B.E. & S.P. MEYERS, 1967 a. Follicolous marine nematodes on turtle grass, *Thalassia testudium* König, in Biscayne Bay, Florida. *Bull. mar. Sci. Gulf Carrib.*, 17 : 471-517.
- HOPPER, B. E. & S. P. MEYERS, 1967 b. Population studies on benthic nematodes within a subtropical sea grass community. *Mar. Biol.*, 1 : 85-96.
- KING, C. E., 1962. Some aspects of the ecology of psammolittoral nematodes in the Northeastern Gulf of Mexico. *Ecology*, 43 : 515-523.
- PITCHER, R. S., 1975. Factors influencing the movement of nematodes in soil, pp. 389-407. In : Nematode vectors of plant viruses, NATO Adv. Study Inst. Ser. A : Life Sciences, Vol. 2. (EDs) F. Lamberti, C.E. Taylor, J.W. Seinhorst. NATO, London, 460 pp.

- REMANE, A., 1933. Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel*, 21 : 163-221.
- SWEDMARK, B., 1964. The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.*, 39 : 1-42.
- TIETJEN, J. H., 1969. The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia*, 2 : 251-291.
- TIETJEN, J. H. & J. J. LEE, 1973. Life history and feeding habits of the marine nematode, *Chromadora macrolaimoides* Steiner. *Oecologia*, 12 : 303-314.
- TIETJEN, J. H. & J. J. LEE, 1977. Feeding behavior of marine nematodes, pp. 21-35. In : Ecology of Marine Benthos, Belle W. Baruch Library in Marine Science, No. 6. (Ed.) B.C. Coull. University of South Carolina Press, Columbia, South Carolina.
- WARD, A. R., 1973. Studies on the sublittoral free-living marine nematodes of Liverpool Bay. I. The structure and distribution of the nematode populations. *Mar. Biol.*, 22 : 53-66.
- WARD, A. R., 1975. Studies on the sublittoral free-living nematodes of Liverpool Bay. II. Influence of sediment composition on the distribution of marine nematodes. *Mar. Biol.*, 30 : 217-225.
- WIESER, W., 1953. Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Verkommen bei freilebenden marinen Nematoden. Eine ökologisch-morphologische Studie. *Ark. Zool.*, ser II. 4 (26) : 439-484.
- WIESER, W., 1959 a. Free-living marine nematodes. IV. General Part. Reports of Lund University Chile Expedition, 1948-49. *Acta Univ. Lund.*, N.F., 55 (2) : 1-111.
- WIESER, W., 1959 b. The free-living nematodes and other small invertebrates from Puget Sound Beaches. *Univ. Wash. Publ. Biol.*, 19 : 1-179.
- WIESER, W., 1959 c. The effects of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches of Puget Sound, Washington. *Limnol. Oceanogr.*, 4 : 181-194.
- WIESER, W., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5 : 127-133.
- WILLIAMS, R., 1972. The abundance and biomass of the interstitial fauna of a graded series of shell-gravels in relation to the available space. *J. Anim. Ecol.*, 41 : 623-646.

Reçu le 6 avril 1977

**BILAN ÉNERGÉTIQUE DE DEUX POPULATIONS  
DE COPÉPODES PÉLAGIQUES  
*TEMORA STYLIFERA*  
ET *CENTROPAGES TYPICUS*,  
EN RELATION AVEC LA PRÉSENCE  
D'UNE THERMOCLINE**

par Suzanne RAZOULS \* et Maria APOSTOLOPOULOU \*\*

\* *Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France*

\*\* *Zoological Laboratory, Faculty of Sciences, Panepistimiopolis,  
Athènes, Grèce*

**ABSTRACT**

Respiratory metabolism, egg-laying and growth of *Temora stylifera* and *Centropages typicus* have been studied for 5 juveniles stages and for the adults, under the special thermic conditions related to the presence of a thermocline.

The assimilation in terms of dry matter and carbon is calculated from the respiratory rate and growth.

The coefficient of net efficiency of growth ( $K_2$ ) varies rather strongly from one copepodite stage to another. *Temora*: copepodites  $K_2 = 22\%$ , adults =  $9\%$ ; *Centropages*: copepodites  $K_2 = 24\%$ , adults =  $11\%$ . The quantities of ingested food (supposing  $75\%$  of assimilation) are compared to the quantities of carbon resulting from the primary production *in situ*. The average gross efficiencies of growth ( $K_1$ ) are  $16.5\%$  and  $6.9\%$  for *Temora*,  $17.8\%$  and  $8.3\%$  for *Centropages*.

L'évolution normale de l'hydrologie des eaux de la région de Banyuls-sur-Mer conduit à l'établissement d'une thermocline dès le mois de juin (JACQUES, RAZOULS et THIRIOT, 1969). Celle-ci est située en moyenne à une profondeur de 25 à 40 mètres, et sépare deux masses d'eau de caractéristiques thermiques et nutritionnelles différentes : eaux chaudes (20°) oligotrophes en surface, eaux plus fraîches (15°) et plus riches sous la thermocline (CAHET et coll., 1972).

Durant la période estivale, les populations de *T. stylifera* et *C. typicus* connaissent des réussites différentes : *Temora* est abondant; *Centropages* prospère surtout dans les eaux d'hiver et de printemps. Des observations *in situ*, réalisées antérieurement (données non publiées) ont montré que ces Copépodes effectuent une migration verticale nyctémérale indépendamment de la présence de la thermocline. Les conditions particulières créées à ce niveau induisent chez les Copépodes, lors de leur migration, des modifications de leurs rythmes physiologiques. C'est ce que suggèrent les résultats de nombreuses expériences concernant l'effet des variations de température sur le métabolisme (premiers travaux de MARSHALL et coll., 1935). Mais les rapports entre thermocline et migrations verticales demeurent peu connus (MULLIN et BROOKS, 1976).

Nous exposons ici : 1) les exigences métaboliques des deux espèces au cours de la croissance individuelle; 2) leur rendement de croissance (efficacité nette ou  $K_2$ ); 3) la satisfaction des exigences métaboliques de croissance en milieu hétérogène.

## MÉTHODES

Ce travail expérimental a été poursuivi pendant les mois de juillet et août 1976. Le zooplancton a été récolté par pêches verticales de 50 mètres à la surface, avec un filet WP<sub>2</sub> (0,200 mm de vide de maille).

Le bilan énergétique d'un individu peut être établi selon l'égalité : nourriture assimilée = fraction de la nourriture oxydée couvrant les besoins métaboliques + fraction servant à la croissance. Partant de cette hypothèse, nous avons mesuré la respiration et la croissance pour les cinq stades juvéniles et les adultes de *Temora* et *Centropages*.

— La respiration a été mesurée par la technique polarographique, selon une méthode déjà décrite (RAZOULS, 1971).

— La durée de chaque stade juvénile ayant été déterminée antérieurement (RAZOULS et coll., 1976), la croissance journalière est déduite à partir des pesées de 100 à 200 individus après dessiccation 24 heures à l'étuve à 70 °C.

— Le gain de poids des femelles adultes résultant de la production des œufs est estimé à partir du nombre d'œufs pondus par jour par individu. Les femelles isolées après la pêche étaient placées à 15° pendant la journée et 20° pendant la nuit, afin de reproduire des conditions thermiques de part et d'autre de la thermocline. Le poids des œufs est calculé à partir de leur volume, la densité étant estimée à 1,1 (STRATHMANN et VEDDER, 1977), leur teneur en eau à 80 % et le pourcentage de carbone proche de celui des copépodites (S. RAZOULS, 1977).

— Des mesures directes de valeur calorifique ont été faites avec une microbombe PHILLIPSON aussi bien sur des échantillons de phytoplancton naturel que sur les différents stades juvéniles ou adultes.

## RÉSULTATS

Les caractéristiques des deux populations : pourcentage des différents stades, poids individuels et valeurs calorifiques, sont portées sur le tableau I.

TABLEAU I

Proportion des différents stades (0-50 m), poids et valeur calorifique individuels.

<i>Temora stylifera</i>					<i>Centropages typicus</i>					
Stades	% moyen	Poids sec individuel mg × 10 <sup>-3</sup>	Cal/mg sec	Cal/an x 10 <sup>-3</sup>	% moyen	Poids sec individuel mg × 10 <sup>-3</sup>		Cal/an x 10 <sup>-3</sup>		
C <sub>1</sub>	4	1,75	3,96 <sup>(1)</sup>	6,93	3	0,8 <sup>(1)</sup>	—	—		
C <sub>2</sub>	11	2,44	7,71	18,81	12	1,9 <sup>(1)</sup>	—	—		
C <sub>3</sub>	17	2,71	7,50 <sup>(2)</sup>	20,32	19	3,12	8,67	27,05		
C <sub>4</sub>	21	7,26	7,21	52,34	21	3,58	6,72 <sup>(2)</sup>	24,06		
C <sub>5</sub>	23	7,51	6,01	45,13	15	6,75	4,77	32,05		
Adultes	♀ 12 ♂ 11	11	15,60	6,29	98,12	15 16	16	12,78	6,38	81,54
Nbre oeufs pondus/♀	24	0,05	—	—	22	0,05	—	—		

1) Valeurs antérieures à 1976; 2) Valeurs calculées.

La respiration mesurée à 15 et 20 °C montre pour les deux espèces une augmentation entre les deux températures : toutefois, *C. typicus* paraît plus sensible quel que soit l'âge, à l'augmentation

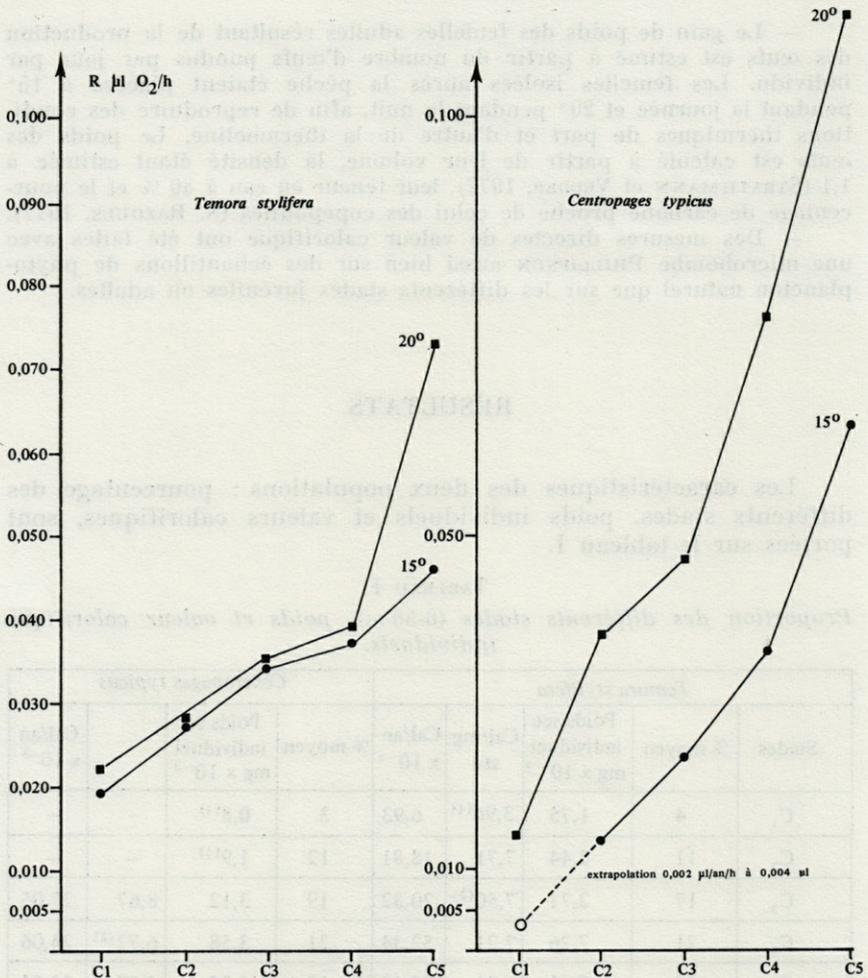


FIG. 1. — Respiration des stades juvéniles à deux températures (exprimée en  $\mu\text{l}$  d'oxygène  $\text{h}^{-1}$   $\text{an}^{-1}$ ).

de la température que *T. stylifera* (Fig. 1). A partir de la quantité d'oxygène utilisée par 24 heures, en supposant schématiquement un séjour de 12 h à 15 °C et de 12 h à 20 °C, la quantité de matière organique oxydée a été estimée en considérant un métabolisme mixte (glucides + protides). La quantité de matière sèche ainsi calculée est convertie en équivalents carbone à partir d'un quotient respiratoire de 0,90 traduisant ce type de métabolisme (Tab. II et III).

TABLEAU II

*Temora stylifera* : équivalence de la respiration et de la croissance en matière sèche et en carbone.

1	2		3		4	5
Stades	Respiration $\times \text{jour}^{-1}$ exprimée en :				Croissance $\times \text{jour}^{-1}$ $\text{mg} \times 10^{-3}$	Equivalent carbone de la croissance $\times \text{jour}^{-1}$ (C = 31,4 %) $\text{mg} \times 10^{-3}$
	Equivalent matière sèche oxydée (glucides + protides) $\text{mg} \times 10^{-3}$		Equivalent carbone $\text{mg} \times 10^{-3}$			
	15° (12 h)	20° (12 h)	15° (12 h)	20° (12 h)		
C <sub>1</sub>	0,265	0,307 <sup>(1)</sup>	0,109	0,127	0,27	0,087
C <sub>2</sub>	0,390	0,390	0,162	0,162	0,054	0,017
C <sub>3</sub>	0,474	0,488 <sup>(1)</sup>	0,196	0,202	0,91	0,286
C <sub>4</sub>	0,516	0,544 <sup>(1)</sup>	0,214	0,225	0,028	0,0091
C <sub>5</sub>	0,642	1,018 <sup>(1)</sup>	0,266	0,422	0,93	0,356
Adultes	1,423	2,051	0,316	0,851	oeufs = 0,38	0,119

1) Valeurs obtenues antérieurement.

TABLEAU III

*Centropages typicus* : équivalences de la respiration et de la croissance en matière sèche et en carbone.

1	2		3		4	5
Stades	Respiration $\times \text{jour}^{-1}$ exprimée en :				Croissance $\times \text{jour}^{-1}$ $\text{mg} \times 10^{-1}$	Equivalent carbone de la croissance $\times \text{jour}^{-1}$ (C = 33,7 %) $\text{mg} \times 10^{-3}$
	Equivalent matière sèche oxydée (glucides + protides) $\text{mg} \times 10^{-1}$		Equivalent carbone $\text{mg} \times 10^{-3}$			
	15° (12 h)	20° (12 h)	15°	20°		
C <sub>1</sub>	0,098 <sup>(x)</sup>	0,196	0,040	0,081	0,44	0,175
C <sub>2</sub>	0,251	0,530	0,104	0,220	0,24	0,095
C <sub>3</sub>	0,303	0,656	0,133	0,272	0,092	0,037
C <sub>4</sub>	0,502	1,045	0,208	0,440	0,36	0,164
C <sub>5</sub>	0,879	1,362	0,364	0,572	0,696	0,092
Adultes	1,137	1,563	0,471	0,648	oeufs : 0,35	0,139

(x) valeur approchée.

Les valeurs de l'accroissement pondéral journalier varient assez fortement d'un stade à l'autre, ce qui confirme les observations antérieures (RAZOULS et coll., 1976, *op. cit.*).

La moyenne du nombre d'œufs pondus par jour est de 24 pour *T. stylifera* et de 23 pour *C. typicus*. Les observations faites sur des femelles porteuses de leur spermatophore, conduisent à penser que la préparation d'une ponte nécessite environ trois jours. Les pontes observées correspondent par conséquent à des synthèses journalières dont la valeur est le 1/3 de la valeur pondérale totale de la ponte (Tab. II et III).

Ces résultats peuvent être mis en parallèle avec les données concernant le phytoplancton de la région, empruntées à CAHET et coll. (1972), NEVEUX et coll. (1975) et JACQUES (1970) (Tab. IV).

TABLEAU IV  
Tableau synoptique du phytoplancton d'été à Banyuls.

T° moyenne de l'eau.	Nbre cellules par litre.	Espèces dominantes	Chl. a	Protéines	Glucides	Production C mg/m <sup>3</sup> in situ.	ATP
20° Thermocline	10000 $\mu$ l plus généralement entre 1000 et 5000 $\mu$ x l <sup>-1</sup> en moyenne 3000 $\mu$ x l <sup>(1)</sup>	<i>Nitzschia closterium</i> <i>N. delicatissima</i>	0,1 à 0,2 $\mu$ g/l	5 $\mu$ g/l	10 $\mu$ g/l	5 à 10 mg C/m <sup>3</sup> /jour	10 à 20 $\mu$ g/l.
15°	entre 5000 et 100000 $\mu$ x l <sup>-1</sup> en moyenne 50000 $\mu$ x l <sup>-1</sup>	id. <i>N. pungens</i>	0,2 à 0,5 $\mu$ g/l	5 $\mu$ g/l	10 à 20 $\mu$ g/l moyenne = 0,05 $\mu$ g/ml	10 à 20 mg C/m <sup>3</sup> /jour	20 à 30 $\mu$ g/l

Les valeurs calorifiques moyennes que nous avons obtenues avec du phytoplancton à Banyuls sont de  $3,23.10^{-3}$  cal.xmg.10<sup>-3</sup>.

## DISCUSSION

Dans le calcul du bilan énergétique des deux populations étudiées, nous partons de l'hypothèse d'une alimentation non exclusivement glucidique. Certaines expériences (GAUDY, 1974) montrent en effet que des espèces de petite taille peuvent s'alimenter par prédation d'Artémia. NIVAL et coll. (1972) trouvent des rapports Protéines/Glucides dans l'eau de mer entre 0,8 et 5, prouvant l'importance de la fraction protéique particulière dans certains secteurs de Méditerranée occidentale. A Banyuls, ces rapports sont

égaux en moyenne à 1,15 (NEVEUX et coll., *op. cit.*). D'un autre côté, MAYZAUD et CONOVER (1975) concluent que les Copépodes sont aptes à digérer la nourriture disponible glucidique ou protidique, compte tenu de la nature de leurs enzymes digestifs.

Les taux respiratoires des deux espèces ne paraissent pas régulés de la même manière au cours de la croissance. A 15 °C, l'ensemble des jeunes stades de *T. stylifera* consomme plus d'oxygène (0,019 à 0,046 ml.10<sup>-3</sup>.h<sup>-1</sup>) que les jeunes *C. typicus* (0,006 à 0,063 ml.10<sup>-3</sup>.h<sup>-1</sup>). A 20 °C au contraire, les jeunes *C. typicus* sont plus exigeants (0,014 à 0,099 ml.10<sup>-3</sup>.h<sup>-1</sup>) que les copépodites de *T. stylifera* (0,022 à 0,073 ml.10<sup>-3</sup>.h<sup>-1</sup>) (Fig. 1).

Ceci est d'ailleurs confirmé par les valeurs calculées du coefficient Q<sub>10</sub> (Fig. 2). Les valeurs basses trouvées pour les jeunes *Temora* semblent indiquer une bonne indépendance thermique, de même pour les stades C<sub>5</sub> et les adultes de *Centropages*. L'adaptation saisonnière des adultes de ces deux espèces a été discutée par GAUDY (1973) en fonction des successions de générations.

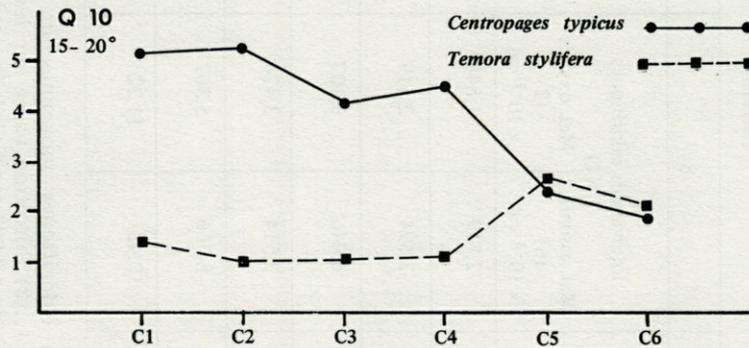


FIG. 2. — Valeurs du Q<sub>10</sub> entre 15 et 20 °C, des stades juvéniles et des adultes.

Les quantités de matière sèche et de carbone assimilées, sont présentées sur les tableaux V et VI. Les calculs ont été faits en présumant que tous les individus passaient sensiblement 12 heures en surface à 20 °C et 12 heures à 15 °C sous la thermocline. D'autre part les conditions nutritionnelles pauvres en surface laissent à penser que les besoins de la croissance sont probablement supportés par la matière organique synthétisée en plus grande quantité au niveau de la thermocline (JACQUES, 1970). Les poids de matière sèche assimilée représentent en moyenne 41 % du poids corporel de *Temora* et 39 % chez *Centropages*.

TABLEAU V

*Temora stylifera* : bilan d'utilisation de l'énergie par une population estivale.

Stades	6	7	8		9	10		11	12
	Assimilation mat. sèche $\times \text{jour}^{-1}$ $\text{mg} \times 10^{-3}$ (2 + 4)	Assimilation carbone $\times \text{jour}^{-1}$ $\text{mg} \times 10^{-3}$ (3 + 5)	Equivalents calorifiques (1)		$K_2$ % (5)/(7)	(2) Filtration nécessaire $\times \text{j.}^{-1}$		Ingestion en C $\times \text{mg}$ $\times 10^{-3} \times \text{j.}^{-1}$	$K_1$ % (5)/ (11)
			Mat. assimil. (6) $\times 10^{-3}$ cal.	Mat. oxydée (2) $\times 10^{-3}$ cal.		20°	15°		
C <sub>1</sub>	0,842	0,323	2,719	1,848	26,9	15,9 28,9 ml $\times \text{j.}^{-1}$	13,1	0,431	20,2
C <sub>2</sub>	0,834	0,341	2,694	2,519	4,98	20,2 32,2 ml $\times \text{j.}^{-1}$	11,9	0,455	3,7
C <sub>3</sub>	1,872	0,684	6,046	3,107	41,8	37,7 69,8 ml $\times \text{j.}^{-1}$	32,1	0,912	31,3
C <sub>4</sub>	1,088	0,448	3,514	3,424	2,03	28,1 43,0 ml $\times \text{j.}^{-1}$	14,9	0,597	1,5
C <sub>5</sub>	1,660	1,044	8,366	5,362	34,1	52,7 94,2 ml $\times \text{j.}^{-1}$	41,5	1,392	25,6
Adulte	3,854	1,286	12,45	11,22	9,25	106,4 135,4 ml $\times \text{j.}^{-1}$	29,0	1,715	6,9

(1) Valeurs calorifiques moyennes du phytoplancton à Banyuls = 3,23 cal.  $\text{mg}^{-1}$ ; (2) Filtration basée sur les valeurs moyennes de Production Primaire de : 0,008 mg C/1/jour au-dessus de la thermocline; de 0,015 mg C/1/jour au niveau de la thermocline.

TABLEAU VI  
Centropages typicus : bilan de l'utilisation de l'énergie par une population estivale.

Stades	6	7	8		9	10		11	12
	Assimilation mat. sèche $\times \text{jour}^{-1}$ $\text{mg} \times 10^{-3}$ (2 + 4)	Assimilation carbone $\times \text{jour}^{-1}$ $\text{mg} \times 10^{-3}$ (3 + 5)	Equivalents calorifiques (1)		$K_2$ % (5)/(7)	Filtration nécessaire $\times \text{j.}^{-1}$ (2)		Ingestion en C $\times \text{mg}$ $\times 10^{-3} \times \text{j.}^{-1}$	$K_1$ % (5)/ (11)
			Mat. assimil. (6) $\times 10^{-3}$ cal.	Mat. oxydée (2) $\times 10^{-3}$ cal.		20°	15°		
C <sub>1</sub>	0,734	0,296	2,371	0,950	59,12	10,1 24,4 ml $\times \text{j.}^{-1}$	14,3	0,395	44
C <sub>2</sub>	1,021	0,419	3,298	2,523	22,7	27,5 40,7 ml $\times \text{j.}^{-1}$	11,3	0,559	17
C <sub>3</sub>	1,051	0,442	3,395	3,096	8,4	34,0 45,3 ml $\times \text{j.}^{-1}$	11,3	0,589	6,3
C <sub>4</sub>	1,908	0,812	6,160	4,197	20,2	55,0 79,8 ml $\times \text{j.}^{-1}$	24,8	1,083	15
C <sub>5</sub>	2,937	1,028	9,486	7,238	8,95	71,5 101,9 ml $\times \text{j.}^{-1}$	30,4	1,371	67
C <sub>6</sub>	3,05	1,258	9,85	8,72	11,05	81,0 121,7 ml $\times \text{j.}^{-1}$	40,7	1,677	8,3

(1) Valeurs calorifiques moyennes du phytoplancton à Banyuls = 3,23 cal. mg<sup>-1</sup>; (2) Filtration basée sur les valeurs moyennes de Production Primaire de : 0,008 mg C/1/jour au-dessus de la thermocline; de 0,015 mg C/1/jour au niveau de la thermocline.

De l'analyse des résultats expérimentaux de différents auteurs réalisée par BUTLER et coll. (1970) se dégage une certaine constance des taux d'assimilation de la nourriture, variant entre 60 et 90 %. Nous avons déduit la quantité de nourriture ingérée d'un taux d'assimilation de 75 %, cette valeur paraissant une moyenne représentative pour un environnement peu concentré en particules nutritives (CONOVER, 1966). Ces valeurs sont nettement plus élevées que celles de l'assimilation observée avec *T. styliifera* (28 %) et *C. typicus* (34 %) à partir d'expériences de nutrition où les souches algales étaient fournies à des concentrations élevées (LE RUYET-PERSON et coll., 1975).

Les coefficients nets ( $K_2$ ) et bruts ( $K_1$ ) de croissance, ont été calculés à partir des équivalents carbone de la croissance, de la nourriture assimilée et ingérée (Tab. V et VI). Chez *C. finmarchicus*, *C. helgolandicus* et *C. hyperboreus*, le coefficient d'efficacité écologique ( $K_1$ ) prend des valeurs de 10 à 40 % selon les auteurs. Pour des espèces plus petites les valeurs de  $K_1$  sont plus faibles : 0,27 à 4,7 % chez *T. styliifera* (GAUDY, 1974), et 1,8 % chez *A. clausi* (PETIPA, 1967). Les valeurs moyennes de  $K_1$  que nous avons trouvées pour les jeunes de *T. styliifera* et de *C. typicus* sont de 16,5 % et 18 % respectivement. Chez les adultes, le taux d'utilisation de la nourriture pour la formation des œufs ne représente que 7 à 8 %. Ces valeurs sont de même ordre de grandeur que celles données par HARRIS et PAFFENHÖFER (1976) pour *T. longicornis* adulte pour les rations alimentaires les plus faibles.

Toutefois, l'assimilation tendant vers 100 % de la nourriture ingérée dans le cas d'environnement très pauvre, les valeurs de  $K_1$  tendent à se confondre avec celles de  $K_2$  et HARRIS et PAFFENHÖFER (1976) constatent que le rendement de croissance maximum est atteint pour des concentrations minimales de nourriture.

Les coefficients d'efficacité nette de croissance ( $K_2$ ) représentent en moyenne 22 % de la quantité assimilée pour les jeunes *Temora* et 24 % pour les jeunes *Centropages*. Tous les stades copépodites ne paraissent pas utiliser l'énergie avec le même rendement. En particulier les  $C_2$  et les  $C_4$  de *Temora* et les  $C_3$  de *Centropages*, qui ont des taux de croissance très faibles, ont des  $K_2$  bas.

Une étude particulière consacrée à la production primaire (JACQUES, *op. cit.*) a montré que si, au-dessus de la thermocline la production de carbone demeure faible, 8 mg/m<sup>3</sup> par jour, elle s'élève à 15 mg/m<sup>3</sup> par jour au-dessous. Connaissant les concentrations en carbone total produit journalièrement par le phytoplancton, la quantité d'eau filtrée par chaque Copépode pour assurer sa nutrition a été déduite, par simple calcul. Les taux de filtration

par jour, s'échelonnent de 24 à 28 ml pour les copépodites 1, à plus de 100 ml pour les adultes, ce qui est nettement supérieur aux valeurs déterminées expérimentalement (LE RUYET, 1972).

Dans l'hypothèse d'une alternance d'égale durée au-dessus et sous la thermocline pour tous les individus, l'ensemble des résultats fait apparaître entre les deux espèces une certaine divergence. Celle-ci semble refléter une adaptation plus étroite de *Temora* aux conditions estivales. Inversement, les *Centropages* réagissent par des modifications importantes de leur métabolisme aux variations de température. Dans tous les cas, la combinaison, migration verticale-thermocline amène les animaux dans des eaux fraîches et riches en nourriture, donc entraîne un bénéfice d'énergie.

Les observations expérimentales faites en fonction des phénomènes écologiques existants *in situ*, nécessitent d'être complétées par une étude précise de la dynamique des deux populations au niveau de la thermocline.

#### REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce : 1° à la Convention n° 76 1497 passée entre le CNEOX et le Laboratoire Arago, 2° à une bourse d'étude accordée par le gouvernement Grec (Ministère de la Coordination).

#### RÉSUMÉ

Le métabolisme respiratoire, la ponte et la croissance ont été estimés chez les 5 stades juvéniles et les adultes de *T. stylifera* et *C. typicus*, en rapport avec les conditions thermiques et trophiques particulières dues à la présence d'une thermocline.

L'assimilation est déduite par calcul des équivalences de la respiration et de la croissance, en matière sèche et carbone.

Le coefficient d'efficacité nette de croissance ( $K_2$ ) varie assez fortement d'un stade copépodite à l'autre, *Temora* : copépodites  $K_2 = 22\%$ , adultes =  $9\%$ ; *Centropages* : copépodites  $K_2 = 24\%$ , adultes =  $11\%$ .

Les quantités de nourriture ingérées, en supposant  $75\%$  d'assimilation sont comparées aux quantités de carbone résultant de la production primaire *in situ*. Les efficacités brutes de croissance ( $K_1$ ) représentent en moyenne  $16,5\%$  et  $6,9\%$  pour *Temora*,  $17,8\%$  et  $8,3\%$  pour *Centropages*.

## ZUSAMMENFASSUNG

Atmungsstoffwechsel, Eiablage und Wachstum der 5 Juvenilstadien sowie der Adulten von *T. stylifera* und *C. typicus* werden im Zusammenhang mit den besonderen thermischen und trophischen Bedingungen bei Vorliegen einer Sprungschicht untersucht.

Die Assimilation wird aus der Atmungsrate und dem Wachstum für Trockensubstanz und Kohlenstoff errechnet.

Der Koeffizient der Netto-Wachstumseffizienz ( $K_2$ ) schwankt beträchtlich von einem Copepodit-Stadium zum andern. *Temora*: Copepoditen  $K_2 = 22\%$ , Adulte =  $9\%$ ; Copepoditen  $K_2 = 24\%$ , Adulte =  $11\%$ .

Bei Annahme einer 75-prozentigen Assimilationsrate werden die Mengen der jeweils aufgenommenen Nahrung mit den aus der Primärproduktion *in situ* resultierenden Kohlenstoffmengen verglichen. Die Brutto-Wachstumseffizienz ( $K_1$ ) beträgt im Durchschnitt  $16,5$  und  $6,9\%$  bei *Temora*,  $17,8$  und  $8,3\%$  bei *Centropages*.

## BIBLIOGRAPHIE

- BUTLER, E.I., E.D.S. CORNER & S.M. MARSHALL, 1970. On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde sea area. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **50** : 525-560.
- CAHET, H., M. FIALA, G. JACQUES & M. PANOUSE, 1972. Production primaire au niveau de la thermocline en zone néritique de Méditerranée nord-occidentale. *Mar. Biol.*, **14** (1) : 32-40.
- CONOVER, J.R., 1966. Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. *Limnol. Oceanogr.*, **11** (3) : 346-354.
- GAUDY, R., 1973. Les variations saisonnières de la respiration chez quatre espèces de Copépodes pélagiques du Golfe de Marseille. *Neth. Jnl Sea Res.*, **7** : 267-279.
- GAUDY, R., 1974. Feeding four species of pelagic Copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.*, **25** : 125-141.
- HARRIS, R.P. & G.A. PAFFENHÖFER, 1976. The effect of food concentration on cumulative ingestion and growth efficiency of two small marine planktonic copepods. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **56** : 875-888.

- JACQUES, G., 1970. Aspects quantitatifs du phytopancton de la région de Banyuls-sur-mer (Golfe du Lion) 1965-1969. *Thèse, Fac. Sci. Paris VI*. 210 p.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1969. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, **20** (2 B) : 279-316.
- LE RUYET-PERSON, J., C. RAZOULS & S. RAZOULS, 1975. Biologie comparée entre espèces vicariantes et communes de Copépodes dans un écosystème néritique en Méditerranée et en Manche. *Vie Milieu*, **25** (2 B) : 283-312.
- MARSHALL, S.M., A.G. NICHOLLS & A.P. ORR, 1935. On the biology of *Calanus finmarchius*. VI - Oxygen consumption in relation to environmental conditions. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **20** : 1-27.
- MAYZAUD, P. & R.J. CONOVER, 1975. Influence of potential food supply on the activity of digestive enzymes of neritic zooplankton. Proceedings of the 10th European Symposium. EMBS.
- MULLIN, M.M. & E.R. BROOKS, 1976. Some consequence of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21** (6) : 784-796.
- NEVEUX, J., M. FIALA, G. JACQUES & M. PANOUSE, 1975. Phytoplancton et matériel particulaire à Banyuls-sur-mer. *Vie Milieu*, **25** (1 B) : 85-98.
- NIVAL, P., G. MALARA, R. CHARRA & D. BOUCHER, 1972. La matière organique particulaire en Méditerranée occidentale en mars 1970 (Chlorophylle, Protéines, Glucides). Mission « Mediproduct II » du Jean-Charcot. *Annls Inst. océanogr., Paris*, **48** (2) : 141-156.
- PERSON-LE RUYET, J., 1972. Etude expérimentale de la nutrition végétale des Copépodes planctoniques. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Fac. Sci., Paris VI*, 195 p.
- PETIPA, T.S., 1967. Effectivité de l'utilisation de l'énergie dans les écosystèmes pélagiques de la Mer Noire. (en Russe). In : *Sbornik struktura i dinamika vodnykh soobshchestv i populatzii* : 44-64, (Ser. Biologiyer Morya). Académie des Sciences d'Ukraine, Kiev.
- RAZOULS, C. & S. RAZOULS, 1976. Dimensions, poids sec, valeur calorifique et courbes de croissance de deux populations naturelles de Copépodes planctoniques en Méditerranée. *Vie Milieu*, **26** (2 B).
- RAZOULS, S., 1971. Variations annuelles du métabolisme respiratoire de deux Copépodes Pélagiques : *Temora stylifera* et *Centropages typicus* à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, **22** (1 A) : 95-112.
- RAZOULS, S., 1977. Analyse pondérale élémentaire et calorimétrique des stades juvéniles de Copépodes pélagiques au cours d'une année. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **26** : 265-273.
- STRATHMANN, R.R. & K. VEDDER, 1977. Size and organic content of eggs of Echinoderms and other invertebrates as related to developmental strategies and egg eating. *Mar. Biol.*, **39** : 305-309.

Reçu le 18 juillet 1977



**BIONOMIE ET ÉCOLOGIE**  
**DES PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES**  
**D'UN ESTUAIRE ATLANTIQUE MAROCAIN :**  
**L'ESTUAIRE DU BOU REGREG**  
**III. — UNITÉS INDICATRICES SUPRALITTORALES**  
**OU EN POSITION SUPRALITTORALE**

par B. ELKAIM

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

**ABSTRACT**

In this third and last article, concerning the populations of the soft bottoms, I carried out the study of the indicatory supralittoral units. The sands with *Talorchestia spinifera* and the sands with *Tylos latreilli europeus*, sabulicol units common to the littoral beaches of the marine environment have been identified. Among the other units, the halobial or halogrophilous faunal and floral indicatory units of compact and consolidated sediments, non tolerant to an exposed hydrodynamism, and common to the halophilous shorres have been identified. The former ones are represented by mosaic or imbricated populations. Each one constitutes an independant floral unit, which characterizes either specific conditions of humectation or conditions of different salinities : *Salicornia perennis*, *Halimione portulacoides* (typical shorre), *Salicornia arabica*, *Limoniastrum monopetalum*. Concerning the differenciation of the faunistic units, an annual study of the preferential distribution of the species and their ecological-ethological conditions was necessary. Thus, five species have been determined *Phyta myosotis*, *Dichirothichus obsoletus*, *Emphanes normannus*, *Pogonus chalceus*, *Aphrodes limicola* (supralittoral species, or in a supralittoral position, frequent-abundant

and localized in typical shorres). These species are associated with other species of a comparable ethology-ecology, but with different frequent-abundance and a preferential distribution.

I finally give a total summary of the three articles and I define more general conclusions on the problem of zonation, the role of ecological factors, the problem of grouping and the stability of the populations (units and accompanying fauna).

Cet article est le dernier d'une série de trois articles dont les deux premiers ont été publiés respectivement dans les bulletins précédents. Cet ensemble de trois articles constitue un chapitre d'une thèse de Doctorat d'Etat publiée en deux parties (ELKAIM, 1972 et 1974).

Les aires susceptibles d'être caractérisées par des unités supralittorales ou en position supralittorale correspondent aux zones hautes des plages irrégulièrement immergées.

Parmi les unités indicatrices, j'ai identifié en premier lieu deux unités de peuplement définies par des groupes indicateurs sabulicoles communs aux plages littorales du milieu marin; ces unités sont monospécifiques et sont représentées par :

- les sables à *Talorchestia spinifera* (supralittorale);
- les sables à *Tylos latreillei europaeus* (en position supralittorale).

Ces unités définies par des espèces d'origine marine et terrestre ont leurs biotopes d'élection dans les sables secs des hauts niveaux des secteurs marin et à influence marine, suivant leur tolérance à l'hydrodynamisme (les variations de salinité ne sont pas déterminantes pour leur localisation). Chaque unité occupe une aire bien différenciée par rapport à l'autre ou des aires imbriquées suivant les saisons. Dans l'analyse des conditions écologiques et des peuplements, j'envisagerai et discuterai leur signification d'un point de vue synécologique.

Pour les autres unités indicatrices localisées au delà des secteurs marins et à influence marine, je préciserai auparavant plusieurs faits. Ces unités sont représentées, en priorité, par les peuplements phanérogamiques caractérisant bionomiquement des aires de l'estuaire, notamment le schorre typique ou le schorre en voie d'évolution. En effet, dans l'estuaire, il est difficile de reconnaître des unités indicatrices zoologiques définies par des espèces ayant valeur de peuplement monospécifique, à localisation spatiale régulièrement précise, stable et étendue; quelques espèces font exception, notamment *Tylos latreillei sardous*, espèce stable localisée dans des sables sales mais d'extension restreinte et bien

circonscrite (début du secteur fluviomarin au marais du Pont Hassan II), ainsi que *Bledius unicornis*, très instable, localisée dans des vases sableuses, de faible dimension et *Cillenys lateralis* recensée jusqu'à la limite des schorres.

Par ailleurs, la faune à comportement supralittoral ou en position supralittorale occupe des aires variées, ne se limitant pas exclusivement aux schorres; les exemples de localisation d'espèces supralittorales ou adlittorales ont été donnés précédemment dans les aires à unités médiolittorales ou peu liées à l'étagement; toutes ces espèces, même celles à localisation particulière (microfalaises) ou celles constituant un peuplement monospécifique, ont été retrouvées dans le schorre typique. Enfin, si la surface du schorre typique est référible à l'étage supralittoral par ses conditions d'humectation (immersions irrégulières), elle présente une imbrication de faune d'origine et d'affinités écologiques (édaphiques et climatiques) très diversifiées, reflétant la multiplicité des habitats (laisses, fissures, épaves, végétation...) et la variabilité des conditions régnant sur ce schorre. La vagilité de la macrofaune, que ce soit l'épifaune (dominante) ou l'endofaune (présente dans le schorre de l'estuaire) associée à la variabilité des conditions, entraîne une instabilité de la répartition spatiale et temporelle, rappelant celles des espèces marines ou saumâtres de l'estuaire (répartition « ponctuelle » en perpétuelle évolution).

Ce dynamisme de la faune vagile est observé aussi bien pour les espèces liées à la zone intertidale, que pour celles cantonnées en deçà, à la limite ou sur le talus continental, envahissant cette zone durant leur phase de vie libre ou au cours de saisons déterminées.

Ce milieu salé est donc caractérisé par :

- des conditions écologiques variables;
- une faune essentiellement vagile, dynamique dans sa répartition verticale;
- des stocks faunistiques d'affinités écologiques diverses.

Il en résulte que la différenciation d'espèces indicatrices de l'unité correspondante nécessite une étude du peuplement des hauts niveaux dans l'espace et le temps, pour situer leur localisation préférentielle, notamment pour les espèces typiques liées au caractère halin du milieu.

Compte tenu de ces remarques, j'ai considéré en priorité les peuplements phanérogamiques des schorres; leur étude détaillée, en particulier l'interprétation synécologique de la végétation, dépasse le cadre de ce travail; on se limitera à des données générales sur leur signification synécologique à l'appui des divers exemples de répartition. Leur localisation hypsométrique, ainsi que la dé-

limitation des entités comme le schorre typique ou le schorre en voie d'évolution ont déjà donné lieu à un exposé dans la première partie; les structures édaphiques des principales unités floristiques seront décrites en fonction de l'intérêt qu'elles présentent pour les peuplements faunistiques.

Pour ces derniers, à partir d'une étude de la faune recensée dans les unités floristiques du schorre typique (strate terrestre et strate aérienne), j'ai classé cette faune en stocks faunistiques principaux; dans chaque stock, les espèces seront séparées en considérant leur présence — abondance dans le temps (la méthode employée sera décrite dans l'étude des peuplements faunistiques); j'ai pu ainsi définir la répartition préférentielle de groupes d'espèces typiques, liés au caractère halin spécifique de ce milieu halophile (considéré en fait comme une « prairie littorale salée ») et de comportement identique vis-à-vis du bilan d'humectation; on considérera leur présence — abondance dans différentes aires de leur distribution générale.

Les espèces indicatrices seront représentées par les espèces typiques supralittorales ou en position supralittorale, fréquentes — abondantes, localisées dans les schorres. Dans l'analyse des peuplements, j'envisagerai et je discuterai la signification d'un point de vue synécologique des unités éventuellement définies à partir de ces espèces indicatrices. On pourra se référer à divers travaux effectués dans un milieu halophile, à localisation différente (estuaire, baie, étang, sansouire méditerranéenne ...) et réalisés dans une autre optique, déterminée par le terrain de recherches (travaux de SOYER (1947-1949), PERES et PICARD (1964), AMANIEU (1967), VAN HEERDT et BONGERS (1967), BIGOT (1971)).

D'une manière générale, on regroupera ces unités indicatrices floristiques et faunistiques définies par des groupes indicateurs halobies et halohygrophiles de sédiments consolidés non tolérants à un hydrodynamisme exposé et communs aux schorres halophiles.

#### I. — UNITÉS INDICATRICES SABULICOLES COMMUNES AUX PLAGES LITTORALES DU MILIEU MARIN : LES SABLES A *TALORCHESTIA SPINIFERA* (SUPRALITTORALE) — LES SABLES A *TYLOS LATREILLEI EUROPAEUS* (EN POSITION SUPRALITTORALE)

Je décrirai ici, successivement, les structures édaphiques de ces deux unités et j'étudierai leur composition faunistique et leur stabilité d'une manière globale.

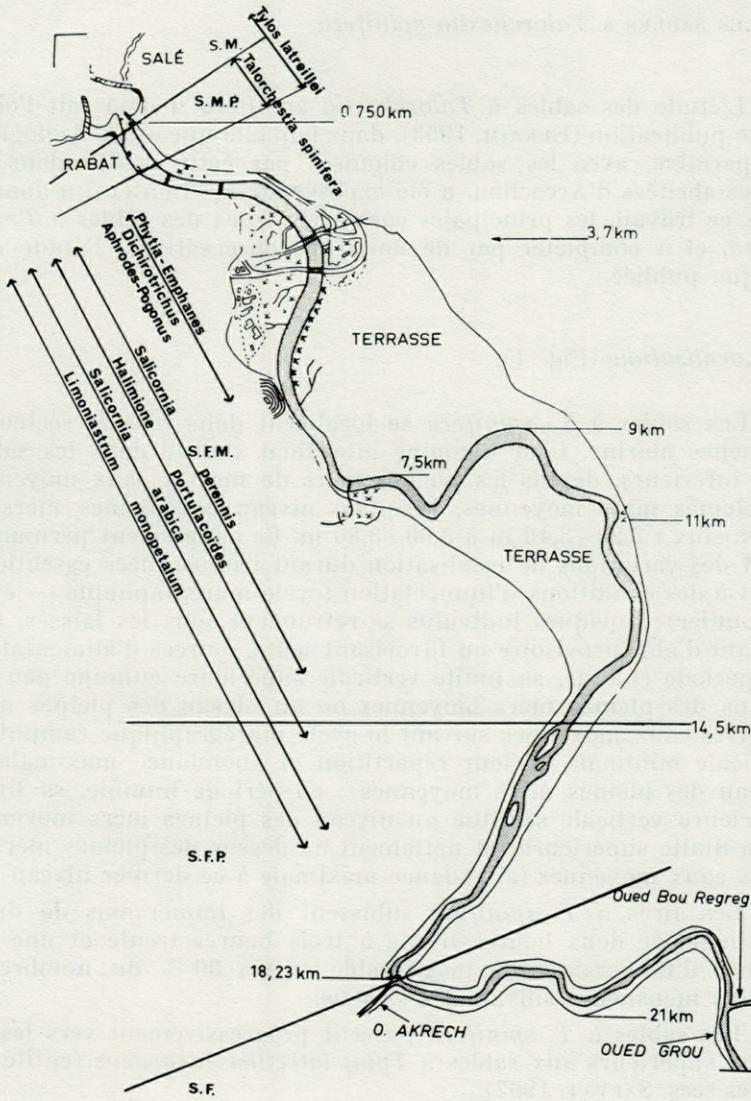


FIG. 1. — Répartition des unités indicatrices supralittorales ou en position supralittorale.

### A. LES SABLES A *Talorchestia spinifera*.

L'étude des sables à *Talorchestia spinifera* a déjà fait l'objet d'une publication (ELKAIM, 1963), dans laquelle une étude écologique comparative, avec les sables colonisés par cette espèce dans les plages abritées d'Arcachon, a été exposée. Je me limiterai à donner, dans ce travail, les principales caractéristiques des sables à *T. spinifera*, et à compléter par de nouvelles observations, l'étude écologique publiée.

#### a) *Localisation* (Fig. 1).

Les sables à *T. spinifera* se localisent dans tout le secteur à influence marine. Leur domaine intertidal s'étend dans les sables secs inférieurs, depuis les pleines mers de mortes eaux moyennes — pleines mers moyennes, jusqu'au niveau des pleines mers de vives eaux : 3,20 - 3,40 m à 3,60 - 3,80 m. Ce peuplement permanent subit des variations de localisation durant l'année, liées essentiellement à des conditions d'humectation (cycle marégraphique — cycle saisonnier); quelques individus se retrouvent sous les laisses, leur servant d'abri provisoire ou favorisant leurs sources d'alimentation. En période chaude, sa limite verticale supérieure culmine peu au-dessus des pleines mers moyennes ou au niveau des pleines mers de vives eaux moyennes suivant le cycle marégraphique (amplitude verticale minimale de leur répartition et abondance maximale au niveau des pleines mers moyennes); en période humide, sa limite inférieure verticale se situe au niveau des pleines mers moyennes et sa limite supérieure est nettement au-dessus des pleines mers de vives eaux moyennes (abondance maximale à ce dernier niveau).

Les aires à *T. spinifera* subissent des immersions de durée maximale de deux heures trente à trois heures trente et une fréquence d'immersion non négligeable : 10 à 30 % du nombre de marées mensuelles suivant les saisons.

Les sables à *T. spinifera* passent progressivement vers les niveaux supérieurs aux sables à *Tylos latreillei europaeus* (entité des sables secs. SALVAT, 1967).

#### Autres habitats de *Talorchestia spinifera*.

En dehors des aires qu'il caractérise, *T. spinifera* est présent, mais en nombre faible et de manière instable, dans les plages du secteur marin et dans quelques sables nus du début du secteur fluviomarín : marais du Pont Hassan II.

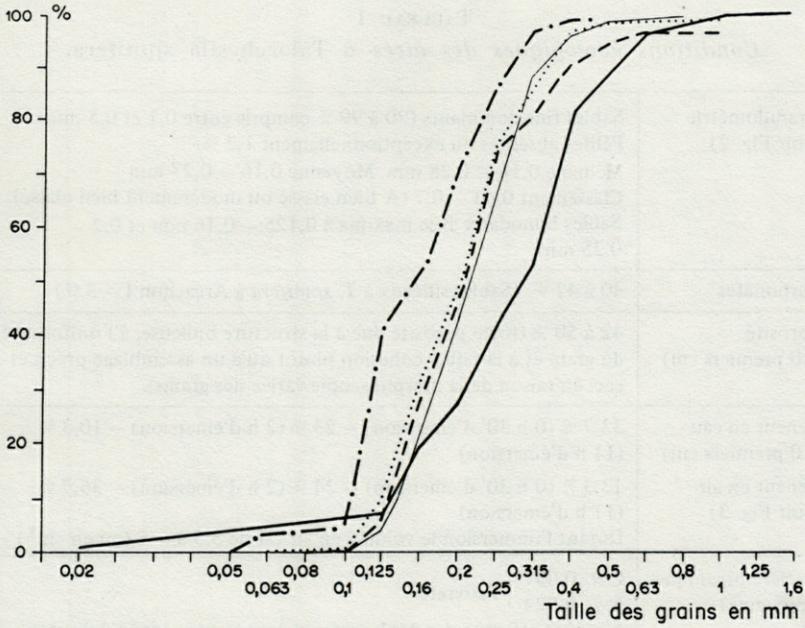


FIG. 2. — Courbes granulométriques des sédiments à *Talorchestia spinifera*.

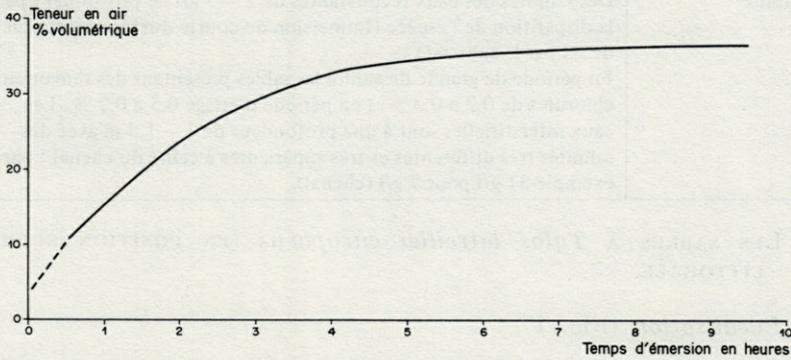


FIG. 3. — Teneur en air des sables à *Talorchestia spinifera* au cours de l'émersion.

b) Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le tableau I.

TABLEAU I  
*Conditions écologiques des aires à Talorchestia spinifera.*

Granulométrie (voir Fig. 2)	Sables fins dominants (90 à 99 % compris entre 0,1 et 0,5 mm) Pélites absentes ou exceptionnellement 1,2 %. Médiane 0,16 – 0,28 mm. Moyenne 0,16 – 0,27 mm Classement 0,41 – 0,7 (A Bien classé ou modérément bien classé). Sables bimodaux avec maxima à 0,125 – 0,16 mm et 0,2 – 0,25 mm.
Carbonates	40 à 47 % (Sables siliceux à <i>T. spinifera</i> à Arcachon I – 3 %)
Porosité (10 premiers cm)	42 à 50 % (forte porosité due à la structure bulleuse, à l'uniformité du grain et à la faible cohésion plutôt qu'à un assemblage précis et ceci en raison de la morphoscopie variée des grains).
Teneur en eau (10 premiers cm) Teneur en air (voir Fig. 3)	33,7 % (0 h 30' d'émersion) – 23 % (2 h d'émersion) – 10,3 % (11 h d'émersion) 13,3 % (0 h 30' d'émersion) – 24 % (2 h d'émersion) – 36,7 % (11 h d'émersion) Durant l'immersion le volume en air est de 3,5 à 6 % (ou en cm <sup>3</sup> )
Matière organique (moyenne)	C % 0,097 ) Pauvreté N % 0,024 ) L'espèce effectue des déplacements dans la zone intertidale et se nourrit de la microflore du sédiment.
Salinité	Des salinités des eaux recouvrantes de 2 – 5 g/l ne provoquent pas la disparition de l'espèce (Immersion de courte durée – rétention de sel par le substrat) En période de grande dessalure les sables présentent des teneur en chlorures de 0,2 à 0,3 % et en période d'étiage 0,5 à 0,7 %. Les eaux interstitielles sont à une profondeur de 1 – 1,3 m avec des salinités très différentes et très supérieures à celles du chenal : par exemple 31 g/l pour 7 g/l (chenal).

B. LES SABLES A *Tylos latreillei europaeus* (EN POSITION SUPRA-LITTORALE.

a) *Localisation* (Fig. 1).

Les sables à *T. latreillei europaeus* se localisent dans les secteurs marin et à influence marine. Leur domaine intertidal recouvre les sables secs situés à partir des pleines mers de vives eaux (3,60 - 4,20 m à 5,10 m); l'amplitude verticale des sables à *Tylos* présente des variations, liées ici aux conditions d'humectation. Quelle que soit l'importance des laisses de marée ou de crue (importante pour ces dernières), les populations de *Tylos* se maintiennent dans les sables; quelques individus sont retrouvés sous les épaves ou sous les laisses et contrairement à ce qui se passe dans les Landes (LA-

GARDERE, 1966), la localisation de l'espèce n'est pas affectée par le rythme de dépôt des laisses (rythme irrégulier et laisses abondantes, seulement en période de fort débit). En période estivale, la réduction de l'amplitude verticale entraîne une limite verticale inférieure, proche des pleines mers de vives eaux moyennes : l'imbrication des aires à *Talorchestia* et *Tylos* est alors bien observable, cette dernière espèce se maintenant toujours dans la couche superficielle. En période humide, le déplacement vertical des aires à *Tylos* est net : limite inférieure, proche des pleines mers de vives eaux d'équinoxe et limite supérieure, en dehors de la zone inondable : l'espèce est alors dans la zone adlittorale.

Les aires à *Tylos* sont soumises à des immersions en nombre faible : fréquence mensuelle nulle ou inférieure à 10 % et de courte durée : deux heures d'émergence durant les marées de vives eaux.

Latéralement, ces aires passent à des sables sales (mêlés de pélites) à *Tylos latreillei sardous*, à répartition bien circonscrite au marais du Pont Hassan II.

#### b) Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le tableau II.

TABLEAU II  
Conditions écologiques des aires à *Tylos latreillei sardous*.

Granulométrie (voir fig. 4)	Sables fins dominants (85 à 99 % compris entre 0,1 et 0,5 mm) Pas de pélites ou exceptionnellement 1,3 %. Médiane 0,17 – 0,33 mm. Moyenne 0,16 – 0,32 mm. Classement 0,45 – 0,55 (Bien classé) Sables bimodaux avec maxima à 0,2 – 0,32 mm et 0,315 – 0,4 mm (caractéristiques comparables aux sables à <i>Talorchestia</i> )
Carbonates	40 – 49 % (origine organique)
Porosité	42 – 52 % (pas de cohésion, sables alvéolaires)
Teneur en eau	6 à 12 % au moment de leur immersion.
Température	35 – 45° (surface) et 28 – 36° (10 cm de profondeur) sont supportées régulièrement en période chaude
Matière organique (moyenne)	C % organique 0,11 } Pauvreté N % organique 0,021 } Espèce s'attaquant aux amphipodes la nuit.
Salinité	Teneur minimale des sables en chlorures 0,12 à 0,18 % et maximale de 0,4 à 0,5 %. Nappe interstitielle au-dessous de 1,5 m de profondeur.

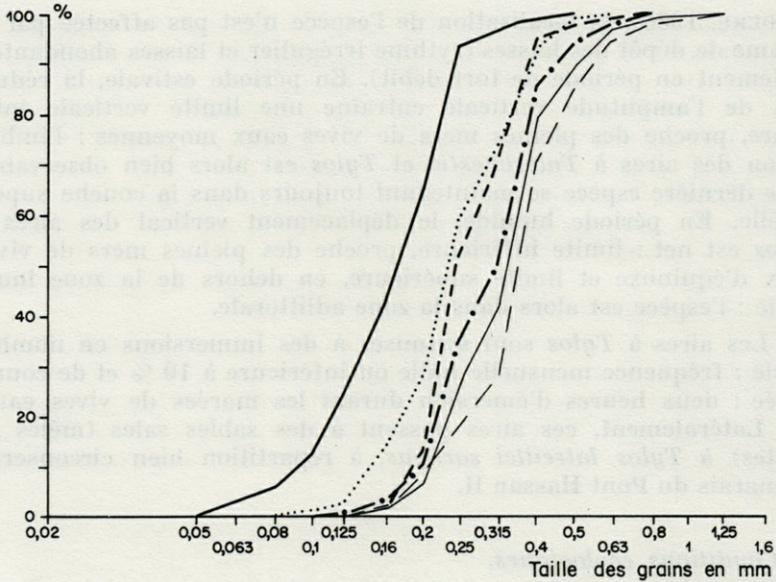


FIG. 4. — Courbes granulométriques des sédiments à *Tylos latreillei europaeus*.

#### C. COMPOSITION FAUNISTIQUE (SABLES A *Talorchestia* ET SABLES A *Tylos*.)

Elle est exposée dans le tableau I A h.t. Je donne le recensement du peuplement des sables à *Talorchestia spinifera* (secteur à influence marine) et celui des sables à *Tylos latreillei europaeus* (secteur marin et secteur à influence marine).

#### D. REMARQUES SUR LE PEUPLEMENT DES LAISSES.

Dans l'estuaire du Bou Regreg, les laisses sont surtout importantes en période de forte décharge fluviale. Ainsi, durant les crues, des amas considérables de laisses de nature variée sont déposés à des niveaux habituellement insubmersibles par des marées de vives eaux. Dans ces laisses humides, en profondeur au moins (température peu variable 15-20°), on observe un peuplement composé en majorité d'insectes, attirés par cette source de nourriture : espèces déjà mentionnées dans les sables, auxquelles s'ajoutent des détritophages, des xylophages et des phytophages cantonnés d'ordinaire sous des pierres ou sur la zone herbeuse des plages (*Pimelia*, *Erodium*). Parmi les espèces intertidales, seul *Talitrus saltator* mon-

tre une abondance particulière sous les laisses; l'espèce se localise également, mais en nombre faible, sous des plantes (*Cakile*), sous des pierres et dans des terriers, à des niveaux inondés par les pleines mers de vives eaux d'équinoxe ou même insubmersibles.

En revanche, les populations de *Tylos* et de *Talorchestia* se maintiennent en permanence, dans les sables; quelques individus sont recensés sous les laisses, mais leur abondance n'est jamais élevée. En période estivale, les laisses de crue, desséchées et soumises à des températures maximales de 40 à 45°, sont dépeuplées d'espèces interdidales: *Talitrus saltator* se cantonne dans ses terriers dont la limite verticale inférieure est située en dessous de celle de *Tylos* (secteur marin). Il est ainsi difficile, dans l'estuaire du Bou Regreg, d'affirmer que les « migrations verticales de *Talitrus* traduisent un véritable changement de biotopes et non une réponse à l'augmentation d'humectation » (LAGARDERE, 1966). Véritable grenier, les laisses constituent un biotope de choix, si les conditions d'humidité sont tolérables quelles que soient les conditions marégraphiques. Ainsi, en période humide, en l'absence de dépôt important de laisses, *Talitrus saltator* se trouve aussi bien sous les plantes et les pierres que dans ses terriers, depuis les niveaux de pleines mers de vives eaux, jusqu'à des niveaux insubmersibles (limite verticale supérieure de la plus haute des espèces interdidales sabulicoles: 5,95 m à la plage de Rabat).

Le peuplement intertidal des laisses ne présente pas ainsi une importance comparable à celle observée par LAGARDERE (1966) sur les plages sableuses des côtes des Landes où le rythme de dépôt des laisses de marée est régulier avec un maximum, en période estivale.

#### E. STABILITÉ.

Les sables à *Tylos* et *Talorchestia* se caractérisent par :

— une stabilité dans le temps; la vagilité des espèces leur permet de réagir à des conditions défavorables, par une fuite à des niveaux supérieurs ou par un enfouissement;

— une variation de leur localisation en fonction du degré d'humectation des sables (cycle saisonnier et cycle marégraphique); je donne à titre indicatif quelques résultats concernant leur abondance (0,25 m<sup>2</sup>) en fonction des saisons et selon les niveaux (Tableau I B h.t.).

— une variation de localisation liée à la biologie de l'espèce: *Talorchestia spinifera*, espèce diurne, effectue les déplacements dans la zone intertidale inférieure, pour collecter sa nourriture qu'elle sélectionne (cyanophycées - diatomées), tandis que *Tylos*

*latreillei*, espèce nocturne carnassière, chasse au niveau des laisses; les deux espèces ont une activité maximale en période estivale.

## F. ANALYSE DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES ET DES PEUPELEMENTS.

### a) Conditions écologiques.

Les unités caractérisées par *Talorchestia spinifera* et *Tylos latreillei* présentent en commun un substrat sableux et une localisation intertidale dans des sables secs.

L'unité à *Talorchestia spinifera* caractérise des sables fins à éléments pélitiques faibles ou absents, secs, et des conditions de salinité normales ou proches de celles du littoral (valeur indifférente pour l'espèce) et un hydrodynamisme modéré; cette unité reste inféodée à la zone de balancement des marées, et subit des immersions irrégulières et de courte durée (unité supralittorale); cette unité localisée dans le secteur à influence marine est imbriquée ou séparée de l'unité à *Tylos latreillei*.

L'unité à *Tylos latreillei* caractérise des sables de même texture et des conditions de salinité identiques ou proches de celles de la précédente; elle tolère cependant des conditions hydrodynamiques plus larges (abritée ou exposée) et des conditions d'humectation plus variables : l'unité se trouvant alors en dehors de la zone intertidale (période hivernale) ou à la limite des sables secs de la zone intertidale (période estivale); l'unité est définie comme étant en « position supralittorale ».

### b) Peuplement.

La faune trouvée dans les sables à *Talorchestia spinifera* est pauvre; l'espèce vit en bandes nombreuses pratiquement sans mélange avec les autres espèces.

La faune d'accompagnement recensée dans les sables à *Tylos latreillei* se compose :

— d'éléments supralittoraux à des degrés divers sabulicoles typiques, endogés ou non, d'origine marine, supportant des immersions (*Talitrus saltator*), d'origine continentale tolérant également des immersions (*Eurynebria complanata* — *Labiduria riparia* — *Phaleria cadaverina*), mais à répartition préférentielle en dehors de la zone intertidale;

— d'éléments adlittoraux ou indifférents à l'étagement, composés surtout d'Isopodes terrestres et Insectes dont la mobilité per-

met des incursions dans la zone intertidale, surtout au niveau des laisses (toutes les espèces recensées se retrouvent, du reste, sous les laisses).

Ainsi, le passage d'une unité à l'autre, s'accompagne surtout d'un enrichissement d'espèces en majorité terrestres, reflétant le passage graduel d'aires franchement intertidales (unité définie par une espèce d'origine marine) à des aires subintertidales (unité définie par une espèce d'origine terrestre).

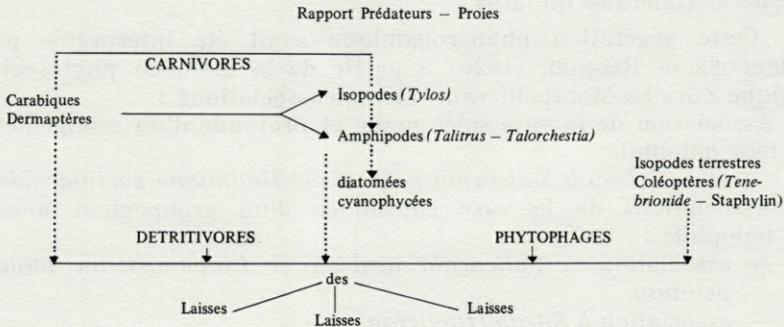
De même que pour les sables à *Haustorius arenarius* et *Nerine cirratulus*, ces unités se distribuent altitudinalement et linéairement dans des aires plus ou moins bien délimitées, aires quelquefois imbriquées et dont aucune limite supérieure verticale et horizontale n'est commune à ces unités.

Ces unités sont écologiquement voisines (différence de tolérance au mode : abrité pour *Talorchestia spinifera* et indifférent pour *Tylos latreillei*) et se différencient surtout d'un point de vue climacique. Dans le cas présent, ces unités peuvent être considérées soit comme des peuplements intertidaux sabulicoles communs aux plages du littoral marin, imbriqués au sein d'un « continuum à facettes » à signification surtout climacique, soit comme des faciès d'un groupement sabulicole des hauts niveaux des plages, diversifiés selon l'action verticale du facteur climacique humectation.

Outre ces conclusions, on soulignera :

— l'existence d'une espèce sabulicole d'origine marine, à comportement voisin de celui de *Tylos* : *Talitrus saltator*, localisée dans le secteur marin, à faible abondance et à répartition variable selon les saisons, surtout durant les périodes extrêmes : forte insolation et période de crue ;

— l'absence d'interdépendance de ces espèces vis-à-vis des facteurs abiotiques et l'existence de rapports trophiques prédateurs-proies, parmi les espèces coexistantes dans ces unités (voir également CAUSSANEL, 1965).



II. — UNITÉS INDICATRICES HALOBIES  
 OU HALOHYGROPHILES DES SÉDIMENTS CONSOLIDÉS  
 NON TOLÉRANTES A UN HYDRODYNAMISME EXPOSÉ,  
 COMMUNES AUX SCHORRES HALOPHILES

A. LES UNITÉS FLORISTIQUES.

Ces unités appartiennent à la végétation phanérogamique, halohygrophile qui recouvre densément soit le schorre typique, notamment les peuplements supralittoraux à *Salicornia perennis* et à *Halimione portulacoides*, soit le sommet du schorre typique et la totalité du schorre en voie d'évolution, notamment les peuplements à *Salicornia arabica* et *Limoniastrum monopetalum* (peuplement en position supralittorale) ; le peuplement à *Sueda fructicosa*, peu halophile, a été recensé aussi bien sur les schorres que sur le talus.

Je rappelle que la localisation hypsométrique de ces peuplements a été exposée dans la première partie.

A ces peuplements principaux caractérisant bionomiquement les aires de l'estuaire, s'ajoutent d'autres peuplements halophiles, moins fréquents et à répartition circonscrite, comme *Arthrocnemum glaucum - Puccinellia distans* (surtout sur le schorre typique) et *Inula crithnoides* (sommet du schorre typique et schorre en voie d'évolution) ; il s'y ajoute également un cortège d'espèces halophiles à présence — abondance faible et instable comme *Sueda maritima*, *Limonium lychnidifolium*... Durant la période de dessalure, on recense, en outre, un cortège d'espèces annuelles sans affinité avec le milieu halophile et appartenant à un groupe d'espèces rudérales du talus.

Cette végétation phanérogamique avait été interprétée par EMBERGER et REGNIER (1926) à partir de la méthode phytosociologique Zuricho-Montpellieraine comme associations :

- Association de la vase salée molle et profonde d'un groupement très halophile :
  - association à *Salicornia perennis* et *Halimione portulacoides*.
- Associations de la vase consolidée d'un groupement moins halophile :
  - association à *Salicornia arabica* et *Limoniastrum monopetalum*,
  - association à *Sueda fructicosa*.

Dans l'état actuel de la répartition des halophytes, il est difficile de reconnaître aussi distinctement ces associations. Chaque espèce constitue un peuplement monospécifique ou dominant sur une grande partie de sa répartition; l'ensemble constituant un complexe de peuplements en mosaïque ou imbriqués, dont chacun peut être interprété comme une unité floristique indépendante, caractérisant soit des conditions spécifiques d'humectation, soit des conditions différentes de salinité : *Salicornia perennis* étant une hygrophile stricte, *Limoniastrum monopetalum* étant peu hygrophile (nappe phréatique à profondeur variable, jusqu'à 1,50 m), *Sueda fruticosa* étant peu hygrophile et moins halophile.

On soulignera également que *Salicornia perennis* et *Salicornia arabica* ne présentent pas de grande différence dans leur répartition horizontale (tolérance à une salinité voisine ?); on notera en outre que les sédiments où sont localisées *S. perennis* et *S. arabica* ne présentent pas de différence aussi marquée que le signalent EMBERGER et REGNIER (1926) : vase molle pour la première et vase consolidée pour la seconde.

Je n'insisterai pas outre mesure sur ces peuplements halohygrophiles. On se reportera à la première partie, pour les corrélations entre les conditions marégraphiques et les principaux halophytes (délimitation d'entités, limite intertidale supérieure).

Dans l'étude des unités faunistiques, j'étudierai les structures édaphiques des aires à *Salicornia perennis* (schorre typique) et des aires à *Salicornia arabica* (schorre typique et schorre en voie d'évolution).

## B. LES UNITÉS FAUNISTIQUES.

### a) Méthode d'étude - Définitions.

Dans l'estuaire du Bou Regreg, la zonation des halophytes n'est pas établie en fonction du gradient d'un seul facteur, comme par exemple en Camargue où « un véritable gradient s'établit en fonction de la salinité, déterminant une série d'habitats » (BIGOT, 1971); il est nécessaire ici de considérer d'autres facteurs importants, l'humectation entre autres; de plus, dans un estuaire, les conditions édaphiques, notamment la salinité, sont différentes pour deux stations très éloignées.

Aussi, pour l'étude des unités faunistiques, en considérant les remarques précédentes, j'ai recensé la faune des aires à *Salicornia perennis* et à *Salicornia arabica* du schorre typique; ces unités présentent en effet des structures édaphiques voisines et sont bien différenciées

verticalement (conditions climatiques différentes). En outre, des relevés, dans le schorre en voie d'évolution, c'est-à-dire en dehors de la zone intertidale, peuvent être établis dans les aires à *Salicornia arabica*, unité également présente dans ce schorre; ces relevés, dans cette dernière zone, permettent de préciser la distribution générale des espèces et d'apprécier également leur comportement vis-à-vis du facteur climatique humectation, au moins pour la faune de la strate terrestre. Ces unités monospécifiques ou dominantes, par une physionomie et une coloration typiques, offrent un aspect caractéristique permettant une bonne visualisation de la végétation. Enfin, les prélèvements ont été effectués dans deux stations peu éloignées comprenant les mêmes unités floristiques : marais du Pont Hassan II (depuis les barcassiers jusqu'au Pont Hassan II), et marais du Pont de Meknès (depuis l'ancienne passerelle jusqu'au Viaduc).

Les prélèvements ont été faits sur des aires de 1 m<sup>2</sup> (1) et leur nombre s'élève à 24 par unité floristique de chaque station (douze prélèvements dans les aires à *Salicornia arabica* du schorre en voie d'évolution); ces prélèvements ont eu lieu au cours d'époques différentes et de cycles marégraphiques extrêmes : mars — septembre — janvier 1967-1968 et mars — juillet — décembre 1970.

Chaque espèce a fait l'objet d'un examen distinct; ses affinités vis-à-vis du milieu, considéré en tant que « prairie littorale salée », ont permis de distinguer plusieurs stocks faunistiques principaux (voir classification de VAN HEERDT et BONGERS) : stock euryhalin et saumâtre (espèces aquatiques d'origine marine ou limnique, tolérant une salinité variable), stock halobie (espèce d'origine marine et terrestre, exclusive des bords de mer et des sols salés continentaux), stock halophile (espèce à répartition préférentielle dans les mêmes habitats : bords de mer et sols salés continentaux, mais à présence possible en dehors d'eux), stock hygrophile ou atmophile (espèces littorales, paludicoles... liées au degré hygrométrique), stock lié aux halophytes (espèces phytophages ou xylophages inféodées aux espèces d'halophytes), stock ubiquiste (ce terme a été défini dans un sens différent de son sens primitif « espèce se rencontrant dans divers milieux »). En accord avec AMANIEU, on englobera les espèces qui, liées à un certain biotope, disposent de moyens de locomotion assez larges, leur permettant une vaste répartition; une telle définition peut s'appliquer ainsi à des espèces localisées dans des habitats précis.

Les observations personnelles effectuées dans d'autres milieux : estuaires, lagunes du Maroc, ainsi que les références de divers travaux sur la faune du Maroc et d'Europe, ont été utilisées pour le rangement des espèces dans ces stocks faunistiques.

Dans chaque stock, on distinguera les espèces : fréquentes - abondantes, fréquentes, abondantes, autres espèces.

Les espèces fréquentes - abondantes du peuplement étudié sont

(1) La courbe du nombre d'espèces en fonction de la surface du prélèvement, donne des résultats satisfaisants pour les espèces principales (fréquentes-abondante, fréquente, abondante); au-delà de 1 m<sup>2</sup> les difficultés matérielles sont trop importantes pour le recensement d'espèces supplémentaires qui n'apportent rien de plus sur le plan de différenciation de l'unité indicatrice.

celles recensées au moins dans 50 % des prélèvements d'une station, et jamais inférieures à 30 % des prélèvements de la deuxième station et dont l'abondance moyenne de l'espèce dans le peuplement considéré est supérieure ou égale au double de l'abondance moyenne théorique des espèces (Effectifs moyens des espèces/Nombre total des espèces). Les espèces représentées par un individu dans l'ensemble des prélèvements de la station (abondance moyenne minimale  $1/n$ ,  $n$  : nombre de prélèvements soit ici  $1/24$ ) n'ont pas été considérées dans le calcul de l'abondance théorique. Dans notre étude les espèces abondantes ont une dominance moyenne supérieure ou égale à 1,5-2,5 % (Pourcentage du rapport Abondance moyenne de l'espèce/Effectifs moyens des espèces d'un même peuplement) (2).

Signalons que BIGOT (1971) donne une définition des espèces fondamentales proche de celle exposée précédemment : espèce recensée dans 25 % des prélèvements et dont la dominance globale, qualifiée « d'abondance », est supérieure ou égale à 2 %.

Les espèces fréquentes sont celles recensées au moins dans 50 % des prélèvements d'une station, et jamais inférieures à 30 % des prélèvements de la deuxième station. Les espèces abondantes sont celles dont l'abondance moyenne dans le peuplement considéré est supérieure ou égale au double de l'abondance moyenne théorique des espèces.

J'ai adopté ces définitions en raison de la répartition instable des espèces, de leur abondance fluctuante et du nombre total d'individus recensés (80 à 500 individus) variable suivant le peuplement halohyrophile, la période et le cycle marégraphique (année sèche et année humide). L'abondance maximale d'une espèce, donnée pour l'ensemble des prélèvements d'une station et ce pour l'ensemble des stations étudiées ainsi que leur indice de présence dans le temps, permet de souligner la variabilité d'abondance des espèces au cours de certaines périodes, leur localisation, notamment pour les espèces à répartition circonscrite...

Cette classification a l'avantage de tenir compte du dynamisme de la faune au cours de son cycle annuel de répartition, en fonction des conditions écologiques et de l'éthologie de l'espèce.

On pourra ainsi déterminer la répartition préférentielle des groupes d'espèces liées au caractère halin, à comportement identique vis-à-vis du facteur climatique humectation (différenciation de ces groupes suivant leur situation : strate terrestre et strate aérienne) et considérer la présence — abondance de ces groupes d'espèces dans les différentes aires de leur répartition générale. On pourra définir alors les espèces indicatrices.

(2) Pour évaluer l'abondance, les espèces parasites ou épiphytes comme les Coccidies n'ont pas été prises en considération dans le total des individus; pour les espèces endogées, seules les espèces reconnaissables par leur terrier, par exemple *Uca tangeri*, *Bledius*, ou facilement capturées, ont été comptées dans le total : ainsi, les espèces récoltées par la « méthode Berlese » ont été simplement mentionnées; il en est de même pour certains groupes systématiques : Acariens — Collemboles; pour les espèces de la strate aérienne les chiffres que je donne sont approximatifs, aussi ces espèces sont le plus souvent fréquentes-abondantes.

Avant d'aborder l'étude de la faune, je donne la localisation et les conditions édaphiques des aires à *Salicornia perennis* et *Salicornia arabica* pour mettre en évidence des conditions écologiques de ces unités floristiques et pour dégager les caractéristiques principales des sols présentant un intérêt pour la faune.

b) *Localisation - Répartition hypsométrique des aires à Salicornia perennis et Salicornia arabica.*

Je donne brièvement quelques indications concernant les répartitions horizontales de ces halophytes; on se reportera à la première partie, pour la répartition hypsométrique détaillée ainsi que pour les conditions marégraphiques : fréquences et durée des immersions - émergences.

*Salicornia perennis* et *S. arabica* sont localisées essentiellement dans le secteur marin, à des limites respectives de 12 km pour la première, et 14-15 km pour la seconde (près des Deux Iles limite également pour *Halimione portulacoides*). Cette différence de répartition correspond probablement à des tolérances légèrement différentes vis-à-vis de la dessalure. En deçà du secteur fluviomarin, ces halophytes sont remplacés par un peuplement à *Juncus maritimus* (peuplement hygrophile peu halophile) et par une végétation d'arbrisseaux de *Tamarix*.

Rappelons que les peuplements monospécifiques ou dominants de *S. arabica* et *Limoniastrum monopetalum* ont été cotés respectivement depuis 3,55 - 3,70 m et 3,7 - 3,8 m jusqu'à 5,1 m : ces peuplements débordent ainsi sur les territoires jamais atteints par le flot. Les peuplements monospécifiques ou dominants à *S. perennis* sont cotés de 3,05 - 3,20 m (exceptionnellement 2,80 m) à 3,60 - 3,70 m, tandis que le peuplement d'*Halimione portulacoides*, moins fréquent et morcelé, s'étend de 3,20 - 3,35 à 3,90 m : ces peuplements sont cantonnés exclusivement dans la zone intertidale.

c) *Conditions écologiques.*

Dans les tableaux III A et III B, j'ai exposé les résultats des principales conditions édaphiques et chimiques des aires à *S. perennis* et *S. arabica*, au cours de 1967 et 1968 (salinité et teneur en eau).

*Remarque.*

Après la crue de 1968, des sables se sont déposés dans les aires de ces peuplements floristiques, modifiant la topographie originelle et la texture superficielle des sédiments. Dans ces aires subtabu-

TABLEAU III A

Conditions édaphiques physiques des aires à *Salicornia perennis* et *Salicornia arabica* (prélèvements en mars, juillet, novembre 1967).

Stations	Granulométrie (mm) (1) Fraction % (valeurs extrêmes)				Carbonate (%)	Teneur en eau (%) Période Sèche Humide		Profondeur minimale de l'horizon imbibée (m)	Observation
	< 0,002	< 0,05	< 0,1	> 0,5					
Marais Pont Hassan II									
— aire à <i>S. perennis</i>								0,7	
S	16,1-49	20,8-73	25,6-80,4	3,8-0,8	15,6-10,7	31	48,4		
P. 10 cm	—	—	—	—	—	40,2	46,2	—	
P. 50 cm	—	31,4-77,5	—	—	9,4- 6,6	58,8	71,4	—	
— aire à <i>S. arabica</i>								0,6-0,8	
S	30,8-38,5	53,4-58,5	67,4-68,5	1,6-0,8	12,4- 4,1	26,1	42,6	—	
P. 10 cm	—	—	—	—	—	40,9	46,1	—	
P. 50 cm	—	61,2-69,2	—	—	8,4- 2,7	50,4	66,1	—	
Marais Pont de Meknès									
— aire à <i>S. perennis</i>								0,5-0,8	
S	14 -82	24,4-90,6	44,4-92,4	0,4-2,2	3,6- 1,3	36,2	47,6	—	
P. 10 cm	—	—	—	—	—	45,4	50,1	—	
P. 50 cm	—	30,4-90,2	—	—	2,1- 1	60,2	76,4	—	
— aire à <i>S. arabica</i>								0,7-1	
S	14,4-80	38,4-82,8	79,6-90,2	2,6-0,8	4,4- 1,4	28,7	46,3	—	
P. 10 cm	—	—	—	—	—	42,2	45,5	—	
P. 50 cm	—	43,5-85,4	—	—	2,9- 1	53,6	70,2	—	
Marais Douar Doum									
— aire à <i>S. perennis</i>									
S	31 -88	51 -95	84,4-97,6	-0	2,2- 2,6	—	—	—	
P. 10 cm	—	—	—	—	—	—	—	—	
P. 50 cm	—	57 -96,1	—	—	1,5- 1,2	—	—	—	
— aire à <i>S. arabica</i>								0,7-0,1	
S	50 -61,5	84,6-91,9	93,4-97,7	0,8-0	1,6- 1,6	—	—	—	
P. 10 cm	—	—	—	—	—	—	—	—	
P. 50 cm	—	87,1-93,2	—	—	1,5- 1,7	—	—	—	

horizon réducteur de vase noire à 0,4 - 0,7 m  
poches de sable à 1 m.

lares, la topographie de détails peut être mouvementée, comme en témoigne la couverture végétale, dense ou dégradée : juxtaposition de petites buttes à *S. perennis*, *S. arabica*, *Halimione portulacoides*, et avec de petites dépressions nues, recouvertes d'inflorescence de sel en période d'insolation.

#### Conclusions sur les conditions écologiques.

Les conditions édaphiques de ces deux aires se caractérisent par :

— une texture des sols comportant une fraction de pélites, rarement inférieure à 20 % pour les sols à *S. perennis* et 30 % pour les sols à *S. arabica* ; pour les pédologues, de tels sols se rangent soit dans une catégorie de sols limoneux-argileux compacts, assez imperméables, soit dans une catégorie de sols sablo-limoneux-argileux, plus meubles et moins imperméables ; dans ce dernier cas, un plus grand nombre d'espèces halophiles sont recensées, telles *Puccinellia distans* (aires à *S. perennis* et *S. arabica*), ou *Arthrocnemum glaucum*, *Statice*, *Frankenia*... (aire à *S. arabica*) ;

— une différence de teneur en eau, surtout dans la couche superficielle (horizon imbibé en profondeur) ;

TABLEAU III B  
*Conditions édaphiques chimiques des aires à Salicornia perennis et Salicornia arabica (année 1967).*

Stations	C % organique (1)	N % organique (1)	Chlorures g/kg terre sèche (2)	
			période sèche	période humide
Marais du Pont Hassan II				
— aire à <i>S. perennis</i>				
S.	0,50-0,99	0,17-0,16	16,3	3,9
P. 10 cm	—	—	13,4	8,7
P. 50 cm	—	—	—	11,4
— aire à <i>S. arabica</i>				
S.	0,70-0,91	0,12-0,15	27,4	3,4
P. 10 cm	—	—	17,5	—
P. 50 cm	—	—	12,2	7,9
Marais du Pont de Meknès				
— aire à <i>S. perennis</i>				
S.	0,38-1,62	0,12-0,22	13,9	1,9
P. 10 cm	—	—	12,5	6,1
P. 50 cm	—	—	11,9	9,2
— aire à <i>S. arabica</i>				
S.	0,75-1,46	0,13-0,19	20,8	1,8
P. 10 cm	—	—	16	4,6
P. 50 cm	—	—	10,5	6,8
Marais du Douar Doum				
— aire à <i>S. perennis</i>				
S.	0,43-1,9	0,16-0,25	10,3	0,5
P. 10 cm	—	—	9,2	4,2
P. 50 cm	—	—	—	—
— aire à <i>S. arabica</i>				
S.	1,03-1,2	0,16-0,18	21,4	0,5
P. 10 cm	—	—	12,5	2,9
P. 50 cm	—	—	13,1	2,6

(1) : valeurs correspondant aux sédiments précédents; (2) : valeurs moyennes.

— une variabilité de la salinité superficielle (la salinité au niveau de la rhizosphère est plus stable), entraînant un cycle de présence d'un cortège floristique annuel sans rapport avec le milieu halophile (voir travaux de NOVIKOFF, 1958 : imbrication de peuplements d'affinités diverses); ces espèces s'installent surtout sur les buttes;

— une teneur en matière organique, moins forte que l'on pouvait croire *a priori*; d'après GERLACH (1958), en Europe, les vases du schorre présentent une moyenne de 10 % et les vases de la slikke ont des teneurs voisines; la teneur peu élevée des sédiments

fins du schorre pourrait être en relation avec les conditions climatiques accélérant le cycle de minéralisation.

De telles conditions édaphiques, primordiales pour les peuplements des phanérogames halophiles, n'ont pas la même importance pour la faune recensée dans les aires de ces peuplements, surtout l'épifaune vagile, dominante et variée, à moyens de locomotion diversifiés. Cependant, ces conditions interviennent indirectement, en contrôlant le recouvrement végétal (dans les aires nues, situées autour des buttes à *S. arabica*, le coléoptère endogé *Bledius unicornis* est présent), en permettant l'existence d'espèces endogées, ayant une affinité préférentielle pour un type de sédiment (dans les aires à fraction sableuse importante s'installe *Tylos latreillei sardous*), en multipliant les refuges pour les espèces (Arachnides - Insectes), comme par exemple les fentes de retrait de dessiccation qui dépendent dans une certaine mesure de la granulométrie et surtout de l'humectation très variable dans la couche superficielle.

d) *Composition faunistique recensée dans les aires à S. perennis et S. arabica.*

Elle est exposée dans les tableaux II et III h. t.; horizontalement, j'ai disposé les stations étudiées, pour un même type de peuplement halophile : marais du Pont Haasan II et marais du Pont de Meknès; pour la faune recensée dans les aires à *S. arabica*, j'ai séparé les prélèvements effectués dans la zone intertidale de ceux réalisés dans la zone non intertidale (pour la seule station du marais du Pont de Meknès). Comme pour les autres tableaux, j'ai ajouté l'abondance maximale et l'indice de présence dans le temps pour les espèces; verticalement, j'ai disposé les stocks faunistiques, définis précédemment, en séparant dans chaque stock les espèces fréquentes - abondantes, fréquentes, abondantes et autres espèces (non fréquentes et non abondantes) d'après les définitions exposées précédemment.

e) *Analyse des peuplements.*

1. *Répartition préférentielle des espèces halobies - halophiles et des espèces principales, non liées au caractère halin.*

Cette répartition est exposée ci-dessous dans le tableau IV.

2. *Interprétation - Comparaison des divers travaux.*

Parmi la faune recensée dans le schorre typique, on peut différencier un groupe d'espèces indicatrices, représenté par les

espèces de la strate terrestre, caractérisant soit l'ensemble de ce schorre : *Phytia myosotis*, *Dichirotrichus obsoletus*, *Emphanes normannus* (espèces recensées dans les aires à *S. perennis* et fréquentes dans les aires à *S. arabica*), soit dans une partie de ce schorre : *Pogonus chalceus* - *Aphrodes limicola*.

Ce groupe d'espèces appartenant à l'épifaune vagile supralittorale définit une unité indicatrice faunistique, halobie ou halohygrophile, de sédiments consolidés non tolérants à un hydrodynamisme exposé, commune aux schorres halophiles (unité surimposée à d'autres stocks faunistiques).

Parmi les espèces également liées au caractère halin, à comportement supralittoral ou en position supralittorale, on distingue : — les espèces à répartition préférentielle du schorre typique; affinités écologiques voisines, mais espèces fréquentes : *Dyschirius tensicollis*, *Devade hirsutissima*, *Orthidus cribatus* ou abondante *Assiminea grayana*;

TABLEAU IV

Répartition préférentielle des espèces halobies-halophiles et des espèces principales non liées au caractère halin.

1. — ESPÈCES EN POSITION SUPRALITTORALE - ESPÈCES INDIFFÉRENTES A L'ÉTAGEMENT (STRATE AÉRIENNE) DES AIRES A *Salicornia arabica* DU SCHORRE TYPIQUE OU DU SCHORRE EN VOIE D'ÉVOLUTION :

<i>Halobies - Halophiles</i>	<i>Atmophiles</i>
Strate terrestre	
<i>Porcellio lamellatus</i>	F.A. <i>Metoponortus sexfaciatus</i> F.A.
Strate aérienne	
<i>Phthorymea halymella</i> ou <i>salicorniae</i> ?	F.
<i>Cassida vittata</i>	
<i>Aedes caspius</i>	
<i>Aedes detritus</i>	A.

2. — ESPÈCES SUPRALITTORALES DES AIRES A *Salicornia perennis* ET *Salicornia arabica* DE LA ZONE INTERTIDALE (SCHORRE TYPIQUE) :

<i>Halobies - halophiles</i>	<i>Hygrophiles</i>
Strate terrestre	
<i>Phytia myosotis</i>	
<i>Dichirotrichus obsoletus</i>	F.A.
<i>Emphanes normannus</i>	
<i>Pogonus chalceus</i>	F.A. et F.
<i>Aphrodes limicola</i>	
<i>Dyschirius tensicollis</i>	
<i>Devade hirsutissima</i>	F. <i>Arctosa cinerea</i> F.
<i>Orthidus cribatus</i>	
<i>Assiminea grayana</i>	A.

3. — ESPÈCE SUPRALITTORALE DES AIRES A *Salicornia perennis* :*Halobie et Halophile*

Strate terrestre

*Halophiloscia couchi* A.4. — ESPÈCES SUPRALITTORALES DES AIRES A *Salicornia perennis* ET *Spartina maritima* :*Halobies - Halophiles*      *Salicornia*                      *Spartina*

Strate terrestre

*Acanthia saltatoria*                      F.A.                      F.*Tachys scutellaris*                      F.                      F.*Axelsonia littoralis*                      F.                      F.*Anurida maritima*                      A.                      A.5. — ESPÈCES SUPRALITTORALES DES AIRES A *Spartina maritima*, *Salicornia perennis* ET *Salicornia arabica* :*Halobies - Halophiles*

Strate terrestre

*Orchestia mediterranea*                      F.                      F.A.                      A.

## 6. — ESPÈCES SUPRALITTORALES A RÉPARTITION PRÉFÉRENTIELLE, PARTICULIÈRE :

*Halobies - Halophiles*

Strate terrestre

Pas de « faciès »

Faciès instables et circonscrits

— Aires nues vaso-sableuses

## • Microfalaises

## • Haute slikke à schorre typique

*Ovatella bidentata**Bledius unicornis**Heterocerus maritimus* F.*Cillenus lateralis**Hydroschendyla submarina*

## • Schorre typique à schorre en voie d'évolution

*Bledius furcata*

— Aires nues sableuses

## • Limite des schorres

*Tylos latreillei sardous*

F.A. : fréquente - abondante; F : fréquente; A : abondante.

— les espèces à large répartition verticale; affinités édaphiques comparables, mais éthologie ou affinités climatiques différentes : *Bledius unicornis*, *Cillenus lateralis* (peuplements circonscrits et instables), *Tachys scutellaris*, *Saldula saltatoria*, *Anurida maritima*, *Axelsonia littoralis*, *Orchestia mediterranea*;

— les espèces à répartition bien localisée ; affinités édaphiques différentes : *Tylos latreillei sardous*, recherchant des sédiments sableux, *Halophiloscia couchi* ? (abondante dans les quelques peuplements monospécifiques à *Halimione portucaloides*).

L'unité écologique définie se rattache aux groupements supralittoraux des sédiments sablo-vaseux ou vases salées abritées.

On soulignera que les espèces de cette unité ne sont pas liées par des liens d'interdépendance.

En plus de cette unité, la faune du schorre typique présente une unité monospécifique, mais à répartition circonscrite horizontalement et verticalement (limite du schorre typique au début du marais du Pont Hassan II) : les sables à *Tylos europaeus sardous*.

Parmi la faune recensée dans le schorre typique et en voie d'évolution, une seule espèce indicatrice a été différenciée (localisée dans l'ensemble des aires à *Salicornia arabica*) : *Porcellio lamellatus*, espèce de la strate terrestre en position supralittorale ; parmi les autres espèces liées au caractère halin, on distingue les espèces en position supralittorale : *Bledius furcata*, recensée depuis les aires à *Salicornia perennis* jusqu'aux aires à *Salicornia arabica*, non intertidales, et les espèces indifférentes à l'étagement de la strate aérienne : *Aedes detritus*, *Aedes caspius* (abondantes), *Phytomyza salicorniae*, *Cassida vittata*, *Coccinella undecimpunctata*, recensées dans l'ensemble des aires à *Salicornia arabica*.

Pour la faune d'accompagnement, on soulignera les remarques générales suivantes :

— la dominance de la macrofaune épigée, pourvue de moyens de locomotion variés, mais aussi la présence d'une macrofaune endogée, celle-ci est représentée par des éléments faunistiques à éthologie particulière : instabilité de *Bledius* (suivant les conditions climatologiques), et à écologie particulière caractérisée par une localisation circonscrite en raison de leur préférendum : sables pour *Tylos latreillei sardous*, présence d'*Uca tangeri* à plus d'un mètre de profondeur, pouvant trouver ainsi des sédiments humectés par une nappe d'eau ;

— l'imbrication de faune d'origine marine et continentale ; parmi les éléments d'origine marine, on notera encore des espèces euryhalines : *Hydrobia ulvae* (espèce passive à basse mer, dans le schorre typique), *Carcinus maenas*, *Uca tangeri* et surtout *Sphaeroma rugicauda* (espèces actives à basse mer) ; signalons que *Sphaeroma rugicauda* présente une vaste répartition dans l'estuaire et colonise des micromilieus divers : dessous de pierres, épaves, microfalaises, tests de balanes... ;

— la dominance ou la richesse d'espèces littorales (origine marine ou continentale) de la strate terrestre ; parmi ces espèces,

certaines sont fréquentes - abondantes, mais n'ont aucune affinité avec le milieu salé, témoignant simplement du caractère littoral humide du milieu étudié : *Metoponortus sexfasciatus* (aires à *Salicornia arabica* des schorres typiques et en voie d'évolution), *Arctorisa cinerea* (espèce plutôt paludicole), *Acaeroplastes melanurus* (espèce abondante); les espèces littorales recensées dans la strate non terrestre sont représentées en majorité par des phytophages et xylophages, liées aux halophytes (origine continentale de ces espèces); certaines sont exclusives d'halophytes : exemple de *Discodiaspis salicorniae*, *Honardiella salicorniae* recensées sur *Salicornia arabica*;

— l'accroissement de la faune d'origine continentale, surtout celle de la strate aérienne (espèces floricoles en particulier) dont le nombre d'espèces augmente, depuis les aires à *S. perennis*, jusqu'aux aires à *S. arabica*; ces espèces soulignent le caractère prairial, de plus en plus marqué, du schorre typique.

Divers travaux, relatifs au milieu halophile, ont été établis à partir de la faune recensée, soit dans des unités floristiques homogènes et bien différenciées, soit dans des entités bionomiques bien définies, soit dans l'ensemble de la végétation de sansouire ou de marais. Il est intéressant de comparer leurs résultats avec ceux obtenus dans cette étude.

Chaque aire à unité floristique halohygrophile comporte un groupe d'espèces fréquentes - abondantes, exclusives (liées aux halophytes) et à répartition préférentielle; ces espèces présentent des affinités écologiques diverses dont le groupe rend compte des caractéristiques dominantes du milieu et des caractéristiques biologiques. Ainsi, certaines espèces soulignent le caractère littoral humide (*Metoponortus sexfasciatus* - *Arctorisa cinerea*), d'autres témoignent du caractère halin, quelle que soit leur localisation et leur comportement (*Porcellio lamellatus* - *Aedes caspius* - *Aedes detritus*), d'autres reflètent le caractère prairial avec diverses tendances écologiques xérophylle, psammophile...

Ce groupe d'espèces, fréquentes - abondantes, exclusives et à répartition préférentielle, constitue, à quelques différences près, les Espèces Fondamentales de la « biocénose » de chaque unité floristique (travaux de BIGOT, 1971). Ainsi, dans l'estuaire, pour le peuplement à *Salicornia perennis*, on détermine au moins dix espèces fondamentales, représentées par les espèces fréquentes - abondantes des différents stocks faunistiques : *Sphaeroma rugicauda* - *Phytia myosotis* - *Orchestia mediterranea* - *Emphanes normannus* - *Tachys cutellaris* - *Dichirotrichus obsoletus* - *Pogonus chalceus* - *Acanthia saltatoria* - *Arctorisa cinerea*. Pour le peuplement à *Salicornia arabica*, on peut déterminer sept espèces fondamentales représentées par deux espèces fréquentes - abondantes :

*Porcellio lamellatus* - *Metoponortus sexfasciatus*, trois espèces exclusives : *Duplochionaspis noae* - *Dicodiaspis salicornie* - *Phytomyza salicornie* et deux espèces préférentielles ? : *Aedes detritus* - *Aedes caspius*.

Cette méthode introduit la notion de biocénose à partir de groupes écologiques caractéristiques dont la composition indique les grands traits des conditions écologiques du groupement (méthodes à rapprocher de celle de NEGRE : méthode floristo-écologique). Dans l'estuaire, quelques difficultés pour appliquer une telle méthode, sont dues à l'imbrication d'unités floristiques dont la répartition peut s'étendre sur des territoires soumis à des conditions différentes (exemple du peuplement à *Salicornia arabica*; dans l'exemple précédent, sur les espèces fondamentales, j'ai tenu compte de la répartition des espèces dans l'aire générale de *S. arabica*), ainsi qu'au choix et à la différenciation des espèces exclusives et à répartition préférentielle.

Chaque entité définie par les phanérogames halophiles : haute slikke et schorre typique comporte un peuplement typique. Dans les plages abritées d'Arcachon, AMANIEU (1967) a montré l'existence de peuplements supralittoraux caractéristiques (faciès) et d'espèces spécifiques dans la haute slikke, qu'il définit comme une entité bionomique. Dans l'estuaire du Bou Regreg, cette faune supralittorale a une répartition plus variable et plus étendue; c'est le cas d'espèces comme *Bledius unicornis*, *Orchestia mediterranea*, *Pogonius chalceus*, *Tachys scutellaris*, *Cillenius lateralis*..., recensées également à Arcachon, mais essentiellement dans la haute slikke; certaines espèces comme *Bledius furcata* ont été récoltées dans des vases sableuses salées situées dans le schorre en voie d'évolution autour de flaques d'eau temporaires; il est probable que l'existence de sols salés à des niveaux non intertidaux (les critères bathymétrique et bionomique ne coïncident pas) associée à une humectation suffisante, même temporaire, permet à des espèces halohygrophiles, à éthologie particulière comme *Bledius* (migration en période de forte insolation) de se rencontrer sporadiquement dans la zone non intertidale. Dans l'estuaire, d'une manière générale, la majorité d'espèces supralittorales est encore présente, ou localisée exclusivement dans le schorre typique, qui de ce fait est mieux caractérisé par ces espèces que la haute slikke (les espèces à localisation préférentielle dans les microfalaises sont recensées en nombre faible ou avec un indice de présence faible dans ce schorre).

La sansouire (Salt Marsh) présente un peuplement que l'on peut différencier en stocks faunistiques principaux, à partir des caractères dominants du milieu : halin, littoral, prairial; dans chaque stock, on peut continuer la séparation des espèces en

considérant d'autres facteurs écologiques : nature du substrat, et considérer l'habitat préférentiel de chaque espèce, dans un milieu halophile ; on obtient ainsi des groupes d'espèces ayant une similitude dans leurs exigences écologiques et d'habitat (affinités sociologiques ?).

Cette notion de « groupe écologique » présente un intérêt certain (travaux de VAN HEERDT et BONGERS, 1967) même s'ils ne sont pas établis primitivement par une approche statistique ; ils conduisent cependant à des groupes trop nombreux dont il est difficile d'établir la valeur synécologique.

### CONCLUSIONS

La deuxième partie de ce travail comprend une étude des peuplements des substrats meubles et solides, ainsi qu'un exposé des caractères généraux de la distribution de la faune. Dans le cadre de cette revue nous n'avons exposé que les peuplements des substrats meubles (3).

EN CE QUI CONCERNE L'ÉCOLOGIE ET LA STABILITÉ DES PEUPELEMENTS DU SUBSTRAT MEUBLE, ceux-ci ont été étudiés à partir d'un système descriptif tenant compte de la complexité de la distribution des espèces dans un estuaire (voir figures hors texte des articles 1 et 2), de la structure originale des peuplements (monospécificité) et des caractéristiques de ce milieu : pluralité des facteurs limitants, instabilité perpétuelle des conditions écologiques reflétant un milieu complexe et extrême.

Je reprendrai ici les points essentiels concernant les différentes unités indicatrices et peuplements étudiés dans les trois articles ; puis je dégagerai des conclusions plus générales concernant :

- le problème de l'étagement ;
- le rôle des facteurs écologiques dans la différenciation des unités ;
- le problème des groupements et la stabilité des peuplements (unités et faune accompagnatrice).

QUATRE UNITÉS INDICATRICES INFRALITTORALES sont reconnues et se localisent dans les fonds et les bas niveaux des plages.

L'unité plurispécifique à *Donax-Eocuma*, commune au littoral marin battu, se situe dans les fonds du secteur marin. Elle caractérise des conditions hydrologiques peu variables et recherche des

(3) *Vie et Milieu*, 1976, 27, 1 B et 2 B.

sables propres et un hydrodynamisme agité de type multi-directionnel. Cette unité reste bien circonscrite et de ce fait, la zone saturée des plages du secteur reste mal définie bionomiquement, tant par cette unité que par les espèces intertidales.

Ces sables à *Donax-Eocuma* se caractérisent par une constance dans le temps de leur aire de répartition et par une forte instabilité de la faune accompagnatrice. Cette faune est composée en majorité d'espèces communes en milieu marin dont la répartition dans l'estuaire est très variable.

On soulignera d'une part les caractères endogé et vagile dominants de cette faune des fonds sableux en grande majorité infralittorale, d'autre part sa richesse qualitative.

Les trois autres unités indicatrices infralittorales sont euryhalines ou saumâtres typiques, non tolérantes à un hydrodynamisme de houle; elles se répartissent dans les autres secteurs de l'estuaire. Ces unités sont représentées par les sables à *Cardium edule*, les vases et sables vaseux à *Scrobicularia plana*, les sédiments à *Corophium orientale*. Elles présentent une succession identique sur les plages et le chenal, bien que, dans cette dernière zone, l'extrême variabilité des conditions entraîne une instabilité très importante de leur présence et de leur répartition. Chacune de ces unités tolère des salinités de plus en plus faibles, recherchant en commun des zones à hydrodynamisme du type alternatif. Elles culminent en général à des niveaux intertidaux différents en relation avec des situations topographiques favorables à un écoulement superficiel (bas de microfalaises) et interstitiel, notamment dans des sites où les eaux souterraines ressurgissent en surface ou circulent à proximité (résurgences).

J'ai étudié ces unités dans leurs biotopes typiques de la zone intertidale. L'évolution de la salinité des eaux interstitielles ou d'imbibition des aires de ces trois unités est sous la dépendance de mécanismes d'échanges en relation avec les eaux recouvrantes qui surmontent les sédiments. A l'exception des sables à *C. edule*, où les échanges par perméabilité sont rapides, il est difficile de caractériser les aires de ces unités par un mécanisme d'échange spécifique : échange par densité, résurgence d'eaux souterraines, entraînant une sursalure en surface ou une dessalure en profondeur.

La localisation topographique de ces unités entraîne une teneur en eau élevée des sédiments, teneur dépendant également de la texture des sédiments. De ce fait, à l'inverse du peuplement des plages sableuses, on peut différencier diverses strates de peuplement; ainsi, la macrofaune endogée au contact des eaux d'imbibition trouve des conditions d'habitat différentes de celles auxquelles est soumise la macrofaune épigée. On signalera également, pour

certaines sédiments, l'importance de la couche superficielle de vase thixotropique où toute une petite faune se trouve et circule.

Cette faune accompagnatrice montre un appauvrissement par rapport à la faune variée et riche recensée dans l'unité des sables à *Donax-Eocuma*. Cet appauvrissement est lié bien sûr aux variations des facteurs édaphiques, notamment à la salinité mais aussi au substrat, à l'hydrodynamisme et à la température. On observe une monotonie du peuplement des sédiments fins et un appauvrissement marqué dans l'unité à *C. orientale*. De plus, on relève une proportion relativement forte d'espèces communes aux unités contiguës *Scrobicularia plana - edule* et *S. plana - C. orientale* à l'opposé d'un faible pourcentage entre les unités extrêmes traduisant un net changement faunistique.

De telles caractéristiques se retrouvent dans les aires des unités localisées dans le chenal principal où l'on note que :

— parmi les espèces communes aux fonds marins, celles considérées comme caractéristiques des groupements, différenciées dans des conditions hydrodynamiques du type alternatif, sont bien représentées;

— parmi les espèces saumâtres, celles adaptées aux faibles courants sont rares et en abondance toujours faible (*Nereis diversicolor*, *Hydrobia ulvae*, à large répartition intertidale) à l'opposé d'espèces tolérant une forte intensité de courant, plus nombreuses et à abondance élevée : *Alkmaria romijni*, *Streblospio shrubsolii*, *Cyathura carinata*, *Palaemon longirostris*.

Dans ce chenal, la variété et l'abondance de l'épifaune vagile semblent liées à celles des débris; la biomasse et la densité élevée de populations de suspensivores et détritivores sont le reflet des conditions trophiques favorables, en particulier pour les premiers, bien localisés dans le chenal; à la différence les détritivores sont également nombreux et abondants dans cette zone mais également dans la zone intertidale.

A ces quatre unités infralittorales, j'ai rattaché l'étude du peuplement de *Nereis diversicolor* qui constitue un cas particulier en raison de sa vaste répartition verticale et horizontale; en effet, son euryplastie vis-à-vis des facteurs édaphiques (salinité, température, substrat) et climatique, lui permettent de se localiser à des niveaux hauts en position médiolittorale. Malgré l'abondance particulière de *Nereis*, les aires où l'espèce constitue un peuplement dense à faune d'accompagnement réduite sont de faibles dimensions, mal délimitées et résultent de conditions variées.

En définitive, les unités indicatrices infralittorales sont bien représentées et couvrent spatialement une large superficie. Il y a lieu de noter que ces unités sont plus ou moins juxtaposées ou

imbriquées dans un sens horizontal (passage des sables fins à *Donax-Eocuma* aux sables à *Cardium edule* et aux sables vaseux et vases à *Scrobicularia*) ou horizontal-vertical (unités euryhalines et saumâtres typiques non tolérantes à un hydrodynamisme de houle).

D'extension inégale, ce sont les sédiments à *C. orientale* et vases-sables vaseux à *Scrobicularia plana* qui paraissent les plus variés et les plus étendus, culminant également à des niveaux intertidaux les plus hauts en rapport avec une résurgence ou une topographie particulière; à l'inverse, les sables à *C. edule* sont circonscrits dans des aires localisées çà et là, surtout dans le secteur à influence marine, tandis que les sables à *Donax* sont cantonnés dans le fond du secteur marin.

LES UNITÉS PEU LIÉES A L'ÉTAGEMENT ET LES UNITÉS MÉDIOLITTORALES sont strictement intertidales, surmontant ou ne surmontant pas topographiquement les unités infralittorales. Si les unités médiolittorales se répartissent plus ou moins bien à des niveaux moyens du type zone essorée ou haute slikke, en revanche, les unités peu liées à l'étagement se localisent à des niveaux divers en fonction des conditions écologiques particulières qu'elles caractérisent : hydrodynamisme interstitiel (*Haustorius arenarius*) et consolidation (*Uca tangeri*).

J'ai identifié six unités indicatrices.

Deux unités sont définies par des groupes indicateurs sabulicoles communs au domaine marin (elles supportent ici une dessalure) et sont représentées par les sables bien irrigués à *Haustorius arenarius* et les sables essorés à *Nerine cirratulus*.

La faune accompagnatrice dans les aires de ces unités est pauvre (19 à 25 espèces), l'appauvrissement étant encore plus marqué dans les sables essorés à *N. cirratulus* conformément à la sévérité des conditions d'humectation. Cette faune est constituée exclusivement par une endofaune en majorité vagile; elle comprend des espèces intertidales communes à ces unités; *Eurydice pulchra* - *Sphaeroma weilli* - *Bathyporeia pilosa*, ou spécifiques à l'une d'elles : *Ophelia bicornis* - *Eurydice affinis*; quelques éléments infralittoraux tolérants une longue émergence et même un fort essorage : *Gastrosaccus spinifer* - *Urothoe grimaldii*, sont également présents.

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

- les sédiments consolidés à *Uca tangeri* (peu liés à étagement);
- des vases et sables vaseux à *Corophium volutator* (texture bien

définie), les vases à *Paragnathia formica* (des microfalaises) et par les vases à *Spartina maritima* (structure déterminée); ces trois unités sont médiolittorales.

Les unités médiolittorales ont pour caractéristique commune leur dispersion et leur position hypsométrique élevée; cette dernière, variable suivant chaque unité, empiète plus ou moins dans la zone inondée et culmine à sa limite extrême au-dessus des pleines mers moyennes (zone de type haute slikke).

Ces caractéristiques sont le reflet du comportement des unités vis-à-vis du facteur humectation mais aussi de leurs préférences écologiques liés à une stabilité des sols ou à un type géomorphologique.

Ces sols, tant par leur texture (sédiments fins), structure, teneur en eau (variable dans le temps en fonction du cycle marégraphique) que par leurs propriétés mécaniques, constituent des biotopes favorables à l'édification de terriers stables pour la macrofaune endogée ou pour l'installation du peuplement d'épiflore.

Leur tolérance vis-à-vis des émergences-immersions n'est pas toujours aisée à mettre en évidence; des mesures de teneurs en air et diverses observations portant sur la réelle inondation des terriers, sur le comportement de l'espèce en fonction de la variation simultanée humectation-conditions marégraphiques (délamination du peuplement de *Spartina* au profit de vases à *Scrobicularia - Nereis*) ou encore sur la présence-absence d'une faune endogée indicatrice en sous-strate, ont permis d'apprécier le statut des espèces des unités indicatrices. A ce sujet, les teneurs en air à basse mer sont relativement élevées dans les terriers à *Corophium volutator* et à *Paragnathia formica* (densité des galeries et faune accompagnatrice); à l'opposé les teneurs sont faibles dans les aires à *Spartina maritima* (structure compacte); il y a lieu de noter, pour cette unité d'épiflore, une délamination partielle à partir de sa base au profit des unités infralittorales ou du peuplement de *Nereis* en position infralittorale; cette délamination est observée lorsque la morphologie du terrain permet une rétention anormale d'eau à basse mer.

De telles remarques sur la dispersion, la faible amplitude et parfois la disparition des unités médiolittorales rejoignent les constatations faites par PÈRES (1964) et AMANIEU (1967). La répartition de ces unités n'est pas aussi différenciée que celle des unités indicatrices infralittorales; on observe ici une nette imbrication. Ces unités débutent dans des aires voisines soulignant la recherche de biotopes abrités (secteur à influence marine et secteur fluviomarinal) qui contribuent à une texture fine des sédiments et à une formation d'abrupts ou de banquettes. Leur limite d'extension dans l'estuaire souligne leur caractère largement euryhalin et cette limite n'est pas

toujours liée à leurs potentialités réelles vis-à-vis du facteur salinité (cas de *Corophium volutator*).

L'unité à *Uca tangeri*, définie par un peuplement monospécifique à faune d'accompagnement réduite, se localise hypsométriquement à des niveaux proches de ceux des unités médiolittorales; en effet, l'espèce *Uca tangeri*, à l'opposé des autres espèces, a une répartition verticale assez large et une répartition horizontale presque continue conformément à son écologie (peu liée à l'étagement, recherche des sols consolidés) et à son éthologie (espèce active à basse mer et vivant dans un terrier profond obstrué en surface au cours de la pleine mer). Les aires à *Uca tangeri* présentent des caractères écologiques communs avec celles des unités médiolittorales; aussi la texture comprend une proportion de pélites (sédiments fins préférentiels); la teneur en eau est également régie par un cycle de variations (sédiments non saturés à basse mer); la teneur en air est peu élevée (en dehors du terrier) comme pour *Spartina maritima* : 0,3 à 9,8 %, taux reflétant une compacité des sols.

La répartition horizontale de cette unité est voisine de celle de *Corophium volutator* (secteur à influence marine et fluvio-marin), soulignant, d'une part, la recherche de biotopes abrités, d'autre part, le caractère largement euryhalin de cette unité (répartition horizontale non conforme à ses potentialités réelles de tolérance vis-à-vis de la salinité).

Ces quatre unités ne montrent pas une succession horizontale et une évolution en fonction d'un facteur édaphique comme c'est le cas pour les unités infralittorales. Leur différenciation est ainsi en rapport, soit avec une situation générale particulière, soit avec des conditions écologiques précises; le fort pourcentage d'espèces accompagnatrices communes à ces unités reflète des conditions écologiques voisines.

On soulignera également, dans les aires définies par ces unités, l'imbrication d'une faune accompagnatrice d'origine marine et terrestre et surtout le comportement différent des espèces vis-à-vis du bilan d'humectation. Dans certains cas, la coexistence d'une macrofaune endogée (Insectes supralittoraux avec l'Amphipode *Corophium volutator*) dans des strates de profondeur comparable est la conséquence de conditions d'humectation variables, mais aussi d'une éthologie particulière des espèces liées à des exigences éco-physiologiques précises : possibilité de migrations pour les espèces vagiles supralittorales et médiolittorales (en profondeur pour ces dernières), déplacements au cours de la basse mer, fuite à une immersion réelle pour les espèces supralittorales et même adlittorales. Enfin, si l'importance quantitative de la macrofaune endogée rappelle celle des unités infralittorales, le comportement médio,

supra et même adlittoral des espèces annonce la faune des unités supralittorales ou occupant une position supralittorale.

Ces remarques sur la faune accompagnatrice 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 à sédiments meubles compacts des estuaires, aussi bien pour la localisation topographique des étages que pour ses limites.

En définitive, les unités indicatrices médiolittorales et peu liées à l'étagement se localisent, à l'exception d'*Uca tangeri*, dans des aires bien circonscrites.

LES UNITÉS SUPRALITTORALES OU OCCUPANT UNE POSITION SUPRALITTORALE se localisent dans les zones hautes des plages irrégulièrement immergées. Parmi les unités indicatrices, j'ai identifié en premier lieu deux unités définies par des groupes indicateurs sabulicoles communs aux plages littorales du milieu marin : les sables à *Talorchestia spinifera* (supralittorale) et les sables à *Tylos latreillei europaeus* (en position supralittorale).

Ces unités, définies par des espèces d'origine marine et terrestre, ont leur biotope d'élection dans les sables de hauts niveaux du secteur marin et à l'influence marine, suivant la tolérance à l'hydrodynamisme (les variations de salinité ne sont pas déterminantes pour leur localisation).

Le passage d'une unité à l'autre s'accompagne surtout d'un enrichissement d'espèces en majorité terrestres reflétant le passage d'aires sableuses franchement intertidales à des aires subintertidales. La faune accompagnatrice habitant les sables à *T. spinifera* est pauvre; à l'opposé, celle recensée dans les sables à *Tylos latreillei europaeus* est plus variée et composée :

— d'éléments supralittoraux sabulicoles endogés ou non; ces espèces tolèrent des immersions;

— d'éléments adlittoraux ou indifférents à l'étagement composés surtout d'Isopodes terrestres.

De même que pour les sables à *H. arenarius* et *N. cirratulus*, ces unités se distribuent altitudinalement et linéairement dans des aires plus ou moins bien délimitées, aires quelquefois imbriquées et dont aucune limite supérieure verticale n'est commune à ces unités.

Pour les autres unités indicatrices, localisées au-delà des secteurs marins et à influence marine, j'ai considéré en priorité les peuplements phanérogamiques caractérisant bionomiquement des aires de l'estuaire (schorre typique et en voie d'évolution).

L'étude détaillée, en particulier l'interprétation synécologique de la végétation, dépasse le cadre de ce travail. On peut simplement affirmer que dans l'état actuel de la répartition des halophytes, il est difficile de reconnaître aussi distinctement les associations définies par EMBERGER et REGNIER (1926). Chaque espèce semble constituer un peuplement monospécifique ou dominant sur une grande partie de son aire de répartition; l'ensemble représente un ensemble de peuplements en mosaïque ou imbriqués dont chacun peut être interprété comme une unité floristique indépendante caractérisant soit des conditions spécifiques d'humectation (en relation avec les immersions mais aussi la profondeur de la nappe phréatique) soit des conditions de salinité. Ainsi *Salicornia perennis* est une halohygrophile stricte, *Salicornia fruticosa* et *Limoniastrum monopetalum* sont des halophiles peu hygrophiles tandis que *Sueda fruticosa* est la moins hygrophile et halophile.

Pour les unités indicatrices zoologiques, il est difficile de reconnaître des espèces ayant valeur de peuplements monospécifiques, à localisation spatiale régulièrement précise, stable et étendue; quelques espèces font exception et présentent soit des aires de dimensions restreintes et bien circonscrites (*Tylos latreillei sardous*), soit une instabilité et une large répartition verticale (*Bledius unicornis* - *Cillenus lateralis*).

Par ailleurs, la faune à comportement supralittoral ou occupant une position supralittorale se localise dans des aires variées ne se limitant pas exclusivement aux schorres.

Enfin si la surface typique du schorre est référable à l'étage supralittoral par ses conditions d'humectation (immersion irrégulière), elle présente une imbrication de faunes d'origine et d'affinités écologiques très diversifiées, reflétant la multiplicité des habitats (laisses, fissures, épaves, végétation...) et la variabilité des conditions régnant sur le schorre. La vagilité de la macrofaune, que ce soit l'épifaune (dominante) ou d'endofaune (présente dans le schorre de l'estuaire), associée à la variabilité des conditions, entraîne une instabilité de la répartition spatiale et temporelle : répartition ponctuelle en perpétuelle évolution. Ce dynamisme de la faune vagile est une caractéristique du peuplement de ces hauts niveaux.

Ainsi, dans ce milieu considéré en tant que prairie littorale salée, j'ai appliqué une méthode d'étude pour la différenciation d'espèces indicatrices et des unités indicatrices faunistiques correspondantes.

Parmi la faune recensée dans le schorre typique, on peut différencier un groupe indicateur halobie ou halohygrophile supralittoral de sédiments sablo-vaseux ou vaseux salés, consolidés et

abrités se répartissant, soit dans l'ensemble du schorre typique : *Phytia myosotis* - *Dichirotrichus obsoletus* - *Emphanes normannus*, soit dans une partie de ce schorre : *Pogonus chalceus* - *Aphrodes limicola*.

Parmi les espèces liées au caractère halin supralittoral ou en position supralittorale, on distingue des espèces à répartition préférentielle du schorre typique (*Assimineia grayana* - *Dychirius tensicollis*), des espèces à large répartition verticale (*Orchestia mediterranea* - *Bledius unicornis*...), des espèces à répartition bien localisée (*Halophiloscia couchi* - *Tylos latreillei sardous*...).

Parmi la faune recensée dans le schorre typique et en voie d'évolution, une seule espèce a été différenciée : *Porcellio lamellatus*, espèce de la strate terrestre en position supralittorale. Parmi les autres espèces liées au caractère halin, on distingue les espèces de la strate terrestre (*Bledius furcatus*) et des espèces de la strate aérienne (*Aedes detritus* - *Aedes caspius* - *Cassida vitata* - *Coccinella undecimpunctata* - *Phtorymea salicorniae*).

La faune accompagnatrice recensée présente quelques caractères spécifiques qui confirment le particularisme de cette unité. Ainsi, la macrofaune épigée pourvue de moyens de locomotion variés est nettement dominante, bien qu'il y ait lieu de signaler la présence d'une macrofaune endogée à éthologie particulière (*Bledius*) et à écologie particulière (*Tylos* - *Uca*).

L'imbrication d'une faune d'origine continentale et marine est à signaler; cette dernière est encore représentée par quelques éléments : *Hydrobia ulvae*, *Carcinus maenas*, *Uca tangeri*, *Sphaeroma rugicauda*. A l'opposé, l'accroissement de la faune d'origine continentale reflète le caractère prairial de plus en plus marqué de ce milieu. La dominance ou la richesse des espèces littorales de la strate terrestre reflète le caractère humide de ce milieu; certaines espèces y sont même fréquentes - abondantes comme *Metoponortus sexfasciatus*; on signalera également la présence de phytophages et xylophages liés aux halophytes.

Outre ces conclusions consacrées aux unités indicatrices, on relèvera un ensemble de conclusions relatives à divers problèmes.

#### PROBLÈME DE L'ÉTAGEMENT.

La description des unités indicatrices s'est faite dans un cadre défini par le facteur climatique : bilan d'humectation; ce facteur sert de critère déterminant au système d'étagement superficiel (PERES et MOLINIER, 1957). Il y a lieu de noter ici que ces unités ont été regroupées en fonction de leur tolérance à ce facteur, qui

apparaît essentiellement comme un facteur synthétique servant de cadre descriptif. Il n'est pas possible en effet, de délimiter des entités édaphiques ou topographiques ayant une valeur bionomique (les secteurs délimités dans un sens linéaire ne sont pas assimilables à de telles entités); *a fortiori*, les variations d'un seul et même facteur édaphique ne sauraient rendre compte de la diversité et de la distribution des peuplements.

Il y a lieu de noter également que, si certaines unités sont caractéristiques d'étages, d'autres en sont relativement indépendantes, étant liées à des facteurs édaphiques parallèlement aux caractères spécifiques et originaux du substrat meuble (circulation interstitielle — consolidation — granulométrie); ces dernières unités ont été rapprochées d'unités bionomiquement proches.

Du reste, le problème de l'étagement apparaît complexe; il est, en effet, difficile de pouvoir délimiter les étages à partir de zones marégraphiques et même topographiques, notamment dans les plages à sédiments fins: sables vaseux et vases; les conditions d'humectation peuvent être différentes suivant que l'on considère la strate épigée ou endogée. Il s'ensuit une imbrication de faunes d'affinités diverses; ainsi, les aires caractérisées par des unités à endofaune infralittorale abritent également une épifaune médiolittorale; de même une épifaune supralittorale se situe dans les aires caractérisées par des unités à endofaune ou épifaune médiolittorales...

La limite des étages est ainsi confuse sur de telles plages, comme le remarque justement AMANIEU (1967), pour les plages abritées de la Baie d'Arcachon: « il devient alors difficile de juger objectivement du déplacement vertical des étages suivant que l'on a affaire à une plage de sable ou de vase ».

Dans ces conditions, il devient aléatoire de chercher à assimiler telle entité topographique verticale avec un étage défini, comme l'a établi DERIJARD (1965) à propos des corrélations du peuplement des aires sablo-vaseuses et vaseuses d'estuaires, de baies et de mangroves (les microfalaises d'estuaires ou les schorres en sont des exemples typiques — dans certains cas, les étages apparaissent comme des « écailles » se recouvrant partiellement).

Cette imprécision des limites d'étages quant à la répartition des organismes, ceci par rapport à la zonation verticale d'entités, se complique, en période d'influence prépondérante de facteurs édaphiques; une forte dessalure provoque, soit le remplacement d'unités indicatrices ou d'espèces accompagnatrices caractéristiques d'étages par des espèces à large répartition verticale (cas d'*Haustorius arenarius* - *Cardium edule* - *Nerine cirratulus* remplacés par *Nereis diversicolor* dans le secteur à influence marine), soit leur

élimination sans remplacement (cas de *Nerine cirratulus* dans le secteur marin); dans certains cas, j'ai noté le changement de la zonation d'espèces (*Bathyporeia pilosa* - *Eurydice pulchra*) interprété comme une réaction à des conditions défavorables vis-à-vis de la salinité; exceptionnellement, des espèces liées de façon stricte au facteur climatique humectation (*Nerine cirratulus* - *Eurydice affinis*) ont été observées dans des sables saturés, fuyant les sables essorés dessalés; toutefois, ces dernières espèces ne doivent pas se maintenir dans de telles conditions d'humectation (état physiologique : vitalité réduite).

D'une manière générale, imprécision et complexité de l'étagement traduisent l'hétérogénéité des conditions de ce milieu, hétérogénéité croissante quand on s'éloigne du domaine océanique, c'est-à-dire du secteur marin, dans le cadre de l'estuaire; ceci est lié aussi bien à la modification du mode (battu à très calme), aux variations de la texture des sols (sables mobiles et fluides à sédiments fins, compacts, consolidés) qu'aux variations des conditions hydrologiques (tendance saumâtre de plus en plus accusée) et marégraphiques (durée et fréquence d'immersion-émersion — influence du débit fluvial). On relèvera ainsi la présence d'une faune endogée dans les plages sableuses du secteur marin à l'opposé d'une endo-épifaune dans les autres secteurs ainsi qu'une différenciation progressive des peuplements des plages du secteur marin à l'opposé d'une imbrication des peuplements d'affinités diverses dans des aires contigües ou identiques.

#### ROLE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES.

Parmi les facteurs qui contribuent à la différenciation d'unités indicatrices de même tolérance au facteur climatique, on soulignera l'intervention d'un ou de plusieurs de ces facteurs, de nature différente suivant l'assemblage des unités. La salinité, facteur limitant principal, est insuffisante pour expliquer les variations de peuplement de l'endofaune ou de l'épifaune vagile. C'est ainsi que pour les unités indicatrices infralittorales, l'hydrodynamisme permet de séparer celles adaptées à des zones turbulentes, à euryhalinité limitée ou sténohaline : « sables à *Donax-Eocuma* » de celles adaptées à des zones abritées soumises ou non à de forts courants : sables à *Cardium edule* - sables vaseux et vases à *Scrobicularia plana* - sédiments à *Corophium orientale*; ces dernières unités se caractérisent par leur euryhalinité et sont liées ou tolérantes à des sédiments fins.

Pour les unités médiolittorales ou peu liées à l'étagement, le substrat permet de différencier des unités exigeant des sables :

sables à *Nerine cirratulus* - sables à *Haustorius arenarius* (liés à la circulation interstitielle) de celles liées ou tolérantes des sédiments fins : sables vaseux et vases à *Corophium volutator* - vases à *Paragnathia formica* des microfalaises - sédiments consolidés à *Uca tangeri* - vases à *Spartina maritima*; ces dernières unités présentent en général une plus large euryhalinité et se cantonnent strictement dans les zones abritées.

Pour les unités indicatrices supralittorales ou en position supralittorale, le substrat permet également de dissocier des unités exigeant des sables : sables à *Talorchestia spinifera* - sables à *Tylos latreillei europaeus*, de celles recherchant des sédiments fins et consolidés : unités à *Pogonus*, *Emphanes*, *Phytia*...; cette dernière unité se cantonne strictement dans les zones abritées.

D'une manière générale, dans cet estuaire, on relèvera pour les unités indicatrices liées ou tolérantes aux sédiments fins, leur caractère euryhalin et leur localisation dans des zones peu soumises à l'agitation (la réciprocité n'étant pas applicable).

#### PROBLÈME DES GROUPEMENTS.

Dans cette étude, les unités écologiques indicatrices sont en majorité monospécifiques (espèce ayant valeur de peuplement). Ces unités se surimposent à d'autres stocks faunistiques d'affinités diverses se retrouvant au moins partiellement dans plusieurs d'entre elles.

On relèvera la similitude du caractère monospécifique des unités appartenant soit aux zones intertidales du milieu marin, soit au milieu à salinité variable. Ces faits ne doivent pas surprendre; en effet, divers travaux axés sur la recherche de biocénoses ou de communautés des zones intertidales et du milieu saumâtre, ont souligné cette tendance au caractère monospécifique : la multiplication et la diversification d'unités traduisent l'existence d'un grand nombre de facteurs limitants et fluctuants.

Ainsi, pour les peuplements des plages de la côte basque et de la côte des Landes, LAGARDERE (1966) conclut négativement à l'existence de biocénoses des étages supralittoral et médiolittoral; cette conclusion est basée sur l'absence de dépendance des espèces entre elles et vis-à-vis des facteurs du milieu, ainsi que sur les remaniements fréquents des différents biotopes : « le groupement et la localisation des espèces ne sont qu'une recherche individuelle de meilleures conditions de vie » (l'auteur parle de biocénose au sens le plus strict de la définition de MÖBIUS et s'est limité à répondre de l'existence de biocénoses climatiques, c'est à dire à rechercher

des espèces de même répartition verticale, d'affinités écologiques identiques et de même comportement aux modifications du milieu).

Pour les peuplements euryhalins et eurythermes, LEDOYER (1968) suggère que la biocénose euryhaline et eurytherme n'est pas unique, mais qu'elle est constituée par une série de biotopes (zone topographique réelle de la biocénose — d'après une définition de l'auteur); ces derniers doivent-ils être considérés comme supportant des faciès ou des biocénoses distinctes, tel est le problème; en outre, l'auteur suggère l'existence d'un *complexe* euryhalin et eurytherme localisé dans l'étage infralittoral, notion préférable à celle de biocénose.

JEPSEN (1965), à partir d'une méthode basée sur une conception autoécologique, a différencié dans un secteur de l'estuaire de l'Elbe cinq associations ou faciès (espèce caractéristique ayant valeur de peuplement) rapportées à la communauté à *Macoma baltica* : associations à *Corophium volutator* - à *Mya* - à *Arenicola* - à *Scoloplos* - à *Scolecipis*.

MUUS (1967), critiquant l'existence de communauté au sens de PETERSEN, unités descriptives plutôt qu'écologiques, repose le problème des groupements dans son contexte géographique local et historique; il distingue, à partir de méthodes définies par THORSON (1957), deux communautés à l'échelle des estuaires danois; ces communautés sont définies par des espèces dominantes en nombre et poids (caractéristiques) appartenant à un même genre mais vicariantes d'un point de vue écologique (« twin species »); il différencie ainsi « une communauté abritée et mésohaline parallèle à la communauté à *Macoma baltica* » développée dans des aires moins abritées et polyhalines.

Dans de telles conditions, on conçoit que l'intégrité des groupements dans un seul estuaire apparaît comme une exception. En outre, quelle que soit la conclusion sur la typification des peuplements, le concept donné aux groupements renferme, au moins, l'idée d'assemblage d'espèces caractéristiques se retrouvant fréquemment, en raison de leurs réactions assez similaires à l'environnement physique et biologique. Le concept de groupement basé sur la notion de groupe écologique caractéristique, réunissant des espèces d'affinités différentes (biocénose définie par BIGOT, 1971) ou basé sur la notion de groupe d'espèces à affinités communes pour une amplitude assez large vis-à-vis de leur facteur de liaison (groupement euryhalin... biocénose définie par DEN HARTOG, 1971) n'a pas été retenu dans ce travail.

Dans cette étude, les unités ont été définies par des espèces indicatrices choisies en fonction de caractéristiques écologiques, de fréquence-abondance, mais également d'après leur valeur biono-

mique; si ce dernier critère est limitatif dans la composition de l'unité en éliminant un certain nombre d'espèces, il se justifie dans le cadre d'une analyse de peuplements d'un territoire localisé, extrême et instable où l'écologie de détails est importante à considérer pour la différenciation d'unités; s'il est recommandé d'étudier de vastes régions pour la délimitation des groupements (synécologie) ou même d'étudier des estuaires homéostasiques, on peut difficilement appliquer de telles recommandations pour les estuaires (territoire limité) marocains (très instables). On peut évidemment se limiter, comme l'a fait MUUS (1967), à définir les seuls groupements euryhalins à l'échelle de plusieurs estuaires; encore faut-il que leurs conditions abiotiques ne soient pas trop hétérogènes.

Dans l'interprétation synécologique des peuplements, les unités indicatrices monospécifiques ont été rapprochées et rapportées, soit à des faciès de groupements, soit à des aspects divers de peuplements juxtaposés ou imbriqués, en liaison avec une situation générale particulière ou avec des conditions écologiques précises (dans ce cas, ces unités constituent un « continuum à facettes »).

On notera :

- la définition plus large accordée au terme de faciès, par rapport à celle employée par PERES et PICARD (1958 et 1964);
- la difficulté de conclure nettement sur la valeur synécologique des unités rapprochées : groupement à faciès-continuum à facettes ?

Ceci résulte de leur répartition spatiale, de leurs affinités écologiques jamais similaires et de l'échelle adoptée (difficulté de définir l'aire homogène) pour différencier un groupement; signalons que la notion d'*éocline* dont GLEMAREC (1969) a montré toute l'importance pour l'ordonnation des peuplements benthiques, n'est pas très éloignée de celle des unités indicatrices; elle permet de concilier la notion de continuum et celle de groupement.

Parmi les hypothèses suggérées par les unités indicatrices monospécifiques des plages sableuses du littoral marin et par celles du milieu à salinité variable, on retiendra l'éventualité d'assemblage (large affinité écologique commune et spécificité des caractéristiques écologiques indicatrices de chaque unité en relation avec des facteurs climatiques, édaphiques ou édapho-climatiques); ces assemblages préfigurent des groupements à faciès ou des continuum à facettes suivant les conceptions envisagées :

- assemblage intertidal sabulicole commun au littoral marin (sables drainés, peu liés à l'étagement à *Haustorius arenarius* et sables essorés à *Nerine cirratulus*);
- assemblage subintertidal sabulicole commun au littoral marin

(sables supralittoraux abrités à *Talorchestia spinifera* et en position supralittorale à *Tylos latreillei europaeus*);

— assemblage infralittoral euryhalin non tolérant à un hydrodynamisme de houle

(sables polyhalins à *Cardium edule* — vases et sables vaseux eu-poly-mésahalins à *Scrobicularia plana*);

— assemblage infralittoral saumâtre typique non tolérant à un hydrodynamisme de houle

(sédiments méso-oligothalins à *Corophium orientale*);

— assemblage intertidal euryhalin non tolérant à un hydrodynamisme de houle

(sédiments consolidés peu liés à l'étagement à *Uca tangeri*

— sables vaseux et vases à *Corophium volutator* — vases

et sables vaseux à *Spartina maritima* — vases et microfaisces à *Paragnathia formica*).

On soulignera ici l'existence possible soit d'assemblages euryhalins à conditions édaphiques voisines mais climatiques différentes (répartition bathymétrique distincte), soit d'assemblages euryhalins à conditions climatiques identiques mais édaphiques différentes.

Pour les unités indicatrices plurispécifiques, on relèvera le caractère restreint de leur composition qualitative; pour les sables à *Donax-Eocuma*, unité indicatrice infralittorale commune au littoral marin exposé, les conditions variables du milieu estuarien, notamment la salinité et la température, limitent la présence d'espèces marines (aspect appauvri de groupement sabulicole marin de zones agitées). Pour l'unité indicatrice supralittorale halobie ou halohygrophile des sédiments compacts communs aux schorres halophiles, la vagilité des espèces et les conditions particulières des hauts niveaux : insolation (spécifique aux zones intertidales du Maroc) et variabilité de l'immersion-émersion (spécifique aux estuaires) influent sur le dynamisme de la faune et contribuent à une répartition spatiale instable dans le temps et préférentiellement mal déterminée. Les deux unités sont définies par l'assemblage d'espèces indicatrices (sans valeur de peuplement monospécifique) d'écologie proche et caractérisant bionomiquement des aires de l'estuaire (fonds du secteur marin et schorre halophiles); comme précédemment, ces espèces ont une répartition exclusive ou préférentielle dans les aires qu'elles caractérisent, suivant l'homogénéité des conditions et l'écologie des espèces.

D'une manière générale, on observe le passage de peuplements de sables fins communs aux fonds et plages du milieu marin à des peuplements euryhalins ou halohygrophiles, liés ou tolérants aux sédiments compacts, communs au milieu à salinité variable et au milieu halophile.

On mentionnera également les remarques suivantes :

— le passage d'un peuplement de sables fins : sables à *Donax-Eocuma* à un peuplement se rapportant à la communauté à *Macoma baltica* : sables gris à *Cardium edule*...; ce fait est signalé dans diverses régions, près des estuaires et dans les baies; les peuplements sont ici composites, notamment dans les sédiments envasés du chenal principal où coexistent *Abra alba* - *Corbula gibba* - avec *Cardium edule* (localisation dans des strates différentes);

— les faciès d'Ampharetidae (*Melinna palmata* - *Ampharete grubei*) caractéristiques des zones d'estuaires et des baies peu profondes : Tamar estuary (SPOONER et MOOE, 1940), Exe estuary (HOLME, 1949), Baie de Dinard (OLLIVIER, 1970) sont représentés ici par *Alkmaria romijni*, espèce commune en Baltique; la faible abondance de *Melinna palmata* installée dans le chenal principal (régulière) peut résulter d'une compétition interspécifique entre des espèces de régime alimentaire voisin;

— la faune saumâtre, au sens large du terme, est comparable à celle de la faune européenne à quelques exceptions près : Iso-podes flabellifères représentés par *Sphaeroma hoestlandi* et *Sphaeroma panousei* (espèces endémiques ?), Amphipodes représentés par *Corophium orientale* signalé en Afrique Orientale.

#### STABILITÉ DES PEUPELEMENTS.

Dans un estuaire, la stabilité des peuplements est un problème complexe en raison, d'une part, de l'imbrication et de la confrontation de faunes d'écologie et d'origines diverses, d'autre part, de l'hétérogénéité et de la pluralité des facteurs écologiques. Il en résulte un comportement propre à chaque espèce pour son maintien dans ce milieu ou dans un biotope déterminé et une importance différente de l'action d'un même facteur sur chaque type de peuplement.

Dans l'estuaire du Bou Regreg, soumis à des conditions extrêmes (décharge fluviale — climatologie), tous les peuplements présentent une instabilité, que ce soit dans leur aire de répartition ou dans leur cycle de présence. Les peuplements d'origine marine sont caractérisés par leur forte instabilité en raison de leur sensibilité aux variations des facteurs édaphiques principaux : salinité, substrat. C'est surtout la salinité qui constitue le facteur limitant principal par ses fluctuations continues et brutales; son action s'exerce diversement sur les peuplements des cinq secteurs. Le substrat agit de manière plus localisée; si les modifications de la texture entraînent de manière irréversible un changement de peuple-

ment, on soulignera l'importance des propriétés physiques; elles interviennent indirectement sur la stabilité des peuplements en contrôlant soit un hydrodynamisme interstitiel (cas des sables bien irrigués à *Haustorius arenarius* — des aires à résurgence à *Scrobicularia plana*), soit l'évolution de la structure des sols (modification d'aires à *Uca* en aires à *Spartina*). D'autres facteurs édaphiques agissent discrètement; ainsi la température associée à la salinité ou agissant isolément, règle la localisation verticale d'espèces sabulicoles (exemple d'*Eurydice* en période d'étiage) et la localisation horizontale notamment d'espèces saumâtres. Secondairement, les modifications physiographiques contrôlent cette stabilité, soit à la suite de remaniements géomorphologiques topographiques dus aux phénomènes d'érosion — dépôt, soit par les peuplements eux-mêmes : exemple typique de transformation des aires à *Scrobicularia* en aire à *Uca* à la suite d'une surélévation du niveau par captation de particules.

Les peuplements terrestres sont caractérisés par une relative stabilité de leur présence à l'opposé d'une répartition spatiale mouvante. Les conditions climatologiques (insolation — température — pluviométrie) règlent les migrations (exemple de *Bledius*) ou les déplacements de la faune des hauts niveaux (*Phytia* - *Assimineae*); les conditions marégraphiques : la durée anormale d'immersion en période de crues provoque la destruction des espèces; les conditions édaphiques, substrat principalement, et les conditions trophiques, dépôt de laisses, interviennent essentiellement dans des modifications de l'aire de répartition des espèces.

Outre ces conclusions générales, l'observation suivie au cours d'une période de six années permet de souligner :

— la régularité dans le temps de la composition faunistique de l'estuaire : moins de 5 % des espèces (origine marine) sont irrégulières; ce fait indique une stabilité globale des conditions de l'estuaire pendant la période étudiée et l'existence de foyers faunistiques extérieurs à l'estuaire;

— une régularité dans le temps de la composition qualitative des unités indicatrices témoignant que les remaniements de la faune dans l'estuaire ne sont pas l'équivalent d'une succession de peuplements due à un changement profond et irréversible des conditions écologiques; cette régularité qualitative des unités et de la faune d'accompagnement souligne également le rôle primordial des conditions écologiques dans la nature et la distribution des espèces dans l'estuaire;

— le comportement individualiste des espèces aux modifications défavorables du milieu indique l'absence de dépendance des espèces ou au moins la prépondérance des conditions abiotiques sur les liens d'interdépendance.

## RÉSUMÉ

Dans ce troisième et dernier article relatif aux peuplements des substrats meubles, j'ai traité l'étude des unités indicatrices supralittorales ou en position supralittorale. J'ai identifié en premier lieu les sables à *Talorchestia spinifera* et les sables à *Tylos latreillei europaeus*, unités sabulicoles communes aux plages littorales du milieu marin. Parmi les autres unités, j'ai identifié des unités indicatrices floristiques et faunistiques halobies ou halohygrophiles, de sédiments consolidés et compacts, non tolérants à un hydrodynamisme exposé, et communes aux schorres halophiles.

Les premières sont représentées par les peuplements en mosaïque ou imbriqués dont chacun constitue une unité floristique indépendante caractérisant, soit des conditions spécifiques d'humectation, soit des conditions différentes de salinité : *Salicornia perennis*, *Halimione portulacoides* (schorre typique), *Salicornia arabica*, *Limoniastrum monopetalum*. Quant aux unités faunistiques leur différenciation a nécessité une étude annuelle de la répartition préférentielle des espèces et de leurs conditions écologiques-éthologiques. De cette manière j'ai pu déterminer cinq espèces caractérisant cette unité : *Phyta myosotis*, *Dichirotrichus obsoletus*, *Emphanes normannus*, *Pogonus chalceus*, *Aphrodes limicola* (espèces supralittorales ou en position supralittorale, fréquentes-abondantes et localisées dans les schorres typiques). Ces espèces sont associées à d'autres espèces d'éthologie-écologie comparable mais à fréquence-abondance et à répartition préférentielle différentes.

Enfin j'ai donné un résumé global des trois articles et dégagé des conclusions plus générales sur le problème de l'étagement, le rôle des facteurs écologiques, le problème des groupements et la stabilité du peuplement (unités et faune accompagnatrice).

## ZUSAMMENFASSUNG

Im Vorliegenden dritten und letzten Artikel über die Flora und Fauna der Weichböden werden die sublitoralen Indikatoreinheiten behandelt. Bestimmt wurden vor allem die Sandeinheiten mit *Talorchestia spinifera* und mit *Tylos latreillei europaeus*, die an den Meeresküsten allgemein auftreten. Unter den anderen Einheiten

konnten halobische und halohygrophile Flora- und Fauna-Indikatoreinheiten von festen Sedimenten unter in hydrodynamischer Hinsicht geschützten Bedingungen identifiziert werden.

Die erstgenannten sind durch mosaikartig verteilte Bestände vertreten, von denen jeder eine unabhängige floristische Einheit bildet in Beziehung zu Feuchtigkeit oder Salzgehalt : *Salicornia perennis*, *Halimione portulacoides*, *Salicornia arabica*, *Limoniastrum monopetalum*. Was die faunistischen Einheiten betrifft, so erfordert ihre Unterscheidung eine ganzjährige Untersuchung der bevorzugten Verteilung der Arten und ihrer ökologisch-ethologischen Bedingungen. Auf diese Weise konnten fünf für diese Einheit charakteristische Arten bestimmt werden : *Phytomyza myosotis*, *Dichirotrichus obsoletus*, *Emphanes normannus*, *Pogonus chalceus*, *Aphrodes limicola*, durchwegs sublitorale oder an sublitoralem Standort befindliche häufige Arten. Diese Arten sind mit anderen Arten assoziiert, die hinsichtlich ihrer Oekologie und Ethologie vergeichbar sind, die aber andere Häufigkeit und Vorzugsverteilung aufweisen.

Abschliessend wird eine Zusammenfassung der drei Artikel mit Schlussfolgerungen über Zonierung, Einfluss ökologischer Faktoren, Probleme der Gruppenbildung und Bestandes-Stabilität gegeben.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M., 1967. Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées et des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. *Thèse Doct. Fac. Sci.*, Bordeaux, 270 p.
- BIGOT, L., 1971. Ecologie des milieux terrestres salés. *Bull. Soc. Ecol.*, 11 (2-3) : 99-121.
- CAUSSANEL, C., 1965. Recherches préliminaires sur le peuplement de Coléoptères d'une plage sableuse atlantique. *Annls Soc. ent., Fr.*, 1 (1) : 197-248.
- DEN HARTOG, C., 1971. The border environment between the sea and fresh water, with special reference to the estuary. Troisième Symp. europ. Biol. Mar, Arcachon. *Vie Milieu*, suppl. 22 (2) : 739-751.
- DÉRIJARD, R., 1965. Contribution à l'étude du peuplement des sédiments sablo-vaseux et vaseux intertidaux, compactés ou fixés par la végétation, de la région de Tuléar (Madagascar). Univ. Madagascar. Etudes malgaches n° 17. Cujas éd., 94 p.
- ELKAIM, B., 1963. Présence au Maroc de *Talorchestia spinifera*. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, 43 : 169-192.
- 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. *Thèse Doct. Univ. Bordeaux*, I, 2<sup>e</sup> partie, 342 p.
- EMBERGER, L. & P.R. RÉGNIER, 1926. Aperçu sur la végétation de l'embouchure du Bou Regreg. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, 6 : 78-86.
- GERLACH, S.A., 1958. Die Mangroveregion tropischer Küsten als Lebensraum. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 46 : 636-730.
- GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse Doct. Etat Fac. Brest*, 167 p.
- HOLME, N.A., 1949. The fauna of sand and banks near the mouth of the Exe estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 28 : 189-237.
- JEPSEN, V.U., 1965. Die Struktur der Wattenbiozöosen im Vormündungsgebiet der Elbe. *Arch. Hydrobiol.*, 29 : 253-370.
- 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.
- LEDOYER, M., 1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome (région de Marseille principalement). IV. Synthèse de l'étude écologique. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, 44 (60) : 126-401.
- MUSS, B.J., 1967. The fauna of danish estuaries and lagoons distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the meso-haline zone. *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders.*, 1, 316 p.
- NOVIKOFF, G., 1958. Relations entre la structure de la végétation et la stratification des milieux halophiles en Tunisie. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, Sér. B, 3 (1) : 69-83.
- OLLIVIER, M.T., 1970. Etude des peuplements de Zostères, Lanice et Sabelles de la région dinardaïse. *Téthys*, 1 (4) : 1097-1138.
- PÉRÈS, J.M., 1967. Les biocoenoses benthiques dans le système bathyal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 42 (58) : 3-113.
- PÉRÈS, J.M. & R. MOLINIER, 1957. Compte rendu du colloque tenu à Gènes par le Comité du Benthos de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 22 (13) :
- PÉRÈS, J.M. & J. PICARD, 1958. Manuel de Bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, 22 (13) : 5-22.
- PÉRÈS, J.M. & J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de Bionomie benthique de la mer Méditerranée, 38 p.
- SALVAT, B., 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaïdacs, Isopodes et Amphipodes). Ethologie, bionomie et cycle biologique. *Mém. Mus. hist. natn, Paris, N.S.*, 65, 275 p.
- SOYER, B., 1947. Etude statistique des groupements d'animaux dans les associations végétales des environs de Marseille. *Bull. Mus Hist. nat. Marseille*, 7 : 165-169.
- SOYER, B., 1949. Etude statistique des groupements d'animaux dans les associations végétales des environs de Marseille. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 74 : 117-121.

- SPOONER, G.M. & H.B. MOORE, 1940. The ecology of the Tamar estuary. IV. An account of the macrofauna of the intertidal muds. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **24** (1) : 283-300.
- THORSON, G. 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *In* : *Treatise on Marine Ecology and Paleocology*. *Mem. geol. Soc. Am.*, **67** (1) : 461-534, J.W. Hedgpeth ed.
- VAN HEERDT, P.E. & W. BONGERS, 1967. A biocoenological investigation of salt marshes on the south coast of Isle of Terschelling. *Tijdschr. Ent.*, **110** (6) : 107-131.

Reçu le 15 mars 1976

TABLEAU I A, h.t.

Composition du peuplement des sables à *Talorchestia spinifera* et *Tylos latreillei europaeus* (juin 1965 - avril 1966).

74

	Sables à <i>Talorchestia</i>				Sables à <i>Tylos</i>				Stabilité					
	Secteur à influence marine				Secteur marin		Secteur à influence marine			dans l'estuaire				
	épi	A M endo	:	I Pt/24	épi	A M endo	:	I Pt/24	épi		A M endo	:	I Pt/24	
Crustacés	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:		
- Amphipodes	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:		
<i>Talorchestia spinifera</i>	40 à 120	:	tf	:	x	3 à 4	:	p	:	10 à 16	:	f	P	
<i>Talitrus saltator</i>	:	:	:	:	x	5 à 10	:	f	:	:	:	:	P	
- Isopodes	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	-	
<i>Armadillidium granulatum</i>	:	:	:	:	1	:	:	r	:	:	:	:	-	
<i>Porcellio hoffmannseggii</i>	:	:	:	:	1 à 2	:	:	p	:	1 à 2	:	:	P	
<i>Porcellio laevis</i>	:	:	:	:	1	:	:	r	:	1	:	:	-	
<i>Tylos latreillei europaeus</i>	5 à 15	:	p	:		25 à 65	:	tf	:	40 à 100	:	tf	P	
Insectes	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	
- Dermaptères	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	
<i>Labiduria riparia</i>	1 à 2	:	r	:	3 à 4	x	:	p	:	2 à 4	x	:	c	P
- Coléoptères	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	
<i>Carabus rugosus</i>	:	:	:	:	:	:	:	:	:	2	:	:	p	P
<i>Eurynebria complanata</i>	:	:	:	:	3 à 4	x	:	c	:	:	:	:	:	-
<i>Lijonius punctulatus</i>	:	:	:	:	1 à 2	:	:	r	:	1 à 2	:	:	r	P
<i>Orthomus barbarus</i>	:	:	:	:	1 à 2	:	:	r	:	1 à 2	:	:	r	P
<i>Scarites laevigatus</i>	1 à 2	:	r	:	:	:	:	:	:	2 à 3	:	:	p	P
<i>Phaleria radaverina</i>	:	1	:	r	:	:	:	:	:	3	:	:	p	-
<i>Lathrobium anale</i>	r	:	:	r	:	:	:	:	:	2	:	:	r	-
<i>Chalcionelles proliscus</i>	:	:	:	:	:	:	:	:	:	2	:	:	p	-
<i>Hybosorus illegeri</i>	:	:	:	:	:	:	:	:	:	7	:	:	c	-
Nombre total d'espèces	6				11				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 0,25m<sup>2</sup> ou dans un volume de 0,025 dm<sup>3</sup> (soit 0,5m x 0,5m x 0,25 m).

B. ELKAIM

TABLEAU I B, h.t.  
*Variations d'abondance de Talorchestia spinifera et Tylos latreillei.*

	Période estivale		Période hivernale	
	<i>Talorchestia</i>	<i>Tylos</i>	<i>Talorchestia</i>	<i>Tylos</i>
Pleines mers de mortes eaux moyennes	40	—	2 à 4	—
Pleines mers moyennes	120	15	25	—
Pleines mers de vives eaux moyennes	10 à 16	100	30 à 40	5
Pleines mers de grandes vives eaux	—	10	—	40
Zone insubmersible	—	—	—	20

TABLEAU II, h.t.  
Faune recensée dans les aires à *Salicornia perennis* (monospécifique ou dominant).

	Marais du Pont Hassan II		Marais du Pont de Yekras	
	A M	IPe/24	A M	IPe/24
<b>ESPECES EURHALINES</b>				
FA	<i>Sphaeroma rugicauda</i>	35	:	26
F	<i>Uca tongeri</i>	8	:	7
	<i>Carcinus maenas</i>	5	:	3
A	<i>Hydrobia ulvae</i>	51	:	156
	<i>Echyronus albicus</i>	:	:	:
<b>ESPECES HALOPHILES</b>				
FA	<i>Phytia nigrobitis</i>	68	:	41
	<i>Oreobesia mediteranea</i>	116	:	63
	<i>Empicmes noronanus</i>	10	:	12
	<i>Dichotryachus obsoletus</i>	14	:	11
F	<i>Pogonus chalceus</i>	16	:	13
	<i>Orithidia oribatius</i>	2	:	3
	<i>Aphrodas limicola</i>	7	:	6
	<i>Tachys soulellarius</i>	4	:	5
	<i>Aelissonia littoralis</i>	10	:	12
	<i>Dyschirius tenelcolitis</i>	3	:	3
A	<i>Halophilosia couchii</i>	30	:	16
	<i>Anurida maritima</i>	62	:	14
	<i>Aesimnea gregana</i>	27	:	18
	<i>Bledius fuscatus</i>	9	:	9
	<i>Bledius griseellii</i>	x	:	x
	<i>Bledius unicoloris</i>	12	:	10
	<i>Cillemus lateralis</i>	7	:	5
	<i>Heterocerus maritimus</i>	x	:	x
	<i>Coleobius dilatatus</i>	:	:	x
	<i>Coleobius nannus</i>	:	:	x
	<i>Onurella bidensata</i>	x	:	x
	<i>Porellia lameletus</i>	x	:	x
	<i>Pogonus littoralis</i>	6	:	5
	<i>Tylos laterellii</i>	41	:	x
<b>ESPECES HALOPHILES</b>				
FA	<i>Salix salicetoria</i>	14	:	11
	<i>Orithyia curvipes</i>	18	:	12
A	<i>Arctiactoma pulchella</i>	9	:	4
	<i>Devada hirsutissima ?</i>	3	:	2
	<i>Aedes caspius</i>	x	:	x
	<i>Aedes detritus</i>	x	:	x
	<i>Caesia vittata</i>	x	:	x
	<i>Cocconeia undecimpunctata</i>	x	:	x
<b>ESPECES LIEES AUX HALOPHYTES</b>				
	<i>Phytomya salicornia ?</i>	:	:	:
<b>ESPECES HYGROPHILES ET ATMOPHILES</b>				
FA	<i>Arctosa cinerea</i>	8	:	10
F	<i>Pardosa proxima</i>	6	:	7
	<i>Mesopompilus escaeracatus</i>	12	:	15
	<i>Anihicus constrictus</i>	12	:	15
	<i>Acaeroplites melanurus</i>	x	:	x
	<i>Arctosa lacustris</i>	4	:	4
	<i>Cicindelia maris</i>	x	:	x
	<i>Dromius linearis</i>	:	:	:
	<i>Ischnura graehlii</i>	x	:	x
	<i>Oedothorax fuscus</i>	x	:	x
	<i>Ostearius melanopygus</i>	:	:	:
	<i>Proleostoma shofetti</i>	x	:	x
	<i>Smirniidae aquaticus</i>	:	:	:

TABLEAU II. h.t. (suite)

ESPECES UBIQUISTES	Marsais du Pont Hassan II		Marsais du Pont de Mekès	
	A M	IPc/24	A M	IPc/24
F <i>Pamotettix atiemus</i>	5	F	6	F
Mollusques				
<i>Carocallina lenticulata</i>	X		6	
<i>Euparypha pisana</i>	X		X	
Insectes				
Collemboles				
<i>Hypogastrura menubricatis</i>	X		X	
<i>Hypogastrura</i> sp.			X	
<i>Isoetomus palustris</i>			X	
<i>Smethurides ornaticrus</i>			X	
Hétéroptères				
<i>Coranus niger</i>	X		X	
<i>Rebis sarsseps</i>	X		X	
<i>Omocephalus aotzangulus</i>	X		X	
<i>Pezomachus stridulus</i>	X		X	
Diptères				
Dolichopodidae	X		X	
<i>Ephydridae</i>	X		X	
Mosquitoes	X		X	
Coléoptères				
<i>Aethicus transversalis</i>	X		X	
<i>Aphion ephorbidae</i>			X	
<i>Chitona omata</i>	X		X	
<i>Gonocephalum pusillum</i>			X	
<i>Lagria viridipennis</i>	X		X	
<i>Melanophthalmus fascipennis</i>			X	
<i>Microlestes iberycus</i>			X	
<i>Notarus maritimus</i>			X	
Arachnides Aranéides				
<i>Chitacanthum annulipes</i>	2		3	
<i>Clubiona stagnalis</i> ?	X		X	
<i>Cyba algerina</i>	X		X	
<i>Diplocephalus gressae</i>	X		X	
<i>Evophrys nigromaculata</i>	X		X	
<i>Heliphonus</i> sp.	X		X	
<i>Ompyla nigella</i>			1	
<i>Phlogothromus glaucinus</i>	X		X	
<i>Salticus</i> sp.	X		X	
<i>Siniga pygmaea</i>	3		2	
<i>Thyranus vulgaris</i>			1	
<i>Therididium</i> sp.	X		X	
<i>Titanosa</i> sp.	X		X	
Nombre total d'espèces	69		80	

Abréviations :

AM - Abondance maximale  
 IPt - Indice de présence dans le temps  
 X - espèce recensée sans indication d'abondance

Indications :

- recouvrement végétal 90 à 100%  
 - Cortège floristique principal : *Halimolobos portulacoides* - *Salicornia arborescens* -  
*Puccinellia distans* - *Suaeda maritima*

- X Espèce non comptée dans le total ; recensée qualitativement.

- Les Diptères sont en cours de détermination.

FA... - fréquentes abondantes  
 F - fréquentes  
 A - abondantes

TABLEAU III, h.t.  
*Faune recensée dans les aires à Salicornia arabica (monospécifique ou dominant) de la zone intertidale (schorre typique).*

	Zone intertidale (schorre typique)				Zone non intertidale (schorre en voie d'évolution)	
	Marais du Pont Hassan II		Marais du Pont de Meknès		Marais du Pont de Meknès	
	AM	I Pt/24	AM	I Pt/24	AM	I Pt/12
<b>ESPECES EURYHALINES</b>						
F	<i>Sphaeroma rugicauda</i>	12	f	8	c	
	<i>Carcinus maenas</i>	4	r	3	r	
	<i>Enchytraeus albidus</i>			x		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	16	p	11	p	
	<i>Uca tangeri</i>	4	p	5	p	
<b>ESPECES HALOBIES</b>						
FA	<i>Phytia myosotis</i>	105	f	64	tf	
	<i>Dichrotrichus obsoletus</i>	16	tf	12	tf	2
	<i>Emphanes normannus</i>	14	f	10	f	r
	<i>Porcellio lamellatus</i>	36	c	45	f	71
	<i>Aphrodes limicola</i>	16	f	36	f	3
F	<i>Orthidus cribratus</i>	4	f	3	f	2
	<i>Pogonus chalceus</i>	x		x		r
	<i>Dyschirius tensicollis</i>	3	c	4	f	2
A	<i>Orchestia mediterranea</i>	111	p	62	p	
	<i>Assiminea grayana</i>	31	c	27	p	
	<i>Anurida maritima</i>	x		x		
	<i>Axelsonia littoralis</i>	x		x		
	<i>Bledius furcatus</i>	2	p	3	p	116
	<i>Bledius graellsii</i>	x		x		4
	<i>Bledius unicornis</i>	8	p	7	p	p
	<i>Geophilus fucorum</i>	x				
	<i>Halophiloscia couchi</i>	7		12		
	<i>Heterocerus maritimus</i>	x		x		
	<i>Hydroschendyla submarina</i>	x		x		
	<i>Ochtebius dilatatus</i>			x		1
	<i>Ochtebius nanus</i>			x		2
	<i>Pogonus littoralis</i>	6	f	9	f	r
	<i>Tachys scutellaris</i>	x		x		2
	<i>Tylos latreillei sardous</i>	14	p	x		

ESPECES HALOPHILES							
F	<i>Archisotoma pulchella</i>	5	c	6	f		
	<i>Devade hirsutissima</i>	2	f	4	f	2	r
	<i>Cassida vittata</i>	6	c	11	f	19	c
	<i>Orthotylus curvipes</i>	7	f	6	f	2	r
A	<i>Aedes caspius</i>	15	p	25 ?	c	36 ?	f
	<i>Aedes detritus</i>	22 ?	p	35 ?	f	50 ?	f
	<i>Chironomus halophilus</i>			x	p		
	<i>Cicindela littoralis</i>			x		x	x
	<i>Cicindela maura</i>	7	p	9	p	10	p
	<i>Coccinella undecimpunctata</i>	8	p	7	p	11	p
	<i>Henestaris halophilus</i>	x		x		x	
	<i>Pogonus smaragdinus</i>			x		x	
	<i>Saldula saltatoria</i>	x		x			
ESPECES LIÈRES AUX HALOPHYTES							
F	<i>Phytomyza salicorniae ?</i>	10	c	11	f	9	c
	<i>Agrilus hassani</i>			x		x	
	<i>Baldérria hyalina</i>	⊙		⊙		⊙	
	<i>Discodiaspis salicorniae</i>	⊙		⊙		⊙	
	<i>Duplochionaspis noae</i>	⊙		⊙		⊙	
	<i>Heemehollespis farsetiae</i>	⊙		⊙		⊙	
	<i>Houardiella salicorniae</i>	⊙		⊙		⊙	
	<i>Lasiocampa serrula</i>	x		x		x	
	<i>Oar pratana obscuraria</i>	x		x		x	
	<i>Scotogramma sodae</i>	x		x		x	
ESPECES HYGROPHILES ET ATMOPHILES							
FA	<i>Metoponortus sexfasciatus</i>	61	c	105	f	142	tf
F	<i>Brachygluta hipponensis</i>	5	c	6	f		
	<i>Pardosa proxima</i>	4	f	5	f		
	<i>Arctosa cinerea</i>	9	f	8	f		
	<i>Anthicus constrictus</i>	6	f	8	f		
A	<i>Acaeroplastes melanurus</i>	27	c	36	p		
	<i>Agonum marginatum</i>			x			
	<i>Arctosa lacustris</i>	x		x			
	<i>Ballistura shoetti</i>			⊙			
	<i>Brachynus humeralis</i>			x			
	<i>Coelostoma hispanicum</i>			x			
	<i>Ctenocia minima</i>	x		x			
	<i>Dromius linearis</i>	x		x			
	<i>Dyschirurus fossulicola</i>			x			
	<i>Ischnura grahelsi</i>	x		x			

	Zone intertidale (schorre typique)				zone non intertidale (schorre en voie d'évolution)	
	Marais du Pont Hassan II		Marais du Pont de Meknès		Marais du Pont de Meknès	
	AM	IPt/24	AM	IPt/24	AM	IPt/12
<b>ESPECES HYGROPHILES ET ATMOPHILES (suite)</b>						
Isotomorus palustris						
Leichenun gebeni						
Mesolestes scapularis	x		x			
Metallina (Bembidion) ambiguum			x			
Microlestes mauritanicus			x			
Notaphus (Bembidion) varians			x			
Ocydromus (Peryphus) atlantis ?						
Ocydromus (Peryphus) hispanicus						
Oedothorax fuscus	x		x			
Ostearius melanopygius			x			
Poecilus crenatus			x			
Poecilus quadraticollis			x			
Paederus algericus						
Sminthurides aquaticus			⊗			
Stenus melanopus			x			
Tachys elongatulus			x			
Trogophloeus punctipennis			x			
<b>ESPECES UBIQUISTES</b>						
F Psammottetix alienus	5	f	8	f		
Salticus sp.	3	c	3	f		
Diplocephalus graeca	4	c	3	f		
Chiracanthium annulipes	3	c	5	f		
A Cochlicella acuta obesa	11	p	72	p		
<b>CRUSTACES</b>						
<b>Isopodes</b>						
Armadillidium vulgare	x		x		x	
Armadillio officinalis	x		x		x	
Porcellio hoffmanseggi	x		x		40	f
Porcellio laevis	x		x		12	c
<b>MOLLUSQUES</b>						
Archihelix lactea faux nigra	x		x		16	f
Carocallina lenticulata	x		x		x	
Euparyha pisana			x		32	tf
<b>INSECTES</b>						
<b>Collemboles</b>						
Folsomides parvulus			x			
Hypogastrura manubrialis			x			
Sminthurides cruciatus			x			

Hétéroptères			
Acrosternum sp.		x	x
Agriophopas thierryi		x	
Arencotis (Pseudophlaeus) walti		x	x
Brachypelta atterima	x	x	x
Camptonus lateralis		7	x
Coranus niger	x	6	x
Eusarcocoris inconspicua	x	17	x
Macropternella convexa		x	x
Nabis caspiformis	x	x	x
Nabis sareptans		x	
Oncocephalus acutangulus	x	x	x
Piesma maculata	x	x	x
Pirates stridulus	x	x	x
Poecylocystus cogniatus	x	x	x
Pyrhocoris apterus	x	x	x
Sphiloastethus pandurus militaris		x	x
Therapha hyosciani nigridosum		x	x
Homoptères			
Eupteryx stachydearuna		x	
Hysteropterum alienus	x	x	x
Hysteropterum trapezoidale	x	x	x
Diptères			
Dolichopodidae			
Ephyridae			
Muscidae			
Coléoptères			
Anaspis chevrolati		x	x
Anthicus quadriguttatus	x	x	x
Anthicus transversalis	x	x	x
Aphtona euphorbiae		x	x
Asaphidion flavipes		x	
Belopus elongatus		x	
Brachycerus barbarus	x	x	x
Campalita maderae	x	x	
Cataphronectes crenata	x	x	x
Chaetocnema tibialis	x	x	x
Chitona connexa	x	16	x
Chrysomela banksi		x	
Colaspidema atra		x	
Colaspidema rufifrons		x	
Dermestes sardous	x	x	x
Goniocleonus excoriatus		x	x
Gonocephalum pusillum		x	
Hedobia latipennis		x	
Laemosthenes complanatus		x	
Leptaleus rodriguezii		x	
Licinus punctulatus		x	
Malachus marginellus	x	x	
Mordillestema stenidea		x	x
Notoxus mauritanicus		x	
Orthomus barbarus		x	x
Pachnophorus cylindricus		x	
Pimelia crenata	x	x	x
Pimelia rugosa	x	x	x

	Zone intertidale (schorre typique)				zone non intertidale (schorre en voie d'évolution)	
	Marais du Pont Hassan II		Marais du Pont de Meknès		Marais du Pont de Meknès	
	AM	IPt/24	AM	IPt/24	AM	IPt, 12
<b>INSECTES</b>						
<b>Coléoptères (suite)</b>						
Philontus ochropus			x		x	
Polydrosus impressifrons			x		x	
Quedius pallipes			x			
Rhizobius litura			x		x	
Rhyssalus algerinus	x		x			
Saprinus (Baeckmaniulus) dimidiatus	x		x			
Scymnus rufipes			x		x	
Sitona flavescens			x			
Steropus globosus			x			
Trissemus olivieri			x			
Zabrus igua us	x		x			
<b>Lépidoptères</b>						
Nonophylla noctuella			x		x	
<b>Orthoptères</b>						
Acanthocris ruficornis	x		x		x	
Acrida turrita			x		x	
Acrotylus patruellis rosea			x			
Aiolopus strepens	x		x		x	
Aiolopus thalassimus			x		x	
Gryllus campestris			x			
Paratettix meridionalis			x			
Platycleis intermedia			x			
Sciobia sp.			x		x	
<b>Dyctiotères</b>						
Hololampra sp.			x			
Mantis religiosa			x		x	
Phyllodromia trivittata	x		x		x	
<b>Arachnides Acariens</b>						
Balaustium sp. 1			x		x	
Balaustium sp. 2			x		x	
Erythraeus sp.			x		x	
Microthrombidium sp.	x		x		x	
Valgothrombidium sp.	x		x		x	

Arachnides Araneides			
Agroeca sp.		x	x
Clubiona stagnalis		x	x
Cyba algerina		x	x
Cyrtophora citricola		x	x
Drassodes lapidosus		x	x
Dysdera crocata	x	x	x
Erigone vagans		x	
Evarcha jacunda		x	x
Haplodrassus sp.		x	
Heliophanus sp.		x	
Menemerus semi limbatus	x	x	x
Neriene furtiva		x	
Oxyptila nigella		x	
Pardosa hortensis	x	x	x
Pardosa venatrix	x	x	x
Philodromus glaucinus	x	x	x
Poecilochroa albomaculata		x	
Singa pygmaea	x	x	x
Tetragnatha obtusa	x	x	x
Thanatus vulgaris		x	
Theridiidum sp.		x	
Tibellus oblongus		x	
Trachelocampus mutabilis	x	x	x
Zelotes spadix		x	
Arachnides Pseudoscorpions			
Obisium maritimus	x	x	x
Myriapodes			
Lithobius bonensis		x	x
Orthomorpha guerinii		x	x
Nombre total d'espèces	106	197	103

Abreviations : AM - abondance maximale F - fréquentes  
 IPT - indice de présence dans le temps FA - fréquentes abondants  
 x - espèce recensée sans indication d'abondance. A - abondantes  
 - les noms d'espèces n'ont pas été soulignés pour plus de clarté dans le tableau.

Indications : - La faune recensée dans les aires à Salicornia arabica de la zone non intertidale (schorre en voie d'évolution) est mentionnée pour définir la distribution verticale des espèces ; un exemple est donné par la faune de ces aires au Marais du Pont de Meknès. Cette faune n'est pas prise en considération pour la différenciation des espèces indicatrices des aires à Salicornia arabica du schorre typique.

- Recouvrement végétal 80 à 100 %.

- Cortège floristique principal : Halimione portulacoides - Sueda maritima - Puccinellia distans - Limonastrum monopelatum - Arthrocnemum glaucum.

- ☉ Espèce non comptée dans le total : recensée qualitativement.

- Les Diptères sont en cours de détermination.

INVESTIGATION OF THE ACTS OF VIOLENCE  
 COMMITTED BY THE ORGANIZATION OF  
 EASTERN KENNEDY BROTHERHOODS  
 AND THE ASSOCIATED ORGANIZATION OF  
 EASTERN KENNEDY BROTHERHOODS  
 IN THE CITY OF NEW YORK  
 ON APRIL 15, 1968

REPORT OF THE  
 FEDERAL BUREAU OF INVESTIGATION  
 AND THE NEW YORK OFFICE OF THE  
 FEDERAL BUREAU OF INVESTIGATION

NEW YORK, NEW YORK  
 APRIL 15, 1968

1	2	3	4
5	6	7	8
9	10	11	12
13	14	15	16
17	18	19	20
21	22	23	24
25	26	27	28
29	30	31	32
33	34	35	36
37	38	39	40
41	42	43	44
45	46	47	48
49	50	51	52
53	54	55	56
57	58	59	60
61	62	63	64
65	66	67	68
69	70	71	72
73	74	75	76
77	78	79	80
81	82	83	84
85	86	87	88
89	90	91	92
93	94	95	96
97	98	99	100

APPROVED AND FORWARDED:  
 SPECIAL AGENT IN CHARGE

NEW YORK OFFICE

APR 15 1968

**RICHESSSE ET DIVERSITÉ  
DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE  
D'UNE LAGUNE LITTORALE MÉDITERRANÉENNE**

par M. AMANIEU, O. GUELORGET et P. MICHEL  
*Laboratoire d'Hydrobiologie marine et continentale,  
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,  
Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex*

**ABSTRACT**

The Prevost pool, a littoral Mediterranean lagoon, at Palavas has a surface of approximately 400 hectares. Nine stations were systematically sampled at monthly intervals from October 1973 to December 1974. The specific richness (number of species) and the diversity (measured in bits by Shannon's index) are given per month and per station. The curves obtained allows one to follow the diversity of each station as a function of time and also to make inter-station comparisons.

Shannon's diversity in space (inter-station comparisons) allowed the classification of the 9 stations in 5 groups. Shannon's diversity with time (the chronological evolution of intra-station diversity) demonstrates the influence of accidental (pollution) or systematic (summer stress) phenomena on the populations. The comparison of diversities on a basis of number of individuals or of the biomass leads to more coherent and finer interpretations than those expected from the processing of only one type of data.

Finally, the comparison of systematic groups (Molluscs, Polychetes, Crustacea) emphasizes the very different behaviour of each group: the Molluscs play a major role in the evolution of diversity on the basis of total macrofauna.

## I. — INTRODUCTION

Les lagunes littorales sont soumises d'une part à des apports externes d'origine marine et continentale, d'autre part à une évolution interne qui conduit à des crises dystrophiques, particulièrement graves en région méditerranéenne. Le caractère extrême de l'environnement abiotique conduit naturellement à proposer des schémas de répartition faunistique qui s'appuient essentiellement sur l'hydrologie et, notamment pour la macrofaune benthique, sur les structures sédimentaires (Symposium de Venise, 1958, PÉRÈS et PICARD, 1964). La pauvreté et plus encore la monotonie apparente des peuplements, expliquent les difficultés que l'on rencontre à se détacher des classifications qui décrivent les ensembles faunistiques non pas à partir de leur structure propre, mais en se référant aux paramètres abiotiques les plus extrêmes soupçonnés, a priori, d'expliquer une biocénotique réputée « physiquement contrôlée ». Ainsi l'accent est mis davantage sur la recherche et la localisation d'espèces indicatrices (de dessalure, d'envasement, etc...) que sur l'originalité réelle des groupements faunistiques observés.

Il est bien certain que l'on ne peut se dispenser de l'étude des paramètres abiotiques pour aborder l'écologie d'écosystèmes qui, à l'évidence, sont aussi dépendants de l'environnement physique. Mais leur importance masque trop souvent la nécessité qui demeure fondamentale de s'assurer que les gradients et les classifications qu'ils suggèrent correspondent à une réalité biologique certaine. Dans le présent travail, nous nous efforçons précisément de percevoir, à travers l'analyse des seules données biologiques, ce qui permet des partages ou des regroupements.

Nous abordons ce problème par l'étude de la richesse et de la diversité spécifiques. La richesse spécifique, nombre d'espèces par station, a le mérite de la simplicité, l'inconvénient de réduire l'information utilisée à peu de choses; on ne s'étonnera pas des conclusions limitées qu'elle autorise. On sait en revanche tout le parti que l'on a tiré, particulièrement en planctonologie, de l'étude de la diversité spécifique. L'intérêt pratique de la diversité tient à ce qu'elle s'exprime par un nombre, caractérisant une station et une date, permettant donc des comparaisons aisées. Aussi sans nous arrêter à la valeur absolue des indices de diversité calculés, nous nous attacherons davantage à faire ressortir les enseignements que l'on peut tirer de la comparaison des valeurs prises par ces indices selon les dates et les lieux.

## II. — SITE ET MÉTHODE

L'étang du Prévost (Fig. 1) est un petit étang méditerranéen de première ligne situé, à quelques kilomètres au Sud de Montpellier, entre la ville de Palavas à l'Est et le site de Maguelonne à l'Ouest. Epousant grossièrement la forme d'un rectangle de 3,5 sur 1,0 km, il couvre environ 380 ha, sur une profondeur de l'ordre du mètre. Son flanc Sud est coupé en son milieu par un chenal ou grau qui s'ouvre directement sur la mer. Le flanc Nord, limité par les berges du canal du Rhône à Sète, est interrompu par le petit chenal des Pontils qui permet une communication avec un étang de seconde ligne, l'Arnel. A l'Est, une canalette unit le Prévost à un fleuve côtier, le Lez qui, avant de se jeter en mer, charrie les eaux usées de Montpellier. A l'Ouest enfin, un passage étroit permet une autre communication avec le canal du Rhône à Sète et divers étangs de seconde ligne. A l'exception du chenal ouvrant sur la mer, les diverses communications n'assurent que des échanges médiocres, de telle sorte que le Prévost est peuplé par une faune essentiellement marine, qui se dégrade progressivement lorsque l'on s'éloigne du grau. Les fonds enfin, dépourvus d'herbiers, sont sableux au voisinage du grau et d'autant plus vaseux que l'on s'en éloigne.

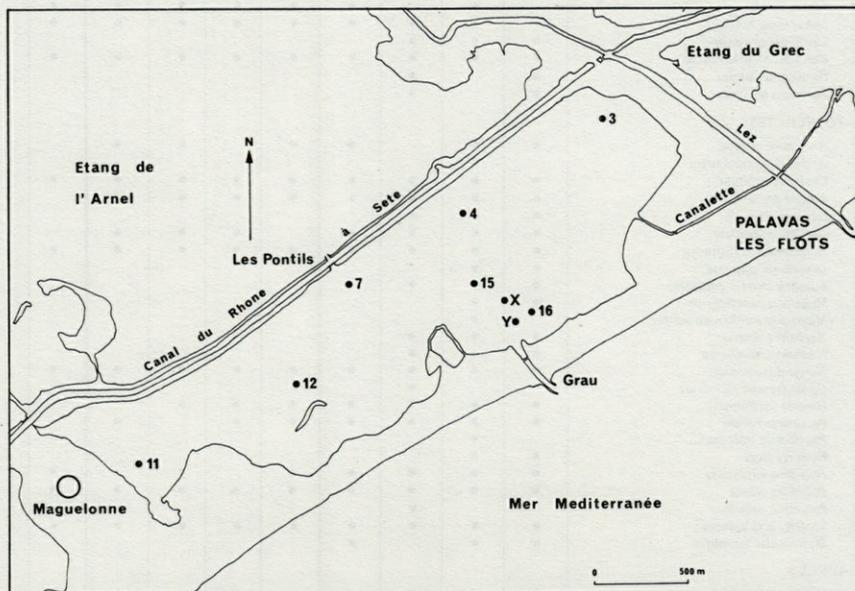


FIG. 1. — Carte du Prévost. Emplacement des stations.

TABLEAU I  
Richesse spécifique.

ESPECES	STATIONS	Y	16	X	15	7	4	3	12	11
<b>MOLLUSQUES</b>										
<i>Akera bullata</i>		•	•	•	•					
<i>Philine quadripartita</i>		•	•	•	•					
<i>Nassarius reticulatus</i>		•		•						
<i>Natica josephina</i>		•								
<i>Abra ovata</i>			•		•	•	•	•	•	•
<i>Acanthocardia echinata</i>		•	•	•	•					
<i>Barnea candida</i>		•		•						
<i>Cerastoderma edule</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Corbula gibba</i>		•	•	•	•	•				
<i>Corbula mediterranea</i>		•		•						
<i>Donax semistriatus</i>		•	•	•	•					
<i>Dosinia exoleta</i>		•	•	•	•					
<i>Gastrana fragilis</i>		•	•	•	•					
<i>Loripes lacteus</i>		•	•	•	•					
<i>Mactra corallina</i>		•	•	•						
<i>Scrobicularia plana</i>		•	•	•	•	•	•			
<i>Solen marginatus</i>		•	•	•	•					
<i>Striarca lactea</i>		•	•	•						
<i>Tellina tenuis</i>		•	•	•						
<i>Thracia papyracea</i>		•	•	•						
<i>Venerupis aurea</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	
<i>Venerupis decussata</i>		•	•	•	•	•	•	•		
<i>Venus gallina</i>		•	•	•						
<b>CRUSTACES</b>										
<i>Corophium insidiosum</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Gammarus insensibilis</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Mikrodeutopus gryllotalpa</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Cyathura carinata</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Idotea balthica</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Idotea viridis</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Sphaeroma hookeri</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Upogebia littoralis</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Carcinus mediterraneus</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Portunus latipes</i>		•	•	•						
<i>Portunus holsatus</i>		•	•	•						
<b>POLYCHETES</b>										
<i>Armandia cirrosa</i>		•	•		•	•		•	•	
<i>Audouinia tentaculata</i>		•	•							
<i>Capitella capitata</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Eteone picta</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Glycera alba</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Glycera convoluta</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Heteromastus filliformis</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Leiochone clypeata</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Lumbriconereis impatiens</i>		•	•	•						
<i>Magelona papillicornis</i>		•	•	•						
<i>Microspio meckznikowianus</i>		•	•	•						
<i>Nephtys cirrosa</i>		•	•	•						
<i>Nephtys hombergii</i>		•	•	•						
<i>Nereis diversicolor</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Ophiodromus flexuosus</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Owenia fusiformis</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Pectinaria koreni</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Phyllodoce mucosa</i>		•	•	•						
<i>Pista cretacea</i>		•	•	•						
<i>Polydora antennata</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Polydora ciliata</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Polymnia nebulosa</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Scoletelis fuliginosa</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Stylarioides monilifer</i>		•	•	•	•	•	•	•	•	•
<b>DIVERS</b>										
<i>Cereus pedunculatus</i>		•	•	•						
Planaires		•	•	•						
<i>Cerebratulus marginatus</i>		•	•	•						
Chironomidae (larves)		•	•	•	•	•	•	•	•	•
Ophiuridae		•	•	•						

Diverses publications antérieures, consacrées à l'étang du Prévost, ont porté sur l'ichtyologie (AMANIEU et LASSERRE, 1973; LASSERRE, 1976; KOHLER, 1976), sur la carcinologie (DO-CHI et LASSERRE, 1974; GALZIN, 1975), et sur les crises dystrophiques ou « malaïgues » (AMANIEU et al., 1975); enfin un travail important traite de l'écologie de la macrofaune benthique (GUELORGET et MICHEL, 1976).

Pour la présente étude, qui porte sur des observations allant d'octobre 1973 à décembre 1974, nous avons recueilli un échantillon mensuel dans chacune des 9 stations cartographiées figure 1. L'emplacement des stations matérialisé sur le terrain par des repères fixes, a été choisi en vue de donner une image satisfaisante de la variété des peuplements benthiques de l'étang du Prévost qui nous était déjà bien familier lors du début de ce travail. Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'une suceuse hydraulique. Les « effectifs » représentent le nombre d'individus par espèce et par m<sup>2</sup>, toutes tailles, âges ou sexes confondus; les biomasses sont données en poids sec décalcifié, les gros limivores (polychètes principalement) étant disséqués pour vider le contenu du tube digestif. Les données brutes originales, ainsi que le mode opératoire des prélèvements, tris, comptages et pesées figurent in extenso dans le travail de GUELORGET et MICHEL, 1976.

### III. — RICHESSE SPÉCIFIQUE

Avec DAGET (1976) nous appellerons Richesse spécifique le nombre d'espèces récoltées.

#### 1. LA RICHESSE SPÉCIFIQUE GLOBALE

Cumule le nombre d'espèces récoltées par station tout au long de la période d'échantillonnage pour l'ensemble de la macrofaune. La figure 2 montre que cette richesse spécifique globale décroît, à partir du grau, suivant un double gradient. Un premier gradient suit l'axe transversal de l'étang, du grau aux Pontils : 52 espèces ont été récoltées à la station Y, la plus riche, au voisinage du grau, 24 seulement à la station 7, au voisinage des Pontils, 33 à la station 15, approximativement à mi-chemin entre les deux précédentes. Un second gradient suit, de part et d'autre du précédent, l'axe longitudinal de l'étang et marque une nouvelle diminution de la richesse spécifique lorsque l'on se dirige vers les stations latérales de la lagune, soit à l'Est (station 4 : 22 espèces, station 3 : 21 espèces), soit à l'Ouest (station 12 : 19 espèces, station 11 : 17 espèces).

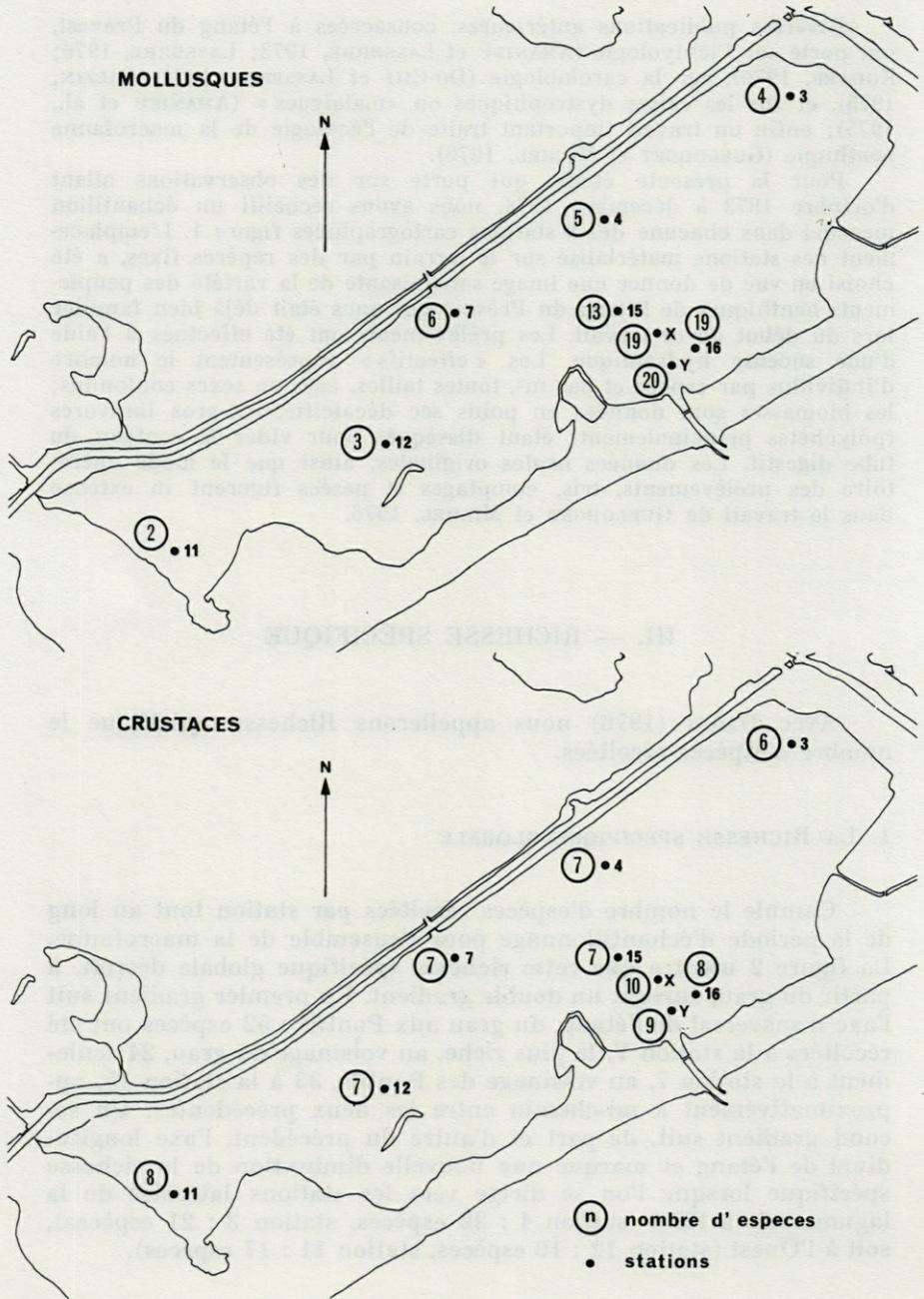
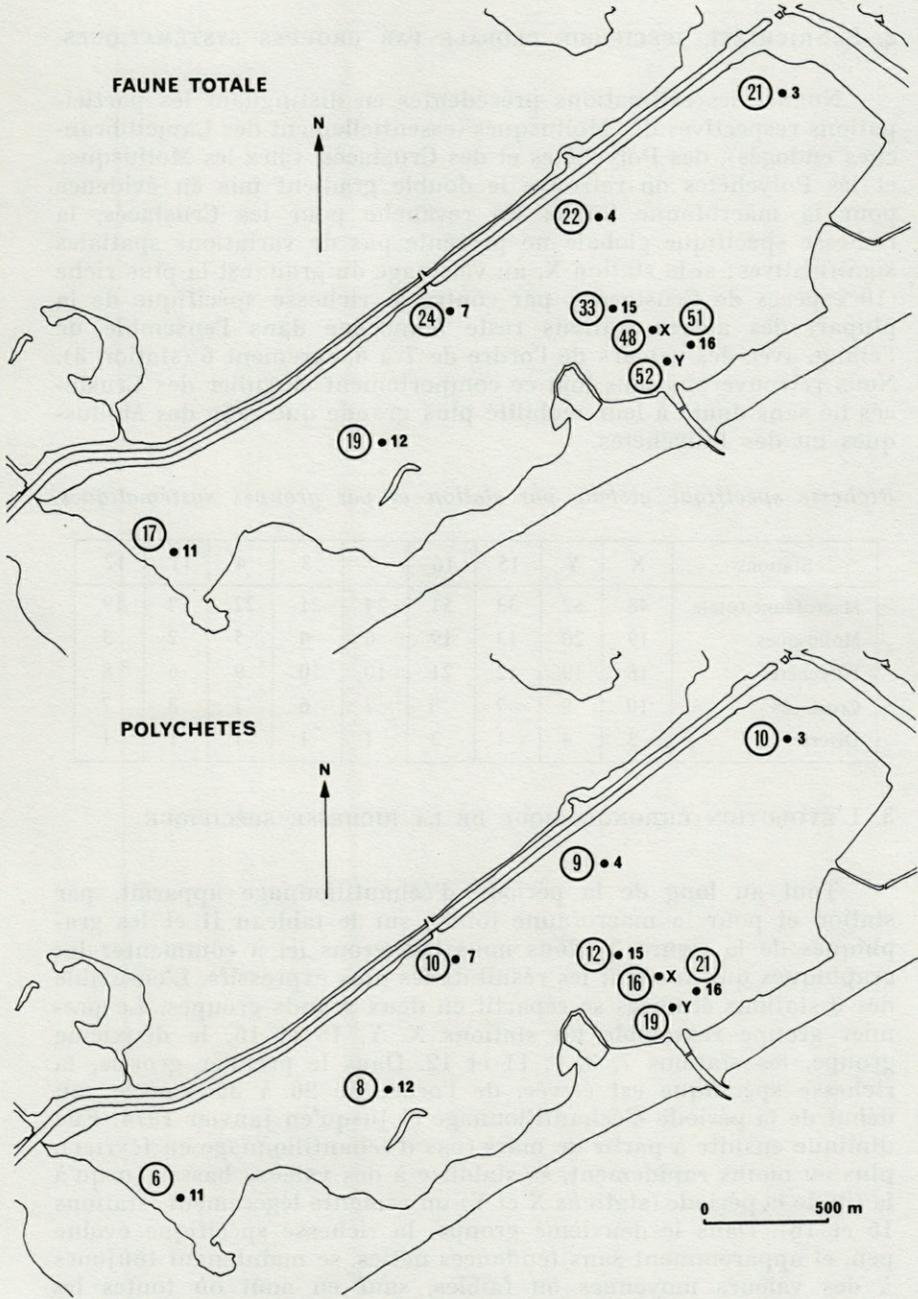


FIG. 2. — Richesse spécifique de la macrofaune benthique du Prévost : Macrofaune totale, Mollusques, Polychètes, Crustacés.



Les chiffres encadrés mesurent la richesse spécifique globale à l'emplacement de la station désignée par son symbole, lettre ou chiffre non encadrés.

## 2. LA RICHESSE SPÉCIFIQUE GLOBALE PAR GROUPES SYSTÉMATIQUES

Nuance les estimations précédentes en distinguant les participations respectives des Mollusques (essentiellement des Lamellibranches endogés), des Polychètes et des Crustacés. Chez les Mollusques et les Polychètes on retrouve le double gradient mis en évidence pour la macrofaune totale. En revanche pour les Crustacés, la richesse spécifique globale ne présente pas de variations spatiales significatives; si la station X, au voisinage du grau, est la plus riche (10 espèces de Crustacés), par contre la richesse spécifique de la plupart des autres stations reste homogène dans l'ensemble de l'étang, avec des valeurs de l'ordre de 7 à 8, rarement 6 (station 3). Nous retrouverons plus loin ce comportement singulier des Crustacés lié sans doute à leur mobilité plus grande que celle des Mollusques ou des Polychètes.

*Richesse spécifique globale par station et par groupes systématiques.*

Stations	X	Y	15	16	7	3	4	11	12
Macrofaune totale	48	52	33	51	24	21	22	17	19
Mollusques	19	20	13	19	6	4	5	2	3
Polychètes	16	19	12	21	10	10	9	6	8
Crustacés	10	9	7	8	7	6	7	8	7
Divers	3	4	1	3	1	1	1	1	1

## 3. L'ÉVOLUTION CHRONOLOGIQUE DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE

Tout au long de la période d'échantillonnage apparaît, par station et pour la macrofaune totale, sur le tableau II et les graphiques de la figure 3. Nous nous bornerons ici à commenter les graphiques qui donnent les résultats les plus expressifs. L'ensemble des 9 stations étudiées se répartit en deux grands groupes. Le premier groupe rassemble les stations X, Y, 15 et 16, le deuxième groupe, les stations 7, 3, 4, 11 et 12. Dans le premier groupe, la richesse spécifique est élevée, de l'ordre de 20 à 30 espèces, au début de la période d'échantillonnage et jusqu'en janvier 1974. Elle diminue ensuite à partir de mars (pas d'échantillonnage en février), plus ou moins rapidement, se stabilise à des valeurs basses jusqu'à la fin de la période (stations X et Y) ou remonte légèrement (stations 15 et 16). Dans le deuxième groupe, la richesse spécifique évolue peu, et apparemment sans tendances nettes, se maintenant toujours à des valeurs moyennes ou faibles, sauf en août où toutes les

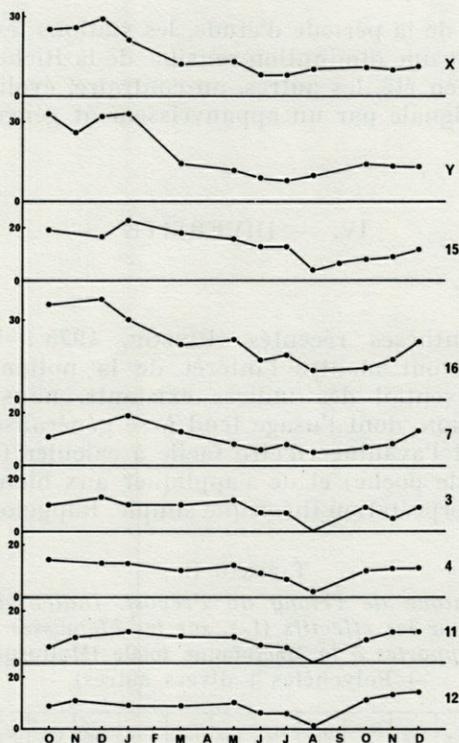


FIG. 3. — Graphique de l'évolution chronologique de la richesse spécifique par station, d'octobre 1973 à décembre 1974.

stations, à l'exception de la 7, marquent une chute nette mais passagère de la richesse spécifique.

#### 4. CONCLUSIONS SUR LA RICHESSE SPÉCIFIQUE.

L'étude de la Richesse spécifique met en évidence les grandes modalités de la répartition de la macrofaune benthique de l'étang du Prévost :

— le nombre d'espèces diminue à partir du grau selon un double gradient, d'abord vers les Pontils, ensuite vers les marges de l'étang;

— Mollusques et Polychètes ont, à cet égard, un comportement analogue alors que les Crustacés, plus mobiles, présentent une répartition globale plus homogène;

— au cours de la période d'étude, les stations les plus proches du grau montrent une diminution sensible de la Richesse spécifique au printemps et en été, les autres, au contraire, évoluent peu, sauf en août qui se signale par un appauvrissement général.

#### IV. — DIVERSITÉ

##### 1. INTRODUCTION.

Diverses synthèses récentes (PIELOU, 1975 ; DAGET, 1976 ; LASSERRE, 1977) ont montré l'intérêt de la notion de diversité. Dans le large éventail des indices existants, nous avons choisi l'indice de SHANNON, dont l'usage tend à se généraliser, et qui présente notamment l'avantage d'être facile à calculer (programmable sur calculatrice de poche) et de s'appliquer aux biomasses tout en restant d'une interprétation théorique simple. Rappelons que l'indice

TABLEAU II

*Macrofaune benthique de l'étang du Prévost. Indice de diversité de SHANNON calculé sur les effectifs ( $I_E$ ), sur les biomasses ( $I_B$ ) et richesse spécifique (N), rapportés à la Macrofaune totale (Mollusques + Crustacés + Polychètes + divers autres).*

Stations	Indices	Oct. 73	Nov.	Déc.	Janv. 74	Mars	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	$\bar{m}$	s
X	$I_E$	1,45	1,77	2,39	2,26	1,14	0,89	1,37	1,32	1,57	—	1,74	1,23	1,77	1,58	0,44
	$I_B$	1,52	1,76	1,94	1,93	0,94	0,68	1,64	1,13	0,68	—	0,60	0,31	0,74	1,16	0,58
	N	25	26	29	21	12	13	8	8	10	—	11	10	11	15,33	7,66
Y	$I_E$	1,08	1,65	2,14	2,16	1,42	1,02	1,09	1,83	1,96	—	2,19	1,88	2,03	1,70	0,44
	$I_B$	0,90	1,90	2,00	2,13	1,49	0,75	1,02	1,96	1,48	—	1,25	1,61	1,45	1,50	0,45
	N	33	26	32	33	14	12	9	8	10	—	14	13	13	18,08	9,88
15	$I_E$	2,45	—	2,76	2,91	2,33	2,33	2,40	2,63	0,79	1,88	2,45	2,60	3,02	2,38	0,58
	$I_B$	2,14	—	2,47	2,96	2,38	1,78	2,32	1,80	0,18	0,25	0,35	1,05	2,33	1,67	0,97
	N	19	—	17	23	18	16	13	13	4	7	8	9	12	13,25	5,59
16	$I_E$	2,56	—	2,74	2,89	2,42	2,41	2,54	3,23	2,07	—	2,55	3,27	3,44	2,74	0,42
	$I_B$	2,27	—	2,09	2,95	1,87	1,90	1,67	2,27	2,28	—	0,95	1,99	1,52	1,98	0,51
	N	36	—	38	30	21	23	15	17	11	—	12	15	22	21,82	9,28
7	$I_E$	1,16	—	—	1,52	2,43	1,31	1,84	1,98	1,78	—	1,75	2,00	2,52	1,83	0,44
	$I_B$	1,40	—	—	2,17	2,02	1,61	1,37	1,41	0,62	—	0,53	2,34	2,47	1,59	0,67
	N	11	—	—	19	13	8	6	8	5	—	7	8	13	9,80	4,24
3	$I_E$	1,56	—	1,17	1,97	1,65	1,82	1,88	2,14	0	—	1,77	1,62	1,76	1,58	0,58
	$I_B$	0,92	—	1,25	1,77	1,19	1,95	1,62	1,56	0	—	1,53	1,25	1,48	1,32	0,52
	N	10	—	13	10	10.	12	7	7	0	—	9	5	9	8,36	3,59
4	$I_E$	2,32	—	2,60	2,41	2,21	2,01	1,86	1,84	0,99	—	1,78	2,37	2,50	2,08	0,46
	$I_B$	1,35	—	2,06	2,09	1,48	1,87	2,21	2,15	0,99	—	1,90	2,40	2,37	1,90	0,45
	N	14	—	13	13	10	12	9	7	2	—	10	11	11	10,18	3,37
11	$I_E$	0,28	0,72	—	1,67	1,77	1,62	1,54	1,73	0	—	1,99	2,28	2,17	1,43	0,76
	$I_B$	0,52	0,88	—	1,89	1,66	1,74	2,05	1,68	0	—	1,81	1,92	1,87	1,46	0,67
	N	6	10	—	12	10	10	7	6	0	—	9	12	12	8,55	3,62
12	$I_E$	1,37	0,95	—	1,87	1,68	1,79	1,48	1,49	0	—	2,04	1,93	1,83	1,49	0,58
	$I_B$	0,81	0,31	—	1,82	1,55	1,48	2,00	2,14	0	—	1,56	1,98	1,60	1,39	0,71
	N	9	11	—	9	9	10	6	6	1	—	11	13	14	9,00	3,63

de SHANNON, mesuré en bits, est donné par la formule (DAGET, 1976) :

$$I = -\sum p_i \log_2 p_i \quad \text{avec} \quad p_i = q_i/Q$$

dans laquelle Q est l'abondance totale,  $q_i$  l'abondance de l'espèce  $i$ . Par convention nous avons posé que  $I = 0$  lorsque  $\sum q_i = Q = 0$ .

Nous présenterons les résultats relatifs à la diversité calculée sur les effectifs d'une part, sur les biomasses d'autre part, et ceci d'abord pour la macrofaune totale puis pour chacun des grands groupes systématiques, Mollusques, Polychètes, Crustacés.

2. DIVERSITÉ DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE TOTALE.

Les résultats numériques relatifs à la diversité de la macrofaune benthique totale par station et par date, sont donnés sur le tableau II et traduits graphiquement, figure 4 (E et B).

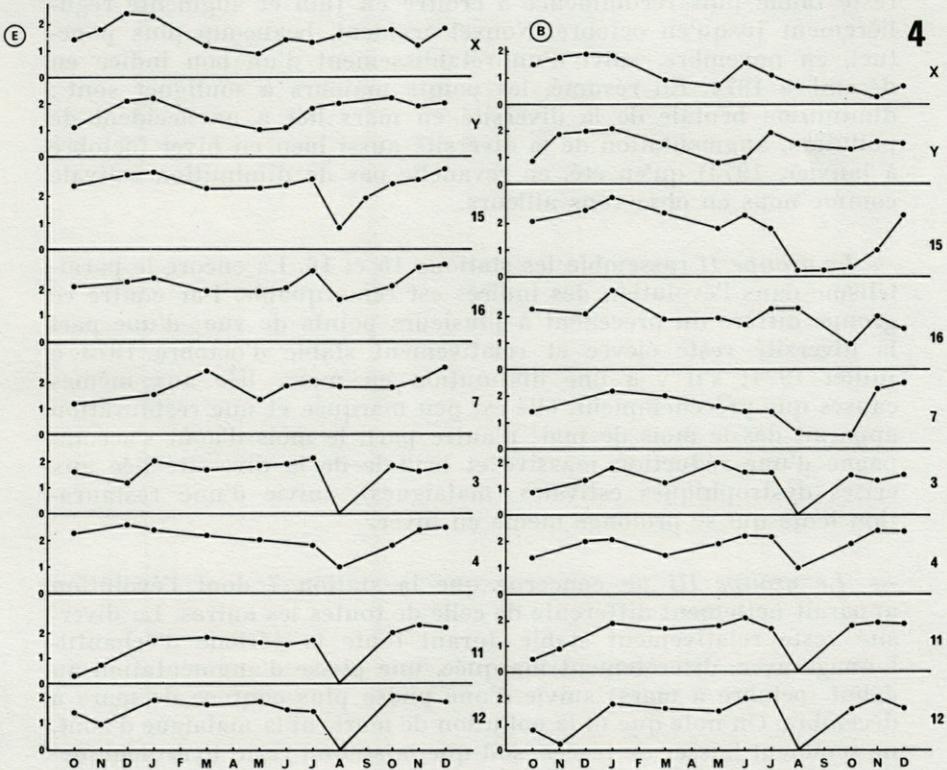


FIG. 4. — Evolution chronologique de l'indice de diversité de SHANNON rapporté à la macrofaune benthique totale d'octobre 1973 à décembre 1974. Indice rapporté à gauche aux effectifs (E), à droite aux biomasses (B).

A) *Evolution chronologique de l'indice de SHANNON rapporté aux effectifs* ( $I_E$ ).

Les graphiques de la figure 4 E montrent que les 9 stations étudiées se rassemblent, par paires d'allure semblable, en quatre groupes, la 7 restant isolée.

— *Le groupe I* rassemble les stations X et Y. De mois en mois, dans ces deux stations, les indices évoluent de façon parallèle, éventuellement avec un léger décalage chronologique (comparer mai-juin en X avec juin-juillet en Y). En début de période (octobre à janvier), la diversité augmente, puis subit une chute brutale en mars; cette chute est liée à un phénomène accidentel, l'arrivée d'une large nappe d'eau polluée provenant du Lez, dont l'extension s'accompagna de mortalités massives. Durant le printemps la diversité reste faible puis recommence à croître en juin et augmente régulièrement jusqu'en octobre. Nouvel accident, beaucoup plus ponctuel, en novembre, suivi d'un rétablissement d'un bon indice en décembre 1974. En résumé, les points majeurs à souligner sont : diminution brutale de la diversité en mars liée à un accident de pollution, augmentation de la diversité aussi bien en hiver (octobre à janvier, 1973) qu'en été, en revanche pas de diminution estivale comme nous en observons ailleurs.

— *Le groupe II* rassemble les stations 15 et 16. Là encore le parallélisme dans l'évolution des indices est remarquable. Par contre ce groupe diffère du précédent à plusieurs points de vue; d'une part la diversité reste élevée et relativement stable d'octobre 1973 à juillet 1974; s'il y a une diminution en mars, liée aux mêmes causes que précédemment, elle est peu marquée et une restauration apparaît dès le mois de mai; d'autre part, le mois d'août s'accompagne d'une réduction massive et brutale de la diversité liée aux crises dystrophiques estivales (malaïgues), suivie d'une restauration lente qui se prolonge même en hiver.

— *Le groupe III* ne concerne que la station 7 dont l'évolution apparaît nettement différente de celle de toutes les autres. La diversité reste relativement stable durant toute la période d'échantillonnage avec, discrètement marquée, une phase d'augmentation au début (octobre à mars) suivie d'une phase plus confuse de mars à décembre. On note que ni la pollution de mars, ni la malaïgue d'août, ne semblent laisser de traces, soit que la station reste hydrologiquement isolée de l'ensemble de l'étang, soit encore que son peuplement résulte essentiellement d'apports exogènes, éventuellement en transit.

— *Le groupe IV* rassemble les stations 3 et 4 dont la similitude des profils est moins évidente que dans le cas du groupe I ou du groupe II. Dans l'ensemble, la diversité en début de période est stable (d'octobre à juillet); elle subit une chute brutale en août avec la malaïgue, suivie d'une restauration assez rapide dès le mois d'octobre.

— *Le groupe V*, qui rassemble les stations 11 et 12, est en fait peu différent du précédent; la diversité y est dans l'ensemble faible, elle présente une chute en août avec la malaïgue.

B) *Evolution chronologique de l'indice de SHANNON rapporté aux biomasses.*

Les graphiques de la figure 4 B nuancent les remarques précédentes.

— *Le groupe I* est homogène. La diversité calculée sur les biomasses n'apporte rien de fondamentalement nouveau, en début de cycle, par rapport à ce que nous avons noté précédemment. En revanche, l'évolution de la diversité estivale apparaît sensiblement différente; il y a bien une augmentation en début d'été (mai, juin) mais elle est suivie d'une diminution graduelle en août et au delà qui, sans être étroitement liée aux malaïgues, nous paraît davantage accompagner l'augmentation chronique du stress estival. La diversité rapportée aux biomasses donne donc à ce point de vue une mesure plus sensible que la diversité rapportée aux effectifs.

— *Le groupe II* semble beaucoup moins homogène qu'il ne l'était précédemment. Si l'évolution de la station 15 est, dans ses grandes lignes, conforme au schéma proposé pour la diversité/effectifs, en revanche celle de la station 16 est nettement différente et peu cohérente. L'évolution de la diversité, dans le cadre de cette étude, dépend d'une double tendance; un recrutement, plus ou moins important, traduisant l'arrivée d'immigrants, ayant pour effet, au moins à court terme, d'augmenter la diversité; une évolution sur place, modulée surtout par le stress qui accompagne la période estivale et qui tend à réduire la diversité. En début de période, d'octobre 1973 à mai 1974 les diversités en biomasses des stations 15 et 16 évoluent de manière sinon parallèle, du moins cohérente. En revanche en période estivale la station 15, beaucoup plus éloignée du grau, supporte un stress plus important que la station 16, proche du grau et mieux vivifiée. C'est à partir du mois de mai que les évolutions des deux stations divergent lorsque l'on considère les biomasses, alors qu'elles restent parallèles lorsque l'on considère

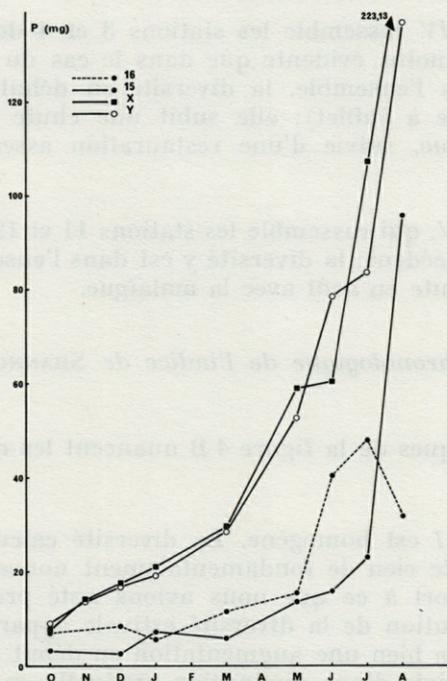


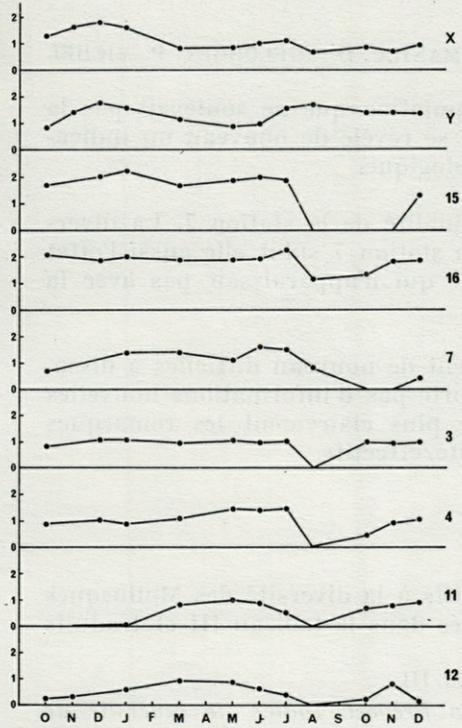
FIG. 5. — Evolution chronologique des poids moyens (poids sec décalcifié) des Mollusques entre octobre 1973 et août 1974; comparaison entre les stations X, Y, 15 et 16 (Interprétation, voir texte).

les effectifs. Cela doit donc se traduire par d'importants écarts de l'évolution des poids moyens des individus dans chaque station. Nous avons présenté figure 5 cette évolution pour les Mollusques (groupe meilleur indicateur à ce point de vue) et le graphique confirme bien ce que laissait prévoir l'étude de la diversité. A titre de comparaison nous avons également représenté ce qui se passe, simultanément, dans les stations X et Y. On voit que dans le groupe I les poids moyens évoluent de la même manière dans les stations X et Y, alors que dans le groupe II il y a une brutale divergence à partir de mai entre ce qui se passe en 15 et ce qui se passe en 16. L'étude de la diversité rapportée aux biomasses conduit donc à

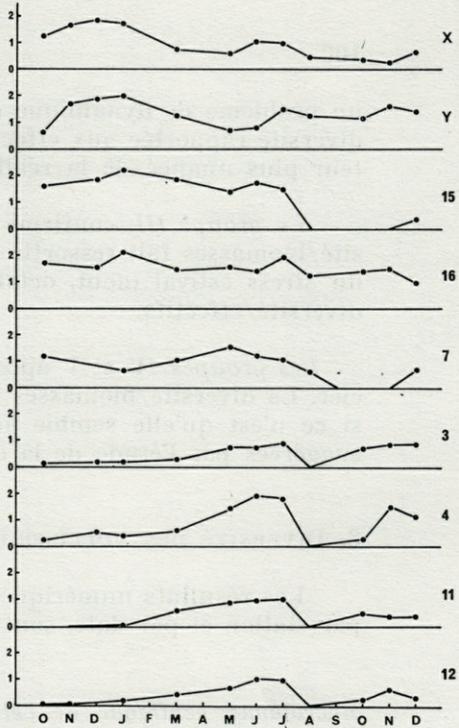
FIG. 6. — Evolution chronologique de l'indice de diversité de SHANNON rapporté aux Mollusques, d'octobre 1973 à décembre 1974. Indice rapporté à gauche aux effectifs (E), à droite aux biomasses (B).

FIG. 7. — Evolution chronologique de l'indice de diversité de SHANNON rapporté aux Polychètes, d'octobre 1973 à décembre 1974. Indice rapporté à gauche aux effectifs (E), à droite aux biomasses (B).

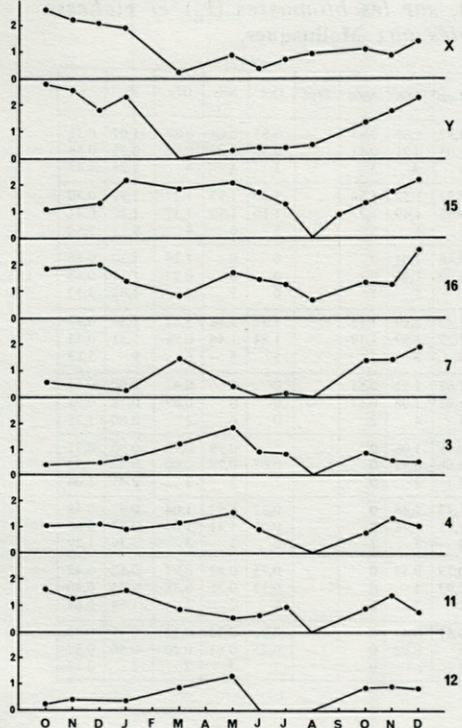
(E) 6



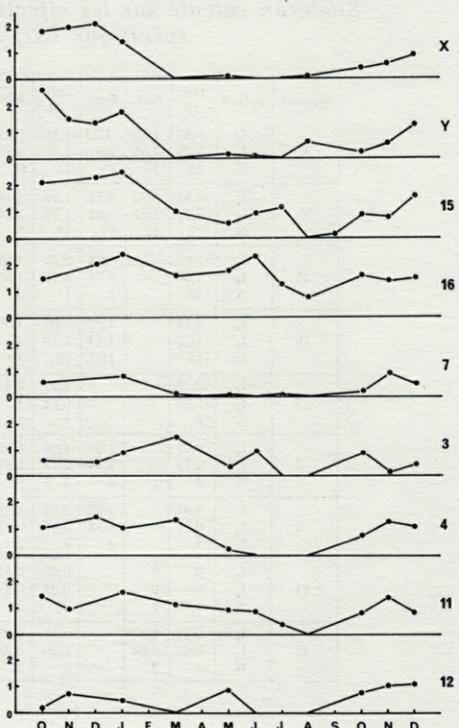
(B) 6



(E) 7



(B) 7



un problème de dynamique de population que ne soulevait pas la diversité rapportée aux effectifs et se révèle de nouveau un indicateur plus nuancé de la réalité écologique.

— *Le groupe III*, confirme l'originalité de la station 7. La diversité/biomasses fait ressortir que la station 7 subit elle aussi l'effet du stress estival (août, octobre) ce qui n'apparaissait pas avec la diversité/effectifs.

— *Les groupes IV et V* apparaissent de nouveau difficiles à dissocier. La diversité/biomasses n'apporte pas d'informations nouvelles si ce n'est qu'elle semble accuser plus clairement les remarques suggérées par l'étude de la diversité/effectifs.

### 3. DIVERSITÉ DES MOLLUSQUES.

Les résultats numériques relatifs à la diversité des Mollusques par station et par date, sont donnés dans le tableau III et traduits

TABLEAU III

*Macrofaune benthique de l'étang du Prévost. Indice de diversité de SHANNON calculé sur les effectifs ( $I_E$ ), sur les biomasses ( $I_B$ ) et richesse spécifique (N), rapportés aux Mollusques.*

Stations	Indices	Oct. 73	Nov.	Déc.	Janv. 74	Mars	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	$\bar{m}$	s
X	$I_E$	1,32	1,60	1,73	1,56	0,83	0,80	0,97	1,05	0,63	—	0,83	0,68	0,89	1,07	0,38
	$I_B$	1,29	1,65	1,81	1,75	0,73	0,61	1,05	0,91	0,41	—	0,36	0,24	0,64	0,95	0,56
	N	13	13	15	11	6	6	5	4	3	—	3	4	4	7,25	4,43
Y	$I_E$	0,83	1,42	1,71	1,66	1,16	0,91	0,93	1,52	1,54	—	1,39	1,43	1,27	1,31	0,30
	$I_B$	0,71	1,69	1,82	1,90	1,24	0,70	0,82	1,49	1,27	—	1,10	1,50	1,37	1,30	0,41
	N	17	13	17	18	9	7	5	4	5	—	5	6	4	9,17	5,52
15	$I_E$	1,67	—	1,98	2,20	1,68	1,78	1,88	1,81	0	—	0	0	1,28	1,30	0,86
	$I_B$	1,60	—	1,73	2,18	1,88	1,39	1,69	1,45	0	—	0	0	0,27	1,11	0,85
	N	10	—	5	11	6	5	6	5	1	—	0	1	3	4,82	3,52
16	$I_E$	2,13	—	1,92	2,04	1,90	1,88	1,89	2,29	1,15	—	1,33	1,86	1,83	1,84	0,33
	$I_B$	1,75	—	1,53	2,10	1,41	1,52	1,39	1,97	1,19	—	1,34	1,44	0,96	1,51	0,33
	N	18	—	19	10	10	10	6	7	5	—	3	5	6	9	5,23
7	$I_E$	0,72	—	—	1,42	1,42	1,11	1,62	1,51	0,81	—	0	0	0,42	0,90	0,61
	$I_B$	1,22	—	—	0,57	1	1,49	1,22	1,08	0,57	—	0	0	0,69	0,78	0,51
	N	4	—	—	5	4	3	4	4	2	—	0	0	2	2,80	1,75
3	$I_E$	0,77	—	1,04	1,04	0,98	1,05	0,98	1,06	0	—	1	0,99	0,98	0,90	0,31
	$I_B$	0,13	—	0,14	0,32	0,76	0,68	0,91	0	—	—	0,67	0,79	0,80	0,49	0,33
	N	3	—	4	3	3	3	2	3	0	—	2	2	2	2,45	1,04
4	$I_E$	0,91	—	1,05	0,87	1,08	1,46	1,43	1,46	0	—	0,37	0,97	1,04	0,97	0,45
	$I_B$	0,21	—	0,54	0,39	0,71	1,45	1,85	1,78	0	—	0,25	1,41	1,03	1,87	0,66
	N	3	—	4	3	3	5	5	5	1	—	2	3	3	3,36	1,29
11	$I_E$	0	0	—	0,06	0,81	1	0,79	0,54	0	—	0,75	0,82	0,94	0,52	0,42
	$I_B$	0	0	—	0,03	0,53	0,89	0,97	1	0	—	0,52	0,36	0,38	0,43	0,40
	N	1	1	—	2	2	2	2	2	2	—	2	2	2	1,64	0,67
12	$I_E$	0,12	0,22	—	0,56	0,98	0,86	0,57	0,47	0	—	0,21	0,78	0,13	0,45	0,33
	$I_B$	0,03	0,04	—	0,20	0,44	0,68	1	0,98	0	—	0,25	0,61	0,20	0,40	0,37
	N	3	3	—	2	2	2	2	2	0	—	2	2	2	2	0,77

graphiquement figure 6 (E et B). Nous rassemblerons les stations dans les groupes I à V déjà décrits pour la macrofaune totale.

A) *Evolution chronologique de l'indice de SHANNON rapporté aux effectifs.*

Dans le groupe I (station X et Y) la diversité/effectifs, Mollusques, évolue peu de juillet-août à la fin des observations.

Dans le groupe II (stations 15 et 16), le stress estival apparaît en revanche avoir des conséquences plus graves sur les Mollusques que sur l'ensemble de la macrofaune. Même remarque pour le groupe III (station 7) dont la diversité/effectifs rapportée aux seuls Mollusques tombe à une valeur nulle en octobre-novembre alors qu'elle restait stable pour la faune totale.

En ce qui concerne les groupes IV et V (stations 3, 4, 11 et 12), le comportement des Mollusques reflète celui de la faune totale.

En résumé, la diversité/effectifs des Mollusques suit les tendances de l'évolution observée pour la macrofaune totale; cependant ils accusent plus nettement les effets du stress estival, particulièrement dans l'axe grau-Pontils, c'est-à-dire les stations 15, 16 et 7.

B) *Evolution chronologique de l'indice de SHANNON rapporté aux biomasses.*

Dans le groupe I la diversité/biomasses n'apporte pas d'éléments nouveaux.

Dans le groupe II, la dissociation des profils des stations 15 et 16 souligne l'importance des Mollusques dans l'interprétation proposée pour la macrofaune totale.

Dans le groupe III, l'inversion du sens d'évolution d'octobre à janvier, croissant (effectifs) ou décroissant (biomasses), introduit de nouveau un problème de dynamique.

Peu de remarques à faire sur les stations des groupes IV et V dont l'évolution nuance (en particulier au niveau du recrutement en début de cycle) et parfois caricature (voir notamment la station 4) les remarques précédentes.

#### 4. DIVERSITÉ DES POLYCHÈTES.

Les résultats numériques relatifs à la diversité des Polychètes, par station et par date, sont donnés dans le tableau IV et traduits

TABLEAU IV

Macrofaune benthique de l'étang du Prévost. Indice de diversité de SHANNON calculé sur les effectifs ( $I_E$ ), sur les biomasses ( $I_B$ ) et richesse spécifique (N), rapportés aux Polychètes.

Stations	Indices	Oct. 73	Nov.	Déc.	Janv. 74	Mars	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	m	s
X	$I_E$	2,62	2,23	2,14	1,99	0,17	0,78	0,37	0,65	0,92	—	1,02	0,86	1,35	1,26	0,80
	$I_B$	1,84	1,97	2,04	1,43	0	0,09	0	0	0,09	—	0,44	0,54	0,99	0,79	0,83
	N	8	9	8	6	2	4	2	2	3	—	5	4	4	4,75	2,49
Y	$I_E$	2,80	2,59	1,75	2,33	0	0,26	0,37	0,40	0,51	—	1,31	1,68	2,24	1,35	1,01
	$I_B$	2,61	1,55	1,44	1,79	0	0,18	0,07	0	0,66	—	0,33	0,64	1,23	0,88	0,84
	N	11	9	8	10	1	2	3	2	3	—	6	6	6	5,58	3,40
15	$I_E$	1,10	—	1,26	2,15	1,80	2,05	1,64	1,30	0	0,91	1,34	1,73	2,25	1,46	0,63
	$I_B$	2,07	—	2,30	2,50	1,03	0,54	0,99	1,17	0	0,16	0,91	0,82	1,52	1,17	0,80
	N	6	—	10	8	6	5	4	4	1	4	4	5	7	5,33	2,31
16	$I_E$	1,91	—	1,95	1,36	0,75	1,68	1,45	1,25	0,72	—	1,87	1,73	2,53	1,56	0,54
	$I_B$	1,52	—	2,06	2,45	1,64	1,76	2,36	1,36	0,76	—	1,60	1,46	1,50	1,68	0,48
	N	12	—	12	14	6	8	7	6	4	—	5	5	10	8,09	3,39
7	$I_E$	0,56	—	—	0,27	1,45	0,41	0	0,17	0	—	1,40	1,40	1,93	0,76	0,71
	$I_B$	0,59	—	—	0,75	0,10	0,07	0	0,04	0	—	0,27	0,92	0,50	0,32	0,34
	N	4	—	—	9	4	2	1	2	1	—	4	3	5	3,50	2,37
3	$I_E$	0,38	—	0,48	0,68	1,26	1,81	0,95	0,88	0	—	0,88	0,58	0,56	0,77	0,48
	$I_B$	0,56	—	0,53	0,88	1,49	0,27	0,99	0	0	—	0,85	0,09	0,43	0,55	0,47
	N	4	—	6	3	3	4	2	0	0	—	5	3	5	3,36	1,69
4	$I_E$	1,01	—	1,06	0,87	1,14	1,54	0,88	0	0	—	0,80	1,33	1,05	0,88	0,48
	$I_B$	1,02	—	1,45	1,01	1,41	0,23	0	0	0	—	0,73	1,26	1,05	0,74	0,58
	N	5	—	5	4	3	3	2	0	0	—	3	3	4	2,91	1,70
11	$I_E$	1,53	1,26	—	1,55	0,87	0,50	0,63	0,97	0	—	0,96	1,41	0,73	0,95	0,48
	$I_B$	1,38	0,99	—	1,54	1,11	0,98	0,91	0,36	0	—	0,82	1,46	0,80	0,94	0,46
	N	3	3	—	4	4	2	3	2	0	—	5	5	4	3,09	1,45
12	$I_E$	0,24	0,41	—	0,39	0,88	1,30	0	0	0	—	0,89	0,94	0,85	0,54	0,46
	$I_B$	0,17	0,70	—	0,46	0	0,89	0	0	0	—	0,75	1,02	1,12	0,46	0,45
	N	2	5	—	3	2	3	1	1	0	—	5	4	5	2,82	1,78

graphiquement figure 7 (E et B). Nous rassemblerons les stations dans les groupes I à V déjà décrits. En ce qui concerne les Polychètes, et il en sera de même avec les Crustacés, la difficulté de peser avec précision un matériel petit, fragile, parfois brisé, n'autorise pas une interprétation trop fine des données relatives aux biomasses. Nous traiterons donc l'ensemble diversité/effectifs et diversité/biomasses.

La similitude des profils entre stations appartenant à un même groupe est incontestable; elle est toutefois moins nette que ce que l'on avait observé avec la macrofaune totale ou avec les Mollusques. Soulignons l'excellent accord des deux stations du groupe I (X et Y), pour les effectifs comme pour les biomasses, du groupe II (15 et 16) pour les biomasses; dans le groupe IV (stations 3 et 4) bon accord pour les profils relatifs aux effectifs, similitude moins évidente dans les autres cas.

Si l'on compare maintenant les Polychètes à la macrofaune totale ou aux Mollusques, des différences apparaissent. Dans le groupe I, la chute de diversité en mars, liée, nous le rappelons, à

l'arrivée d'une nappe d'eau polluée, traduit une disparition quasi totale des Polychètes qui apparaissent donc plus vulnérables que les Mollusques; le recrutement printanier puis estival, au-delà de cette période, est relativement régulier, lent au début, s'accélégrant à la fin. Dans le groupe II, le bon accord des profils diversité/biomasse entre les stations 15 et 16 montre que l'écart noté sur la macrofaune totale est bien dû au comportement des Mollusques. Dans le groupe III (station 7) on notera la longue réduction de la diversité/biomasses durant la période estivale. Enfin dans les groupes IV et V, l'évolution est trop peu cohérente (sauf, peut-être pour les effectifs de 3 et 4) pour permettre une interprétation utile.

Dans l'ensemble l'analyse de l'évolution chronologique de la diversité des Polychètes se révèle donc moins riche que celle des Mollusques, à laquelle elle reste globalement conforme sauf sur des points de détail.

#### 5. DIVERSITÉ DES CRUSTACÉS.

Les résultats numériques relatifs à la diversité des Crustacés, par station et par date, sont donnés dans le tableau V et traduits graphiquement figure 8 E et figure 8 B. Nous rassemblerons les stations dans les groupes I à V déjà décrits.

La similitude des profils des stations appartenant à un même groupe reste grossièrement vérifiée mais, en tout état de cause, moins bonne que dans les cas précédents. Plus encore qu'avec les Polychètes, la diversité/biomasses n'autorise aucune conclusion sûre, certains prélèvements n'ayant même pas permis de séparer les espèces pesées; par exemple, pour la station Y en juillet 1974, la diversité/effectifs est calculée sur deux espèces, mais la diversité/biomasses sur une seule. Les profils des diversités/effectifs apparaissent en effet plus cohérents et soulignent quelques évidences, notamment l'homogénéité du groupe I, du groupe IV et du groupe V, ces deux derniers apparaissent en revanche nettement distincts entre eux.

La comparaison des Crustacés avec les autres groupes systématiques apporte des éléments nouveaux. Dans le groupe I, la réduction de la diversité en mars, notée pour la macrofaune, les Mollusques et les Polychètes, est nulle pour les Crustacés; en raison de leur plus grande mobilité, ceux-ci auraient échappé plus aisément que les autres constituants faunistiques majeurs, aux perturbations liées à des phénomènes accidentels. Durant la période estivale, les effets du stress sont plus difficiles à appréhender. Au vu des graphiques diversité/biomasses, le stress estival paraît

TABLEAU V

Macrofaune benthique de l'étang du Prévost. Indice de diversité de SHANNON calculé sur les effectifs ( $I_E$ ), sur les biomasses ( $I_B$ ) et richesse spécifique (N), rapportés aux Crustacés.

Stations	Indices	Oct. 73	Nov.	Déc.	Janv. 74	Mars	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	$\bar{m}$	s
X	$I_E$	1,62	1,89	0,28	0,38	1,02	1,54	0	0,78	1,73	-	0,90	0,44	1,30	0,99	0,63
	$I_B$	0,78	0,97	1,34	1,31	1,72	0,62	0	0,01	0,84	-	0	0,02	0,09	0,64	0,62
	N	4	4	6	4	4	3	1	2	4	-	3	2	3	3,33	1,30
Y	$I_E$	0,88	1,57	1,31	0,86	0,95	1,54	0	0,29	0,84	-	1,36	0	1,09	0,89	0,55
	$I_B$	1,36	1,19	1,92	1,66	0,91	1,21	0	0	0	-	0,02	0	0,29	0,71	0,74
	N	5	4	7	5	4	3	1	2	2	-	3	1	3	3,33	1,78
15	$I_E$	0,56	-	0,09	0,77	1,65	1,21	1,07	1,10	0,29	1,08	1,69	1,47	0,56	0,96	0,52
	$I_B$	1,41	-	0,08	1,59	1,82	1,41	0,13	0,09	0	0,01	0,09	0,13	0,46	0,60	0,72
	N	3	-	2	4	6	6	3	4	2	3	4	3	2	3,50	1,38
16	$I_E$	1,28	-	1,89	1,76	0,86	1,71	0,65	1,11	0,93	-	1,19	2,04	1,35	1,34	0,45
	$I_B$	1,17	-	1,48	1,11	0,81	1,61	0,90	0,10	0,02	-	0,10	0,91	1,38	0,87	0,57
	N	6	-	7	6	5	5	2	4	2	-	4	5	6	4,73	1,62
7	$I_E$	0,28	-	-	0,76	1,53	1,23	0	0,78	0,50	-	1,58	1,63	1,67	1	0,61
	$I_B$	0,65	-	-	1,45	1,60	1,07	0	0,05	0,01	-	0,81	1,80	1,76	0,92	0,73
	N	3	-	-	5	5	3	1	2	2	-	3	5	6	3,50	1,65
3	$I_E$	1,44	-	1,21	0,49	0,38	0,86	0,68	0,97	0	-	0,70	0	0,92	0,70	0,46
	$I_B$	0,86	-	0,97	0,17	0,19	1,04	0,51	0,12	0	-	0,40	0	0,98	0,48	0,42
	N	3	-	3	4	4	5	3	2	0	-	2	0	2	2,55	1,57
4	$I_E$	1,91	-	1,21	0,96	0,89	1,53	1	0,29	0	-	1,42	0,78	0,68	0,97	0,55
	$I_B$	0,57	-	0,66	0,46	0,77	1,03	0,33	0,02	0	-	0,71	0,40	1,13	0,55	0,36
	N	6	-	4	6	4	4	2	2	1	-	5	5	4	3,91	1,64
11	$I_E$	1	0,93	-	1,11	0,64	0,40	0,23	0,47	0	-	0,20	0,26	0,36	0,51	0,36
	$I_B$	0,47	1,06	-	0,79	0,33	0,23	0,98	0,46	0	-	0,18	0,86	1,01	0,58	0,37
	N	2	6	-	7	4	6	2	2	0	-	2	5	6	3,82	2,32
12	$I_E$	1,18	1,22	-	1,42	0,53	0,62	0,37	0,31	0	-	0,68	0,59	0,43	0,67	0,43
	$I_B$	1,53	1,32	-	1,15	0,70	0,63	0,78	0,80	0	-	0,55	0,91	0,73	0,83	0,41
	N	4	3	-	4	5	5	3	3	1	-	4	7	7	4,18	1,78

avoir des effets graves et prolongés sur les Crustacés. Au vu des graphiques diversité/effectifs, les conclusions sont moins claires, les tendances à moyen terme peu évidentes. Il n'y a cependant pas contradiction fondamentale entre les deux interprétations; en effet en été, *Carcinus mediterraneus* masque pondéralement les Péracarides et la diversité/biomasses reste faible et monotone, alors que la diversité/effectifs exprime mieux les mouvements résiduels des petits Crustacés. Selon que l'on veut mettre l'accent sur le rôle indicateur des Crustacés, en vue de décrire l'écosystème, ou au contraire sur leur participation quantitative à son fonctionnement, on prendra en compte la diversité/effectifs ou au contraire la diversité/biomasses. Il apparaît toutefois très nettement que, en ce qui concerne les Crustacés, un mode d'échantillonnage par piégeage serait très supérieur à l'échantillonnage instantané adopté dans le présent travail.

En définitive il apparaît que les données recueillies ne permettent qu'une interprétation des traits majeurs de l'évolution des Crustacés. Ces traits sont au nombre de deux. D'une part une répar-

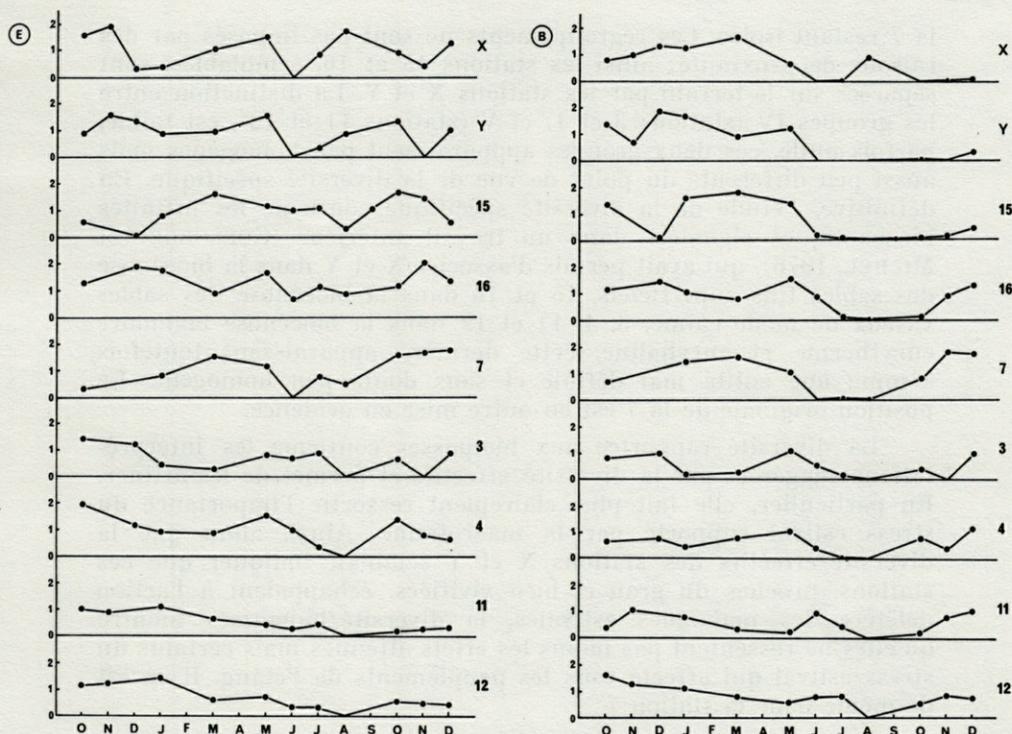


FIG. 8. — Evolution chronologique de l'indice de diversité de SHANNON rapporté aux Crustacés, d'octobre 1973 à décembre 1974. Indice rapporté à gauche aux effectifs (E), à droite aux biomasses (B).

tition spatiale qui ne contredit pas les rassemblements des 9 stations étudiées dans les 5 groupes identifiés pour la macrofaune totale, les Mollusques et les Polychètes; d'autre part des profils d'évolution chronologique de la diversité très différents de ce qui avait été noté avec les autres constituants faunistiques.

## 6. CONCLUSIONS SUR LA DIVERSITÉ.

La valeur absolue des indices de diversité, calculés par station et par date, ne fait pas ressortir de classement significatif; en revanche les graphiques montrant l'évolution de la diversité par station tout au long de l'année apportent d'utiles renseignements.

La diversité rapportée aux effectifs permet un regroupement cohérent des neuf stations étudiées en cinq ensembles bien identifiés, les stations X et Y, 15 et 16, 3 et 4, 11 et 12, allant par paire

la 7 restant isolée. Ces regroupements ne sont pas imposés par des raisons de proximité; ainsi les stations 15 et 16, semblables, sont séparées sur le terrain par les stations X et Y. La distinction entre les groupes IV (stations 3 et 4) et V (stations 11 et 12), est faible, parfois nulle, ces deux groupes apparaissent peu homogènes mais aussi peu différents du point de vue de la diversité spécifique. En définitive, l'étude de la diversité spécifique confirme les affinités biocénétiques signalées dans un travail antérieur (GUELORGET et MICHEL, 1976), qui avait permis d'associer X et Y dans la biocénose des sables fins superficiels, 15 et 16 dans la biocénose des sables vaseux de mode calme, 3, 4, 11 et 12 dans la biocénose lagunaire eurytherme et euryhaline, cette dernière apparaissant toutefois comme une entité mal définie et sans doute peu homogène. La position originale de la 7 est en outre mise en évidence.

La diversité rapportée aux biomasses confirme les interprétations suggérées par la diversité/effectifs et permet de les affiner. En particulier, elle fait plus clairement ressortir l'importance du stress estival supporté par la macrofaune. Ainsi, alors que la diversité/effectifs des stations X et Y semblait indiquer que ces stations, proches du grau et bien vivifiées, échappaient à l'action délétère des malaïgues estivales, la diversité/biomasses montre qu'elles ne ressentent pas moins les effets atténués mais certains du stress estival qui affecte tous les peuplements de l'étang. Il en est de même pour la station 7.

Enfin la comparaison diversité/effectifs et diversité/biomasses conduit dans divers cas à poser des problèmes qui ne relèvent plus seulement de la démographie descriptive mais de la dynamique des populations.

## V. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans le présent travail est abordée l'étude de la répartition spatiale en 9 stations, et de l'évolution chronologique sur une période de 15 mois, de la richesse spécifique (nombre d'espèces) et de la diversité en effectifs et en biomasses (mesurée en bits par l'indice de SHANNON) de la macrofaune benthique de l'étang du Prévost.

L'étude de la richesse spécifique donne une idée des grandes lignes de la répartition des peuplements, qui se dégradent d'autant plus que l'on s'éloigne du grau, au niveau duquel l'étang communique avec la mer; il apparaît ainsi que l'étang du Prévost est vivifié par les apports marins, les apports faunistiques continentaux étant faibles ou nuls.

L'étude de la diversité apporte des renseignements importants à deux titres. Du point de vue spatial, les indices de diversité permettent un regroupement cohérent des stations dans les unités biocénotiques classiques décrites antérieurement. Du point de vue chronologique, les variations de la valeur des indices au cours des mois traduisent très nettement les effets des stress occasionnels (pollution) ou plus systématiques (malaïgues estivales), sur les peuplements.

Globalement il apparaît que chaque station évolue d'accident en accident, reconstituant après chaque crise un peuplement qui, en tout état de cause, reste peu diversifié. On peut interpréter cette évolution comme traduisant une instabilité fondamentale du système. Mais on peut tout aussi bien mettre l'accent sur l'étonnante rapidité avec laquelle l'étang récupère un peuplement relativement diversifié, après les crises qui l'affectent. Si la stabilité est la monotonie, alors l'étang du Prévost est instable. Si au contraire la stabilité est associée à la capacité de reconstituer un peuplement diversifié après une crise, alors l'étang est stable. On retrouve, dans cet exemple, l'ambiguïté de la notion de stabilité (voir ORIANS, 1974). A long terme aucune tendance vers une éventuelle évolution ou maturation de l'écosystème n'est décelable. En revanche nos résultats s'accordent avec les vues récemment exposées par LASSERRE (1977), soulignant la dépendance de la macrofaune immigrante vis-à-vis des fluctuations saisonnières de l'environnement abiotique des lagunes saumâtres.

## RÉSUMÉ

D'octobre 1973 à décembre 1974, 9 stations ont été systématiquement inventoriées mois par mois, dans une lagune littorale méditerranéenne, l'étang du Prévost à Palavas, d'une superficie d'environ 400 ha. La richesse spécifique (nombre d'espèces) et la diversité (mesurée en bits par l'indice de SHANNON), sont données par relevé mensuel et par station. Des graphiques permettent de suivre la diversité au cours du temps dans chaque station, et de comparer les stations entre elles.

Dans l'espace (comparaison inter-stations) la diversité de SHANNON permet de regrouper les 9 stations en 5 groupes. Dans le temps (évolution chronologique de la diversité dans chaque station) la diversité de SHANNON met en évidence l'influence sur les peuplements des phénomènes accidentels (pollution) ou systématiques (stress estival). La comparaison des diversités rapportées aux effectifs ou aux biomasses conduit à des interprétations cohérentes et

plus fines que celles que l'on peut attendre de l'exploitation d'un seul type de données. Enfin la comparaison des groupes systématiques entre eux (Mollusques, Polychètes, Crustacés) souligne le comportement très différent de chaque groupe, les Mollusques jouant le rôle majeur dans l'évolution de la diversité rapportée à la Macrofaune totale.

### ZUSAMMENFASSUNG

Von Oktober 1973 bis Dezember 1974 wurden 9 Stationen im lagunären « Etang de Prévost » von Palavas, der eine Oberfläche von etwa 400 Hektaren hat, monatlich untersucht. Der Artenreichtum und die Diversität (in Bits nach dem Index von SHANNON gemessen) werden pro Monat und Station angegeben. Graphische Darstellungen erlauben es, den zeitlichen Verlauf der Diversität für jede Station zu verfolgen und zu vergleichen.

In räumlicher Hinsicht erlaubt die SHANNON-Diversität die Einteilung der 9 Stationen in 5 Gruppen. Hinsichtlich des zeitlichen Verlaufs an jeder Station zeigt die SHANNON-Diversität den Einfluss regelmässiger (sommerlicher Stress) oder gelegentlicher Phänomene (Verschmutzung) auf die Bestände. Der Vergleich der Diversitäten, bezogen auf Individuenzahlen oder Biomasse, führt zu genaueren Interpretationen als von der Auswertung eines einzigen Typs von Angaben erwartet werden kann. Der Vergleich der systematischen Gruppen untereinander (Mollusken, Polychaeten, Crustaceen) unterstreicht schliesslich das sehr unterschiedliche Verhalten jeder Gruppe, wobei die Mollusken die Hauptrolle in der Entwicklung der Diversität bezogen auf die gesamte Makrofauna spielen.

### BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M. & G. LASSERRE, 1973. Stock et biomasse en 1972 des daurades 0+ de l'étang du Prévost à Palavas. *Bull. Ecol.*, 4 (2) : 132-143.
- AMANIEU, M., B. BALEUX, O. GUELORGET & P. MICHEL, 1975. Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (Malaïgue) dans l'étang du Prévost à Palavas, Hérault. *Vie Milieu*, 25 (2 B) : 175-204.
- DAGET, J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson éd. Paris, 172 p.
- DO-CHI, T. & G. LASSERRE, 1974. Structure de population, relation taille-poids et estimation du stock des crabes verts, *Carcinus mediterraneus* Cz. dans un étang littoral languedocien. *Bull. Ecol.*, 5 (2) : 91-104.

- GALZIN, R., 1975. Structure et dynamique des populations de *Carcinus mediterraneus* Cz. de l'étang du Prévost à Palavas. *Rap. D.E.A., U.S.T.L., Montpellier*.
- GUELORGET, O. & P. MICHEL, 1976. Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne; l'étang du Prévost (Hérault). *Thèse 3<sup>e</sup> cycle. U.S.T.L., Montpellier*.
- HOLLING, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 1-23.
- KOHLER, A., 1976. Observations biologiques et biométriques sur *Atherina boyeri* Risso dans l'étang du Prévost. *Vie Milieu*, 26 (1 A) : 157-174.
- LASSERRE, G., 1976. Dynamique des populations ichtyologiques lagunaires; application à *Sparus aurata*. *Thèse U.S.T.L., Montpellier*, 306 p.
- LASSERRE, P., 1977. Aspects de l'adaptation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherches écologiques sur la méiofaune et les poissons mugilidés. *Thèse Univ. Bordeaux 1*, 382 p.
- ORIAN, G.H., 1974. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. *Proc. 1st Intern. Congr. Ecol.* : 64-65.
- PÉRÈS, J.M. & J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 31 (47) : 137 p.
- PIÉLOU, E.C., 1975. Ecological diversity. J. Wiley ed. New York, 165 p.
- SYMPOSIUM DE VENISE, 1958. The venice system for the classification of marine waters according to salinity. *Oikos*, 9 : 311-312.

Reçu le 29 avril 1977

- GILBERT, R. 1975. Stability of dynamics of populations of competing species. *Can. J. Zool.* 53: 177-184.
- GRANT, P. 1977. Aspects of the stability of the interaction among species in a simple system. *Ecology* 58: 177-184.
- GRANT, P. 1978. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 59: 177-184.
- GRANT, P. 1979. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 60: 177-184.
- GRANT, P. 1980. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 61: 177-184.
- GRANT, P. 1981. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 62: 177-184.
- GRANT, P. 1982. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 63: 177-184.
- GRANT, P. 1983. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 64: 177-184.
- GRANT, P. 1984. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 65: 177-184.
- GRANT, P. 1985. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 66: 177-184.
- GRANT, P. 1986. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 67: 177-184.
- GRANT, P. 1987. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 68: 177-184.
- GRANT, P. 1988. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 69: 177-184.
- GRANT, P. 1989. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 70: 177-184.
- GRANT, P. 1990. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 71: 177-184.
- GRANT, P. 1991. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 72: 177-184.
- GRANT, P. 1992. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 73: 177-184.
- GRANT, P. 1993. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 74: 177-184.
- GRANT, P. 1994. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 75: 177-184.
- GRANT, P. 1995. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 76: 177-184.
- GRANT, P. 1996. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 77: 177-184.
- GRANT, P. 1997. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 78: 177-184.
- GRANT, P. 1998. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 79: 177-184.
- GRANT, P. 1999. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 80: 177-184.
- GRANT, P. 2000. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 81: 177-184.
- GRANT, P. 2001. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 82: 177-184.
- GRANT, P. 2002. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 83: 177-184.
- GRANT, P. 2003. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 84: 177-184.
- GRANT, P. 2004. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 85: 177-184.
- GRANT, P. 2005. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 86: 177-184.
- GRANT, P. 2006. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 87: 177-184.
- GRANT, P. 2007. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 88: 177-184.
- GRANT, P. 2008. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 89: 177-184.
- GRANT, P. 2009. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 90: 177-184.
- GRANT, P. 2010. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 91: 177-184.
- GRANT, P. 2011. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 92: 177-184.
- GRANT, P. 2012. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 93: 177-184.
- GRANT, P. 2013. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 94: 177-184.
- GRANT, P. 2014. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 95: 177-184.
- GRANT, P. 2015. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 96: 177-184.
- GRANT, P. 2016. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 97: 177-184.
- GRANT, P. 2017. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 98: 177-184.
- GRANT, P. 2018. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 99: 177-184.
- GRANT, P. 2019. Stability and diversity in natural systems. *Ecology* 100: 177-184.

## ÉTUDE SÉDIMENTOLOGIQUE D'UNE LAGUNE SAUMÂTRE MÉDITERRANÉENNE, L'ÉTANG DU PRÉVOST (HÉRAULT)

par O. GUELORGET et P. MICHEL  
*Laboratoire d'Hydrobiologie marine*  
*Place E. Bataillon — 34060 Montpellier Cedex*

### ABSTRACT

A study of superficial sediments in the Prevost lagoon (Hérault, France), a brackish mediterranean pond, includes successive granulometric neighbouring areas. The phase rate higher than  $40\mu$  is low, apart from the Pontils region with its continental inlets, from the southern and eastern ends of the lagoon. Moreover, a strong increase in mud (particles smaller than  $40\mu$ ) can be noticed in the centre and western quiet areas. The distribution of superficial sediments follows continental and sea inlets and depends upon the exposure of the various sectors to prevailing winds.

L'étang du Prévost fait partie de la chaîne des étangs littoraux languedociens. Ce complexe lagunaire, au cœur d'un secteur géographique homogène, offre une transition entre le bassin de l'étang de Thau au Sud-Ouest et les marais deltaïques de la Petite Camargue au Nord-Est.

Long de 3 500 m et large en moyenne de 800 m, l'étang du Prévost couvre une superficie d'environ 380 ha, répartis sensiblement selon un axe SW-NE (Fig. 1). Sa profondeur est faible, comprise entre 0,30 m au voisinage des berges et 1 m dans la partie centrale du plan d'eau. Le canal du Rhône à Sète le sépare au Nord de l'étang de l'Arnel, et sa frontière orientale contiguë à l'étang du

Grec, est réalisée par le canal de Palavas recevant les effluents du Lez. A l'opposé la bordure Ouest de l'étang est constituée par l'ancienne île de Maguelonne aujourd'hui reliée au fin cordon littoral qui unit au Sud l'étang à la mer. L'étang du Prévost présente à sa périphérie un certain nombre d'émissaires recevant les eaux des canaux limitrophes, des autres étangs et de la mer. Les principaux échanges ont lieu :

— au Nord-Ouest, avec l'étang de l'Arnel grâce à des ouvertures pratiquées dans les digues du canal du Rhône à Sète, au niveau des Pontils;

— au Sud, avec la mer par un grau, canal permanent aménagé dans la bande sableuse du lido.

Les effets périodiques de la marée, bien que faibles (maximum 30 cm, moyenne 15 cm) ne sont pas négligeables dans un étang aussi peu profond. Ils ont été mis en évidence par ARMANGAU et AVIAS (1971) au moyen de clichés aériens, puis avec un senseur infra-rouge (Scanner Cyclope) travaillant dans la bande de 3 à 5  $\mu$ .

Les effets dûs aux vents sont cependant dominants :

— par vent de secteur Nord, les eaux de l'étang sont refoulées vers la mer et remplacées par les eaux plus continentales de l'étang de l'Arnel;

— par vent de secteur Sud, les eaux marines s'engouffrent dans l'étang dont le niveau maximal s'élève de 40 cm au-dessus de la moyenne.

Quels que soient par ailleurs la marée ou le régime des courants, l'étang apparaît globalement comme constitué par deux entités hydrologiques ou secteurs relativement distincts, séparés par une transversale reliant le grau aux Pontils : à l'Ouest, un secteur relativement calme et isolé, à l'Est un ensemble plus renouvelé et vivifié par les apports marins (AMANIEU *et al.*, 1975; GUELORGET et MICHEL, 1976).

## I. — CADRE GÉOLOGIQUE

Très schématiquement, l'action combinée de la mer et des rivières à régime torrentiel plus ou moins accusé a transformé les côtes après la dernière oscillation du niveau marin au Quaternaire, aboutissant au comblement des golfes ou à leur isolement en collections d'eau dont les restes sont les étangs actuels. Certaines lagunes, tels les étangs palavasiens, ont une origine essentiellement fluviale. Il s'agit d'éléments restés en dépression dans un complexe détritique en voie d'évolution.

Comme le montre la carte géographique de la France au 1/50 000 (Feuille de Sète), la géologie de surface de l'étang du Prévost est simple. Ce dernier est établi dans des terrains sédimentaires quaternaires formés d'alluvions récentes et modernes. Ces dépôts fluviatiles ont été charriés par le Lez. L'appareil littoral fermant le Prévost au Sud est bordé à l'extérieur de dunes sableuses dont le matériau est surtout emprunté au Pléistocène. A l'intérieur, il se compose du cordon littoral proprement dit. Le pointement basaltique de Maguelonne, isolé à l'Ouest de l'étang, constitue un jalon entre les éruptions de Montferrier et d'Agde, et paraît comme elles appartenir au début du Quaternaire.

## II. — MÉTHODES D'ÉTUDE

### A. CLASSIFICATION ET NATURE DES SÉDIMENTS.

Les sédiments de l'étang du Prévost sont caractérisés dans cette étude d'une part par leur granulométrie, d'autre part par la composition et la nature de leurs éléments minéraux et biologiques. En vue de la répartition granulométrique des sédiments dans la lagune, la classification de ces derniers est tout d'abord faite sur une base purement dimensionnelle.

Nous avons distingué comme CHASSEFIERE (1968), une phase grossière (« sables » au sens dimensionnel du terme) séparée d'une phase fine (pélites) par une limite à 40  $\mu$ .

Devant l'importance permanente d'une phase biodétritique composée essentiellement de coquilles de Mollusques entières ou brisées, il nous a paru indispensable d'opérer une séparation à 2 mm. Cette limite correspond à la retenue quasi totale des coquilles de Bivalves.

Finalement, tout au long de ce travail, nous avons adopté la classification suivante dont les limites granulométriques inférieures et supérieures ont été choisies de manière à représenter au mieux le sédiment :

- phase supérieure à 2 mm : coquilles;
- de 2 mm à 40  $\mu$  : sables;
- phase inférieure à 40  $\mu$  : pélites.

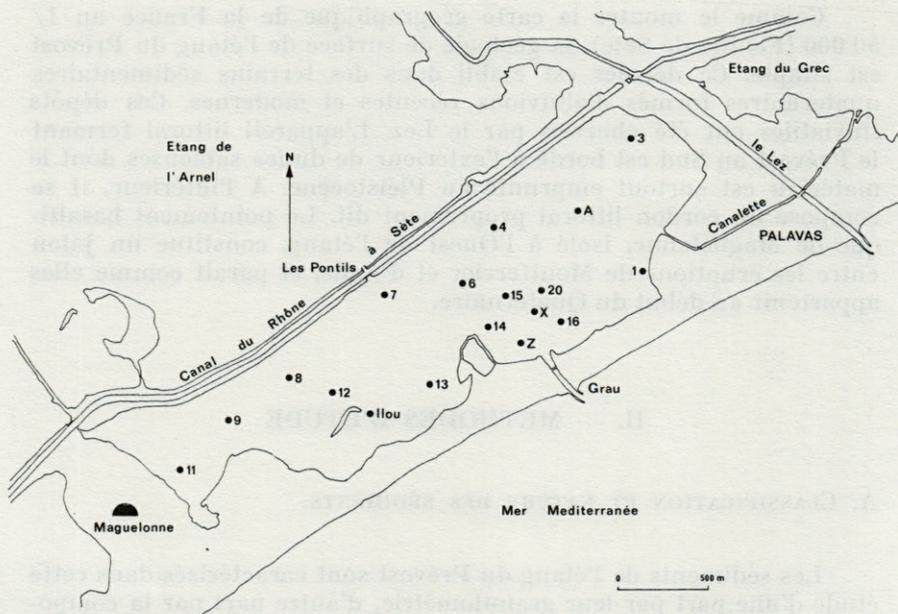


Fig. 1. — L'étang du Prévost : emplacement des stations d'étude.

## B. PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS.

Tous les prélèvements destinés aux études granulométriques sont effectués à l'aide d'un carottier constitué d'un simple tube en P.V.C., et manipulé depuis la surface.

La carte sédimentologique de l'étang est établie à partir d'analyses granulométriques concernant les dépôts de surface, en dix huit stations couvrant la lagune (Fig. 1). Cet échantillonnage porte sur les dix premiers centimètres du substrat. Etant donné le comblement rapide de l'étang, seuls les phénomènes contemporains sont ainsi mis en cause. En outre des granulométries fractionnées en fonction de la profondeur, jusqu'à 40 cm, ont permis d'établir des profils sédimentologiques de manière à préciser l'évolution de l'étang.

De plus, il s'avère indispensable de connaître le poids minimal de sédiment à prélever de manière à obtenir, après traitement, des résultats qui aient une valeur statistique. En effet, ce poids minimal dépend de la nature de chaque phase et de la proportion de ces dernières dans le sédiment total.

— Dans le cas d'un sable pur bien calibré, 100 g sont nécessaires pour obtenir une bonne représentativité.

— Dans le cas d'une vase, l'échantillonnage porte sur 3 kg environ.

— Malgré l'importance de la fraction biodétritique coquillière dans

ces vases, 3 kg ne suffisent cependant pas pour obtenir une analyse granulométrique significative des coquilles. Roux (1964) a en effet montré que la fraction très grossière (coquilles de quelques centimètres à 2 mm) subit de très larges variations aléatoires dues aux erreurs d'échantillonnage. Pour être à l'abri de ces variations il est nécessaire de traiter des échantillons d'au moins 30 kg.

### C. TRAITEMENT GRANULOMÉTRIQUE.

Le traitement des matériaux destinés à l'analyse granulométrique s'effectue de manière différente selon les limites des tailles extrêmes qui les composent. La phase supérieure à  $40\ \mu$  est soumise à un tamisage classique sur tamis normalisés AFNOR. L'analyse granulométrique de la phase inférieure à  $40\ \mu$  est effectuée par la méthode densimétrique.

## III. — ÉTUDE GRANULOMÉTRIQUE DES SÉDIMENTS DE SURFACE

### A. CARTOGRAPHIE SÉDIMENTOLOGIQUE.

Afin d'établir la carte sédimentologique de l'étang (Fig. 2), il n'a été retenu, pour une meilleure lecture, que la limite de  $40\ \mu$ . A chaque station, le pourcentage pondéral de la fraction grossière supérieure à  $40\ \mu$  est évalué et les sédiments classés selon l'échelle adoptée par Roux (1964) :

- 0-15 % : Vases;
- 15-50 % : Vases sableuses;
- 50-95 % : Sables vaseux;
- > 95 % : Sables.

L'évolution sédimentologique de l'étang du Prévost comprend des successions de zones granulométriques assez voisines avec généralement un faible taux de phase supérieur à  $40\ \mu$ , à l'exception de trois secteurs :

- la région des Pontils;
- la partie méridionale de l'étang;
- l'extrémité Est.

Ailleurs les prélèvements montrent la présence d'horizons vaseux de coloration variable. Toutefois, il faut souligner la présence de trois bassins d'envasement maximal. Les deux premiers correspondant aux stations A et 9 et occupant les zones Est et Ouest de

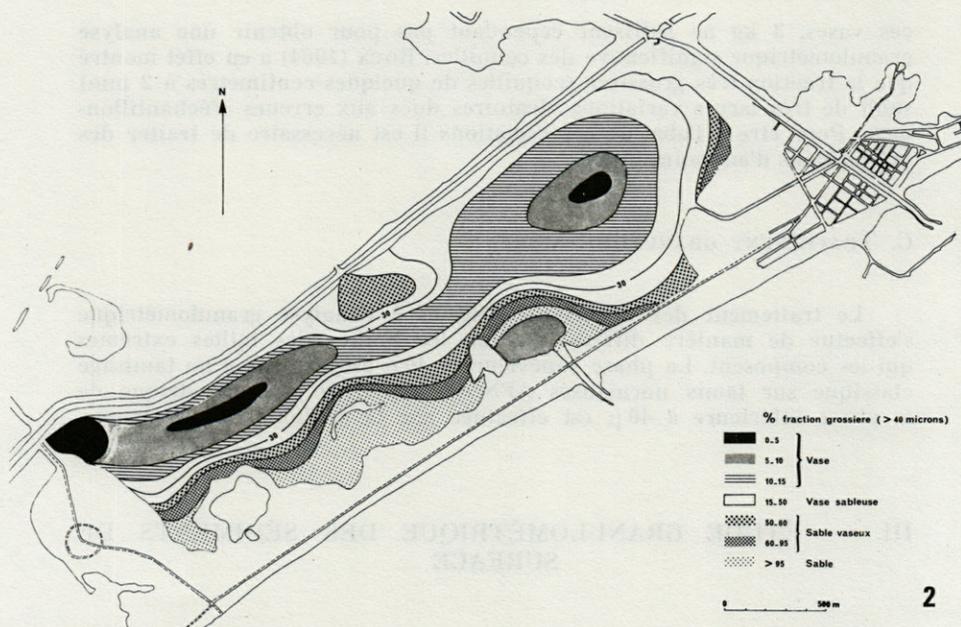


FIG. 2. — Carte sédimentologique de l'étang du Prévost.

l'étang, s'allongent parallèlement au plus grand axe de la lagune. Le dernier s'individualise au débouché du grau, au niveau d'une fosse de 4 m de profondeur surcreusée en vue de l'installation de tables ostréicoles.

La répartition des éléments fins et grossiers en surface dépend actuellement de plusieurs facteurs dont les principaux sont : la position par rapport au passage des Pontils, au grau et par rapport à la direction des vents dominants. En outre, par endroits, une sédimentation très fine de vase organique noire s'établit au niveau des « roselières » et des bassins de sédimentation.

Dans la région Nord de l'étang, le pourcentage de la fraction fine inférieure à  $40\mu$  est lié en surface à deux causes dynamiques : les apports continentaux transitant par l'Arnel d'une part, et d'autre part, leur distribution sous l'effet des vents de secteur Nord.

Les sédiments amenés par l'Arnel subissent un triage sous l'action des houles de vent et sont donc sélectionnés au cours de leur transit vers le Sud. Il en résulte une répartition granulométrique significative.

La pointe deltaïque ou « roselière » des Pontils progresse vers le Sud. Cette « roselière » atteint presque la partie médiane de l'é-

tang dans le secteur central. La partie la plus septentrionale de l'étang, au contraire, située sous les vents dominants, reste partiellement à l'abri de la forte agitation des houles. Elle est donc le siège d'une sédimentation fine; le pourcentage des éléments fins est généralement important, 85 % en moyenne.

- Dans la partie centrale, la plus profonde, le pourcentage de phase fine est ici maximal, selon un axe Est-Ouest, atteignant souvent 90 %. Cette région centrale correspond à la limite moyenne de l'affrontement des deux eaux-mères : cette rencontre entre les eaux chargées d'origine continentale et les eaux marines, favorise la sédimentation des éléments fins.

- Dans le secteur méridional, les proportions d'éléments grossiers augmentent progressivement et deviennent très élevées à proximité du cordon littoral (95 %). Leur répartition dépend à la fois d'arrivées marines en provenance du grau (sables minéraux) et des apports propres au milieu lagunaire (phase biodétritique coquillière). Ils transitent sous l'effet des houles et poussés vers le Sud, peuvent former des atterrissements qui s'accumulent dans des zones préférentielles comme l'Ilou.

En conclusion, la répartition des sédiments en surface obéit d'abord aux apports continentaux et marins, et dépend ensuite de l'exposition des différents secteurs par rapport aux vents dominants. Le triage observé est dû aux conditions locales de dynamique externe, génératrices principales des variations granulométriques, mais elles n'effacent pas le caractère fondamental qui trahit l'origine du matériel issu de deux sources extérieures à l'étang : continentale et marine.

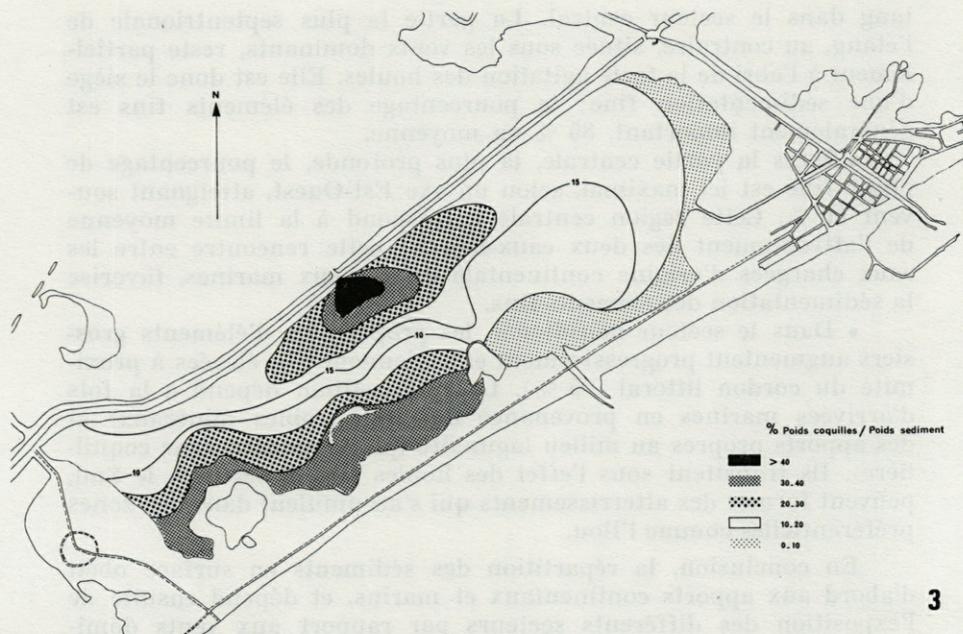
## B. NATURE, ORIGINE ET RÉPARTITION DES DIFFÉRENTES PHASES.

### 1) *La phase biodétritique coquillière.*

L'importance des éléments biodétritiques coquilliers a déjà été soulignée par MARS (1966) et CHASSEFIERE (1968) dans l'étang de Thau et par LONGERE *et al.* (1972) dans les étangs de Diane et d'Urbino en Corse.

La carte représentant le pourcentage du poids de coquilles par rapport au poids de sédiment, fait ressortir deux zones opposées où les dépôts coquilliers sont les plus denses (Fig. 3).

— Les sédiments du cône deltaïque des Pontils sont en majorité formés d'un amoncellement de tests atteignant 45 % du poids total, noyés dans une vase organique noire. On peut compter à la station 7 jusqu'à 36 000 coquilles par m<sup>2</sup>, dont la taille dépasse 2 mm.



3

FIG. 3. — Répartition de la phase coquillière (phase supérieure à 2 mm).

— La partie méridionale, à l'Ouest du grau et acculée au lido, est le siège d'un remblaiement permanent par la phase biodétritique coquillière, intervenant jusqu'à 30 % du poids total de sédiment.

— Enfin dans le reste de la lagune ce pourcentage n'excède pas 30 %.

Cette phase biodétritique est aussi bien composée de tests intacts que de débris coquilliers pouvant, dans la majorité des cas, être rattachés à une espèce bien définie. Il est intéressant de connaître l'importance du stock de coquilles brisées par rapport à celui des individus intacts de façon à préciser les conditions hydrodynamiques particulières qui ont présidé à la répartition des dépôts coquilliers de surface.

Comme le confirme CHASSEFIÈRE (1968), en règle générale, les Gastropodes qui possèdent un test résistant et un poids relativement élevé par rapport à leurs dimensions, sont en grande majorité intacts. Par contre, les valves de Lamelibranches se dissocient à la mort de ces derniers. Du fait de leur poids le plus souvent faible par rapport à leur surface offerte à la turbulence des eaux, les remises en suspension se trouvent facilitées : les coquilles, au cours de leur retombée sur le fond, subissent des chocs successifs qui contribuent à leur fragmentation.

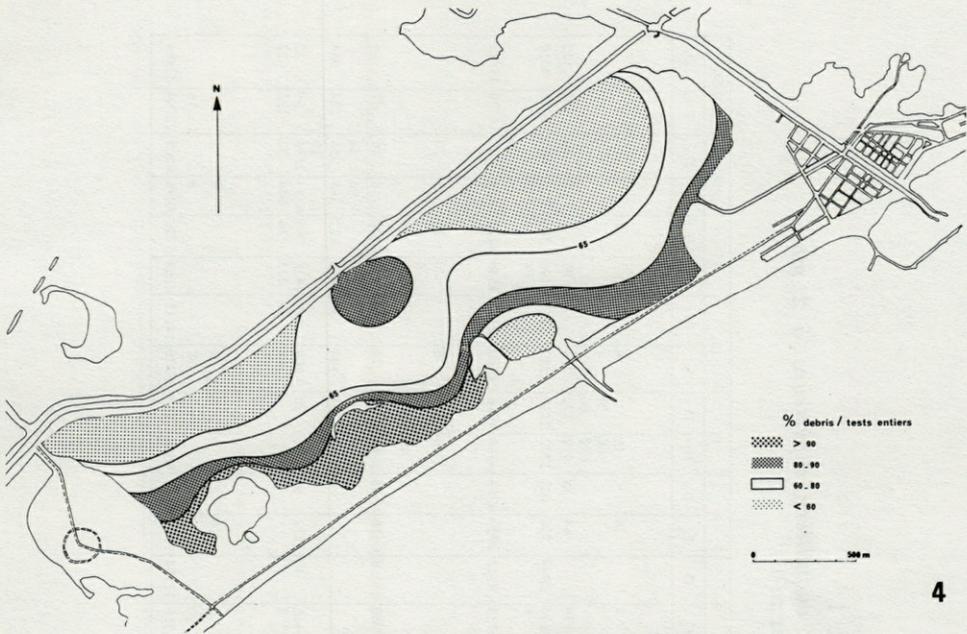


FIG. 4. — Répartition des débris coquilliers.

La carte représentant le pourcentage de débris coquilliers (1) par rapport aux tests entiers (Fig. 4) fait ressortir deux zones où l'importance des débris est prépondérante :

- Au Nord, l'aire avoisinant le débouché des Pontils est le siège d'un fort hydrodynamisme : les courants permanents et souvent violents contribuent à la fragmentation des valves.
- Au Sud, une bande adjacente au lido, interrompue au niveau du grau, reçoit de front les vents de secteur Nord. De ce fait, cette zone méridionale de mode battu présente la plus forte densité de débris (90 %) poussés par les vents du Nord et remaniés par la houle.

Enfin la variation de la composition spécifique des peuplements thanatocoenotiques rencontrés, est consignée sur le tableau I. La fraction des coquilles entières présente un ensemble d'espèces stables tels les Pélécy-podes *Cerastoderma edule*, *Abra ovata*, *Venerupis aurea* et *Venerupis deccussata*, *Mytilus galloprovincialis* et le Gastropode *Natica josephina*. Toutefois, il est remarquable de cons-

(1) Est considéré comme test entier toute valve de Lamellibranche et tout Gastropode, ainsi que les coquilles entamées au plus d'un quart de leur surface. A l'opposé, est retenu comme débris tout morceau de coquille atteignant au plus les trois-quart d'un individu entier.

TABEAU I  
Composition qualitative de la phase coquillière supérieure à 2 mm  
(nombre par m<sup>2</sup>)

ESPECES	1		3		4		6		7		8		9		11		13		15		16		ILOU		
	E	D	E	D	E	D	E	D	E	D	E	D	E	D	E	D	E	D	E	D	E	D	E	D	
MOLLUSQUES																									
<i>Akera bullata</i>	24	32												16	168	24	8								
<i>Bittium reticulatum</i>														64	612	292	216								
<i>Cerithium vulgatum</i>				8										88	412	292	216								
<i>Gibulla</i> sp.														64	612	292	216								
<i>Natica josephina</i>	184	32	32	384	4	4	148	4	72	60	176	8	336	680	2732	2336	1232	2752	196	300	232	480	16	112	
<i>Abra alba</i>	312	424	1236	2092	1144	2688	280	736	144	1104	2944	8	336	680	2732	2336	1232	2752	196	300	232	480	80	4016	
<i>Anomia ephippium</i>	24		4	40			16		24		8								88	4	72				
<i>Barnea candida</i>																									
<i>Cerastoderma edule</i>	10924	8884	6304	3096	19672	8344	8092	5008	33372	25188	16728	8112	8920	4704	4484	4096	24960	11184	4648	4220	424	432	14720	15312	
<i>Corbula gibba</i>							4																		
<i>Gastrana fragilis</i>																									
<i>Loripes lucresis</i>	4			16					72						256	232	8		4						
<i>Macra corallina</i>							4																		
<i>Modiolus barbatus</i>																									
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	84	44	12	64	96	64	12	16	180	432	80	8	16	8	40	48	24	8	60	32	8	16	48	16	
<i>Ostrea edulis</i>	4	4		16																					
<i>Serobicularia plana</i>	12	444		152	112	324	412	1572	2544					8	84	104	56	440	832	368	936	224	944		
<i>Solen marginatus</i>	256	160	900	140	1776	408	1108	200	120	192	456	40	272	64	96	20	288	104	1428	280	6384	2584	96	32	
<i>Venerupis carea</i>	124	4	16	152	16	128	16	96	252	8															
<i>Venus gallina</i>							4																		
DIVERS																									
Balanus	16		12	40	48				60		8		16												
<i>Mercierella enigmatica</i>																									
Nombre total par m <sup>2</sup>	11968	10016	8516	5372	23480	11712	10120	6392	35748	28752	18556	111104	9640	5552	8868	7192	26976	14112	7268	5736	8496	4568	22704	20464	

E Coquilles entières - D Débris

tater l'apparition en certaines stations (station 11), d'espèces typiquement marines : *Cerithium vulgatum* et *Gibbula* sp. Assez paradoxalement, ces deux Gastropodes ne se rencontrent uniquement et en forte densité qu'à la station 11, occupant l'extrémité la plus lagunaire de l'étang. Ces deux Gastropodes, associés à *Loripes lacteus*, caractérisent un ancien peuplement littoral de plage marine plus affirmé. Cette originalité laisse supposer que l'étang était, à cet endroit, en communication étroite avec la mer.

## 2) Les sables (Fig. 5).

A la phase organogène précédente, reflet partiel des actions hydrodynamiques et du développement biologique, viennent soit se mêler, soit s'intercaler en passées, des éléments sableux résultant de la sédimentation générale de l'étang dans laquelle ils s'intègrent.

La fraction sableuse, comprise entre 2 mm et 40  $\mu$  se compose essentiellement d'une phase biodétritique supérieure à 0,4 mm et d'une phase minérale proprement dite dont la taille est inférieure à cette même limite.

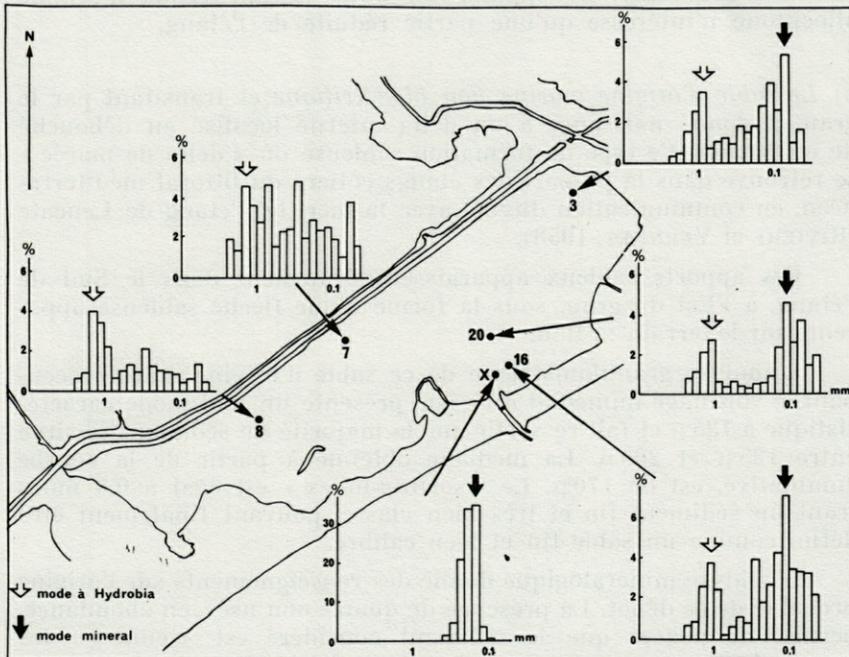


FIG. 5. — Granulométrie de la phase sableuse (entre 2 mm et 40  $\mu$ ).

a) *Le sable coquillier* présente l'originalité d'être uniquement formé de tests du Gastropode *Hydrobia acuta*.

Ces tests se répartissent sur tous les tamis compris entre 1,6 mm et 0,5 mm, avec cependant un maximum variant selon les stations, entre 1,25 mm et 0,8 mm.

Ce mode se déplace suivant la position des prélèvements (Fig. 5). Aux stations 16 et 3, sa valeur est minimale avec 0,8 mm. A la station 20, le mode intermédiaire se situe à 1 mm. Enfin, aux stations 7 et 8, le mode atteint la valeur maximale de 1,25 mm. Si la distribution de ce Gastropode est ubiquiste dans la lagune, l'évolution du mode se fait cependant selon un gradient croissant des zones sous influence marine vers les régions les plus lagunaires.

De même, la distribution en densité exprimée en nombre d'*Hydrobia* par kilogramme de sédiment brut, évolue suivant le même gradient. Par exemple, ce nombre correspondant au mode principal atteint respectivement aux stations 20, 16, 7 et 8, les valeurs suivantes : 10600, 16000, 92000 et 41000.

Une telle sédimentation, engendrée uniquement par des éléments organogènes autochtones, caractérise particulièrement bien le milieu lagunaire. A l'opposé, une autre sédimentation d'origine allochtone n'intéresse qu'une partie réduite de l'étang.

b) *Le sable d'origine marine non biodétritique* et transitant par le grau, a donné naissance à un delta interne localisé au débouché de ce dernier. Ce type de formation sableuse ou « delta de marée » se retrouve dans la plupart des étangs côtiers du littoral méditerranéen, en communication directe avec la mer, tel l'étang de Leucate (RIVIERE et VERNHET, 1958).

Ces apports sableux apparaissent également dans le Sud de l'étang, à l'Est du grau, sous la forme d'une flèche sableuse apparente sur le terrain : l'Ilou.

L'analyse granulométrique de ce sable d'origine marine occupant le voisinage immédiat du grau, présente un seul mode caractéristique à 125  $\mu$  et fait ressortir que la majorité du sédiment se situe entre 125  $\mu$  et 200  $\mu$ . La médiane obtenue à partir de la courbe cumulative, est de 170  $\mu$ . Le « sorting-index » est égal à 0,8 montrant un sédiment fin et très bien classé, pouvant finalement être défini comme un sable fin et bien calibré.

L'analyse minéralogique donne des renseignements sur l'origine probable de ce dépôt. La présence de quartz non usés, en abondance, permet de penser que le sédiment considéré est « jeune » : les agents de façonnement, par suite d'une faible distance de transit, n'ont pas eu le temps d'agir suffisamment sur les éléments trans-

TABLEAU II  
Composition minéralogique des sables du grau

	Tri magnétique (pourcentage de chaque fraction)	Séparation par liqueurs denses (D = densité)	Nature des minéraux
Fraction amagnétique	92,6 %	D > 2,90	Quartz non usés Feldspath Micas noir et blanc Roches chloritiques Zircon Pyroxènes Apatites
Fraction magnétique	7,4 % dont	83,4 %, D < 2,90 14,1 %, 2,90 < D < 3,35 2,5 %, D > 3,35	Zircons, Pyroxènes, Tourmaline Zircons, Pyroxènes, Olivines

portés pour pouvoir les user. La composition minéralogique (Tabl. II) montre la présence de minéraux d'origine volcanique (Pyroxènes, Olivines) dont l'origine semble être en relation avec le massif volcanique d'Agde.

Cette fraction minérale n'a pas la même granulométrie dans tout l'étang. En effet, le mode minéral se déplace et n'a pas partout la même importance quantitative. Aux stations 20 et 3, on trouve un mode minéral dont la composition minéralogique est identique à celle du sable déposé sur le delta interne. A ces deux points, le mode s'établit à 100  $\mu$ , alors que celui de la station X est à 125  $\mu$ . Cela laisse donc supposer que la partie la plus lourde s'est déposée à l'entrée du grau et que les particules les plus fines ont été entraînées jusque dans la partie extrême Est de l'étang. Si ce mode est constant à 100  $\mu$  pour ces stations, en revanche le pourcentage des éléments minéraux est d'autant plus faible que la distance entre la station et le grau est plus grande.

### 3) Les pélites (Fig. 6).

Les courbes cumulatives rectilignes ou voisines de droites caractérisent des sédiments homogènes assez bien triés et classés. La valeur de la médiane oscille entre 5,5  $\mu$  et 21  $\mu$ ; en moyenne plus de 10 % des particules ont une taille inférieure à 2  $\mu$ , valeur qui peut être considérée comme la limite supérieure des argiles.

Les courbes cumulatives d'allure rectiligne ne reflètent qu'une seule source de matériel dont le mode d'évolution peut être déduit de la forme des courbes. Les courbes ont tendance à être relative-

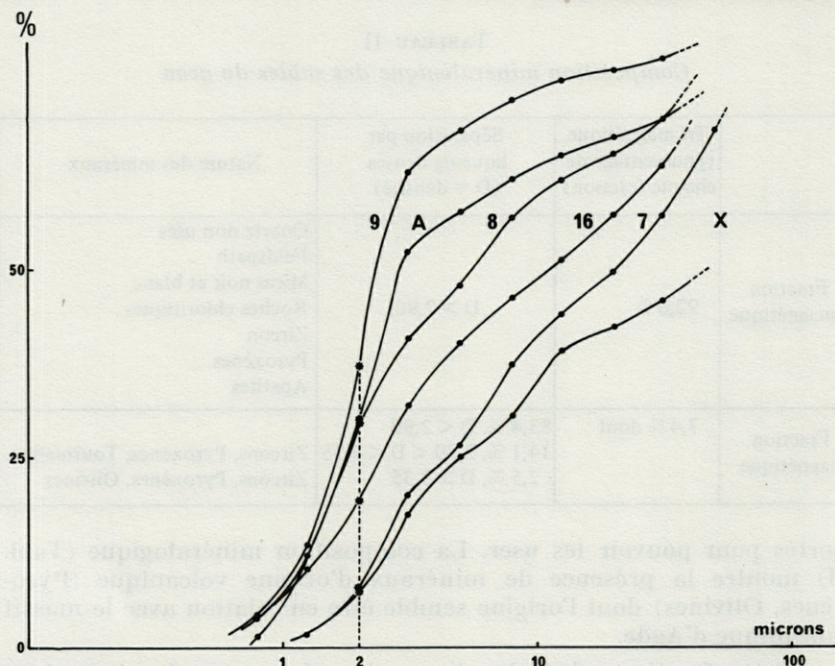


FIG. 6. — Granulométrie des pélites : courbes cumulatives semi-logarithmiques.

ment redressées, ce qui caractérise des sédiments assez évolués déposés par décantation. Le tracé des courbes des stations 8 et 9 présente ce caractère assez bien marqué. Le faible hydrodynamisme de la partie Ouest de l'étang détermine une décantation prononcée expliquant l'envasement de cette région (Fig. 7). A la station 9, 50 % des particules de la fraction fine sont inférieures à 2,3  $\mu$  et c'est là que l'on trouve le pourcentage maximal de fraction argileuse inférieure à 2  $\mu$ , avec 38 %. Les mêmes caractéristiques se retrouvent au niveau de la station A, partie centrale du bassin Est où l'envasement est comparable à celui du bassin opposé, puisque 50 % des particules fines sont inférieures à 3  $\mu$  et que les argiles représentent 30 % des pélites.

La station 16 possède également une courbe cumulative de ce type dont la médiane se situe à 11,5  $\mu$ . Le pourcentage de phase argileuse est là aussi élevé : 19 %.

Inversement à la station 7, le pourcentage de la fraction argileuse est plus réduit (9 %) : à cet endroit, les courants permanents issus de l'étang de l'Arnel, empêchent la décantation des particules les plus fines. De même à la station X, sous influence directe des courants de marée, ce pourcentage devient infime (6 %).

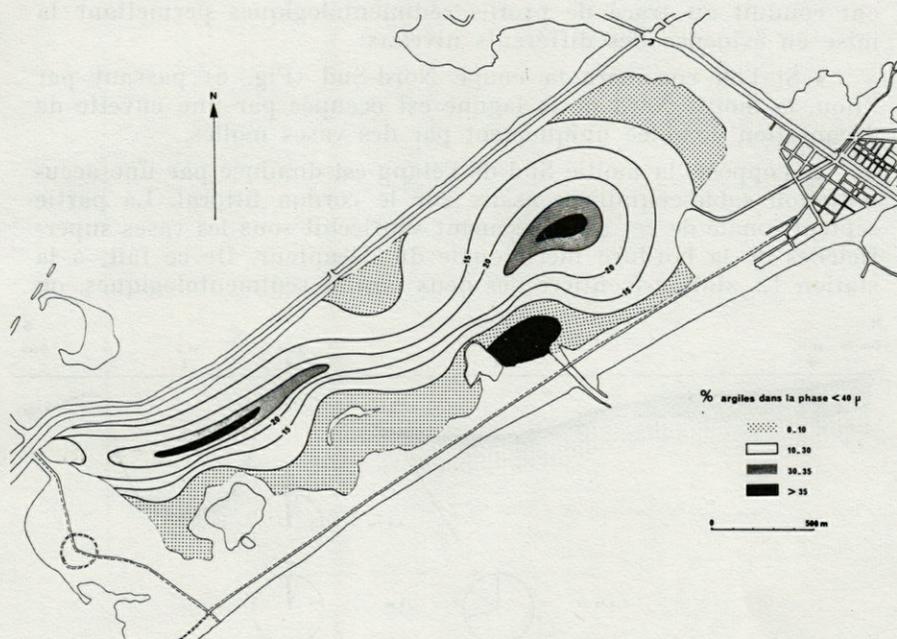


FIG. 7. — Répartition des argiles.

En définitive, les vases superficielles de l'étang du Prévost sont liées aux conditions hydrodynamiques et bathymétriques. Le brassage permanent des eaux sous l'influence des vents et des courants a permis dans l'ensemble un bon classement des sédiments.

En première conclusion, les sédiments superficiels de l'étang du Prévost apparaissent donc comme très hétérogènes puisque l'on passe d'un sable minéral non biodétritique à un système de vases lagunaires très complexe. Ces vases se composent d'une façon générale d'un « squelette » formé d'une fraction grossière d'origine biodétritique et d'un liant constitué par la phase fine des pélites inférieures à  $40 \mu$ .

#### IV. — LES SÉDIMENTS SUB-SUPERFICIELS

Les granulométries ont permis de suivre l'évolution des différentes phases jusqu'à 40 cm de profondeur en divers points de l'étang. Le nombre de carottages a été limité aux points les plus caractéristiques de la lagune : X, 6, 12 et Ilou. Les résultats obtenus

ont conduit au tracé de profils sédimentologiques permettant la mise en évidence des différents niveaux.

• Si l'on considère la coupe Nord-Sud (Fig. 8) passant par l'Ilou, la moitié Nord de la lagune est occupée par une cuvette de décantation comblée uniquement par des vases molles.

A l'opposé, la moitié Sud de l'étang est dominée par une accumulation sablo-coquillière assise sur le cordon littoral. La partie septentrionale de cet atterrissement s'infléchit sous les vases superficielles de la bordure méridionale du décanteur. De ce fait, à la station 12, station-frontière des deux entités sédimentologiques, on

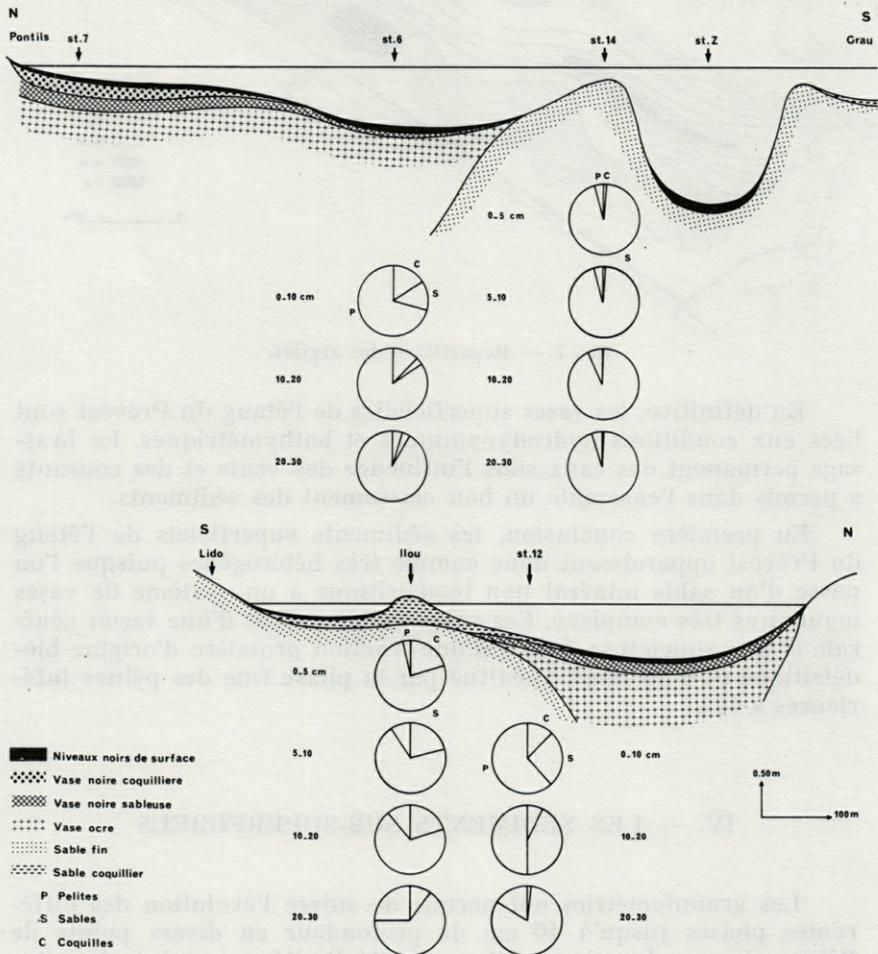


FIG. 8. — Profils sédimentologiques Nord-Sud.

recoupe successivement la vase superficielle d'origine continentale, puis le sable coquillier de l'Ilou à partir de 10 cm, enfin le sable pur du lido.

• Le profil Nord-Sud suivant la radiale Pontils-grau (Fig. 8) recoupe successivement :

— la « roselière » des Pontils, composée essentiellement d'une vase noire coquillière accumulée en dôme, rehaussant ainsi le niveau bathymétrique;

— le bassin médian remblayé par les vases noires typiquement lagunaires;

— le banc sableux du delta interne, affleurant la surface de l'eau. Ce monticule de sable fin bien calibré est parfaitement homogène sur toute sa hauteur et ne comprend qu'un faible pourcentage de phase fine et de fraction coquillière. Il faut souligner qu'il n'existe pratiquement pas de limite franche entre ce banc sableux et la vase qui occupe le centre de l'étang. Le passage se fait graduellement jusqu'à la station 6, où l'on retrouve encore une fraction sableuse non négligeable (14 %) dans les niveaux superficiels;

— la fosse de décantation directement au débouché du grau, réceptacle de vases pures non coquillières;

— enfin le grau barré au niveau de son entrée par un verrou sableux; le fond du chenal est tapissé par un sable coquillier grossier.

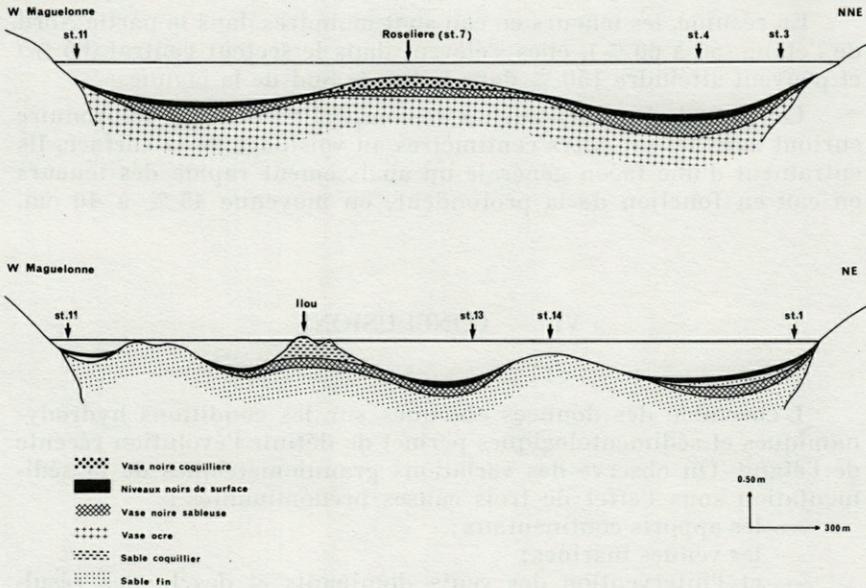


FIG. 9. — Profils sédimentologiques Est-Ouest.

• Deux autres profils sédimentologiques reliant Maguelonne à Palavas, l'un intéressant la zone Nord, l'autre le Sud, montrent l'évolution du sédiment selon le plus grand axe de l'étang (Fig. 9).

## V. — TENEUR EN EAU DES SÉDIMENTS

La teneur en eau est principalement réglée par la granulométrie du matériel, l'importance de la fraction coquillière et aussi par le taux et la nature de la matière organique (GADEL, 1968).

• Dans les niveaux à fort pourcentage argileux, comme les zones septentrionale et centrale de l'étang, la teneur en eau est généralement assez constante par suite de la capacité d'adsorption des argiles. Ces limons de surface présentent des teneurs en eau voisines de 60 %, pourcentage ramené au poids de sédiment sec.

• Dans les passées sableuses méridionales, les pourcentages atteignent de 80 à 100 %.

• Par contre, dans les lits coquilliers de l'Ilou, l'importance des vides laissés par l'agencement des valves de Mollusques permet la rétention d'une quantité d'eau considérable qui va couramment jusqu'à 150 %.

En résumé, les teneurs en eau sont moindres dans la partie Nord de l'étang (50 à 60 %), elles s'élèvent dans le secteur central (65 %) et peuvent atteindre 150 % dans la bande Sud de la lagune.

Cependant, des phénomènes de compaction peuvent se produire surtout dans les premiers centimètres au voisinage de la surface. Ils entraînent d'une façon générale un abaissement rapide des teneurs en eau en fonction de la profondeur, en moyenne 45 % à 40 cm.

## VI. — CONCLUSIONS

L'ensemble des données obtenues sur les conditions hydrodynamiques et sédimentologiques permet de définir l'évolution récente de l'étang. On observe des variations granulométriques de la sédimentation sous l'effet de trois causes prédominantes :

- les apports continentaux;
- les venues marines;
- et l'intervention des vents dominants et des houles résultantes.

Ces différents facteurs commandent les modalités de déplacement des matériaux, de leur triage au cours de leur transit et de leur remaniement possible par remise en suspension. Malgré les brassages intenses, les répartitions granulométriques caractéristiques des zones d'influence, restent toujours localisées aux abords des sources sédimentaires.

Les variations sédimentologiques latérales et verticales montrent la diversité des milieux, l'interpénétration des faciès granulométriques qui se terminent en biseaux et se localisent en fonction des conditions climatiques et hydrodynamiques locales et des sources sédimentaires continentale et marine.

### RÉSUMÉ

L'étude des sédiments superficiels de l'étang du Prévost (Hérault, France), lagune saumâtre méditerranéenne, comprend des successions de zones granulométriques assez voisines. Généralement le taux de phase supérieure à  $40 \mu$  est faible, à l'exception de la région des Pontils recevant des apports continentaux, de la partie méridionale de l'étang et de l'extrémité Est. On note par ailleurs un fort enrichissement en vase (particules inférieures à  $40 \mu$ ) dans les zones calmes des parties centrales et de l'extrémité Ouest. La répartition des sédiments en surface obéit d'abord aux apports continentaux et marins et dépend ensuite de l'exposition des différents secteurs par rapport aux vents dominants.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung der oberflächlichen Sedimente im Etang de Prévost (Hérault, Frankreich) zeigt eine Abfolge sehr ähnlicher granulometrischer Zonen. Im allgemeinen sind Korngrößen über  $40 \mu$  nur schwach vertreten, mit Ausnahme der Gegend von Pontils mit seinen Süßwasserzuflüssen, des südlichen Teils des Sees sowie der Ostspitze. Im übrigen ist eine starke Anreicherung mit Schlamm (Partikel kleiner als  $40 \mu$ ) in den ruhigen Zonen der zentralen Teile und des West-Endes festzustellen. Die Verteilung der Oberflächensedimente folgt vornehmlich den kontinentalen und marinen Zuflüssen, in zweiter Linie sodann der Exposition gegenüber den vorherrschenden Winden.

## BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M., B. BALEUX, O. GUELORGET & P. MICHEL, 1975. Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (malaïgue) dans l'étang du Prévost (Hérault). *Vie Milieu*, 15 (2 B) : 175-204.
- ARMANGAU, C. & J. AVIAS, 1971. Note préliminaire sur l'étude de l'hydrodynamique, de la salinité, de la température et de la pollution des étangs côtiers du Languedoc-Roussillon par télédétection au moyen de senseurs infra-rouges. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 273 : 1910-1913.
- CHASSEFIÈRE, B., 1968. Sur la sédimentologie et quelques aspects de l'hydrologie de l'étang de Thau. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, U.S.T.L., Montpellier*, 131 p.
- GADEL, F., 1968. Sur un exemple d'évolution lagunaire : l'étang de Saint-Nazaire (Roussillon). *Vie Milieu*, 19 (2 B) : 291-321.
- GUELORGET, O. & P. MICHEL, 1976. Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). I. Le milieu, 95 p. — II. Les peuplements benthiques, 122 p. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, U.S.T.L., Montpellier*.
- LONGÈRE, P., D. DOREL & J. MARIN, 1972. Etude bathymétrique et sédimentologique des étangs de Diane et d'Urbino en Corse. *Revue Trav. Inst. Scient. Tech. Pêches marit.*, 36 (1) : 31-45.
- MARS, P., 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu*, Suppl. 20 : 359 p.
- RIVIÈRE, A. & S. VERNHET, 1958. Contribution à l'étude sédimentologique de l'étang de Leucate-Salses (Languedoc-Roussillon). *Eclog. géol. Helv.*, 1 (3) : 561-586.
- ROUX, R.-M., 1964. Les sédiments de l'étang de Berre. *Recl Trav. Stn Mar. Endoume*, 35 (51) : 275-285.

Reçu le 19 janvier 1977

## DISPOSITIF D'ÉTUDE IN SITU DU COMPORTEMENT DES FONDS MARINS SOUS L'EFFET DE CONTRAINTES ARTIFICIELLES

par F.X. de CONTENCIN \*, J.M. PALAU \*\*, L. LASSABATERE \*\*  
et J.P. LONGUEMARD \*

\**Centre de Recherches de Sédimentologie marine, Centre Universitaire  
66000 Perpignan.*

\*\* *Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place Edouard  
Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.*

### ABSTRACT

An experimental installation for the study of the sea bottom is described.

A cylinder of iron protected by a cage is posed on the bottom and its penetration into the ground is observed with an electronic camera. The work of the camera is controlled by an electronic device.

Some results are given, that have been obtained at a depth of 30 meters.

### INTRODUCTION

La connaissance du comportement des fonds sous-marins du point de vue de la mécanique des sols peut se faire à partir de mesures effectuées *in vitro* sur des échantillons prélevés par carottage (SANGLERAT, GIELLY, LAREAL et CHAPEAU, 1972) ou à partir d'une étude *in situ* du comportement des sols soumis à des contraintes variées (de CONTENCIN, 1975).

La première technique, beaucoup plus facile à mettre en œuvre permet de déterminer essentiellement les propriétés géotechniques et sédimentologiques des sols et d'en déduire leur comportement.

L'étude *in situ*, plus difficile à effectuer car nécessitant la mise en place sur le fond d'un ensemble expérimental, permet d'observer directement le comportement des sols en s'affranchissant des problèmes de prise d'échantillons et de modification des propriétés qui en résultent. Sa mise en œuvre implique que l'on utilise un plongeur, comme cela a été récemment fait aux U.S.A. pour étudier la dureté des sols, ou que l'on mette en place sur les fonds un ensemble automatisé permettant une acquisition des données suivant un programme prédéterminé en fonction des impératifs de l'étude. Elle est de ce fait plus lourde, ce qui explique qu'elle soit, malgré son intérêt, moins utilisée, à l'heure actuelle que les méthodes de pénétrométrie classique statique ou dynamique (de RUITER, 1971; KONDNER, 1963) qui ne fournissent pourtant pas tous les renseignements souhaités.

C'est pourquoi le Centre de recherche de sédimentologie marine de Perpignan a construit un appareillage qui permet, par l'observation directe du déplacement de corps de formes diverses reposant sur le sol, d'étudier leur comportement, en s'affranchissant des problèmes hydrodynamiques, et de préciser entre autre le rôle de la nature du sol, de la forme du lest, et de la façon dont il est posé sur le sol.

Cet article a pour objet de décrire la méthode d'étude et l'appareillage que nous avons conçu et réalisé, et qui est actuellement utilisé sur une trentaine de stations expérimentales pour vérifier certaines lois rhéologiques et comparer le comportement mécanique des différents sols. Pour illustrer les résultats qu'il permet d'atteindre, résultats qui seront publiés en détail par ailleurs, nous présentons une seule série de courbes expérimentales relevées dans la baie de Banyuls (Fig 1).

## GÉNÉRALITÉS

### II.1. RAPPEL.

L'étude des fonds marins et de leurs comportements est liée à la connaissance des perturbations hydrologiques, de la sédimentologie, de la géotechnique.

Les perturbations hydrodynamiques sont mesurées *in situ*; la sédimentologie et la géotechnique impliquent des prélèvements d'échantillons pour étude en laboratoire.

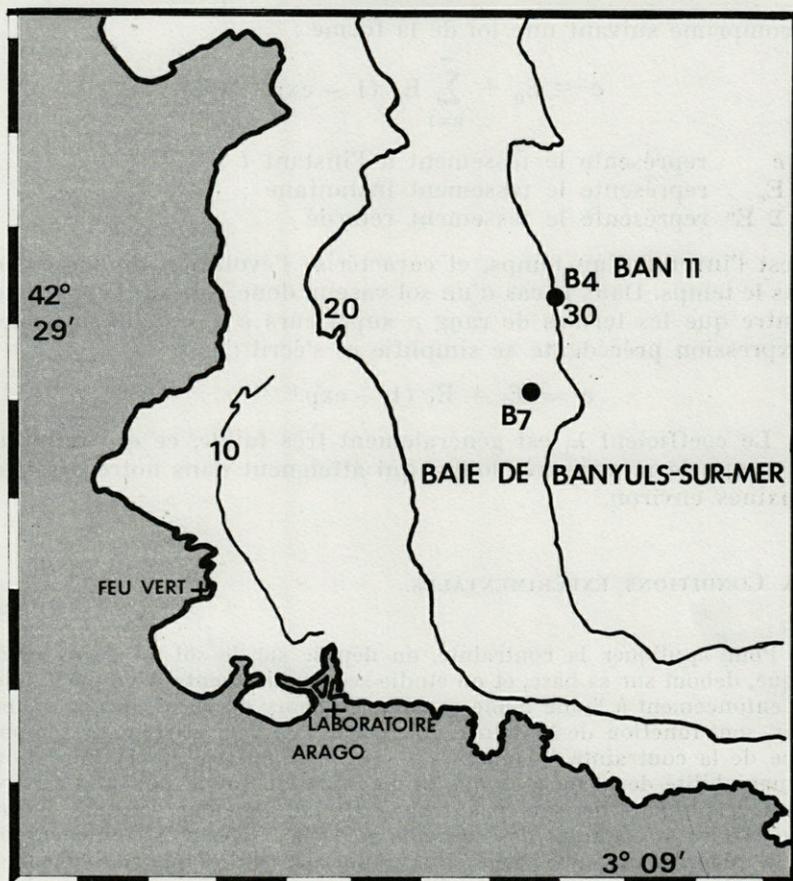


Fig. 1. — Baie de Banyuls-sur-Mer. Position du laboratoire, des stations expérimentales B<sub>7</sub> et B<sub>4</sub>.

L'étude *in situ* du déplacement d'un corps reposant sur le fond est complémentaire des précédentes. En régime hydrodynamique, elle permet de préciser l'action des courants sur le corps posé sur sa base ou sur une génératrice, et de suivre ses mouvements ainsi que ceux du sédiment; en l'absence de courants, elle permet en particulier de suivre l'évolution du tassement au cours du temps. Les courbes que nous donnons pour illustrer certaines possibilités de l'appareillage se rapportant à l'étude du tassement au cours du temps, nous ferons un très bref rappel théorique sur ce point.

Lorsqu'on soumet un sol, ou un échantillon le représentant, à une contrainte (pression), on sait (PERSOZ, 1960) qu'il se tasse ou

se comprime suivant une loi de la forme :

$$e = E_0 + \sum_{n=1}^{\infty} E_n (1 - \exp(-\lambda_n t))$$

où  $e$  représente le tassement à l'instant  $t$   
 $E_0$  représente le tassement instantané  
 $\Sigma E^n$  représente le tassement retardé

$\lambda_n$  est l'inverse d'un temps, et caractérise l'évolution du tassement dans le temps. Dans le cas d'un sol vaseux donc cohésif, l'expérience montre que les termes de rang  $n$  supérieurs à 1 sont négligeables. L'expression précédente se simplifie et s'écrit :

$$e = E_0 + E_1 (1 - \exp(-\lambda_1 t))$$

Le coefficient  $\lambda_1$  est généralement très faible, ce qui implique des temps de mesure très longs, qui atteignent dans notre cas trois semaines environ.

## II.2. CONDITIONS EXPÉRIMENTALES.

Pour appliquer la contrainte, on dépose sur le sol un corps cylindrique, debout sur sa base, et on étudie ses déplacements et en particulier son enfoncement à l'aide d'une caméra. Le choix du corps, de ses dimensions, sont fonction de la nature du sol que l'on veut étudier, de l'importance de la contrainte à laquelle on veut le soumettre et des conditions de maniabilité de façon à ce que la manutention sur le pont des navires océanographiques ne soit pas trop difficile. De plus, comme il faut le soustraire aux actions des courants et de la houle, il est indispensable de le placer dans une cage abri immergée qui supporte également l'ensemble de mesures et de prise de vues. Les parois latérales de la cage, de faible section, portent une garde. La cage pénètre rapidement dans le sédiment jusqu'à la tôle de garde qui maintient ensuite l'ensemble de mesures à une position fixe par rapport au sédiment.

## III. — DESCRIPTION DE L'ENSEMBLE DE MESURES

Les considérations précédentes nous ont conduits à réaliser et mettre en place :

- un ensemble de prise de vues avec caméra et éclairage;
- un dispositif de commande d'éclairage et de prise de vues;
- des corps morts permettant d'appliquer une contrainte variant entre 78 et 400 g/cm<sup>2</sup>.

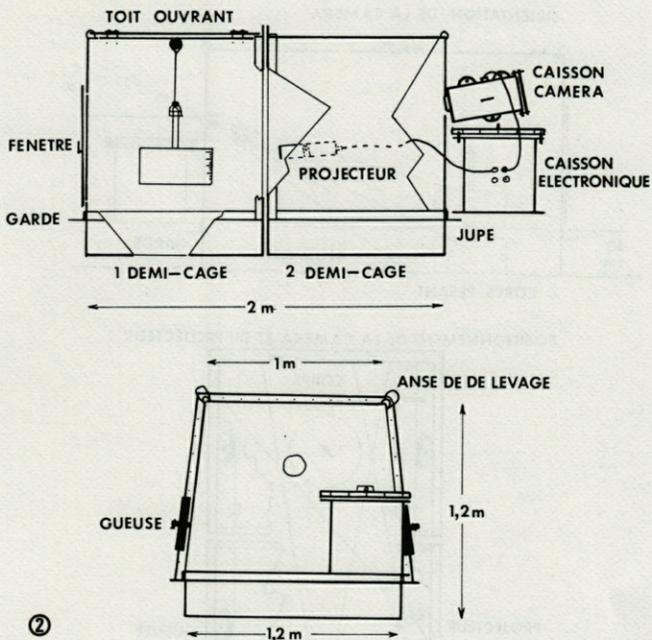


FIG. 2. — Cage abri et ensemble de prise de vues et de mesures.

Ces différents éléments sont représentés figure 2. La cage abri, constituée de deux demi-cages, a été conçue en tenant compte des dimensions du témoin (les dimensions de la cage sont égales à 2 fois la largeur du témoin) et des différents paramètres intervenant dans la prise de vues et en particulier de la nature des milieux traversés par les rayons lumineux.

Le dispositif de prise de vues étant placé dans un container étanche, un simple calcul appliquant les lois de Descartes montre que l'objet apparaît grossi dans un rapport de 1,33.

En se reportant à la figure 3 qui tient compte des conditions extrêmes d'emploi du dispositif chargé d'abriter le témoin, nous avons défini :

- la longueur de la cage abri (2 mètres) ;
- la position externe de la caméra compte tenu de son angle d'ouverture ;
- le réglage de l'angle de visée en supposant une possible variation de la position du corps par rapport à la cage de 30 cm.

Les autres caractéristiques de l'ensemble de l'étude ont été définies en tenant compte des conditions optiques de prise de vues,

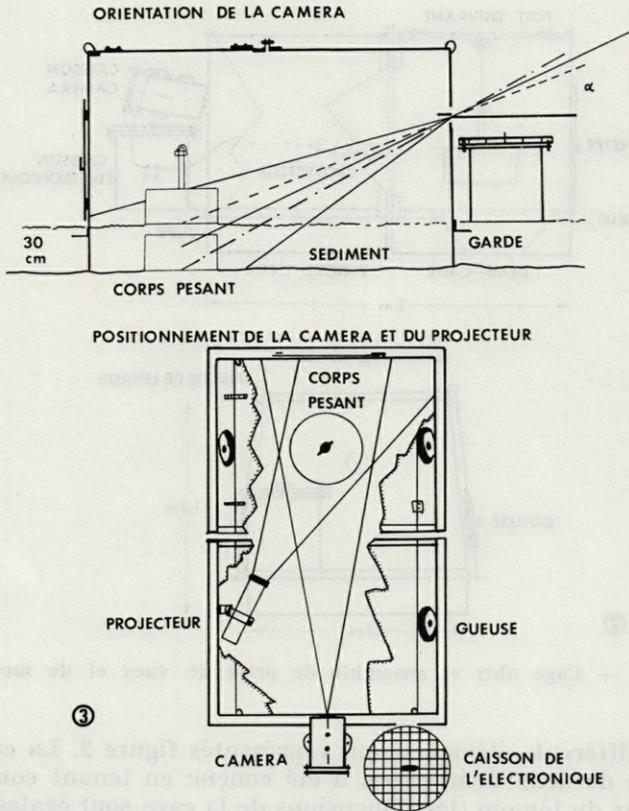


FIG. 3. — Positionnement de la caméra et du projecteur.

du programme d'acquisition des données souhaité et de l'autonomie désirée.

### III.1. DISPOSITIF OPTIQUE.

#### III.1.a) *Caméra.*

- La caméra utilisée présente les caractéristiques suivantes :
- réglage automatique du diaphragme et de la bague des focales;
  - vitesse de prise de vues réglable de 2 à 70 images par seconde, permettant de régler le temps de pause entre 1/7 et 1/250 de secondes;

- possibilité de séparation entre le temps de réglage et le temps de prise de vues;
- grossissement de la visée 27;
- fonctionnement en deux phases : mise sous tension - réglage automatique déclenchement prise de vues;
- possibilité de télécommandes;
- chargement automatique par cassette super 8 de 15 m permettant 2 200 à 2 300 vues;
- alimentation par batteries Cd-Ni rechargeables.

### III.1.b) *Projecteur.*

Le projecteur utilisé, de puissance voisine de 100 W est constitué essentiellement par des lampes à iode alimentées sous 12 volts. Il est alimenté par deux batteries Cd-Ni de 4,5 Ah. L'ensemble est placé dans un boîtier étanche en plastique.

Les particules nombreuses présentes dans l'eau de mer diffusent et réfractent la lumière, ce qui se traduit par le masquage de l'objet à filmer. Le projecteur sera donc placé le plus près possible de la partie à illuminer.

### III.2. ENSEMBLE DE COMMANDES DE PRISE DE VUES.

Le nombre limité d'images par film et la vitesse minimale possible pour la caméra retenue, en regard du temps que dure une expérience, conduit à prévoir une commande séquentielle des prises de vues. Deux types d'« électronique » furent retenus pour assurer ce travail :

- une commande à espacement régulier et fixe entre chaque séquence;
- une commande à espacement progressif entre chaque séquence, plus particulièrement adaptée à l'étude d'effets physiques décroissants exponentiellement avec le temps.

Ces électroniques, dont la consommation doit être aussi faible que possible, doivent permettre :

- de mettre sous tension la caméra pendant 5 secondes, ce qui permet aux divers réglages d'être effectués;
- d'alimenter le projecteur pendant 5 secondes;
- de déclencher la prise d'images dans les derniers dixièmes de secondes de chaque séquence.

On utilise pour cela deux univibrateurs changeant d'état simultanément et délivrant respectivement des impulsions de durée 5

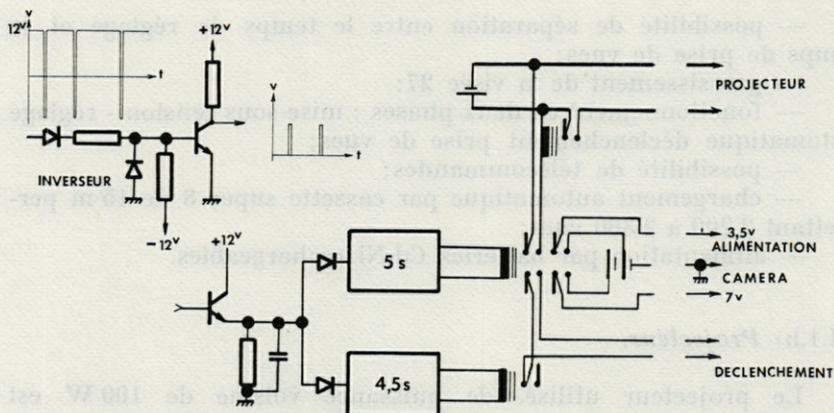


FIG. 4. — Schéma synoptique de l'unité de commande.

et 4,5 secondes. Ces impulsions commandent les relais électromagnétiques d'alimentation du projecteur, de la caméra et le déclenchement de la prise de vue (Fig. 4).

Le changement d'état de ces numérateurs peut être, suivant le type de l'étude, assuré par des impulsions fournies par un oscillateur fixe ou un oscillateur à fréquence variable.

### III.2.a) Oscillateur à fréquence fixe.

Pour assurer un bon fonctionnement (l'obturateur de la caméra pouvant rester ouvert entre chaque séquence) nous assurerons au minimum trois photographies par séquence. Pour des raisons pratiques, nous prenons cinq vues, ce qui, compte tenu de l'autonomie du film et des batteries d'alimentation, conduit à avoir une séquence toutes les 20 minutes.

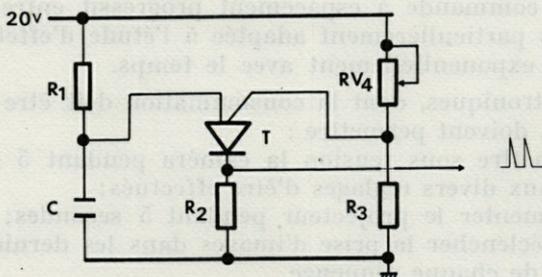


FIG. 5. — Oscillateur à fréquence fixe :  
 $R_1 = 40\text{ M}\Omega$ ;  $R_2 = 1\text{ K}\Omega$ ;  $R_3 = 220\text{ K}\Omega$   
 $R_{V4} = 470\text{ K}\Omega$ ;  $C = 100\text{ }\mu\text{F}$ ;  $T = \text{D } 13\text{ T}_2$

Le montage choisi (Fig. 5) est un oscillateur à relaxation utilisant un transistor UJT qui délivre aux bornes de la résistance  $R_2$  des impulsions dont la période est donnée par la relation :

$$T = 2,3 \cdot R \cdot C \log_{10} \frac{R_1 + R_2}{R_2}$$

Pour avoir une plus grande souplesse d'utilisation, nous avons placé une résistance variable en  $RV_4$ .

La relation ci-dessus montre que  $T$  est indépendante de la tension d'alimentation. Seule la température peut jouer sur la valeur des composants. Or la température des fonds, durant une expérience, varie peu. Pour la station d'essais présentée ici (de CONTENCIN, 1975) la température varie, dans les conditions extrêmes, de quelques degrés. Des essais conduits en salle réfrigérée dans des conditions analogues  $10^\circ\text{C}$  montrent que la précision globale obtenue sur des périodes de 24 heures est de 3 %.

### III.2.b) Oscillateur à fréquence variable.

La vitesse d'enfoncement du corps dans le sol diminuant au cours du temps, il faut augmenter l'espacement des prises de vues. Ceci nous a conduits à construire une électronique de faible consommation, fiable, adaptée à cette fonction. Elle est conçue suivant le principe suivant :

les impulsions de commande sont délivrées par un oscillateur dont la fréquence de récurrence décroît lorsque la tension de commande  $V_3$  croît. Cette tension est obtenue par intégration des impulsions de sortie, de ce fait l'intervalle de temps séparant deux impulsions augmente au cours du temps.

L'ensemble électronique réalisé suivant ce principe et dont le schéma synoptique est représenté figure 6, comprend :

- deux amplificateurs opérationnels  $AO_1$ ,  $AO_3$  courants du commerce, montés en intégrateurs;
- un trigger  $AO_2$  de seuil  $\Delta U_1 = \pm 10$  volts, un transistor de puissance  $T'$ ;
- un relais.

On désigne par :

- $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$  les tensions de sortie des trois amplificateurs;
- $U_0$ ,  $V_3$ ,  $U_4$  les tensions continues de commande de l'oscillateur;
- $V_1$  la tension d'entrée de  $AO_2$ .

Le fonctionnement du système, schématisé figure 7, est basé

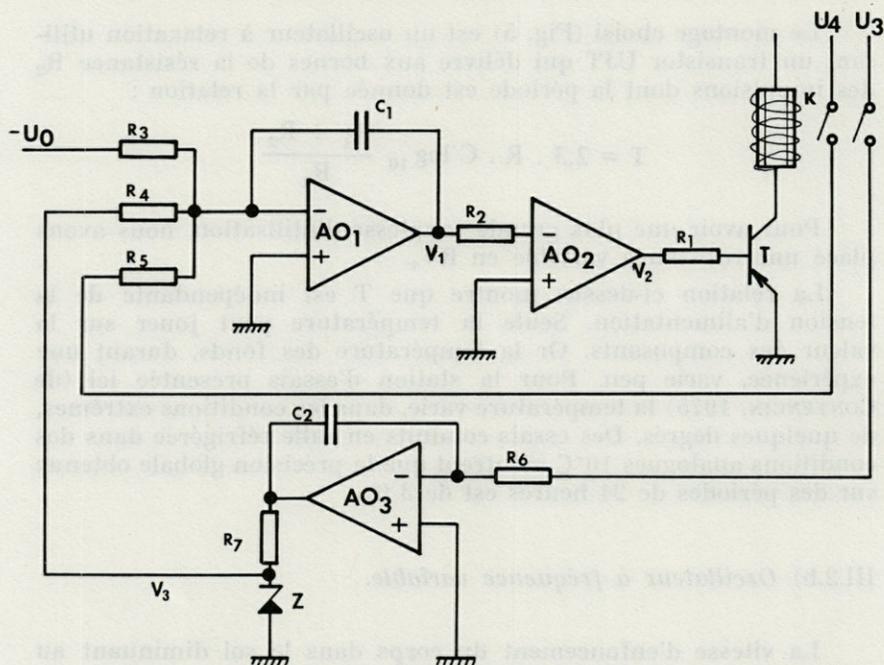


FIG. 6. — Oscillateur à fréquence variable : AO 1, 2, 3 BZX55 C TYPE 74.

Composants :

- |                               |                             |                                  |
|-------------------------------|-----------------------------|----------------------------------|
| $R_1 = 100 \Omega$            | $R_5 = 33 \text{ K}\Omega$  | $C_1 = 2 \times 2,2 \mu\text{F}$ |
| $R_2 = \text{k}\Omega$        | $R_6 = 1 \text{ M}\Omega$   | $C_2 = 2,2 \mu\text{F}$          |
| $R_3 = 9,81 \text{ M}\Omega$  | $R_7 = 3,9 \text{ k}\Omega$ | $Z = 10 \text{ V.}$              |
| $R_4 = 10,53 \text{ M}\Omega$ |                             |                                  |

sur la commande du relais K par le transistor T', c'est-à-dire par le trigger AO<sub>2</sub> dont la tension de sortie V<sub>2</sub> peut être égale, suivant la valeur de V<sub>1</sub>, à ± 15 volts.

Suivant que le relais K est collé ou ouvert, le courant d'entrée de l'amplificateur a pour expression :

$$i_1 = -\frac{U_0}{R_3} + \frac{V_3}{R_4} \quad (\text{relais ouvert})$$

$$i_1 = -\frac{U_0}{R_3} + \frac{V_3}{R_4} + \frac{U_4}{R_5} \quad (\text{relais collé})$$

Les variations de V<sub>1</sub>, obtenues par intégration de i<sub>1</sub>, qui en résultent sont représentées figure 7. Un calcul simple permet d'exprimer T et θ dont les significations sont précisées sur la

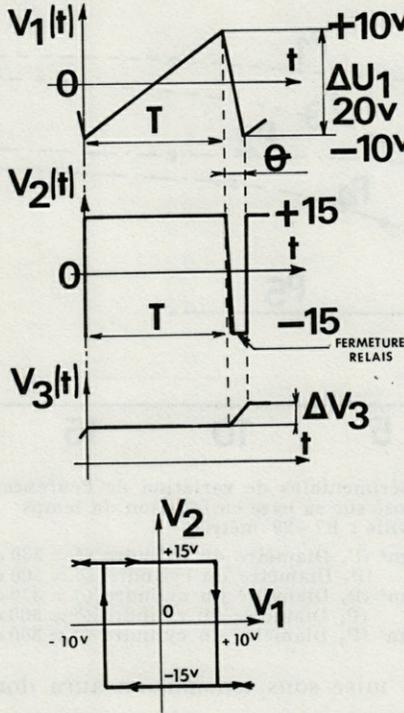


FIG. 7. — Variations de  $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$  au cours du temps.

figure en fonction des caractéristiques du montage. On obtient :

$$T = \frac{\Delta V_1 C_1 R_3 R_4}{R_4 U_0 - R_3 V_3}$$

$$\theta = \frac{C_1 \Delta U_1}{\frac{V_4}{R_5} - \frac{V_0}{R_3} - \frac{V_3}{R_4}}$$

En choisissant  $R_5$  de telle façon que  $V_4/R_5$  soit très supérieur à  $-U_0/R_3 + V_3/R_4$  cette dernière expression devient :

$$\theta = \frac{C_1 R_5 \Delta U_1}{U_4}$$

La variation de  $V_3$  pendant le collage se déduit directement de  $\theta$  :

$$\Delta V_3 = \frac{V_3}{R_6 C_2} \theta$$

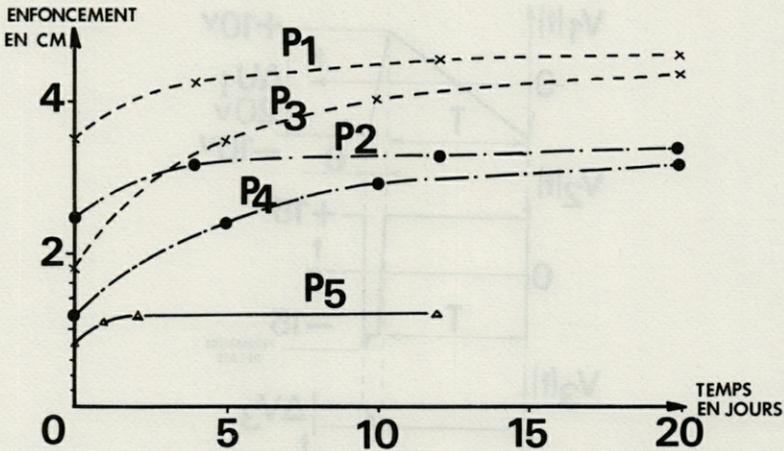


FIG. 8. — Courbes expérimentales de variation de l'enfoncement d'un cylindre posé sur sa base en fonction du temps  
 Point de mesure. Banyuls : B7 - 29 mètres.

- Pression 207 g/cm<sup>2</sup> (P<sub>1</sub> Diamètre du cylindre Ø = 330 cm)
- (P<sub>3</sub> Diamètre du cylindre Ø = 500 cm)
- Pression 136 g/cm<sup>2</sup> (P<sub>2</sub> Diamètre du cylindre Ø = 330 cm)
- (P<sub>4</sub> Diamètre du cylindre Ø = 500 cm)
- Pression 78 g/cm<sup>2</sup> (P<sub>5</sub> Diamètre du cylindre Ø = 300 cm)

V<sub>3</sub> étant nulle à la mise sous tension, on aura donc au bout de n impulsions :

$$V_3 = n \Delta V_3 \quad \text{et}$$

$$T = \frac{V_1 C_1 R_3 R_4}{R_4 V_0 - R_3 n \Delta V_3}$$

L'intervalle entre deux impulsions augmente donc avec le nombre n des impulsions délivrées par le système depuis l'instant initial, ce qui correspond au but recherché.

Le système ainsi réalisé, dont la consommation est faible, et le coût très modique permet donc de programmer simplement par un choix adapté des valeurs des éléments la répartition dans le temps des impulsions.

#### IV. — RÉSULTATS

Le système ainsi obtenu a été utilisé avec succès pour étudier le comportement de différents corps témoins déposés dans la baie

de Banyuls, baie choisie en raison de la nature particulière des fonds qui varient du sable grossier à la vase en fonction de la profondeur à laquelle ont lieu les essais.

Pour les points choisis (B 7), la médiane granulométrique est proche de  $40 \mu$ , l'indice de compression  $C_c$  de 0,034 et la résistance au cisaillement  $C$  de  $102 \text{ gr/cm}^2$ .

L'étude du tassement, le corps étant sous la cage abri, c'est-à-dire non soumis à l'influence des courants, a été effectuée en utilisant des corps différents reposant sur leur base ou sur une génératrice. Certaines des courbes obtenues sont représentées figure 8. Leur forme correspond à une exponentielle, c'est-à-dire que le tassement obéit à une loi du type :

$$e = E_0 + E_1 (1 - \exp(-\lambda t))$$

D'autres études, également effectuées avec ce système pour d'autres types de fonds, ont permis de définir le comportement de fonds, caractérisés par  $C_c$  et  $C$ . Les résultats obtenus ont entre autre permis de montrer que :

- le tassement global est proportionnel à  $C_c$  et à la teneur en eau;
- le tassement est d'autant plus faible que  $C$  est élevé;
- la section du corps assurant la contrainte, joue un grand rôle sur la vitesse de pénétration de l'objet dans le sédiment.

## CONCLUSION

Nous avons conçu et réalisé un ensemble permettant l'étude automatique, *in situ*, du comportement des corps reposant sur le fond des mers. Pour cela, après avoir réalisé des cages abri destinées à protéger les corps des courants sous-marins, nous avons mis au point une électronique de commande du déclenchement de la caméra qui enregistre les déplacements du corps.

Ce dispositif est utilisé pour étudier les propriétés géotechniques et sédimentologiques de la baie de Banyuls. Bien que le dépouillement des films soit assez fastidieux, le système s'est avéré d'une utilisation aisée et les résultats obtenus satisfaisants, permettant d'établir une corrélation directe entre les diverses caractéristiques mécaniques des fonds marins.

## RÉSUMÉ

Nous présentons un dispositif, destiné à l'étude *in situ* du comportement des fonds sous-marins soumis à une contrainte artificielle.

Après avoir défini les conditions expérimentales et les servitudes qui en découlent, nous décrivons succinctement les cages abri, à l'intérieur desquelles est déposé le corps témoin et qui contiennent l'ensemble de prise de vues et de commande électronique. Nous indiquons les caractéristiques essentielles de l'ensemble de prise de vues et nous présentons la chaîne électronique de commande que nous avons réalisée.

Nous donnons enfin quelques résultats obtenus sous 30 m de fond.

## ZUSAMMENFASSUNG

Eine Apparatur zur Untersuchung des Meeresbodens wird beschrieben.

Ein durch einen Gitterkorb geschützter Eisenzylinder wird zu Boden gelassen, und sein Eindringen in den Untergrund wird mit einer elektronisch gesteuerten Kamera aufgenommen.

Einige in 30 m Tiefe erhaltene Resultate werden vorgestellt.

## BIBLIOGRAPHIE

- BACHELIER, M. & L. PAVEZ, 1965. Contribution à l'étude de la compressibilité des sols à l'aide du pénétromètre à cône. Congrès de Montréal, 2 : 3.
- de CONTENCIN, F.X., 1975. Etude du milieu marin par observation *in situ*, du comportement d'un objet déposé sur le fond. D.E.S., U.S.T.L., Centre Universitaire de Perpignan, 27 p.
- DUBOUL-RAZAVET, C. & J.P. LONGUEMARD, 1974. Corrélations entre quelques facteurs géotechniques et sédimentologiques des fonds marins sous-consolidés. *Annls hydrogr.*, 5<sup>e</sup> sér., 2 (1) : n° 741 : 43-47.
- KONDNER, R.L., 1963. A penetrometer study of the *in situ* strength of clays. Materials research and standards. *Bull. A.S.T.M.*, 2 (3).

- PERSOZ, B., 1960. Introduction à l'étude de la rhéologie. Dunod éd., 242 p.
- RUITER, J. de, 1971. Electric penetrometer for site investigation. *J. Soil Mech. Fdns Div. Am. Soc. civ. Engrs*, 97 (2).
- SANGLERAT, G., 1972. The penetrometer and soil exploration. Elsevier Publishing Company éd., Amsterdam, 464 p.
- SANGLERAT, G., J. GIELLY, P. LARÉAL & C. CHAPEAU, 1972. Le pénétromètre statique et la compressibilité des sols. *Annls Inst. Tech. Bâtim.*, Sér. Sols et Fondations, Suppl. au n° 298, 92 (19) : 3-10.

Reçu le 26 janvier 1977

Prasad, B. 1960. Introduction à l'étude de la structure linéaire. *Ann. Inst. Fourier*, 10, 1-10.

Reiss, J. de 1971. Étude géométrique pour les investigations. *A. Ann. Inst. Fourier*, 21, 1-10.

Sankaranarayanan, G. 1972. The geometry and self-representation. *Indian J. Math.*, 14, 1-10.

Sankaranarayanan, G. J., Ganesan, K., Lakshmi, K. et al. 1975. La géométrie et la représentation des sous-espaces linéaires. *Ann. Inst. Fourier*, 25, 1-10.

Van der Waerden, B. L. 1939. *Algebra*. Springer-Verlag, Berlin.

© Masson, Paris, 1977.

Le Directeur de la Publication : J. SOYER

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957, n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1<sup>er</sup> de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Masson, éditeur, Paris — Dépôt légal : 4<sup>e</sup> trimestre 1977. — N° d'ordre : 5055  
Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 Gap. — Dépôt légal n° 154 — Mars 1978  
Printed in France. Commission paritaire : n° 22217

## 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'œil 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 XXVII

YEAR 1977

PART 1-B

---

## CONTENTS

Richard V. LEVY and Bruce G. COULL. Feeding groups and size analysis of marine meiobenthic nematodes from South Carolina, USA .....	1
Suzanne RAZOULS and Maria APOSTOLOPOULOU. Energy balance of two pelagic copepod populations <i>Temora stylifera</i> and <i>Centropages typicus</i> , in relation to the presence of a thermocline .....	13
B. ELKAIM. Bionomy and ecology of the populations of the soft bottom in an Atlantic estuary of Morocco : the Bou Regreg estuary. III. — Infralittoral indicator units, or units in an infralittoral position.	27
M. AMANIEU, O. GUELORGET and P. MICHEL. Richness and diversity of the benthic macrofauna of a mediterranean lagoon .....	85
O. GUELORGET and P. MICHEL. Sedimentological study of a mediterranean brackish water lagoon, the lake of Prévost (Hérault) .....	111
F.X. de CONTENÇIN, J.M. PALAU, L. LASSABATÈRE and J.P. LONGUEMARD. Means of in situ study of the behaviour of the sea bottom under artificial conditions .....	131

---

MASSON & Co

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

*Published Bi-monthly*