



Facsimilé
avec des références récentes
en fin de manuel

J. M. PERES et J. PICARD

NOUVEAU MANUEL

DE

BIONOMIE BENTHIQUE

DE LA

MER MEDITERRANEE

Edition revue et augmentée

Extrait du
Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume
Bulletin N° 31 fasc. N° 17

- 1964 -

J. M. PERES et J. PICARD

NOUVEAU MANUEL

DE

BIONOMIE BENTHIQUE

DE LA

MER MEDITERRANEE

Edition revue et augmentée

Extrait du
Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume
Bulletin N° 31 fasc. N° 47

- 1964 -

NOUVEAU MANUEL DE BIONOMIE BENTHIQUE
DE LA MER MEDITERRANEE

par
J.M.PERES et J. PICARD

E R R A T U M

Page 16, Ligne 18, lire (1958) au lieu de (-)

Page 47, fig. 4, milieu gauche, lire Lithothamnium Lenormandi au lieu de Lithotanium
Lenormandi

milieu droite, lire médiolittorale au lieu de médiolittoral

Page 50, lire (fig. 5A, 5B, et 5C) au lieu de (fig. 4a, 4b, et 4c) lignes 7-10-16

Page 51, fig. 5a, lire cristatus au lieu de cristalus
fig. 5b, lire Spiroglyphus cristatus au lieu de Spirolyphus cristalus

Page 77, 1ère ligne, lire: figure 8 au lieu de: figure 7

Page 97, lire fig. 9 au lieu de fig.7

Page 105, tableau, lire Esquerquis au lieu de Esgunquis

CHAPITRE I

INTRODUCTION, DEFINITIONS, BIOGEOGRAPHIE

Depuis quinze ans, une part importante de l'activité de la Station Marine d'Endoume a été consacrée à l'étude du benthos méditerranéen. En 1955 nous avons fait paraître un premier essai de mise au point portant sur la bionomie du benthos de la Méditerranée occidentale comparée à celle de l'Atlantique nord-oriental, suivi en 1958 du Manuel de Bionomie Benthique, dont l'édition est arrivée à épuisement en 1962 et qui continue à nous être demandé fréquemment.

Depuis la parution de la première édition de ce "Manuel", les travaux de prospection ont été poursuivis méthodiquement dans le Bassin occidental et le Bassin oriental de la Méditerranée, ainsi que dans diverses aires du proche océan ou des mers tropicales dont la connaissance peut aider à la compréhension des peuplements benthiques méditerranéens.

Nous pensons que cinq années, au moins, de recherches sont encore nécessaires pour arriver à une connaissance qualitative suffisante des biocoenoses benthiques de la Méditerranée; mais d'ici là, il nous a paru nécessaire de faire une nouvelle mise au point en fonction non seulement de nos propres recherches, mais aussi de toutes celles qui ont été effectuées sur le même sujet.

Nous pensons faire ainsi oeuvre utile, non seulement pour les étudiants et les chercheurs débutants, mais plus généralement pour tous ceux qui, engagés dans la même voie de recherches que nous-mêmes, désirent avoir en mains une mise au point récente pouvant servir de base de discussion pour une amélioration des connaissances.

1 - ETAGEMENT DES FORMATIONS BENTHIQUES

Avant de présenter cette nouvelle revue générale de la bionomie benthique méditerranéenne, il nous semble utile de revenir sur quelques définitions des formations benthiques qui seront utilisées dans le présent mémoire. Les définitions et les principes de l'étagement sont ceux qui figurent dans le précis général publié par l'un de nous (J.M.P.). L'essentiel en a été énoncé, après de nombreux échanges de vues avec nos collègues français et étrangers, lors du premier Congrès Océanographique International tenu à New York en 1959.

La notion fondamentale en la matière est évidemment celle d'ETAGE.

Les participants du Colloque tenu en 1957 à Gênes se sont mis d'accord sur la définition suivante de ce terme : "l'Etage est l'espace vertical du domaine benthique marin où les conditions écologiques, fonction de la situation par rapport au niveau de la mer, sont sensiblement constantes ou varient régulièrement entre les deux niveaux critiques marquant les limites de l'Etage. Ces Etages ont chacun des peuplements caractéristiques et leurs limites sont révélées par un changement de ces peuplements au voisinage des niveaux critiques marquant les conditions limites des étages intéressés".

Les étages peuvent être subdivisés en HORIZONS, subdivisions verticales élémentaires qui peuvent localement apparaître au sein d'un étage. Des horizons présentant un certain nombre de caractéristiques communes peuvent être groupés de façon à constituer un SOUS-ETAGE.

Enfin un SYSTEME est constitué par un ensemble d'étages présentant des caractères écologiques communs.

Le Colloque de Gênes avait arrêté à neuf le nombre des étages. Depuis, des recherches nouvelles ont conduit (PERES et PICARD, 1959) à ramener ce nombre à sept, qui seront étudiés, ci-après, dans l'ordre des profondeurs croissantes.

A) SUPRALITTORAL

L'étage supralittoral est celui où se localisent les organismes qui supportent ou exigent une émergence continue. C'est, en somme, un étage d'humectation par l'eau de mer, et qui ne subit de véritable immersion qu'exceptionnellement : par exemple, pour les mers à fortes marées, au moment des pleines mers de grande vive-eau correspondant aux équinoxes. A ces immersions très temporaires mais régulières, se substituent, pour des mers à marées faibles comme la Méditerranée, des immersions très irrégulières, dues à l'intervention des houles soulevées par les coups de vents (et donc plus fréquentes à la mauvaise saison).

B) MEDIOLITTORAL

L'étage médiolittoral est caractérisé par des peuplements qui supportent ou exigent des émergences quelque peu prolongées en tant que phénomène normal, sans supporter d'immersion continue ou presque continue. L'étage médiolittoral peut-être considéré comme renfermant une partie des peuplements intertidaux (1), et, plus précisément, de ceux des peuplements de l'espace intertidal qui en sont en quelque sorte spécifiques, parce que leur niveau est tel qu'ils sont les plus régulièrement soumis aux alternances d'émergence et d'immersion.

Dans les mers à très faibles marées (la presque totalité de la Méditerranée par exemple) l'étage médiolittoral est limité vers le haut par le niveau le plus élevé des immersions (du fait des vagues ou des variations de niveau de la mer calme) et vers le bas par le niveau inférieur des émergences normales. La restriction qu'implique le qualificatif de "normales", appliqué aux émergences dans cette définition, a une certaine importance. En effet, dans certaines circonstances peu fréquentes, notamment une pression atmosphérique anormalement élevée, conjuguée éventuellement avec des vents soufflants de terre, les émergences peuvent intéresser, dans ces mers sans marées appréciables, la partie supérieure de l'étage infralittoral. Mais il s'agit là d'un phénomène, aussi exceptionnel que l'émergence des plus bas niveaux de la "zone intertidale" de Manche au moment des grandes basses mers des équinoxes. Ces émergences sont préjudiciables aux peuplements ainsi découverts et qui sont alors transférables à l'étage infralittoral.

C) INFRA-LITTORAL

Sa limite supérieure est, comme nous venons de le voir à propos de l'étage médiolittoral, le niveau à partir duquel les peuplements sont, soit toujours immergés (dans le cas des mers intérieures ou les variations de niveau sont pratiquement nulles), soit très rarement émergés (toute émergence trop prolongée entraînant la mort des espèces constituant le peuplement). Sa limite inférieure est celle qui est compatible avec la vie des Zostéracées ou des Algues photophiles (2). Le problème du classement des Algues en photophiles et sciaphiles est résolu par l'étude des passages latéraux, par rapport aux Phanérogames prises comme base de référence. Cette limite inférieure se situe vers 15-20 m pour les hautes latitudes, vers 30-40 m pour la Méditerranée, et paraît descendre jusque vers 80 m pour certains herbiers de *Thalassia* de quelques aires tropicales.

D) CIRCALITTORAL

L'étage circalittoral s'étend depuis la limite extrême de la vie des Phanérogames marines (ou des Algues photophiles) jusqu'à la profondeur extrême compatible avec la végétation des algues les plus tolérantes aux faibles éclaircissements - c'est-à-dire les plus sciaphiles. Il faut d'ailleurs bien préciser que la présence d'Algues est très loin d'être obligatoire dans les divers biotopes circalittoraux ; la nature du substrat (et notamment les conditions locales de sédimentation) et la composition de la flore algale locale jouent un rôle prépondérant dans l'importance respective, pour une aire donnée, des biotopes circalittoraux avec ou sans végétation.

(1) Nous éliminons volontairement le terme d'intercotidal, utilisé communément par les auteurs français et qui est dépourvu de sens, pour lui substituer le terme d'intertidal, pure et simple francisation du mot anglais.

(2) Les peuplements peuvent être divisés en *photophiles* (tolérant ou exigeant un éclaircissement vif) et *sciaphiles* (tolérant ou exigeant un éclaircissement modéré). Tous les degrés existent évidemment entre ces deux catégories. Il faut remarquer, d'ailleurs, que la répartition des peuplements photophiles et sciaphiles ne doit cependant pas être envisagée comme dépendant absolument de la bathymétrie : le facteur déterminant en est l'éclaircissement. Lorsque celui-ci est localement diminué pour des raisons topographiques, les peuplements sciaphiles apparaissent en enclaves à des niveaux qui, normalement, en raison de leur bathymétrie devraient présenter des peuplements photophiles (grottes, surplombs, fissures, etc.).

Il convient de signaler, à propos de cet étage circalittoral, que le Colloque de Gênes avait adopté, sur la base de données fournies par A. ERCEGOVIC (1957), un étage supplémentaire, dit bathylittoral, et correspondant, immédiatement en dessous de l'étage circalittoral (considéré alors comme caractérisé par la présence d'algues multi-cellulaires), à des peuplements comportant uniquement des algues uni-cellulaires. Nous avons retenu (PERES et PICARD, 1958) comme appartenant à cet étage, pour la Méditerranée et le proche-Océan : le peuplement à *Dendrophyllia cornigera* ("Coraux jaunes") pour les substrats durs, et le peuplement à *Cidaris cidaris* et grands Brachiopodes (*Terebratula vitrea* et *Terebratulina caput-serpentis*) pour les graviers et sables plus ou moins vaseux. Sur les vases nous avons dû renoncer à caractériser un peuplement de l'étage bathylittoral. En fait, une étude plus poussée des peuplements en question nous a permis de considérer le peuplement à *Dendrophyllia* comme référable à la biocoenose à grandes Eponges dressées (cf. p. 103) appartenant à l'étage circalittoral, tandis que le peuplement à *Cidaris* et grands Brachiopodes doit être interprété comme un faciès vaso-sableux de la biocoenose des vases profondes bathyales (cf. p. 82) (PERES et PICARD, 1959.)

En définitive, il paraît impossible de reconnaître comme propre à l'étage bathylittoral une quelconque biocoenose, non plus qu'aucune espèce caractéristique. Il subsiste toutefois une légère incertitude à l'échelle de la microflore, car cet étage avait été créé pour tenir compte, au-delà des dernières algues multicellulaires, de peuplements d'algues unicellulaires benthiques. Malheureusement celles-ci n'ont pas encore été étudiées. Rien ne prouve d'ailleurs, dans le cas de l'unique signalisation connue de ces peuplements d'algues unicellulaires, qu'il ne s'agit pas simplement de Diatomées vivant normalement dans l'étage circalittoral, et qui, à la belle saison, s'étendent temporairement plus profondément en raison de l'éclairement plus important. L'espace vertical précédemment considéré comme représentant un étage bathylittoral se présente donc comme une simple zone de transition entre les étages circalittoral et bathyal.

L'ensemble des quatre étages précédemment définis, et dont le nom renferme le radical - littoral (supra-, médio-, infra-, circalittoral) constitue le système littoral, ou encore, puisqu'il est caractérisé par la présence de végétaux benthiques chlorophylliens, le système phytal.

On doit attirer tout particulièrement l'attention sur le fait que la délimitation des étages ne fait intervenir aucune notion bathymétrique mais invoque uniquement des types fondamentaux de peuplements qui (avec des genres et des espèces différents bien entendu) se retrouvent dans toutes les mers du monde.

L'amplitude verticale du gradient des deux facteurs essentiels : humectation pour les deux étages supérieurs (supra- et médiolittoral), éclaircissement pour les deux étages inférieurs (infra- et circalittoral), pourra varier très largement, et motiver des différences considérables dans l'extension verticale des peuplements, sans que soit altérée la définition d'un étage puisque celle-ci est basée sur la présence même de ces peuplements. Par exemple, sur substrat dur, l'étage supralittoral pourra avoir 50 cm d'amplitude verticale en mode calme et 3 ou 4 m en mode agité sans que le peuplement en soit changé. Par exemple encore, les peuplements algaux sciaphiles sur substrat subhorizontal de l'étage circalittoral pourront commencer à 30 m de profondeur dans les eaux de turbidité moyenne et à 60 m dans des eaux à forte transparence, etc...

L'indication en mètres d'un niveau altitudinal (au-dessus ou au-dessous de zéro) n'aura qu'une signification locale ou, au plus, régionale, et la notion de niveau bathymétrique ne sera jamais invoquée pour caractériser un étage. Cette conception, non bathymétrique, mais biologique, de l'étagement est le meilleur argument en faveur d'une valeur mondiale du système proposé.

E) BATHYAL

L'étage bathyal correspond aux peuplements qui occupent le talus continental et la portion des fonds à pente adoucie qui se trouve immédiatement au pied de ce talus. Primitivement (PERES, 1958; PERES et PICARD, 1958) une distinction avait été faite entre les formations du talus lui-même (étage épibathyal) et celles du pied du talus (étage mésobathyal).

Au XVe Congrès International de Zoologie (Londres 1958) le Dr. A.F. BRUUN a émis l'opinion que cette séparation que nous avions faite était injustifiée. Nous avons repris l'étude de nos propres documents et de ceux des auteurs, et nous pensons, en effet, qu'il y a lieu de réunir ces deux étages en un seul, appelé bathyal, ce qui correspond d'ailleurs également à l'opinion de ZERNOV (1949) et de ZENKEVITCH (1954). Les critères que nous avons invoqués nous paraissent devoir être rejetés à la lumière de nos plus récentes observations en Méditerranée et en Atlantique, appuyées, bien entendu, sur les travaux de nos devanciers. Sur les substrats meubles fins (vases) en effet :

a- Le renouvellement des faunes de Décapodes *Natantia* n'est pas à retenir, car ce sont là des formes benthonectoniques, et nous savons maintenant que plusieurs d'entre elles se déplacent le long du talus, dans un sens ou dans l'autre, au moment de la reproduction.

b- La localisation de certaines Hexactinellides paraît en rapport avec un régime de circulation de fond particulièrement faible correspondant à des zones de décantation plus intense de matières organiques en suspension.

c- Il y a, depuis la fin du système littoral jusqu'aux environs de 3 000 m de profondeur, un ensemble faunistique qui reste inchangé et qui affirme l'indépendance de l'étage bathyal par rapport à l'étage abyssal. Ce fond commun d'espèces comprend, par exemple, pour la Méditerranée, les espèces suivantes, endobiontes du sédiment : *Dentalium agile*, *Siphonodentalium quinquangulare*, *Abra longicallus* et *Callocaris macandreae*.

Les renouvellements signalés dans l'Atlantique Nord-oriental, bien étudiés par LE DANOIS (1948) pour les faunes d'Echinodermes, n'entament en rien l'unité de ce fond faunistique commun, et ne constituent peut-être que de simples faciès de cette biocoenose des vases bathyales. L'étude de ces faunes d'Echinodermes demande d'ailleurs à être reprise, aussi bien localement que sur le plan mondial, de façon à tenter de dégager d'éventuelles lois générales de la distribution de certaines unités systématiques de cet embranchement.

Les études faites dans l'Océan Pacifique par N.G. VINOGRADOVA (1958) conduisent d'ailleurs aux mêmes conclusions, à savoir : unité de l'étage bathyal; limite entre cet étage et l'étage abyssal située vers 3 000 m avec une assez large zone de transition. Cette limite inférieure de l'étage bathyal correspond à la fois à la limite inférieure d'extension de la plupart des espèces circalittorales eurybathiques et à un renouvellement assez radical des peuplements (VINOGRADOVA, 1958; PERES et PICARD, 1959). Il nous paraît souhaitable, ici encore, d'adopter des critères biologiques de séparation des étages bathyal et abyssal, plutôt que de leur assigner comme le fait BRUUN (1956) une séparation correspondant à l'isotherme de 4°C, dont la profondeur dépend, malgré tout, assez largement de la latitude.

F) ABYSSAL

L'étage abyssal correspond aux peuplements de la grande "plaine" à pente très faible qui s'étend depuis la pente adoucie du pied du talus jusque vers 6 000-7 000 m, profondeur à laquelle commencent les grands ravins (ou les grandes fosses) de l'étage suivant. Il paraît être essentiellement caractérisé : - par un renouvellement assez radical de la faune, portant notamment sur les Holothuries, Elasmobranches; - l'appauvrissement général du peuplement; - la disparition quasi totale des espèces eurybathiques en provenance du plateau continental.

G) HADAL

L'étage hadal (BRUUN, 1956), dit aussi ultra-abyssal par les auteurs russes, englobe les fonds des ravins et des fosses dépassant 6 000 - 7 000 m. Il est caractérisé par un appauvrissement quantitatif et qualitatif du peuplement (absence d'un certain nombre de grandes unités systématiques) et par la présence de Bactéries, dites barophiles, adaptées à vivre sous des pressions dépassant 600 - 700 atmosphères (cf. p. 101).

Les trois derniers étages : Bathyal, abyssal, hadal, constituent le système profond ou système abyssal caractérisé par l'absence de lumière, donc de végétation chlorophyllienne, et aussi par des pressions élevées (et d'autant plus élevées que la profondeur est plus grande).

L'étage hadal n'existe évidemment pas en Méditerranée, et l'existence même de peuplements véritablement abyssaux pose un problème qui n'est pas encore résolu (cf. p. 101).

2. NOTIONS FONDAMENTALES D'ÉCOLOGIE BENTHIQUE

Pour faciliter la compréhension des pages qui vont suivre il nous paraît nécessaire de rappeler ou de préciser quelques notions fondamentales utilisées dans les recherches de bionomie marine du domaine benthique.

Tout d'abord il importe de rappeler la signification du concept de biocoenose tel que l'a défini son créateur, MÖBIUS, précisément à propos d'un groupement d'espèces marines benthiques. La BIOCOENOSE est un "groupement d'êtres vivants correspondant par sa composition, par le nombre des espèces et des individus, à certaines conditions moyennes du milieu, groupement d'êtres qui sont liés par une dépendance réciproque et se maintenant en se reproduisant dans un certain endroit de façon permanente". La notion de biocoenose est inséparable de celle de BIOTOPE. Celui-ci est défini comme une aire géographique, de surface ou de volume variable, soumise à des conditions dont les dominantes sont homogènes. Le terme de COMMUNAUTE, employé notamment par PETERSEN lors des recherches sur le benthos de la mer Danoise, est, à notre sens, à peu près synonyme de biocoenose, bien que son auteur base cette notion essentiellement sur des considérations quantitatives, en l'espèce sur les animaux numériquement et pondéralement dominants. Il est cependant un peu moins précis en ce sens qu'il ne sous-entend pas le lien d'interdépendance entre les espèces, lien que postule pour la biocoenose la définition de MÖBIUS. Il semble que la nuance soit d'ailleurs de peu d'importance, car, même lorsque la nature des liens d'interdépendance entre les espèces ne nous est pas connue, il n'en reste pas moins que de tels liens existent, et il est évident qu'il en existe pratiquement toujours, du moins entre certaines espèces de la biocoenose.

D'autre part, le terme de biocoenose implique la prise en considération simultanée de la flore et de la faune, cette dernière subsistant seule à partir d'une certaine profondeur.

Nous pensons que le terme d'association doit être rejeté. En effet, si ce terme est employé dans un sens très précis par les phytosociologues des milieux terrestres, il a été, en revanche, employé par des botanistes et des zoologistes dans des acceptions trop variées pour qu'on puisse songer à en limiter l'emploi futur par une définition précise.

Par ENCLAVE, nous entendons l'existence, locale et pour des raisons microclimatiques, d'une biocoenose à l'intérieur d'une surface occupée par une autre biocoenose. Il peut y avoir des enclaves d'un étage dans un autre étage, mais, dans ce cas, et en règle générale, les enclaves que l'on observe dans un étage déterminé sont constituées par des peuplements de l'étage qui vient immédiatement en-dessous de lui.

Une biocoenose présente un FACIES particulier lorsque la prédominance locale de certains facteurs écologiques entraîne l'exubérance d'une ou d'un petit nombre d'espèces (que cette ou ces espèces soient ou non caractéristiques de la biocoenose), sans que pour cela la composition qualitative de la biocoenose en soit affectée. Cette définition est donc plus large que celle des phytosociologues. Dans les horizons superficiels, une CEINTURE n'est pas autre chose qu'un faciès provoqué par l'humectation : comme cette dernière décroît progressivement à mesure que l'on monte en altitude, la ceinture se présentera sous forme d'une bande plus ou moins parallèle à la ligne de rivage, à une altitude correspondant à une humectation déterminée; lorsqu'une ceinture est très dense, elle peut rarefier notablement les espèces caractéristiques de la biocoenose qu'elle masque. Etant donné que les termes faciès et ceinture n'ont de signification qu'en fonction d'une ou d'un petit nombre d'espèces déterminées, on dira donc faciès de telle espèce (alors qu'on dit biocoenose à telle espèce) (1).

En fonction de la périodicité des saisons, les biocoenoses marines peuvent présenter des ASPECTS SAISONNIERS. Dans le domaine marin, les aspects saisonniers essentiels ne sont pas concomitants de ceux du domaine terrestre : en effet, l'eau de mer joue un rôle de "volant thermique" et son refroidissement comme son réchauffement se trouvent retardés par rapport à l'air; les deux aspects saisonniers les plus répandus correspondent ainsi à l'hiver-printemps et à l'été-automne. Les mois d'agitation maxima des eaux superficielles peuvent aussi déterminer des aspects saisonniers en fonction de l'intensité de l'humectation, mais ces aspects saisonniers correspondent précisément, sauf exceptions locales, à la période hiver-printemps.

Par STRATE, il faut entendre toute division nettement tranchée dans l'épaisseur même d'un peuplement; on peut distinguer, en bien des cas, une sous-strate et une strate élevée, et parfois même une ou des strates intermédiaires. La sous-strate et la strate élevée n'appartiennent à la même biocoenose que dans la mesure où la strate élevée ne modifie pas sensiblement les conditions écologiques en dessous d'elle. Ainsi, dans la biocoenose Coralligène, une strate élevée à Gorgones minces et peu denses ne joue aucun rôle modificateur dans le développement de la sous-strate encrou-

(1) En fait, nous éviterons ici, autant que possible, de désigner les biocoenoses par des noms d'espèces caractéristiques, noms qui peuvent varier au gré des révisions systématiques : nous préférons désigner les biocoenoses par des termes caractérisant leur biotope.

tante; par contre, dans les prairies denses de la biocoenose à Posidonies, la frondaison de ces dernières joue le rôle d'un écran diminuant la luminosité en dessous, ce qui provoque l'installation, en sous-strate sur les rhizomes, d'un peuplement à affinité coralligène (peuplement sciaphile qui appartient même à un étage différent de celui de la biocoenose photophile à Posidonies, et qui s'installe alors en enclave sous cette dernière).

Les STADES INITIAUX d'une biocoenose correspondent à l'installation successive et progressive de diverses espèces que nous qualifierons à la suite des phytosociologues, d'espèces pionnières de la biocoenose, et qui en sont généralement les espèces les plus tolérantes. Les STADES DE DEGRADATION d'une biocoenose correspondent à la survivance momentanée, dans des conditions devenues défavorables, de certaines espèces particulièrement résistantes de la biocoenose, ces espèces étant alors souvent en concurrence avec celles d'une autre biocoenose qui tend à supplanter la précédente.

Le terme MODE est employé pour qualifier l'intensité des actions hydrodynamiques superficielles d'une station considérée; tous les intermédiaires existent, évidemment, entre les modes très abrité et très battu.

Par SUBSTRAT, nous entendons, évidemment, le support de tout peuplement benthique. Ce substrat peut-être solide (roches, carènes de navires, épaves, troncs d'arbres, organismes divers, etc.) ou meuble (galets, graviers, sables, vases, détritiques divers). En ce qui concerne les substrats meubles des zones superficielles, il convient de noter que les peuplements que l'on rencontre dans les grèves de galets de taille moyenne en mode faiblement battu ne se rencontrent que dans les grèves de gros galets en mode très battu : ce n'est pas le diamètre du matériel sédimentaire qui compte ici, mais bien les possibilités de brassage de matériel par les vagues. Mode et substrat sont donc liés, dans certains cas du moins.

Par EPIFLORE et EPIFAUNE (c'est-à-dire, globalement, par EPIBIOSE) nous désignons la totalité des espèces sessiles et vagiles qui se trouvent à la surface du substrat; par ENDOFLORE et ENDOFAUNE (c'est-à-dire, globalement par ENDOBIOSE), nous entendons la totalité des espèces sessiles et vagiles qui se trouvent dans les cavités, fissures ou interstices du substrat. Dans le cas de substrats constitués par des roches, on distingue encore les formes EPI LITHES, vivant à la surface de la roche ou dans ses cavités naturelles, et les formes ENDOLITHES, vivant dans les cavités ou galeries qu'elles creusent elles-mêmes. Dans le cas des substrats sableux, les espèces EPIPSAMMIQUES sont celles qui se déplacent à la surface du sédiment; les espèces ENDOPSAMMIQUES sont celles qui vivent dans l'épaisseur du sédiment en déplaçant celui-ci lorsqu'elles se meuvent (elles appartiennent à la macrofaune). Les espèces MESOPSAMMIQUES, enfin, sont celles qui, appartenant à la microfaune, se déplacent dans les interstices ménagés entre les particules des sédiments meubles (sables très généralement).

Lorsqu'on analyse un ensemble de biocoenoses pour s'efforcer de délimiter chacune d'elles, la comparaison des listes floristiques et faunistiques doit permettre de classer les espèces en trois catégories fondamentales.

- CARACTERISTIQUES, c'est-à-dire préférentielles d'un biotope considéré, qu'elles soient abondamment représentées en individus ou bien par exemplaires isolés, qu'elles soient constantes ou sporadiques. On les subdivisera en deux ensembles. Les caractéristiques exclusives sont, quelle que soient leur abondance ou leur dominance, localisées aux stations d'un biotope déterminé, sauf exceptions dont il sera question ci-après sous la dénomination d'espèces accidentelles (en fait, les espèces strictement inféodées à un biotope n'existent pratiquement pas). Les caractéristiques préférentielles d'un biotope y sont nettement plus abondantes que dans tout autre biotope où elles ont alors la signification de simples espèces accompagnatrices.

ACCOMPAGNATRICES, c'est-à-dire dont la présence est aussi normale dans le biotope considéré que dans certains autres. Ce sont :

- a) des espèces localisées à l'étage de la biocoenose envisagée (caractéristiques d'étage);
- b) des espèces indicatrices d'un facteur édaphique (cf. plus loin) déterminé (ce qui peut se cumuler avec a);
- c) des espèces indifférentes, à très large répartition écologique à travers les étages et les biocoenoses, c'est-à-dire ubiquistes.

- **ACCIDENTELLES**, c'est-à-dire caractéristiques exclusives d'une autre biocoenose et présentes, soit en petit nombre et sporadiquement dans un biotope considéré, soit en état de *vitalité réduite* (chétives ou stériles car développées en dehors de leur biotope normal).

Quant aux symbiotes, parasites, commensaux, épiphytes et épizoaires spécialisés, ils doivent évidemment être classés dans la catégorie de l'espèce qui les supporte normalement, dans la mesure où ils accompagnent cette espèce dans tous les biotopes où elle-même se rencontre. En ce qui concerne les espèces susceptibles de se déplacer, on devra tenir compte, dans la composition de la biocoenose, du fait que certaines d'entre elles peuvent quitter une biocoenose déterminée pour se rendre dans une autre, soit au cours des stades successifs de leur développement, soit pour se reproduire, soit pour bénéficier d'une nourriture plus abondante ou plus appropriée.

Quant aux facteurs conditionnant les peuplements marins, il nous a paru utile de chercher à les classer simplement en fonction de leurs conséquences présumées, en attendant que soient entreprises, quand l'appareillage futur le permettra, des mesures précises mettant en évidence leurs incidences respectives.

A) FACTEURS ABIOTIQUES

Ce sont les facteurs, inhérents aux conditions externes des peuplements, qui fixent les limites d'extension des étages, des biocoenoses et des faciès.

a) Facteurs climatiques

On appelle facteurs climatiques des facteurs *généraux* qui régissent la localisation d'un étage donné dans une région naturelle déterminée. Ce sont essentiellement :

- l'humectation, résultant de la combinaison de l'apport d'eau de mer et de l'évaporation (seulement pour les étages superficiels);
- la pénétration quantitative et qualitative de radiations solaires et les facteurs qui lui sont associés (éclairage, température, situation en latitude);
- la pression, et d'autres facteurs à définir, (pour les étages du système profond seulement).

Si les facteurs climatiques existaient seuls, il n'y aurait qu'une seule biocoenose climatique par étage d'une région naturelle, ou bien une succession des biocoenoses climatiques déterminée par des facteurs biotiques (*SERIE EVOLUTIVE CLIMATIQUE*) aboutissant toujours à une biocoenose climatique ultime et stable (encore appelée *CLIMAX*) : en réalité, la multiplicité et l'instabilité des biocoenoses sous-entendent l'intervention d'autres facteurs, les facteurs édaphiques envisagés ci-après. Il est d'autre part, évident que l'ensemble de ces facteurs climatiques doit être reconsidéré pour chaque Province ou Sous-Province biogéographique : du fait d'impératifs paléogéographiques, hydrologiques, etc..., les peuplements sont plus ou moins différents d'une Province ou Sous-Province à l'autre, tout en présentant généralement des homologues ou des équivalences plus ou moins nettes.

b) Facteurs édaphiques

On appelle facteurs édaphiques des facteurs locaux qui viennent perturber ou supplanter les facteurs climatiques en agissant au niveau du substrat ($\epsilon\sigma\alpha\upsilon\sigma$ = sol). Par exemple :

- courants de fond trop violents; trop forte agitation des eaux superficielles; stagnation exagérée des eaux;
- pollution des eaux; turbidité des eaux;
- apports d'eaux douces importants; évaporation relevant exagérément la salinité;
- nature physique (solide ou meuble, avec, dans ce dernier cas, calibrage granulométrique) ou chimique du substrat; déséquilibre momentané d'un rythme sédimentaire;
- contact de masses d'eaux anormalement refroidies ou échauffées (rôle des vents dominants, etc.);
- action modificatrice ou destructrice des entreprises humaines, etc.

La multiplicité des biocoenoses résulte, en fait, de l'action combinée des facteurs climatiques et édaphiques : si certaines biocoenoses sont purement climatiques ou édaphiques, beaucoup résultent de la combinaison des deux types de facteurs et sont alors localisées à un étage au même titre que

les biocoenoses purement climatiques. Dans une biocoenose à prépondérance des facteurs climatiques, l'intervention des facteurs édaphiques provoque, si elle est modérée : des *faciès* particuliers, si elle est forte : une *dégradation*; si elle est très forte : un *remplacement* par une biocoenose à prépondérance des facteurs édaphiques et conditionnée par un seul ou un petit nombre de ces facteurs; si ce ou ces facteurs déterminants sont perturbés ou supplantés par d'autres facteurs édaphiques, cette biocoenose édaphique peut présenter des *faciès*, être dégradée, ou même remplacée par une autre biocoenose édaphique. Ce sont aussi les facteurs édaphiques qui déterminent les stagnations ou les reculs dans l'enchaînement des biocoenoses d'une série évolutive climatique, et ce sont eux également qui peuvent stopper l'épanouissement d'une biocoenose quelconque en ne permettant que l'installation de quelques pionniers. Enfin, certains facteurs édaphiques agissant sur un facteur climatique déterminé (tels que turbidité de l'eau agissant sur l'éclairement, ou intensité hydrodynamique - mode - agissant sur l'humectation) sont susceptibles de faire varier les limites bathymétriques ou altitudinales de certaines biocoenoses et même de certains étages.

B) FACTEURS BIOTIQUES

Ce sont les facteurs, inhérents aux peuplements eux-mêmes, qui, soit modifient les facteurs abiotiques, soit conditionnent l'équilibre de la biocoenose. Par exemple :

a) Modification de la nature du substrat par une biocoenose, ce qui entraîne obligatoirement, au bout d'un laps de temps déterminé, le remplacement de la *biocoenose* d'origine par une autre. C'est, par exemple, ce qui se produit lorsque l'activité concrétionnante envahissante d'un organisme (Algue calcaire, Anthozoaire, Bryozoaire, etc.) conduit à la consolidation d'un fond meuble, par exemple d'un gravier coquillier, qui se trouve ainsi transformé en un substrat solide d'origine biologique, tel le "Coralligène de plateau" de la Méditerranée (cf. p. 80). Il y a, obligatoirement alors, remplacement d'une biocoenose de substrat meuble par une autre de substrat solide. L'évolution inverse est possible également par action des organismes lithophages qui peuvent s'attaquer non seulement aux roches, mais aussi aux édifices calcaires d'origine biologique.

b) Date et vitesse d'installation des diverses espèces d'une biocoenose, entraînant des *interactions* lors de l'accaparement du substrat, ont un rôle déterminant dans l'installation successive des diverses espèces pionnières d'une biocoenose.

c) Modifications de l'équilibre entre prédateurs et proies (par exemple, dans certaines biocoenoses de substrat meuble, équilibre entre Echinodermes et Pélécytopodes), qui interviennent à l'intérieur d'une biocoenose pour y créer des *pseudofaciès*, obligatoirement momentanés, et qui sont trop souvent considérés à tort comme des biocoenoses ou communautés individualisées par certains auteurs qui ne pratiquent que l'étude quantitative. En fait, l'étude quantitative, si elle joue un rôle non négligeable dans l'étude de la productivité des mers, doit, dans les recherches bionomiques et biocoenotiques, être subordonnée à la délimitation qualitative préalable des peuplements.

d) Déplacements nutritiels ou liés à la reproduction chez certaines espèces suffisamment mobiles pour se concentrer localement (parfois hors de leur biotope normal) et temporairement en *foules*, ce qui exclut également la possibilité d'une délimitation quantitative des biocoenoses.

Il reste enfin à préciser que la délimitation entre les divers étages et les diverses biocoenoses ne s'effectue que très rarement suivant une ligne précise : du fait de l'atténuation progressive des divers facteurs vers les limites des biotopes, il y a presque toujours une MARGE de contact entre les divers peuplements, marge plus ou moins large et dans laquelle on observe un mélange de peuplements; bien entendu, l'ampleur de la zone de transition est fonction de l'intensité des gradients des facteurs.

3 - BIOGEOGRAPHIE DU BENTHOS MEDITERRANEEN

Dans son état actuel, et après quinze années de recherches couvrant la presque totalité du Bassin Occidental et des parties importantes du Bassin Oriental, il nous paraît qu'on peut reconnaître dans la région méditerranéenne, du point de vue des peuplements benthiques, un certain nombre d'unités biogéographiques de détail.

A) LA MER D'ALBORAN

Caractérisée par la raréfaction ou l'absence de certaines endémiques méditerranéennes (par exemple *Antedon mediterranea*, *Eunicella cavolini*, etc.) mais, en revanche, par l'intrusion de certaines

formes atlantiques qui ne se retrouvent pas dans le reste de la Méditerranée, et venant aussi bien des régions situées au N de Gibraltar (*Diphasia pinaster*, *Eunicella verrucosa*, etc.) que celles situées au S.

B) LA MEDITERRANEE OCCIDENTALE

On peut y reconnaître trois ensembles distincts :

a) Les côtes d'Afrique Mineure

Depuis la frontière algéro-marocaine jusqu'au Cap Bon. Le peuplement de ces côtes est caractérisé par la présence de la plupart des espèces typiquement méditerranéennes, auxquelles s'ajoutent bon nombre d'espèces d'origine atlantique, aussi bien sénégalaises que nord-atlantiques. Les intrusions actuelles ou récentes d'espèces atlantiques le long des côtes sont évidemment favorisées par le courant d'entrée d'eaux atlantiques lié au caractère déficitaire en eau de la Méditerranée; ces intrusions semblent toutefois bien moins nombreuses qu'en mer d'Alboran et leur importance diminue progressivement d'Ouest en Est en ce qui concerne les espèces d'origine Nord Atlantique.

b) Le Secteur Central

Nous considérons comme faisant partie du secteur central : les côtes d'Espagne de Motril au delta de l'Ebre, les Baléares, la Corse, la Sardaigne, les côtes d'Italie de Piombino au Golfe de Tarente, la Sicile. Ce secteur représente, peut-on dire, le vrai visage de la faune méditerranéenne avec, à la fois, la plupart des endémiques et des éléments atlanto-méditerranéens, et aussi un fort pourcentage d'espèces à affinités subtropicales, parfois rares, mais souvent florissantes telles *Caulerpa prolifera*, *Vermetus (Spirogyllus) cristatus*, etc.). En fait, il y a une certaine superposition des éléments des côtes d'Afrique Mineure et du Secteur central sur les côtes de Sicile et du sud-ouest de l'Italie jusqu'à Naples : par exemple présence abondante du Stelléride *Ophidiaster ophidianus* et du Madrépoire *Astroides calycularis*, espèces d'affinités sénégalaises.

c) Le Secteur Septentrional

Ce secteur comporte : la mer Catalane, le Golfe du Lion, la côte de Provence et la côte Ligure jusqu'à Piombino. Sauf conditions locales (anses protégées contre le refroidissement hivernal) la faune y est caractérisée par rapport au secteur central, par l'affaiblissement très net de l'élément subtropical et par la présence de quelques espèces d'eaux tempérées froides qui paraissent manquer ailleurs. Certaines enclaves géographiques, climatiquement privilégiées et disposées depuis Menton jusqu'à Portofino, s'apparentent cependant beaucoup au Secteur Central.

C) L'ADRIATIQUE

L'Adriatique qui possède en propre certaines espèces endémiques paraît se subdiviser en trois parties (H. HUVE, P. HUVE et J. PICARD) :

a) La Haute Adriatique,

représentée par la portion de cette mer qui s'étend au nord d'une ligne passant au Sud du Monte Conero et au Sud de la Péninsule d'Istrie. Les eaux y sont assez refroidies en hiver, à salinité diminuée, et présentent des marées sensibles. Le stock typiquement méditerranéen y est nettement appauvri, mais certaines formes apparentées au peuplement de l'Atlantique tempéré froid y sont localement exubérantes : *Fucus virsoides*, *Catantella opuntia*, etc.

b) L'Adriatique Moyenne,

incluant, sur la côte italienne, le massif du Gargano, et dont le peuplement est comparable au secteur septentrional du bassin occidental, mais avec un net appauvrissement qualitatif des espèces. Cependant ce secteur est déjà beaucoup plus riche en espèces que la Haute Adriatique.

c) La Basse Adriatique,

qui s'étend sur les côtes italiennes, du Bari au Cap Leuca inclusivement, correspond au mélange des espèces peuplant l'Adriatique Moyenne avec celles de la Méditerranée Orientale. Centrale. Cet aspect se retrouve sur l'autre rive à Corfou.

D) LA MEDITERRANEE ORIENTALE

La Méditerranée orientale Biologique comprend toutes les côtes de la Méditerranée orientale géographique, moins les côtes orientales de Sicile (référables au secteur central de la Méditerranée occidentale) et peut-être aussi les côtes calabraises de la mer ionienne, où H. HUVE, P. HUVE et J. PICARD n'ont trouvé, pour les milieux superficiels que des peuplements sans originalité géographique à base d'espèces répandues partout en Méditerranée. La Méditerranée orientale biologique ainsi délimitée peut se subdiviser en trois secteurs :

a) Le secteur méridional, s'étendant du Cap Bon (Tunisie) à la Syrie, et qui supporte actuellement la plus grande partie des immigrations d'espèces indo-pacifiques par la voie du Canal de Suez.

b) Le secteur central, incluant les côtes de la Turquie d'Asie, l'archipel grec et les côtes de la Grèce, avec comme limite septentrionale en Mer Egée, une ligne joignant le Cap Doro d'Eubée à l'île Antipora. La faune y est caractérisée par la rareté ou l'élimination d'un certain nombre d'espèces (par exemple : *Eunicella* sp. div., *Corallium rubrum*, etc.) et par l'abondance d'espèces à affinités tropicales ou subtropicales dont certaines ne se rencontrent que là en Méditerranée. Certaines espèces endémiques méditerranéennes y sont également localisées.

c) Le secteur septentrional qui, en Mer Egée, s'étend au nord de la ligne joignant le Cap Doro d'Eubée à Antipsara. Les peuplements y sont tout à fait comparables à ceux du secteur septentrional de la Méditerranée occidentale, avec quelques lacunes cependant.

Compte-tenu de ce qui vient d'être exposé ci-dessus, l'ensemble de la Méditerranée n'en apparaît pas moins comme remarquablement homogène du point de vue des peuplements benthiques : les biocoenoses sont partout les mêmes, et seules de faibles modifications dans la composition qualitative et les faciès permettent d'individualiser les bassins et leurs secteurs.

CHAPITRE II

AFFINITES ET ORIGINES DU PEUPLEMENT DE LA MEDITERRANEE ACTUELLE

1 - LES AFFINITES DU BENTHOS MEDITERRANEEN AVEC LES AIRES VOISINES

Si l'on envisage tout d'abord le contexte biogéographique mondial, il apparaît que la Méditerranée ne constitue pas une unité mais doit, au contraire, être rattachée aux régions voisines de l'Atlantique, c'est-à-dire la "région lusitanienne" qui va pratiquement de Gibraltar à l'entrée de la Manche, et la "région mauritanienne" qui va de Gibraltar au Cap Blanc et inclut les Açores, les Canaries et Madère (alors que la faune, actuelle tout au moins, des Iles du Cap Vert présente davantage de caractères subtropicaux). En fait, ce rapprochement avec l'Atlantique est surtout valable pour la Méditerranée occidentale. La Méditerranée orientale montre davantage d'éléments faunistiques d'affinité subtropicale, mais il est difficile de donner des précisions à l'heure actuelle, tant sont incomplètes nos connaissances sur ce bassin. Les analogies qui existent entre la Méditerranée occidentale et les deux régions ci-dessus mentionnées de l'Atlantique (dont l'extension géographique est remarquable : environ 40 degrés de latitude) n'a rien d'étonnant.

En effet, tandis que les côtes de la région mauritanienne ont des eaux anormalement froides pour leur latitude par suite de remontées d'eaux plus profondes (upwelling), les côtes de l'Europe occidentale ont, au contraire, des eaux anormalement chaudes pour leur latitude en raison du Gulf-Stream.

NORDGAARD a établi qu'il y a 60 % d'espèces communes entre les côtes de Norvège et la Méditerranée occidentale, mais, en fait, comme l'écrit EKMAN (1953), l'entrée de la Manche représente la limite d'un pourcentage non négligeable d'espèces méditerranéennes. Pour les Décapodes, par exemple, alors que seulement 14 % des genres méditerranéens et 9 % des espèces méditerranéennes sont arrêtés aux côtes Nord de l'Espagne, les chiffres sont respectivement de 27 % et de 28 % pour l'entrée de la Manche.

Cependant, il existe un nombre non négligeable d'espèces méditerranéennes qui s'étendent dans les eaux de l'Atlantique beaucoup plus loin vers le Nord, jusque dans la région boréale, mais il faut bien noter que beaucoup de ces espèces sont, en fait, cantonnées au Nord du bassin occidental et doivent être considérées comme immigrées en Méditerranée au moment de la pénétration des faunes quaternaires dites "froides" (cf. plus loin).

Pour se faire une opinion justifiée des affinités de la Méditerranée avec les régions géographiques voisines, il est indispensable de se référer à une statistique comparative portant sur des Invertébrés benthiques les uns sessiles, les autres vagiles. Comme Invertébrés sessiles, nous avons choisi les Hydroides dont beaucoup présentent un stade pélagique de longue durée, et les Ascidies qui, au contraire, ont un stade larvaire pélagique extrêmement court. Comme Invertébrés vagiles, nous avons choisi les Crustacés Décapodes Marcheurs et les Echinodermes, la plupart à stade larvaire pélagique.

Espèce à répartition Méditerranéenne et....	Hydroïdes (192 espèces envisagées)	Crustacés Décapodes Marcheurs (129 espèces envisagées)	Echinodermes (107 espèces envisagées)	Ascidies (132 espèces envisagées)
Nord Atlantique (dans un sens \pm large) :	41,6 %	56,6 %	50 %	31,8 %
Sénégalienne :	0 %	17,9 %	14 %	2,2 %
Centrale Atlantique (les deux rivages subtropicaux de l'Atlantique) :	3,6 %	2,3 %	4,6 %	1,7 %
Circumtropicale :	10 %	2,3 %	0,9 %	4,5 %
Cosmopolite :	17,2 %	4,6 %	2,8 %	5,3 %
Indo-Pacifique (introductions par le canal de Suez) :	0 %	3 %	0,9 %	3,2 % ⁽¹⁾
Endémiques :	27,1 %	13,2 %	26,1 %	50,4 %

Il ressort de ce tableau que ce sont les espèces à répartition nord-atlantique et les endémiques qui sont, et de très loin, les mieux représentées; en d'autres termes, le Bassin Méditerranéen peut être considéré comme une sous-province de la Province Nord-Atlantique. Outre le nombre élevé de ses endémiques, cette sous-province est également caractérisée par une assez forte proportion d'espèces des eaux tièdes (soit Sénégalienne, soit Centrales-atlantiques, soit Circumtropicales), et, pour certains groupes tout au moins, par un pourcentage fort élevé d'espèces cosmopolites.

Notons encore que pour les Ascidies, qui sont, parmi les divers groupes considérés, les espèces les moins douées de facultés de déplacement, le pourcentage plus faible de nord-Atlantiques est compensé par un pourcentage plus fort d'endémiques. D'ailleurs, le pourcentage des endémiques est en raison inverse de la mobilité des individus des divers groupes (13,2 % pour les décapodes marcheurs, 26,1 % pour les Echinodermes, 27,1 % pour les Hydroïdes et 50,4 % pour les Ascidies). Les autres chiffres ne peuvent guère être sujets à spéculations, les différences constatées entre les divers groupes pouvant fort bien résulter d'une connaissance encore insuffisante de leur répartition géographique.

Il conviendra d'envisager successivement, dans les pages qui suivent, les étapes de la formation de la faune méditerranéenne, c'est-à-dire son origine.

2 - LES ORIGINES. HISTOIRE DE LA MEDITERRANEE QUATERNAIRE

Depuis l'étude des origines du peuplement méditerranéen qui figurait dans la première rédaction de cet ouvrage, nous avons donné (-) un nouvel état de la question, auquel le présent texte emprunte beaucoup, ainsi qu'à une excellente synthèse, encore en cours d'impression au moment où nous écrivons ces lignes (1963) et rédigée par P. MARS à la fin de 1962.

Pendant la plus grande partie du Tertiaire, la Méditerranée n'était qu'une portion de la grande Mer Mésogène (Tethys), portion largement ouverte sur les régions indo-pacifiques et peuplée par une faune dite "ELEMENT PALEOMEDITERRANEEN", de caractère nettement tropical.

Du fait du refroidissement climatique général, cette faune décroît graduellement au cours du Pliocène, alors que se sont fermées les communications avec l'Indopacifique. Certaines de ces espèces se modifient sur place pour donner naissance à l' "ELEMENT ENDEMIQUE". La Méditerranée

(1) Il convient d'ajouter une espèce d'Ascidie (0,8 %) qui n'est encore connue que de la Méditerranée et de Java : *Amaroucium profundum*, dont on ne sait s'il s'agit d'une circumtropicale à répartition mal connue, ou d'une introduction récente par Suez.

devient progressivement une mer tempérée, caractère qu'elle conservera définitivement, et reçoit, en provenance de l'Atlantique, l' "ELEMENT ATLANTO-MEDITERRANEEN" qui restera à peu près constant jusqu'à l'époque actuelle, où il constitue l'élément principal des peuplements. Une autre conséquence du rafraîchissement des eaux de surface est la remontée d'espèces qui, au Pliocène, étaient cantonnées dans des peuplements plus profonds, par exemple *Amussium cristatum* (MARS, 1963).

Pendant la première régression post-astienne et pendant la première partie de la transgression qui suit, c'est-à-dire au Calabrien moyen, apparaît, en surimpression à l'élément atlanto-méditerranéen et aux survivants de l'élément paléoméditerranéen, un "ELEMENT SEPTENTRIONAL" composé d'espèces (1) actuellement dominantes (ou mêmes localisées) dans la partie septentrionale de l'Atlantique Nord : *Buccinum undatum*, *Chrysodomus sinistrorsus*, *Natica montagui*, *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandica*, *Pecten maximus*, *Cyprina islandica*, *Macoma perfrigida*, *Mya truncata*, *Cochlodesma praetense*, etc.

La fin du cycle calabrien (Calabrien supérieur) montre une faune tempérée avec nette régression du nombre des espèces citées ci-dessus. Si l'on relève encore *Buccinum undatum*, *Chrysodomus sinistrorsus* et *Cyprina islandica*, on trouve surtout, en compagnie de certains survivants de l'élément paléoméditerranéen, des espèces d'eaux tempérées : *Pecten jacobaeus*, *Chlamys varia*, *Chl. flexuosa*, *Arca diluvii*, *Cardium tuberculatum*, *Nassa gibberula*, *Murex trunculus* var. *conglobata*. P. MARS (1963) fait très justement remarquer que la présence simultanée dans ces formations de *Nucella lapillus* (espèce plutôt septentrionale) et de *Turris undatiruga* (espèce méridionale), permet d'avoir une indication d'ordre climatologique sur les formations en question; en effet, actuellement les deux espèces coexistent dans les parages de Gibraltar où la température des eaux superficielles est de 21° C en été et de 15° C en hiver.

Le Sicilien inférieur, voit le retour des faunes septentrionales correspondant à une nouvelle pénétration d'eaux atlantiques en profondeur. La faune sicilienne diffère de la faune calabrienne surtout par l'extinction accrue des survivants de l'élément paléo-méditerranéen; mais il s'y ajoute cependant quelques nouvelles espèces septentrionales telles : *Trichotropis borealis* et *Chlamys tigrina*. Le stock des survivants de l'élément paléoméditerranéen et le stock des espèces septentrionales réintroduites à cette époque sont à peu près équivalents et ne se représentent chacun qu'environ 4 % de la faune totale de la Méditerranée sicilienne, ce qui n'implique donc nullement que la température des eaux ait alors été sensiblement plus fraîche que la température actuelle. Comme pour le Calabrien la série de remblaiement sicilienne amène le retour de formations plus littorales et la disparition de tout indice de faune de type septentrional au Sicilien supérieur (P. MARS 1963).

Un petit épisode (Paléotyrhénien), assez mal caractérisé en mer Méditerranée, atteignant une trentaine de mètres par rapport au plan d'eau actuel, ne montre que des faunes littorales banales, à l'exception peut-être de *Trochus bullula* (P. MARS - 1963).

Beaucoup plus importante est la transgression suivante correspondant au Tyrrhénien vrai, désigné par P. MARS sous le nom de Eutyrrhénien. Dans ces dépôts littoraux qui correspondent à une mer qui ne semble pas avoir transgressé de plus d'une douzaine de mètres au dessus du plan d'eau actuel, on voit se superposer au stock tempéré atlanto-méditerranéen et à l'élément endémique un élément nouveau, qu'on peut appeler "ELEMENT SENEGALIEN". Les plus marquantes des espèces, aujourd'hui éteintes, sont : *Strombus bubonius*, *Natica turtoni*, *Cantharus viverratus*, *Cymatium trigonum*, *Conus testudinarius*, *Acteocina knockeri*, *Arca plicata*, *Brachydontes senegalensis*, *Mactra largillierti*, *Tugonia anatina*. Certaines de ces espèces sénégalaises survivent encore en Méditerranée (où elles paraissent d'ailleurs en voie de régression ou de localisation dans des portions plus chaudes) : *Fissurella nubecula*, *Scalaria crenata*, *Pirenella conica*, *Cypraea lurida*, *Purpura haemastoma*, *Mitra fusca*, *Clavatula nifat*. Ces espèces qui vivent actuellement sur les côtes du Sénégal ne sont pas véritablement tropicales, comme on peut le constater en consultant les cartes d'isothermes de cette aire de l'Atlantique central. Il est très vraisemblable que diverses espèces d'Ascidies, connues uniquement du Sénégal et de divers points du bassin oriental (côtes E de Tunisie notamment) doivent être considérées comme des relictas tyrrhéniennes.

D'après P. MARS les faunes profondes eutyrrhéniennes ne sont pas identifiées avec certitude.

Des traces d'un rivage plus récent (Néotyrrhénien de P. MARS) et ne dépassant guère deux mètres au dessus du plan d'eau actuel, correspondent à une faune littorale, où le stock Sénégalien est en très nette régression.

La régression suivante, dernière en date, correspond à la glaciation du Würm et nous a laissé une riche faune fossile actuellement encore submergée et constituant l'essentiel des thanatocoenoses

(1) Précédemment désignées par nous sous le nom de "celtiques" ou "boréales".

que l'on drague principalement sur le haut de la pente continentale. Cette faune se caractérise par une nouvelle pénétration en Méditerranée de l'élément septentrional : *Buccinum undatum*, *Cyprina islandica*, *Chlamys islandica*, *Macoma perfrigida*, *Panomya arctica*, *Mya truncata*, *Modiolus modiolus*, etc. (espèces actuellement disparues de la Méditerranée), accompagnées alors du très abondant *Chlamys septemradiata*. Dans ces thanatocoenoses, il ne subsiste plus aucun vestige de l'élément paléoméditerranéen (ce qui permet de différencier ces gisements de ceux du Calabrien et du Sicilien). Dans les gisements du Golfe du Lion, non seulement 20 % des espèces appartiennent à cet élément septentrional, mais encore leur abondance en individus donne à l'ensemble du peuplement un aspect très particulier; cet aspect extrême se retrouve dans la partie septentrionale du Bassin occidental (Golfe de Gênes, côtes occidentales de Corse, Côtes de Provence, Golfe du Lion, côtes Catalanes), côtes des Baléares, ainsi que sur les côtes d'Algérie et dans la mer d'Alboran. Ailleurs (sud de l'Italie, Seuil siculo-tunisien, Méditerranée orientale), seul paraît avoir vécu le *Chlamys septemradiata*, sur un fond d'espèces très peu différent des faunes actuelles. Comme l'un d'entre nous a eu l'occasion de retrouver cette dernière espèce actuellement vivante, au large des côtes méridionales de la Mer d'Alboran, il apparaît donc que le refroidissement des eaux n'a été que peu sensible dans le Bassin Oriental, mais que des refroidissements, dont il ne faut cependant pas surestimer l'importance, ont intéressé certaines zones du Bassin occidental, zones qui ont encore actuellement des eaux plus fraîches qu'ailleurs. Tout en expliquant la réintroduction momentanée de l'élément septentrional, cette interprétation tient compte de la nécessité d'admettre que beaucoup d'espèces d'affinité subtropicale aient alors survécu dans des portions privilégiées de la Méditerranée. Le *Chlamys septemradiata* tolère, en Atlantique, des salinités de l'ordre de 36,5‰, et il est probable que s'il ne dépasse pas vers l'Est, en Méditerranée actuelle, la mer d'Alboran, c'est parce que la salinité y est trop élevée pour lui, alors que la température lui serait cependant encore tolérable.

La plupart des espèces de l'élément septentrional ont des marges écologiques incompatibles avec les caractéristiques thermiques actuelles de la Méditerranée, mais pourraient y exister si la température de la couche homotherme profonde s'abaissait de quelques degrés seulement. Cependant, V.L. LOOSANOFF a établi que *Cyprina islandica*, chef de file de l'élément septentrional, se reproduit actuellement, sur la côte atlantique nord-américaine, au moment où la température estivale de l'eau atteint 13°,5 C. La grande abondance locale de cette espèce dans ses gisements connus, correspond peut-être à la continuité dans l'année de conditions thermiques particulièrement favorables dans la zone où régnait l'homothermie, ce qui paraît confirmé par l'absence de bourrelets d'accroissement chez les *Modiolus modiolus* des mêmes gisements (alors que cette dernière espèce en présente de très marqués dans ses habitats littoraux actuels). Par ailleurs, l'aire de distribution présente de ces espèces couvre des régions où la salinité reste toujours inférieure aux valeurs observées dans la Méditerranée actuelle, l'augmentation relativement récente de cette salinité des eaux étant peut-être, d'ailleurs, le principal responsable de la régression de l'élément septentrional.

Quant aux formes littorales correspondant aux gisements würmiens submergés, elles sont mal connues, mais paraissent assez banales, c'est-à-dire curieusement dépourvues de formes septentrionales comme de formes sénégalaises. Un exemple particulièrement intéressant est la pullulation locale sur le rebord du plateau continental, des valves mortes de *Venus casina*, excellente indicatrice de courants de fonds.

Après la grande déglaciation postwürmienne, le plan d'eau ne paraît guère avoir dépassé le niveau actuel. L'augmentation de la salinité a amené vers cette époque l'extinction de la quasi-totalité des espèces septentrionales, laissant subsister les deux compartiments faunistiques essentiels suivants : le fond majoritaire atlanto-méditerranéen (entré au Pliocène) et l'élément endémique (formé en majorité au Calabrien-Sicilien). A ces deux ensembles numériquement dominants s'ajoutent (le plus souvent localement) les rescapées sénégalaises (entrées au Tyrrhénien proprement dit) et quelques rescapées septentrionales (entrées au Würm).

A l'époque récente et actuelle, certaines espèces sont venues, et viennent encore, s'ajouter à cet ensemble, mais nous touchons là à la question des modifications récentes du peuplement méditerranéen, question qui sera envisagée plus loin.

En résumé, il nous paraît que l'histoire plio-quaternaire du peuplement de la Méditerranée ne résulte nullement comme on l'a cru longtemps de variations généralisées de la température des eaux ayant entraîné des alternances de faunes chaudes et froides. L'origine essentielle des vagues successives d'espèces, tantôt boréales, tantôt méridionales, ayant pénétré en Méditerranée, doit être plutôt recherchée dans des modifications du régime des courants dans le Détroit de Gibraltar, modifications liées aux oscillations climatiques (BLANC, PERES et PICARD, 1959 - PERES et PICARD (1959)).

Le mécanisme de ces modifications, détaillé par P. MARS, (1963), pourrait être le suivant :

Dans les périodes où prévalent les conditions d'un interglaciaire bien caractérisé, la région méditerranéenne connaît un climat chaud et aride et une balance des eaux nettement déficitaire, entraînant une pénétration plus importante d'eaux atlantiques par le détroit de Gibraltar, l'épaisseur de ce courant W-E étant évidemment augmentée. L'Atlantique étant lui-même dans une période où les isothermes, eaux tropicales, s'étendent plus largement vers le N (ce qui peut modifier l'emplacement des provinces biogéographiques) toutes les conditions sont réalisées pour permettre, à la fois, l'introduction de faunes littorales méridionales, et leur maintien dans un milieu méditerranéen, de salinité et de température relativement élevées, et qui leur est donc favorable.

La température de la couche homotherme profonde se trouve également relevée, puisque la température des eaux de surface du mois le plus froid de l'année (qui conditionne la température profonde) est elle-même relevée; les conditions sont donc alors impropres à la survivance des formes boréales qui ont pu être mises en place préalablement.

En période glaciaire, la régression eustatique entraîne un abaissement du plan d'eau, au niveau de Gibraltar comme ailleurs. De plus le déplacement de la zone aride vers le Sud fait que la zone tempérée humide et fraîche vient occuper les régions méditerranéennes. Dans ces conditions, du fait des précipitations et de l'accroissement des apports fluviaux, la balance des eaux de la Méditerranée devient excédentaire et le sens des courants au niveau de Gibraltar se trouve inversé c'est-à-dire qu'il y a un courant superficiel de sortie d'eaux méditerranéennes vers l'Atlantique, et un contre-courant d'eaux atlantiques dirigé vers la Méditerranée (contre-courant qui intéresse des eaux atlantiques d'autant plus profondes que l'épaisseur de la couche d'eau dans le détroit est augmentée). En même temps les caractéristiques hydrologiques des eaux méditerranéennes changent profondément : les eaux superficielles voient leur température et surtout leur salinité abaissées; les couches profondes; alimentées à la fois par des phénomènes de "cascading" ou autres processus de descente d'eaux superficielles d'une part, et par les eaux atlantiques d'autre part, voient leur température et leur salinité diminuées; ces dernières ont une salinité et une température d'autant plus basses que dans l'Atlantique les eaux boréales se sont trouvées décalées vers le Sud par le changement de climat. Toutes les conditions se trouvent donc réalisées pour permettre à la fois l'introduction de peuplements d'origine boréale en profondeur, et leur maintien dans un milieu méditerranéen dont la température et la salinité sont favorables à ces espèces "tempérées-froides".

Le terme de "peuplements de profondeur" ne doit d'ailleurs pas faire illusion; en fait il s'agit de formes des étages Circalittoral et Bathyal; dans ces étages, au moins, l'importance des échanges verticaux et horizontaux assurent certainement une excellente circulation des matières organiques lesquelles sont, d'autre part, produites, dans la couche euphotique, en quantités beaucoup plus importantes qu'à présent ou qu'en période chaude (importance des apports minéraux d'origine continentale; importance du "mixage vertical"). Cette production planctonique élevée et la circulation active des matières organiques dans les eaux du plateau continental et du talus permettent l'existence de peuplements benthiques denses, et dont la biomasse devait être assez comparable à celle de diverses biocoenoses benthiques de l'actuel Atlantique boréal (cf. les florissants peuplements quaternaires de Coraux profonds ahermatypiques de l'étage bathyal signalés par BLANC, PERES et PICARD - 1959; ou les très riches peuplements de Pélécytopodes de l'élément septentrional des canyons de la côte des Albères).

L'hypothèse de l'inversion des courants, qui est en fait une certitude, explique également que les vagues successives d'immigration fassent intervenir des faunes très littorales pendant les interglaciaires, et des faunes plus profondes (circalittorales ou bathyales) pendant les périodes glaciaires.

P. MARS (1963) insiste aussi, à juste titre sur le fait que ces "variations ne sont pas faites selon le schéma simple d'un petit nombre de maxima glaciaires et interglaciaires bien séparés", mais par avancées et reculs successifs d'amplitude moindre. Certes les effets maxima sont enregistrés à peu près au moment des phases maximales glaciaires ou interglaciaires, mais les oscillations secondaires ont aussi leurs conséquences. Il y a également des effets retardés : le plus évident est celui qui est en rapport avec la fonte des masses glaciaires en période de déglaciation, et qui est susceptible de prolonger en Méditerranée, pendant une partie de la phase transgressive glacio-eustatique suivante, des conditions favorables à la survie des formes septentrionales.

3 - LA FAUNE BENTHIQUE MEDITERRANEENNE ET SES ALTERATIONS ACTUELLES OU RECENTES

A) ESPECES MEDITERRANEENNES A REPARTITION ATLANTIQUE

Nous avons dit plus haut que l'énorme majorité des espèces du benthos méditerranéen actuel est d'origine atlantique et nous venons d'évoquer les étapes successives de mise en place des faunes d'origine septentrionale et d'origine sénégalienne. Mais les échanges floristiques et faunistiques ne se sont pas arrêtés à l'aurore de la protohistoire.

A l'époque récente et actuelle, il y a incontestablement un certain nombre d'espèces qui entrent en Méditerranée par le détroit de Gibraltar, grâce au courant d'entrée d'eaux atlantiques. La modification graduelle des facteurs hydrologiques, lente le long des côtes d'Afrique mineure, plus rapide le long des côtes espagnoles, fait que c'est surtout le long des premières que s'étendent ces espèces. Par exemple, *Laminaria ochroleuca* (de Bretagne aux Canaries) va jusqu'à Alger, *Patella salfiana* (de l'Angola) jusqu'à Mostaganem, *Trinia candidula* (de Madère et des Canaries) jusqu'aux côtes d'Oranie, *Siphonaria pectinata* (du Sénégal) jusqu'au Cap Matifou (Algérie) et jusqu'à Motril (Espagne), *Lithophaga aristata* (du Sénégal à Biarritz) jusqu'à Malte et aux Baléares, *Mytilus perna* (côte occidentale d'Afrique) jusqu'à Philippeville (Algérie) et Motril (Espagne), *Eastonia rugosa* (Portugal, Canaries, Maroc) jusqu'à Oran et Malaga, *Mesalia brevis* (Sénégal) jusqu'à Alger, *Arbaciella elegans* (Angola) jusqu'à Majorque et au seuil Siculo-tunisien.

Parmi les Poissons benthiques, on peut citer aussi quelques formes qui entrent certainement avec les eaux atlantiques et suivent celles-ci, plus ou moins loin au delà de Gibraltar, le long des côtes d'Afrique du Nord.

En résumé, le nombre des immigrants actuels de l'Atlantique vers la Méditerranée paraît assez restreint et ces immigrants restent localisés surtout aux côtes du Nord-Ouest de l'Afrique, celles-ci étant plus directement baignées par le courant atlantique, quoique celui-ci ne soit en réalité qu'une sorte de veine liquide passant à quelques kilomètres de la côte, et non une vaste nappe touchant directement celle-ci (BERNARD).

Le cas des espèces subtropicales *Astroïdes calycularis* et *Ophidiaster ophidianus*, qui se surimposent dans la Méditerranée Sud-occidentale aux faciès occidentaux normaux du Coralligène, doit être traité ici. Ces espèces ont une curieuse répartition géographique qui va de la Guinée à la côte occidentale du S de l'Italie (jusqu'à Naples) en passant par l'Afrique du Nord et la Sicile. Etant données leurs affinités subtropicales nettes, on ne peut que s'étonner qu'elles ne s'étendent pas au bassin oriental où elles trouveraient des conditions hydrologiques favorables, ceci d'autant plus qu'elles existent sur la côte Est de Sicile, ce qui constitue une excellente tête de pont pour une pareille pénétration. Il faut noter cependant une station isolée d'*Ophidiaster* à Rhodes (transport occidental sur la carène d'un navire ?) et des exemplaires isolés de ce même Echinoderme jusqu'au Sud de Gênes.

Si *Astroïdes calycularis* n'a pu s'étendre vers l'Est, c'est que :

- sa vie larvaire pélagique est des plus courtes (il faudrait étudier *Ophidiaster* à ce point de vue);
- cette espèce "chaude" n'a pu se propager vers l'Est en faisant le tour par la voie du Nord, c'est-à-dire par l'Adriatique qui est une mer trop froide;
- cette espèce "coralligène" n'a pas pu se propager vers l'Est en passant par le Sud, car c'est une région où il n'y a pratiquement pas de Coralligène, tous les substrats étant sablovaseux aux profondeurs où pourrait se faire le concrétionnement.

Depuis son extension maxima, vers le Nord, jusque sur les côtes des Alpes Maritimes françaises (au Néotyrhénien) *Astroïdes* a reculé le long de la côte italienne. A l'échelle même d'une génération humaine, l'espèce recule encore. Connue au XIX siècle au Nord de Naples, elle ne paraît plus exister qu'au Sud de cette ville (récoltée par la Station Marine d'Endoume à Capri, et recherchée en vain à Ischia).

B) ORIGINE DES ESPECES MEDITERRANENNES A REPARTITION INDO-PACIFIQUE

La Méditerranée ne renferme que très peu d'espèces à répartition Indo-pacifique, et encore celles-ci ne sont-elles probablement que des circumtropicales ou des cosmopolites dont la répartition

est incomplètement connue (l'Opisthobranchie *Caloplocamus ramosus*, l'Ascidie *Amaroucium profundum*, la Polychète *Pallasia porrecta*). Plus nombreux sont les cas d'espèces géminées comme : *Lysmata seticaudata* (Médit.) et *L. ternatensis* (Indo-Pacif.), *Dromia vulgaris* (Médit.) et *Dromia Dromia* (Indo-Pacif.), *Octopus Macropus* (Médit.) et *O. variabilis* (Japon), *Posidonia oceanica* (Médit.) et *P. australis* (S Australie).

Notons encore toute une série de genres d'animaux qui sont représentés uniquement dans la région Atlantoméditerranéenne d'une part et dans la région Indo-Pacifique occidentale d'autre part : *Pteroides*, *Maia*, *Eurynome*, *Amphipalaemon*, *Echinothrix*, *Pseudocucumis*, toute la famille des *Sepiolidae*, divers genres de poissons, etc. La répartition de ces genres peut s'expliquer, aussi bien par le fractionnement de la mer mésogéenne, que par une possibilité temporaire de passage par les régions boréales à une période où les eaux ne présentaient pas les caractéristiques actuelles.

Des possibilités temporaires de passages ont dû également exister par le Cap de Bonne Espérance, ce qui expliquerait certaines affinités entre la région Atlanto-Méditerranéenne et l'Océan Indien occidental.

En d'autres termes, les relations faunistiques et floristiques entre la Méditerranée et l'Océan Indo-Pacifique se seraient effectuées au niveau spécifique non pas directement, mais toujours par l'intermédiaire de l'Atlantique, et au niveau générique, essentiellement par la survivance d'anciennes formes paléoméditerranéennes modifiées.

De la faune paléoméditerranéenne, vivant au Miocène dont l'origine était indopacifique, et qui était tropicale, il ne semble pas, en effet, qu'il reste d'espèces (cf. p. 16). Il en reste des genres, à l'heure actuelle représentés en Méditerranée par des espèces endémiques. En ce qui concerne les espèces de ces genres, on ne peut affirmer qu'elles sont de vraies relictés, car elles peuvent avoir été éteintes puis réintroduites en Méditerranée au cours d'une intrusion de faune "sénégalienne" pendant le Quaternaire. Pourtant le cas de la Phanérogame marine *Posidonia oceanica* et de ses Hydraires épiphytes semble bien correspondre à une survivance sur place, étant donné qu'on imagine difficilement leur survie en Atlantique dans des fonds qui ne sauraient leur être propices et où elles ne se rencontrent pas actuellement.

A l'époque actuelle même, on assiste à l'introduction en Méditerranée de certaines espèces indopacifiques immigrées par le Canal de Suez.

On peut cependant dire que ces dernières introductions ont joué, jusqu'à ces dernières années, un rôle assez minime; malgré les similitudes hydrologiques de la Mer Rouge et de la Méditerranée, le nombre d'espèces benthiques qui, depuis 1869, avaient utilisé le Canal pour passer d'une mer dans l'autre était très réduit. Celle dont la pénétration est la plus "spectaculaire" est la petite Pinadine *Pteria vulgaris* qui avait atteint le Golfe de Gabès, tandis que les deux crabes *Myra fugax* et *Portunus pelagicus* avaient atteint Chypre. On peut citer encore l'Ophiure *Ophiactis savignyi* et aussi l'Ascidie indo-pacifique *Pyura (Herdmania) momus* extrêmement abondante au large des côtes d'Israël; parmi les végétaux, citons la Phanérogame *Halophila stipulacea*, qui a peuplé tout l'Archipel grec, et s'étend vers l'Ouest au moins jusqu'au Cap Matapan (Campagnes de la "CALYPSO").

Par contre, certaines espèces, telles l'Algue *Caulerpa scalpelliformis*, l'hydraire *Sertularia marginata*, l'Ascidie *Symplegma viride*, bien que cantonnées en Méditerranée aux côtes de Palestine et de Syrie et existant en Mer Rouge, doivent être considérées comme des circumtropicales dont on ne sait si elles représentent des survivances de l'apport Tyrrhénien ou des immigrations récentes par le Canal de Suez, car elles ont été aussi rencontrées sur la côte occidentale d'Afrique. Il en est de même de l'Algue *Caulerpa racemosa* qui se rencontre de Port-Saïd à Castellorizo, ainsi qu'à Sousse et à Monastir (H. HUVE).

Il semble qu'en Méditerranée, au voisinage immédiat de Port-Saïd, on pouvait dénombrer, il y a une quinzaine d'années, une quarantaine d'espèces vivant normalement dans le canal de Suez et appartenant à la faune de la Mer Rouge, dont, d'après EKMAN (1953), 18 Crustacés Décapodes et des Poissons.

Il apparaît donc que le passage de la faune de la Mer Rouge vers la Méditerranée n'était pas chose facile. La raison en était sans doute la présence sur le trajet du Canal, des fameux lacs Amers qui, quoiqu'en cours de dessalure progressive; étaient encore fortement hypertoniques par rapport à la mer puisque leur salinité était de 46‰ à 50‰ en surface, et de 51‰ à 55‰ à 10 mètres, vers cette époque.

Depuis quelques années il semble qu'on assiste à une extraordinaire accélération des passages d'espèces de la Mer Rouge vers la Méditerranée, accélération qui est sans doute due au fait que le "lessivage" de la couche saline de fond des lacs Amers doit être en train de s'achever. Parmi les immigrants récemment observés, on peut citer : les Polychètes *Rhodine loveni* f. *gracilior* et *Pseudonereis anomala*, le Stomatopode *Squilla massavensis*, le Décapode *Charybdis longicollis*, l'Ophiure *Amphiplus laevis*, les Ascidies *Ascidia* et *Phallusia nigra*.

Toutes ces formes sont déjà bien installées sur la côte Méditerranéenne d'Israël, ainsi que 16 espèces de Crustacés Décapodes et une vingtaine d'espèces de Téléostéens, d'après les travaux les plus récents.

En sens inverse, les cas d'espèces Méditerranéennes ayant passé en Mer Rouge sont pratiquement inexistantes. NORMAN ne cite que deux espèces de Poissons dans ce cas, et encore restent-elles cantonnées au débouché même du Canal. La raison de cette différence réside dans le fait que les courants de surface dans le Canal sont dirigés pendant 10 mois de l'année de la Mer Rouge vers la Méditerranée. De plus, même si le léger contre courant profond qui existe au voisinage du fond du Canal ramène des oeufs ou des larves vers la Mer Rouge, ceux-ci se trouvent devoir traverser les lacs Amers à la profondeur où ils rencontrent précisément la salinité maxima, laquelle est peu compatible évidemment avec la survie de la plupart des oeufs ou larves.

C) ORIGINE DES ENDEMIQUES MEDITERRANEENS

On a remarqué, d'après le tableau, que la proportion d'endémiques méditerranéennes est d'autant plus forte qu'on s'adresse à des groupes de moins en moins mobiles. Ceci est tout à fait normal; en effet, l'endémisme est, dans une certaine mesure, lié à la reproduction "en vase clos" (le plus souvent barrière géographique, telle qu'un isthme ou une masse d'eau inadéquate), ce qui empêche tout nouvel apport étranger à la région considérée. Si des peuplements originels d'une espèce donnée, topographiquement distincts, sont susceptibles de faire des échanges au moment des périodes de reproduction, l'espèce conserve son unité; si, au contraire, les différents peuplements prospèrent indépendamment les uns des autres, des différences morphologiques ne tardent pas à s'établir entre eux plus ou moins rapidement. Pour les Décapodes marcheurs, l'endémisme relativement faible s'explique par le fait que, à la vagilité propre des adultes, se superpose souvent une large possibilité d'extension passive pendant la période larvaire; par contre, pour les Ascidies, il est normal de trouver un endémisme maximal puisque la vie larvaire est des plus brèves, l'adulte sessile, et que, de plus, les Ascidies, par leur densité, se prêtent très peu au flottage sur les Algues.

D'une façon générale, EKMAN estime que les espèces endémiques méditerranéennes peuvent connaître trois origines possibles :

a) elles ont pu apparaître pendant la période d'isolement qu'aurait connue la Méditerranée à la fin du Pliocène et à l'aurore du Quaternaire.

b) elles peuvent s'être maintenues seulement en Méditerranée, et cela depuis une époque quelconque, et avoir disparu de toutes les autres régions du globe en raison des changements hydrologiques d'origine climatique.

c) elles peuvent avoir persisté depuis la fragmentation de la mer Mésogéenne ou Tethys.

Ceci nous amène à évoquer à nouveau les éléments actuels de la faune méditerranéenne qui pourraient être considérés comme des relictés de la Tethys. EKMAN (1953) fait très justement remarquer à ce propos qu'on ne doit pas confondre les véritables espèces de la Tethys avec les espèces qui descendent simplement d'espèces de la faune mésogéenne : pour affirmer qu'une espèce est une relicté de la Tethys, il faudrait être sûr qu'elle a existé en Méditerranée sans interruption depuis la dislocation de cette mer, et qu'il ne s'agit pas d'une espèce qui a pu disparaître de la Méditerranée au cours d'une période de variations accentuées des facteurs abiotiques pour y rentrer ensuite en provenance de la région sénégalienne ou de la région antillaise, ce qui, en fait est impossible à préciser. En conséquence, on ne peut retenir que la notion plus générale, d'espèce relicté mésogéenne.

Il semble, en définitive, qu'il y a bien peu d'espèces (sinon même aucune) qui méritent d'être qualifiées de "mésogéennes relictés". Ce sont, comme nous l'avons dit plus haut, des genres qui sont des relictés et qui ont produit des espèces endémiques. C'est dans le but de détecter celles des espèces Méditerranéennes actuelles qui pourraient être considérées comme des relictés mésogéennes que divers biogéographes se sont intéressés aux rapports existant entre la faune méditerranéenne et celle de la mer du Japon ou de la région des Indes occidentales.

CHAPITRE III

TECHNIQUES D'ETUDE QUALITATIVE DU BENTHOS

Nous avons insisté précédemment (cf. p. 9) sur le fait que la délimitation des biocoenoses benthiques ne pouvait être réalisée que par des méthodes qualitatives. Nous exposerons donc brièvement les techniques d'analyse qualitative des peuplements, en les répartissant en trois catégories :

- les techniques visuelles avec la possibilité de prélèvements directs,
- les techniques visuelles sans possibilité de prélèvements directs.
- les techniques de prélèvements non guidés par la vision.

Enfin, nous envisagerons la représentation cartographique des Etages, des biocoenoses et des faciès.

1 - LES TECHNIQUES VISUELLES AVEC POSSIBILITE DE PRELEVEMENTS DIRECTS

Il s'agit là du travail que l'on peut effectuer :

- a) sans appareillage particulier dans les Etages Supralittoral et Médiolittoral,
- b) dans les niveaux supérieurs de l'Etage Infralittoral en s'aidant d'un masque vitré.
- c) dans les Etages Infralittoral et Circalittoral au moyen d'un scaphandre, l'expérience montrant qu'un travail utile peut être effectué en scaphandre jusqu'aux environs de 50 mètres de profondeur.

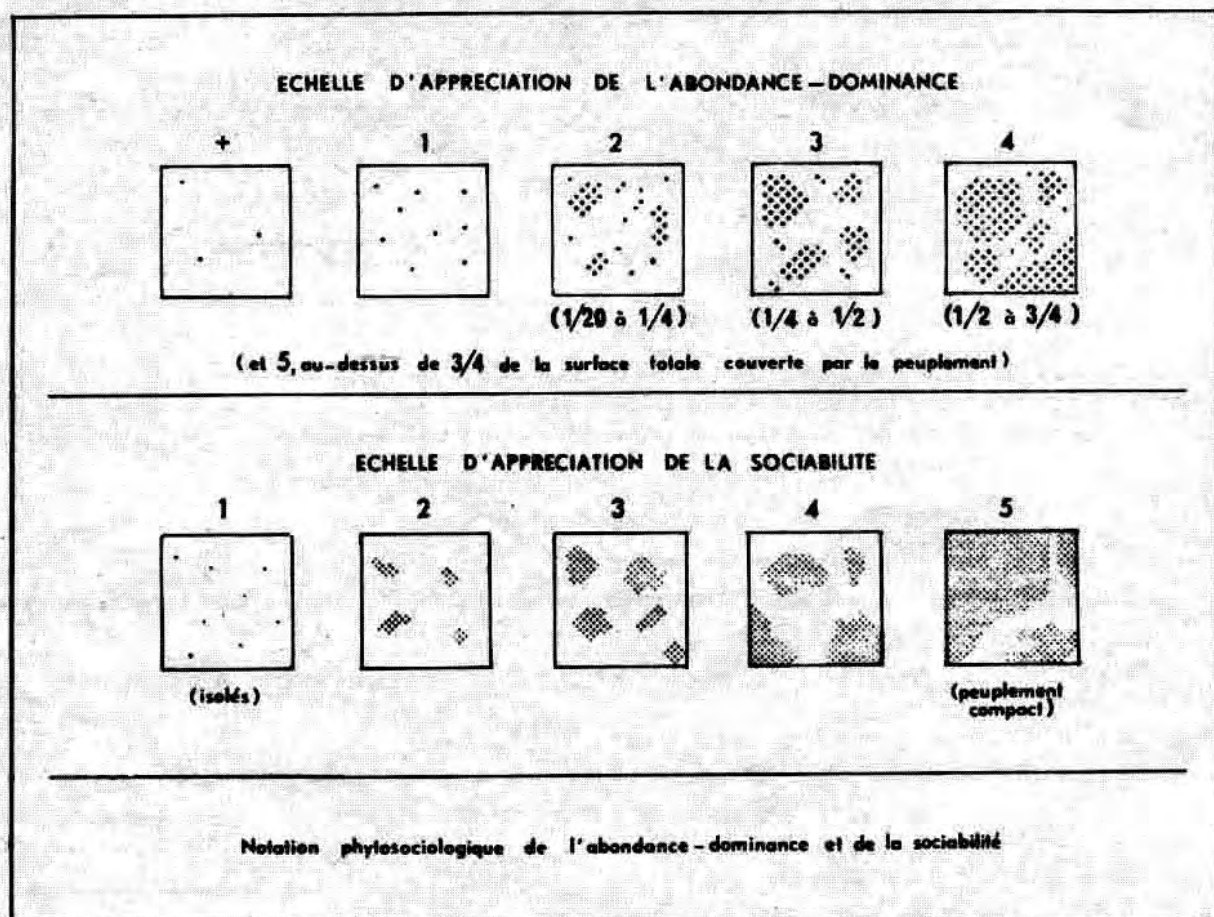
Dans ces divers cas, l'observateur devra être muni d'un carnet de feuilles en matière plastique (genre rhodoid) et d'un crayon à mine de plomb. Il notera d'abord le profil topographique de la zone explorée en y situant chaque type de peuplement d'après son aspect homogène ou remarquable. Ensuite, il devra étudier particulièrement chacun des divers types de peuplement. Nous ne pensons pas qu'un travail utile puisse alors être effectué si l'observateur n'a pas une solide connaissance préliminaire d'ordre systématique de la flore et de la faune de la région marine étudiée, tout au moins en ce qui concerne les espèces sessiles et sédentaires.

Lorsqu'on opère sur un substrat solide, on peut être tenté de récolter immédiatement par grattage la totalité du peuplement d'une surface déterminée; l'inconvénient majeur de cette méthode est que, lors du tri au laboratoire, ce grattage ne peut plus restituer physionomiquement la façon dont les diverses espèces étaient réparties sur la surface. Nous préconisons donc, *avant tout prélèvement* l'exécution d'un relevé similaire à ceux pratiqués par les phytosociologues de l'Ecole "Zürichomontpelliéraine" dans le domaine terrestre, et basé sur deux coefficients correspondant l'un à l'abondance-dominance, l'autre à la sociabilité.

Il est évident que de tels relevés doivent être effectués sur une "surface homogène", c'est-à-dire qu'il faut éviter de choisir une surface qui renferme visiblement plusieurs peuplements distincts juxtaposés. D'autre part, l'expérience montre que l'"aire minima" d'un relevé (c'est-à-dire la plus petite surface sur laquelle la quasi totalité des espèces du peuplement se trouvent réunies simultanément) ne doit pas être inférieure à 0,25 m², et qu'il est exceptionnel qu'elle excède 1 m².

Pour chaque espèce, on indique d'abord le coefficient d'abondance-dominance, puis, séparé par un point, le coefficient de sociabilité.

Signes annexes : < : vitalité réduite
E : épiphyte
SE : strate élevée
SS : sous-strate



Exemple de relevé :

Surface 1 m².
 Profondeur : -0,40 m
 3.4 *Halopteris scoparia* SE
 2.3 *Jania rubens* E et SS
 1.1 *Cladostephus verticillatus* SE
 1.1 *Cystoseira abrotanifolia* L
 + *Padina pavonia*

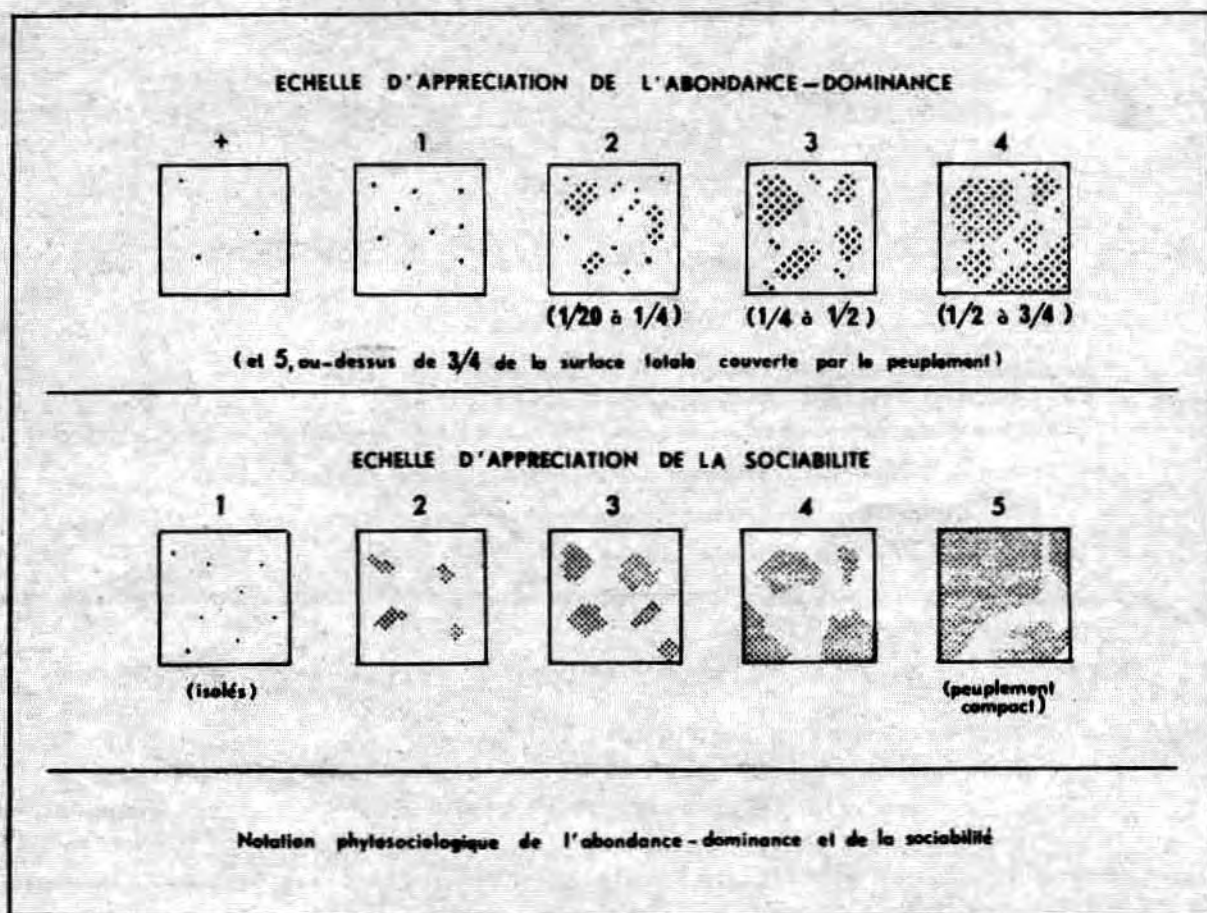
Fig. N°1

Couverture 90% du substrat.
 Pente 5%.

La lecture d'un tel relevé permet de se représenter facilement par la pensée la physionomie et la densité du peuplement étudié, pour peu que l'on se soit rapidement familiarisé avec cette technique de relevé.

Un problème particulier résulte de la notation du coefficient de sociabilité chez les Invertébrés Coloniaux, que ces colonies soient massives, qu'elles soient ramifiées sur le substrat, ou qu'elles soient ramifiées arborescentes. La solution de facilité consisterait à attribuer automatiquement le coefficient de sociabilité 5 à de telles colonies, ce qui, pratiquement, est dénué d'intérêt car le Zoologiste le moins informé sait parfaitement que ces espèces sont toujours coloniales et ce qui a, d'autre part le désavantage de ne pas rendre compte de la distribution topographique des colonies sur le substrat. C'est pourquoi J. LABOREL et J. VACELET (1958) préconisent la solution suivante : ils considèrent la colonie comme une unité et c'est la sociabilité des colonies qui est alors évaluée. Mais ces auteurs insistent encore sur une autre difficulté : il faut distinguer dans le relevé :

- a) les colonies séparées occupant ensemble une surface déterminée,
- b) la colonie unique occupant à elle seule une surface équivalente (un examen attentif est souvent nécessaire pour savoir si un ensemble est constitué, à l'origine, par une seule ou



Exemple de relevé :

Surface 1 m².
Profondeur : -0,40 m

3.4 *Halopteris scoparia* SE
2.3 *Jania rubens* E et SS
1.1 *Cladostephus verticillatus* SE
1.1 *Cystoseira abrotanifolia* L
+ *Padina pavonia*

Fig. N°1

Couverture 90% du substrat.
Pente 5%.

La lecture d'un tel relevé permet de se représenter facilement par la pensée la physionomie et la densité du peuplement étudié, pour peu que l'on se soit rapidement familiarisé avec cette technique de relevé.

Un problème particulier résulte de la notation du coefficient de sociabilité chez les Invertébrés Coloniaux, que ces colonies soient massives, qu'elles soient ramifiées sur le substrat, ou qu'elles soient ramifiées arborescentes. La solution de facilité consisterait à attribuer automatiquement le coefficient de sociabilité 5 à de telles colonies, ce qui, pratiquement, est dénué d'intérêt car le Zoologiste le moins informé sait parfaitement que ces espèces sont toujours coloniales et ce qui a, d'autre part le désavantage de ne pas rendre compte de la distribution topographique des colonies sur le substrat. C'est pourquoi J. LABOREL et J. VACELET (1958) préconisent la solution suivante : ils considèrent la colonie comme une unité et c'est la sociabilité des colonies qui est alors évaluée. Mais ces auteurs insistent encore sur une autre difficulté : il faut distinguer dans le relevé :

a) les colonies séparées occupant ensemble une surface déterminée,

b) la colonie unique occupant à elle seule une surface équivalente (un examen attentif est souvent nécessaire pour savoir si un ensemble est constitué, à l'origine, par une seule ou

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Localité	N.1	N.4	Le B.	N.11	P.15	P.1	P.4	N.7	N.8	P.2	N.9	N.10
Profondeur	-7m	-10m	-13m	-15m	-35m	-42m	-42m	-10m	-13m	-15m	-12m	-15m
Surfaces relevées	5m2	4m2	10m2	25m2	10m2	5m2	5m2	10m2	10m2	20m2	1m2	10m2
Inclinaison	vert	vert	vert	hor	hor	hor	hor	surp	surp	grot	grot	grot
Recouvrement	100 %	100%	100%	100%	100%	100%	80 %	100%	100%	100%	100%	80%
<i>Asparagopsis armata</i>	.	.	.	2.1.	+	+
<i>Spathoglossum solierii</i>	.	.	.	2.3.	+	(+)
<i>Phyllaria reniformis</i>	.	.	.	2.3.	+	(+)
<i>Cystoseira opuntoides</i>	.	.	.	1.2.	+	(+)
<i>Dictyopteris membranacea</i>	2.2.	1.2.	.	3.3.	2.2.	2.2.
<i>Udotea petiolata</i>	1.3	.	2.2.	(+)	+	1.1.	(+)	.	+	.	.	.
<i>Halimeda tuna</i>	(+)	.	2.2.	(+)	+	+	(+)
<i>Peyssonnelia non cal</i>	1.3.	4.4.	2.8.	3.3.	1.2.	1.1.	3.2.
<i>Eunicella cavolini</i>	.	3.3.	3.3.	.	2.2.	+	1.1.
<i>Retepora cellulosa</i>	1.1.	.	+	(+)
<i>Myrionozoum truncatum</i>	.	.	1.1.	.	+	.	2.1.
<i>Peyssonnelia polymorpha</i>	.	.	.	+	(+)	+	(+)
<i>Codium difforme</i>	+	1.1.
<i>Zonardinia prototypus</i>	.	.	.	(+)	+	+	1.1.
<i>Palmophyllum crassum</i>	+	+	1.2.
<i>Mesophyllum lichenoides</i>	.	.	.	3.4.	+	+	+
<i>Pseudolithophyllum sp</i>	5.5.	5.5.	(+)
<i>Alcyonium acaule</i>	+	+	(+)
<i>Eunicella graminea</i>	+	(+)	(+)
<i>Murcaea chamaeleon</i>	2.2.	+	2.2.	.	.	+	.	.
<i>Adeonella calvetti</i>	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Schismopora avicularis</i>	+	.	.	+
<i>Haliocynthia papillosa</i>	.	.	+	+	(+)	(+)	.	.	(+)	(+)	(+)	.
<i>Microcosmus sulcatus</i>	+	+	+	(+)	+	(+)	+	(+)
<i>Parerythropodium coralloides</i>	.	+	+	.	+	+	+	.	+	.	2.1.	.
<i>Salmacina dysteri</i>	.	.	+	.	+	.	.	.	+	+	.	.
<i>Corallium rubrum</i>	(+)	3.2.	4.1.	(+)	.
<i>Parazoanthus axinellae</i>	.	.	3.3.	5.5.	3.3.	.	2.3.	1.3.
<i>Verongia cavernicola</i>	1.2.	2.2.	2.2.	1.2.	1.1.
<i>Caryophyllia smithi</i>	+	+	2.1.	3.2.	1.1.
<i>Hoplania duroisbriz</i>	+	2.1.	2.3.	+
<i>Leptopsammia pruvoti</i>	+	2.1.	+	1.2.
<i>Costazia caminata</i>	+	+	+	3.2.	(+)
<i>Petrosia ficiformis</i>	+	.	+	+	3.1.	2.1.	2.1.	2.1.
<i>Oscarella lobularis</i>	+	+	+	1.1.	1.1.	+	1.1.	2.1.
<i>Axinella verrucosa</i>	+	1.1.	+	+	.
<i>Reniera aqueductus</i>	.	1.1.	+	1.2.	+	2.2.	.	.
<i>Spongia officinalis</i>	+	2.1.	.	1.1.	2.2.
<i>Pyura vittata</i>	1.1.	+	.	.	+
<i>Chondrosia reniformis</i>	1.1.	(+)	.	(+)	+
<i>Pteraplysilla minchini</i>	1.1.	1.1.	.	.
<i>Hemimyscale columella</i>	+	+	+	.	.

par (plusieurs colonies). Dans le cas de colonies séparées occupant ensemble une surface déterminée, la sociabilité sera notée normalement de 1 à 5. Dans le cas de la colonie unique occupant à elle seule une surface équivalente, on emploiera la notation de sociabilité + (+ indique une sociabilité pratiquement nulle puisqu'il n'y a qu'une seule colonie, et + indique que la surface recouverte l'est par une seule colonie); ce signe restera précédé, bien entendu, du coefficient d'abondance-dominance.

Une fois le relevé effectué, il est indispensable de procéder à un grattage rigoureux, si possible de la totalité de l' "aire minima" qui vient d'être l'objet du relevé. En plongée, dans les endroits relativement calmes, on peut employer l'appareil portatif récemment mis au point par M. TRUE cependant dans la zone de déferlage des vagues, il semble que le seul grattage à la main, avec introduction directe du matériel récolté dans un sac, puisse être utilement employé (cf. D. BELLAN-SANTINI). L'étude détaillée de ces grattages permettra, outre la détermination précise des espèces sessiles qui exigent un examen au laboratoire (Algues, Hydroïdes, Bryozoaires, etc.), la reconnaissance et le comptage des espèces vagiles de petite taille (Annélides, Crustacés, etc.), dont l'importance dans la définition des biocoenoses n'est plus à démontrer depuis les travaux de D. BELLAN-SANTINI. Pour ces espèces vagiles, une notation séparée de l'abondance et de la dominance s'impose suivant les principes définis ci-après à propos des substrats meubles ces derniers chiffres doivent s'exprimer par des tableaux différents, mais complémentaires, de ceux obtenus par les relevés de type phytosociologique.

En ce qui concerne les fonds meubles, l'étude de l'épibiose ne pose aucun problème particulier, tandis que l'étude de l'endofaune ressort aux techniques non dirigées par la vision.

Lorsque l'on juxtapose des séries de relevés, on éprouve immédiatement le besoin de les regrouper entre eux d'après la constance et la chiffration élevée de certaines espèces; la comparaison des relevés ainsi classés par type de peuplement permet alors la mise en évidence d'espèces caractéristiques que l'on risquerait, autrement, de ne pas considérer à leur juste valeur. D'autre part, effectuer un relevé est une tâche relativement rapide: il est donc possible de réunir un grand nombre de relevés d'un même type de peuplement en divers points du littoral, et les éléments d'appréciation s'en trouvent ainsi élargis.

Un excellent exemple de l'utilisation des relevés phytosociologiques pour la délimitation des biocoenoses est celui tiré d'un mémoire de J. LABOREL 1960 relatif à l'étude des peuplements sciaphiles de substrat dur dans la région marseillaise (p. 25). Les relevés qui y figurent portent sur quatre types de surfaces :

- surfaces verticales ou "tombants" : relevés 1, 2, 3;
- surface horizontale à faible profondeur : relevé 4;
- surfaces subhorizontales concrétionnées profondes : relevés 5, 6, 7;
- grottes sous-marines : relevés 8, 9, 10, 11, 12.

L'analyse de ce tableau montre à l'évidence que, contrairement à ce que nous avons estimé, dans mes premières recherches :

a) Le peuplement des grottes et surfaces surplombantes représente une biocoenose indépendante de la biocoenose coralligène (bas du tableau à droite).

b) La séparation que nous avons faite précédemment entre deux biocoenoses distinctes : précoraligène et coralligène est injustifiée et que les peuplements précoraligènes ne représentent qu'un faciès d'appauvrissement de la biocoenose coralligène.

Une série de relevés effectués à diverses époques sur une même surface peut permettre la mise en évidence des stades initiaux ou des stades de dégradation d'une biocoenose ainsi que toute modification évolutive de cette biocoenose.

Norons enfin les excellents résultats obtenus en Méditerranée lors d'expériences de peuplement ou repeuplement résultant soit de la mise en place de surfaces neuves, soit de la destruction du peuplement d'une surface déjà occupée (cf. P. HUVE, 1953 b, 1954, 1956).

2 - LES TECHNIQUES VISUELLES SANS POSSIBILITE DE PRELEVEMENTS DIRECTS

Ces techniques correspondent aux possibilités d'observation en profondeur soit au moyen d'engins de plongée (tourelles, Galeazzi, Bathyscaphes, Soucoupe plongeante COUSTEAU) soit au

moyen de photographies (par exemple camera EDGERTON). Comme elles ne s'accompagnent pas de possibilités de prélèvements globaux, elles réclament l'emploi jumelé des techniques de la troisième catégorie, dont elles sont, en quelque sorte, complémentaires. Notons qu'on leur est redevable d'observations, telles que le groupement des terriers du Crustacé Décapode *Callocaris macandreae* sur la vase des grands fonds, la mise en évidence de biocoenoses nouvelles telle la biocoenose à grandes Eponges dressées envisagée (p. 82, etc).

3 - LES TECHNIQUES PAR PRELEVEMENTS NON DIRIGES PAR LA VISION

Ce sont les procédés de récolte au moyen d'engins divers manoeuvrés à partir d'un navire. Pour la délimitation qualitative des biocoenoses, seule la drague donne des résultats satisfaisants parce qu'elle récolte à la fois l'épibiose et l'endobiose sur une surface dont les dimensions sont suffisantes pour avoir un échantillonnage à peu près complet du peuplement du biotope. Nous utilisons divers modèles de dragues. Les unes sont de petites dragues dont le cadre rectangulaire se compose de deux couteaux d'environ 60 cm de long maintenus écartés par deux montants de 25 cm environ; la poche est en filet à mailles relativement fines, le fond de la poche étant habituellement doublé intérieurement de toile à sac. Lorsqu'on recherche la délimitation topographique des biocoenoses, la drague doit être tirée sur une courte distance. Néanmoins, malgré cela, il arrive que la drague travaille successivement dans deux biocoenoses différentes, ce qui se traduit par une nette différence entre le contenu du fond de la poche (première biocoenose rencontrée) et le reste du contenu de la poche (seconde biocoenose rencontrée) : une étude distincte de ces deux fractions devra être faite, au besoin à l'aide de nouveaux dragages effectués perpendiculairement à l'axe du premier.

On peut utiliser également des dragues dites "Spatangue" dont le bord d'attaque porte une lèvre métallique dont la longueur et l'inclinaison sont calculées pour que la collecte ne porte que sur une épaisseur de sédiment connue et sensiblement constante; ces dragues, mises au point par l'un de nous (J.P.), sont particulièrement utiles pour l'étude de la microfaune.

Récemment, J. PICARD (1962) a proposé une méthode d'étude qualitative à base arithmétique, qui permet d'éliminer ce qu'il peut y avoir de subjectif dans la délimitation des biocoenoses et de leurs espèces caractéristiques dans le cas des fonds meubles.

Cette méthode est fondée sur la comparaison de listes exprimant à la fois une cotation distincte de l'abondance (c'est-à-dire le nombre d'individus vivants de chaque espèce par rapport à un volume déterminé de ce sédiment) et une cotation distincte de la dominance (c'est-à-dire le pourcentage que représentent les individus vivants d'une espèce par rapport à la totalité des individus vivants de toutes les espèces du prélèvement). En effet, la technique du relevé phytocociologique ne peut s'appliquer aux substrats meubles, car la majorité des espèces vivantes sont dispersées dans l'épaisseur du sédiment et aucune impression visuelle ne peut alors permettre d'évaluer un unique coefficient d'abondance-dominance; d'autre part, le coefficient de sociabilité ne peut être employé du fait que certaines espèces ont des terriers possédant plusieurs orifices pour un seul animal, alors même que c'est seulement le groupement des terriers qui peut être parfois perçu par l'observateur.

Enfin, la logique même veut que, pour les substrats meubles, les prélèvements soient rapportés à un volume plutôt qu'à une surface : par voie de conséquence, on sera amené à envisager non plus une "surface homogène" mais un "volume homogène" et non plus une "aire minima" mais un "volume minimum". En fait, lors d'un prélèvement, il est toujours possible d'identifier approximativement la surface correspondante à un volume lorsqu'on connaît (au moins) à la fois la largeur de l'engin de prélèvement et la profondeur approximative de sa sape. D'ailleurs, le but de cette méthode n'est pas de fournir des résultats absolus, mais seulement des résultats qualitativement aussi comparables que possible entre eux.

Les prélèvements seront effectués à la bêche plate dans la zone intertidale. Ailleurs, seront utilisées des dragues rectangulaires à filet tapissé intérieurement d'une forte toile; ces dragues seront tirées d'une façon régulière de manière à les faire mordre uniformément dans le sédiment; des engins de poids différent, ou de surface portante différente, peuvent être utilisés en fonction de la compacité du substrat afin d'obtenir des sapes de profondeur à peu près équivalente. Des récipients préalablement jaugés permettront d'apprécier le volume du sédiment prélevé. Pour les sédiments allant des vases aux sables fins, des tamis à maille de 1,5 millimètre permettront l'isolement rapide du macropeuplement. Pour les sables grossiers et les graviers, deux tris successifs du même sédiment, poignée par poignée, sont indispensables. Dans le cas d'un sédiment grossier incluant une fraction fine un tamisage préalable peut permettre de réduire le volume avant le tri à la main. Bien entendu,

les tamisages doivent être effectués au contact de l'eau ou au moyen d'un jet d'eau de force modérée, en évitant toute brutalité dans la manipulation.

Pour chaque prélèvement, on notera la position exacte, la profondeur, la date, le volume trié, la nature apparente du substrat, et, éventuellement, tous renseignements utiles (pourcentage de pente du substrat, etc.).

Il convient, tout d'abord, de reconnaître (à pied à basse mer, en scaphandre autonome, ou par brefs coups de drague) les diverses étendues d'un biotope délimité d'après la nature apparente du sédiment : (sable fin pur, sable fin vaseux, sable fin riche en matières organiques, sable hétérogène, sable grossier pur, etc.), et ceci par rapport aux marges de contact avec d'autres biotopes : c'est la délimitation du "volume homogène" apparent.

Puis, à l'intérieur de ce "volume homogène", on définit le "volume minimum", c'est-à-dire la quantité de sédiment qu'il est nécessaire de trier pour obtenir la quasi totalité des macroespèces vivant normalement dans le biotope. Pratiquement, le "volume minimum" est atteint à partir du moment où la continuation du tri d'une plus grande quantité de sédiment n'apporte plus que de loin en loin des espèces non encore présentes dans le début du prélèvement. En fait, il apparaît que le "volume minimum" n'est que rarement inférieur à 50 dm³. D'autre part, pour faciliter les calculs ultérieurs, il convient d'arrondir le chiffre du "volume minimum" (par exemple à 50 dm³, 100 dm³, 500 dm³).

Ensuite, pour chaque biotope, il faut effectuer le plus grand nombre possible de stations (dix au minimum), aussi éloignées que possible les unes des autres, mais toujours dans le "volume homogène" apparent du biotope, et, pour chacune de ces stations, trier un volume de sédiment qui ne soit pas inférieur au "volume minimum" (1). Toutes les macroespèces (c'est-à-dire tous les individus vivants visibles à l'oeil nu) dont l'existence dépend du sédiment doivent être prises en considération (toute l'endobiose, les espèces de l'épibiose qui demandent soit le contact du sédiment, soit du sédiment pour s'abriter, soit le sédiment ou son peuplement comme nourriture.) Tous les individus vivants de ces espèces doivent être recueillis, et immédiatement précipités dans un liquide fixateur afin d'éviter que certaines espèces ne dévorent ou ne fractionnent les espèces fragiles. Cependant, les grosses espèces dont la détermination est rapide et certaines peuvent être notées et comptées au moment même du prélèvement afin de réduire l'encombrement du matériel conservé. D'autre part, certains sédiments peuvent contenir de grandes quantités d'assez petites espèces qu'il serait fastidieux ou même pratiquement impossible de compter ultérieurement sur 50 dm³ : dans ce cas, il convient alors de fixer à part, dans un bocal, un décimètre cube de sédiment avec son peuplement. Enfin, il convient d'effectuer, au voisinage même de la station, un tour d'horizon dans le "volume homogène", tour d'horizon destiné à repérer d'éventuelles espèces non recensées dans le volume trié lors de la station elle-même : ces espèces seront conservées à part. Pour chaque station enfin, il importe de ne pas oublier de prélever un échantillon de sédiment d'environ 1 dm³, échantillon destiné à être desséché et conservé en vue d'une éventuelle étude sédimentologique ultérieure.

Pour chaque station, il faut déterminer, compter et établir la liste des individus vivants des diverses espèces (sans oublier éventuellement les grosses espèces déterminées, comptées et notées au moment même du prélèvement); dans le cas où l'on a recueilli à part un bocal d'un dm³ d'un sédiment riche en espèces d'assez petite taille, trier celles-ci, les déterminer, en compter le nombre d'individus par décimètre cube, ce nombre étant ensuite multiplié par le chiffre correspondant au volume trié par ailleurs pour cette station.

D'autre part, chaque colonie constituée par des individus réunis par des tissus communs est à considérer, pour la numération, comme l'équivalent d'un seul individu. Dans le cas d'espèces allongées et fragiles (Polychètes, Némertes, etc.), seul le nombre d'extrémités céphaliques sera retenu. En ce qui concerne les Ophiures, on comptera le nombre de disques.

Lorsqu'une espèce est essentiellement représentée par des individus mal constitués ou malingres, on fait suivre le nombre d'individus du signe conventionnel \angle . Divers autres renseignements tels que l'état de développement et de maturité, peuvent être mentionnés sur la liste.

En ce qui concerne les espèces récoltées à part lors du tour d'horizon dans le voisinage du

(1) En règle générale, on ne surpassera pas le "volume minimum". Cependant dans quelques cas, un volume plus important que le "volume minimum" peut être adopté si cela facilite la comparaison d'un peuplement déterminé avec d'autres types de peuplements dont le "volume minimum" est plus important. Cette harmonisation permettra d'éviter des calculs lors de la comparaison ultérieure des tableaux.

prélèvement, elles seront incorporées à la liste, mais l'indication du nombre des individus vivants sera remplacée par le signe conventionnel (+).

Par ailleurs, lorsque la détermination de certaines espèces d'une station s'avère impossible sans l'aide d'un spécialiste, il convient d'attribuer à ces espèces un numéro d'ordre qui sera le même dans la liste et sur l'étiquette des échantillons conservés en collection.

Quand on en arrive à l'interprétation des résultats, on réunit pour chaque biotope, en un premier tableau, les résultats obtenus pour l'ensemble des stations. Les espèces seront alors classées par groupes systématiques en commençant par les plus primitifs et en terminant par les plus évolués. Pour chaque station, il sera prévu deux colonnes. Dans la première sera porté le nombre d'individus vivants de chaque espèce pour le "volume minimum" de la station, c'est-à-dire l'abondance. Dans la seconde colonne sera porté, après calcul incluant la deuxième décimale, le pourcentage des individus vivants de chaque espèce par rapport à la totalité des individus vivants de toutes les espèces de la station, c'est-à-dire la dominance. Dans le cas des espèces recensées avec le signe (+), ce signe sera reporté dans la colonne d'abondance et rien ne sera inscrit dans la colonne de dominance.

La comparaison des tableaux ainsi constitués pour chaque biotope doit être effectuée après avoir réalisé, pour la colonne d'abondance, une transposition en volumes de sédiment équivalents : on s'aligne alors sur le plus faible "volume minimum" effectivement trié pour les divers biotopes en présence, ceci afin que les individus occasionnels d'une espèce dans une station à faible "volume minimum" ne soient pas arbitrairement multipliés, alors que l'espèce ne serait peut-être plus rencontrée à nouveau si l'on avait continué le tri au-delà du "volume minimum", et aussi parce que la multiplication des chiffres des stations de faible "volume minimum" aboutirait très généralement à obtenir des cotations élevées et peu pratiques. Mais, après cette opération, on aboutit à ce que certaines espèces ne soient représentées que par une fraction d'unité : conventionnellement, toute espèce chiffrée de 0,5 inclusivement à 1 sera comptée pour 1, toute espèce chiffrée en dessous de 0,5 sera assortie du signe conventionnel + qui signifie que l'espèce est présente, mais très faiblement représentée dans la station; d'autre part, on arrondira à l'unité supérieure tout chiffre dont la décimale sera égale ou supérieure à 0,5 et à l'unité inférieure tout chiffre dont la décimale sera inférieure à 0,5. Bien entendu les cotations de la colonne de dominance, indépendantes de la quantité de sédiment, ne seront pas modifiées. Or, les chiffres inscrits dans la colonne de dominance jouent un rôle indicateur important dans le cas où le quotient d'alignement sur le plus faible "volume minimum" a fait tomber l'abondance d'une espèce au point de l'assortir du signe +; cette chute de la cotation d'abondance peut, en effet, ne traduire que la pauvreté générale d'un biotope, mais alors la colonne de dominance conservera une cotation indicatrice non modifiée traduisant l'importance réelle du rôle tenu par l'espèce dans le peuplement.

Il ressort de tout ce qui précède que l'on a, jusqu'ici, admis que le "volume homogène" d'un biotope est défini d'après la nature apparente du sédiment, qui traduit elle-même les résultantes locales de l'hydrodynamisme. Bien qu'il en soit ainsi très généralement, il se trouvera cependant que, dans certains cas, la comparaison des diverses stations groupées sur un même tableau fera ressortir une hétérogénéité, les diverses stations pouvant être plus judicieusement regroupées dans deux tableaux différents : il est alors certain que, dans un tel cas, il y a intervention d'un facteur qui n'imprime pas son empreinte sur le sédiment, et qu'il convient d'envisager l'existence de deux biotopes distincts pour un prétendu "volume homogène" qui ne l'est qu'en apparence seulement.

Il est maintenant possible de répartir les espèces figurant sur les divers tableaux en caractéristiques exclusives, caractéristiques préférentielles, accompagnatrices et accidentelles. Les espèces caractéristiques exclusives sont, quelle que soit leur abondance ou leur dominance, pratiquement localisées aux stations de l'un des biotopes, sauf rares exceptions correspondant généralement alors à des individus isolés souvent malingres et stériles, et gratifiés du signe conventionnel ζ ; ces caractéristiques exclusives deviennent ainsi, dans ce dernier cas, des accidentelles dans les autres biotopes où on a pu les rencontrer. Les espèces caractéristiques préférentielles d'un biotope sont celles qui y sont nettement plus abondantes ou dominantes qu'elles ne le sont dans les autres biotopes, où elles ont alors la signification de simples accompagnatrices, au même titre que toutes les espèces ne rentrant dans aucune des catégories définies ci-dessus.

La définition qualitative d'une biocoenose se traduit, après mise en évidence de la signification des espèces, par la présentation pour chaque biotope, d'un second tableau pour l'ensemble des stations de ce biotope. Les espèces y seront alors réparties, dans l'ordre, en quatre lots : caractéristiques exclusives, caractéristiques préférentielles, accompagnatrices, accidentelles. A l'intérieur

de chacun de ces lots, la classification par groupes systématiques sera respectée. Il y a alors mise en évidence du stock des espèces caractéristiques d'une biocoenose. Il faut en effet, pour qu'il y ait biocoenose, qu'il y ait un stock multispécifique; l'abondance d'une ou d'un très petit nombre d'espèces ne correspond, nous l'avons dit précédemment, qu'à la notion de *faciès*.

La méthode ci-dessus détaillée et due à J. PICARD, permet encore de reconnaître les stations dont le peuplement revêt un caractère transitionnel. Il peut s'agir soit d'une transition dans le temps (évolution "in situ" d'une biocoenose vers une autre biocoenose), soit d'une transition dans l'espace (marge de contact entre biocoenoses diverses). On doit donc envisager soit l'étude comparative d'une série de prélèvements échelonnés dans une marge, soit l'analyse d'une station qui est présumée appartenir à une transition dans l'espace ou dans le temps. La définition d'une station d'un peuplement de transition doit alors correspondre, au moyen de chiffrages simples, à la mise en évidence du degré d'affinité d'un prélèvement par rapport à deux biocoenoses A et B entre lesquelles ce peuplement est présumé représenter une transition. Deux chiffrages, complémentaires l'un de l'autre, doivent être effectués parallèlement, l'un portant sur l'aspect qualitatif et l'autre sur l'aspect numéral relatif.

a) Aspect qualitatif. On prend :

N1 = nombre total des espèces caractéristiques exclusives de la biocoenose A recensées dans la région naturelle étudiée;

N2 = nombre total des espèces caractéristiques exclusives de la biocoenose B recensées dans la région naturelle étudiée;

n1 = nombre d'espèces caractéristiques exclusives vivantes du stock de la biocoenose A dans le prélèvement;

n2 = nombre d'espèces caractéristiques exclusives vivantes du stock de la biocoenose B dans le prélèvement.

On calcule, en pourcentage, le coefficient de correction de N1 par rapport à N2, soit :

$$\frac{N1 \times 100}{N1 + N2} = C1.$$

et, en pourcentage, le coefficient de correction de N2 par rapport à N1 soit :

$$\frac{N2 \times 100}{N1 + N2} = C2.$$

(Donc, $C1 + C2 = 100$).

On calcule ensuite l'affinité par rapport à A, soit $n1 \times C2$, et l'affinité par rapport à B, soit $n2 \times C1$.

L'appartenance qualitative du prélèvement à A sera d'autant plus prononcée que l'affinité par rapport à A surpassera davantage l'affinité par rapport à B. Inversement, l'appartenance qualitative du prélèvement par rapport à B sera d'autant plus prononcée que l'affinité par rapport à B surpassera davantage l'affinité par rapport à A.

Cette évaluation des affinités biocoenotiques d'un prélèvement tient donc compte du fait que l'importance du stock des espèces caractéristiques exclusives est variable suivant qu'on s'adresse à telle ou telle biocoenose, certaines biocoenoses étant plus pauvres en espèces caractéristiques, d'autres plus riches : on doit alors tenir compte de telles disproportions qualitatives lors de la définition d'une station référentielle à un peuplement de transition.

b) Aspect numéral relatif

Il suffit simplement de comparer le nombre total d'individus vivants des diverses espèces caractéristiques exclusives et préférentielles de chaque stock biocoenotique.

La méthode qui vient d'être exposée aboutit donc, par un processus comparable mais non identique à la technique des relevés phytosociologiques, à la définition des biocoenoses marines des substrats meubles et de leurs espèces caractéristiques. Les signes conventionnels employés ici conservent même une signification sensiblement identique à celle qui leur est attribuée par les phytosociologues. L'intérêt des résultats ainsi obtenus résulte, dès lors, du fait que ceux-ci sont comparables

à ceux issus des relevés phytosociologiques sur les substrats solides marins, et qu'une cartographie harmonieuse de l'ensemble d'une aire géographique peut ainsi être réalisée grâce à des définitions équivalentes, malgré l'impossibilité d'appliquer la technique du relevé phytosociologique aux substrats meubles marins.

On pourrait penser que la difficulté technique essentielle lors des prélèvements porte sur le fait que les engins s'enfoncent plus ou moins dans les substrats meubles, d'où le fait que certaines espèces profondément enfouies peuvent échapper au recensement : s'il s'agit là d'un écueil redoutable pour les études quantitatives, le problème est bien différent lorsqu'on s'adresse à des recherches qualitatives : en effet, les espèces très profondément enfouies, même si elles sont caractéristiques, peuvent être omises impunément, puisque le stock des espèces moins profondément enfouies sera toujours suffisant pour définir qualitativement la biocoenose; il faudra seulement veiller à ne pas faire intervenir ces espèces très profondément enfouies dans la définition des prélèvements effectués dans une zone de transition; le stock régional des espèces caractéristiques exclusives aussi bien que la liste des prélèvements étant alors amputés de ces espèces trop profondément enfouies qui, d'ailleurs, ne sont qu'exceptionnellement récoltées. Enfin l'expérience montre que, à mesure que l'on multiplie les stations, la mise en évidence de nouvelles espèces caractéristiques exclusives à très faible abondance et seulement représentées dans un petit nombre de stations s'effectue, pour les diverses biocoenoses d'une façon proportionnelle au stock déjà individualisé, ce qui ne modifie en rien les résultats d'ensemble.

C'est seulement lorsque les biocoenoses ont été délimitées, sur la base des espèces caractéristiques et suivant les principes énoncés ci-dessus qu'on peut passer, sur les fonds meubles, au stade de l'étude quantitative permettant d'apprécier la biomasse (standing crop) et éventuellement la production. Ces méthodes qui mettent oeuvre des types de collecteurs divers (bennes PETERSEN ou assimilées, collecteur de HOLME, benne "orange-peel") n'ont de signification qu'autant qu'elles sont appliquées au "volume homogène" tel qu'il a été défini plus haut d'après J. PICARD.

Les listes faunistiques fournies par les dragues, et qui se limitent, sur tous les types de substrat aux animaux fixes ou sédentaires, peuvent être complétées par l'emploi d'autres engins.

Les fauberts ne sont pas utilisés seulement sur fonds durs : employés conjointement avec la drague sur fond meuble, ils accrochent souvent de grandes espèces qui ne sont prélevées que difficilement par la drague : les fauchages de pelouse ou prairies de Phanérogames marines (ainsi que de certains peuplements algaux) peuvent être effectués au moyen du petit gangui ou rateau, du grand gangui, et d'un filet à ouverture circulaire ressemblant à un filet à plancton, mais lesté et constitué d'une toile solide : par ce procédé, on récolte en abondance l'épifaune vagile qui est souvent mal représentée dans les contenus de dragues. Quant au chalut, dans la mesure où il est manié dans une aire biocoenotiquement homogène et délimitée au préalable, il fera connaître certaines espèces très dispersées sur le fond, ainsi que toute une série d'espèces à forte mobilité.

4 - REPRESENTATION CARTOGRAPHIQUE DES ETAGES, DES BIOCOENOSES ET DES FACIES

Le choix de l'échelle de la carte se fera évidemment en fonction des cartes marines existantes. Signalons cependant que les meilleurs résultats sont obtenus en utilisant les cartes dont l'échelle avoisine le 1/50 000 ou le 1/20 000; cependant sur de telles cartes, les peuplements des Etages Supralittoral et Médiolittoral pourront difficilement être détaillés, et c'est pourquoi il est souvent utile, pour des cartographies de détail du littoral, d'employer des cartes extrapolées au 1/5 000 ou au 1/2 000.

En ce qui concerne la représentation cartographique au moyen de figurés noirs sur fond blanc, aucune codification particulière ne nous paraît pouvoir être recommandée actuellement. Par contre, en ce qui concerne la représentation cartographique en couleurs, nous nous inspirons fortement des procédés de cartographie des phytosociologues de domaine terrestre, suivant des principes adaptés par Roger MOLINIER et J. PICARD. Nous répartissons ainsi les couleurs :

- Etage supralittoral : gammes des rouges et des roses;
- Etage Médiolittoral : gammes des jaunes et oranges;
- Etage Infrolittoral : gammes des verts;
- Etage circolittoral : gammes des bleus (peuplements à dominance algale) et des violets et mauves (peuplements où les Algues sont secondaires ou absentes);
- Etage Bathyal : gammes des bruns et bistres.
- Tous les peuplements "nitrophiles", quel que soit l'Etage : gamme des gris.

Pour chaque Etage, on dispose ainsi, pour cartographier les biocoenoses, de toute une série de nuances à l'intérieur de la couleur considérée. Si le nombre de nuances se révèle insuffisant, les biocoenoses peuvent aussi être discriminées entre elles au moyen de figures géométriques fins sur une nuance de fond. La mise en évidence des faciès s'effectue au moyen de raies d'une couleur différente de celle du fond de la biocoenose (faciès de strates élevées), soit au moyen de lettres ou signes conventionnels (faciès de sous-strate).

Lorsqu'une biocoenose présente des signes évidents de dégradation, on emploiera des bandes blanches horizontales de 5 mm de large, alternant avec des bandes horizontales de 1 mm de large de la nuance affectée normalement à la biocoenose.

Dans le cas de peuplements correspondant à un mélange de biocoenoses (larges marges de contact, etc.), ou de peuplements dans lesquels la biocoenose d'origine est supplantée par une autre, on utilisera une alternance de bandes verticales des nuances correspondant aux biocoenoses en présence; si les stocks spécifiques de chaque biocoenose sont à peu près équivalents, on tracera des bandes verticales alternées de 5 mm de large chacune; si l'un des stocks prédomine, il conservera des bandes verticales de 5 mm de large, mais en alternance avec des bandes de 1 mm de large pour le stock qui est dominé. Lorsqu'on désire exprimer l'aspect dynamique du fond, on inscrira dans les bandes du peuplement qui tend à supplanter l'autre de fines flèches noires espacées et à pointe orientée vers le haut : ce dernier procédé, qui nous a été recommandé récemment par les phytosociologues de l'Ecole Marseillaise, a l'avantage de permettre de rendre compte à la fois de l'aspect statistique (véritable "flash" des peuplements au moment même de la cartographie) et de l'aspect dynamique (tendance évolutive des peuplements).

CHAPITRE IV

ETAGE SUPRALITTORAL

1 - PEUPLEMENT DES SUBSTRATS SOLIDES

L'Etage Supralittoral est situé au dessus du niveau des plus hautes eaux en mer calme, et les vagues l'humectent sans le frapper violemment. L'extension verticale de cette zone supralittorale d'humectation varie évidemment en fonction du mode. Elle est limitée en mode calme ou abrité (10 à 50 cm par exemple dans les Calanques situées entre Marseille et Cassis, qui sont protégées des vents de N-W- et ne reçoivent qu'obliquement les vents d'E et E-S-E). Au contraire, en mode agité ou battu, l'Etage Supralittoral peut atteindre une extension verticale de plusieurs mètres (par exemple 6 m sur la face méridionale de l'île de Riou, à l'est de Marseille).

Nous avons vu précédemment que l'Etage Supralittoral correspond essentiellement, sur les substrats rocheux, à la zone des embruns des tempêtes, et encore les vagues se sont-elles alors, la plupart du temps, préalablement brisées dans l'Etage Médiolittoral avant d'atteindre, très affaiblies, l'Etage Supralittoral.

A) BIOCOENOSE DE LA ROCHE SUPRALITTORALE (RS)

La végétation de l'Etage Supralittoral sur substrat rocheux continu est assez restreinte. Elle est constituée par le Lichen noirâtre *Verrucaria symbalana* (proche parent du *Verrucaria maura* de la Manche et de l'Atlantique Nord-Orientale, et peut-être même identique), et surtout par des *Cyanophyceae* épilithes (et sur substrat calcaire endolithes) formant un niveau de couleur bistre bien visible lorsque la roche est de nuance claire. Les espèces endolithes pénètrent à l'intérieur des roches calcaires par un processus de dissolution et constituent ainsi le principal facteur de leur érosion. Au point de vue animal, il convient de signaler l'abondance du Gastéropode *Littorina (Melaraphe) neritoides* et de l'Isopode *Ligia italica*, cette dernière espèce faisant montre d'une grande activité. Ces deux espèces effectuent de fréquentes incursions nutritives par mer calme dans l'étage médiolittoral sous-jacent alors qu'au contraire, par mer agitée (et surtout la nuit), les *Patella lusitanica* de l'Etage Médiolittoral remontent brouter les *Cyanophyceae* sur la roche supralittorale, ainsi qu'en témoignent les nombreuses empreintes de leur radula découpant la mince couche de ces *Cyanophycées*. Vers le bas de l'Etage Supralittoral est localisé le Cirripède *Chthamalus depressus* autrefois considéré par nous comme représentant le sommet de l'Etage Médiolittoral. Toutes ces considérations sur l'Etage Supralittoral sont valables pour l'ensemble de la Méditerranée. Notons cependant que, sur la côte espagnole et sur la côte nord-africaine, une seconde espèce de Littorine, *Littorina (Melaraphe) punctata*, cohabite avec l'espèce ci-dessus mentionnée.

Le cas, très particulier, du peuplement des flaques à salinité variable enclavées dans l'Etage Supralittoral fera l'objet d'une annexe placée à la fin de ce Manuel, étant donné que ce peuplement est beaucoup plus pélagique que benthique d'une part, et que, d'autre part, les espèces benthiques qui y vivent indiquent qu'il s'agit là, en réalité, d'un peuplement référable à l'Etage Infralittoral, donc enclavé dans l'Etage Supralittoral, mais présentant un caractère très spécial du fait de l'influence extrême des facteurs édaphiques.

2 - PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES

Les peuplements des substrats meubles supralittoraux peuvent être répartis en deux biocoénoses : la biocoénose des laisses marines à dessiccation rapide, et la biocoénose des laisses à dessiccation lente. En fait, la première de ces biocoénoses se trouve localisée aux plages de sable plus ou moins fin où les laisses sont exposées en plein soleil.

La seconde se rencontre, plus ou moins richement représentée, là où les laisses sont tant soit peu protégées de l'insolation directe, c'est-à-dire entre les galets des grèves marines, dans l'épaisseur des "banquettes" de feuilles mortes de Posidonies rejetées à la grève, et sous les Salicornes vivaces des schorres et barènes.

A) BIOCOENOSE DES LAISSES A DESSICATION RAPIDE SUR SABLE SUPRALITTORAL (LDR)

Cette biocoenose est essentiellement caractérisée par deux Crustacés détritivores, l'Amphipode *Talitrus saltator* et l'Isopode *Tylos europaeus*, qui, dans la journée s'enfoncent dans le sable ou se tiennent dans les laisses encore humides. La nuit, par temps calme, ces espèces sortent de leur terrier et descendent jusqu'à l'extrême limite de l'abayage des vagues; lors des tempêtes, ces espèces cherchent refuge très haut, jusque dans la dune. Notons encore un petit Coléoptère noir du genre *Bledius* qui chemine sous la pellicule superficielle du sable lorsque celui-ci est très fin, et divers Diptères, très abondants parfois sur les laisses encore humides.

B) BIOCOENOSE DES LAISSES A DESSICATION LENTE DANS L'ETAGE SUPRALITTORAL (LDL)

Cette biocoenose est caractérisée par un assez grand nombre d'espèces qui sont principalement, divers Amphipodes du genre *Orchestia*, les Isopodes *Tylos sardous* et *Halophiloscia couchii*, les Gastéropodes *Truncatella subcylindrica*, *Alexia myosotis*, *Alexia firmini* et *Ovatella bidentata*, des Chilopodes, des Chernetes, des Coléoptères, en particulier du genre *Bledius* (par exemple *Bledius fuscatus*), divers Diptères et Forficules.

C'est surtout entre les galets que cette biocoenose est généralement la plus riche à la fois en espèces et en individus. En particulier, l'Isopode *Tylos sardous* (= *T. latreillei*) ne se trouve que là, et seulement dans la mesure où les galets reposent sur du sable. C'est également là seulement que l'on peut rencontrer le Gastéropode Pulmoné *Alexia firmini* qui est géographiquement localisé puisque, par exemple, il manque sur les côtes de Provence alors qu'il existe en Corse et en Sardaigne.

Dans les banquettes de feuilles de Posidonies, ce sont surtout les *Orchestia* qui abondent (*O. mediterranea*, *O. montagui*, *O. platensis*).

Sous les *Salicornia fruticosa* et *Salicornia radicans*, on trouve en abondance *Halophiloscia couchii* et *Alexia myosotis*; les insectes y sont particulièrement abondants. Les *Bledius* se creusent de profonds terriers dans la vase sableuse compacte (parfois recouverte d'une pellicule de Cyanophycées) entre les touffes de Salicornes. L'humectation et la salure du substrat résultent de la combinaison entre les crues consécutives aux pluies et la remontée des sels en période de sécheresse.

En résumé, cette biocoenose se compose d'espèces détritivores et de leurs prédateurs.

CHAPITRE V

ETAGE MEDIOLITTORAL

1 - PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS SOLIDES

En ce qui concerne les substrats solides, les possibilités biotiques de l'étage médiolittoral sont conditionnées par la fréquence des submersions dues :

- a) aux vagues, même peu importantes, et à leurs embruns,
- b) aux variations irrégulières de niveau dues à la pression atmosphérique et aux vents,
- c) à un faible degré (dans la plus grande partie de la Méditerranée du moins) (1) aux marées luni-solaires : c'est-à-dire, en résumé, à l'humectation.

On distingue très généralement, deux horizons distincts du Médiolittoral :

- un horizon supérieur mouillé seulement par les vagues et les embruns,
- un horizon inférieur dont l'humectation résulte des trois facteurs énumérés ci-dessus.

A ces deux horizons correspondent deux biocoenoses bien distinctes, auxquelles vient s'ajouter une biocoenose conditionnée par un fort degré hygrométrique de l'air. Cependant, localement et sous l'influence de perturbations des trois facteurs hydrodynamiques précisés ci-dessus, ces deux horizons peuvent ne pas être distincts (par exemple, le Golfe de Lépante, dans le Bassin oriental, où P. HUVE a observé (1957) un peuplement constitué par un mélange notablement appauvri qualitativement et quantitativement - rares *Cbthalamus stellatus* et *Rivularia atra* - des deux biocoenoses normales), ou bien l'horizon supérieur peut être seul représenté (côtes méditerranéennes espagnoles au voisinage de Gibraltar d'après Roger MOLINIER et J. PICARD (1956).

Il est évident que plus le mode est battu, plus l'extension verticale de ces deux horizons est grande : la limite supérieure de l'horizon supérieur varie de 50 cm à 2,5 m, au dessus du niveau moyen de la mer, celle de l'horizon inférieur variant de quelques centimètres à 1 m environ au dessus du niveau moyen de la mer. Par contre, la limite inférieure de l'horizon inférieur est toujours placée à quelques centimètres au dessus du niveau moyen de la mer. Dans toute l'étendue de la roche médiolittorale, on peut observer le petit Crabe amphibie *Pachygrapsus marmoratus*, tandis que deux espèces vagiles de l'Etage Supralittoral *Littorina (Melaraphe) neritoides* et *Ligia italica* descendent momentanément dans l'Etage médiolittoral par temps calme pour y retrouver un peu d'humidité. Dans l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral, les Gastéropodes *Monodonta turbinata* (en mode battu) et *Monodonta turbiformis* (en mode abrité) sont généralement abondants.

Il faut encore noter que c'est dans l'étage médiolittoral que certains faciès se présentent sous forme de "ceinture" altitudinalement superposées. Ces diverses "ceintures" seront étudiées en même temps que les biocoenoses dans lesquelles elles se développent.

Enfin, les flaques de l'Etage médiolittoral ont un peuplement constitué par les espèces les plus tolérantes (aux modifications de température et de pH notamment) de l'étage infralittoral, lesquelles y vivent ainsi en enclave.

(1) cf. p. 6 le cas des aires côtières intéressées par des marées d'amplitude appréciable.

A) BIOCOENOSE DE LA ROCHE MEDIOLITTORALE SUPERIEURE

La biocoenose de l'horizon supérieur de l'étage médiolittoral présente un taux de recouvrement d'autant plus élevé que le mode est plus battu, la roche laissée libre par les *Cbthamalus* étant envahie par des Cyanophycées épilithes (par exemple *Calotrix scopulorum*) et, (sur roche sédimentaire), endolithes qui colorent la roche, lorsque celle-ci est de teinte claire, en gris-blanchâtre. Certaines Cyanophycées endolithes (*Brachytrichia balani* et *Entophysalis granulosa*) perforent aussi les tests des *Cbthamalus*.

Les espèces caractéristiques sont essentiellement : un Crustacé Cirripède, deux Gastéropodes, et une Algue Phéophycée :

- *Cbthamalus stellatus* d'autant plus abondant que le mode est plus battu;
- *Patella lusitanica*, vers le haut de la zone;
- *Patella ferruginea*, grande espèce qui accompagne la précédente, mais est géographiquement localisée, et se trouve principalement sur les rivages insulaires : Corse, etc.
- *Mesospira mediterranea*, Algue Phéophycée, de couleur rouille, qui paraît calcifuge (mais qui abonde cependant sur les tests des *Patella ferruginea*),

Les trois principaux faciès d'Algues Rhodophycées que l'on connaît dans cette biocoenose se présentent sous forme de trois "ceintures" algales saisonnières superposées : en haut *Bangia fuscopurpurea*, en dessous *Porphyra leucostica*, et tout en bas, seulement en mode battu, *Rissoella verruculosa*. Ces ceintures ne se manifestent que pendant les mois de l'année où l'eau est fraîche et l'agitation de l'eau maximale. La plus résistante est la ceinture de la *Rissoella verruculosa* parce qu'elle est située le plus bas, et aussi parce que c'est une Algue pérennante dont le thalle encroûtant basal subsiste durant les mois chauds. Par ailleurs, pour des raisons non encore clairement élucidées, *Rissoella* est calcifuge (elle se développe abondamment sur substrat siliceux, beaucoup moins sur substrat dolomitique, et très exceptionnellement seulement sur substrat calcaire); notons enfin que, quand cette ceinture est particulièrement prospère, elle débordé parfois légèrement dans le haut de l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral, où il n'est pas rare alors de l'observer en compétition avec *Neogoniolithon notarisi* ou *Ralfsia verrucosa*; par sa densité, *Rissoella serruculosa* tend d'ailleurs à éliminer la plupart des autres espèces là où elle prospère. Il convient de signaler encore une quatrième ceinture, très locale, constituée par l'Algue *Polysiphonia sertularioides* que Roger MOLINIER et J. PICARD ont observée, par exemple, à Majorque (Cala Figuera) sur roche calcaire où elle remplace les *Rissoella* absentes, et qui a été retrouvée dans la région d'Ancona par P. et H. HUVE et J. PICARD (1963).

Il faut aussi noter le caractère particulier que revêt le peuplement du Médiolittoral Supérieur dans la portion des côtes de la Haute Adriatique intéressée par des marées appréciables (dont l'amplitude atteint assez couramment 1,5 m). La biocoenose à *Cbthamalus stellatus*, associée à *Rivularia bullata* et *Bangia fuscopurpurea* y est souvent remplacée par un peuplement d'*Enteromorpha compressa* dont le taux de couverture avoisine souvent 100% (H. HUVE et P. HUVE et J. PICARD, 1963).

B) BIOCOENOSE DE LA ROCHE MEDIOLITTORALE INFERIEURE (RMI) (1)

Lorsque la biocoenose de cet horizon inférieur de l'étage médiolittoral est normalement développée, on observe au moins l'une des trois espèces d'Algues calcaires dont il sera question ci-après; parfois la biocoenose se présente sous un aspect dégradé où ces Mélobésiées sont absentes, mais où l'on retrouve au moins quelques unes des autres espèces caractéristiques. Dans la mesure où le taux de recouvrement des Mélobésiées vivantes n'atteint pas 100 %, la roche (si elle est sédimentaire) et les Mélobésiées mortes sont perforées par diverses Cyanophycées ou Chlorophycées endolithes. Celles-ci donnent à la roche, lorsqu'elle est de nuance claire, et aux Mélobésiées mortes, une couleur jaune-verdâtre.

Les espèces caractéristiques sont essentiellement trois Mélobésiées, une Cyanophycée, épilithe, une Rhodophycée, et deux Mollusques :

(1) Nous mentionnerons simplement ici l'existence de flaques à Chlorophycées (*Gladophora crystallinae*, *C. rudolphiana*, etc.) étudiées par J. FELDMANN (1937), la signification exacte de ces peuplements restant encore à préciser.

Lithophyllum tortuosum, espèce en coussinet lamelleux, souvent citée sous le nom erroné de "*Tenarea tortuosa*" (cf. H. HUVE, 1957) et propre au Bassin occidental, sans doute parce que les températures atteintes par les peuplements médiolittoraux en méditerranée orientale sont trop élevées.

- *Lithophyllum papillosum*, espèce mamelonnée dont le statut a été précisé par H. HUVE (1962);
- *Neogoniolithon Notarisii*, espèce encroûtante manquant localement, sans que l'on en sache la raison;
- *Rivularia atra*, qui forme de petites sphérules noirâtres;
- *Nemalion belminthoides*, restreint aux modes battus;
- *Patella aspera*, presque toujours fixée sur les Mélobésiées qui, souvent aussi, recouvrent son test;
- *Middendorfia caprearum*, Chiton remarquablement homochrome par rapport à son substrat et dont les petits individus vivent sur les Mélobésiées, et les gros, dans des cupules de dissolution sur les roches calcaires.

On doit également considérer comme caractéristiques toute une série d'espèces des microcavités et microfissures de la roche ou des Mélobésiées. Ce sont une Némerte, quatre Mollusques, un Crustacé Isopode, et un Arachnide : *Nemertopsis peronea*, *Fossarus ambiguus*, *Gadinia garnoti*, *Oncidiella celtica*, *Lasaea rubra*, *Campecopea hirsuta*, *Desidiopsis racovitzai*.

Certaines de ces espèces (*Nemertopsis peronea*, *Lasaea rubra*, *Campecopea hirsuta*) remontent jusque dans les microfissures très humides de l'horizon supérieur; d'autre part, les Gastéropodes *Gadinia garnoti* et *Oncidiella celtica* ayant une respiration pulmonée, et l'Araignée *Desidiopsis racovitzai* conservant une réserve d'air sont des animaux remarquablement adaptés à la vie médiolittorale. P. HUVE a mis en évidence le fait que cette faune des microcavités n'est pas propre aux Mélobésiées, mais se retrouve dans les microcavités et microfissures de la roche.

Parmi les espèces accompagnatrices, nous noterons certaines Algues des horizons superficiels de l'Étage Infralittoral, Algues qui peuvent s'installer momentanément, durant les mois hivernaux et printaniers, dans l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral : par exemple les Chlorophycées *Chaetomorpha capillaris* et *Bryopsis muscosa*, les Rhodophycées *Gastroclonium clavatum*, *Ceramium rubrum*, *Callithamnion granulatum*, *Polysiphonia flocculosa*, *Laurencia pinnatifida*, *Laurencia papillosa*, etc. Parmi les espèces accompagnatrices dans les cavités et microcavités, nous citerons des Chilopodes, des Acariens, la Polychète *Perinereis cultrifera*, et surtout toute une série d'espèces qui vivent aussi en dessous de l'étage médiolittoral : le Foraminifère *Miniacina miniacina*; diverses Eponges Halichondrines; les Cnidaires *Actinia equina*, *Phellia elongata*, *Clavularia petricola*, *Sertularella ellisi* forme *lagenoides*; les Mollusques *Acanthochiton fascicularis*, *Cardita calyculata*, *Venerupis irus*, *Brachydontes minimus*, de petites *Mytilus galloprovincialis*; des Polychètes (surtout des Syllidiens); des Bryozoaires (tels que *Schismopora armata*); le Sipunculide *Physcosoma granulatum*; des Nématodes; le Crustacé Décapode *Eriphia spinifrons*; des Crustacés Isopodes *Ischyromene lacazei* et *Dynamene bidentata*; des Crustacés Amphipodes appartenant aux genres *Allorchestes*, *Amphitoe*, *Caprella*, etc.; l'Ascidie *Diplosoma gelatinosum*, etc.

Les faciès et aspects de cette biocoenose sont assez nombreux :

- trois "ceintures", l'une très générale (*Ralfsia verrucosa*), une autre localisée à la Haute Adriatique (*Fucus virsoides*), la troisième observée en Grèce (*Hydroclathrus clathratus*);
- un faciès du *Pollicipes cornucopiae* localisé à la côte Nord-Africaine;
- un aspect "dégradé" sans Mélobésiées;
- deux faciès de pollution avec exubérance soit de *Mytilus galloprovincialis*, soit d'*Enteromorpha intestinalis* ou de Cyanophycée;
- un faciès de mode très battu, à *Nemoderma tingitanum*;
- deux faciès dus à la prédominance soit de *Neogoniolithon Notarisii*, soit de *Lithophyllum tortuosum*, faciès qui jouent un rôle protecteur évident quant à la limitation de l'érosion du substrat, et souvent même un rôle constructeur de comiches organogènes.

a) La "ceinture" du *Ralfsia verrucosa* est très répandue un peu partout en Méditerranée, principalement en mode calme ou modérément battu où cette algue Phéophycée forme une mince croûte noire. Souvent, elle ne se développe que dans le haut de l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral, étant limitée vers le bas par la concurrence exercée par les Mélobésiées quant à l'accaparement du substrat. Si elle est à recouvrement continu, cette ceinture tend à éliminer la plupart des autres espèces.

b) La "ceinture" du *Fucus versoides*, localisée à la portion de la Haute Adriatique où existent des marées sensibles (cf. plus haut), a été étudiée récemment par H. et P. HUVE et PICARD (1963). Cette Phéophycée prend dans cette région un très grand développement et protège, en sous strate, *Catenella repens* et *Hildenbrandtia prototypus*; on observe, au même niveau médiolittoral inférieur, l'algue *Ectocarpus confervoides* et le Gastéropode *Monodonta turbiformis*. Il semble que la zone à *Fucus* ne mérite pas, en Haute Adriatique d'être considérée comme formant un véritable sous-étage, puisque là où les *Fucus* sont en peuplements clairsemés on retrouve les *Chthamalus* cités précédemment (p. 00) à propos de l'horizon supérieur. Les auteurs mentionnés estiment donc qu'il n'y a pas remplacement de peuplements, mais simple superposition de l'espèce *Fucus versoides* au stock spécifique, préexistant, et dont la relative homogénéité verticale serait en rapport avec les déplacements réguliers du plan d'eau sous l'influence des marées.

c) La "ceinture" de l'*Hydroclathrus clathratus*, Algue Phéophycée, a été observée (P. HUVE - 1957) en divers points de l'Archipel Grec.

d) Le faciès du *Pollicipes cornucopiae*, Cirripède Pédonculé, paraît être localisé à certains points remarquablement battus de la côte d'Algérie.

e) L'aspect "dégradé" sans Mélobésiées se rencontre fréquemment un peu partout en Méditerranée, là où, pour une raison quelconque, les Mélobésiées ne peuvent se développer et lorsqu'aucune "ceinture" n'existe : les *Rivularia atra* abondent cependant, et la roche, si elle est calcaire, subit une dissolution assez intense tant par la pénétration des Algues perforantes que par les *Midendorfia caprearum*, généralement d'assez grande taille, qui s'y creusent des cupules comme l'ont montré LELOUP et VOLTZ (1938).

f) Le faciès de pollution du *Mytilus galloprovincialis* se rencontre là où les eaux sont particulièrement souillées, dans la mesure où les moules trouvent une oxygénation suffisante. La densité des Moules peut être telle que les autres organismes en sont notablement raréfiés.

g) Le faciès de pollution de l'*Enteromorpha intestinalis*, Algue Chlorophycée, est fréquent dans les modes calmes où les eaux sont plus ou moins souillées. Dans les ports, les Enteromorphes sont souvent remplacées par des Cyanophycées filamenteuses (observations de Roger MOLINIER). Parfois, aussi, la Phéophycée *Scytosiphon lomentaria* peut prédominer.

h) Le faciès du *Nemoderma tingitanum*, Phéophycée encroûtante fréquente à la base de l'horizon inférieur, où elle atteint souvent un taux de recouvrement du substrat voisin de 100 %, ce qui peut aboutir à l'élimination de toutes les autres espèces.

i) Le faciès du *Neogoniolithon Notaristi* se rencontre fréquemment dans toute l'étendue de la Méditerranée. Cette Mélobésiée parvient à former un recouvrement continu qui élimine presque totalement les autres algues, sauf toutefois les deux *Lithophyllum* qui s'installent souvent par dessus. Elle protège ainsi de l'érosion la roche sous-jacente, provoquant parfois la conservation de plateformes rocheuses subhorizontales aux environs du niveau moyen de la mer, ainsi que cela a été observé par Roger MOLINIER et J. PICARD à Cala Figuera (Ile Majorque, 1956) et à l'île Djerba (Tunisie, 1954) : les portions de plateforme où le *Neogoniolithon* n'a pu s'établir sont surcreusées par dissolution (fig. 0). En Sicile, à Milazzo, l'activité de cette algue est si intense qu'elle cimente, dans les fissures de plateformes, des tessons de poteries, des coquilles, des petits galers et des éclats de roche (cf. Roger MOLINIER et J. PICARD - 1953 a); une plage de cailloutis littoraux cimentés par le *Neogoniolithon* a même été signalée sur la côte turque par H. HUVE (1957). Nous verrons ultérieurement, à propos de l'Etage Infralittoral, que cette même Algue colmate les interstices des tubes de *Vermetus cristatus* sur certaines plateformes. Parfois même, sur les côtes de Turquie et du Dodécanèse, la prolifération de cette Algue est si active que, comme l'a montré P. HUVE (1957), elle construit, par accumulation de couches superposées les unes sur les autres, de véritables encorbellements, assez friables cependant, à surface subhorizontale et pouvant dépasser 50 cm de large; ces couches superposées sont si étroitement accolées qu'il n'y a pratiquement pas d'espèces vivant dans les microcavités.

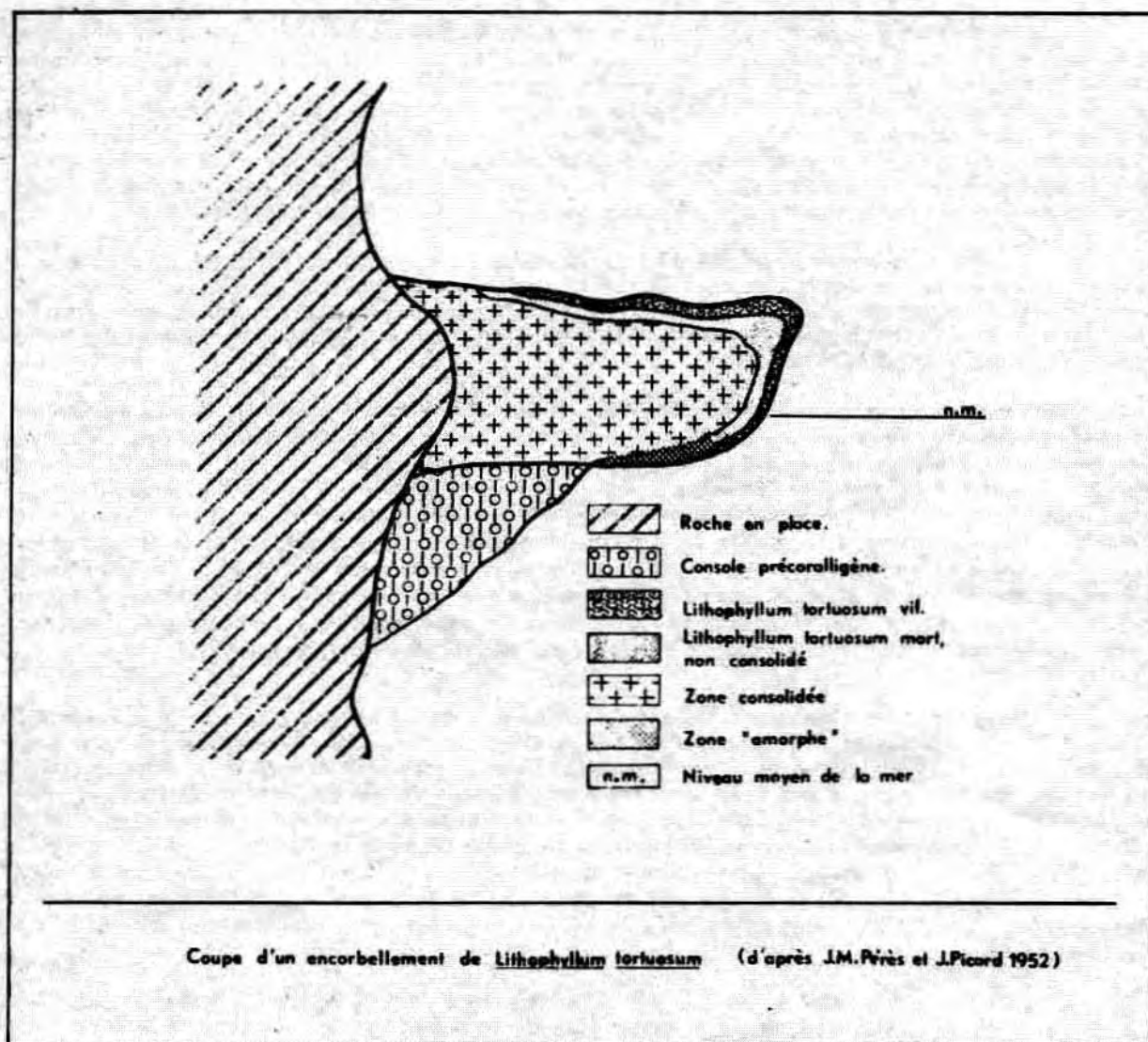


Fig. N°2

1) Le faciès du *Lithophyllum tortuosum* ne se rencontre que dans le Bassin occidental, cette Algue n'ayant jamais encore été récoltée dans le Bassin Oriental. Cependant, ce n'est guère que dans la moitié septentrionale du Bassin Occidental qu'elle atteint une exubérance telle qu'elle peut recouvrir totalement la roche et même constituer les importants encorbellements connus sous la dénomination inexacte de "trottoirs de Tenarea". Ces encorbellements, généralement à surface sub-horizontale, sont particulièrement développés sur la côte des Albères, sur toutes les côtes de la Provence depuis Port de Bouc jusqu'à l'Estérel inclusivement (largeur maxima de deux mètres atteinte au Grand Langoustier de Porquerolles), dans certaines portion du Golfe de Gênes, sur les cotes de la Corse et de la Sardaigne septentrionale; leur épaisseur peut atteindre près de 1 m. La structure de ces encorbellements est assez complexe : on y distingue quatre zones (fig.2) :

1°) la surface de l'encorbellement qui, seule, est formée d'Algues vivantes; l'épaisseur de cette couche ne dépasse pas un centimètre;

2°) immédiatement en dessous de cette couche vivante se trouve sur quelques centimètres d'épaisseur, une zone formée d'Algues mortes, mais dont les interstices ne sont pas colmatés;

3°) La plus grande partie de l'encorbellement est formée d'une masse dense et compacte ayant l'aspect d'une véritable roche avec des vermicules blanc-pur noyés dans un ciment bistre d'une grande dureté; les vermicules blancs sont les restes de *Lithophyllum tortuosum* et sont constitués de calcite pure cristallisée; quant au ciment bistre, il est formé de calcite, avec présence de magnésium dans le réseau de la calcite; l'ensemble se présentant sous une forme cryptocristalline, il en résulte la dureté exceptionnelle de ce ciment; dans certaines petites cavités closes, de petits cristaux de gypse néoformés sont souvent disposés en géode; enfin, des grains de quartz et autres minéraux exogènes ne sont pas rares (étude effectuée par J.J. BLANC et R. MOLINIER, 1956);

4°) A la partie inférieure de l'encorbellement et tapissant les nombreuses cavités anastomosées internes, se trouve une zone d'aspect amorphe, assez friable, peu épaisse, résultant essentiellement d'une attaque de la partie morte par des Algues perforantes; les cavités anastomosées résultent soit d'un développement lacunaire de la Mélobésiée, soit de l'action d'organismes perforants tels le Mollusque *Lithophaga lithophaga*.

Sous les grands encorbellements, nettement en dessous du niveau moyen de la mer, se développe généralement une formation organogène à base d'autres Algues calcaires (*Lithothamnium Philippii*, *Mesophyllum lichenoides*, *Peyssonnelia polymorpha*), qui constitue une sorte de "console" venant renforcer la solidité de l'encorbellement. Un riche peuplement sciaphile à Chlorophycées (*Halimeda tuna*, *Udotea petiolata*), et surtout à Rhodophycées (*Peyssonnelia squamaria*, etc.) s'y développe fréquemment. Nous reviendrons, à propos de l'Etage Circalittoral, sur la signification de ce peuplement sciaphile, que nous ne mentionnons ici que parce qu'il est intimement juxtaposé à l'encorbellement. Le peuplement à base de Rhodophycées (*Petroglossum nicaeense*, *Plocamium coccineum*) et d'Hydriaires (*Corynes muscoïdes*) qui se développe souvent sur la zone amorphe sous le front de l'encorbellement, et qui est nettement infralittoral sera, de même, discuté plus loin (cf. p. 53).

La largeur de l'encorbellement de *Lithophyllum tortuosum* s'accroît graduellement, jusqu'à ce que soit dépassée la limite de solidité de la saillie ainsi constituée, ce qui entraîne, lors des tempêtes, la cassure et l'éboulement de la partie distale. Dans ce cas, ou dans celui où, pour une raison quelconque, les *Lithophyllum tortuosum* viennent à mourir sur la surface de l'encorbellement, le *Lithophyllum tortuosum* peut se réinstaller (avec parfois intercalation d'une période durant laquelle se développe une mince couche de *Neogoniolithon Notarisii*), mais toujours après attaque superficielle des Mélobésiées mortes par les Algues endolithes; il en résulte le fait que certains trottoirs montrent, à la cassure, une succession de couches de Mélobésiées mortes séparées par des plans de clivage traduisant les périodes d'activité des Algues endolithes consécutivement à l'absence momentanée de Mélobésiées vivantes.

Contrairement à ce qui a été souvent écrit, les encorbellements de *Lithophyllum tortuosum* ne se développent pas sur les portions de côtes les plus fortement battues : le choc de la houle, lorsque celle-ci se présente parallèlement à la côte, paraît incompatible avec ces formations. En revanche, le ressac agissant dans les indentations d'une côte battue leur est éminemment favorables; les modes calmes sont toujours dépourvus de ces encorbellements.

En ce qui concerne le peuplement, la surface et, surtout, le front de l'encorbellement peuvent présenter la plupart des Algues caractéristiques ou accompagnatrices de la biocoenose, tandis que la zone morte non colmatée est riche en petites espèces (particulièrement *Lasaea rubra*) et que les cavités anfractueuses dans l'épaisseur de l'encorbellement recèlent la totalité de la riche faune d'Invertébrés déjà énumérés p. 37; la paroi des cryptes est souvent revêtue par la mince Mélobésiée violette *Dermatolithon bapalidioïdes*.

Avant d'en terminer avec cette biocoenose, signalons encore la possibilité de l'existence, en mode très battu, dans la partie la plus superficielle de l'Etage Infralittoral, d'enclaves médiolittorales là où un décrochement de pente permet aux vagues de se briser successivement à deux altitudes différentes (fig. 3); bien entendu, de telles enclaves n'existent qu'en mode constamment battu, ce qui réalise à la fois l'alternance d'émersions exigée par le peuplement médiolittoral en enclave, et l'humectation nécessaire au peuplement infralittoral; R. GILET (1954) a mis en évidence un tel phénomène au Cap Ferrat (Alpes Maritimes).

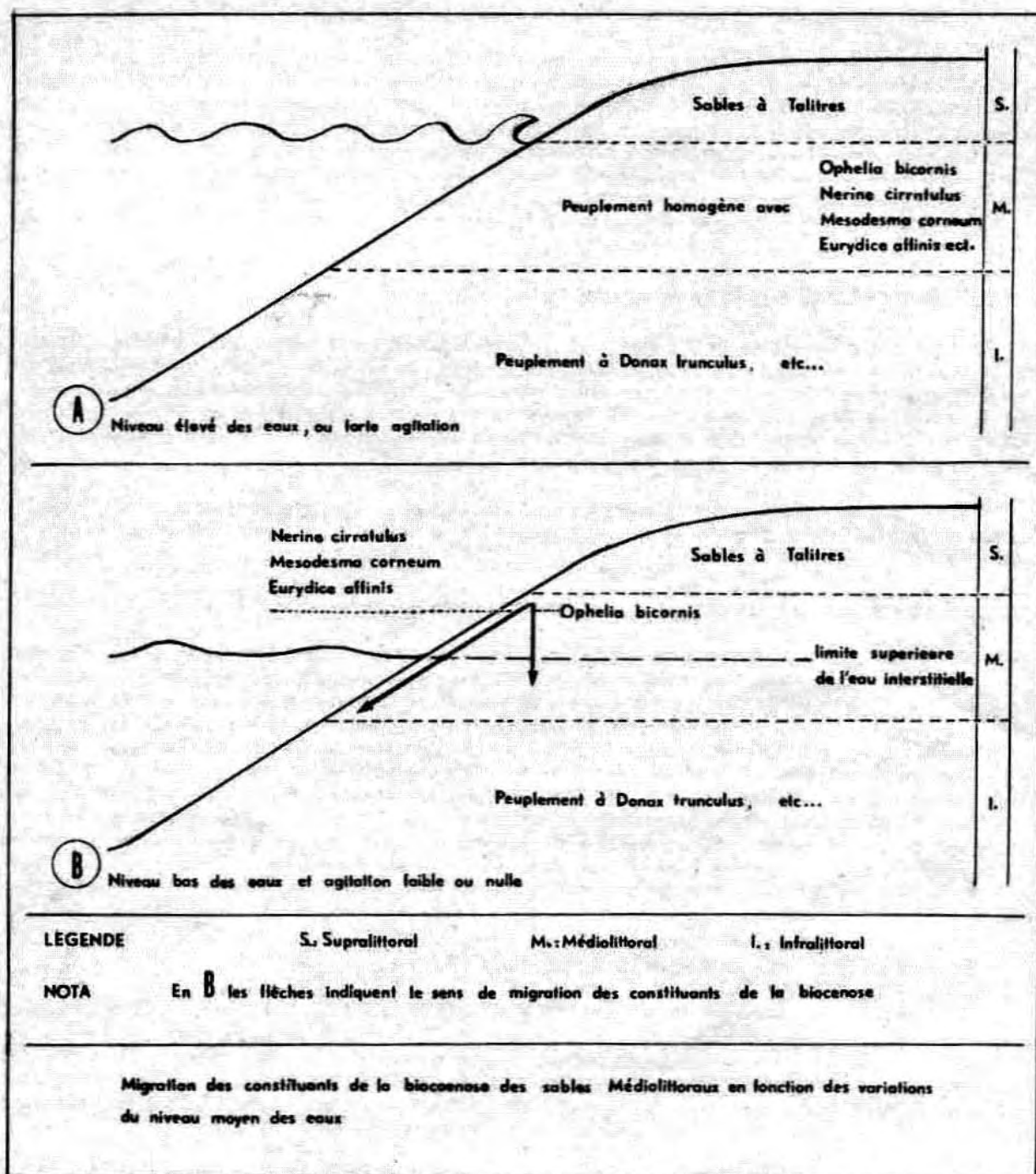


Fig. N°3

C) BIOCOENOSE DES GROTTES MEDIOLITTORALES (GM)

Nous ne citerons que pour mémoire ce peuplement localisé aux surplombs très excavés et aux grottes médiolittorales, et dont la caractéristique essentielle est l'Algue Rhodophycée *Hildenbrandtia prototypus* (cf. FELDMANN, 1937). Il semble bien qu'il s'agisse là d'un peuplement qui exige un fort degré hygrométrique de l'air plutôt que l'ombre elle-même; sur les côtes de la Manche, *Hildenbrandtia* se développe en pleine lumière, tandis qu'en Méditerranée elle reste localisée à l'ombre parce que c'est là que se trouvent les meilleures conditions d'humidité de l'air. Dans certaines larges fissures peut prospérer, en gazon ras et dense, la Rhodophycée *Catenella opuntia* qui est très localisée en Méditerranée : Adriatique (où elle est fréquente) et côtes occidentales italiennes (Livourne - Monte-Argentario),

2. PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES

Les substrats meubles de l'Etage médiolittoral répondent aux mêmes facteurs d'humectation que les substrats solides. Cependant, il faut tenir compte, en plus, de l'imbibition du substrat par l'eau de mer interstitielle. Les peuplements médiolittoraux seront donc localisés à la zone d'humectation résultant non seulement des moindres vagues ou des moindres variations du niveau de la mer, mais encore de l'état d'imbibition à peu près continu du substrat (fonction des caractères granulométriques du sédiment et du profil de la plage).

Nous distinguerons trois peuplements : une biocoenose des galets et "banquettes" de feuilles mortes de Posidonies; une biocoenose des plages de sable; un peuplement des sables vaseux et vases des lagunes et estuaires.

A) BIOCOENOSE DU DETRITIQUE MEDIOLITTORAL (DM)

Entre les galets médiolittoraux, outre les deux Crustacés caractéristiques qui sont l'Amphipode *Gammarus olivii* et l'Isopode *Sphaeroma serratum*, on trouve aussi les espèces accompagnatrices suivantes : le Crustacé Décapode *Pachygrapsus marmoratus* qui abonde également sur les substrats durs médiolittoraux, l'Amphipode *Allorchestes aquilinus* qui vit aussi dans les niveaux les plus superficiels de l'Etage infralittoral, et enfin la Polychète *Perinereis cultrifera* qui est commune dans les cavités des encoissements de *Lithophyllum tortuosum*. En cas de tempête les Crustacés cherchent un refuge momentané en eau plus profonde, et se réinstallent rapidement à leur niveau habituel dès que l'agitation de l'eau faiblit. Cette biocoenose se compose essentiellement de détritivores qui se nourrissent des débris végétaux et déchets divers qui restent bloqués entre les galets; c'est pourquoi on peut assimiler à cette biocoenose, comme faciès appauvri cependant, la partie médiolittorale des "banquettes" de feuilles mortes de Posidonies où se retrouvent les mêmes Amphipodes, *Perinereis cultrifera*, et quelques Oligochètes.

B) BIOCOENOSE DES SABLES MEDIOLITTORAUX (SM)

Nous avons longtemps admis, d'après GIORDANI-SOIKA (1955), que les sables médiolittoraux présentaient deux horizons distincts caractérisés essentiellement : le supérieur par *Ophelia bicornis* (synonyme de *O. radiata* d'après BELLAN, 1960), l'autre inférieur à *Nerine cirratulus*. Cette position a encore été admise par G. BELLAN (1960) bien que cet auteur ait reconnu que ces deux Polychètes peuvent parfaitement coexister, et que, d'une manière générale on puisse mettre en doute la fixité dans le temps et dans l'espace, de ces deux horizons du Médiolittoral meuble de la Méditerranée.

Actuellement nous estimons devoir abandonner cette interprétation. En effet, nous avons précisé, au chapitre I, que la présence de deux biocoénoses individualisées implique l'existence de deux stocks spécifiques distincts se remplaçant mutuellement. Or dans le cas qui nous occupe, il semble bien qu'il y ait un stock unique dont la composition est précisée plus loin, et qui manifeste de simples variations d'abondance affectant deux de ses espèces constives : *Ophelia bicornis* et *Nerine cirratulus*. Conformément aux définitions données p. 9, nous devons donc conclure qu'on est en présence de deux faciès d'une même biocoenose, ces faciès étant du type ceinture.

En fait, l'étude de stations très nombreuses et variées, montre, lorsque les eaux sont agitées, une parfaite intrication de toutes les espèces du stock. En revanche, lorsque les eaux sont calmes et basses, les espèces doivent se déplacer pour satisfaire leurs exigences en matières d'humectation du substrat. Les *Ophelia* s'enfoncent alors pour fouissage vertical, jusqu'à atteindre le niveau où se

manifeste la nappe d'eau souterraine. Au contraire, les autres constituants du stock spécifique (*Nerine*, *Eurydice*, *Mesodesma*) se déplacent plutôt suivant la pente de la plage jusqu'à retrouver un sable humecté convenable au niveau du plan d'eau abaissé. Dans ce cas de mer calme et basse la séparation "topographique" que l'on relève pour les *Ophelia* n'a aucune valeur écologique, puisque celles-ci, comme les autres espèces, se sont bornées à maintenir le contact avec l'eau, employant seulement pour cela une voie différente.

En conséquence on peut admettre qu'il n'y a qu'une seule biocoenose des sables médiolittoraux, dont les espèces caractéristiques sont les Polychètes *Ophelia bicornis* et *Nerine cirratulus*, l'Isopode *Eurydice affinis* et le Pélécypode *Mesodesma corneum*. Le cas de la Mysidacée *Gastrosaccus sanctus*, doit être réservé car cette espèce se rencontre aussi dans les niveaux tout-à-fait supérieurs de l'étage infralittoral; elle est, d'ailleurs, souvent localisée, mais abondante là où elle se trouve.

Il convient de noter également qu'il n'est pas prouvé que *Eurydice affinis* et *Gastrosaccus sanctus* aient un comportement nocturne essentiellement pélagique; on peut même dire que *E. affinis* paraît être une espèce franchement benthique.

La nature du sédiment peut favoriser ou éliminer certaines espèces; c'est ainsi que les sables grossiers conviennent mieux aux *Ophelia*, et les sables fins aux *Nerine*; la nature minéralogique, même, peut intervenir: les *Mesodesma* évitent les sables calcaires (observation effectuée par P. MARS).

Un faciès de dessalure de cette biocoenose a été observé (Port de Bonifacio), caractérisé par l'abondance de la Polychète *Nereis diversicolor*.

C) PEUPLEMENT DES SABLES VASEUX ET VASES DES LAGUNES ET ESTUAIRES (SVLE)

Il s'agit là d'un peuplement encore trop peu étudié pour que l'on puisse savoir si l'on est en présence d'une ou de plusieurs biocoenoses. Les Algues Cyanophycées y sont souvent abondantes et donnent alors une certaine consistance à la croûte superficielle du sédiment. Des Polychètes de la famille de *Nereidae* creusent leurs galeries dans le sédiment. On observe fréquemment, en strate élevée, deux faciès d'épiflore: un faciès de sursalure (au moins temporairement dans l'année) avec prolifération de la Phanérogame annuelle *Salicornia herbacea* et un faciès de dessalure avec envahissement par la Phanérogame vivace *Juncus maritimus* qui, par suite de la densité de ses tiges, capte et fixe une grande quantité de débris végétaux et minéraux, ce qui aboutit souvent à une surélévation du sol, et, en fin de compte, à l'établissement d'un peuplement référent à l'Etage Supralittoral.

Enfin, il convient de noter que, dans certains endroits de mode calme, mais à salinité normale (par exemple devant Houmt Souk, île Djerba) un revêtement de Cyanophycées retenant et agglomérant des sables vaseux peut s'installer sur la roche elle-même.

CHAPITRE VI

ETAGE INFRALITTORAL

L'Etage Infralittoral méditerranéen débute un peu en dessous du niveau moyen de la mer, c'est-à-dire à partir de la zone où les émergences ne sont plus qu'accidentelles, et deviennent "catastrophiques" pour peu qu'elles se prolongent. Cet étage s'étend vers le bas, en moyenne, jusque vers 35 m de profondeur; cette limite inférieure subit de fortes fluctuations du fait de la transparence des eaux; par exemple, devant le delta du Rhône, zone particulièrement turbide, Y. GAUTIER a observé que la limite inférieure ne dépassait pas 8 m de profondeur, alors qu'autour de certaines îles, ou sur divers hauts fonds situés loin des apports terrigènes, nous avons noté que cette limite inférieure peut atteindre 45 à 50 m.

L'Etage Infralittoral est, bionomiquement, remarquable par l'exubérance du peuplement végétal : Algues diverses, et aussi la totalité des espèces méditerranéennes de Phanérogames marines appartenant à la famille des Zostéracées dont la localisation ici constitue précisément l'un des principaux critères de la définition de l'Etage Infralittoral.

Nous étudierons, successivement, les peuplements installés sur substrat solides, et les peuplements établis sur substrats meubles. Enfin, nous mettrons en évidence les relations évolutives entre diverses biocoénoses sous l'angle d'une conception dynamique des peuplements et de la nature des fonds.

1 - PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS SOLIDES

1) BIOCOENOSE A ALGUES PHOTOPHILES (AP)

La biocoénose des Algues Photophiles est répandue sur les surfaces rocheuses plus ou moins fortement éclairées, et ceci depuis quelques centimètres en dessous du niveau moyen de la mer jusque vers 40 m en certains cas.

Dans divers travaux antérieurs Roger MOLINIER et J. PICARD (1953 b) avaient précisé l'existence d'une succession de peuplements algaux qu'ils considéraient alors comme autant de communautés distinctes. P. HUVE, au cours d'expériences de peuplement de surfaces vierges (1953 a) avait obtenu successivement de telles dominances momentanées; d'ailleurs les constituants qualitatifs de ces divers stades subsistent, à l'état de moindre abondance, jusque dans le peuplement achevé. Il convient donc maintenant de considérer que ces divers peuplements (à Bactéries, à Diatomées, à Ectocarpales, etc.) ne sont que des stades pionniers d'une seule et même biocoénose : celle des Algues Photophiles. Par ailleurs, de récentes recherches phytosociologiques, de Roger MOLINIER (1960) confirmaient déjà la nécessité du regroupement d'un certain nombre de peuplement algaux photophiles considérés jusqu'ici comme distincts. On doit noter que, sous l'influence de divers facteurs édaphiques (en particulier actions hydrodynamiques), l'un quelconque de ces stades pionniers peut subsister sans évolution ultérieure notable et peut alors être assimilé à un aspect appauvri de la biocoénose.

Cependant, jusqu'à une date rapprochée, nous considérons qu'il existait deux biocoénoses distinctes, l'une des Algues photophiles d'eau pure à *Jania rubens*, l'autre des Algues photophiles d'eaux faiblement polluées à *Corallina officinalis*.

Dans un récent travail D. BELLAN-SANTINI (1962 b) a fait justice de cette distinction après une étude assez approfondie de cinq peuplements sur substrat dur : peuplements - à *Cystoseira stricta*, - à Corallinacées d'eau pure, - à Corallinacées d'eau polluée, - de la Moulière, - des cavités inférieures

de la corniche à *Lithophyllum tortuosum* (cf. p. 37). Aucun de ces peuplements ne possède un stock polyspécifique qui lui soit propre. Nous y reviendrons plus loin à propos des différents aspects que peut revêtir la Biocoenose des Algues Photophiles.

Lorsque la biocoenose est normalement développée et en eau pure, on peut distinguer l'existence d'une sous-strate composée d'Algues gazonnantes diverses (*Cladophora*, *Gelidium*, etc.), mais souvent rétentrice de sédiment, et d'une strate élevée d'Algues Phéophycées ou Rhodophycées pourvues de nombreux épiphytes. L'une des Algues les plus remarquables est la Corallinacée *Jania rubens* qui abonde à la fois comme épiphyte de la strate élevée et comme constituante de la sous-strate : les petits articles calcaires morts de cette espèce constituent souvent un pourcentage non négligeable du sédiment retenu par la sous-strate. Elle est associée à *Corallina* cf. *mediterranea* et à diverses autres algues d'eau pure. Lorsque la couche de sédiment fixé dépasse un centimètre d'épaisseur, on peut y voir localement (par exemple côte des Maures) s'installer un aspect à *Cymodocea nodosa* dont nous verrons la signification ultérieurement (p. 67).

La faune est riche, bien que cela n'apparaisse pas toujours au premier coup d'oeil : Hydraires, Bryozoaires et Ascidies épiphytes, divers Crustacés (*Clibanarius misanthropus*, *Pirimella denticulata*, *Acanthonyx lunulatus*, *Synisoma capito*, *Paranthura costana*, *Maera inaequipes*, *Elasmopus rapax*, *Amphithoe vaillanti*, etc.), Mollusques (*Patella caerulea*, *Purpura haemastoma*, *Cerithium rupestre*, *Gibbula adansonii*, *Rissoidea* divers, *Cardita calyculata*, etc.), Polychètes (surtout Syllidiens, Nereidiens et petits Sabellides), l'Oursin *Paracentrotus lividus*, Poissons divers (genre *Blennius* et *Gobius*), etc.

Les Corallinacées réalisent, par les parties basales de leurs thalles calcaires, et avec la collaboration du Gastéropode sessile *Vermetus triqueter* et de la Polychète sédentaire *Pomatostegus polytrema*, un concrétionnement de base assez important.

Dans le sédiment accumulé à la base des Corallinacées, la Polychète *Perinereis cultrifera* est particulièrement abondante (D. BELLAN-SANTINI).

Les faces inférieures des gros blocs non ensablés, car reposant sur d'autres portions du substrat rocheux, correspondent à la plus forte diminution d'éclairement compatible avec la présence de la Biocoenose des Algues Photophiles. Les seules algues qui y persistent sont *Lithophyllum incrustans* et *Lithothamnium Lenormandi*. La faune correspond à un aspect appauvri de la biocoenose, où ne se retrouvent guère que les espèces du concrétionnement (tel le Bryzoaire *Schismopora armata*) et celles des fissures et cavités de la roche (telles que l'Echinoderme *Asterina gibbosa*, les Crustacés *Dynamene bifida*, *Pseudoprotella plasma*, *Siriella jaltensis*, *Porcellana platycheles* et *Porcellana blatteli*, le Poisson *Lepidogaster Gouani*, etc.; c'est, en Méditerranée, le biotope de prédilection de la Polychète *Pomatoceros triqueter*. Les espèces vagiles de ce milieu ont des moeurs nocturnes et se répandent la nuit dans les milieux environnants.

Cette biocoenose des Algues photophiles se diversifie en un nombre très important de faciès ou d'aspects dont nous nous efforcerons d'étudier ci-après les principaux. Ceux qui sont liés à des modes très agités ou battus paraissent conditionnés non seulement par l'agitation même de l'eau, mais aussi par la sursaturation en oxygène dissous qui en résulte.

A) Le faciès des *Cystoseira* du groupe *C. stricta*.

Le faciès à *Cystoseira stricta* a été réétudié récemment par D. BELLAN-SANTINI à qui nous empruntons l'essentiel de ce qui suit.

Cystoseira stricta peut atteindre des taux de recouvrement de l'ordre de 90 % à 100 %. Cette Phéophycée des eaux superficielles affectionne particulièrement les replats rocheux horizontaux, baignés d'eaux pures et en mode agité; elle y forme une strate élevée, très touffue, atteignant dans les meilleures conditions 25 - 30 cm de haut et qui ménage en sous-strate des conditions hémisciaphiles accusées. On voit alors abonder dans le peuplement des espèces auxquelles ces conditions conviennent parfaitement : les Algues *Petroglossum nicaeense*, *Acrosorium uncinatum*, *Lithophyllum incrustans*, *Lithothamnium Lenormandi*, le Foraminifère *Miniacina miniacea*, les Hydroides *Coryne muscoïdes* et *Sertularella ellisi* f. *lagenoides*, le Bryzoaire *Schismopora armata*. Localement on note aussi une certaine abondance du Gastéropode sessile *Vermetus triqueter* f. *gregarius*, qui peut parfois former une couche de plusieurs centimètres d'épaisseur (ce Vermet peut abonder en mode calme, en l'absence des *Cystoseires*).

En bas : plateforme à *Neogoniolithon notarisi* (d'après R. MOLINIER et J. PICARD - 1957). Au milieu à droite : enclave mésolittorale au rebord d'une plateforme peu inclinée (double déferlage des vagues). - Au milieu à gauche : bourrelets de *Corallina* et *Lithothamnium lenormandi* (d'après J.J. BLANC et R. MOLINIER - 1955). - En haut : corniche de Mélobésiées à base de *Lithophyllum incrustans* (d'après J.J. BLANC et R. MOLINIER).

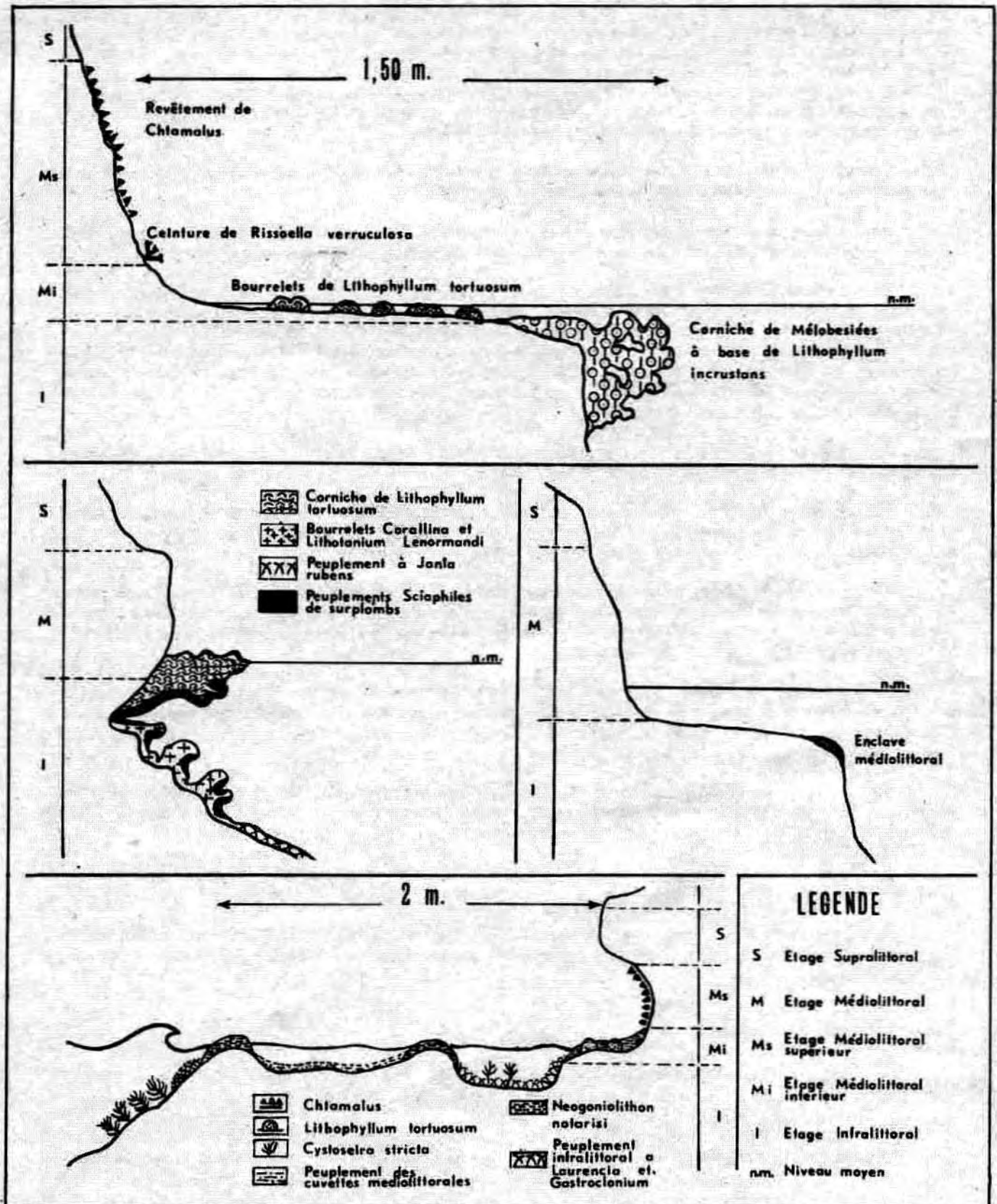


Fig N°4

"Le peuplement est établi sur un substrat fortement concrétionné, auquel s'ajoutent les épaisses bases des *Cystoseira*; l'ensemble est percé de cavités et de galeries, pouvant servir de refuge à de nombreuses Polychètes parmi lesquelles *Lepidonotus clava*, *Cbrysopetalum debile*, *Eunice barassii*, *Lysidice ninetta*, *Dodecaceria concharum* et de nombreux Syllidiens, ainsi qu'aux Crustacés *Pilumnus birtellus*, *Gnathia maxillaris*, *Dynamene bidentata*, *Limnoria* (*Phycolimnoria*) *sp.*; *Synapseudes sp.* (D. BELLAN-SANTINI - 1962 b). Ces deux dernières espèces paraissent vivre dans des galeries creusées dans les bases charnues de la *Cystoseira stricta*.

Cystoseira stricta n'est pas répandue dans la totalité du bassin méditerranéen; elle peut être remplacée par diverses espèces vicariantes, telle *C. mediterranea*.

B) Le faciès de *Cystoseira crinita*, Phéophycée abondante sur les pans plus ou moins inclinés en mode moyennement battu, localement, elle paraît être remplacée par l'espèce *C. elegans*.

Des travaux en cours de D. BELLAN-SANTINI montrent la richesse de ce peuplement où l'on trouve les espèces communes à tous les faciès : les Polychètes *Platynereis dumerili*, *Amphiglena mediterranea* et diverses Syllidae, des Amphipodes *Elasmopus pocillimanus*, *Amphithoe vaillanti*, auxquelles s'ajoutent les Gastéropodes vivant en eau moyennement calme : *Rissoa guerini*, *Persicula glandestina*, etc. La rétention des sédiments étant, en raison du mode, assez importante, on y observe une très riche faune de Foraminifères et la prolifération, entre autres, de la Polychète *Polyophthalmus pictus* dont c'est le milieu de prédilection.

C) Le faciès de la *Cystoseira abrotanifolia*, Phéophycée qui peut devenir dominante, particulièrement sur les plans inclinés de certains modes battus.

D) Le faciès des *Tenarea undulosa* et *Lithophyllum trochanter*, Mélobésiée des modes battus superficiels du bassin oriental de la Méditerranée (où ces deux espèces sont localisées), et dont P. HUVE a signalé (1957) l'abondance en divers points des côtes de Grèce.

E) Le faciès du *Lithophyllum byssoides*, Mélobésiée localement abondante en mode très battu sur la côte occidentale du Cap Corse; cette espèce, qui n'est connue avec certitude que des côtes de Corse et d'Algérie, peut, lorsqu'elle est très prospère, déborder quelque peu dans la base de l'Etage Médiolittoral.

F) Le faciès du *Dilophus fasciola* var. *repens*, Phéophycée particulièrement abondante dans la végétation rare des replats de certains modes battus; Roger MOLINIER a observé que, le long du Cap Corse, se rencontrent, dans ce faciès, la Chlorophycée à affinité subtropicale *Anadyomene stellata* et la Rhodophycée *Alsidium helminthochorton*.

G) Le faciès de l'*Halopytis incurvus*, Rhodophycée préférentielle des plans subhorizontaux ou dômes rocheux dans les zones où l'apport exogène de sédiment est fort, et même d'après Roger MOLINIER, là où ce sédiment est riche en matières organiques.

H) Le faciès de la *Laurencia obtusa*, Rhodophycée particulièrement développée lorsque le substrat solide est organique, par exemple mottes mortes de Posidonies (cf. p. 61).

I) Le faciès du *Dasycladus clavaeformis*, Chlorophycée à affinité subtropicale qui peut abonder dans les portions les plus tièdes de la Méditerranée, au point de présenter localement des recouvrements à 100 %.

J) Le faciès de l'*Acetabularia mediterranea*, Chlorophycée souvent très abondante sur les substrats instables.

K) Le faciès de la *Padina pavonia*, Phéophycée qui peut dominer localement surtout à faible profondeur, en raison de sa tolérance aux variations des divers facteurs édaphiques.

L) Le faciès des *Halopteris scoparia* et *Cladostephus verticillatus* Phéophycées abondantes dans les modes plus protégés, particulièrement dans les fonds de cuvettes profondes en large communication avec la mer.

M) Le faciès de la *Saccorbisa polyschides* : cette espèce atlantique, probablement importée accidentellement, semble prospérer grâce aux brassages des masses d'eaux dans le détroit de Messine,

les eaux superficielles restant alors fraîches, même en plein été. Des peuplements analogues existent en mer d'Alboran, où ils semblent autochtones.

N) Le faciès du *Lithophyllum incrustans*, Mélobésiée qui, selon H. HUVE "prospère partout où les Algues non calcifiées ne peuvent s'établir pour les raisons les plus diverses" : projection de sédiment sur la roche par mauvais temps, broutage intensif des Algues molles par l'Oursin *Arbacia lixula*, etc.); seuls subsistent alors *Lithophyllum incrustans* (généralement alors avec taux de recouvrement du substrat inférieur à 100 %) et divers organismes fortement attachés au substrat, tels les Mollusques Gastéropodes *Patella caerulea*, *Vermetus triqueter* et *Vermetus arenarius*, le Mollusque Pélécy-pode *Chama gryphina*, le Crustacé Cirripède *Balanus perforatus*, le Madréporaire *Balanophyllia italica*, etc.

Le rôle des Echinides dans la réalisation de ce faciès a été réétudié plus récemment par M. KEMPF (1962), et semble moins simple qu'on ne le pensait à l'origine. En effet, les deux espèces d'Oursins peuvent exister dans les stations à *Lithophyllum incrustans*. Lorsque *Paracentrotus lividus* domine, ce qui se produit généralement sur des surfaces subhorizontales ou faiblement inclinées, le taux de recouvrement par la Mélobésiée est élevé et peut atteindre 100 % ; les Algues molles sont absentes; de place en place seulement on trouve, en été, la petite Rhodophycée *Callithamniella tinginata*, qui couvre le *Lithophyllum* d'un fin duvet (à peine visible et sans effet sur la croissance de la Mélobésiée); très rarement on observe quelques touffes d'Ectocarpales. Sur les surfaces verticales, au contraire, *Arbacia lixula* domine et lorsque cet Oursin est en peuplements denses *Lithophyllum incrustans* est moins prospère et laisse parfois apparaître des portions de roche nue entre les thalles. La conclusion de KEMPF est donc que *Paracentrotus lividus* est principalement un brouteur d'algues molles et s'attaque d'ailleurs surtout aux stades jeunes de celles-ci; au contraire *Arbacia lixula* a une certaine prédilection pour les Algues calcaires et notamment pour *Lithophyllum incrustans* qu'il est capable de râcler jusqu'à mettre la roche à nu.

Dans les modes calmes ou relativement calmes la distribution du faciès à *Lithophyllum incrustans* par rapport aux peuplements à dominance d'Algues molles, dépend essentiellement de l'abondance des deux Oursins, abondance qui dépend elle-même de l'intensité relative de l'agitation de l'eau; les deux espèces exigent un mode assez abrité, mais *P. lividus*, qui creuse des cupules dans le rocher, est capable de tolérer des modes un peu plus agités que *A. lixula*.

Ce faciès se rencontre également dans des modes très battus, par exemple là où se fait sentir l'action décapante des sédiments avoisinants. Notons enfin que, en certains endroits (par exemple à Farinole sur la côte occidentale du Cap Corse, d'après Roger MOLINIER (1955 b), le *Lithophyllum incrustans* est prospère au point d'édifier, par couches successives, de véritables encorbellements à très faible profondeurs (fig. 4).

O) Le faciès du *Vermetus (Spiroglyphus) cristatus*.

Dans les portions de la Méditerranée où les eaux ne subissent pas un trop fort refroidissement l'hiver, on trouve fréquemment un faciès très superficiel, caractérisé par la prospérité du Mollusque Gastéropode sessile *Vermetus (Spiroglyphus) cristatus*. Les tubes calcaires de ce dernier forment, soit un mince placage plus ou moins continu sur la roche, soit des formations organogènes pouvant dépasser 10 cm d'épaisseur.

La flore et la faune d'accompagnement sont de peu d'intérêt (espèces diverses localisées à l'Etage Infralittoral, aussi bien en surface que dans les cavités et microcavités). Notons cependant l'existence d'un certain nombre d'espèces à affinités tropicales (comme c'est d'ailleurs le cas de ce Vermet lui-même) : le Crustacé Décapode *Calcinus ornatus* n'est pas rare dans les tubes des Vermets morts, l'Oursin *Arbaciella elegans* se rencontre parfois dans les cavités (Tipaza en Algérie et San Telmo à Majorque), et le Pélécy-pode *Lithophaga aristata* peut perforer la formation organogène constituée par le Vermet.

Le niveau optimal de développement de *Vermetus cristatus* se situe immédiatement en dessous de la limite supérieure de l'Etage Infralittoral, là où le ressac est plus actif, ce qui fait que les diverses formations organogènes dues à ce Vermet constituent des plans subhorizontaux dont la surface sert alors de substrat à diverses espèces de l'horizon inférieur de l'Etage Méditerranéen : la Mélobésiée *Neogoniolithon Notarisi*, qui comble, très généralement, les intervalles entre les tubes de Vermets, parfois la Mélobésiée *Lithophyllum tortuosum*, souvent la Cyanophycée *Rivularia atra*, fréquemment les Mollusques *Patella aspera*, *Middendorfia caprearum* et *Brachydontes minimus*.

En fonction de l'inclinaison du substrat rocheux et de sa résistance à l'érosion, et aussi de l'état de prospérité des Vermets, les formations organogènes de *Vermetus (Spirogyphus) cristatus* peuvent se présenter sous plusieurs aspects. Nous passerons donc en revue les divers types de formations organogènes dues à ce Mollusque :

a) sur tombant rocheux subvertical, les Vermets construisent un véritable encorbellement, étayé en dessous par une "console" organogène constituée par les Algues calcaires sciaphiles (exemple : sur phyllades à Centuri, W du Cap Corse) (fig. 4 a). (cf. Roger MOLINIER).

b) sur les roches en pentes, les Vermets édifient une formation qui, en quelque sorte, comble l'angle formé entre la surface du plan d'eau et la paroi rocheuse (exemple : sur granulite à Pasci-Pecora près d'Ajaccio et sur gneiss à la Calanque de Paragnano près de Bonifacio, en Corse fig. 4 b).

c) sur plateforme faiblement inclinée se terminant par un tombant submergé, les Vermets se développent aux deux points où le ressac est le plus actif, c'est-à-dire près du point de contact de la roche et du plan d'eau d'une part, et d'autre part au-dessus du décrochement du tombant où ils forment une sorte de margelle rétrécie à la base et élargie au sommet (cf. Roger MOLINIER, 1955 a); ceci s'observe, par exemple, sur les schistes lustrés d'Albo (Cap Corse), et sur les grès de Javea (côte espagnole) (fig. 4 c).

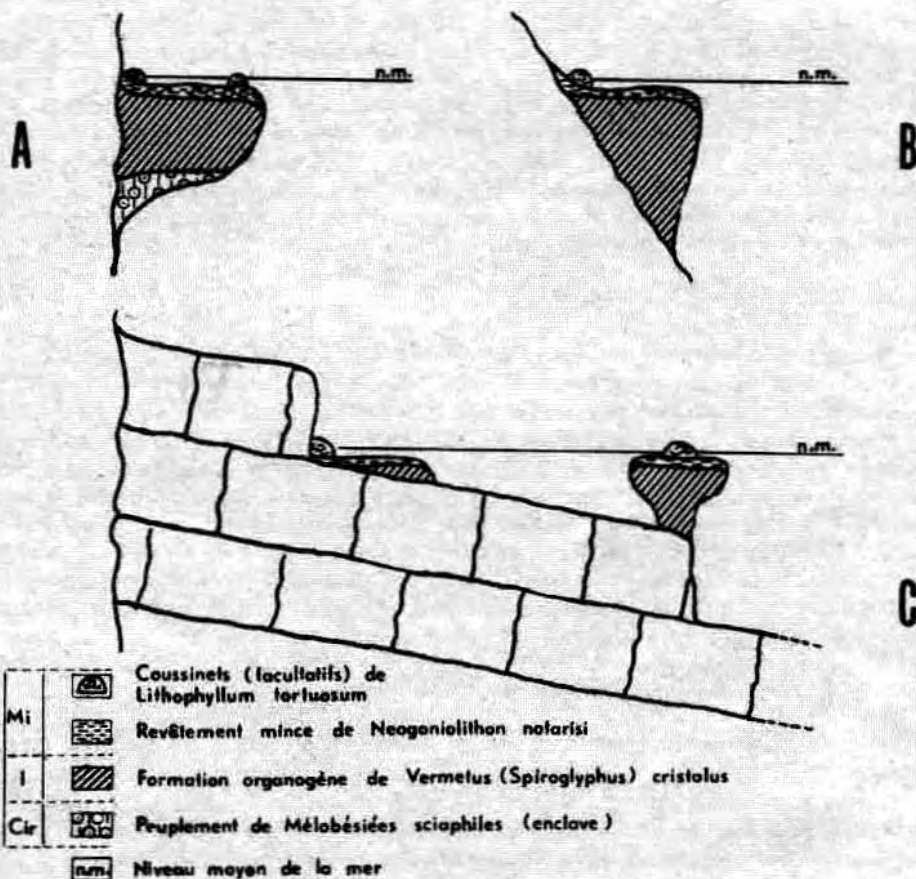
d) sur les plateformes subhorizontales, les Vermets peuvent former un recouvrement continu, ainsi que cela a été observé pour la première fois sur la côte septentrionale de Sicile par de QUATREFAGES (1854), qui cependant, croyait que toute l'épaisseur de ce "trottoir" était organogène. Roger MOLINIER et J. PICARD ont démontré (1953 a), après étude sur les lieux explorés par de QUATREFAGES, qu'il n'en était rien et que la roche sous-jacente se rencontrait sous une couche de Vermets de 5 à 10 cm d'épaisseur, cette épaisseur étant plus forte sur le rebord externe, là où se brisent les vagues (fig. 5). De telles plateformes ont encore été observées par Roger MOLINIER et J. PICARD sur les côtes d'Algérie près de Tipaza (cf. J.M. PERES et J. PICARD, 1952). Si la roche substrat est calcaire, il se produit souvent, par érosion physico-chimique et biologique, un recul très progressif de la roche littorale dans les Etages Supralittoral et Médiolittoral; à mesure que la bordure intérieure de la plateforme se trouve ainsi reculée, les Vermets peuplent la surface rendue disponible, ce qui fait que certaines plateformes peuvent alors atteindre une largeur de cinq à sept mètres (fig. 5b). Parfois lorsque les conditions optimales de leur développement ne sont pas réunies, les Vermets ne s'installent que sur le rebord externe et sur la bordure intérieure de la plateforme, de telle sorte qu'une large bande centrale, dépourvue de Vermets protecteurs, se trouve exposée, lorsque la roche substrat est calcaire, aux actions de dissolution biologique aboutissant au surcreusement de cette zone en cuvette : un tel aspect, se traduisant par l'existence d'une margelle de la roche sous les Vermets du rebord extérieur de la plateforme, a été observé par GUILCHER (1954) à Tipaza en Algérie, et par P. HUVE à Milazzo en Sicile. Notons enfin que ces cuvettes peuvent être elles-mêmes envahies secondairement (si les conditions deviennent très favorables) par les Vermets et que leur surcreusement est alors arrêté, les Vermets jouant à nouveau leur rôle protecteur contre la dissolution.

P) L'aspect des encorbellements de *Serpulidae*.

C'est à dessein que nous employons le terme, assez vague, d'aspect pour désigner des formations, encore assez mal connues, à base de Polychètes *Serpulidae* et qui sont situées à la partie supérieure de l'Etage Infralittoral. S'étendant sur environ un mètre de haut avec une épaisseur maxima (située au tiers inférieur) avoisinant 0,5 m, l'encorbellement, beaucoup moins résistant qu'une corniche de *Lithophyllum tortuosum*, est très anfractueux et comporte des Mélobésiées, quelques *Vermetus*,

Fig. 5 - Divers types de formations à *Vermetus cristatus*
a) d'après R. MOLINIER - 1955
b) d'après J.M. PERES et J. PICARD - 1952

a



b

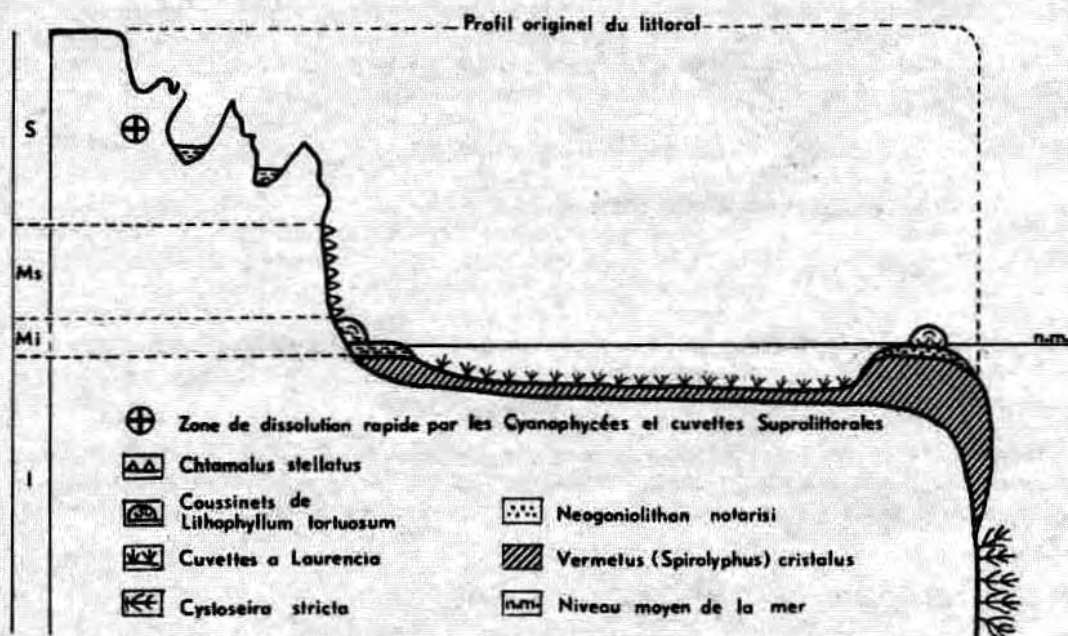


Fig N°5

et surtout des Polychètes *Serpulidae* : *Protula* sp., *Serpula vermicularis*, *Serpula concharum*, *Vermiliopsis multicristata* et *Pomatostegus polytrema* (cette dernière espèce étant dominante). La faune d'accompagnement, très riche, renferme notamment, en abondance, le Sipunculide *Physcosoma granulatum*, de nombreuses Polychètes (*Syllis* diverses, *Eunicidae* nombreuses, etc.) et des Pélécy-podes (notamment *Arca barbata*, *Cardita calyculata* et *Modiolaria costulata*). Sans entrer dans le détail de cette curieuse formation, analysée déjà par J.M. PERES et J. PICARD (1952), nous nous bornerons à indiquer seulement que l'ensemble de la faune présente un mélange de formes appartenant aux peuplements infralittoraux superficiels des substrats durs, et d'autres appartenant aux formations coralligènes et qui sont évidemment localisées en enclaves dans les anfractuosités de l'encorbellement.

Q) L'aspect à *Petroglossum nicaeense*.

Ce peuplement, reconnu, pour la première fois par J. FELDMANN (1937) avait été considéré par nous, dans la précédente édition du présent Manuel, comme une biocoenose autonome, ressortissant à l'Étage Circalittoral et apparentée aux formations précoraligènes (cf. p. 79). Ce peuplement a fait, depuis, l'objet d'une étude très approfondie de D. BELLAN-SANTINI (1962 a-b), qui y a relevé 299 espèces végétales et animales, dont aucune n'est une caractéristique stricte. Toutes ces espèces se retrouvent dans les peuplements de l'Infralittoral supérieur de mode agité ou battu. Il est donc impossible de conserver aux peuplements de cette espèce le rang de Biocoenose qui lui avait été donné à tort. D. BELLAN-SANTINI (1962-b) considère qu'elle n'est pas encore en mesure de décider si l'on est en présence d'un véritable faciès, ou seulement d'un aspect appauvri de la Biocoenose des Algues Photophiles de l'Infralittoral superficiel; l'auteur propose donc l'appellation, au moins provisoire de "peuplement hémisciaphile de l'Étage infralittoral supérieur de mode battu".

R) Le faciès de *Corallina* cf. *mediterranea* d'eau pure.

Dans des eaux relativement pures en mode battu (par exemple à proximité de formations de *Lithophyllum tortuosum*), *Corallina* cf. *mediterranea* peut atteindre un grand développement. Roger MOLINIER a même signalé récemment (1955 b) près de Particciolo (côte orientale du Cap Corse), une formation organogène à base de Corallines, formation qui a été retrouvée, depuis, un peu partout sur les côtes Méditerranée (Calanque de Sormiou près de Marseille, "Grand Langoustier" de Porquerolles, etc.). Le processus de l'établissement d'une telle formation organogène paraît pouvoir être reconstitué comme suit : divers éléments détritiques plus ou moins grossiers (tels que les tests morts du Foraminifère sessile *Miniacina miniacina*, etc.) apportés par la mer restent coincés à la base des Corallines et sont alors maintenus en place et recouverts à la fois par la croissance de la partie basale des thalles de Corallines et par le développement de la Mélobésiée *Lithothamnium Lenormandi*. Cette première couche rehausse ainsi de quelques millimètres le substrat d'origine : comme les Corallines continuent à se développer abondamment sur ce substrat néoformé, le processus se reproduit constamment, aboutissant à la formation de bourrelets pouvant dépasser dix centimètres d'épaisseur. Ces bourrelets s'anastomosent alors, en laissant subsister entre eux des cavités anfractueuses. L'ensemble de la formation organogène est généralement perforé par le Sipunculide *Physcosoma granulatum*, par diverses Annélides, et par le Pélécy-pode *Lithophaga lithophaga* (fig. 4).

S) Le faciès de la *Corallina officinalis* d'eaux polluées.

Le faciès des Corallinacées d'eaux faiblement polluées est assez pauvre en espèces d'Algues. Outre *Corallina officinalis* on n'y trouve guère avec une certaine abondance que *Pterocladia pinnata* et *Lithophyllum incrustans*. D'après D. BELLAN-SANTINI (1962) "les espèces quantitativement dominantes sont essentiellement des espèces communes dans les divers peuplements littoraux" : les Amphipodes *Amphithoe vaillanti*, *Elasmopus pascillimanus*, *Hyale camptonyx*, les Polychètes *Syllis prolifera* et *Platynereis dumerili*, le Turbellarié *Leptoplana tremellaris*. Il convient de signaler aussi que la Chlorophycée *Ulva lactuca* est assez fréquente dans ce faciès et y correspond essentiellement à un aspect saisonnier, généralement à la fin de l'hiver et au printemps.

Étant donnée que les eaux polluées peuvent se répandre loin de leur point d'origine mais sont alors confinées à la couche la plus superficielle de la mer, ce faciès dominé par *Corallina officinalis* peut n'apparaître que sur une très faible épaisseur et juste en dessous de la limite supérieure de l'Étage.

T) Le faciès du *Mytilus galloprovincialis*

On sait que dans les mers à marées fortes, les peuplements les plus importants de *Mytilidae*

se trouvent dans l'étage médiolittoral inférieur; quelques individus peuvent se trouver dans la frange superficielle de l'Infralittoral lorsque l'amplitude de marée est proche de celle qui sépare les marées "faibles" des marées fortes (1,5 - 1,7 m en vive-eau). Dans les mers à marées faibles, ce qui est le cas des côtes de Provence et de la plus grande partie des côtes méditerranéennes, *Mytilus galloprovincialis* est rigoureusement localisée aux horizons superficiels de l'étage infralittoral.

D. BELLAN-SANTINI (1962 b) dans le golfe de Marseille a reconnu la présence de moulières, couvrant le substrat à 100 % dans deux milieux très différents : des zones d'eau pure de mode agité d'une part, des zones d'eau polluée d'autre part. Dans les premières, l'agitation de l'eau assure un renouvellement suffisant des matières organiques en suspension pour que la Moule puisse collecter sa nourriture. Dans les secondes, la teneur des eaux en particules organiques vivantes ou mortes est suffisamment élevée pour que le renouvellement rapide de l'eau qui baigne les animaux ne soit pas nécessaire.

Mytilus galloprovincialis est accompagnée généralement des Corallines et de *Lithophyllum incrustans*, fixées soit sur le substrat, entre les Moules, soit sur les valves de celles-ci. "La plupart des autres Algues sont, quantitativement peu importantes et leur présence est sporadique. La disposition des Moules ménage, entre les individus et entre les byssus, de nombreux interstices, donnant abri à des espèces liées aux cavités et interstices de petites tailles : les deux Pélécytopodes *Modiolaria costulata* et *Brachydontes minimus*, les Crustacés *Tanaïs cavolini*, *Ischyromene lacazei*, *Pilumnus hirtellus*, la Polychète *Lepidonotus clava*. Les six autres espèces quantitativement importantes sont des espèces communes dans l'Etage Infralittoral supérieur : *Elasmopus rapax*, *Amphithoe vaillanti*, *Syllis prolifera*, *Platynereis dumerili*, *Leptoplana tremellaris*.

2) BIOCOENOSE A INVERTEBRES EN EAUX TRES POLLUEES (I E T P)

Dans les eaux polluées et difficilement renouvelées, tous les substrats solides, qu'il s'agisse d'une roche, d'un béton, d'une carène en métal ou en bois, sont rapidement envahis par une biocoenose à dominance animale dont les espèces les plus caractéristiques sont, entre autres, les Hydraires *Tubularia mesembryanthemum*, *Kirchenpaueria echinulata*, *Ventromma halecioides*, les Bryozoaires *Bugula neritina* et *Zoobotryon verticillatum*, la Polychète sédentaire *Hydroides norvegica*, les Ascidies *Ciona intestinalis* et *Styela plicata*, les Mollusques *Cardium exiguum* et *Amycla corniculum*, et le Crustacé Cirripède *Balanus amphitrite*. Diverses petites Algues Chlorophycées et Rhodophycées en particulier Cérámiales) n'y sont pas rares et l'*Ulva latissima* s'y développe parfois abondamment. Le Pélécytopode *Mytilus galloprovincialis* y prospère localement et ceci jusqu'à une profondeur de plusieurs mètres.

II - LES PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES

L'Etage Infralittoral compte, en Méditerranée, d'assez nombreuses biocoenoses. Certaines d'entre elles correspondent à des sédiments pratiquement dépourvus de végétation, tandis que d'autres présentent une riche végétation de Phanérogames marines de la famille des Potamogetonacées ("herbiers") ou même, d'Algues filamenteuses Chlorophycées ou Cyanophycées. Notons à cette occasion, que la tolérance à la dessalure des Phanérogames marines méditerranéennes se traduit, dans l'ordre croissant, par la succession suivante : Posidonies, Cymodocées, Zostères, *Ruppia*.

A) BIOCOENOSE DES GALETS INFRALITTORAUX (GI)

Dans les criques des côtes rocheuses de mode plus ou moins battu, on rencontre fréquemment, jusqu'à quelques décimètres de profondeur, des grèves de galets dont les plus richement peuplées sont celles dont les éléments n'excèdent pas quelques centimètres de diamètre. La couche superficielle de ces galets peut se recouvrir momentanément, à la suite d'une longue période de temps calme, d'un enduit de Diatomées. Dans la mesure où ni sable ni fin gravier ne vient colmater les interstices de ces galets (on aurait alors intrusion de la biocoenose étudiée au paragraphe suivant), se rencontre une biocoenose dont la simplicité est, en quelque sorte, schématique : les débris organiques apportés par la mer et coincés entre les galets servent de nourriture à deux Crustacés Amphipodes détritivores *Melita bergensis* et *Allorchestes aquilinus* qui sont activement chassés par une espèce caractéristique, le Poisson Gobiesocidé prédateur *Gouania wildenowii* (cf. S. COSTA et J. PICARD, 1956). Notons encore parmi les espèces caractéristiques le Crustacé Décapode *Xantho poressa* (= *X. hydrophilus* auct.) et diverses Planaires, parmi les espèces accompagnatrices diverses Némertes, et, parmi les espèces accidentelles, de jeunes *Gibbula* (en particulier *G. richardi*) enlevées par les vagues aux roches avoisinantes. Lorsque les galets sont volumineux, la biocoenose s'y trouve encore, souvent ap-

pauvre, mais modifiée quant aux espèces accompagnatrices : le fait que les gros galets sont moins souvent brassés par la mer permet de trouver, en plus, sur leur face inférieure, diverses espèces, assez largement accommodantes quant aux conditions du milieu, provenant du peuplement des anfractuosités de la roche avoisinante, tels l'Echinoderme *Asterina gibbosa*, le Crustacé Décapode *Porcellana hluteli*, le Poisson Gobiesocidé *Lepadogaster gouani*, etc. En cas de tempête, tous les constituants de cette biocoenose soit s'enfoncent profondément entre les galets, soit se réfugient sous de gros blocs avoisinants, soit encore émigrent momentanément en eau plus profonde; dès l'accalmie, ils reprennent rapidement possession de leur biotope normal.

Quant au peuplement des blocs plus volumineux, rarement déplacés lors des tempêtes, il ne se réfère pas à cette biocoenose : la face supérieure des blocs est recouverte par l'une des biocoenoses précédemment étudiées à propos du substrat solide de l'Etage Infralittoral, tandis que la face inférieure présente le peuplement habituel aux petites anfractuosités de la roche littorale.

B) BIOCOENOSE DES SABLES GROSSIERS ET FINS GRAVIERS BRASSES PAR LES VAGUES (SGBV)

Cette biocoenose est encore l'une des plus mal définies, bien que ce soit l'une des plus facilement accessibles. En effet, il apparaît nettement que sa caractérisation essentielle devra être recherchée dans l'étude de sa microfaune. Ce peuplement, qui ne semble pas dépasser la profondeur de quelques décimètres, est très fréquemment représenté dans les criques qui entaillent les côtes rocheuses plus ou moins battues. Seules deux espèces de la macrofaune ont pu, jusqu'à présent, être reconnues comme caractéristiques : l'Archianellide *Saccocirrus papillocercus* et la Némerte *Linneus lacteus* auxquelles on pourrait cependant ajouter d'après des indications fournies par Mlle GONTCHAROFF, trois autres Némertes : *Cephalothrix bipunctata*, *C. linearis* et *C. rufifrons*. Il convient d'insister sur le fait que *Saccocirrus papillocercus* et *Linneus lacteus*, excellentes caractéristiques bien qu'inconstantes, forment souvent des populations assez denses et plus ou moins monospécifiques, mais généralement fluctuantes en raison même des fortes variations que subissent les facteurs du milieu dans un tel biotope. Nous pensons actuellement qu'il n'y a pas nécessité d'envisager deux biocoenoses distinctes pour ces deux espèces, étant donné que les fortes populations de chacune de celles-ci pourraient tout au plus, constituer deux faciès si elles étaient moins fluctuantes quantitativement et topographiquement. Signalons enfin qu'on peut y rencontrer accidentellement quelques exemplaires de la Némerte *Lineus sanguineus* (det. M. GONTCHAROFF), mais cette dernière espèce, fort accommodante quant aux biotopes divers qu'elle habite, ne peut en aucune manière être considérée comme caractéristique de quelque biocoenose que ce soit : nous la mentionnons ici parce qu'elle remplace le *Linneus lacteus* dans certains fins graviers du pourtour de l'Etang de Berre, biotope, que rien ne nous autorise à assimiler à celui dont il vient d'être question précédemment.

C) BIOCOENOSE DES SABLES RELATIVEMENT PROTEGES DU DEFERLAGE DES VAGUES (SRPV)

Cette biocoenose, restreinte à des substrats meubles des horizons les plus supérieurs de l'Etage Infralittoral, se manifeste toujours dans les conditions suivantes : sous un maximum de 1 mètre d'une eau peu polluée, dans un fond de sable peu vaseux et assez fin (d'origine essentiellement terrigène), et protégée vers le large contre le choc direct des vagues par une barrière naturelle ("récif barrière" de "mattes" de Posidonies dans une anse du port de Centuri - Cap Corse, Beachrock de la baie Pérane sur la côte méridionale de l'île de Salamine) ou artificielle (vestiges du brise-lames de l'Anse du Prophète, Marseille).

Les espèces caractéristiques de cette biocoenose, récemment décrite par l'un d'entre nous (1957 b), sont essentiellement le Crustacé Décapode fouisseur *Callinassa tyrrhena* (= *C. laticauda* auct.) et le Mollusque Pélécypode *Kellya* (*Bornia*) *corbuloides*. Parmi les espèces accompagnatrices, les Mollusques Pélécypodes sont toujours représentés par l'une au moins des Lucines suivantes : *Jagonia reticulata*, *Divaricella divaricata*, *Loripes lacteus*; signalons encore diverses Annélides. Une espèce accidentelle, le Mollusque Gastéropode *Cyclonassa donovani*, a été rencontré également plusieurs fois.

D) BIOCOENOSE DES SABLES VASEUX SUPERFICIELS EN MODE CALME (SVMC)

Dans la première édition de ce Manuel nous avons considéré comme biocoenose distinctes les peuplements des Sables-vaseux superficiels en mode calme de la pelouse de Zostères, de la pelouse de Cymodocées, des Sables-vaseux de mode calme, en eau polluée, et enfin des Sables-vaseux

très superficiels des portions tièdes de la Méditerranée. Des recherches actuellement en cours permettent dès maintenant d'affirmer que les quatre premiers de ces types de peuplement appartiennent à une seule et même biocoenose (R. SCHLENZ) et qu'il en est très probablement de même pour le cinquième.

Ces sables vaseux, souvent mêlés de graviers, ne dépassent guère une profondeur de trois mètres, et ceci seulement dans des zones absolument calmes.

On les rencontre le plus souvent à moins de 1 m 50 de profondeur dans des criques protégées par une barrière naturelle ("récif barrière" de mattes de Posidonies, flèche de sable) ou artificielle (digue). La biocoenose propre à ces sédiments peut donc se retrouver, sous divers aspects et faciès, aussi bien dans certains petits ports (port de la Darse à Villefranche, etc.) où l'eau est peu polluée, que dans certains étangs salés méditerranéens ou la chlorinité de l'eau varie peu à l'échelle annuelle (Etang de Berre, Etang de Thau, etc.).

Les recherches en cours permettront de déterminer les espèces caractéristiques, exclusives, et préférentielles, de ce biotope. Actuellement, nous ne pouvons encore donner qu'une liste des espèces les plus remarquables, en constatant qu'elles se répartissent en trois strates.

1) L'épifaune des Phanérogames marines et Caulerpes lorsqu'elles existent. Les espèces sessiles sont représentées par l'Hydraire *Laomedea angulata*, le Bryozoaire *Electra pilosa** et, localement, par la Synoscidie *Trididemnum fallax*, auxquelles s'ajoutent dans les portions les plus chaudes de la Méditerranée, les grands Foraminifères *Sorites marginalis* et *Peneroplis* sp., et l'Actinie *Bunodeopsis strumosa*. La faune vagile ne présente pas d'espèces caractéristiques; toutes celles-ci se retrouvent dans les herbiers de Posidonies ou dans divers peuplements algaux (M. LEDOYER); citons cependant, parmi les plus abondantes, les Gastéropodes *Gibbula adansonii*, diverses espèces du genre *Rissoa*, et beaucoup de petits Crustacés.

2) La faune se déplaçant sur le sédiment. On y rencontre, parfois en grand nombre, les Echinodermes *Holothuria polii*, *Holothuria tubulosa*, les Gastéropodes *Cerithium vulgatum* et *Cerithium vulgatum* et *Cerithium rupestre*, ainsi que les Crustacés *Clibanarius misanthropus* et *Carcinus mediterraneus*.

3) L'endofaune du sédiment. Elle est très variée : on y relève les Pélécypodes *Loripes lacteus* (localement très abondant), *Tapes aureus* et *Tapes decussatus*, le Sipunculide *Golfingia vulgare*, les Polychètes *Arenicola grubei*, *A. claparedi*, divers *Maldanidae*, etc., et le Crustacé *Upogebbia pusilla* (= *U. littoralis*). Ça et là, dans les zones les plus vaseuses se rencontre le Cérianthaire *Cerianthus membranaceus*, tandis que l'Actinie *Cereus pedunculatus* se fixe sur les graviers enfouis dans le sédiment. Dans un travail en cours d'impression, R. SCHLENZ (1964) précise que les espèces caractéristiques exclusives de sédiment sont essentiellement : les Pélécypodes *Loripes lacteus* et *Tapes decussatus*; les Polychètes *Aricia foetida*, *Paraonis lyra* et *Heteromastus filiformis*, et le Crustacé *Upogebbia pusilla*; parmi les espèces préférentielles il convient de citer la Polychète *Petaloprotus terricola*, alors que la Polychète *Stauropoccephalus rudolphi* paraît avoir son développement optimal dans la pelouse de Cymodocées.

Parmi les altérations de ce peuplement, nous noterons les zones de pollution indiquées par l'abondance du Gastéropode *Amycla corniculum* et de la Polychète *Audouinia tentaculata* : c'est là que le Pélécypode *Tapes decussatus* se développera le plus abondamment.

Les contacts avec les résurgences d'eau douce se traduisent par la présence des Pélécypodes *Cardium lamarcki* et *Gastrana fragilis*, et des Crustacés *Cyathura carinata*, *Idotea viridis*, *Gammarus locusta* et *Microdeutopus gryllotalpa* : cet aspect correspond à une transition vers la Biocoenose euryhaline et eurytherme envisagée plus loin.

Actuellement, une dizaine de faciès peuvent être référés à cette biocoenose, les quatre premiers (faciès d'épiflore) admettant de nombreuses possibilités de mélange.

1) Le faciès de la *Cymodocea nodosa* est celui de l'épifaune de la frontière est le plus complètement et le plus abondamment représenté. Ce faciès, qui n'admet guère la dessalure, est géné-

* Cette espèce est assez étroitement localisée en Méditerranée : côtes d'Algérie et de Tunisie, Golfe de Fos, près de Marseille, etc.

ralement situé là où le renouvellement des eaux est le plus actif. Les rhizomes des Cymodocées forment un entrelacement particulièrement serré.

2) Le faciès de la *Caulerpa prolifera* se trouve dans les mêmes conditions, mais tend à supplanter le précédent dans les portions les plus chaudes de la Méditerranée. L'épifaune de la frondaison est appauvrie, mais renferme un Mollusque Nudibranche qui lui est propre.

3) Le faciès de la *Zostera nana* correspond à des zones où le dépôt et la fixation des sédiments fins sont particulièrement actifs. L'épifaune de la frondaison est très pauvre. Localement s'y mélange la *Zostera bornemanniana* * (dét. R. MOLINIER) qui est rare en mer libre (une station en Algérie à Castiglione, et une station, maintenant disparue, en Provence à Bandol), et souvent abondante dans les étangs salés (Berre, Thau). Localement peut s'y manifester une certaine dessalure, entraînant l'apparition du cortège d'espèces citées précédemment, et parfois aussi (dans les Etangs) de la Phanérogame *Ruppia maritima* : il s'agit là de transition vers la Biocoenose Euryhaline et Eurytherme.

4) Le faciès du *Penicillus mediterraneus*, † *Caulerpa Ollivieri*.

Ce faciès tend à remplacer le précédent dans certaines portions chaudes de la Méditerranée. Les deux Algues sont associées dans l'Anse du Croton à Golfe Juan (Rivière française), alors que le *Penicillus* existe seul dans le Sud Tunisien et en Corse (Etang de Stentino près de Bonifacio). Ce faciès rappelle certains peuplements situés dans les mers tropicales, au voisinage des mangroves.

5) Le faciès de l'*Upogebbia pusilla* correspond à des espaces, généralement dépourvus de végétation, où s'observent en très grande abondance les orifices des terriers de ce Crustacé, chaque individu ayant des terriers à plusieurs orifices pour un même système de galeries. Ce faciès correspond à des sédiments compactés en profondeur (où se situent les ramifications durables du terrier) et à des sédiments plus mobiles dans les quelques centimètres superficiels (la position des orifices variant fréquemment).

6) Le faciès de l'*Arenicola claparedei* a été observé sur les côtes de Sardaigne au Sud d'Olbia : l'*Arenicola* y est, localement, extrêmement commune. Il convient de signaler que cette espèce se surimpose au faciès précédemment, en tant qu'aspect estival, au Brusca, sur la côte provençale.

7) Le faciès de la *Pirenella conica* se substitue parfois aux deux faciès précédents dans certaines portions chaudes de la Méditerranée, là où se développent en abondance, à la surface des sables vaseux, les Algues microscopiques qui servent de nourriture à ce Mollusque qui sillonne en tous sens la surface du sédiment. Ce faciès s'observe aussi bien en mer libre (par exemple plage de Houmt-Souk, île Djerba, en arrière des matras de Posidonies) qu'en lagunes (par exemple nombreuses stations en Sardaigne). Ce faciès peut s'installer dans des zones de transition avec la Biocoenose lagunaire euryhaline et eurytherme.

8) Le faciès du *Tapes decussatus* se rencontre dans des zones présentant une pollution plus ou moins accentuée. Y. GAUTHIER (1957) l'a observé au fond du Golfe de Fos, à l'ouest de Marseille.

9) Le faciès du *Tapes aureus* est surtout un faciès d'Etangs et de canaux (par exemple à Berre). Il peut se surimposer aux pelouses de Zostères.

10) Le faciès des Mélobésiées en boules mamelonnées, rencontré en certains points des côtes de Provence (Le Brusca, Calanque de Port-Miou) et de Corse, est un faciès d'épiflore où la Mélobésiée (encore indéterminée actuellement) peut recouvrir la presque totalité de la surface du sédiment.

E) BIOCOENOSE LAGUNAIRE EURYHALINE ET EURYTHERME (L E E).

Dans les étangs littoraux salés et dans les zones estuariennes, la biocoenose la plus fréquemment représentée s'accommode particulièrement bien des conditions d'euryhalinité et d'eurythermie

* La vraie *Zostera marina* semble être absente du Bassin Méditerranéen, sauf, peut-être, en Haute Adriatique.

fréquentes dans un tel biotope. Il est intéressant de constater que le peuplement de ces sables vaseux ou vases sableuses reste sensiblement le même, aussi bien lorsque l'eau est constamment moins salée que l'eau de mer du large que lorsqu'elle est constamment plus salée que l'eau de mer du large, ou bien enfin qu'elle présente des variations de salinité très importantes en cours d'année.

La faune du sédiment présente trois espèces caractéristiques essentielles, les Mollusques Pélécypodes *Cardium lamarcki*, *Abra ovata*, et *Scrobicularia plana* (cette dernière dans les zones particulièrement envasées); parmi les espèces accompagnatrices, notons les Mollusques Gastéropodes *Nassa reticulata* et *Cyclonassa neritea*, les Mollusques Pélécypodes *Loripes lacteus* et *Gastrana fragilis*, et le Crustacé Décapode *Carcinus mediterraneus*. Le peuplement des feuilles des *Ruppia* comprend un certain nombre d'espèces caractéristiques, telles l'Actinie *Anemonia contarenii*, le Bryozoaire *Conopeum seurati*, les Mollusques Gastéropodes *Rissoa grossa*, *Rissoa fragilis*, *Hydrobia* sp., le Mollusque Pélécypode *Brachydontes marioni* et les Crustacés Isopodes *Sphaeroma bookeri*, *Cyathura carinata* et *Idotea viridis*, et les Amphipodes *Gammarus locusta* et *Microdeutopus gryllotalpa*. Notons enfin que l'Algue Chlorophycée *Monostroma oxycoccum* peut se développer en abondance dans certaines lagunes en cours de dessiccation.

Nous distinguerons trois faciès principaux, les deux premiers correspondant à des faciès d'épiflore (Phanérogames marines) :

a) Dans les étangs littoraux d'une grande superficie et relativement profonds, à salinité inférieure ou voisine de celle de l'eau de mer, la *Ruppia* appartient à l'espèce *R. maritima* (parfois dans ces pelouses, se rencontrent aussi des *Zostères* et même des *Cymodocées*) et la faune est riche; on note parfois la présence d'Algues Rhodophycées du genre *Polysiphonia* qui servent de substrat aux Hydroïdes de la famille des Moerisiidés. L'Hydraire *Laomedea angulata* se rencontre sur les feuilles des Phanérogames marines.

b) Dans les petites collections d'eaux peu profondes, là où les écarts des conditions de milieu sont les plus accentués, le genre *Ruppia* est représenté par l'espèce *R. rostellata*, généralement accompagnée d'Algues Characées et avec faune plus ou moins appauvrie.

c) Dans certains étangs littoraux salés, l'énorme développement, à partir de toutes sortes de substrats solides ou même flexibles (tiges des *Ruppia*) de l'Annélide Polychète Sédentaire *Mercierella enigmatica* peut aboutir à la formation de véritables récifs (par exemple Lagune Nord de Tunis) constitués par les tubes calcaires de cette espèce qui paraît être une introduction accidentelle et relativement récente dans le Bassin méditerranéen.

Dans les lagunes ou portions de lagune à renouvellement déficient des masses d'eaux et à fort échauffement estival, c'est-à-dire dans certains étangs salés peu profonds et plus ou moins isolés, on observe souvent un fort développement d'Algues filamenteuses Chlorophycées (certaines espèces du genre *Chaetomorpha*) et d'Algues Cyanophycées, alors que la surface du sédiment est teintée en rose-saumoné par la prolifération des bactéries sulfoxydantes. Dans de telles conditions, il n'y a plus aucune faune du sédiment (qui est noirâtre) et les Algues filamenteuses ne sont guère peuplées que par des larves de Diptères et par quelques Coléoptères aquatiques qui y subsistent grâce à leur respiration aérienne; c'est là le stade de dégradation ultime de la biocoenose.

F) BIOCOENOSE DES SEDIMENTS TRES POLLUES (STP)

Les vases portuaires, les vases décantées au voisinage des égouts ou des estuaires pollués (par exemple embouchure de l'Huveaune à Marseille), et les vases résultant de la décomposition d'organismes pélagiques ou benthiques (par exemple, tache de vase du fond de la baie de Villefranche-sur-Mer) sont caractérisées, outre l'abondance des Protistes, par la prolifération de certaines Annélides dont les deux plus caractéristiques sont *Capitella capitata* et *Magelona papillicornis*, généralement accompagnées par *Scolecopsis ciliata*.

G) BIOCOENOSE DES SABLES FINS BIEN CALIBRES (SFBC)

Le sédiment est un sable fin à calibrage très homogène, parfois légèrement vaseux, consistant après retrait de l'eau, et le plus souvent d'origine terrigène (désagrégation de la roche littorale, apports fluviaux). La biocoenose qui le peuple tolère éventuellement une légère dessalure des eaux

(voisinage des estuaires, pourtour de certains étangs méditerranéens) qu'entraîne un appauvrissement en espèces caractéristiques, appauvrissement compensé par l'adjonction de certaines espèces accompagnatrices euryhalines. Lorsque le mode est trop battu, le sable est trop pur et dépourvu de film organique superficiel: il en résulte une grande pauvreté du peuplement. Cette biocoenose, qui débute vers 2,5 m et peut atteindre la profondeur de 25 m, est représentée identiquement en Méditerranée occidentale, en Adriatique et en Méditerranée orientale: elle occupe souvent d'énormes superficies le long des côtes et dans le fond des larges baies. Elle est remarquable par l'absence totale des Algues et des Phanérogames marines dans ses peuplements typiquement purs, et par la dominance des Mollusques Pélécytopodes. C'est l'une des biocoenoses où le pourcentage des espèces caractéristiques exclusives est le plus élevé; nous citerons les Mollusques Pélécytopodes *Glycimeris insubricus* (= *G. violascens*), *Cardium tuberculatum*, *Donax venustus*, *Tellina pulchella*, *T. planata*, *T. nitida*, *T. fabuloides*, *Macra corallina*, *Scrobicularia cottardi*, *Pharus legumen*, *Ensis siliqua* et *Solen marginatus*, les Mollusques Gastéropodes *Actaeon tomatis*, *Neverita josephina* et *Nassa mutabilis*, le Crustacé Cumacé *Ipbinoe trispinosa*, le Crustacé Isopode *Idotea linearis*, les Crustacés Décapodes *Crangon crangon* et *Macropipus barbarus*, l'Annélide *Sigalion malthidae*, l'Echinoderme *Echinocardium mediterraneum*, et les Poissons *Gobius microps* et *Callionymus belenus*. Parmi les espèces caractéristiques préférentielles, nous citerons les Mollusques *Spisula subtruncata*, *Nassa pygmaea* et *Raphitoma nebula* et la Polychète *Nephtys hombergi*. Parmi les espèces accompagnatrices nous mentionnerons des espèces qui se retrouvent dans la biocoenose suivantes: le Pélécytopode *Venus gallina*, les Polychètes *Glycera convoluta* et *Eteone syphonodonta*, et les Crustacés *Pontophilus trispinosus*, *Diogenes pugilator* et *Ampelisca brevicornis*, divers Sabulicoles (tels les Pélécytopodes *Loripes lacteus*, *Tellina incarnata*, *Pandora rostrata* et *Ensis ensis*), le petit Copépode *Sepioida rondeleti*, et de nombreux Poissons (diverses espèces du genre *Trachinus*, et surtout des Poissons plats, en particulier *Arnoglossus laterna* et *Buglossidium luteum*).

Lorsque des résurgences sous-marines d'eau douce se manifestent, on observe la présence du Pélécytopode *Scrobicularia cottardi*.

Enfin, la Phanérogame marine *Cymodocea nodosa* (souvent accompagnée ou remplacée, en Méditerranée orientale, par une autre Phanérogame qui paraît avoir pénétré en Méditerranée par le Canal de Suez, l'*Halophila stipulacea*), peut coloniser certaines zones de sable fin; ces Phanérogames ne font que se surimposer en simple faciès au peuplement habituel du sédiment. Dans ce cas, le lacis des rhizomes est particulièrement peu dense.

H) BIOCOENOSE DES SABLES FINS SUPERFICIELS (SF5)

Dans un travail inédit et d'ailleurs encore en cours, J. PICARD montre que les sables fins tout à fait superficiels (0 à 2,5 m de profondeur) représentent non pas un simple faciès de la biocoenose précédente comme nous l'avions écrit tout d'abord, mais une véritable biocoenose autonome.

Les espèces caractéristiques exclusives de cette biocoenose des sables fins superficiels sont les suivantes: les Pélécytopodes **Donax semistriatus*, *D. trunculus*, **Tellina tenuis*, *Lentidium mediterraneum*; le Gastéropode **Cyclonassa donovani*, les Crustacés **Idotea baltica basteri* et **Ipbinoe inermis*, la Polychète *Nerine cantabra*. La Polychète *Glycera convoluta* est une caractéristique préférentielle. On remarquera que les cinq espèces marquées d'un astérisque correspondent rigoureusement à cinq espèces caractéristiques de la biocoenose précédente: *Donax venustus*, *Tellina fabuloides*, *Nassa mutabilis*, *Idotea linearis*, *Ipbinoe trispinosa*.

Le Mollusque *Venus gallina*, les Polychètes *Nephtys hombergi* et *Eteone syphonodonta*, les Crustacés *Pontophilus trispinosus*, *Diogenes pugilator* et *Ampelisca brevicornis* sont communs à cette biocoenose et à la précédente.

Cette biocoenose des sables fins superficiels est bien connue de diverses aires de la Méditerranée. Elle paraît fréquente dans la Haute Adriatique où VATOVA la désigne sous le nom de zoocénose à *Lentidium (Corbula) mediterraneum* (1961); l'auteur considère d'ailleurs que celle-ci pourrait n'être qu'un faciès de la zoocénose à *Venus gallina*. Nous connaissons des peuplements analogues dans l'étang de Berre où il existe un véritable faciès à *Lentidium mediterraneum* (plage du Jaf). Il convient d'ailleurs de souligner que, dans les eaux plus ou moins dessalées *Cyclonassa donovani* est toujours remplacée par *C. neritea*. Un faciès de dessalure à *Scrobicularia cottardi* a aussi été rencontré dans l'un des diverticules latéraux de la calanque qui constitue le port de Bonifacio (Corse).

Grâce aux travaux de M. BACESCU (1960) on sait qu'il existe également un peuplement homo-

logue en Mer Noire : la Biocoenose à *Corbulomya maeotica* qui paraît descendre un peu plus profond (20 m) qu'il n'est de règle en Méditerranée.

Notons enfin qu'il semble qu'on doive considérer comme un simple faciès de cette Biocoenose des sables fins terrigènes superficiels, les aspects très frappants qui correspondent aux plages parsemées de récifs constitués de tubes de sable agglutiné, très friables, édifiés à partir des blocs rocheux qui peuvent s'y trouver, par des Annélides (*Sabellaria alveolata*) plus connues sous le nom d' "Hermelles"; la faune accompagnatrice ne paraît présenter aucune originalité.

1) BIOCOENOSE DE L'HERBIER DE POSIDONIES (HP)

Nous avons à différentes reprises, attiré l'attention sur le fait que les prairies de la Phanérogame marine *Posidonia oceanica* ne constituent pas une entité biocoenotique : en effet, il y a, très généralement, superposition de deux biotopes; en strate élevée se développe la biocoenose à peuplement photophile de la frondaison des Posidonies (biocoenose qui, seule, sera traitée ici), et, en sous-strate, soit (herbier dense) un peuplement sciaphile, soit (herbier dégradé) un peuplement photophile différent de la strate élevée. Bien qu'elle soit hors de sujet ici, l'évolution de la sous-strate nous paraît cependant devoir être résumée pour la meilleure compréhension des lignes qui suivent : lorsque la frondaison des Posidonies devient dense, la luminosité au niveau des rhizomes se trouve fortement affaiblie et il y a alors installation à ce niveau d'un peuplement sciaphile référé à certains aspects appauvris de la biocoenose coralligène (cf. p. 81) et devant donc être considéré comme "enclave" de l'Etage Circalittoral. Ce peuplement de type coralligène appauvri aboutit même parfois (par exemple en certains points des côtes algériennes près de Castiglione - Roger MOLINIER et J. PICARD - 1952 b) à l'établissement de la Biocoenose Coralligène typique de ce même Etage Circalittoral. Lorsque, pour une raison quelconque, cet herbier est dégradé et que sa frondaison devient clairsemée, le peuplement des rhizomes régresse et est remplacé par la Biocoenose des Algues Photophiles Infralittorales (faciès de la *Padina pavonia*, de l'*Halopteris scoparia* ou de la *Laurencia obtusa*). Nous pouvons schématiser ainsi cette évolution de la sous-strate par rapport à la strate élevée :

Strate élevée	nouvellement installée et peu dense	Biocoenose de l'Herbier de Posidonies	
		prospère et dense	dégradée et peu dense
Sous-strate	(à peu près nulle)	Peuplement Coralligène appauvri passant parfois à la Biocoenose Coralligène typique.	Biocoenose des Algues Photophiles Infralittorales (faciès de la <i>Padina pavonia</i> , de l' <i>Halopteris scoparia</i> ou de la <i>Laurencia obtusa</i>).

Le point de vue ci-dessus exprimé a été discuté par A. KERNEIS (1960) d'après l'étude des Herbiers de Posidonies de la région de Banyuls; l'auteur, se basant sur la présence de quelques espèces communes aux feuilles et aux rhizomes, avance que les peuplements des unes et des autres ne formeraient pas deux biocoenoses distinctes mais deux synusies ou deux stratocoenoses d'une seule et même biocoenose. Cette interprétation semble due au fait que l'auteur précité n'a pu étudier parallèlement les divers aspects de la Biocoenose Coralligène, et n'a donc pu se rendre compte de l'indiscutable parenté de la sous-strate sciaphile des herbiers de Posidonies avec les aspects appauvris de la Biocoenose coralligène.

Trois faits inhérents à l'espèce *Posidonia oceanica*, qui est une endémique méditerranéenne, doivent être signalés. Tout d'abord, vers la fin de l'automne, généralement à la faveur des coups de mer fréquents en cette saison, les Posidonies perdent une partie de leurs feuilles (les plus anciennement développées) qui sont rejetées à la grève sous forme de "banquettes" pouvant dépasser deux mètres de haut. Il est possible que la chute des feuilles soit due pour une large part au grand développement des épiphytes durant les mois estivaux, épiphytes qui restreignent notablement les échanges gazeux des feuilles et provoquent une mortification de ces dernières. D'autres part, il convient de rappeler que, au moins dans toute la portion du Bassin Nord-occidental de la Méditerranée, les Posidonies ne fructifient plus que rarement et seulement certaines années particulièrement favorables, alors que la fructification paraît plus abondante et beaucoup plus régulière sur la côte Nord-Africaine où les

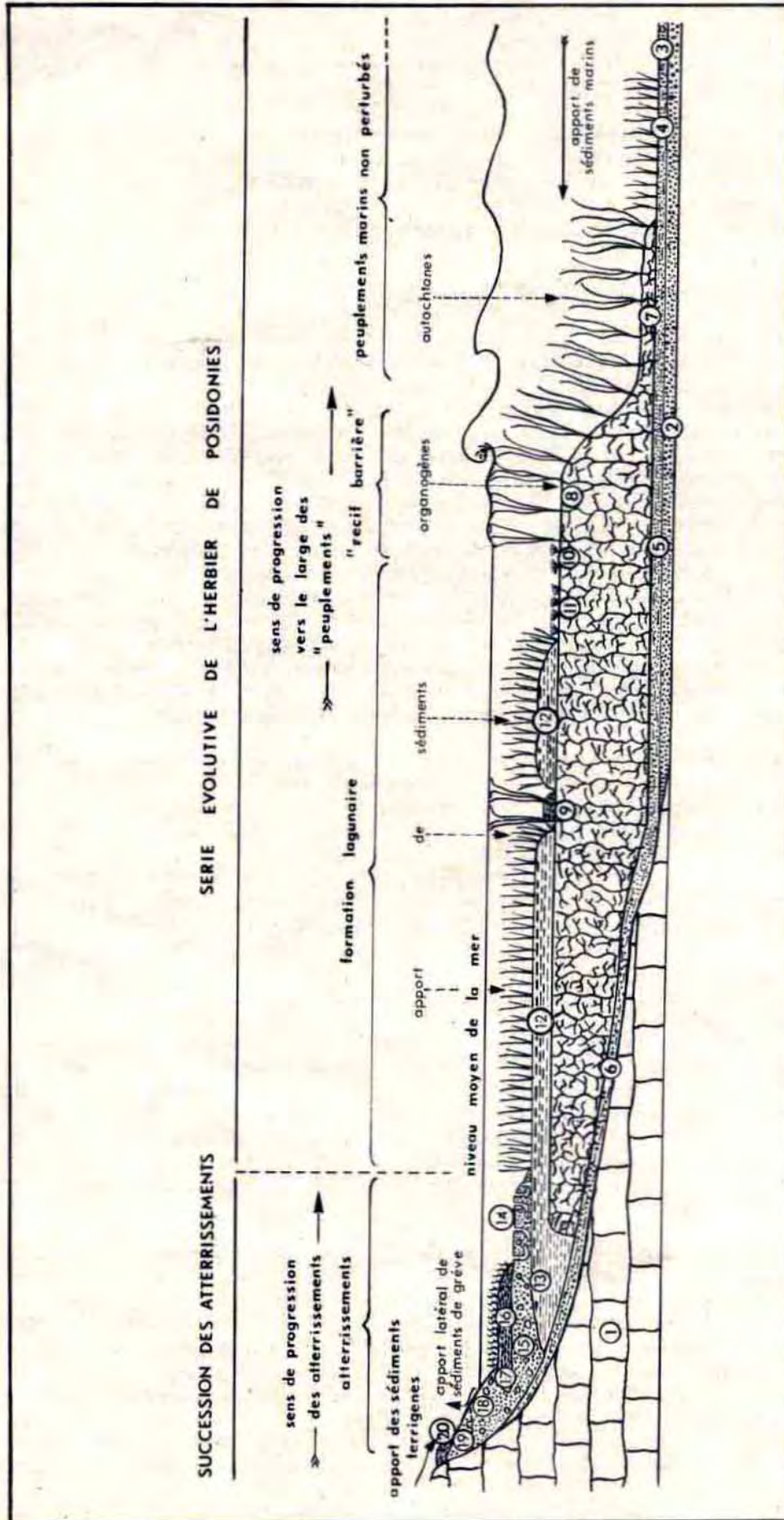


Fig. N° 6

SCHEMA D'UN "RECIF-BARRIERE" ET DE SA "FORMATION LAGUNAIRE

- 1 - Substrat rocheux originel, ayant été peuplé par les Algues de la série évolutive des peuplements évolutive des peuplements photophiles (AP).
- 2 - Substrat meuble originel, ayant été peuplé par la biocoenose (SGCF (p. 00) ou la biocoenose SFBC (p. 00).
- 3 - Sédiment peuplé par la biocoenose SGCF, ou la biocoenose SFBC.
- 4 - Sédiment humifié par la décomposition sur place des débris organiques retenus par le faciès de la Pelouse à *Cymodocea nodosa* (Bioc. SFBC).
- 5 - Idem, recouvert par les mattes.
- 6 - Sédiment fixé sur la roche par la biocoenose des Algues photophiles et humifié par le faciès de la Pelouse à *Cymodocea nodosa*.
- 7 - Herbier de fond : mattes de *Posidonia oceanica* en cours d'élévation lente.
- 8 - "Récif-Barrière" : mattes de *Posidonia oceanica* ayant atteint leur élévation maxima grâce à une sédimentation accélérée. La frondaison joue le rôle de "brise-lames".
- 9 - Ilot témoin de *Posidonia oceanica* subsistant dans la "formation lagunaire". Le sommet des rhizomes est envasé, la base occupe toute l'épaisseur de la matre.
- 10 - Biocoenose des Algues Photophiles, faciès de la *Padina pavonia* sur rhizome de Posidonies mortes.
- 11 - Biocoenose des Algues Photophiles, faciès du *Jania rubens* sur rhizome de Posidonies mortes.
- 12 - Sédiment fin "lagunaire" décanté dans le faciès de la Pelouse à *Cymodocea nodosa* qui s'est établie sur les mattes de Posidonies mortes dont les extrémités des rhizomes se retrouvent directement sous le sédiment fin "lagunaire".
- 13 - Sédiment fin recouvert, les feuilles de Cymodocées se décomposant en donnant un riche humus superficiel.
- 14 - Sédiment détritique grossier vaseux abritant le faciès à *Upogebbia pusilla* (BSVMC). Ces Crustacés y creusent leurs terriers jusqu'au contact des feuilles décomposées de Cymodocées, où ils trouvent leur nourriture.
- 15 - Idem, les terriers ayant été comblées après recouvrement.
- 16 - Sédiment à forte fraction colloïdale due à la décomposition sur place de débris organiques retenus par le peuplement de *Zostera nana*, tendant à former une passée entre deux couches détritiques plus grossières.
- 17 - Idem, recouvert par le talus détritique.
- 18 - Partie moyenne du talus détritique, à peuplement de l'étage médiolittoral.
- 19 - Partie supérieure du talus détritique à biocoenose de l'étage Supralittoral : *Tylos latreillei*, *Orchestia montagui* et *Truncatella subcylindrica*.
- 20 - Très petite "banquette" de feuilles mortes de Posidonies rejetées à la grève lors des grosses mers (exceptionnelles ici, car la côte est bien abritée). Même biocoenose que précédemment. Au-dessus, viennent les premiers peuplements de végétaux terrestres.

(d'après R. MOLINIER et J. PICARD - 1954).

fruits sont connus sous le nom d' "olives de mer"; cependant la multiplication est assurée par rejets et bouturage naturel. Cela compense, au moins en partie, la carence locale de la reproduction sexuée. Notons enfin que chaque extrémité de rhizome est entourée d'un manchon de fibres et d'écailles constituées par les bases d'anciennes feuilles disparues, manchon propice à l'installation d'un peuplement varié, et au centre duquel s'élèvent les feuilles vivantes.

Contrairement aux autres Phanérogames marines européennes, les Posidonies ont des rhizomes susceptibles de croître non seulement dans le plan horizontal, mais encore notablement dans le plan vertical : c'est à cette dernière propriété que les Posidonies doivent d'échapper à un prompt ennoyage par le sédiment; en effet au niveau des rhizomes s'amonce assez rapidement un sédiment grossier (et plus ou moins riche en particules colloïdales) du fait :

1°) de la chute après leur mort des tests calcaires d'organismes ayant vécu *in situ* sur les feuilles;

2°) que la frondaison de Posidonies agit comme piège à sédiment puisque beaucoup de particules transportées par les courants ou mises en suspension par les houles voient leur énergie cinétique brisée au contact des feuilles et décantent alors.

Les Posidonies réagissent à ce lent ennoyage progressif par la croissance verticale des rhizomes; il en résulte de véritables terrasses sous-marines en cours de surélévation lente et constante, dont la masse est constituée par un lacs de rhizomes dont les espaces sont colmatés par un sédiment grossier, formation auxquelles les pêcheurs ont donné le nom de "mattes". L'on sait (Roger MOLINIER et J. PICARD - 1952 a), après comparaison de sondages, que dans certains endroits particulièrement favorisés (exubérance de l'herbier et forte activité des masses d'eau, comme c'est le cas dans la région des îles d'Hyères), l'élévation des mattes peut atteindre un mètre par siècle. Comme il a été possible d'observer, dans les mêmes endroits, des tombants dus à une érosion récente et atteignant huit mètres de haut, et comme, d'autre part, il y a le plus souvent continuité d'un même rhizome de la base au sommet d'une même formation, il faut admettre une longévité d'au moins huit siècles pour certains pieds de Posidonies, ce qui est remarquable; non moins remarquable est la quasi imputrescibilité des vestiges de Posidonies maintenus dans la masse du sédiment.

D'autre part, la lente surélévation des "mattes" aboutit souvent à rapprocher notablement celles-ci de la surface du plan d'eau et trois cas sont alors à considérer (cf. Roger MOLINIER et J. PICARD, 1952 a). En mode modérément battu, les mattes cessent plus ou moins tôt de s'élever et le moindre corps solide placé dessus détermine une érosion "en marmite de géant" formant de larges "puits intermattes" présentant souvent, au fond, un sédiment plus fin et, en haut de la paroi, de nets surplombs retenus par le lacs des rhizomes; ces "puits intermattes" peuvent, à la longue, s'anastomoser en "chenaux intermattes" dont l'élargissement devient plus rapide s'ils viennent à canaliser des courants par mer agitée. En mode très battu, l'élévation des mattes est plus rapidement arrêtée, et les vagues des tempêtes arasent alors la surface des mattes en entraînant plus ou moins le sédiment, ce qui aboutit localement à exhumer des plaques de rhizomes morts dépourvus de toute végétation et sans sédiment interstitiel, et aboutit aussi à la multiplication des "puits" et "chenaux intermattes".

En mode calme (fig. 6), c'est-à-dire essentiellement dans le fond de certaines baies ou criques, l'action des vagues n'est pas suffisante pour arrêter l'élévation des mattes qui peuvent alors parvenir à quelques décimètres en dessous du plan d'eau, l'extrémité des feuilles vivantes venant effleurer la surface de ce plan d'eau. Cet affleurement se produisant plus ou moins parallèlement à la ligne de rivage, mais à une certaine distance de celle-ci (par exemple : Bandol, le Brusc et Port Cros, sur les côtes de Provence), il en résulte qu'entre cette sorte de "récif barrière", dû aux affleurements des Posidonies, et la grève, se constitue, dans les modes les plus calmes, une zone de décantation, appelée par Roger MOLINIER et J. PICARD "formation lagunaire" en raison du calme persistant des eaux. Cette zone est peu à peu comblée par les sédiments fins et légers qui seuls franchissent le barrage des feuilles de Posidonies (les particules plus volumineuses ou plus lourdes étant alors retenues sur le front du récif barrière) et aussi, à partir de la grève, par des sédiments plus grossiers, terrigènes ou amenés par le courant de fond de lagune qui existe souvent du fait de l'interruption du "récif barrière" à ses deux extrémités. La "formation lagunaire" est peuplée par une biocoenose qui sera étudiée par ailleurs.

Il ressort de ce qui vient d'être dit précédemment que, sur le front externe du "récif barrière", l'apport sédimentaire persiste et que, peu à peu, ce front se déplace vers le large par suite de la surélévation progressive de la "matte" en avant de lui. Par contre, en arrière du front, les Posidonies, qui

sont alors dans une eau peu renouvelée (donc soumise à de forts écarts de température), dépérissent peu à peu, et les plus résistantes subsistent momentanément sous forme d'îlots témoins, se détruisant eux-mêmes généralement à partir du centre de la touffe (là où l'eau est la plus stagnante) : cette partie des "mattes" dégarie de Posidonies est alors plus ou moins recouverte de sédiments fins, et divers autres peuplements photophiles s'y succèdent, comme nous le préciserons plus loin. La conséquence de tout cela est un très lent déplacement vers le large de ce "récif barrière". D'autre part, les feuilles vivantes de Posidonies affleurant la surface du plan d'eau brisent brusquement les petites vagues venues du large.

Il est évident toutefois que, dans les portions les plus chaudes de la Méditerranée, là où les eaux de surface atteignent une température estivale trop élevée, les Posidonies meurent bien avant que l'extrémité de leurs feuilles puisse affleurer la surface.

Avant de passer à l'étude détaillée du peuplement photophile des feuilles des Posidonies, signalons cependant que, dans les rhizomes de cette Phanérogame, a été découvert le Pyrénomycète *Ambisphaeria posidoniae*.

Le peuplement de la frondaison des Posidonies, qui nous intéresse seul ici, peut être décomposé en quatre ensembles :

- 1) espèces végétales et animales benthiques sessiles,
- 2) espèces animales benthiques vagiles,
- 3) espèces animales necriques à dispositif de repos sur les feuilles,
- 4) espèces de la microfaune du "feutre épiphyte".

1°) Les espèces végétales et animales benthiques sessiles

La végétation algale épiphyte des feuilles des Posidonies, bien reconnue par J. FELDMANN (1937), peut être subdivisée en trois ensembles. En premier lieu de minces Rhodophycées calcifiées en croûtes (Mélobésiées) dont l'une des plus abondantes *Melobesia Lejolisii*, très caractéristique de la biocoenose, peut atteindre, avec quelques autres espèces, un très fort taux de recouvrement sur les feuilles les plus anciennement développées. En second lieu, un revêtement local, parfois très dense, de Phéophycées Ectocarpales (*Ectocarpus* divers, et l'espèce caractéristique *Ascocylus orbicularis*) et de Diatomées coloniales constituant ce qu'ISSEL (1918) a dénommé "feutre épiphyte". Enfin en troisième lieu, différentes Algues plus ou moins dressées, principalement des Phéophycées Chordariales (dont les espèces caractéristiques *Castagnea mediterranea*, *C. irregularis* et *C. cylindrica*) et Punctariales (dont l'espèce caractéristique *Giraudya sphaelarioides*), et aussi des Rhodophycées Némationales et Cérariales non caractéristiques. Cette flore algale a son maximum de développement dans les herbiers les plus superficiels; son importance quantitative et qualitative décroît à mesure que la profondeur augmente.

Les Invertébrés épiphytes sont, avant tout, représentés par cinq espèces caractéristiques qui, à elles seules, constituent le plus souvent, plus de 95% du peuplement animal sessile des feuilles vivantes des Posidonies (exception faite, bien entendu, des Protistes), ce sont les Bryozoaires *Electra posidoniae* et *Microporella johannae*, et les Hydroïdes *Monotheca posidoniae*, *Sertularia perpusilla* et *Campanularia (Orthopyxis) asymetrica* (ces cinq espèces sont strictement inféodées, ou presque, aux feuilles vertes des Posidonies). De nombreuses autres espèces de Bryozoaires (en particulier *Aetia recta*) et d'Hydroïdes (dont *Clytia johnstoni* et une forme d'*Aglaophenia pluma*) les accompagnent souvent, les listes détaillées en ayant été données par Y. GAUTIER (1955) pour les Bryozoaires, et par J. PICARD (1952) pour les Hydroïdes.

A. KERNEIS (1960) a étudié du point de vue quantitatif la répartition longitudinale de la faune épiphyte en fonction de l'âge des feuilles. Il semble que les premières feuilles internes de 15-20 cm (les plus jeunes) ne portent que peu d'épiphytes et que ceux-ci sont surtout des Bryozoaires; "on remarque surtout l'installation d'*Electra posidoniae* et de quelques autres tels que *Lichenopora radiata*, *Tubulipora flabellaris* et *Fenestrulina malusii*". Sur les feuilles un peu plus grandes (20-30 cm) on relève surtout *Electra posidoniae* "qui se localise de préférence sur les parties moyennes et distales de ces feuilles. Quant aux Hydroïdes, ils semblent, de manière générale, "trouver leur maximum d'expansion sur les feuilles externes de 30 à 15 cm, dont ils recouvrent essentiellement la base et la partie moyenne. Les Mélobésiées dominent sur les plus vieilles feuilles externes, déchiquetées et sur le point de tomber".

L'Actinie *Parastephanauge paxi* est encore une excellente caractéristique du peuplement des feuilles vivantes des Posidonies.

Notons encore, parmi les espèces accompagnatrices, le Spongiaire *Leucosolenia botryoides*, la Polychète sédentaire *Spirorbis corrugatus* et la Synascidie *Botryllus schlosseri*. Ces invertébrés épiphytes sont sensiblement constants, qualitativement et quantitativement, quelle que soit la profondeur de l'herbier de Posidonies.

Enfin, J. LE CALVEZ (1935) a décrit certains Foraminifères sessiles, dont plusieurs paraissent caractéristiques des feuilles de Posidonies : *Webbinella crassa*, *Iridia serialis* et *Rhizonubecula adherens*; certains autres sont des espèces accompagnatrices (*Webbinella hemispherica* et *Iridia diaphana*).

2°) Les espèces animales benthiques vagiles

On peut ranger ces diverses espèces en trois catégories : celles qui rampent grâce à un pied musculeux, celles qui se déplacent au moyen de ventouses, et celles qui marchent au moyen de pattes articulées.

Les espèces qui rampent grâce à un pied musculeux sont essentiellement, à l'exception du très caractéristique Pélécy-pode *Propeamussium hyalinum*, de petits Gastéropodes Opisthobranches ou Prosobranches. Parmi les Opisthobranches les plus fréquemment observés, on peut citer *Aplysiella virescens* (caractéristique), *Glossodoris gracilis*, *Trapania fusca*, *Polycera quadrilineata*, *Tritonia (Duvaucelia) villafranca*, *Trinchesia caerulea*, *Caloria maculata*, etc. Parmi les Prosobranches, étudiés par P. MARS (1954), citons *Cantharidus exasperatus*, *Phasianella speciosa*, *P. pulla*, *Smaragdia viridis*, *Rissoa variabilis*, *R. ventricosa*, *R. auriscalpium*, *R. violacea*, *R. decorata*, *R. radiata*, *R. dolium*, de nombreuses espèces d'*Alvania* (parmi lesquelles *Alvania cimex*, *A. montagui* et *A. lineata* sont les plus abondantes), *Rissoina bruguieri*, *Bittium reticulatum*, *Ocenebra aciculata*, *Chauvetia minima*, *Persicula clandestina*, *P. miliaria*, etc. Ces Prosobranches (dominés quantitativement par les *Rissoidae*) ne sont pas, pour la plupart, des espèces caractéristiques de la biocoenose, mais ils en constituent, par leur abondance et leur variété, un important élément accompagnateur.

Notons aussi, en passant, la présence de quelques Turbellariés dont le mécanisme de développement combine des ondes de contractions musculaires et des mouvements ciliaires.

Quelques espèces se déplacent au moyen de ventouses : c'est le cas de l'abondante et caractéristique Astéride *Asterina pancerii* et aussi de l'accidentelle Anthoméduse marcheuse *Eleuthéria dichotoma*. Parmi les espèces qui marchent au moyen de pattes articulées et appartenant toutes (à l'exception de quelques Halacariens) aux Crustacés, il faut citer le Copépode *Porcellidium fimbriatum*, l'Amphipode *Siphonocetes dellavallei*, les Isopodes caractéristiques *Idotea bectica*, *Synisoma appendiculatum*, *Astacilla mediterranea* et *Zenobiana prismatica*, et les Décapodes *Eupagurus anachoretus* (jeunes exemplaires), *Eupagurus chevreuxi*, *Catapaguroides timidus* (caractéristique) et *Anapagurus breviaculeatus*. Beaucoup de ces espèces s'abritent : soit dans les tests de petits Gastéropodes réemployés tels quels (Pagures), ou avec adjonction d'une margelle de grains de sable cimentés (*Siphonocetes*), soit dans les fragments évidés de Posidonies (*Zenobiana*).

Il convient enfin de signaler que les tests de petits Gastéropodes portent souvent une épibiose constituée de divers Bryozoaires (en particulier genre *Hippopodinella*, que le Mollusque soit vivant ou bien qu'il soit remplacé par un Pagure (cf. Y. GAUTIER, 1955), et Hydroïdes dont l'un (*Coryne epizoica*) se développe exclusivement sur le test des *Rissoa* vivantes, alors que d'autres (*Cordylophora neapolitana*, *Leuckartiara octona*, *Podocoryna exigua*, *Podocoryna proboscidea*) se trouvent sur les tests de Gastéropodes soit vivants, soit remplacés par les pagures.

3°) Les espèces animales nectiques à dispositif de repos sur les feuilles

Le necton normal est ici hors de sujet. Tout au plus convient-il de mentionner la grande abondance des Poissons de la famille des Labridés (en particulier de *Coriscus rostratus*) et la présence de divers Syngnathes. Par contre, il est nécessaire de passer en revue toute une série d'espèces susceptibles de s'accrocher momentanément aux feuilles des Posidonies soit par les griffes de leurs pattes articulées, soit au moyen de ventouses, soit par enroulement d'une partie de leurs corps.

Les espèces qui s'accrochent au moyen de griffes sont toutes, à l'exception de l'Arachnide caractéristique *Pontarachna punctulum*, des Crustacés : Ostracodes et Copépodes divers, Amphipodes tels *Nototropis guttatus* et *N. swanmerdami* Mysidacées diverses dont l'espèce dominante et caractéristique est *Siriella clausi*, et Décapodes Natantia parmi lesquels nous citerons cinq espèces caractéristiques : *Palaemon xiphius*, *Hippolyte inermis* (= *H. prideauxiana* auct.), *Hippolyte longirostris* (= *H. gracialis* auct. medit.), *Thorulus cranchi*, *Thorulus sollaudi*, et deux accompagnatrices (*Sicyonia carinata* et *Lysmata seticaudata*).

Les espèces qui s'accrochent au moyen de ventouses sont l'Anthoméduse *Cladonema radium*, les Limnoméduses (caractéristiques) *Olindias phosphorica*, *Gonionemus vertens* et *Scolionema suvaense*, le Chaetognathe (caractéristique) *Spadella cephaloptera*, le Céphalopode *Sepiola rondeletti*, et le Poisson Gobiesocidé (caractéristique) *Lepadogaster microcephalus*.

Les espèces qui s'accrochent par enroulement d'une partie de leur corps sont représentées par deux poissons, le plus souvent peu abondants dans les herbiers de Posidonies : *Hippocampus brevisrostris*, et surtout *H. guttulatus*.

Enfin, une mention spéciale doit être faite pour les deux Poissons Syngnathidés, *Nerophis maculatus* et *Nerophis opbidion*, espèces assez sédentaires et caractéristiques des herbiers de Posidonies entre les feuilles desquelles elles se tiennent, plus ou moins immobiles, dressées la tête en haut.

4°) Les espèces de la microfaune du "feutre épiphyte"

ISSEL (1918) donne une analyse des principales espèces qu'il a rencontrées dans le "feutre épiphyte" des Posidonies les plus superficielles du Golfe de Gênes : nombreux Protistes (Foraminifères, Flagellés et Ciliés), plusieurs espèces de Nématodes, des petites Annélides (*Polyophtalmus pictus* et *Pionosyllis pulligera*), des Rotifères (*Notommata naias* et *Colurus leptus*), des Copépodes (*Idyaea furcata*, *Laophonte stromi* et *Dactylophus thiboides*), un Amphipode (*Amphithoe rubricata*) et même des larves de Diptères du genre *Chironomus*. Il serait souhaitable que de telles recherches fussent poursuivies en différents points de la Méditerranée.

Cette revue des espèces les plus marquantes du peuplement des feuilles vivantes des Posidonies motive encore quelques remarques.

1°) Tout d'abord, nous avons fait disparaître des listes un certain nombre d'espèces que l'on ne rencontre que lors de fauchages effectués durant la nuit dans les herbiers de Posidonies : ces espèces, réfugiées le jour entre les rhizomes, sont donc sciaphiles et ne doivent pas être considérées comme faisant partie de la biocoenose des feuilles; ce sont essentiellement des Echinodermes (*Spaerechinus granularis*, *Psammechinus microtuberculatus*, *Genocidaris maculata*, *Antedon mediterranea*, *Astropecten spinulosus*, *Holothuria impatiens*, etc.) et des Crustacés (divers Stomatopodes dont *Squilla desmaresti* et *Pseudosquilla ceristi*, de nombreux Décapodes nageurs dont *Eualus oculus*, *Athanas laevis*, *Alpheus dentipes*, *Alpheus macrocheles*, *Gnathophyllum elegans*, *Processa acutirostris*, *P. edulis*, *P. robusta* et *Periclimenes amethysteus*). Le cas de l'Echinide *Paracentrotus lividus* est différent : il s'agit d'une espèce typiquement photophile, mais à activité accrue la nuit : il est particulièrement abondant dans les herbiers dégradés et clairsemés sur les rhizomes desquels s'installe la biocoenose Algale Photophile où il trouve sa nourriture, et surtout s'il y a envahissement par les Algues de pollution (en particulier Ulves).

2°) Activation nocturne d'espèces photophiles. Dans un récent travail (1962) M. LEDOYER a mis en évidence, pour un certain nombre d'espèces autres que celles qui ont été énumérées au paragraphe précédent, des différences très significatives entre les captures effectuées dans la partie supérieure de la frondaison de jour et de nuit. Les rapports numériques prélèvement diurne/prélèvement nocturne, s'échelonnent en général entre 1/3 et 1/50. Ces différences sont d'autant plus frappantes que si certaines des espèces affectées par cette migration sont nageuses d'autres sont rampantes. La liste ci-après le prouve : Mollusques, *Columbella rustica*, *Mitrella scripta*, *M. gervillei*, *Cerithium vulgatum*, *Phasianella pulla*, *P. speciosa*, *Gibbula ardens*; Isopodes : *Cymodoce truncata*, *Idotea bectica*; Amphipodes : *Apherusa hispidosa*, *Hyale dollfusi*, *Grubia crassicornis*; Mysidacée : *Siriella clausi*; Décapodes : *Thorulus cranchi*, *Leander serratus*, *Clibanarius misanthropus*, *Catapagroides timidus*, *Macropipus arcuatus*, *Acanthonyx lunulatus*, etc.

Grâce à d'ingénieuses expériences M. LEDOYER a apporté de solides arguments en faveur de l'explication, exposée ci-après, de cette migration nycthémerale. L'herbier de *Posidonia oceanica* (et il en est de même des autres herbiers où des phénomènes analogues ont été observés) est un milieu où l'activité photosynthétique est intense surtout dans les niveaux superficiels. A la tombée du jour, il y a une nette augmentation de la teneur des eaux en CO₂ dissous, la respiration végétale n'étant plus "compensée" par l'assimilation chlorophyllienne; cette augmentation du CO₂ a pour résultat une activation des animaux pendant un laps de temps réduit, activation qui conduit ceux-ci dans les couches superficielles, d'ailleurs plus oxygénées grâce au contact direct avec l'atmosphère. L'influence de la lumière dans l'ascension nocturne paraît donc indirecte. En revanche la descente des animaux le jour paraît plus directement conditionnée par le facteur lumière agissant en tant que tel.

3°) La faune sessile et sédentaire, et, à un degré beaucoup plus accusé, la faune vagile, présentent des différences appréciables d'un herbier de Posidonies à un autre, surtout en fonction de la situation des stations par rapport au plan d'eau et du mode.

En ce qui concerne plus particulièrement la faune vagile, M. LEDOYER (1962) a montré que la biocoenose typique est celle des herbiers assez profonds. A partir de ce stock maximal on assiste à des appauvrissements successifs. Dans les herbiers de Posidonies situés sur un front de déferlement remontent des espèces tolérant une vive agitation mais qui ne supportent pas des variations hydrologiques accusées : *Rissoa auriscalpium*, *Gibbula umbilicaris*, *Idotea bectica*, *Grubia crassicornis*. Dans l'herbier superficiel de mode calme, au contraire, ne remontent que les espèces exigeant un mode calme, mais tolérant d'assez fortes fluctuations hydrologiques, *Macropipus arcuatus* par exemple.

4°) Adaptations diverses. Il convient de noter l'homochromie, remarquable de certaines espèces de Crustacés et de Poissons (*Hippolyte inermis*, *Idotea bectica*, *Synisoma appendiculatum*, *Lepadogaster microcephalus* et les *Nerophis*) qui présentent tantôt une livrée du même vert que les feuilles vivantes des Posidonies, tantôt une livrée brune maculée de rose correspondant aux feuilles mortes envahies par les Mélobésiées. Enfin, mentionnons, chez certains Hydroïdes, une adaptation à la friction des feuilles de Posidonies les unes contre les autres : l'hydrothize rampant est aplati et la multiplication asexuée s'effectue au moyen de stolons propagulaires qui passent d'une feuille à l'autre à la base de celles-ci.

On remarquera enfin qu'il n'est plus question de la Biocoenose des Sables Mal Calibrés citée p. 54 dans la précédente édition de ce Manuel. Cette prétendue biocoenose représentée dans des intermattes soumises à un hydrodynamisme modéré était considérée comme caractérisée par les Pélécy-podes *Venericardia antiquata*, *Cardita trapezia* et *Venus verrucosa*. Les recherches de H. MASSE (1962 a) ont montré que ces intermattes abritent en réalité la Biocoenose des Sables Grossiers et Fins Gravières sous influence de courants de fond (cf. p. 71) et que les trois espèces, ci-dessus indiquées, font partie du peuplement endogé du sédiment retenu par les rhizomes enchevêtrés des mattes. Des dragages faits dans les chenaux d'intermattes avaient intéressé à la fois le fond de ceux-ci et leurs flancs, réalisant ainsi un mélange de deux peuplements qui avait fait croire à une biocoenose.

Le peuplement de sédiment des Herbiers de Posidonies vient d'être étudié, dans un travail encore inédit, par G. HARMELIN (1964), lequel a pu mettre en évidence diverses espèces caractéristiques exclusives : les Pélécy-podes *Lima hians* et *Venus verrucosa*, les Polychètes *Pontogenia chrysocoma*, *Nereis irrorata*, *Lumbriconereis paradoxa*, et *Clymene lumbricoides*; les Crustacés *Upogebbia deltaura* et *Callianassa minor*. Ce peuplement ne paraît pas lié aux Posidonies vivantes, puisque G. HARMELIN l'a retrouvé dans les mattes mortes.

III - CONSIDERATIONS GENERALES SUR LES BIOCOENOSSES INFRALITTORALES ET LEURS RELATIONS MUTUELLES

La délimitation et la nature des biotopes, donc des biocoenoses, n'est pas immuable en une zone déterminée, et ceci pour deux raisons que nous avons précédemment mentionnées (cf. p. 11). La première de ces raisons est le fait que, dans l'entité climatique de l'Etage Infralittoral, certaines biocoenoses modifient peu à peu les conditions de milieu, de telle sorte qu'elles préparent ainsi leur remplacement par une biocoenose mieux adaptée aux nouvelles conditions du milieu : une telle "série évolutive climatique" présente d'ailleurs toutes les phases possibles de stagnation au niveau d'une biocoenose déterminée, et aussi de régression avec retour à une biocoenose antérieure, lorsque, localement, des facteurs "édaphiques" c'est-à-dire indépendants de l'Etage - donc non "climatiques" - et agissant au niveau du substrat) interviennent avec un tant soit peu d'intensité. La seconde raison

tient précisément au fait que ces facteurs "édaphiques" peuvent intervenir avec une intensité telle que les biocoenoses de la "série évolutive climacique" sont alors remplacées, dès l'origine ou après changement relativement brutal, par des biocoenoses différentes, qui souvent se succèdent elles-mêmes en fonction de l'intensité du ou des facteurs "édaphiques" déterminants, créant ainsi des "successions édaphiques". En d'autres termes, on peut dire que les biocoenoses de la "série évolutive climacique", dont la localisation à l'Etage dépend *uniquement* des facteurs "climatiques", n'admettent qu'une intensité *moyenne* des facteurs "édaphiques"; toute prépondérance de ces derniers aboutit au remplacement des biocoenoses de la "série évolutive climacique" par l'une des "successions édaphiques" constituées de biocoenoses qui restent cependant très généralement localisées à l'Etage parce qu'exigeant le plus souvent à la fois les facteurs "édaphiques" et les facteurs "climatiques".

Les grandes lignes de ces phénomènes ont été mises en évidence par Roger MOLINIER et J. PICARD (1954 a), et nous en présentons ici une esquisse tenant compte des données acquises récemment. Bien qu'un tableau résume ces diverses possibilités de remplacements des biocoenoses l'une par l'autre, il nous paraît cependant utile d'en détailler les modalités dans les lignes qui suivent.

A) BIOCOENOSSES CLIMATIQUES ET "SERIE EVOLUTIVE CLIMACIQUE" DE L'HERBIER DE POSIDONIES

Nous avons vu précédemment (cf. p. 46) que certains aspects de la biocoenose des Algues Photophiles (AP) des substrats solides ont une sous-strate algale susceptible de capter et de fixer sur la roche un sédiment sableux plus ou moins humifié lors de la décomposition des algues ennoyées par ce sédiment et que, lorsque les facteurs édaphiques divers ne se manifestent pas avec trop d'intensité, la pelouse de Cymodocées s'y installe alors; cette pelouse peut se développer d'autre part, directement sur le substrat meuble comme faciès de la Biocoenose des Sables Fins Bien Calibrés (SFBC), si ces derniers présentent une humification suffisante et si les facteurs édaphiques ne s'y manifestent pas trop fortement (cf. p. 58).

C'est donc à partir de la pelouse de Cymodocées que va, le plus souvent, s'installer la Biocoenose de l'Herbier de Posidonies (HP) : en effet, le substrat est suffisamment stabilisé et humifié par les Cymodocées pour permettre le développement des plantules ou boutures des Posidonies, qui, du fait de la densité de leur frondaison, éliminent rapidement les Cymodocées. Cependant une telle installation des Posidonies sur le sédiment est également possible par envahissement latéral direct à partir de rhizomes traçants issus d'une proche prairie de Posidonies. Parfois encore, le sédiment retenu par la biocoenose des Algues Photophiles permet l'installation directe des Posidonies à partir de boutures coincées dans les fissures les plus profondes de la roche. La Biocoenose de l'Herbier de Posidonies, stade ultime de remplacement de biocoenoses dans des conditions édaphiques moyennes, correspond très exactement à la notion de "climax"; en fait, cette biocoenose occupe la plus grande superficie des fonds de l'Etage Infralittoral sur une grande portion des côtes méditerranéennes, et l'on peut dire que, dans la Méditerranée actuelle, elle a depuis longtemps conquis la quasi totalité des aires qui lui sont propices. Les zones où l'on peut encore observer de nos jours des remplacements de biocoenoses climatiques sont localisées aux aires où l'intervention momentanée de facteurs édaphiques intenses a accidentellement remis en question le peuplement des fonds.

D'autre part il ne faut pas perdre de vue que le remplacement des divers stades de cette "série évolutive climacique" est toujours réversible là où les conditions d'équilibre entre facteurs du milieu sont précaires, et cela par suite d'interventions un tant soit peu poussées de facteurs édaphiques. C'est ainsi que le creusement de certaines "intermattes" aboutit à la formation de dépressions où s'accumule un sable fin peuplé par la Biocoenose des Sables Fins Bien Calibrés sous un aspect appauvri : lorsque les conditions d'équilibre s'instaurent avec l'arrêt du surcreusement de la dépression, on voit fréquemment les Cymodocées s'y installer, préluant à une nouvelle installation des Posidonies (par exemple dans la Baie de Port-Man, Ile de Port-Cros). Par ailleurs, les herbiers suspendus qui se sont installés sur la roche à la faveur d'une fixation de sédiment peuvent régresser et disparaître (ce qui s'observe, entre autres, près de Banyuls-sur-Mer). Enfin, en arrière des "récifs barrières" de Posidonies, l'intervention de facteurs édaphiques (trop grand affaiblissement de l'hydrodynamisme et ses répercussions diverses) entraîne, après la mort des Posidonies, sur les vestiges de rhizomes à la surface des "mattes", l'installation de divers faciès de la Biocoenose des Algues Photophiles (cf. p. 61 et fig. 6), installation d'ailleurs momentanée puisqu'il y a rapidement ennoyage de cette formation par des sédiments fins et installation des Cymodocées; mais, dans ce dernier cas, les Cymodocées s'installent en tant que faciès de la Biocoenose des Sables Vaseux Superficiels de Mode Calme (SVMC) où les trop forts écarts de température ne permettront plus la réinstallation des

Posidonies; il s'agit donc, cette fois, d'une dégradation définitive par action excessive de facteurs édaphiques, ce qui nous conduit à envisager maintenant les diverses biocoenoses édaphiques qui peuvent remplacer ou supplanter les biocoenoses climatiques.

B) BIOCOENOSSES EDAPHIQUES ET "SUCCESSIONS EDAPHIQUES" DE L'ETAGE INFRALITTORAL

Les facteurs édaphiques prédominants sont, dans l'Etage Infralittoral, les uns d'ordre hydrodynamique (influence du déferlage des vagues dans les hauts niveaux, courants au contact du fond et profondeur), les autres sont dûs à la pollution des eaux (essentiellement par suite du développement des activités humaines).

L'influence du déferlage des vagues dans les hauts niveaux aboutit le plus souvent à l'installation possible de six biocoenoses, correspondant aussi bien aux modes trop agités qu'aux modes trop calmes pour que les biocoenoses climatiques puissent s'y maintenir. Evidemment, dans ces biocoenoses édaphiques, la fraction fine du sédiment sera d'autant plus abondante qu'on sera en mode plus calme.

Grâce à une expérience de construction de petites digues sur une grève proche de la Station Marine d'Endoume, expérience suivie pendant quatre années, l'un de nous (J. PICARD, 1962 b) a pu réaliser à volonté le remplacement de quatre de ces biocoenoses de la partie supérieure de l'Etage Infralittoral, simplement en agissant, sur l'intensité du ressac. Les biocoenoses étudiées expérimentalement étaient les suivantes : Biocoenoses des Galets Infralittoraux (GI), Biocoenose des Sables grossiers et fins graviers brassés par les Vagues (SGBV), Biocoenose des Sables relativement protégés du déferlage des vagues (SRPV), Biocoenose des Sables vaseux superficiels de mode calme (SVMC).

Cette étude expérimentale a permis à J. PICARD de démontrer que le facteur intensité hydrodynamique est bien responsable de la diversification des biocoenoses des substrats meubles de la partie supérieure de l'Etage Infralittoral, ainsi que cela était seulement présumé jusqu'ici. D'autre part, il y a modification concomitante de la nature du sédiment, modification entraînée par la variation de l'hydrodynamisme et conditionnant l'installation de telle ou telle biocoenose. La succession des quatre biocoenoses est donc bien établie en fonction de l'intensité hydrodynamique et des modifications granulométriques qui en résultent. Ces remplacements s'effectuent dans l'ordre suivant, les biocoenoses étant ici énumérées de gauche à droite, en commençant par un fort hydrodynamisme provoquant le lessivage du sédiment et en terminant par un faible hydrodynamisme accompagné de phénomènes de décantation :

GI ← ————— → SGBV ← ————— → SRPV ← ————— → SVMC

J. PICARD a constaté également, en ce qui concerne ces biocoenoses, qu'elles se succédaient non pas par remplacement progressif, mais par remplacement intégral correspondant à la disparition brutale du stock des espèces caractéristiques de l'une, disparition suivie, après un laps de temps où le milieu est pratiquement dépourvu de caractéristiques, par l'installation du stock des espèces caractéristiques de l'autre. D'autre part, lors de l'installation du stock des espèces caractéristiques de chaque biocoenose, on a observé d'abord des individus âgés émigrant des biotopes voisins où ils étaient le plus souvent, dispersés ou accidentels; c'est ensuite seulement que la "colonisation" se poursuit par installation de stades larvaires.

Par ailleurs, il a été constaté que des sédiments relativement grossiers abritant la Biocoenose des Sables Grossiers et Fins Graviers Brassés par les Vagues (SGBV) peut localement, après usure et triage hydrodynamique du sédiment, passer à la Biocoenose des Sables Fins Superficiels (SFS), laquelle passe à son tour, lorsqu'un obstacle naturel (matte de Posidonie, beachrock, etc.) ou artificiel (digue) vient à s'interposer et diminuer quelque peu l'hydrodynamisme, à la Biocoenose des Sables Relativement Protégés du Déferlage des Vagues (SRPV).

D'autre part, le fractionnement par les tempêtes de gros blocs rocheux encore peuplés par la Biocoenose des Algues Photophiles (AP) aboutit, certaines années et dans certaines criques, à l'installation de la Biocoenose des Galets Infralittoraux (GI).

Nous avons vu précédemment que, en arrière des "récifs barrières" de Posidonies (et l'on peut ajouter : dans tous les fonds de Baies totalement protégées de l'action des houles), la Biocoenose

des Sables Vaseux Superficiels en Mode Calme (SVMC) s'installe, avec ses divers faciès de Phanérogames marines. Nous savons que le faciès à Cymodocées demande des eaux relativement renouvelées, alors que le faciès à Zostères supporte, dans des eaux moins renouvelées, le contact des résurgences ou écoulements d'eau douce, et admet des transitions, plus ou moins accusées en fonction de la pluviosité des diverses années, vers la Biocoenose Lagunaire Euryhaline et Eurytherme (LEE).

L'influence des courants de fond aboutit à l'installation de deux biocoenoses que l'on retrouve dans l'Etage circalittoral et qui sont traitées dans un chapitre distinct (cf. p. 71).

Ce sont essentiellement des courants linéaires qui conditionnent le sédiment grossier de la Biocoenose des Sables Grossiers et Fins Graviers sous l'Influence des Courants de Fond (SGCF) et ceci par entraînement hors des limites du biotope de la fraction fine du sédiment : cette biocoenose s'installe fréquemment par dégradation de la Biocoenose de l'Herbier de Posidonies dans les "chenaux intermatte" d'érosion.

Quant à la Biocoenose des Fonds Meubles Instables (MI), elle se présente essentiellement, dans l'Etage Infralittoral, sous ses aspects de décantation (zones où s'accumulent des débris divers où dominent les feuilles mortes de Posidonies, apports terrigènes de fleuves côtiers, etc.) et sous ses aspects d'enrichissement en matières organiques (anciennes mattes où les Posidonies sont mortes) : en fait, cette biocoenose s'installe alors soit à partir de la Biocoenose des Sables Fins Bien Calibrés (SFBC), soit à partir de la Biocoenose de l'Herbier de Posidonies (HP); l'accumulation de débris et de particules fines montre que ce sont essentiellement des courants tourbillonnaires qui localisent l'étendue de ses aires dans l'Etage Infralittoral.

Deux biocoenoses de forte pollution des eaux occupent, l'une des substrats solides, l'autre des substrats meubles.

Sur les substrats solides, l'enrichissement des eaux en matières organiques se traduit d'abord (cf. p. 45) par l'apparition, dans la Biocoenose des Algues Photophiles (AP), de faciès d'eaux turbides ou faiblement polluées, là où les eaux se renouvellent facilement. Lorsque la pollution est plus accentuée, ou que les ouvrages construits par l'homme viennent entraver le renouvellement des eaux, on passe à la Biocoenose à Invertébrés en Eau Très Polluée (IETP).

Dans les substrats meubles, la pollution se traduit par l'apparition de la Biocoenose des Sédiments Très Pollués (STP), qui s'installe aussi bien à partir de la Biocoenose des Sables Fins Bien Calibrés (SFBC) lorsque les fleuves côtiers sont transformés en égouts par l'activité humaine (ce qui est le cas à Marseille pour certaines zones d'épandage de l'Huveaune), qu'à partir de la Biocoenose des Fonds Meubles Instables (MI), lorsqu'une pollution naturelle (pourrissement de débris d'organismes marins (par exemple, temporairement, à Marseille devant le Mont Rose) ou artificielle (résidus d'égouts) vient se surimposer. Dans la portion centrale du fond de la baie de Villefranche-sur-Mer, il existe une telle zone où les deux types de pollution s'ajoutent. Les sédiments putrides des grands ports ressortissent encore à cette biocoenose.

Nous avons vu précédemment (cf. p. 55), et ceci peut se produire en arrière des "récifs barrière" de Posidonies, que la Biocoenose des Sables Vaseux Superficiels de Mode Calme (SVMC) pouvait subir une pollution progressive, processus qui a été nettement éclairé récemment par les recherches pédologiques de M. DUFOUR, J. GALLIANO et R. MOLINIER (1960). Alors que dans la matre d'Herbier de Posidonies, la densité des Bactéries sulfato-réductrices est relativement faible, dans les sols colonisés par les Cymodocées, l'activité bactérienne est plus importante, et ceci d'autant plus que la densité du peuplement phanérogamique est plus grande. Enfin la pelouse de *Zostera nana* se développe sur des sols qui présentent un maximum d'activité bactérienne, ainsi qu'un maximum de sulfures alcalins. Il convient d'ailleurs de souligner que tous les sols phanérogamiques étudiés présentent un maximum de densité des Bactéries sulfato-réductrices en surface, l'activité bactérienne diminuant ensuite progressivement et devenant insignifiante dès que l'on atteint une trentaine de centimètre. Au contraire les sols de bordure portuaire, compacts et enrichis en apports détritiques organiques en rapport avec l'activité humaine, révèlent une activité bactérienne qui s'accroît progressivement de la surface vers la profondeur dans les horizons verticaux successifs. On voit, d'après ces recherches, que le terme de "nitrophilie", couramment utilisé en milieu terrestre pour définir des secteurs pollués, ne peut être adopté pour désigner les pollutions organiques en milieu marin. C'est en effet l'hydrogène sulfuré et les sulfures qui, dans les aires lagunaires ou portuaires, sont le fidèle reflet du degré de pollution du milieu; les dosages d'azote organique effectués simultanément à ceux des ions sulfhydriques n'ont apporté aucun élément positif à la discrimination des milieux pollués par des matières organiques.

CHAPITRE VII

BIOCOENOSSES NON CLIMATIQUES INDEPENDANTES DE L'ETAGEMENT

Dans la précédente édition de ce Manuel étaient étudiées deux biocoenoses placées sous l'influence prédominante d'un facteur édaphique: la Biocoenose des Sables Grossiers et des Fins Gravieres sous l'Influence de Courants de Fond, étudiée avec l'Etage Infralittoral; la Biocoenose des Fonds Meubles Instables, étudiée avec l'Etage Circalittoral. Les recherches récentes ont montré que ces deux biocoenoses étaient indépendantes de l'étagement et, plus précisément, qu'on les trouvait indifféremment dans les Etages Infralittoral et Circalittoral.

A) BIOCOENOSE DES SABLES GROSSIERS ET DES FINS GRAVIERS SOUS L'INFLUENCE DES COURANTS DE FOND (SGCF)

Bien que ce biotope soit communément dénommé "sable à Amphioxus", il s'agit, du point de vue de la granulométrie, de sables grossiers ou de fins graviers non vaseux qui, du fait de leur localisation, sont le plus souvent à dominance d'éléments organogènes (tests calcaires brisés et plus ou moins émoussés d'organismes ayant vécu soit dans l'herbier de Posidonies, soit sur la roche littorale, etc.) et ultérieurement transférés là par les courants. En effet, la biocoenose de ce fin gravier est essentiellement caractérisée par sa situation sur le parcours de courants de fond, ce qui explique d'ailleurs son développement fréquent dans les "chenaux intermattes" (cf. p. 62). Cette biocoenose est remarquable par la pauvreté et la dispersion de la plupart des éléments de sa macrofaune, alors que sa microfaune est d'une richesse et d'une originalité certaines. Ces fonds correspondent à la "gravelle fine" de R. DIEUZEIDE (1940).

En ce qui concerne la macrofaune, nous citerons les espèces caractéristiques exclusives suivantes: l'Ophiure *Ophiopsila annulosa*, les Mollusques *Glycimeris glycimeris*, *Dosinia exoleta*, *Donax variegatus*, *Tellina (Arcopagia) crassa* et *Dentalium vulgare*. Les Polychètes *Sigalion squamatum*, *Scolaricia typica*, *Ophelia roscovensis* et *Armandia polyophthalma*, les Crustacés *Cirolana gallica*, *Anapagurus breviaculeatus*, *Macropipus pusillus* et *Thia polita*, le Céphalocordé *Branchiostoma lanceolatum* et le Poisson *Ammodytes cicerellus*. Le Mollusque *Psammobia costulata* et la Polychète *Euthalenessa dendrolepis* sont des caractéristiques préférentielles de ce biotope. L'élément accompagnateur de la macrofaune est représenté tout d'abord par deux espèces indicatrices de l'existence de courants de fond, qui sont surtout le Mollusque Pélécypode *Venus casina* et, à un moindre degré, l'Echinoderme *Spatangus purpureus*; mentionnons encore l'Algue calcaire libre *Lithophyllum racemus*, les Mollusques Pélécypodes *Glycimeris glycimeris*, *Astarte fusca* et *Thracia papyracea*, et enfin des espèces indicatrices des fonds de graviers telles les Crustacés Décapodes *Processa macrophthalma* et *P. elegantula*, etc. Quant à la microfaune, remarquable qualitativement et quantitativement, son étude a été ébauchée par B. SWEDMARK (1956), R. AMAR (1957) et très récemment par MONNIOT (1962).

Localement, se développe sur les plus grands fragments de ces graviers un peuplement d'épiflore, estival, précaire et momentané, reconnu pour la première fois par J. FELDMANN (1937) et récemment réétudié par H. HUVE et J. PICARD (1962). Sur les grands thalles morts de *Lithophyllum racemus* se développe en quantité énorme la petite Chlorophycée *Acetabularia mediterranea*, accompagnée d'ailleurs de diverses espèces de petite taille et de jeunes de *Codium vermilara* et *Codium bursa*. Les Rhéophycées sont représentées fréquemment par *Arthrocladia villosa*, *Sporobolus pedunculatus*, *Aglaosonia chilosa* et diverses autres espèces.

Les Rhéophycées sont représentées le plus abondamment. La Squamariacée *Peyssonnelia Harveyana* Crouan recouvre les coquilles et les graviers, tandis que *Peyssonnelia atropurpurea* Crouan forme, sur les gros thalles morts de *Lithophyllum racemus* des croûtes fortement adhérentes, d'un pourpre sombre, presque noirâtre. Une Mélobésiée, *Lithothamnium Sonderi* Hauck, se développe également

sur ces thalles morts, *Cryptonemia tunaeformis* (Bertoloni) Zanard, est représenté par d'assez nombreux échantillons, tous juvéniles, FELDMANN (1937) signale aussi *Brongniartella byssoides*, etc. Une petite espèce du genre *Gigartina* est fréquente entre les mamelons des thalles vivants de *Lith. racemus*. Par sa morphologie et sa structure anatomique, elle paraît pouvoir être rapportée à l'espèce *Gigartina acicularis* (Wulfen) Lamour., *Laurencia obtusa* (Hudson) Lamour., est rare dans ce type de fond, et toujours de petite taille. *Dasyopsis spinella* (Ag.) Zanard, y est au contraire relativement abondant.

Enfin, H. HUVE et J. PICARD (1962) mentionnent un petit *Gelidium* sp. qui, par ses caractéristiques morphologiques et anatomiques, semble distinct de toutes les espèces de ce genre actuellement connues en Méditerranée, mais présente cependant certaines affinités avec *Gelidium crinale* (Turner) Lamour.

Cette Gélidiacée, dont les organes reproducteurs n'ont malheureusement pas pu être observés, ne manque pas d'intérêt puisqu'elle tend à agglomérer les éléments meubles de ce fond : graviers, débris coquilliers, thalles de *Lithophyllum racemus*. D'autre part, c'est pratiquement la seule Algue non calcifiée qui se maintienne toute l'année dans ce biotope. Il serait intéressant de la rechercher et de l'étudier d'une manière plus approfondie afin de préciser s'il s'agit d'une simple forme écologique du *Gelidium crinale* ou d'une espèce distincte. Par ailleurs, elle a aussi été récoltée dans les fonds de "Maërl" entre les îles du Petit Conglu et du Grand Conglu (Archipel de Riou), où elle agglomère les thalles des *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug et des *Lithothamnium solutum* Foslie (H. HUVE et J. PICARD - 1962). Quelques Invertébrés accompagnent parfois cette florule : des jeunes du Pélécyopode sessile *Chama gryphina* et du Gorgonaire *Eunicella graminea*, de petites *Ophiopsila aranea* (dans les fissures), des Amphipodes tels *Phtisica marina* (accrochés aux Algues) etc.

Les mêmes auteurs ont d'ailleurs mis en évidence de remarquables fluctuations saisonnières d'ordre quantitatif, fonction des irrégularités de l'agitation des eaux aux diverses saisons. Par exemple en hiver : la croissance des thalles de *Lithophyllum racemus* est lente (limitation par basculements trop fréquents liés à l'agitation du fond.) En été, le calme relatif qui règne sur les fonds, amène une diminution brutale des deux espèces caractéristiques préférentielles, *Psammobia costulata* et *Euthalenessa dendrolepis*, en même temps qu'une augmentation massive des individus jeunes de l'Echinide *Sphaerechinus granularis*. Les deux espèces les plus rhéophiles, *Venus casina* et *Spatangus purpureus*, à développement assez lent, atteignent leur maximum à la fin de la période de perturbation maximale, c'est-à-dire au printemps.

Il faut signaler que c'est probablement à une forme appauvrie de cette biocoenose qu'il faudra rapporter, après analyse de la microfaune, le peuplement des fins graviers que nous avons désigné (1954) sous le nom de "bouchon de calanque" et qui correspond également à un transfert de sédiments grossiers par des courants de fond à l'embouchure des Calanques de la côte provençale : la macrofaune, très pauvre, ne présente pratiquement pas d'espèces caractéristiques.

Dans un travail récent H. MASSE (1962 a) a montré que cette biocoenose occupe les chenaux d'intermattes de l'herbier de Posidonies (cf. p. 55) et que ce que nous avons précédemment appelé Biocoenose des Sables Mal Calibrés ne peut en être distingué.

H. MASSE a également mis en évidence les différences de peuplement qui existent au sein même de l'étage infralittoral entre des stations de profondeurs différentes. Il semble que la Biocoenose optimale se trouve vers une dizaine de mètres de profondeur. L'approfondissement des stations se traduit par un simple appauvrissement qualitatif et quantitatif. Au contraire lorsqu'on remonte vers des stations moins profondes, et probablement en relation avec le remplacement de courants de fond linéaires par des courants tourbillonnaires, l'altération de la biocoenose est beaucoup plus complexe : - les espèces rhéophiles sont absentes; - les espèces caractéristiques *Tellina (Arcopagia) crassa*, *Glycimeris glycimeris*, *Sigalion squamatum*, *Thia polita* sont très raréfiées ou même absentes : - on voit apparaître en nombre *Donax politus*, *Scolaricia typica*, et *Armandia polyophthalma* auxquels se joint *Nephtys cirrosa*.

Enfin il faut insister sur le fait que G. BELLAN, R. MOLINIER et J. PICARD (1961), sur les côtes méridionales de Corse, ont montré que cette biocoenose descend largement dans l'étage circalittoral; cette descente, conditionnée par la force des courants est d'autant plus accusée qu'on se rapproche davantage de l'axe du détroit de Bonifacio où elle atteint 73 m de profondeur. "Il ne fait donc aucun doute que la Biocoenose des Graviers sous influence de courants de Fond, liée à la prépondé-

rance d'un facteur hydrodynamique, échappe non seulement à toute série évolutive climacique, mais même à l'étagement biocoenotique, dans la mesure où le facteur déterminant manifeste sa présence" (BELLAN, MOLINIER et PICARD - 1961). On connaît d'ailleurs d'autres exemples de biocoenoses à "Amphioxus" descendant dans l'Etage Circalittoral sur la côte occidentale d'Afrique.

B) BIOCOENOSE DES FONDS MEUBLES INSTABLES (MI)

Cette biocoenose, mise en évidence pour la première fois par J.M. PERES et J. PICARD (1957), pourrait être à première vue considérée comme un simple faciès de la Biocoenose du Détritique Côtier. En fait, il s'agit d'une biocoenose indépendante authentique, mais qui a un caractère transitoire. Nous avons constaté que, toutes les fois que, dans les fonds meubles circalittoraux se produisait un déséquilibre sédimentaire suffisant pour provoquer la disparition d'une biocoenose, la communauté transitoire en question s'intercalait momentanément entre la biocoenose correspondant à l'ancien état d'équilibre et celle devant correspondre au nouvel état d'équilibre.

On peut voir cette biocoenose transitoire succéder aux biocoenoses du Détritique Côtier, du Détritique du Large, du Précoralligène, et même du Coralligène frappé d'ensablement. L'instabilité de cette biocoenose est telle que, en certains endroits, elle n'a pas le temps de s'installer complètement avant d'être elle-même remplacée.

Les espèces caractéristiques exclusives de ce biotope sont les Mollusques *Leda pella*, *Lucina (Miltba) borealis*, *Dosinia lupina*, *Tellina distorta*, *Dentalium rubescens* et *Natica guillemini*. Le Mollusque *Corbula (Aloidis) gibba*, et la Polychète *Ditrupe arietina* sont des caractéristiques préférentielles. L'Astéride *Astropecten aurantiacus*, féroce prédateur de petits Pélécytopodes, est fréquente dans ce biotope. Se rencontrent également diverses espèces : soit sans signification biocoenotique (telles les Pélécytopodes *Astarte fusca* et *Laevicardium crassum*, la Polychète *Hyalinaecia tubicola*, le Sipunculide *Phascolion strombi*; soit vestiges de l'ancienne biocoenose; soit pionnières d'une future biocoenose (par exemple, en cas d'envasement, le Gastéropode *Turritella tricarinata* f. *communis*).

Il est encore à noter que, le déséquilibre du rythme sédimentaire impliquant évidemment la destruction momentanée du film alimentaire superficiel, les espèces caractéristiques de la biocoenose aussi bien que celles qui prolifèrent localement sont surtout : soit des "suspensions-feeders" (*Lucina*, *Corbula*, *Dosinia*, *Ditrupe*, etc.), soit mangeuses de microfaune (*Dentalium rubescens*), soit capteuses actives (*Leda pella*). Les "détritiques-feeders" vivant au dépens du film superficiel (*Turritella*, *Aporrhais*, etc.), ne s'installeront, en pionniers d'une autre biocoenose future, qu'après la reconstitution du film alimentaire superficiel du sédiment.

Nous pensions primitivement que ces Fonds Meubles Instables n'existaient qu'entre 35 et un peu plus de 100 m, et étaient donc limités à l'Etage Circalittoral. En fait, un travail récent de H. MASSE (1962 b) a révélé que des éléments caractéristiques de cette biocoenose pouvaient apparaître dans des dragages effectués au sein de la Biocoenose des Sables Terrigènes bien calibrés, et que la Biocoenose des Fonds Meubles Instables pouvait remplacer celle-ci lorsqu'il y a déséquilibre du rythme sédimentaire; le cas particulier observé était celui d'une vaste cuvette de sable très vaseux au milieu d'un herbier de Posidonies, et parsemée de feuilles mortes de cette Phanérogame, cuvette qui est soumise à des processus périodiques d'envasement et de dévasement sous l'influence de fortes houles.

Il apparaît donc logique de considérer que l'installation de la Biocoenose des Fonds Meubles Instables (ou l'ébauche de son installation), peut survenir partout où les conditions d'instabilité sédimentaire se manifestent, et ceci sans considération d'Etage. Cependant, étant donné que cette biocoenose n'a encore été rencontrée, dans l'Etage Infralittoral, que dans des zones d'hypersédimentation fine, donc là où l'eau est, au moins momentanément, turbide, il n'est pas exclu que de telles stations correspondent simplement à des enclaves (luminosité réduite) de l'Etage Circalittoral dans l'Etage Infralittoral : des recherches actuellement en cours s'efforceront d'élucider ce problème.

A cette biocoenose transitoire nous rattachons, en tant qu'aspect, les fonds à fibres rouies de Posidonies, et, provisoirement tout au moins, les fonds à Pénéides du sommet de l'Etage Circalittoral des côtes de Tunisie.

a) L'aspect des fibres rouies de Posidonies.

Dans une précédente note l'un de nous (PERES, 1953) a fait allusion à ces fonds particuliers

où des débris et des fibres nervurales, provenant de la décomposition des feuilles caduques de *Posidonia oceanica*, se trouvent accumulés par des conditions hydrodynamiques spéciales (obstacles placés sur le trajet de certains courants dominants, ou rencontre de courants de sens opposés).

Les fibres rouies ainsi accumulées peuvent subir un début de feutrage, mais leur agrégation est surtout le fait d'organismes qui, fixés à l'état de larves sur de petits agrégats, accroissent eux-mêmes la consolidation lorsqu'ils se développent. L'élément dominant du peuplement, *Microcosmus vulgaris*, est ici représenté par des échantillons petits (5-6 cm en moyenne) mais qui présentent des rhizoïdes tunicaux en bouquets ramifiés pouvant dépasser 10 cm de long, ce qui favorise évidemment l'agrégation des fibres. A cette agrégation participent aussi divers organismes sécréteurs de calcaire, notamment des Polychètes *Serpulidae*. La pullulation des Ascidies qui sont, par excellence des "filter-feeders" est sans aucun doute favorisée par la pullulation bactérienne en rapport avec la décomposition des débris de Posidonies. Divers Pélécy-podes, notamment *Lucina spinifera* et *Leda pella*, sont constants dans ces fonds, et c'est principalement la faune malacologique qui permet de rattacher indubitablement ce peuplement des fibres rouies de Posidonies à la biocoenose des Fonds Meubles Instables. D'ailleurs cet aspect présente la même instabilité que la biocoenose typique et, au moins dans la région de Marseille, une tempête violente suffit à le faire disparaître.

b) L'aspect à *Penaeus kerathurus*,

Sur les côtes orientales de Tunisie, à la partie supérieure de l'Etage Circalittoral, il est fréquent que la bande de sables précoraligènes à Synascidies soit remplacée par des fonds détritiques divers, notamment des fonds où s'accumulent les débris de feuilles mortes de Zostéracées, ou des fonds de sable à très fins débris coquilliers, caractérisés par l'abondance de l'Ascidie simple *Ctenicella appendiculata* var. *korotneffi* et par la présence de l'Ascidie subtropicale *Eudistoma paesslerioides* (connue des côtes occidentales d'Afrique et des côtes atlantiques du Maroc). Dans ces fonds abonde la grande Crevette *Penaeus kerathurus*. Ces îlots détritiques fins paraissent correspondre à des zones où les courants de marée ne se font plus sentir ce qui permet, précisément, l'accumulation des éléments détritiques de toutes sortes, notamment organiques, et aussi de vase et de sable fin.

CHAPITRE VIII

ETAGE CIRCALITTORAL

L'Etage circalittoral se présente sous des aspects extraordinairement divers, lesquels sont largement fonction :

- a) du substrat,
- b) de la quantité de lumière atteignant la surface de fond envisagée.

L'Etage circalittoral est un étage où il y a encore de la végétation comportant des algues mais la végétation peut y manquer, par suite de la qualité du substrat. En ce qui concerne l'amplitude verticale de l'étage, la Méditerranée occidentale, et notamment les côtes de Provence, où les algues ne dépassent guère 80 m, s'oppose nettement à de nombreuses aires du bassin oriental où elles descendent couramment jusqu'à 150 et même 180 m. Il convient de signaler aussi que nous avons laissé dans cet Etage circalittoral trois biocoenoses de substrat solide qui sont pourtant dépourvues d'algues, et que nous aurions dû, en bonne règle éliminer de notre liste pour les faire passer dans l'Etage immédiatement inférieur appartenant au Système Aphytal (cf. p. 101): la Biocoenose des Grottes semi-obscurcs et celles des grottes et boyaux sous obscurité totale, et celle de la Roche du large. En fait il est certain que ces biocoenoses issues d'ailleurs de la fragmentation de notre ancienne Biocoenose "Coralligène", étaient trop intimement liées à cette dernière, du point de vue de l'évolution comme de celui de la topographie pour en être séparées, d'autant plus que leur peuplement s'apparente nettement à la Biocoenose coralligène dans sa conception actuelle.

Nous rappellerons en passant (et nous y reviendrons) que des formations circalittorales et notamment des éléments de biocoenose coralligène peuvent exister même à très faible profondeur, en enclaves dans les peuplements photophiles de l'Etage Infralittoral, partout où l'éclairement qui y règne vient à être localement diminué.

Avant d'étudier les diverses biocoenoses que l'on rencontre dans l'Etage Circalittoral de la Méditerranée, il est bon de passer en revue quelques éléments floristiques ou faunistiques qui participent à plusieurs de ces biocoenoses et qui, s'ils ne sont pas caractéristiques de l'une ou de l'autre peuvent être, au moins, considérés comme des indicateurs de l'Etage circalittoral, et parfois comme des indicateurs de conditions écologiques assez précises.

D'une façon générale, tout d'abord, il faut noter que la faune représente, dans la couverture du substrat, un pourcentage nettement plus important par rapport à la flore que dans l'Etage Infralittoral.

Dans une certaine mesure, il y a substitution de peuplements sessiles animaux aux peuplements végétaux qui couvrent l'Etage Infralittoral. Cependant cela ne veut pas dire qu'il n'y a pas de végétation. Mais celle-ci est représentée :

- soit par des espèces formant sur le substrat une strate élevée et qui contribuent alors à entretenir ou même à accroître la pénombre en sous strate;
- soit par des espèces crustacées, ou tout au moins médiocrement élevées, et qui sont alors pratiquement toujours des Rhodophycées calcaires.

Les facteurs dont dépend la réalisation de tel ou tel type de végétation (ou même l'absence de végétation qui se présente fréquemment sur divers fonds meubles de l'Etage Circalittoral) sont encore imparfaitement connus, mais il nous semble qu'on peut en considérer trois comme essentiels.

L'éclairement. - L'action de l'éclairement sur le "triage" des végétaux paraît dépendre surtout de l'élément quantitatif. La preuve en est que beaucoup d'espèces algales franchement circalittorales et que l'on trouve, dans le bassin occidental par exemple, à partir de 40 m de profondeur en

moyenne, sont susceptibles de remonter à quelques mètres, ou même quelques décimètres de profondeur dans des grottes sous-marines ou sous des surplombs peu éclairés. La faune paraît, d'autre part, être à peu près intégralement dans ce cas. Il semble que, la plupart du temps, la modification de la composition du spectre par absorption des radiations dans le rouge et l'orangé interviennent assez peu. Cependant, certaines espèces algales ne paraissent pas remonter dans les stations superficielles où règne une semi-obscurité (certaines espèces d'Algues du genre *Rodriguezella*, par exemple). Peut-être de telles espèces exigent-elles une composition spectrale déterminée, mais rien ne permet de l'affirmer pour l'instant.

Les variations de l'éclairement à l'échelle saisonnière interviennent aussi comme nous le verrons plus loin.

Les conditions de sédimentation. - Les conditions de sédimentation jouent un rôle important. Certaines des espèces algales sont propres aux substrats durs. D'autres, au contraire, et c'est le cas des Mélobésiées dites "libres", ne peuvent se développer que sur des fonds meubles. Même dans le cas, d'ailleurs, de ces Mélobésiées libres, il semble que, la plupart du temps, le thalle ne se développe que lorsque le germe de l'algue a pu se fixer sur une petite particule solide (débris d'organisme calcaire, grain de sable, etc.).

La vitesse de sédimentation et la composition du sédiment interviennent de façon importante. D'une façon générale les sédiments fins ou colloïdaux (sables fins et vases) sont défavorables à l'établissement d'une flore sciaphile, même formée de Mélobésiées libres. Celles-ci s'installent, dans l'immense majorité des cas, de préférence sur des sables grossiers ou des graviers, c'est-à-dire, dans l'ensemble, sur des fonds dans lesquels l'apport terrigène, et surtout l'apport terrigène fin est minime (1).

D'autre part, les aires de sédimentation rapide, et il s'agit alors presque toujours d'aires où prédominent des apports terrigènes fins ou même colloïdaux, sont défavorables à l'établissement des peuplements d'algues sciaphiles dont les individus se trouveraient rapidement enfouis.

Les mouvements de l'eau. - L'influence de l'hydrodynamisme sur les peuplements sciaphiles est très difficile à analyser. L'hydrodynamisme est évidemment inséparable des conditions de sédimentation examinées ci-dessus, mais il intervient aussi en tant que tel. D'abord pour maintenir une certaine constance des facteurs hydrologiques : les espèces circalittorales sont, dans l'ensemble, relativement sténohalines, et aussi sténothermes (quoique moins strictement). Dans les stations superficielles où vivent les peuplements sciaphiles, règne toujours une certaine agitation qui, prévenant la stratification de l'eau, maintient, malgré les fluctuations météorologiques, une homohalinité et une homothermie relatives, et assure la pureté de l'eau.

En profondeur, le contre-coup, jusqu'à 30-40 m au moins, des mouvements de surface (houles et vagues), et l'existence éventuelle de courants temporaires ou permanents, est susceptible d'éliminer certaines espèces et de permettre, par voie de conséquence, le développement exubérant d'autres espèces par suppression de la concurrence. Nous verrons plus loin, par exemple, que les fonds à *Lithothamnium solutum* et *L. calcareum* sont propres aux aires sur lesquelles règnent des courants suffisamment constants.

Une des caractéristiques essentielles de l'Etage Circalittoral est la possibilité qu'ont certains de ses fonds de présenter des phénomènes de concrétionnement produits par des organismes sécréteurs de calcaire, les uns animaux, les autres (plus nombreux) végétaux.

Ce concrétionnement, qui est surtout important pour la biocoenose que nous appellerons la biocoenose Coralligène, permet à celle-ci de développer un substrat dur à partir d'un substrat meuble convenable, ce qui crée bien entendu des conditions nouvelles non seulement la flore et la faune sessile (développement d'une surface utilisable pour la fixation), mais aussi pour des espèces animales sédentaires ou faiblement vagiles (création d'anfractuosités au sein des masses concrétionnées).

Les facteurs éclairement et agitation des eaux peuvent provoquer chez diverses espèces des morphoses ou des orientations préférentielles (E.F. ABEL, 1959 - J. LABOREL, 1960).

.....
(1) Exception faite pour le Faciès à Squamariacées Calcifiées Libres de la Biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers, dont il sera question p. 89.

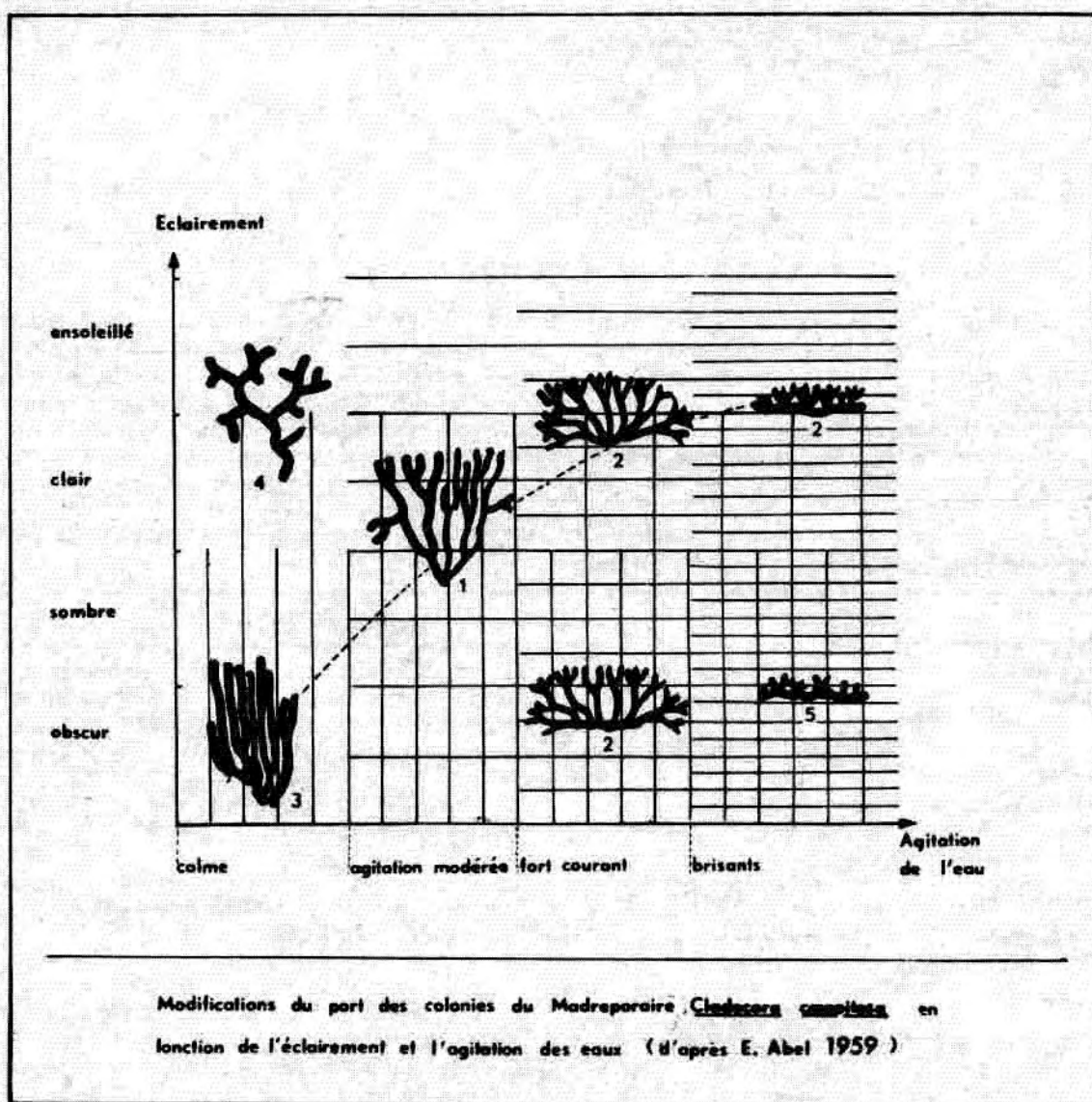


Fig N° 8

Par exemple la figure 7, résume d'après le premier de ces auteurs les morphoses du Madrépore *Cladocora cespitosa* en fonction de ces deux facteurs dans la région de Naples.

J. LABOREL signale d'autres cas. L'Eponge *Petrosia ficiformis* se présente sous les petits surplombs et les "tombants" rocheux subverticaux en masse plus ou moins discoïdales; dans les grottes ou sous les tombants l'espèce prend la forme d'une baguette plus ou moins ramifiée, de faible diamètre et de couleur plus pâle. Chez les Gorgones *Eunicella graminea* et *E. cavolini* les formes à base très développée et rameaux courts existent dans des stations où l'agitation est forte; *Muricea chamaeleon* présente au contraire de véritables formes naines quand l'éclairement n'est pas suffisamment diminué. Le même auteur a noté également que les éventails formés par les colonies de *Eunicella cavolini* sont généralement disposés dans un plan vertical, donc de moindre éclairement; mais dans certains cas l'hydrodynamisme paraît intervenir. Chez les Eponges *Agelas oroides* et *Verongia cavernicola* les oscules sont toujours orientés vers l'entrée de la grotte, etc.

Espèces propres à l'Etage Circalittoral

Dans la liste, ci-après donnée, d'espèces propres à l'Etage circalittoral ne figure aucune des espèces qui sont caractéristiques de l'une des biocoenoses circalittorales que nous étudierons plus loin, mais seulement des espèces qui peuvent :

- soit se rencontrer dans toutes ces biocoenoses, et peuvent être considérées comme indicatrices d'un peuplement sciaphile;
- soit se rencontrer dans plusieurs biocoenoses apparentées c'est-à-dire présentant un caractère commun.

Espèces indicatrices d'un peuplement sciaphile en général

La Mélobésiée *Mesophyllum lichenoides*, le Foraminifère *Miniacina miniacea*, les Spongiaires *Cliona viridis*, *Cliona celata*, les Echinodermes *Echinaster sepositus*, *Psammechinus microtuberculatus*, *Sphaerechinus granularis*, (plutôt dans les biotopes modérément sciaphiles), *Echinocyamus pusillus*, *Ophiopsila aranea*, *Antedon mediterranea*, *Anseropoda membranacea*, les Polychètes *Hermione bystris*, *Harmothoe fraser-thomsoni*, *Eunice vittata*, *Lumbriconereis coccinea*, *Staurocephalus rubrovittatus*, *Salmacina dysteri*, le Gastéropode *Astraea rugosa*, le Crustacé Décapode *Eurynome aspera*, les Ascidies *Cystodytes delle chiaiei*, *Didemnum fulgens*, *Halocynthia papillosa*, *Distomus variolosus*, etc.

Par ailleurs, on peut dresser le tableau suivant d'espèces purement circalittorales auxquelles correspondent des conditions écologiques précises.

Espèces	Conditions particulières
Bryozoaires encroûtants et Eponges encroûtantes en général. Eventuellement Madréporaires.	Substrats durs sur lesquels un éclaircissement très diminué permet la dominance des peuplements animaux sur les peuplements végétaux.
<i>Pteroides griseum</i> (Cnidaire), <i>Ditrupa arietina</i> et <i>Hyalinaecia tubicola</i> (Polychètes), <i>Abra alba</i> (Pélécyopode).	Indicateurs d'un substrat meuble sablo-vaseux.
<i>Mollia patellaria</i> et <i>Chorizopora brongniarti</i> (Bryozoaires), <i>Callochiton laevis</i> (Polyplacophore)	Epibiotés sur des Rhodophycées dotées d'une rigidité suffisante.
<i>Microcosmus vulgaris</i> (Ascidie)	Indique, lorsqu'il est abondant, une teneur élevée en microorganismes, en rapport avec un riche ravitaillement des eaux en matières organiques
<i>Caryophyllia clavus</i> (Madréporaire)	Sédimentation lente sur fond vaseux ou sablo-vaseux.
<i>Cellaria fistulosa</i> (Bryozoaire)	Haute teneur en vase du sédiment.
<i>Nemertesia</i> sp. div. et <i>Lytocarpia myriophyllum</i> (Hydraires)	Forment des prairies consolidant des vases sableuses et portant souvent l'Actinie <i>Gephyra dohrni</i> (non caractéristique).
<i>Protula tubularia</i> (Polychète)	Présence d'un substrat solide au voisinage (ou émergeant) d'un sédiment à dominance vaseuse.
<i>Ctenicella appendiculata</i> (Ascidie)	Tous fonds meubles, sauf graviers à Mélobésiées dominantes, et à l'exception des horizons inférieurs de l'Etage Circalittoral.

Comme nous l'avons fait pour les étages précédents, nous étudierons séparément les biocoenoses des substrats solides et celles des substrats meubles.

I - GENERALITES SUR LES PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS SOLIDES

Il importe de dire dès l'abord que, en ce qui concerne les substrats solides, on peut considérer qu'il existe une "série évolutive climatique", très analogue à la série évolutive de l'Herbier de Posidonies décrite dans l'Etage Infralittoral : c'est la série évolutive dite des "fonds coralligènes". Cette appellation est assez malheureuse car on verra plus loin que le "*Corallium rubrum*", espèce à laquelle cette série devait son nom, appartient en réalité à une Biocoenose autonome. Il nous a paru cependant que cette dénomination était trop classique pour pouvoir être abandonnée sans inconvénient.

Les travaux de J. LABOREL (1960) ont prouvé que, au point de vue biocoenotique les notions qui étaient exposées dans notre précédent Manuel devaient être révisées en ce qui concerne la partie supérieure de l'Etage Circalittoral.

A l'intérieur des peuplements sciaphiles de substrat dur on doit distinguer deux grands groupes de peuplements.

A) Des peuplements à dominance mixte végétale et animale, eux-mêmes divisés en :

a) Peuplements à dominance d'Algues non calcifiées et assimilables à ce que nous appelions précédemment la "Biocoenose Précoralligène"; on les trouve le plus fréquemment le long des parois rocheuses verticales, ou sous de petits surplombs à faible profondeur; la faune y est représentée surtout en sous-strate, et par des espèces sciaphiles très tolérantes au point de vue de l'éclairement.

b) Peuplements à base de Mélobésiées concrétionnantes et à faune riche (Gorgones, grands Bryozoaires, Alcyonaires) et dont nous verrons plus loin la localisation; ils constituent la Biocoenose Coralligène proprement dite (*nomen conservandum*).

B) Des peuplements à dominance animale (et même sans doute sans algues quand ils sont à l'état pur) essentiellement représentés par la Biocoenose des Grottes semi-obscuras, à *Corallium rubrum* et *Parazoanthus axinellae*.

En bonne logique cette dernière biocoenose mériterait seule le qualificatif de "coralligène". En fait, on trouve aussi, accidentellement, *Corallium rubrum* dans des dragages effectués dans les peuplements à base de Mélobésiées concrétionnantes; mais cet Octocoralliaire est alors localisé dans des anfractuosités ou des micro-surplombs des concrétionnements, où il retrouve les conditions d'éclairement plus diminué qui sont exigées par lui, sans doute de l'ordre de 0,01 à 0,1% de l'éclairement de surface d'après les données de E.F. ABEL (1959), tandis que la biocoenose des Mélobésiées concrétionnantes tolérerait un éclairement de 0,1 à 1% de la valeur trouvée en surface.

Les relevés effectués suivant la méthode phytosociologique de l'Ecole Zuricho-montpelliéraine, empruntés à J. LABOREL (1960), et reproduits p. 25 font parfaitement ressortir la séparation des deux grandes biocoenoses ainsi que le faciès individualisé par la première de celles-ci; les localités qui figurent en abrégé sur la première ligne de ce tableau sont toutes de parois, surplombs et grottes de la région de Marseille et les précisions les concernant sont inutiles ici.

Il faut enfin, mentionner une biocoenose propre aux parties totalement obscures des grottes, et qui sera détaillée p. 82, ainsi que la biocoenose de la Roche du Large.

1 - LA BIOCOENOSE CORALLIGENE (C)

La Biocoenose Coralligène présente deux caractères essentiels :

a) elle est liée aux substrats durs (originels ou issus d'un concrétionnement).

b) elle est nettement sciaphile (cf. plus haut) et à dominance végétale. Il faut bien préciser avant tout, qu'il n'y a pas toujours de séparation parfaitement tranchée au point de vue topographique entre la Biocoenose Coralligène et d'autres biocoenoses appartenant à l'ensemble circalittoral :

bon nombre de stations surtout lorsqu'il s'agit de fonds originellement meubles, montrent des îlots coralligènes, c'est-à-dire des îlots de concrétionnement isolés.

Cette biocoenose comprend les éléments caractéristiques suivants : des Rhodophycées calcaires dont *Pseudolithophyllum expansum*, diverses Algues molles (*Cystoseira opuntioïdes*, *Cystoseira spinosa*, *Vidalia volubilis*, *Udotea petiolata*, *Halimeda tuna*, etc.); des Spongiaires; les Cnidaires *Eudendrium armatum*, *Nemertesia tetrasticha*, *Campanularia alta*, *Muricea chamaeleon*, *Eunicella cavolini*, *Alcyonium acaule*, *Alcyonium* (*Parerythropodium*) *coralloïdes*, *Astroides calycularis* (faciès de Méditerranée Sud-occid.); les Polychètes *Serpula vermicularis*, *Eunice siciliensis*, *Eunice schizobranchia*; le Brachiopode *Cistella cuneata*; les Bryozoaires *Adeonella calveti*, *Porella cervicornis*, *P. concinna*, *Hippodiplosia fascialis*, *Myriozoum truncatum*, *Retepora* sp. div., *Schismopora avicularis*; le Crustacé *Lissa chiragra*; les Echinodermes *Hacelia attenuata* (faciès de Médit.-orient.); *Ophidiaster ophidianus* (faciès Médit. Sud-occid.); l'Ascidie *Rhodosoma verecundum* (cette dernière absente du Bassin Nord-occidental); les Pélécytopodes *Chlamys pes-felis*, *Lima squamosa*, etc.

Comme il a été indiqué plus haut, diverses formes de la Biocoenose des grottes semi-obscuras, notamment *Corallium rubrum*, et divers Madréporaires (énumérés ci-après dans la liste des caractéristiques de cette Biocoenose), l'Eponge *Petrosia Ficiformis*, etc. peuvent être rencontrés en enclaves dans des micromilieus d'éclairement diminué au sein de la Biocoenose coralligène.

Cette biocoenose se trouve dans des stations de deux types.

- Le coralligène dit "d'horizon inférieur de la roche littorale" : soit au pied des falaises sous-marines, soit sur des surfaces rocheuses émergeant du sédiment environnant (dans la mesure, bien entendu, où la profondeur est suffisante pour que l'éclairement y soit bien diminué), soit à l'entrée des grottes sous-marines.

- Les fonds coralligènes dits "de plateau", dans lesquels le substrat dur est réalisé par un concrétionnement biologique à partir d'un fond originellement meuble; cette consolidation est surtout le fait des Algues calcaires, et, à un moindre degré, des animaux; nous reviendrons plus loin sur le problème de la consolidation des éléments conduisant à ce coralligène de plateau.

a) Comme nous l'avons indiqué précédemment (p. 79) il existe un aspect "précoralligène" de cette Biocoenose Coralligène, aspect correspondant à un grand développement numérique des Algues sciaphiles non calcifiées et à un net appauvrissement numérique des Invertébrés.

Le terme de "précoralligène" implique que, sur substrat solide "neuf", cet aspect précède, dans la quasi totalité des cas, l'installation du peuplement "coralligène" typique et achevé. Mais l'aspect précoralligène peut exister de façon stable lorsque l'éclairement n'est jamais suffisamment faible. Les espèces dominantes en sont : les Algues *Mesophyllum lichenoides* (1), *Peyssonnelia rubra*, *Peys. squamaria*, *Udotea petiolata*, *Halimeda tuna*, *Sphaerococcus coronopifolius*, *Vidalia volubilis*, *Phyllophora nervosa*; s'y joignent habituellement le Bryzoaire *Scrupocellaria reptans*; le Spongiaire *Chondrilla nucula* (2), la Gorgone *Eunicella cavolinii* (présente surtout sur les pans où elle peut constituer un faciès), etc.

Un type fréquent de strate élevée importante semble correspondre à l'abondance des Algues Phéophycées *Cystoseira opuntioïdes* et *C. spinosa* parfois remplacées par d'autres Phéophycées telles que *Sargassum Hornschuchii*, *Phyllaria reniformis*, *Spatoglossum Solieri*, ou même *Dictyopteris membranacea*.

En dehors des niveaux bathymétriques où il existe normalement, compte tenu de la latitude et de la transparence de l'eau, cet aspect précoralligène se manifeste dans des biotopes très divers :

- pans rocheux superficiels bien ombragés;

(1) Des formations organogènes feuilletées et friables dues à cette Mélobésiée ont été signalées par LABOREL sur les pans rocheux entrant en contact avec les sédiments.

(2) Ce Spongiaire peut même constituer un faciès distinct sur les rhizomes des Posidonies en peuplement dense, et sur le plancher de certaines grottes sous-marines.

Cette biocoenose, purement animale, est dominée par les Spongiaires vivement colorés et les Anthozoaires. Elle présente au moins deux espèces caractéristiques exclusives : *Corallium rubrum*, et l'Eponge *Verongia cavernicola*. Parmi les caractéristiques pour le moins préférentielles LABOREL cite : le Zoanthaire *Parazoanthus axinellae*, les Madréporaires *Leptopsammia pruvoti*, *Caryophyllia smithi*, *Hoplania durothrix* (auxquels on peut ajouter, surtout pour le Bassin oriental, *Madracis pharensis*), les Eponges *Petrosia ficiformis*, *Oscarella lobularis*, *Agelas oroides*, les Bryozoaires *Costazia caminata*, *Adeonella calveti*, *Schismopora avicularis*, l'Ascidie *Pyura vittata*.

J. LABOREL estime que ce peuplement peut se diversifier en quatre faciès et aspects principaux :

a) faciès à *Parazoanthus axinellae*, lorsque l'agitation des eaux est élevée et l'éclairement moins diminué;

b) faciès à *Corallium rubrum* : le plus répandu, il représente l'aspect le plus typique de la biocoenose et recouvre la plus grande partie des surfaces intérieures dans les grottes et les surplombs semi-obscurs;

c) aspect à Madréporaires, localisé dans les cavités ou fissures des plafonds ou des parois. On peut y assimiler le peuplement de certaines cavités, où vient s'y adjoindre le Brachiopode *Crania anomala* ("coralligène de plateau", remplissage des amphores du Grand Conglu, etc.);

d) Les aspects d'appauvrissement. Ceux-ci sont assez nombreux. "Leur composition varie avec la nature du facteur dont la trop grande intensité provoque l'appauvrissement des peuplements. Dans la plupart des cas c'est un hydrodynamisme trop intense, dans une station trop proche de la surface, qui réalise l'apparition de ces aspects; on a alors des peuplements encore assez denses, mais où une grande partie des espèces caractéristiques de la biocoenose a disparu et où les Hydroïdes connaissent un assez grand développement (*Sertularella* et *Eudendrium* en particulier). Un envasement excessif conduit, au contraire, à des peuplements à Spongiaires et plus spécialement à *Axinella* sp. et *Phakellia robusta*" (LABOREL, 1960).

Enfin nous rappellerons que la Biocoenose des grottes semi-obscurées peut se manifester en enclave au sein de la Biocoenose coralligène, dans les micromilieus où l'éclairement est plus diminué qu'il ne convient à cette dernière; les prélèvements faits autrement que sous contrôle visuel en plongée auront donc fréquemment un caractère composite.

3 - BIOCOENOSE DES GROTTES ET BOYAUX A OBSCURITE TOTALE (GO)

J. LABOREL et J. VACELET (1958) ont découvert dans les grottes de la région de Marseille une Biocoenose nouvelle propre aux parties totalement obscures des excavations sous-marines. Le taux de recouvrement de la roche, qui est normalement de 100 % dans les autres Biocoenoses de substrat dur, y descend à 20 - 30 %; simultanément la roche se recouvre d'un enduit minéral noirâtre, en couche très mince, qui paraît renfermer du Fer et du Manganèse. La faune sessile est représentée par des Polychètes *Serpulidae*, quelques Madréporaires dont *Madracis pharensis*, et Spongiaires clairsemés et de petite taille, appartenant aux espèces caractéristiques de la Biocoenose des grottes semi-obscurées, et surtout par la présence d'une Eponge calcaire appartenant au groupe des Pharetronides (en grande partie éteint depuis le Crétacé) : *Petrohiona massiliana*. Ces portions des grottes paraissent abriter une faune vagile de Crustacés assez particulière : le Brachyoure *Herbstia condyliata*, la crevette rouge *Stenopus scaber*, la Mysidacée *Ilemimysis speluncola*.

Primitivement découvert dans les boyaux terminaux de certaines grottes, ce peuplement pouvait passer pour un simple aspect d'appauvrissement de la Biocoenose des Grottes semi-obscurées, mais la découverte récente de vastes salles obscures où prospère une faune riche et originale (Spongiaires, Cnidaires, etc.), actuellement en cours d'étude nous oblige dès maintenant à considérer ce peuplement comme représentant une biocoenose distincte.

4 - BIOCOENOSE DE LA ROCHE DU LARGE (RL)

La prospection sous-marine autonome entreprise à l'aide de la "Soucoupe plongeante" COUSTEAU (cf. LABOREL, PERES, PICARD, VACELET, 1961) a permis l'étude directe d'un peuplement situé au voisinage de la rupture de pente du plateau continental, peuplement dont les dragages ne

pouvaient donner une idée correcte en raison de la topographie accidentée du fond et qui paraît faire partie d'un complexe biocoenotique largement répandu dans le monde (Atlantique, Antarctique, etc.).

Dans le travail préliminaire cité ci-dessus nous avons attribué ce peuplement à l'étage bathyal. Nous le rangeons ici dans l'étage Circalittoral pour deux raisons : - d'une part il passe latéralement à des peuplements de substrat meubles transférables aux Fonds Détritiques du Large; - d'autre part, l'étude assez poussée des récoltes a fait apparaître une nette prédominance des espèces appartenant à l'Etage Circalittoral. Ces espèces sont marquées d'un astérisque (*) dans la liste ci-après.

Au point de vue du substrat, il s'agit de surfaces rocheuses, fréquemment recouvertes d'un film de vase impalpable que traversent diverses espèces pour atteindre le substrat solide nécessaire à leur fixation.

Les végétaux macroscopiques sont, bien entendu, complètement absents.

L'élément dominant du peuplement est représenté par des Eponges. Les espèces les plus frappantes sont *Poecillastra compressa*, *Rhizaxinella pyrifer*, *Phakellia ventilabrum*, *Suberites carnosus* (f. *ramosus* et f. *typicus*); on a observé aussi *Acanthella acuta**, *Axinella polypoides**, *A. verrucosa**, *A. damicornis**, *Ciocalypa penicillus*, *Erylus discophorus*, *Ircinia (Sarcotragus) muscarum*, *I. oros*, d'énormes individus de *Tylodesma inornata*, *Petrosia dura**, et bien d'autres espèces.

Les Cnidaire sont également assez bien représentés avec quelques *Corallium rubrum** et *Paralcyonium elegans*, *Alcyonium acaule** en état de vitalité réduite; on rencontre *Eunicella verrucosa*, tandis que le Madrépore jaune *Dendrophyllia cornigera* et l'Antipathaire *Antipathes fragilis* en sont caractéristiques; l'Hydroïde *Lafoëa dumosa* y est fréquent.

Quelques Bryozoaires sont assez communs : *Hornera* sp. *Retepora**, *Porella cervicornis**, ainsi que des Brachiopodes (*Terebratulina caputserpentis* et *Terebratulula vitrea*). Le reste de la faune comporte quelques Ascidies *Didemnum*, *Styela partita*, l'Echiuride *Bonellia viridis**, *Palinurus elephas* n'y est pas rare; il y a des Polychètes Serpulides; *Munida* sp. est assez commune dans les petites fissures. Les Echinodermes ne sont représentés sur les substrats durs que par *Opbiacantha setosa*, *Echinaster sepositus*, *Cidaris cidaris* (d'ailleurs plus fréquent sur les substrats meubles, et qui paraît être essentiellement un brouteur d'Eponges), *Echinus melo*, *Holothuria forskali** (qui existe aussi sur les passées meubles) et de rares *Antedon mediterranea*.

Certaines de ces espèces peuvent être interprétées comme intruses de l'Etage Bathyal (telles *Cidaris cidaris*) et qui y sont beaucoup plus abondantes; mais on peut constater, d'après la liste qui précède, que les espèces circalittorales sont en majorité, ce qui justifie le rattachement de ce peuplement à l'Etage Circalittoral, malgré l'absence d'Algues.

On remarque aussi que les quatre groupes qui prédominent largement : Eponges, Anthozoaires, Bryozoaires, Brachiopodes, sont des sestonophages, ce qui est en accord avec les règles habituelles de distribution des diverses catégories fondées sur l'éthologie alimentaire (sestonophages, détritophages, etc.); l'étude directe en soucoupe plongeante a d'ailleurs confirmé l'importance relative des courants au niveau de la rupture de pente, et la turbidité assez importante de l'eau.

Le peuplement paraît s'appauvrir très notablement vers 250 m et il semble raisonnable d'admettre que la Biocoenose de substrat dur de l'Etage Bathyal (Biocoenose à "Coraux blancs", cf. p.102) débute normalement vers 300 m.

II - PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES

Les fonds meubles de la marge continentale correspondant à l'Etage Circalittoral sont constitués :

- soit d'apports terrigènes (essentiellement fraction fine des sédiments);
- soit de matériel organogène, formé essentiellement à partir d'organismes benthiques actuels ou quaternaires (fraction grossière des sédiments surtout);
- soit par le mélange de matériaux des deux origines.

Les peuplements circalittoraux de substrat solide avaient été classés d'après leur flore ou en fonction de la présence ou de l'absence de concrétionnement. Un tel classement est impossible dans les biotopes circalittoraux meubles. On est donc obligé d'avoir recours à un classement basé sur la taille des particules (et éventuellement sur leur origine), la flore n'intervenant, lorsqu'elle existe, qu'en second lieu, après la faune.

En ce qui concerne les éléments terrigènes, on sait que, d'une façon générale, la dimension des particules est d'autant plus faible qu'on s'éloigne davantage de la ligne de rivage. Il y a cependant une exception pour les formations sous influence d'estuaires, où il peut y avoir une sédimentation colloïdale, issue du mélange des eaux douces (chargées de matières en suspension) avec les eaux marines. Théoriquement donc, la répartition des apports terrigènes circalittoraux devrait être très simple, les apports les plus grossiers étant dans les horizons supérieurs et les apports fins se trouvant plus au large, et d'autant plus profondément qu'ils sont plus fins.

En fait, ceci est loin d'être toujours réalisé, car il ne faut pas oublier que la marge continentale (dont l'Etage Circalittoral constitue, en somme, la partie inférieure) a été, à l'échelle géologique des temps, soumise à d'importantes variations de largeur en fonction des modifications d'épaisseur de la couche d'eau qui la surmonte. Lorsque cette couche d'eau diminuait, des aires de fond, sur lesquelles il y a actuellement beaucoup d'eau, n'étaient alors couvertes que par une mince épaisseur d'eau. La ligne de rivage étant plus proche, il se déposait donc dans ces aires des sédiments terrigènes relativement grossiers, tandis que les formations organogènes fournissaient également des éléments grossiers; simultanément, les apports fins ou colloïdaux se décantaient plus loin de la ligne de rivage et se trouvaient donc atteindre le fond en dehors de la marge continentale actuelle.

Inversement les sédiments organogènes se sont donc progressivement rapprochés de l'actuelle ligne de rivage à mesure que l'épaisseur de la couche d'eau augmentait.

Dans les régions où les apports terrigènes fins ou colloïdaux sont peu importants, on aura une série détritique formée d'éléments relativement grossiers (sables, graviers), série qui est continue dans le temps et dans l'espace. C'est ce qui se produit, par exemple, à peu près partout sur les côtes de Provence à l'Est de Marseille.

Si au contraire on envisage un secteur côtier sur lequel les apports fins ou colloïdaux actuels ne sont pas négligeables, la décantation de ceux-ci se produit sur l'actuelle marge continentale à une distance de la ligne de rivage, et vient par conséquent recouvrir en tout ou en partie les formations détritiques plus grossières.

1°) Lorsque l'apport fin est très abondant, il occupe toute la partie inférieure de la marge continentale et peut, si la pente du talus est faible, donner des fonds vaseux qui passent progressivement aux vases bathyales.

2°) Lorsque l'apport fin est moins abondant il peut n'occuper que la partie moyenne de la marge continentale, et on a alors des formations de vase en position intermédiaire, flanquées de deux bandes de fonds détritiques plus grossiers (plus ou moins envasés d'ailleurs) et qui constituent essentiellement :

a) Les fonds Détritiques Côtiers et les Fonds Détritiques Envasés du côté des faibles profondeurs (représentant, en somme, du détritique essentiellement actuel).

b) Les Fonds Détritiques du Large, situés sur le rebord extrême du plateau continental mais avant la rupture de pente de celui-ci. Les fonds détritiques du large représentent un détritique ancien formé en grande partie des débris de thanatocoenoses, ainsi que cela a été vérifié sur les côtes de Provence (J.M. PERES et J. PICARD). C'est ce deuxième aspect qui est réalisé, notamment, dans la plus grande partie du Golfe du Lion.

Il faut ajouter que, dans une certaine mesure, le dépôt des particules très fines ou colloïdales peut être entravé, au voisinage du rebord du plateau continental, par les courants qui peuvent y régner. Ces courants, parfois assez vifs (ils ont pu être observés directement avec le Bathyscaphe F.N.R.S. III et avec la Soucoupe plongeante), sont en rapport avec le voisinage de la rupture de pente qui est susceptible d'accélérer les déplacements respectifs de certaines masses d'eau mises en mouvement par divers facteurs extrinsèques, et notamment par les vents.

1. BIOCOENOSE DES FONDS DÉTRITIQUES CÔTIERS (DC)

Immédiatement en dessous de la limite inférieure de l'Etage Infralittoral, l'Etage Circalittoral débute souvent par des formations détritiques actuelles ou récentes dont une partie au moins (et sans doute la plus importante) provient des formations infralittorales ou circalittorales voisines. La nature de ces formations détritiques côtières est d'une extrême variété et dépend évidemment de la nature de la côte voisine et des formations infralittorales proches.

Tantôt ce sont des graviers et des sables issus des roches en place qui dominent, tantôt des débris coquilliers de Mollusques divers, tantôt encore (quand d'importantes formations coralligènes se trouvent au voisinage des débris de Bryozoaires rameux (*Myriozeugum*, *Retepora*, *Porella*, *Hippodiplosia*, *Adeonella*, etc.), tantôt (si des formations étendues d'Algues calcaires existent dans les parages) des débris de Mélobésiées mortes et plus ou moins corrodées.

Il y a, bien entendu, entre ces divers types extrêmes, tous les intermédiaires composites. La fragmentation de ces débris divers à ces profondeurs n'est naturellement pas le fait de facteurs hydrodynamiques, mais résulte de l'action d'organismes attaquant le calcaire (*Cliona*, *Polydora*, Pélécy-podes lithophages, etc.).

Espèces caractéristiques de la biocoenose du Détritique Côtier

Nous mentionnerons parmi les caractéristiques exclusives l'Algue *Cryptonemia tunaeformis*, le Spongiaire *Bubaris vermiculata*, le Cnidaire *Sarcodictyon catenatum*, les Echinodermes *Genocidaris maculata* et *Ophioconis forbesi*, les Mollusques *Lima loscombei*, *Propeamussium incomparabile*, *Chlamys flexuosa*, *Laevicardium oblongum*, *Cardium deshayesi*, *Tellina donacina*, *Eulima polita*, *Drillus maravignae*, le Crustacé *Ebalia tuberosa*, etc. Cette liste profondément modifiée par rapport à celle donnée dans la première édition de ce manuel, résulte des recherches récentes de l'un d'entre nous (J. PICARD).

Dans ces Fonds Détritiques Côtiers, on rencontre souvent sur les petits substrats solides des formes sessiles issues des fonds coralligènes.

La Biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers est susceptible de présenter des faciès très divers, dont plusieurs avaient été initialement considérés comme des biocoenoses indépendantes. Nous énumérerons ci-après les principaux de ces faciès.

a) Faciès des "prâlines".

Le faciès des "prâlines", que nous connaissons depuis plusieurs années, a été étudié récemment en détail par Y. GAUTIER et J. PICARD (1957) à l'Est des Iles d'Hyères. Il paraît assez répandu, puisque les équipes de travail de la Station Marine d'Endoume ont eu l'occasion de le repérer à l'Est de Majorque, au banc de Centuri (W du Cap Corse), et au banc Hécate (Seuil siculo-tunisien). Il semble ne s'établir que sur des bancs isolés ou des plateaux baignés par les eaux du large très pures, et non par des eaux néritiques.

Le faciès des prâlines s'établit sur un sédiment constitué par un fin gravier coquillier, dans lequel la fraction vaseuse est toujours faible. Le sédiment est parsemé de nodules irréguliers, de quelques centimètres de diamètres, à surface bosselée comme les confiseries dénommées "prâlines". Ces nodules sont constitués par les couches successives d'une Mélobésiée, dont la détermination spécifique est encore incertaine. Au centre des nodules on observe quelquefois le corps étranger sur lequel la jeune algue s'était fixée. L'algue étant vivante, simultanément, sur toute la surface du nodule, on est obligé d'admettre que ces "prâlines" doivent rouler sur le fond soit par suite de la poussée de divers animaux, soit sous l'influence des courants de fond.

Le peuplement, étudié en détail par Y. GAUTIER et J. PICARD (1957), au mémoire desquels nous renvoyons, comporte, pour les endobiontes, un certain nombre d'espèces caractéristiques du Détritique Côtier mêlées à un lot d'espèces moins strictes et qui sont communes à la plupart des biotopes meubles circalittoraux; il importe aussi de signaler la présence du Pélécy-pode *Venus casina* qui est connu comme un excellent indicateur des fonds parcourus par de vifs courants.

Les épibiontes sont représentées par quelques espèces animales de caractères circalittoral général, et par de rares espèces propres à la biocoenose du Détritique Côtier. L'élément fondamental

de l'épibiose est évidemment constitué par la *Mélobésiée* mentionnée précédemment. Outre cette Algue calcaire, il faut indiquer la grande Phéophycée *Laminaria Rodriguezii*, qui est fréquente mais non constante dans ces fonds. D'après une observation du C.F. ORTOLAN en tourelle Galeazzi, ces Laminaires sont espacées de 1 à 5 m sur le fond; les frondes sont couchées et disposées toutes suivant la même orientation sous l'influence d'un courant net. Sur ces deux espèces d'Algues, on observe des épibioses du 2ème degré, à base principalement d'Hydroïdes et de Bryozoaires. Ces épibioses du 2ème degré sont surtout des formes dotées d'un caractère sciaphile général et des formes des peuplements précoralligènes, ou de la biocoenose Coralligène proprement dite (d'ailleurs chétives).

En résumé, on peut, avec Y. GAUTIER et J. PICARD (1957), conclure que les fonds de "prâlines" (avec ou sans *Laminaria Rodriguezii*) ne sont qu'un faciès de la biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers, faciès appauvri qualitativement et quantitativement, par rapport à la communauté typique, en raison d'un régime de courants de fond assez vifs et constants. Ce facteur (édaphique) favorise par contre le développement de la *Mélobésiée* sp. et, éventuellement, de *Laminaria Rodriguezii*, espèce indicatrice de faciès et dont la présence entraîne un important peuplement d'épibiose du 2ème degré.

b) Faciès de l'*Halarachnion spatulatum*

Décrits par J.M. PERES et J. PICARD (1956 b) comme constituant une biocoenose indépendante, les fonds à *Halarachnion spatulatum* situés au S-E du Cap Caveaux (W de Marseille) ont été étudiés par S. COSTA (1960) dont les recherches ont permis précisément d'envisager ces fonds comme un simple faciès de la biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers, parsemés d'ailleurs d'indurations portant une biocoenose coralligène appauvrie. Le sédiment est un gravier fin avec coquilles brisées, ou un sable grossier et très peu vaseux.

Les éléments essentiels, au point de vue quantitatif, de ce peuplement sont la Rhodophycée *Halarachnion spatulatum*, et l'Eponge *Haliclona simulans*.

Les recherches de S. COSTA montrent que les *Halarachnion* sont l'élément fondamental du faciès. Les jeunes individus de cette algue se fixent, semble-t-il, sur un petit gravier, un débris coquillier, ou un Foraminifère; en tout cas, le thalle, augmentant rapidement, devient vite libre sur le fond, sur lequel il doit être posé à plat, les ramifications marginales, en forme de spatule, se dressant perpendiculairement au plan d'extension de ce thalle. Cette Algue appartenant au groupe des Gigartinales présente une remarquable multiplication asexuée par isolement et croissance des spatules. Ces thalles d'*Halarachnion* ne sont d'ailleurs pas disposés uniformément sur le fond mais en taches.

Les *Haliclona simulans*, contrairement à ce que nous avons avancé précédemment, ne se fixent pas sur le fond, mais d'abord sur l'algue, en formant un large disque basilaire d'où partiront des branches ramifiées.

Les thalles d'*Halarachnion* portent, en dehors de l'Eponge ci-dessus indiquée, et qui est largement dominante, d'assez nombreux épiphytes : Foraminifères (*Planorbulina mediterraneensis*, *Cibicides lobatulus*), Hydroïdes (*Polyplumaria secundaria*, *Clytia* diverses, *Obelia dichotoma*), Bryozoaires (*Nothella*, *Walkeria uvae*, *Aetea*, *Chorizopora*, *Costazia*, etc.), Ascidiées (*Polysyncraton lacazei*, *Diplosoma galatinosum*, *Polyclinella azemai*, *Perophora listeri*), etc.

L'étude du peuplement du sédiment des fonds à *Halarachnion spatulatum*, a montré à S. COSTA qu'on y trouve pratiquement, à côté de nombreuses formes accompagnatrices, toutes les espèces caractéristiques des Fonds Détritiques Côtiers. Il est donc justifiés de ne considérer les fonds à *Halarachnion* que comme un simple faciès de cette biocoenose.

c) Le faciès à *Ophiura texturata*.

Dans le faciès de l'*Ophiura texturata* (= *O. lacertosa*), la densité de cette Ophiuride peut dépasser 10 individus au m² (Y. GAUTIER). Ce faciès paraît se manifester surtout au voisinage immédiats des fonds occupés par la biocoenose infralittorale des Sables Fins Terrigènes. Il est possible que l'abondance des larves de Pélécypodes issues de cette biocoenose soit à l'origine de la pululation des *Ophiura lacertosa*, qui trouveraient dans ces larves une riche nourriture.

d) Le faciès du Maërl

Par analogie avec ce qui fait se fait en Manche, nous appelons fond de "Maërl" des fonds détritiques sur lesquels se trouvent de denses peuplements de certaines espèces de Mélobésiées libres et ramifiées, constituant ce qu'on peut appeler en Méditerranée (DIEUZEIDE, 1940) la "gravelle grosse", le nom de "gravelle fine" s'appliquant aux fins graviers à *Amphioxus* (cf. p. 71).

Les substrats meubles sur lesquels peut se développer ce peuplement végétal sciaphile paraissent être le plus souvent des sables grossiers, graviers, fonds de coquilles brisées (souvent très abondantes). Dans ces Fonds Détritiques Côtiers particuliers, on voit apparaître ces peuplements de Mélobésiées "libres"; il est possible que les jeunes thalles de celles-ci débutent sur un fragment de gravier fin qui se trouve bientôt recouvert et "noyé" dans la masse du thalle calcaire, ce dernier restant alors indépendant de tout autre substrat.

Ces Mélobésiées libres appartiennent essentiellement à deux espèces : *Lithothamnium calcareum* d'un rose violacé, à branches assez grosses et très ramifiées, et, *Lithothamnium solutum* à branches roses plus grêles; l'une ou l'autre de ces espèces peut l'emporter en densité; il semble cependant que *L. solutum* soit plus abondant sur des fonds parcourus par des courants vifs et reversibles. Lorsque les conditions sont favorables, ces *Lithothamnium* peuvent quantitativement, dépasser très largement l'importance de la fraction détritique.

Par leur thalle ramifié, ces espèces sont impropres à former des concrétionnements. Il ne semble pas, cependant, qu'elles soient mobiles les unes par rapport aux autres, d'autant plus que H. HUVE (1954) a montré qu'une forme particulière de Rhodophycée du genre *Jania* arrive à former une sorte de feutrage qui agrège les thalles des Lithothamniées; cette *Jania* n'existe pas dans les fonds de maërl de la Manche. Ce processus de feutrage, immobilisant les uns par rapport aux autres les thalles de Lithothamniées, permet à ceux-ci, dont les ramifications branchues "hérissent" le fond, de favoriser le dépôt de particules diverses et notamment de débris de Posidonies; il en résulte que le sédiment des maërls méditerranéens est souvent plus riche en matières organiques que celui des maërls de la Manche. D'après R. JACQUOTTE (1962) tout un lot d'autres algues coopère avec *Jania rubens* pour assurer ce feutrage; l'espèce la plus importante est un *Gelidium* (tandis qu'en Manche, le rôle essentiel revient à la Rhodophycée *Cordylophora erecta*).

En Méditerranée occidentale, les fonds de Maërl existent généralement entre 25 et 40 m, plus rarement (quand les eaux sont très transparentes, jusque vers 60 - 65 m, exceptionnellement plus profondément.

La faune du maërl n'est pas très riche. En Méditerranée, où elle a été plus particulièrement étudiée par R. JACQUOTTE (1961 - 62) on constate que les espèces peuvent se répartir en un certain nombre de lots :

a) Un lot d'espèces de caractère circalittoral général, mêlées d'ailleurs d'espèces accidentelles intruses des biotopes voisins.

b) Un lot d'espèces propres aux aires parcourues par de vifs courants : les Pélécytopodes *Lima elliptica*, *Venus casina*, *Psammobia costulata*; les Polychètes *Euthalenessa dendrolepis* et *Glycera lapidum*; l'Echinoderme *Spatangus purpureus*; auxquels il convient peut-être d'ajouter l'Ascidie *Molgula impura* var. *rheophila* (inconnue d'autres biotopes, mais qui est très rare).

c) Un lot d'espèces existant indistinctement dans tous les fonds de graviers, comme le Décapode marcheur *Libinia massena*, l'Oursin *Echinocyamus pusillus*, etc.

d) Un ensemble important d'espèces caractéristiques des Fonds Détritiques Côtiers, telles les Pélécytopodes *Chlamys flexuosa* et *Tellina donacina*.

On avait pensé qu'un Pélécytopode caractérisait ce peuplement du Maërl : *Lima (Radula) loscombei* Sowerby (souvent répertorié à tort sous le nom de *Lima inflata* Chemnitz). Or cet animal se retrouve dans 26 dragages sur 87 intéressant le Détritique Côtier dans les Bouches de Bonifacio, soit dans plus d'un quart. Et, sur ces 87 dragages, 4 seulement présentent une abondance particulière des deux Lithothamniées en question. La *Lima (Radula) loscombei* Sowerby apparaît en réalité comme une caractéristique de la Biocoenose du Détritique Côtier dont elle est presque exclusive (R. JACQUOTTE - 1961).

L'étude des diverses stations méditerranéennes aboutit toujours à des constatations similaires : lorsque les deux *Lithothamnium* prolifèrent d'une façon importante, c'est toujours sur un sédiment dont le peuplement est référent à la biocoenose du Détritique Côtier.

Inversement, il est intéressant de constater que, sur les 87 stations intéressant le Détritique Côtier dans les Bouches de Bonifacio, le *Lithothamnium solutum* Fosløe a été rencontré 29 fois, et le *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug, 20 fois à des degrés d'abondance généralement faibles (sauf pour quatre stations dont le n° 1665, que l'on peut qualifier de "Maërl"). Comme ces deux algues calcaires ne paraissent jamais se rencontrer en dehors d'un sédiment à faune référent au Détritique Côtier, on est alors bien forcé d'admettre qu'en réalité ces deux *Lithothamniées* libres sont elles-mêmes des caractéristiques de ce Détritique Côtier, et pouvant localement, lorsque les facteurs abiotiques s'y prêtent, devenir particulièrement abondantes au point de constituer un faciès.

En d'autres termes, les fonds de Maërl ne sauraient être considérés comme constituant une Biocoenose indépendante, mais seulement un faciès de la Biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers.

En Manche et Atlantique on sait depuis longtemps que le maërl peut "remonter" jusqu'au niveau des BMGVE. En fait les thalles recueillis dans ces stations (il paraît s'agir essentiellement de *L. solutum*) ne sont généralement pas en place, mais transportés par les courants à partir de gisements situés plus profondément; ils ne paraissent guère se maintenir, d'ailleurs, qu'abrités sous les cailloux. Les véritables fonds de maërl de la Manche sont situés à des profondeurs moins grandes qu'en Méditerranée occidentale (de quelques mètres à 17 m environ) et leur peuplement est plus pauvre encore qu'en Méditerranée à l'exception des Décapodes (*Anapagurus hyndmanni*, *Porcellana longicornis*, *Melita gladiosa* abondent dans le maërl de Roscoff). La localisation fréquente du maërl breton au débouché de certains estuaires n'a rien à voir avec un abaissement de la salinité et résulte seulement de l'exigence des lithothamniées en ce qui concerne les courants.

En Méditerranée orientale, nous avons trouvé, en mer Egée et au S de la Crète, des Mélobésiées vivantes jusque vers 180 m. Cette particularité est commandée par l'éclairement, plus grand à profondeur égale, dans ces aires maritimes. Les "gravelles grosses", c'est-à-dire les fonds à *Lithothamnium solutum* et *L. calcareum*, s'étendent couramment alors jusqu'à 70 m et parfois jusque vers 100 m de profondeur. On voit dans ces aires de la Méditerranée orientale, à partir de 60 m environ, s'établir, sur les *Lithothamnium*, un peuplement de l'Algue Chlorophytée *Palmophyllum crassum*, et son abondance permet de dire qu'il y a un aspect oriental à *P. crassum* du "maërl". L'extension vers la profondeur, en Méditerranée orientale, de la biocoenose du maërl ou même de la biocoenose précoraligène a pour résultat de raréfier considérablement les Fonds Détritiques Côtiers typiques. Les espèces les plus communes y sont *Tellina donacina*, *T. balaustina*, *Aporrhais pes-pelicanii*, *Turritella triplicata* et, à un moindre degré, *Stylocidaris affinis*, *Ophiura albida*. La plus grande fréquence des quatre premières espèces vient sans doute de ce qu'elles sont très nettement détritivores et trouvent dans ces gravelles, toujours mêlées d'un peu de vase, des conditions sinon favorables, du moins compatibles avec leur mode de collecte de la nourriture.

e) Les faciès des Synascidies.

Des fonds à Synascidies, d'une extraordinaire richesse en espèces et individus de ce groupe, ont été signalés pour la première fois par E. LE DANOIS (1925), retrouvés par Roger MOLINIER et J. PICARD dans le Golfe de Syrte, et étudiés en 1954 par J.M. PERES et J. PICARD, (1956 b). Des fonds analogues ont été observés aussi, quoiqu'avec un moindre développement, dans le chenal entre Paros et Naxos (J.M. PERES et PICARD, 1958). Dans l'un et l'autre cas, ces formations à Ascidies sont en rapport plus ou moins direct avec des peuplements végétaux denses d'une part, et des courants vifs d'autre part.

Dans le Golfe de Syrte ces sables à Ascidies succèdent en profondeur aux herbiers de Posidonies et aux formations à *Caulerpa prolifera*. Du fait des courants de marée qui règnent dans cette région, les eaux qui ont transité sur des formations à végétation dense sont entraînées dans un mouvement de va-et-vient qui les fait passer sur les sables à Synascidies, sables que leur peuplement végétal algal (*Udotea petiolata*, *Halimeda tuna*, *Peyssonnelia* diverses, quelques Mélobésiées), et animal permet de considérer comme correspondant à l'aspect précoraligène de la Biocoenose Coralligène.

Les Ascidies étant, par excellence, des "filter-feeders", ce courant d'eau issue des peuplements végétaux riches en matières organiques (et aussi en Bactéries vivant aux dépens de ces matières

organiques) fait que ces animaux trouvent là des conditions particulièrement favorables. L'un de nous y a relevé plus de 25 espèces d'Ascidies, ce qui représente sans doute la plus riche faune ascidiologique connue au monde. Ce peuplement d'Ascidies est lui-même très spécial. Il est numériquement à dominance de Polycitoridés (famille de mers chaudes), et renferme même des espèces nettement subtropicales dont certaines n'avaient pas encore été signalées dans la Méditerranée, telles *Eudistoma poesslerioides* et *Metrocarpa nigrum* (connues des côtes occidentales d'Afrique et des côtes atlantiques du Maroc), *Eudistoma planum* (décrit du Sénégal), *Amaroucium profundum* (de la région indomalaise), etc., accompagnées d'espèces également d'affinités subtropicales, mais déjà connues de la Méditerranée occidentale où elles sont cependant rares (*Paradistoma cristallinum*, etc.).

Dans le chenal entre Paros et Naxos, le seuil qui monte à 31 m présente, jusque vers 85 m, sur chaque pente, des peuplements algaux denses. Ceux-ci sont parcourus, de façon assez continue sans doute, par un courant de direction N-S, et de ce fait, sur la pente S (parcourue par des eaux qui ont déjà baigné les peuplements algaux sur une longue distance) on trouve des peuplements d'Ascidies assez analogues (quoique moins riches et moins variés) à ceux que nous avons observés au large de Gabès.

f) Faciès du *Lithothamnium fruticulosum*.

Lithothamnium fruticulosum est une Mélobésiée qui forme des boules mamelonnées libres sur le fond. Le faciès qu'elle caractérise paraît se réaliser surtout dans des zones où règnent sinon des courants plus ou moins importants, tout au moins une certaine agitation de l'eau. L'oursin irrégulier *Spatangus purpureus* y est assez fréquent.

g) Faciès du *Lithothamnium valens*.

En Corse et aux Baléares, les équipes de travail de la Station Marine d'Endoume ont reconnu, sur des fonds meubles, un faciès caractérisé par les thalles libres et branchus de *Lithothamnium valens* (1). Dans ce faciès a été recueilli le Pélécyrode *Chlamys commutata*.

h) Le Faciès du *Vidalia volubilis*.

En beaucoup de points de la Méditerranée Orientale, où l'éclairement est, à profondeur égale, plus important que dans le bassin occidental, les substrats meubles présentent un faciès caractérisé par l'abondance de l'Algue Rhodophycée *Vidalia volubilis*, généralement associée à une autre Rhodophycée, *Rythiplaca tinctoria*. Ce faciès existe aussi en certains points de l'archipel des Îles d'Hyères, mais il y est moins exubérant.

i) Le Faciès à Squamariacées libres.

En divers points de la région de Marseille, aux îles d'Hyères, dans la région de Naples, etc., ont été décrits des fonds où le sédiment est formé d'une vase extraordinairement fluide et mobile, à la surface de laquelle les thalles calcaires de ces Algues Squamariacées sont disposées sur une seule couche. Ces thalles, en lames calcifiées carmin foncé, très contournées, libres de toute attache et pratiquement jointifs, appartiennent presque uniquement à l'espèce *Peyssonnelia polymorpha*, avec quelques rares spécimens de *P. barveyana*. H. HUVE a montré (1954) que les spécimens de *P. polymorpha* de ces fonds s'y multiplient sexuellement. Ces thalles calcifiés sont différents de ceux qu'on peut observer fixés sur divers substrats rocheux et qui sont en lame aplatie. Les exemplaires "libres" de ces fonds ont, au contraire, un aspect globuleux, dû à un enroulement sur eux-mêmes, et sont pourvus d'expansions foliacées secondairement acquises au cours de la croissance, et qui se répartissent en un certain nombre de groupes appartenant à des plans différents de l'espace. H. HUVE pense que chaque plan doit correspondre à une position du thalle à une période donnée, et elle suppose que l'algue effectue, à la surface de la vase, des basculements successifs, à intervalles variés.

Ces basculements seraient dus essentiellement à des déplacements du centre de gravité des thalles du fait de la croissance limitée, pendant une période donnée, aux parties supérieures du thalle (seules placées dans des conditions d'éclairement propres à assurer une activité photosynthétique normale), et aussi aux poussées mutuelles des portions des thalles qui tendent à s'étaler sur le support vaseux. Il semble aussi que les basculements puissent être favorisés par les mouvements d'entrée et

(1) *Lithothamnium valens* avait été précédemment considéré avec doute, comme responsable de la formation des "prâlines" mentionnées plus haut; cette opinion doit être abandonnée, le véritable *L. valens* est l'Algue ici indiquée (H. HUVE).

de sortie de l'Ophiuride *Ophiopsila aranea*, qui reste cachée dans les anfractuosités des thalles le jour, et sort au contraire la nuit. Cette hypothèse du basculement périodique des thalles explique à la fois leur forme générale globuleuse et le fait que les portions en contact avec la vase soient pourtant vivantes et fertiles. La flore algologique annexe est pauvre en espèces et en individus, et celles-ci sont représentées essentiellement par des exemplaires juvéniles. Comme le fait remarquer H. HUVE, le mouvement de bascule des thalles décrit plus haut est sans doute le facteur principal s'opposant à l'établissement et au développement d'une flore algale importante.

D'après C. CARPINE (1958), la faune pourrait être répartie en un certain nombre de compartiments.

- Une faune vagile du sédiment.

- Un peuplement sessile ou sédentaire localisé sur la partie vivante (extérieure et supérieure) des thalles et comportant des formes épiphytes des Rhodophycées calcaires en général : les Bryozoaires *Chorizopora brongniarti* et *Mollia patellaria*, et le Chiton *Callochiton laevis*, accompagnées d'un petit Isopode du g. *Porcellidium*; ces deux dernières espèces sont remarquablement homochromes de leur substrat.

- Un peuplement sessile lucifuge vivant sous le rebord ou dans les anfractuosités des thalles, avec des Hydroïdes divers, des Bryozoaires (notamment des *Crisia*), des Eponges (par exemple des *Leucandra*), etc.

- Un peuplement propre à une sorte de magma formé d'un mélange de débris de l'algue et de vase, magma qui remplit l'intérieur des profondes anfractuosités des thalles des *Peyssonnelia*, avec les Echinodermes *Cucumaria kirschbergi* et *Ophiopsila aranea*, et d'assez nombreux Mollusques : *Myella bidentata*, *Kellya suborbicularis* et l'Opisthobranch *Tylodina citrina*.

R. JACQUOTTE (1963) a repris la question et montré que la surimposition des thalles de *Peyssonnelia polymorpha* intéressait des sédiments dont la faune était identique à celle d'autres biotopes dépourvus de cette algue. D'autre part, les aires couvertes par ces thalles sont sujettes à des variations de superficie et de localisation dans le temps et dans l'espace, variations pouvant aller jusqu'à la disparition.

Des mesures de courant effectuées au voisinage du fond avec un appareil assez imparfait (courantomètre Eckman) sont en faveur de courants tourbillonnaires, et la présence dans ces fonds d'espèces rhéophiles (*Lima elliptica*, *Venus canina*, *Spatangus purpureus*) confirme ces résultats.

L'étude critique du peuplement faite par R. JACQUOTTE amène aux résultats suivants en ce qui concerne les espèces réputées caractéristiques : *Kellya suborbicularis* et *Cucumaria kirschbergi* se retrouvent partout où existe la Biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers; *Cymodoce rubropunctata* existe dans le faciès du Maërl du Détritique Côtier, ainsi que *Echinocardium mortenseni* (présent également dans certains "Sables à Amphioxus"). Les Bryozoaires *Mollia patellaria* et *Chorizopora brongniarti*, ainsi que le Polyplacophore *Callochiton laevis*, n'ont pas de signification biocoenotique précise, car ils accompagnent habituellement, dans l'étage circalittoral, toute Rhodophycée ayant une rigidité suffisante et donc principalement les Mélobésiées et Squamariacées.

De plus le peuplement des sédiments des fonds à *Peyssonnelia polymorpha* montre un ensemble faunistique comprenant presque toutes les espèces caractéristiques de la Biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers et doit donc être considéré comme un simple faciès de celle-ci.

Ce faciès apparaît, comme l'a montré J. PICARD (1961), devant les grandes baies, et sa localisation correspondait à "des zones subissant alternativement des périodes de remaniement tourbillonnaire lors des fortes mers et des phases de décantation lors des périodes de calme"

2 - BIOCOENOSE DES FONDS DETRITIQUES ENVASES (DE)

L'application rigoureuse de la méthode d'étude des substrats meubles a permis à l'un de nous (J. PICARD) de mettre en évidence cette nouvelle biocoenose, précédemment confondue avec celle des Fonds Détritiques Côtiers et dont la description détaillée sera donnée dans un travail actuellement encore en cours d'élaboration.

Contrairement à la Biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers, la Biocoenose des Fonds Détritiques Envasés renferme essentiellement des espèces de coloration terne vivant en relation avec un sédiment qui est : soit un sable très vaseux, soit une vase sableuse. En fait, le renouvellement des masses d'eau est donc relativement peu actif au niveau de cette Biocoenose, qui se rencontre d'ailleurs dans les baies, plus profondément que la biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers. Cette nouvelle biocoenose peut également s'interposer, au voisinage des grands estuaires (Rhône par exemple), entre la Biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers et la Biocoenose des Vases Terrigènes côtières.

Les caractéristiques exclusives de cette biocoenose sont l'Actinie *Eloactis mazeli*, le Pélécy-pode *Tellina serrata*, la Polychète *Leiocapitella dollfusi* et l'Isopode *Cirolana neglecta*. Le stock des espèces caractérisant la biocoenose précédente disparaît totalement ici, alors même que le nombre des espèces vasicoles accompagnatrices est important.

Une des modalités fréquentes des Fonds Détritiques Envasés est représentée par le faciès de l'*Ophiobrix quinquemaculata*, caractérisé par l'abondance extraordinaire de cette Ophiure qui constitue couramment 90% de l'ensemble du peuplement. Ce faciès est réalisé surtout là où le sédiment comporte une fraction fine importante et lorsqu'il y a, au voisinage du sédiment, des mouvements des eaux suffisants pour assurer la mise (ou le maintien) en suspension des particules vivantes ou mortes dont se nourrissent les *Ophiobrix*. Les photographies sous-marines (Campagne "CALYPSO" de la Station Marine d'Endoume en 1954 et 1956) montrent en effet que les Ophiures vivent sur le fond avec deux ou trois de leurs bras dressés pour la capture des particules en suspension dans les 10-12 cm d'eau surmontant immédiatement le fond. Les *Ophiobrix* existent sur le sédiment lui-même mais leur densité est plus importante sur les corps solides (grosses coquilles mortes, débris morts de concrétionnement, etc.).

3 - BIOCOENOSE DES VASES TERRIGENES COTIERES (VTC)

Au cours de nos publications de ces dernières années, nous avons suivi, en ce qui concerne les fonds de vase circalittorale, la tendance amorcée par WIRSUBSKI (1953) et par Y. GAUTIER (1957), tendance qui distinguait dans ces fonds, deux biocoenoses, l'une des vases gluantes dont le peuplement comportait une participation de formes sessiles (fixées sur des fragments solides - coquilles, graviers, escarilles-épars à la surface de la vase), l'autre des vases molles, à sédimentation rapide, ne comprenant que des formes appartenant à l'endofaune ou à l'épifaune des substrats meubles.

Nos recherches récentes, conduites tant en Méditerranée qu'au large des côtes portugaises, nous ont convaincu qu'il y avait, entre ces deux types de formation, un fond biocoenotique commun d'une part, et, d'autre part, que la nature de l'engin employé (drague ou chalut) pouvait, lorsque les peuplements sont peu denses, conduire à des erreurs d'appréciation sur leur caractère réel. La biocoenose des Vases Terrigènes Côtiers en général, limitée aux formes caractéristiques, comprend quatre compartiments éthologiques.

a) "Endobiontes" : très nombreuses Polychètes dont *Sternaspis scutata*; le Pélécy-pode *Cardium paucicostatum*; le Gastéropode *Turritella tricarinata*; les Holothuries *Oerstergeria digitata*, *Trachythyone elongata* et *Trachythyone tergestina*; le Crustacé *Pontocaris cataphracta*.

b) "Pivotantes" : les Cnidaire *Virgularia mirabilis*, *Veretillum cynomorium* et *Pennatula phosphorea*.

c) "Epibiontes du sédiment" : la Polychète *Aphrodite aculeata*, le Crustacé Décapode *Dorippe lanata*; l'Holothurie *Stichopus regalis*

d) "Sessiles" : le Cnidaire *Alcyonium palmatum*, le Pélécy-pode *Pteria birundo*, l'Ascidie *Diazona violacea*.

La liste ci-dessus est volontairement limitée à des espèces qui nous ont paru être caractéristiques. Elles sont, bien entendu, accompagnées de bons nombre d'autres, et notamment des espèces communes à l'ensemble des biocoenoses circalittorales (cf. p. 78). Mais on y trouve aussi, et souvent en abondance, des formes qui sont répandues dans tous les substrats meubles à grain très fin, par exemple la Polychète *Maldane glebifex*, les Crustacés Décapodes *Alpheus glaber*, *Solenocera membranacea* et *Goneplax angulata*, les Echinodermes *Amphipura chiajei* et *Brissopsis lyrifera*, etc., espèces qu'on pourra trouver dans les vases de l'Etage Bathyal.

En ce qui concerne l'épifaune sessile, on observe souvent aussi diverses espèces d'Ascidies, dont l'abondance et la présence simultanée ne sont réalisées que dans certains fonds vaseux circalittoraux, quoiqu'aucune d'elle prise en particulier ne soit caractéristique de ceux-ci : *Ascidia mentula*, *Phallusia mamillata*, *Styela partita*, *Polycarpa pomaria*, sont les plus fréquentes et forment parfois de gros amas.

Cette biocoenose des Vases Terrigènes Côtiers circalittoraux présente quatre faciès, qui peuvent être groupés deux à deux.

- Les faciès de vases molles

Les vases molles, non gluantes, sont des vases déposées dans des aires de fond soumises à des apports fluviaux directs. Ce sont des vases à sédimentation rapide, de sorte que les supports solides qu'elles peuvent présenter sont rapidement enfouis. Il en résulte que leur peuplement est pratiquement dépourvu des formes sessiles (simplement par manque de supports).

Ces faciès sont au nombre de deux :

a) Le faciès de la *Turritella tricarinata* f. *communis*. Le peuplement est représenté essentiellement par des Mollusques, et, parmi ceux-ci, cette *Turritella* représente couramment 95% de l'ensemble du peuplement.

b) Le faciès du *Oerstergrenia digitata*. L'Holothuride *Oerstergrenia digitata* prospère particulièrement au voisinage immédiat des estuaires, comme l'a montré Y. GAUTIER (1957), sur des fonds de vase très fluide et, semble-t-il, très réductrice.

On pourrait être tenté de faire figurer ici un troisième faciès à *Owenia fusiformis*. L'abondance locale de cette Polychète a été signalée en effet par VATOVA (1949) en Adriatique, au large du Lido de Venise, et plus récemment par Y. GAUTIER (1957) dans le delta du Rhône. En fait, l'analyse serrée des communautés faite par VATOVA permet de s'apercevoir que cette Polychète, très euryhaline et sans doute "nitrophile", peut exister aussi bien dans la biocoenose des Sables Fins Terrigènes (qui est infralittorale) que dans la biocoenose typique des Fonds Détritiques Côtiers (Sch + ch. de VATOVA) relevant de l'Etage Circalittoral. Il s'agit là d'un cas de simple surimposition à des biocoenoses diverses d'une espèce dépourvue de signification biocoenotique précise.

- Les faciès de vases gluantes

La vase gluante est la vase qui est plus communément appelée "vase côtière" et qui est généralement de couleur grise plus ou moins foncée. C'est, comme la vase molle, une vase provenant d'apports terrigènes, mais dont les particules restent en suspension plus longtemps et par conséquent se déposent, plus loin du rivage, en quantité moindre que les sédiments constituant les vases molles, et beaucoup plus lentement que ceux-ci.

Les faciès de vases gluantes sont également au nombre de deux.

c) Le faciès des formes pivotantes

Lorsque la sédimentation, sans être aussi rapide que dans les vases molles, l'est encore suffisamment pour que les substrats durs (coquilles vides, escarbilles, etc.), qui pourraient exister à sa surface, soient rapidement recouverts, on a un faciès caractérisé par l'exubérance des formes "pivotantes" (c'est-à-dire enracinées dans le substrat) : *Virgularia mirabilis* et *Pennatula phosphorea*, souvent accompagnées de *Veretillum cynomorium*.

d) Le faciès des formes sessiles.

Ce dernier faciès est réalisé lorsque la lenteur de la sédimentation laisse aux formes sessiles le temps de s'installer sur les substrats solides épars sur la vase. Ce faciès est caractérisé par la dominance de *Alcyonium palmatum*, *Pteria hirundo*, et des Ascidies (dont *Diazona violacea*) et par l'abondance de la grosse Holothurie *Stichopus regalis*. Il semble en effet que celle-ci soit plus à son aise sur les vases plus consistantes (souvent un peu sableuses) à sédimentation lente, que sur les vases molles.

Répartition respective des faciès de vases molles et des faciès de vases gluantes

Il ne faut pas croire, lorsqu'existent dans une même aire maritime les deux groupes de faciès des vases terrigènes côtiers (vases molles et vases gluantes), que l'on rencontre toujours les vases molles plus près de la côte et les vases gluantes plus au large.

Ce cas, logique et classique, est celui réalisé au large du delta du Rhône, où la direction des apports du fleuve, avant déviation par le courant de la Méditerranée, est normale au sens d'allongement du littoral.

Au large des côtes d'Israël, on rencontre la succession inverse. La vase gluante étant plus près du rivage que la vase molle. Ceci est aisément explicable. La direction des apports du Nil est, en effet, alors parallèle au sens d'allongement du littoral d'Israël; le delta étant nettement à l'W de celui-ci, les apports immédiats se trouvent plus à l'W, donc au large, et les apports différés (vase gluante) plus à l'Est, c'est-à-dire plus près de la ligne de rivage.

En Adriatique, également, la répartition des vases à Turritelles et des vases à Alcyonaires est conforme à ces principes.

3 - LA BIOCOENOSE DES FONDS DETRITIQUES DU LARGE (DL)

Les Fonds Détritiques du Large constituent l'horizon le plus profond de l'Etage Circalittoral, celui où s'observent les dernières Rhodophycées dont MARION (1883 b. p. 43) a donné une liste.

Ces Fonds Détritiques du Large (désignés souvent par le terme de sables et graviers du large) ont été reconnus par MARION et par PRUVOT, mais ces deux auteurs, s'ils ont le mérite d'en avoir signalé l'existence, ne paraissent pas avoir pressenti leur intérêt au point de vue de l'histoire récente des variations de niveau de la Méditerranée occidentale. D'autre part, ils en donnent, l'un et l'autre (MARION principalement), des listes faunistiques très abondantes.

A ces listes on peut faire deux reproches, l'un commun à MARION et à PRUVOT est que l'abondance même de ces listes en diminue l'intérêt, car les éléments caractéristiques (s'il y en a) sont noyés au milieu d'espèces issues de biotopes voisins ou ubiquistes. L'autre s'adresse essentiellement au travail de MARION : cet auteur donne en effet, des listes faunistiques considérables, notamment en ce qui concerne les Mollusques. D'après nos propres récoltes il est évident que MARION a compris dans ces listes, et considéré comme vivant actuellement dans ces graviers du large, toutes les espèces dont il a trouvé des coquilles dans un état de fraîcheur qu'il a jugé satisfaisant. De plus, alors que PRUVOT paraît avoir pressenti la distinction que nous faisons entre le Détritique Côtier (qu'il appelle sable grossier 1894 - p. 545) et le Détritique du Large ("sable du large" - 1894 - p. 651), MARION englobe dans ces "graviers du large" tous les fonds détritiques compris entre les fonds "coralligènes" et le rebord supérieur du talus continental.

Or, nous pensons que le matériel détritique qui forme ces graviers du large n'est précisément pas un matériel détritique actuel. Les éléments constitutifs en sont, en effet, de deux sortes :

- d'une part de très petits galets de la taille d'un gros pois en moyenne et dont les formes comme la nature attestent qu'il s'agit de galets d'apport fluvial (J.J. BLANC).

- d'autre part de nombreux débris coquilliers, dont l'examen détaillé montre qu'ils ne peuvent être considérés comme formés à partir des espèces vivant actuellement dans ces fonds.

En bref, tant par leur partie inorganique que par leur fraction organique. Ces fonds détritiques du large doivent être considérés essentiellement comme de fonds détritiques fossiles, dont l'origine doit être recherchée dans des conditions d'apports terrigènes et de peuplement différentes des conditions qui y règnent actuellement.

La carte de l'ensemble du Golfe du Lion, dressée en 1895 par PRUVOT, donne une idée très exacte de la répartition de ces fonds dans la région située à l'ouest du méridien 5° W, région où le problème était simple parce qu'il n'y avait que très peu de Fonds Détritiques Côtiers d'une part, et qui, d'autre part, a été étudiée personnellement par PRUVOT. En revanche, la portion figurée à l'Est du Méridien 5° W ne peut être retenue, d'une part parce qu'elle ne correspond qu'imparfaitement aux délimi-

tations de MARION sur les travaux de qui elle est basée, et d'autre part en raison du fait que, comme nous l'avons vu, MARION n'a pas distingué ce qui était véritablement Détritique du Large, des fonds que nous avons décrits plus haut comme référables au Détritique Côtier. D'après les listes de faune données par PRUVOT et MARION et d'après nos propres stations (Croisières 1949 du "Président Théodore Tissier" et Campagnes du "GYF" de la Station Marine d'Endoume), nous avons modifié cette carte dans sa partie à l'Est de l'embouchure du Rhône.

Au point de vue bathymétrique, les graviers du large montrent une limite inférieure nette, qui correspond à la partie supérieure de la rupture de pente du talus continental, soit le plus souvent 120 à 130 m environ. En revanche, leur limite supérieure est extrêmement variable suivant les cas, quoique ces formations ne paraissent guère remonter au dessus de 80 m.

Les graviers et sables du large paraissent contemporains de la dernière grande régression du niveau de la Méditerranée, dont l'amplitude est d'ailleurs, très discutée. Si l'on étudie dans le détail le matériel récolté dans un coup de drague donné dans les zones les moins profondes de ces Fonds Détritiques du Large, on y peut reconnaître quatre fractions, d'inégale importance d'ailleurs.

1°) Des petits galets fluviatiles, de quartz et de variolite notamment, dans le Golfe de Marseille, galets qui sont d'origine durancienne d'après J.J. BLANC, tandis qu'au large de Cassis, il paraît s'agir des galets hercyniens. Tous ces galets ne peuvent avoir été déposés que dans les fonds très restreints (quelques mètres au maximum).

2°) De nombreux restes d'une faune à tendance coralligène où l'on reconnaît, parmi de nombreux débris inidentifiables, des restes des Bryozoaires *Hippodiplosia fascialis* et *Porella cervicornis*, d'assez nombreux débris de *Lithothamnium calcareum* et diverses Mélobésiées indéterminées sur des galers, sur des coquilles, ou sur des débris de *Biflabellum anthophyllum*. Parmi les rares fragments de coquilles identifiables, on note *Cerithium vulgatum*, *Lucina borealis*, *Pecten jacobaeus* (rongé par les Clones), *Lima loscombei*. Cette faune paraît avoir vécu vers 40-45 m de profondeur et représente donc un net retour de la mer.

Ces espèces, nettement circalittorales, devaient vivre sur un fond détritique grossier concrétionné dont toute trace a disparu à l'heure actuelle (peut-être en raison du travail des organismes endolithes divers) et sur des fonds de maërl.

3°) Des restes, beaucoup plus abondants et en bien meilleur état, quoique subfossiles, d'une faune telle qu'on en rencontre actuellement dans des sédiments détritiques fins vers 70-80 m de profondeur et dont les éléments dominants sont *Cardita aculeata*, *Pitaria rudis*, *Venus ovata*.

On y rencontre aussi, en nombre moins important, *Aporrhais pes-pellicani*, *Turritella triplicata*, *Arca diluvii*, *Arca lactea*, *Venus casina*, *V. brongnarti*, *Astarte fusca*, *Tellina balaustina*, *Isocardia cor*, *Corbula gibba*, *Chlamys multistriata* et le petit Polypier *Caryophyllia clavus*. Cette faune, actuellement plus profonde que la précédente, marque une continuation de la progression de la mer et correspond assez bien à la Biocoenose du Détritique Côtier.

4°) Le dernier lot enfin, nettement minoritaire par rapport aux précédents, est formé de coquilles mortes correspondant à la faune actuelle. *Caryophyllia clavus* est toujours assez abondant mais, au point de vue coquillier, l'élément dominant est formé par *Chlamys clavata* et *Chlamys varia*. On remarque aussi *Dentalium panormum*, etc.

D'après ce qui précède on voit que, dans ce cas comme dans beaucoup d'autres d'ailleurs, il faut n'accepter qu'avec circonspection les listes faunistiques fournies par les anciens auteurs, mais qu'une étude soignée des restes coquilliers permet, en se basant sur leur plus ou moins grand degré d'altération, d'avoir une idée assez vraisemblable de la succession des biocoenoses en une même station, en fonction des variations du niveau de la mer.

La Biocoenose des Fonds Détritiques du Large comprend les espèces caractéristiques exclusives suivantes : le Scaphopode *Dentalium panormum*; les Pélécyropodes *Chlamys clavata* et *Pinna perula*, les Echinodermes *Leptometra phalangium*, *Ophiura carnea* et *Thyone gadeana*, l'Amphipode *Haploids delavallei*.

Bien entendu ces espèces caractéristiques sont mêlées à bon nombre de formes communes à tout l'Etage Circalittoral, et aussi à quelques espèces des Fonds Détritiques Côtiers, surtout lorsque

ceux-ci sont en continuité topographique avec les fonds détritiques du large. *Holothuria forskali* n'y est pas rare, quoiqu'elle ne soit pas caractéristique. Le petit Téléostéen *Gobius quadrimaculatus* est très commun et paraît pouvoir être considéré comme une caractéristique préférentielle.

Les espèces caractéristiques sont, dans l'ouest du Golfe du Lion, cantonnées en dessous de 130 m de profondeur et paraissent arrêtées, vers les profondeurs plus faibles, par la nature trop finement divisée du sédiment, tandis qu'à l'est de Cassis elles remontent beaucoup plus haut, jusqu'à la limite du Détritique Côtier actuel, ce qui prouve que, dans ce cas, il ne faut pas surestimer les exigences bathymétriques.

PRUVOT (1895) ajoute à cette liste le Céphalopode *Rossia macrosoma* et l'Alcyonaire *Kophobelemnion leuckarti*, ce qui ne nous paraît pas justifié. Nous reviendrons ultérieurement sur la signification de ces deux formes.

On observe aussi parfois, mêlées aux espèces caractéristiques de la biocoenose du Détritique du Large :

- d'une part, des espèces indicatrices de courants au voisinage du fond, comme *Venus casina* et *Spatangus purpureus*. Ceci n'a rien d'étonnant, puisque la rupture de pente de la marge continentale est précisément une zone d'accélération des mouvements d'eau. D'ailleurs, la présence, souvent en peuplements denses, du Crinoïde *Leptometra phalangium* dans cette biocoenose est également conditionnée par ces courants, ainsi que nous l'avons déjà indiqué à la suite de notre étude directe de ce peuplement faite à partir du bathyscaphe F.N.R.S. III (1955 a).

- d'autre part, des espèces provenant des peuplements immédiatement inférieurs : peuplements à grands Brachiopodes de l'Etage Bathyllittoral et biocoenose des Vases profondes de l'Etage Epibathyal.

- enfin, des formes ayant des exigences écologiques diverses, telle par exemple l'Ophiure *Ophiacantha setosa* que nous considérons autrefois comme propre aux Fonds Détritiques du Large, et qui vit, en fait, sur tous les substrats durs (roches, scories, coquilles isolées, grandes Eponges de la partie inférieure de l'Etage Circalittoral.

Les faciès de la Biocoenose du Détritique du Large

La biocoenose des Fonds Détritiques du Large est beaucoup moins susceptible que celle des Fonds Détritiques Côtiers de se diversifier en faciès.

On peut signaler cependant :

- a) Le faciès des prairies de grands Hydroïdes. Ce faciès se manifeste lorsque le sédiment présente une fraction vaseuse non négligeable. Il est alors littéralement consolidé par les puissants réseaux de rhizoïdes de *Lytocarpia myriophyllum* et des *Nemertesia antennina*. Sur ces grands Hydroïdes se trouve toute une épifaune comportant, notamment, d'autres Hydroïdes (*Lafoea*), l'Actinie *Gephyra dohrni*, *Capulus hungaricus* (Gastéropode), des Néoméniens, des *Scalpellum*, etc. Ces espèces ne sont d'ailleurs que des accompagnatrices.

- b) Le faciès du *Neolampas rostellata*. Ce faciès a été mis en évidence par Y. GAUTIER et J. PICARD (1957) et paraît propre aux fins graviers (de préférence coquilliers) peu envasés des Fonds Détritiques du Large. Le peuplement y est très appauvri quantitativement; en effet, les espèces caractéristiques de la biocoenose y sont toujours peu abondantes (le Scaphopode *Dentalium panormum*, les Pélécytopodes *Chlamys clavata* et *Pinna pernula*, etc.). Le petit Echinide *Neolampas rostellata* (cf. M. GAUTIER-MICHAZ, 1957) y est assez commun (Banc du Magaud à l'Est des îles d'Hyères, Grande Passe des îles d'Hyères, pourtour du Cap Corse, Banc El Haouaria sur le seuil Siculo-tunisien) et paraît propre à caractériser ce faciès particulier de la biocoenose du Détritique du Large.

PRUVOT (1894-95) avait signalé au sein des sables et graviers vaseux du large, des agglomérats de la grande Polychète *Protula tubularia* formant parfois de véritables bancs rocheux. Il semble que ces formations soient très locales et ne méritent pas d'être considérées comme un faciès, d'autant plus que P. PARIS (1954) ne les a pas retrouvées.

En ce qui concerne le bassin oriental, il faut signaler que les Fonds Détritiques du Large sont souvent peu nets. Du fait de la grande extension vers la profondeur du Coralligène de plateau, parfois supplanté, et le plus souvent suivi, vers les profondeurs par un Coralligène larvé avec encore des *Mélobésiées* et *Palmophyllum crassum*, l'espace qui serait dévolu normalement aux fonds détritiques du large se trouve :

- soit soumis aux ingérences du peuplement bathyal du rebord externe de la marge continentale (*Cidaris cidaris* et grands Brachiopodes);

- soit soumis à l'envahissement par les vases argileuses qui ne sont que le prolongement topographique de celles qui occupent l'Etage Bathyal.

Par ailleurs, il faut noter également que *Leptometra phalangium* semble manquer dans l'extrême-Est du bassin (campagne de la "Calypso" de 1955 et 1956).

Enfin, nous signalerons aussi, ici, un faciès très particulier de ce Détritique du Large, le faciès d'*Ophiacantha setosa*, que nous avons observé au S-W de l'île de Syra en mer Egée. Le substrat paraît formé de dalles rocheuses relativement unies, avec par places, des dépressions dans lesquelles a pu se déposer un peu de sédiment. L'Ophiuride *Ophiacantha setosa* y est extraordinairement abondante et on y rencontre aussi le Pélécyopode *Chlamys clavata*; le reste de la faune ne comporte que des espèces de caractère circalittoral général ou des espèces ubiquistes.

CONSIDERATIONS GENERALES SUR LES BIOCOENOSES CIRCALITTORALES ET LEURS RELATIONS MUTUELLES

Le tableau de la p. 00 résume les relations mutuelles des diverses biocoenoses circalittorales étudiées dans les pages qui précèdent. Il nous paraît toutefois nécessaire d'ajouter quelques précisions :

1°) LA SERIE EVOLUTIVE CLIMATIQUE DES FONDS CORALLIGENES

Nous avons déjà, dans une publication précédente, indiqué que nous admettons l'existence d'une "série évolutive des fonds coralligènes", série dont l'aboutissement (climax) est la biocoenose Coralligène (MOLINIER et PICARD, 1953 b).

A l'origine de cette série évolutive peut se trouver, s'il n'y a pas déjà un substrat dur en place, un fond de gravier détritique (organogène dans l'immense majorité des cas) peuplé par la biocoenose du Détritique Côtier. Pour que, sur un tel fond, puisse se dérouler la "série évolutive climatique des fonds coralligènes" il nous paraît nécessaire que soient réalisés :

- a) Des conditions hydrologiques telles qu'elles ont été envisagées p. 75, en ce qui concerne la pureté de l'eau, une salinité relativement constante, une température excluant les fortes hausses estivales.

- b) Un éclaircissement très diminué mais cependant suffisant (il y a donc un optimum) pour que puissent prospérer les Invertébrés sécrétants de calcaire et surtout les Algues calcaires.

- c) Un calme suffisant pour que les éléments du fond originellement meuble ne soient pas constamment ou fréquemment remués par le contre-coup en profondeur des houles et des vagues.

La réalisation de ces conditions est évidemment liée à la profondeur. La troisième l'est d'une façon uniforme pour l'ensemble de la Méditerranée, mais pour la seconde, la profondeur optimale sera fonction de la latitude et de la nébulosité moyenne, ce qui conduit à des variations importantes, notamment entre le Nord du bassin occidental d'une part et le bassin oriental d'autre part.

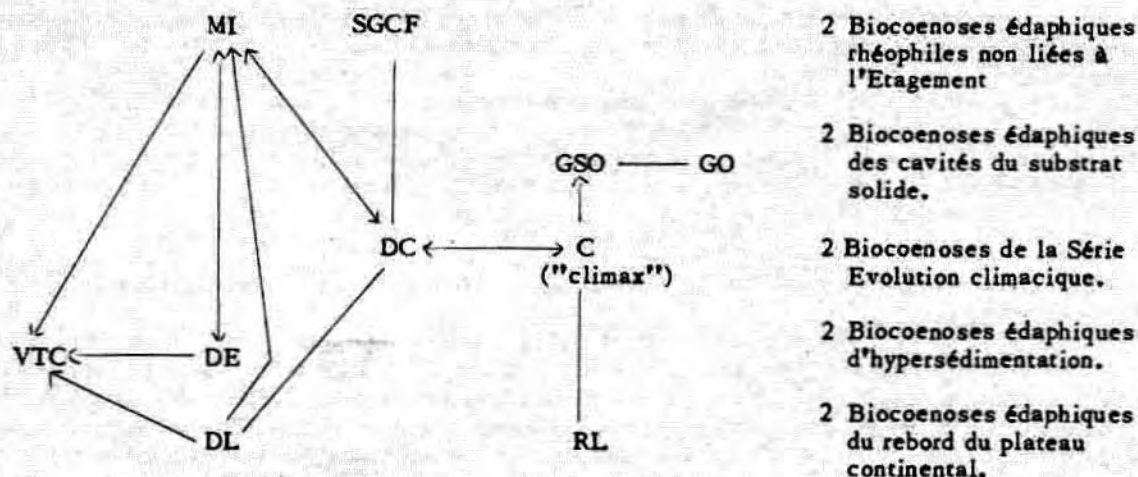


Fig.- 7 Relations dynamiques entre les diverses biocoenoses de l'Etage Circalittoral.

L'orientation des flèches indique le sens d'évolution ou de succession (reversible ou non) observé entre les diverses biocoenoses. Les traits minces non fléchés indiquent, lorsqu'aucune évolution n'a encore été observée, une parenté faunistique certaine entre deux biocoenoses.

Les espèces algales responsables du concrétionnement sont principalement : *Pseudolithophyllum expansum*, *Neogoniolithon mamillosum* et *Lithothamnium philippii*; *Peyssonnelia polymorpha*, qui n'en est pas caractéristique, y collabore parfois, ainsi que *Mesophyllum lichenoides*.

Grâce au calme des eaux, ces Mélobésiées s'accroissent les unes aux autres et fixent les éléments détritiques. Les agrégats ainsi formés s'accroissent peu à peu en faisant "boule de neige"; les strates d'algues calcaires sont renforcées par une armature résultant de l'abondance de grands Bryozoaires ramifiés, de Polychètes Serpulides et de divers autres organismes sécrétant du calcaire. On aboutit ainsi à la formation d'agglomérats anfractueux massifs souvent volumineux, qui forment les fonds que nous avons appelés les fonds coralligènes "de plateau". On a déjà noté le fait que, dans les anfractuosités ou les microsurlombs de ces concrétionnements on peut trouver, en enclave, la Biocoenose des Grottes semi-obscurées et notamment *Corallium rubrum*.

En passant, nous signalerons que nous avons observé, notamment dans le Bassin oriental, des fonds où le concrétionnement est réalisé essentiellement par *Mesophyllum lichenoides*; en raison de la forme aplatie des thalles de cette espèce on aboutit alors, non pas à des agrégats anfractueux, mais à des feuillets superposés et plus ou moins étroitement soudés; ce concrétionnement en "mille-feuillets" est beaucoup moins résistant et paraît beaucoup plus pauvrement peuplé.

La consolidation des algues calcaires conduisant des fonds de Mélobésiées de caractère meuble aux fonds Coralligènes, de caractère "vif", est bien connue des pêcheurs aux filets maillants qui redoutent les fonds de cette dernière catégorie, en raison des fréquents accrochages et des déchirures occasionnées aux engins en question.

Les agglomérats coralligènes sont, comme tous les substrats calcaires, perforés et fragmentés par divers organismes destructeurs du calcaire, surtout par les Cliones (*Cliona viridis*, *Cliona celata*) et aussi par des Algues et des Pélécytopodes endolithes et diverses espèces de *Polydora*. Généralement, il s'établit un équilibre qui assure le maintien du fond coralligène, la vitesse de construction de ces agglomérats égalant ou surpassant légèrement la vitesse de destruction par les organismes en question. Mais il arrive aussi que la prolifération des Cliones l'emporte; dans ce cas, lorsque les fragments disloqués n'ont plus guère que 2 à 4 centimètres de diamètre, la destruction s'arrête, car la dimension de ces fragments n'est plus compatible avec une vie normale de l'Eponge.

On aboutit donc alors à des graviers détritiques grossiers susceptibles : soit de présenter à nouveau la même évolution jusqu'à la consolidation en agglomérats (ce qui ramènera une période de pros-

périté pour les organismes perforants et notamment les Clones); soit d'échapper à ce cycle par suite d'un transport en profondeur sous l'influence d'actions hydrodynamiques.

Le passage du stade initial (Détritique Côtier) au stade terminal (Climax) Coralligène s'effectue généralement par l'intermédiaire de l'aspect Précoralligène à *Udotea*, *Halimeda*, *Peyssonnelia* non calcifiées (*P. rubra*, *P. squamaria*); celles de ces algues (et diverses espèces accompagnatrices) qui sont en strate-élevée facilitent d'ailleurs l'installation et le développement des espèces concrétionnantes qui sont plus fortement sciaphiles.

2°) RAPPORTS ENTRE LA BIOCOENOSE CORALLIGÈNE ET SON ASPECT PRECORALLIGÈNE

En étudiant pendant 3 années consécutives divers peuplements coralligènes des horizons inférieurs de la roche littorale sur les côtes de Provence, J. PICARD (1954) a pu observer des modifications saisonnières de ceux-ci. Durant les mois d'été, l'augmentation de la luminosité moyenne détermine une détérioration progressive du peuplement concrétionnant typiquement Coralligène : Mélobésiées, Bryozoaires, etc. Beaucoup d'algues calcaires sont plus ou moins décolorées; beaucoup d'espèces franchement coralligènes sont en état de vie ralentie s'il s'agit d'exemplaires âgés, ou bien ne subissent aucun développement s'il s'agit d'exemplaires fixés au printemps précédent. Le taux de ce recouvrement en organismes concrétionnants vivants tombe alors très au-dessous de 100 %.

A ce moment se fixent, sur les espaces morts des concrétions, des spores et des larves d'espèces précoraligènes (*Udotea petiolata*, *Halimeda tuna*, *Peyssonnelia squamaria*, *P. rubra*, *Scrupocellaria reptans*, etc. Au cours de l'automne, ces espèces qui ne sont pas encroûtantes et qui sont moins exigeantes quant à la sciaphilie, achèvent de se développer. Ainsi se forme une strate modérément élevée qui diminue l'éclairement du substrat et va faciliter la reprise d'activité de la sous-strate encroûtante, et ceci d'autant mieux que les conditions estivales nuisibles à cette dernière ont cessé. La lente reprise d'activité de cette sous-strate se poursuivra durant l'hiver. Simultanément, la strate modérément élevée prendra une grande importance, car le retour hivernal à une luminosité moyenne plus faible sera sans aucun effet sur ce peuplement précoraligène, lequel est relativement tolérant en ce qui concerne l'éclairement.

Au printemps la strate encroûtante Coralligène, ayant atteint son optimum et envahi tout le substrat, étouffera par la base, en quelque sorte, la strate Précoralligène qui disparaîtra. C'est à ce moment que se reproduisent beaucoup d'espèces de la strate encroûtante Coralligène (par exemple avril-mai pour les Bryozoaires, juin pour les *Alcyonium* (*Parerythropodium*) *coralloïdes*). Mais les conditions sont déjà, par accroissement de l'éclairement, devenues très défavorables pour beaucoup de ces espèces de la strate Coralligène. De ce fait les spores et les larves émises au printemps subiront une mortalité élevée et les individus survivants végèteront sans accroissement appréciable jusqu'à l'hiver suivant.

Le développement maximal de chacun des deux peuplements est donc nettement postérieur à l'optimum des conditions de milieu, alors qu'au contraire leur début d'activité coïncide avec cet optimum.

Cependant il nous paraît nécessaire de bien souligner le fait que les deux peuplements "précoraligène" et Coralligène ne sont pas obligatoirement impliqués dans un cycle saisonnier. L'aspect précoraligène peut exister à l'état permanent là où l'éclairement n'est jamais suffisamment diminué, tandis que le Coralligène proprement dit existe de façon stable (même à des niveaux très superficiels, ce qui exclut une influence primordiale de la température) dans des stations (grottes et surplombs par exemple) où l'éclairement est suffisamment diminué.

Dans l'immense majorité des cas, le peuplement précoraligène précède et permet l'installation du Coralligène grâce aux conditions favorables qu'il crée en sous-strate. Par exemple, les blocs de Coralligène profond qui se trouvent retournés par les filets des pêcheurs de langoustes se recouvrent de peuplements précoraligènes. C'est seulement plus tard, à l'abri de ce Précoralligène, et si le bloc n'est pas à nouveau retourné, que s'installera le Coralligène typique.

Par ailleurs, lorsque le Coralligène est bien établi et non soumis à détérioration saisonnière, les Invertébrés concrétionnants tendent à prendre plus d'importance au détriment des algues calcaires.

Ceci se voit assez bien sur certains blocs coralligènes dragués : la face inférieure, toujours soumise à un éclaircissement diminué est riche en animaux; la face supérieure subit des détériorations saisonnières et montre un concrétionnement à large dominance algale.

En résumé, les peuplements Précoralligènes représentent bien un aspect éventuellement stable de la Biocoenose Coralligène, et non un simple faciès saisonnier comme cela se rencontre fréquemment dans les associations végétales terrestres.

3°) SUCCESSION EDAPHIQUE DUE AU DESEQUILIBRE DU RYTHME SEDIMENTAIRE

En ce qui concerne les rapports mutuels des autres biocoenoses circalittorales, il nous paraît que le tableau récapitulatif de la cf. p. 97 est suffisamment clair pour se passer de commentaires, mais il est cependant utile d'appeler à nouveau l'attention sur la Biocoenose des Fonds Meubles Instables dont nous avons déjà traité p. 73. Cette biocoenose transitoire, quoiqu'elle ne soit pas propre à l'étage circalittoral, prend l'aspect d'une véritable "plaque tournante" de l'ensemble des biocoenoses de celui-ci. Dans le golfe de Marseille, un déséquilibre naturel du système sédimentaire s'est produit, en février 1955, à l'occasion d'une tempête d'une violence exceptionnelle; cette biocoenose transitoire a alors pris la place, en bien des endroits, des Fonds Détritiques Côtiers. Mais, dès le printemps de 1956, la biocoenose transitoire a montré une nette tendance à s'acheminer à nouveau vers la Biocoenose du Détritique Côtier. Dans le golfe de St Florent (Corse), un déséquilibre artificiel s'est produit par suite des apports de particules minérales en provenance de l'usine d'amiante d'Albo. Sur le rebord du Canyon de ce golfe, le caractère transitoire de la biocoenose des Fonds Meubles Instables est nettement établi: on trouve à la fois :

a) les coquilles mortes et anciennes (grises) de la biocoenose primitive qui était ici du Détritique du Large;

b) les coquilles mortes mais encore claires et assez fraîches de la biocoenose transitoire;

c) enfin les éléments de la biocoenose actuelle en cours d'enrichissement, qui est celle de la Vase Terrigène Côtère, faciès des vases molles.

Toujours dans le Golfe de St Florent, mais à une profondeur un peu moindre, cette même communauté transitoire s'est, momentanément aussi, intercalée entre une ancienne biocoenose de Détritique Côtier et la biocoenose de la Vase Terrigène Côtère représentée ici par un aspect des vases gluantes, d'ailleurs encore peu caractérisé.

CHAPITRE IX

LE SYSTEME APHYTAL

Dans la précédente édition de ce Manuel (1958), nous avons distingué : des formations que nous rapportions à un étage désigné par le terme de "bathylittoral" d'une part, et à un étage "épibathyal" d'autre part.

Nous avons été amenés, depuis, à modifier légèrement cet étagement (cf. PERES et PICARD, 1959-1960). L'étage bathylittoral dont la création avait été décidée à l'occasion d'un colloque consacré aux problèmes d'étagement des formations benthiques (J.M. PERES et R. MOLINIER, 1957) était conçu comme s'étendant de la limite inférieure de l'étage circalittoral jusqu'à la profondeur extrême compatible avec la végétation d'algues unicellulaires. Nous avons dit, p. 7 que cet étage ne pouvait être conservé.

De même nous avons expliqué p. 8 que les formations bathyales présentaient une unité indiscutable; la distinction que nous avons proposée en épibathyal et mésobathyal n'étant pas justifiée, il y a lieu de parler simplement d'étage bathyal.

Nous pensions à l'époque que l'étage abyssal n'était pas représenté en Méditerranée; nous en sommes actuellement beaucoup moins certains, encore que l'insuffisance des récoltes nous empêche de donner plus de précisions sur ce point (cf. p. 8).

Il est bien évident que, dans l'état actuel du seuil de Gibraltar au point de vue de la bathymétrie et de la circulation, seules des espèces des horizons supérieurs de l'étage bathyal de l'océan Atlantique peuvent transiter. Encore ne s'agit-il que des espèces les plus tolérantes au point de vue de la température, puisque ces espèces ne trouvent pratiquement nulle part en Méditerranée une température de profondeur inférieure à 12°,5 C. L'homothermie des couches profondes de la Méditerranée a, d'autre part, pour conséquence d'augmenter l'euryathie de beaucoup d'espèces; celles-ci ne se trouvant pas, comme en Atlantique, limitées vers les profondeurs croissantes par la baisse de température peuvent, en Méditerranée, descendre beaucoup plus profondément qu'en Atlantique.

Par ailleurs, le caractère déficient de la circulation profonde de la Méditerranée et la faiblesse des ressources minérales et organiques de cette mer (toutes ces particularités étant connexes et constituant un véritable cercle vicieux) font que les conditions alimentaires dans les grands fonds méditerranéens sont des plus précaires.

Au total, il en résulte que la faune profonde de la Méditerranée présente les caractères suivants :

- pauvreté quantitative (par défaut de ressources alimentaires);
- pauvreté qualitative par suite de sa limitation à deux catégories écologiques;
 - a) des espèces épibathyales atlantiques tolérant une température de l'ordre de 12,5° C;
 - b) des espèces eurybathiques des eaux superficielles.
- homogénéité dans le sens vertical.

Certes, à certaines époques du Quaternaire les conditions de circulation au niveau de Gibraltar ont-elles dû être plus favorables qu'actuellement, tant en fonction de la profondeur du seuil lui-même que de l'importance des échanges et du sens des courants. Nous en avons discuté précédemment au chapitre II (cf. p. 18). Mais les conditions de maintien des espèces profondes, une fois installées, ont été certainement perturbées lors de périodes de régression, aussi bien par suite de l'abaissement

du plan d'eau qu'en raison d'une élévation possible de température de la couche profonde d'homothermie. Il est bien évident que nous en sommes réduits à des hypothèses sur les conditions et l'époque de la mise en place du benthos aphytal de la Méditerranée.

Quelques espèces paraissent caractéristiques de l'étage bathyal et largement indépendante de la nature du substrat : le Scyphozoaire *Stephanoscyphus simplex*, l'Echinoïde *Cidaris cidaris*, le Brachiopode *Terebratulina vitrea*.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble que, l'étage Bathyal de la Méditerranée ne présente que deux biocoenoses fondamentales dont la répartition est fonction de la nature du substrat.

A) SUBSTRATS DURS - BIOCOENOSE DES "CORaux BLANCS"

La biocoenose des "Coraux blancs" nous est encore très imparfaitement connue. Elle comprend fondamentalement deux grandes formes ramifiées : *Lophelia prolifera* et *Madrepora oculata*, auxquelles s'associe *Cariophyllia arcuata* et sans doute aussi *Desmophyllum cristagalli*.

La faune d'accompagnement est relativement pauvre. Elle comprend quelques Eponges non caractéristiques (*Poecillastra compressa*, *Quasillina brevis*, etc.), d'assez nombreux *Alcyonidae* dont une espèce qui fore les troncs des Madréporaires, la petite Gorgone *Muricea bebricoides*, et un Zoanthaire. Il est à remarquer que ces Cnidaire sont complètement différents de ceux des formations circalittorales profondes à *Dendrophyllia cornigera*. Les Pélécy-podes sont représentés par *Arca nodulosa* (commune), *Arca obliqua*, *Spondylus gussoni* (très commun) et *Chlamys bruei*; les Polyplacophores sont représentés par *Hanleya hanleyi*. Les Annélides Polychètes sont peu nombreuses; nous y avons relevé des formes eurybathiques comme *Harmothoe longisetis*, *Phyllodoce madeirensis*, *Vermiliopsis multicristata*, et d'autres qui sont peut-être typiquement profondes comme *Lagisca extenuata* var. *abyssorum*, *Leocrates atlanticus*, *Pholoe dorsipapillata*; cette dernière espèce paraît d'ailleurs plus abondante encore dans les formations circalittorales profondes dont il a été question précédemment (p. 82). Nous y avons récolté également la Crevette *Pandalina profunda*, le Cirripède *Verruca* sp. et l'Ophiure *Amphiura chiajei*.

Il est absolument certain que ces massifs de "Coraux blancs" n'existent qu'à une profondeur appréciable, au moins 300 m, et seulement là où la pente est suffisante pour que certaines portions au moins du substrat dur (roche en place ou thanatocoenose consolidée) soient dépourvues de sédiment actuellement, ou l'aient été au moment où les premiers Madréporaires se sont fixés. Il est certain que les buissons de Madréporaires sont parsemés de replats, de cuvettes, où se dépose la vase bathyale renfermant, bien entendu, sa biocoenose caractéristique (cf. plus loin).

Dans l'ensemble, le peuplement des récifs méditerranéens de "Coraux blancs" apparaît infiniment plus pauvre que celui des récifs atlantiques. Il semble qu'actuellement les parties vivantes de ces récifs soient réduites à quelques têtes ou quelques branches qui occupent le sommet d'édifices considérables formés de Coraux morts et recouverts d'une patine importante d'oxydes de Manganèse; les parties profondes, subfossiles, de ces récifs, montrent des thanatocoenoses qui paraissent indiquer :

a) D'une part, une période de prospérité de la communauté, très ancienne et à faune très riche (on y retrouve notamment les traces des tubes des grandes *Eunice*, si communes dans les récifs de "Coraux blancs" de l'Atlantique Nord-Orientale), de grands tubes calcaires (*Protula* ou *Apo-matus*), de très nombreux débris de *Spondylus gussoni* et *Cidaris cidaris*, attestant la densité élevée des populations de ces deux espèces, et différentes formes de Gastéropodes actuellement disparues de la Méditerranée : *Ranella gigantea* var. *atlantica*, *Pseudomurex lamellosus* de grande taille, etc.

Cette thanatocoenose est très différente de la faune dite "froide" bien connue des spécialistes du Quaternaire méditerranéen; elle paraît, d'après sa répartition actuelle dans l'étage bathyal de l'Atlantique orientale, correspondre aux peuplements de profondeur du Tyrrhénien à Strombes. Ce serait en somme, la faune sénégalienne profonde, qui n'a jamais été observée par les paléontologistes.

b) D'autre part, une période de récession, correspondant sans doute au Grimaldien, pendant laquelle la biocoenose serait passée par une phase critique qui aurait littéralement décimé le peuplement. La mort d'une partie des massifs a été suivie d'un colmatage des interstices des colonies par des minéraux détritiques et des éléments organogènes également détritiques, cimentées par un calcaire gris microcristallin; les conditions oxydantes régnant au voisinage du fond ont amené la formation d'enduits de limonite et d'oxyde de Manganèse sur les Coraux morts et sur la thanatocoenose d'accompagnement.

Il faut signaler toutefois que les Coraux de la côte d'Afrique Mineure paraissent ne pas participer à l'histoire tourmentée de leurs homologues du reste de la Méditerranée, sans doute en raison de l'influence actuelle (et passée) du courant d'entrée d'eaux atlantiques le long de ce littoral (J.J. BLANC, J.M. PERES, J. PICARD - 1959).

B) SUBSTRATS MEUBLES. BIOCOENOSE DES VASES BATHYALES

Les substrats meubles du système profond de la Méditerranée sont constitués, dans l'immense majorité des cas, par une vase argileuse jaunâtre ou gris bleuté, relativement consistante et dont le peuplement est extrêmement clairsemé, comme le prouvent les centaines de photographies faites au cours de nos campagnes de recherches benthiques avec la "CALYPSO", le "PRESIDENT THEODORE TISSIER", les navires de la Station marine d'Endoume, aussi bien dans le bassin occidental que dans le bassin oriental, et comme le prouvent aussi les observations directes que nous avons pu faire grâce au bathyscaphes F.N.R.S. III.

La biocoenose des vases bathyales paraît, dans l'état actuel de nos connaissances être une des plus riches en espèces caractéristiques. Nous en donnerons la liste plus loin; si beaucoup de ces espèces sont rares, il semble que quatre d'entre-elles soient nettement dominantes : les Scaphopodes *Dentalium agile* et *Siphonodentalium quinquangulare*, le Pélécyopode *Abra longicallus*, le Décapode Axiidae *Callocaris macandreae*. A vrai dire les individus vivants des trois Mollusques ci-dessus cités sont rares; mais ils existent et les coquilles mortes sont toujours nombreuses. Quant au *Callocaris* il paraît être responsable du creusement dans le sédiment de groupes de petits trous, sans déblais ni margelle, qui peuvent d'ailleurs être utilisés ensuite par des Crustacés pélagiques et notamment par des Euphausiacea et des Mysidacea qui existent ailleurs qu'au voisinage du fond, mais se trouvent parfois en grand nombre auprès de celui-ci, tout au moins aux profondeurs inférieures à 1000 m; il semble que chaque groupe de trous (en général 10 à 15 répartis sur une surface de l'ordre de 0,3 - 0,5 m², correspond à un terrier unique à orifices multiples, terrier qui serait occupé par un individu isolé ou un couple.

1) Espèces caractéristiques

La liste complète des espèces caractéristiques s'établit comme suit,

SPONGIAIRES : *Asconema setubalense**, *Pheronema grayi*, *Thenea muricata*;

CNIDAIRES : *Rosalinda incrustans*, *Thanmostoma cidaritis*, *Campanulina* (?) *paniculata*, *Funiculina quadrangularis*, *Isidella coronata*, *Hormathia coronata*, *Actinauge richardi*;

ECHINODERMES : *Odontaster mediterraneus*, *Ceramaster bystricis***, *Brisingella coronata*, *Ophiocten abyssicolum*, *Leptometra celtica**, *Mesothuria intestinalis*;

CRUSTACES : *Parapenaeus longirostris*, *Aristeus antennatus*, *Aristeomorpha foliacea*, *Plesionika edwardsi*, *P. martia*, *P. giglioli*, *P. acanthonotus*, *P. heterocarpus*, *P. antigai**, *Chlorotoccus crassicornis*, *Ligur ensiferus*, *Pontophilus echinulatus*, *Polychaetes typhlops*, *Palinurus mauritanicus**, *Callocaris macandreae*, *Pagurus variabilis*, *Munida intermedia*, *M. perarmata*, *M. iris* ssp. *rutlandi**, *Paromola cuvieri*, *Ebalia nux*, *Bathynectes superba*, *Geryon tridens*, *Anamathia rissoana*, *Rochina carpenteri**, *Ergasticus clouei*, *Dorynchus thompsoni*;

BRYOZOAIRES : *Triticellopsis tissieri***;

POLYCHETES : *Aphrodite pallida***, *Harmothoe johnstoni*, *Leocrates atlanticus*, *Leanira tetragona*;

MOLLUSQUES : *Platydoris dura***, *Addisonia excentrica*, *Calliostoma suturale**, *Xenophora mediterranea***, *Aporrhais serresianus*, *Ranella gigantea*, *Sipho torus**, *Dentalium agile*, *Siphonodentalium quinquangulare*, *Abra longicallus*, *Modiolus politus**, *Chlamys septemradiata**, *Propeamussium vitreum*, *Septietta oweniana*, *Rossia caroli*, *Scaevurgus unicirrus*, *Pteroctopus tetracirrus*, *Bathypolypus sponsalis*.

Il conviendrait d'ajouter à cette liste un certain nombre d'espèces de Poissons, mais la liste de ceux-ci varie assez largement en fonction des faciès et nous nous bornerons à y faire allusion sommairement à propos de ceux-ci.

Dans la liste précédente d'espèces caractéristiques dix marquées d'un astérisque (*) paraissent être entrées (sans doute récemment) en provenance de l'Océan Atlantique par le détroit de Gibraltar.

Cinq seulement, marquées de deux astérisques (**) doivent être considérées, jusqu'à plus ample informé, comme des endémiques méditerranéennes.

Comme on pouvait le supposer à priori, la majorité de ces espèces des vases bathyales (environ 40 % du total) est connue depuis la région Norvège-Féroé jusqu'à la Mauritanie; un pourcentage encore important est constitué d'espèces dont la distribution s'étend un peu moins loin vers le Nord. En revanche les espèces connues seulement du Maroc et de la Méditerranée sont très peu nombreuses (environ 7 % du total).

A côté des espèces caractéristiques des vases bathyales que nous venons d'énumérer on rencontre deux autres groupes d'espèces que nous étudions ci-après.

2) Espèces pélophiles eurybathes

Les espèces pélophiles eurybathes sont des espèces qui sont très liées aux fonds vaseux quelle qu'en soit la profondeur. Plus simplement on peut dire aussi que ce sont des formes qui se rencontrent à la fois dans les vases circalittorales et dans les bathyales. On peut citer dans ce groupe :

CNIDAIRES : *Pennatula phosphorea*, *Veretillum cynomorium*;

POLYCHETE : *Aphrodite aculeata*;

ECHIURIDES : *Echiurus abyssalis*, *Thalassemma gigas*;

CRUSTACES : *Pontopbilus spinosus*, *Pontocaris cataphracta*, *Alpheus glaber*, *Solenocera membranacea*, *Processa canaliculata*, *P. mediterranea*, *Nephrops norvegicus*, *Goneplax angulata*, *Dorippe lanata*;

MOLLUSQUES : *Triton nodifer*, *Cassis saburon*, *Morio rugosa*, *Scaphander lignarius*, *Doris tuberculata*;

ECHINODERMES : *Amphiura chiajei*, *Brissopsis lyrifera*, *Stichopus regalis*, *Molpadia musculus*, *Oerstergeria digitata*;

ENTEROPNEUSTE : *Glandiceps talaboti*;

ASCIDIE : *Diazona violacea*.

3) Espèces ubiquistes eurybathes

Nous avons dit précédemment que l'homothermie profonde de la Méditerranée favorise l'eurybathie de bon nombre d'espèces. Les espèces eurybathes "descendent de plus ou moins haut" sans doute en fonction de leur eurythermie plus ou moins accentuée.

Les Crabes *Medaeus couchi* et *Macropipus tuberculatus* n'existent que dans le Détritique du Large ainsi que les Echinodermes *Luidia sarsi* et *Spatangus inermis*.

Les espèces les plus nombreuses s'étendent depuis les Fonds Détritiques Côtiers jusqu'aux vases bathyales. On peut citer dans ce cas :

les CNIDAIRES : *Caryophyllia clavus* et *Lytocarpia myriophyllum*;

les CRUSTACES : *Squilla mantis*, *Pandalina brevirostris*, *Pontocaris lacazei*, *Macropipus depurator*, *Cymopolia caroni*, *Pagurus prideauxi*, *Dardanus arrosor*, *Anapagurus laevis*;

les MOLLUSQUES : *Calliostoma granulatum*, *Ovula adriatica*, *Xylophaga dorsalis*;

les ECHINODERMES : *Ceramaster placenta*, *Astropecten irregularis pentacanthus*, *Anseropoda membranacea*, *Tethyaster subinermis*, *Echinus acutus*; l'Ascidie *Polycarpa fibrosa*.

Enfin, quelques espèces très eurythermes se trouvent depuis les fonds meubles infralittoraux jusqu'aux vases bathyales :

le CNIDAIRE : *Cerianthus membranaceus*,

les CRUSTACES : *Calappa granulata* et *Macropodia longirostris*;

les MOLLUSQUES: *Marionia blainvillei* et *Pleurobranchon meckeli*;

l'ECHINODERME : *Holothuria tubulosa*.

4) Distribution verticale et horizontale des composantes du peuplement.

Bien que la faune soit comme nous l'avons dit plus haut, très clairsemée, on peut dire que, du point de vue de la distribution horizontale, le peuplement des vases bathyales méditerranéennes est très uniforme. Seules font exception quelques espèces, et notamment celles marquées d'un astérisque (*) dans la liste des caractéristiques de la p. 103, et qui paraissent cantonnées aux côtes de l'Afrique Mineure. Il convient de noter aussi que le pourcentage d'espèces eurybathes dans l'ensemble du peuplement est nettement plus grand sur ces côtes nord-africaines et que ces espèces paraissent s'étendre plus profondément.

La distribution verticale de la faune des vases bathyales paraît également présenter quelques différences dans le sens vertical. Sans porter atteinte à l'unité de l'étage bathyal qui résulte de l'existence d'un fond faunistique assez homogène et constant, il semble cependant qu'on puisse y distinguer de haut en bas trois horizons.

L'horizon supérieur présente, avec la plupart des espèces caractéristiques (et notamment les quatre espèces principales), un maximum de formes eurybathes, ce qui confère à cet horizon un net aspect de transition avec l'étage circalittoral.

L'horizon moyen est celui où la biocoenose des vases connaît son maximum de développement.

L'horizon inférieur, enfin, assez mal connu d'ailleurs est remarquable à la fois par l'appauvrissement de la biocoenose caractéristique de l'étage bathyal, et par l'apparition de quelques espèces très rares ou absentes dans les deux horizons supérieurs; on peut citer par exemple les Crustacés *Nemato-carcinus ensifer* et *Polychaetes sculptus*, l'Astéroïde *Plutonaster bifrons*. Il semble que cet horizon présente quelques espèces de Poissons qui lui sont propres, notamment les *Haloporphyrus* et les *Benthosaurus*, que les plongées du bathyscaphe n'ont jamais permis d'apercevoir au dessus de 1500 m environ.

Les limites bathymétriques de ces divers horizons paraissent sujettes à des variations importantes au moins en ce qui concerne les limites supérieure et inférieure de l'horizon le plus élevé. Le tableau suivant résume quelques-unes de ces valeurs (en mètres).

	Oc. Atlant. G.Ibero- Marocain	Ceuta au Cap Tr. Forcas	Cap Tres Forcas à Oran	d'Arzew à Philippeville	Bc. de la Sentinelle & des Esquinquis	Canal de Corse	Golfes du Lion et de Gênes
Limite supérieure	300	225	190	175	200	200	175
Limite inférieure	550	525	475	425	500	500	425

Dans la Méditerranée orientale, les chiffres dont nous disposons ne sont pas assez nombreux pour qu'il en soit fait état ici; toutefois on peut signaler que la limite entre les étages bathyal et circalittoral remonte particulièrement haut dans les aires maritimes bien circonscrites et séparées de la mer ouverte par un seuil peu profond : 110 m dans le Golfe de Talante et 90 m dans le Golfe de Volo (Mer Egée).

Le relèvement général des limites quand on s'éloigne du seuil de Gibraltar vers les parties occidentales et septentrionales du Bassin occidental est très net et paraît correspondre, si l'on se réfère à l'analogie avec le Golfe de Talante et le Golfe de Volo, à un régime de plus en plus "fermé", au fur et à mesure qu'on s'éloigne des grands processus de circulation qui règnent dans le Proche-Océan. Le rabaïssement des limites à partir de Philippeville en direction de l'Est, à l'Est de la Corse et surtout sur le seuil Siculo-Tunisien viennent encore à l'encontre de cette hypothèse, bien vague d'ailleurs.

5) Les Faciès de la Biocoenose des Vases Bathyales

Les faciès de la Biocoenose des Vases Bathyales dépendent essentiellement de la consistance et de la compacité du sédiment; ils peuvent pour des sédiments comparables, différer dans l'horizon supérieur et dans l'horizon moyen. L'insuffisance de nos connaissances sur l'horizon inférieur ne nous permet pas pour l'instant, de préciser s'il présente ou non des faciès.

A) VASES FLUIDES

Sur les vases fluides le peuplement est caractérisé par l'abondance de l'Echinoïde *Brissopsis lyrifera*, surtout dans les vallées sous-marines. Dans l'horizon moyen, sur les replats, on peut observer un faciès, très local (région d'Arzew), caractérisé par le grand Cnidaire *Brachiocerianthus norvegicus*.

B) VASES MOLLES A PELLICULE SUPERFICIELLE FLUIDE

Dans l'horizon supérieur jusque vers 300-350 m, on observe très fréquemment, lorsque le fond a une pente suffisante un faciès caractérisé par l'abondance du grand Alcyonnaire *Funiculina quadrangularis* qui peut dépasser 80 cm de long et dont les débris d'axe squelettique sont très abondants dans les sédiments. C'est dans ce faciès, d'ailleurs le plus répandu dans cet horizon, qu'on trouve le maximum d'abondance de *Parapenaeus longirostris* et *Nephrops norvegicus*.

Dans l'horizon supérieur également mais sur des plateaux peu inclinés, on connaît un faciès à *Kophobelemnion leuckarti* (Alcyonnaire).

Dans l'horizon moyen, les mêmes vases molles à pellicule superficielle fluide supportent le faciès de *Mesothuria intestinalis*, accompagnée ou non par *Odontaster mediterraneus*.

C) VASES COMPACTES

Dans l'horizon supérieur les vases compactes sont caractérisées, et quel que soit leur état de surface, par le faciès de *Actinauge richardi*, accompagnée ou non de *Calliostoma suturale*.

Dans l'horizon moyen, le faciès le plus répandu correspond à des vases compactes mais dont la pellicule superficielle est molle, et caractérisées par le faciès du Grand Gorgonaire articulé *Isidella elongata*, accompagné ou non de l'Astéroïde *Odontaster mediterraneus*.

Sur ces Gorgonaires, se trouvent quelques épibiotes (*Serpulidae*, *Scalpellum*, la petite Actinie *Gephyra dohrni*, etc.) dont aucun d'ailleurs ne paraît caractéristique. Ces fonds d'*Isidella* semblent être le biotope optimal des grandes Crevettes, et notamment des *Aristeus* et *Aristeomorpha* qui y dominent largement, mais aussi de divers Céphalopodes et Poissons.

Il semble que les Crevettes soient, pour la plupart, au voisinage immédiat du fond et qu'elles se nourrissent de petites particules vivantes ou mortes prélevées, soit dans l'eau qui surmonte immédiatement le sédiment, soit dans la pellicule superficielle de celui-ci. C'est sans doute principalement ces Crevettes (aux divers âges) qui servent de nourriture aux Céphalopodes (*Rossia macrosoma*, *Bathypolypus sponsalis*, *Sepietta oweniana*, *Pteroctopus tetracirrus* notamment) et surtout aux Poissons.

Ceux-ci sont relativement variés. Nous ne citerons, dans la liste ci-après, que ceux qui nous paraissent véritablement benthiques et non les formes pélagiques (*Myctophum*, *Lampanyctus*, *Stomias*, *Centrolophus*, *Hoplosthetus*, etc.) qui sont souvent ramenés par le chalut. Ces formes peuvent être capturées au cours de la remontée de celui-ci, mais aussi non loin du fond lui-même; en effet, d'assez nombreuses observations en bathyscaphe permettent de dire que divers *Myctophidae*, notamment, plus ou moins fréquents à partir de 300 m environ, peuvent être très abondants entre 2 et 5 m au dessus du fond (PERES, 1958) mais absents ou très rares dans le dernier mètre d'eau qui précède le fond.

Parmi les Poissons les plus caractéristiques dans le faciès d'*Isidella elongata* on peut ranger : *Squalus fernandinus*, *Centrophorus uyatus*, *Notacanthus bonaparti*, *Macrurus aequalis*, *Hymenocephalus italicus*, *Chlorophthalmus agassizi*, etc. Diverses espèces y connaissent leur maximum d'abondance,

quoiqu'on les retrouve jusque dans les horizons les plus profonds de l'étage circalittoral; on peut citer dans ce cas par exemple : *Etmopterus spinax*, *Coelorbynchus coelorbynchus*, *Phycis blennoides*, *Gadus poutassou*, *Gadiculus argenteus*, *Molva elongata*, *Merluccius merluccius*, *Macrorhynchus scolopax*, *Capros aper*, *Lophius budegassa*, *Lophius piscatorius*, *Lepidorhombus bosci*, etc., et même deux espèces eurybathiques qui paraissent préférer des vases profondes quoiqu'elles puissent remonter jusque dans les peuplements profonds de l'Etage infralittoral : *Pristiurus melanostomus* et *Sebastes dactylopterus*.

D'après les chalutages, il apparaît que les "prairies" méditerranéennes d'*Isidella elongata* sont beaucoup moins denses que celles de l'Atlantique; dans le bassin occidental, il semble même que cette espèce soit en régression, notamment dans les aires où la pratique du chalutage amène l'arrachement trop fréquent des individus. La raréfaction des *Isidella* ne semble pas nuire à la densité des peuplements de grandes Crevettes, et il est probable que cette espèce ne joue qu'un rôle assez accessoire dans l'économie alimentaire du fond.

Lorsque, dans l'horizon moyen, la compacité de la vase est suffisante même en surface, on trouve un faciès caractérisé par l'abondance de la grande Astéroïde *Brisingella coronata*; il semble que cette forme soit sestonophage.

D) VASES SABLEUSES

Dans l'horizon supérieur les vases sableuses portent le plus souvent le faciès de la petite Eponge *Thenea muricata*, dressée sur deux ou trois "pilotis" formés de faisceaux de spicules, accompagnée parfois d'une autre Eponge : *Rodiella tissieri*. Dans la partie orientale de la côte d'Afrique Mineure il s'y substitue un autre faciès caractérisé par l'Anomoure *Munida iris* ssp. *rutlandi*.

Dans l'horizon moyen, les vases sableuses supportent le faciès de l'*Aporrhais serresianus*.

E) VASES SABLEUSES MELEES DE GRAYIERS

Dans certaines zones, jusqu'ici connues d'ailleurs seulement dans l'horizon supérieur, la présence de thanatocoenoses, riches en espèces de grande taille, mêle aux vases sableuses des débris plus grossiers qui favorisent l'installation du faciès de *Terebratula vitrea* et *Cidaris cidaris*.

F) VASES DES AIRES DE DECANTATION DE MATIERES ORGANIQUES

A l'Est de la côte de Corse il semble que se trouve une aire où se produit une importante décantation de détritus végétaux issus du plateau continental du Golfe de Gênes; des masses importantes d'algues ont été récoltées jusque vers 250 m de profondeur. Cet apport nutritiel favorise, plus profondément, c'est-à-dire au niveau de l'horizon moyen des vases bathyales, des peuplements denses de l'Eponge Hexactinellide *Pheronema grayi*, qui fonctionne comme "centre d'association" et qui est accompagnée notamment d'un certain nombre de Polychètes.

D'une façon générale, tous les faciès étudiés précédemment sont des faciès d'épifaune, qui sont de bons indicateurs de la nature du fond. Dans les aires fréquentées régulièrement par des chalutiers, ils sont assez rapidement détruits, sans doute en raison à la fois du caractère clairsemé des populations et probablement aussi de la lenteur relative de croissance des espèces qui les caractérisent. Nous avons dit plus haut que, dans le cas du faciès d'*Isidella elongata*, la disparition du Gorgonaire ne paraissait pas altérer sensiblement la rentabilité du fond au point de vue des grandes Crevettes. Il est logique de supposer qu'il en est de même pour les autres faciès qui sont, ou viendraient à être exploités. Les espèces caractéristiques de ces faciès sont en effet, dans l'ensemble, des espèces qui ne sont pas utilisées, régulièrement du moins, comme nourriture par les espèces d'intérêt commercial et dont la raréfaction, par conséquent, serait plutôt de nature à accroître la nourriture disponible pour d'autres espèces, plus intéressantes celles-là du point de vue de la chaîne alimentaire aboutissant aux formes pêchées.

CHAPITRE X

CONSIDERATIONS SOMMAIRES SUR LES HOMOLOGIES DES PEUPELEMENTS EN MEDITERRANEE ET SUR LES COTES FRANCAISES DE LA MANCHE ET DE L'ATLANTIQUE

Un parallèle entre les formations benthiques des côtes françaises de la Méditerranée d'une part, et de la Manche d'autre part, avait déjà été tenté par PRUVOT, et nous-mêmes en avons établi un lors de notre travail préliminaire (1955 b) et dans la première édition du présent Manuel. Les progrès de nos connaissances et l'évolution de nos conceptions nous portent à chercher à renouveler ici ce parallèle, très bref d'ailleurs, et qui n'a nullement la prétention d'être une étude des biocoenoses des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique.

Les différences essentielles entre les deux aires maritimes envisagées sont, du point de vue des facteurs abiotiques, le régime des marées et de la turbidité des eaux. Le régime de marées est d'ailleurs assez variable puisque, mises à part diverses particularités locales, on peut dire en gros que l'amplitude diminue à partir de la Manche occidentale vers la frontière espagnole d'une part, et vers le Pas-de-Calais d'autre part. La turbidité générale des eaux est beaucoup plus importante qu'en Méditerranée, en raison surtout de courants de marée, et elle a pour conséquence une "remontée" assez générale vers les niveaux superficiels des différentes limites que nous avons attribuées aux Etages.

Les facteurs biogéographiques interviennent pour différencier les biocoenoses méditerranéennes de leurs homologues atlantiques. Pour des peuplements équivalents les espèces sont loin d'être toujours les mêmes; la Méditerranée a, en propre, non seulement des espèces endémiques mais aussi, comme nous l'avons vu, un certain nombre d'espèces subtropicales (et les endémiques ne sont souvent d'ailleurs, que les subtropicales "différenciées"); par contre, dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique, nous trouvons d'une part un lot d'espèces nord-atlantiques tempérées qui n'ont pas pénétré en Méditerranée (ou n'y vivent plus à l'heure actuelle) et aussi quelques espèces boréales. Dans l'ensemble, comme nous le verrons, les biocoenoses sont très analogues, et pour celles de leurs espèces qui diffèrent, il s'agit très souvent d'espèces qui sont étroitement apparentées (vicariantes). Le peuplement végétal et animal des côtes françaises de l'ouest est moins varié mais sa densité est souvent moins importante qu'elle ne l'est en Méditerranée, du fait notamment de la plus grande richesse des eaux atlantiques en sels minéraux utilisables pour les végétaux autotrophes benthiques ou pélagiques.

L'existence des marées est, évidemment, parmi les facteurs de différenciation des deux aires maritimes envisagées, le plus important, et mérite qu'on s'y arrête un peu plus longuement. L'amplitude importante de la marée, et son rythme, ont pour conséquence un décalage important de l'espace altitudinal qu'on peut considérer comme réellement "médiolittoral" entre les substrats meubles d'une part et les substrats solides d'autre part. Sur les substrats meubles, en effet, le pouvoir de rétention d'eau du sédiment (sable ou vase), régulièrement réimmergé à chaque cycle de marée, entretient en permanence une humectation suffisante pour que des niveaux, qui correspondent altitudinalement sur substrat solide, à l'Etage Médiolittoral, présentent des peuplements indiscutablement référables à l'Etage Infralittoral. D'autre part, du fait de la régularité du mouvement des marées, l'Etage Médiolittoral des substrats durs se trouve balayé par la mer deux fois par vingt quatre heures et le déferlage, en particulier, s'y fait sentir, successivement, à tous les niveaux deux fois par cycle de marée, au lieu de connaître un maximum à la partie inférieure de l'Etage ainsi que cela s'observe en Méditerranée. Il y a donc une homogénéisation de l'Etage Médiolittoral, ce qui se traduit par l'effacement des deux horizons reconnus en Méditerranée, effacement qui est d'autant plus accusé que l'amplitude est plus forte (sur les côtes du Portugal où l'amplitude est plus faible que sur les côtes de France, l'Etage Médiolittoral est déjà moins homogène). Par ailleurs, les peuplements fondamentaux de l'Etage Médiolittoral des substrats solides sont souvent masqués par des ceintures successives (mono-

spécifiques ou oligospécifiques) de Phéophycées; les diverses espèces constituant ces ceintures sont réparties altitudinalement en fonction de leur tolérance (et parfois de leurs exigences) en ce qui concerne l'exondation. D'une façon générale d'ailleurs, dans tout l'espace exondable, la régularité des mouvements de marée fait que les transitions entre les divers Etages ou peuplements sont plus ménagées qu'elles ne le sont en Méditerranée.

Nous indiquerons en terminant cette brève introduction, que les enclaves d'un Etage au sein d'un autre Etage peuvent exister sur les côtes de Manche et d'Atlantique, exactement comme en Méditerranée.

ETAGE SUPRALITTORAL

La biocoenose de l'Atlantique et de la Manche sur substrat solide est pratiquement identique à celle de la Méditerranée. Il semble même que le lichen *Verrucaria symbalana* de la Méditerranée doive tomber en synonymie du *V. maura* atlantique. Il faut cependant signaler des cas de vicariance : par exemple l'Isopode *Ligia italica* qui parcourt les rochers supralittoraux de Méditerranée est remplacé en Atlantique et en Manche par *L. oceanica*.

En ce qui concerne les flaques permanentes situées dans l'Etage Supralittoral, nous indiquons par ailleurs qu'elles sont très différentes de celles de la Méditerranée tant à cause de l'évaporation moins forte, qu'en raison des précipitations plus fréquentes (cf. p. 119).

Sur les substrats meubles, la biocoenose des laisses à dessiccation rapide des plages méditerranéennes a son équivalent absolu sur les plages de l'Ouest. La biocoenose des laisses à dessiccation lente est représentée à la surface supérieure des schorres, et il y a un net fond commun d'espèces entre les deux aires considérées; cependant, certaines espèces communes en Méditerranée, comme l'Isopode *Tylos sardous* ou le Pulmoné *Alexia firmini*, manquent dans l'Ouest où, au contraire, les Insectes paraissent plus nombreux.

ETAGE MEDIOLITTORAL

Sur les substrats solides, nous avons dit plus haut que la grande caractéristique des côtes de la Manche et de l'Atlantique était l'uniformisation de l'Etage par confusion de deux horizons reconnus par nous en Méditerranée; il n'y a qu'une seule et même biocoenose, là où elle n'est pas masquée par les ceintures algales de Phéophycées. Ces ceintures sont, de haut en bas, les ceintures de *Pelvetia canaliculata*, *Fucus spiralis*, *Fucus vesiculosus* et *Ascophyllum nodosum* (la dominance de l'une ou l'autre de ces deux dernières espèces étant fonction du mode, *Ascophyllum nodosum* l'emportant d'autant plus que le mode est plus calme). Quant à la biocoenose elle-même, elle présente encore des cas de vicariance : par exemple, les espèces méditerranéennes *Rivularia mesenterica* et *Patella lusitanica* sont remplacées respectivement par *Rivularia bullata* et *Patella vulgata*.

Lorsqu'on passe des modes abrités aux modes battus, les ceintures de Phéophycées disparaissent et on observe nettement une biocoenose à base de Cirripèdes thoraciques, en particulier *Chtamalus stellatus*. Quand on va vers le sud, il s'y ajoute, de plus en plus nettement au fur et à mesure que l'on descend plus bas en latitude, des Mélobésiées à la partie inférieure de l'Etage, du fait de la diminution de l'amplitude des marées. Le *Lithophyllum tortuosum*, typique du médiolittoral inférieur de la Méditerranée, s'observe jusque vers l'île d'Yeu, mais, sur les côtes de Galice et au Portugal, il constitue des formations importantes et c'est la situation de celles-ci par rapport aux ceintures de Fucacées qui a permis à J. PICARD (1957, a) de fixer comme limite inférieure de l'Etage Médiolittoral les derniers *Fucus vesiculosus*, rejetant ainsi dans la frange supérieure de l'Etage Infralittoral les peuplements à *Fucus serratus*, *Bifurcaria rotunda*, et *Himantalia elongata*.

Le peuplement des microcavités à *Lasaea rubra*, que nous avons reconnu en Méditerranée et qui trouve sa réalisation optima dans les corniches de *Lithophyllum tortuosum*, se retrouve dans les mêmes conditions écologiques en Manche et en Atlantique partout où se trouvent de telles microcavités dans l'Etage Médiolittoral : dans les *Lithophyllum tortuosum* (là où ils existent), dans les tests morts des Cirripèdes thoraciques, dans les anfractuosités de la roche, dans les byssus des Moules (là où il y a Moulières importantes), dans les touffes du Lichen *Lichina pygmaea*. Par ailleurs, les surplombs médiolittoraux à *Catenella opuntia* et *Hildenbrandtia prototypus* sont bien connus en Manche et en Atlantique.

Le cas des Moulières (*Mytilus edulis* ou *M. galloprovincialis*) appelle une remarque importante. On a vu que, en Méditerranée la situation des Moules est indiscutablement infralittorale. En Manche et en Atlantique (comme d'ailleurs, d'une manière générale, sur toutes les côtes où l'amplitude moyenne des marées dépasse 1,5 m) les moulières occupent la partie inférieure de l'Etage Médiolittoral. Toutefois des recherches récentes et encore inédites de D. BELLAN-SANTINI sur les Moulières de la région de Roscoff (Finistère), montrent que la faune associée à ces Pélécy-podes renferme un pourcentage important d'espèces qu'on trouve habituellement dans les biotopes de l'Etage Infralittoral (notamment des Polychètes et des Amphipodes). Ces intrusions d'espèces infralittorales dans l'Etage Médiolittoral paraissent imputables à la rétention, à basse mer, d'une quantité importante d'eau dans les bancs de Moules, notamment lorsqu'il y a un feutrage épais de filaments de byssus.

Sur les substrats meubles, plusieurs cas sont à distinguer : sur le sable, tout d'abord, la Biocoenose méditerranéenne à *Opheelia radiata* et *Nerine cirratulus* (analysée p. 42), se retrouve. Sur les sables vaseux et les vases des milieux d'estuaires, la biocoenose des vases médiolittorales lagunaires méditerranéennes à son équivalent dans les terrasses à *Salicornia herbacea* et les pentes à *Juncus maritimus*, situées en haut de la slikke des schorres. La biocoenose des grèves de galets est également très comparable dans les deux aires envisagées.

Les graviers couverts par les croûtes de l'algue *Hildenbrandtia prototypus* qui existent sur les côtes de l'Ouest doivent également être considérés comme médiolittoraux, bien qu'ils reposent sur un infralittoral sablo-vaseux caractérisé par le Pélécy-pode *Tapes aureus* (espèce qui se trouve en Méditerranée dans les pelouses infralittorales à *Zostera*). Le caractère médiolittoral des *Hildenbrandtia* est d'ailleurs attesté par le fait qu'en Méditerranée on trouve cette algue dans l'Etage Médiolittoral de certaines grottes ou surplombs où elle se réfugie, non pour fuir un excès de lumière, mais pour rechercher des conditions hygrométriques compatibles avec ses exigences.

D'une façon générale, sur les grèves et plages, la ligne de l'horizon des sources indique la séparation entre les Etages Médiolittoral et Infralittoral.

ETAGE INFRALITTORAL

Sur les substrats solides on ne retrouve pas d'équivalent strict de la Biocoenose des Algues Photophiles de la Méditerranée, sauf peut-être dans les cuvettes à *Cystoseires*. En revanche, par suite de la turbidité des eaux liée aux marées, on observe fréquemment une biocoenose à base de Corallines, Ulves, et Rhodophycées diverses qui correspond tout à fait aux aspects de semi-pollution existant en Méditerranée. L'étude de ces peuplements confirme la conception de D. BELLAN-SANTINI sur l'unité biocoenotique de divers peuplements de substrat dur des horizons superficiels de l'Infralittoral, autrefois considérés comme autant de biocoénoses distinctes.

Les peuplements de Laminariales, si importants sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique posent un problème. Dans la première édition de ce Manuel nous avons considéré les prairies de Laminariales comme assez comparables aux prairies de Posidonies de la Méditerranée. Dans l'un et l'autre de ces peuplements végétaux, on retrouve une chute annuelle de la frondaison (encore que, chez les Laminaires, les frondes anciennes ne tombent qu'alors que les nouvelles frondes sont déjà assez développées, ce qui est moins net chez les Posidonies). Les Laminaires comme les Posidonies présentent un peuplement de la frondaison principalement à base d'Hydroïdes et Bryozoaires, et un peuplement des crampons ou rhizomes et de la roche substrat; ce dernier a des affinités circalittorales d'autant plus accusées que la frondaison en strate élevée est plus dense.

Actuellement, notre opinion est plus nuancée, en ce sens que nous pensons qu'il existe, sur les côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique, au moins deux catégories de Laminariales, eu égard aux conditions d'éclairement (lesquelles dépendent souvent plus de la turbidité que de la profondeur elle-même). La première catégorie comprend des espèces photophiles : *Saccorbiza polyschides*, *Laminaria saccharina*, *L. digitata* (= *L. flexicaulis*), *L. hyperborea* (= *L. cloustoni*); ces espèces correspondent parfaitement à l'homologie avec les herbiers de Posidonies de la Méditerranée telle qu'elle est exposée dans le paragraphe précédent. La deuxième catégorie comporte des espèces euryphtiques et n'est représentée, dans l'état actuel de nos connaissances, sur les côtes françaises, que par la seule *Laminaria ochroleuca*; cette espèce ne paraît atteindre le niveau des basses mers de grande vive-eau qu'exceptionnellement. Son caractère euryphtique est prouvé par l'étude des gisements méditerranéens de l'espèce, observés en mer d'Alboran vers 40 m de profondeur; les jeunes individus en effet

prospèrent sur les rochers en sous-strate d'individus plus grands (et qui atteignent 8 m de long) dans une pénombre analogue à celle qui règne normalement vers 70 m de profondeur. Il apparaît donc que *L. Ochroleuca* vit indifféremment, en Méditerranée du moins dans l'Etage Infralittoral et dans l'Etage Circalittoral (J.M. PERES - 1961).

Tout permet de croire qu'il en est de même ailleurs.

En l'état actuel de nos connaissances, il ne nous est pas possible de dire si les côtes françaises de la Manche et de l'Océan possèdent des Laminariales véritablement sciaphiles, c'est-à-dire circalittorales, comparables à la *Laminaria Rodriguezii* de la Méditerranée.

Quant à la Biocoenose Portuaire, elle est très analogue dans les deux aires considérées.

Sur les substrats meubles, il convient d'abord de remarquer qu'il ne paraît guère y avoir de grèves infralittorales de galets; ceux-ci étant refoulés par les marées à des niveaux plus élevés correspondant à l'Etage Médiolittoral.

En ce qui concerne les substrats à grain fin avec végétation, les pelouses de Zostères sont bien entendu équivalentes dans les deux aires maritimes.

Sur les substrats sableux et sablo-vaseux dépourvus de végétation, les homologues, bien que moins aisées à trouver, existent cependant. Il semble qu'on puisse retenir les correspondances suivantes :

1°) Sur la "haute plage" de la Manche et de l'Atlantique se trouve dans les sables fins plus ou moins vaseux, une communauté à *Cardium edule*, *Arenicola marina* et *Nephtys hombergi* sans homologie avec les peuplements méditerranéens. Par contre la Biocoenose méditerranéenne Lagunaire Euryhaline et Eurytherme, se retrouve sous un aspect presque identique sur la côte atlantique dans certaines stations à *Ruppia maritima*, avec *Cardium lamarcki*, *Hydrobia ulvae*, *Idotea viridis*, *Sphaeroma rugicauda*, etc.

2°) Sur la haute et moyenne plage on peut observer aussi une communauté avec les Pélécy-podes *Scrobicularia plana*, *Macoma baltica*, *Alba tenuis*, la Polychète *Nereis diversicolor* et l'Amphipode *Corophium volutator*. Cette biocoenose paraît correspondre en premier lieu à une nette dessalure, mais aussi à un mode généralement abrité, entraînant une dominance des mangeurs de détritus (*Macoma*, *Alba*) alors que, dans la communauté normale de la haute plage, prédomine *Cardium edule* qui est un mangeur de matières en suspension. Cette communauté peut présenter deux faciès : - un faciès des vases sableux, sous salinité assez diminuée, où abonde *Mya arenaria*; - un faciès des vases molles sous salinité assez diminuée, où abondent *Scrobicularia piperata*.

Il semble que dans la région de Roscoff, ces deux communautés (à *Cardium edule* - *Arenicola marina* d'une part, à *Scrobicularia plana* d'autre part) soient bien distinctes, et correspondent à des conditions ambiantes, encore à préciser dans le détail, mais où le facteur salinité joue le rôle prédominant.

En revanche, dans les horizons superficiels des plages de la Mer du Nord, et plus particulièrement sur les côtes danoises, où PETERSEN a effectué ses mémorables recherches, il semble que ces deux communautés soient très généralement confondues dans les mêmes stations, et ceci pour des raisons que nous sommes encore incapables de préciser.

3°) Sur la "basse plage" enfin et jusqu'à quelques mètres (et localement 15-20 m) au dessous des basses mers de grande vive-eau (localement 15-20 m), débutent des populations généralement à base de Pélécy-podes et dont les nombreux faciès seraient encore à étudier. Au niveau des horizons exondables qui constituent la basse plage proprement dite, il y a tantôt des peuplements à dominance de Pélécy-podes mangeurs de matières en suspension (*Macridae* et *Solenidae*) lorsque les courants sont importants, tantôt au contraire des peuplements à base de Pélécy-podes mangeurs de détritus du fond là où les courants sont moins vifs et laissent subsister un film suffisamment riche à la surface du sédiment. Le mode n'est pas seul à intervenir dans la distribution des espèces, et il est certain que le classement du sédiment joue également un rôle, ainsi que d'autres facteurs qui sont à peine soupçonnés à l'heure actuelle.

Nous avons dit précédemment (p. 58) qu'on pouvait individualiser en Méditerranée entre 0 et 2,5 m de profondeur une Biocoenose des Sables fins superficiels à *Tellina tenuis*, Polychètes diverses, etc. Cette biocoenose retrouve exactement son homologue sur la basse plage des côtes françaises de la Manche et de l'Océan, avec *Tellina tenuis*, *Donax vittatus*, *Echinocardium cordatum*, *Sipunculus nudus*, etc., sur des sables généralement assez purs et assez remués par le déferlage des vagues. Cette biocoenose paraît présenter divers faciès dont les principaux sont de Pélécypodes *Solenidae* avec *Lutaria*, *Clymene*, etc. : - sur sables fins en mode agité ou même battu, le faciès de *Ensis siliqua* et *Pharus legumen*; - sur sables fins, plus abrités et passant même à des sables vaseux, le faciès de *Ensis ensis* et *Solen marginatus* (ces deux espèces peuvent d'ailleurs se retrouver dans les herbiers de *Zostera*) (cf. plus loin).

La grande biocoenose des Sables fins terrigènes déjà décrite en Méditerranée (p. 57) a son homologue dans les mers de l'Europe nord-occidentale, où elle paraît exister surtout dans les horizons non exondables; cependant sur certaines plages de Bretagne, on peut atteindre aux basses-mers de vives-eaux un horizon où elle est déjà présente. Elle est bien connue depuis les travaux de PETERSEN sur les fonds de sable généralement peu vaseux, aux eaux toujours bien claires et de salinité généralement non diminuée, sous le nom de "Communauté à *Venus gallina*". A côté de cette espèce on trouve aussi *Tellina fabula*, *Cultellus pellucidus*, *Philine aperta*, des Polychètes diverses, *Echinocardium cordatum*, *Ophiura albida*, etc. D'après HAGMEIER (1951) cette communauté (qui a pour nous la valeur d'une véritable biocoenose) peut présenter dans les mers de l'Europe boréale, deux faciès essentiels : - un faciès à dominance de *Venus gallina*, sur sables assez purs; - un faciès de *Spisula subtruncata* sur sables plus vaseux.

Localement, lorsque le sable de la basse plage est grossier ou même mêlé de petits graviers (et un peu vaseux) en mode assez abrité, on trouve parfois en abondance des *Tapes*; *T. decussatus* paraît tolérer particulièrement bien les sédiments assez réducteurs.

Ces formations, beaucoup plus répandues en Manche qu'en Méditerranée, font partie de ce grand ensemble que nous avons appelé la Biocoenose des Sables Vaseux Superficiels en Mode calme (cf. p. 54), et dont nous avons décrit de nombreux faciès méditerranéens dont justement les faciès de *Tapes*, mentionnés ci-dessus, et le faciès de *Zostera nana*, également représenté en Manche.

L'homologie des Herbiers de Zostères de la Manche est plus délicate. On ne peut assimiler les herbiers de *Zostera marina* à ceux de *Posidonia oceanica*, notamment en raison de la croissance principalement verticale, des rhizomes de la seconde et de l'évolution dans le temps qui en découle pour le peuplement. D'autre part les herbiers de *Zostera bornemanniana* de la Méditerranée (qui ne sont qu'un faciès de la Biocoenose des Sables Vaseux Superficiels de Mode Calme, sont trop limités pour qu'on puisse y chercher un terme de comparaison avec les herbiers de *Zostera marina* qui constituent sur les côtes de l'Europe nord-occidentale un peuplement très répandu et couvrant des surfaces importantes.

Il faut signaler ici que J.C. BLOIS, J.M. FRANCAZ, M. et S. GAUDICHON et L. LE BRIS (1961) ont mis en évidence dans les herbiers de *Z. marina* de la région de Roscoff une évolution continue de l'ensemble formé par le substrat et les Zostères, évolution qui met en jeu des phénomènes d'ensablement, d'érosion, de creusement de cuvettes; de réinstallation après disparition, etc. Le contour détaillé des Herbiers est donc irrégulier et assez variable, mais l'équilibre dynamique se traduit par une certaine stabilité d'ensemble, au moins apparemment. L'installation des Herbiers de *Zostera marina* se fait d'abord en plaques surélevées; puis se différencient deux sortes d'unités morphologiques : des banquettes en saillie d'une part, des cuvettes d'autre part; l'influence des Phanérogames sur la composition du sédiment est indiscutable et se traduit par un meilleur classement et un accroissement des particules fines et des précolloïdes.

Le fait, enfin, que les herbiers de *Zostera marina* sont exondables doit être souligné. Le rôle protecteur que joue, à la basse mer, l'écran des feuilles de Zostères et du tapis algal qui est associé aux Phanérogames assure à bon nombre d'espèces une protection certaine contre un éclaircissement trop vif, ou contre des fluctuations trop importantes de divers facteurs ambiants (température et salinité notamment). Diverses espèces épigées s'en trouvent favorisées et la différence qui existe entre le peuplement des sables vaseux sans Zostères et ceux qui en supportent, tend à nous faire considérer les Herbiers de *Zostera marina* comme une Biocoenose autonome, plutôt que comme un simple faciès de celle des Sables Vaseux Superficiels de Mode Calme.

Une meilleure connaissance des diverses modalités de cette dernière Biocoenose en Manche est souhaitable pour apprécier la valeur de cette interprétation.

Les Biocoenoses non climatiques, indépendantes de l'étagement telles que nous les avons décrites en Méditerranée (Chap. VII, p. 71) présentent en Manche des analogies sinon même de véritables homologies.

La Biocoenose des Sables et Fins Graviers sous Influence de Courants de Fond, bien connue en Méditerranée sous le nom de "Sable à *Amphioxus*" a été signalée de longue date en Manche comme en Mer du Nord, CABIOCH (1961) l'a récemment redécrite sous le nom de "Communauté à *Venus fasciata*", on l'on retrouve, parmi d'autres, des espèces que nous avons déjà signalées comme caractéristiques : *Arcopagia crassa*, *Branchiostoma lanceolatum*, etc. Il semble que le peuplement que CABIOCH distingue du précédent sous le nom de "Communauté à *Venus casina*" ne soit qu'un simple aspect de la biocoenose précédente. Quand on compare les listes qualitatives globales de l'un et l'autre de ces peuplements on constate qu'ils sont fort analogues et que seules les espèces dominantes diffèrent. Il convient aussi de remarquer que ces peuplements à *Amphioxus* de la Manche présentent quelques affinités, du point de vue faunistique avec ce que nous avons décrit en Méditerranée sous le nom de Fonds Détritiques côtiers. En Méditerranée, la distinction des deux biocoenoses est très nette; en Manche elle l'est beaucoup moins et certaines espèces paraissent passer aisément de l'une à l'autre. Ceci semble tenir au fait que la distribution de telles espèces est conditionnée par la turbidité de l'eau au niveau des sédiments, soit (et cela indifféremment) parce que celle-ci conditionne la teneur élevée de la couche superficielle du sédiment en particules fines, soit parce que les exigences alimentaires sont telles, pour certains mangeurs de matières en suspension, qu'il faut que l'apport de particules alimentaires soit très important.

En Méditerranée, en règle générale, les eaux sont relativement limpides par suite de la décanation rapide des particules fines, ce qui correspond à un envasement faible du sédiment, sauf exceptions locales (sables à *Amphioxus*); au contraire, en Manche, l'incessant mouvement des courants de marée peut maintenir les particules (organiques ou minérales) en suspension, et des eaux de turbidité élevée peuvent parfaitement circuler au dessus d'un sédiment "propre".

Signalons en passant (cf. aussi p. 115) que la "Communauté à *Dendrodoa grossularia* (forme isolée) et *Smittina trispinosa*" décrite par CABIOCH sur des cailloutis graveleux et des graviers plus ou moins sableux, n'est, à notre sens, qu'un simple faciès d'épifaune de la Biocoenose des Sables Grossiers et Fins Graviers sous Influence de Courants de Fond dont nous venons de discuter.

Les Fonds à *Corbula gibba* de CABIOCH (1961) (qui sont apparentés à la Communauté à *Abra alba* bien connue de la mer du Nord) rappellent beaucoup notre Biocoenose des Fonds Meubles Instables (cf. p. 73), quoiqu'on y observe quelques formes appartenant à la Biocoenose des Sables Fins Terrigènes bien calibrés (p. 57) et même quelques espèces habituellement préférentielles en Méditerranée des substrats vaseux. Il est probable que, ici encore, la turbidité entretenue dans les eaux doit jouer un rôle essentiel dans la distribution d'un bon nombre d'espèces.

ETAGE CIRCALITTORAL

Sur les substrats solides ne découvrant jamais, on trouve en Manche et en Atlantique, des formations homologues de la biocoenose méditerranéenne Coralligène (sous sa forme que nous avons appelée "coralligène d'horizon inférieur de la roche littorale"). Le peuplement en est plus pauvre à tous les points de vue, surtout en ce qui concerne algal; en revanche, les grands Bryozoaires calcifiés y sont assez abondants, ainsi que diverses Eponges dressées et ramifiées (*Axinella*, *Raspailia*, *Stelligera*) et souvent aussi la Gorgone *Eunicella verrucosa*.

Les grottes en surplomb à éclaircissement diminué, accessibles lors des basses mers de grande vive-eau paraissent appartenir à la même biocoenose, mais certaines espèces, souvent abondantes sur les haut-fonds immergés en permanence (appelés en Manche "basses") paraissent y manquer, par exemple *Eunicella verrucosa*, etc., et les Eponges ramifiées y sont moins nombreuses. Dans ces grottes en surplomb, c'est surtout au plancher qu'on retrouve un peuplement coralligène assez typique mais appauvri; sur les parois et le plafond on observe un faciès caractérisé par la large dominance (souvent plus de 90% de la surface) de l'Ascidie *Styelidae*, *Dendrodoa grossularia* (forme sociale).

En revanche le "Coralligène de Plateau" de la Méditerranée paraît sans équivalent, au moins dans la Manche. En effet, il ne semble pas y avoir de substrats solides issus de concrétionnements, peut-être en raison d'une carence en Mélobésiées propres à assurer une telle activité, et probablement aussi parce que la turbidité plus grande des eaux ne permet la vie des algues susceptibles de réaliser une consolidation qu'à des profondeurs où l'agitation issue des houles ou des courants de marée est encore suffisante pour gêner ou pour empêcher cette consolidation.

Des équivalents de l'aspect précoraligène de la biocoenose coralligène, avec dominance de la fraction algale du peuplement existent en Manche et en Océan dans les stations où l'éclairement est moins franchement diminué. Sans doute les peuplements de *Laminaria ochroleuca* rentrent-ils dans cette catégorie (cf. p. 79).

La Biocoenose de la Roche du Large à *Dendrophyllia cornigera* existe en Atlantique; ce Madréporaire peut, en raison de la forte turbidité remonter jusqu'à des profondeurs assez faibles (60 m à l'entrée de la rade de Vigo).

La riche faune d'Eponges avec *Terebratula vitrea*, des Antipathaires, etc., que nous y avons décrite en Méditerranée (p. 82) paraît exister également, si l'on en juge d'après quelques photographies sous-marines et quelques prélèvements effectués en particulier sur le Banc du H.M.S. "Hyères".

Contrairement à ce que nous avons décrit dans la première édition de cet ouvrage, les peuplements circalittoraux de substrat meuble de la Manche et du proche Atlantique ne se laissent pas aisément rapprocher de ceux que nous avons décrits en Méditerranée.

Les peuplements des Fonds Détritiques Côtiers, en particulier, sont très difficiles à rapprocher des peuplements méditerranéens sur substrats comparables. Les amendements apportés récemment par J. PICARD (p. 91) à la délimitation de ces peuplements rendent la recherche des homologies plus malaisée encore, jusqu'à l'exécution de recherches nouvelles.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble que les Fonds Détritiques côtiers de l'Atlantique Nord-oriental entrent dans la catégorie de ce que J. PICARD appelle, en Méditerranée, les Fonds Détritiques Envasés (D.E.) (p. 91). Ces Fonds Détritiques Envasés des côtes atlantiques présentent certainement de nombreux faciès, mais leur étude reste encore à faire. Tout au plus peut-on donner actuellement les indications suivantes :

- Il y a, sur fonds de sables grossiers et de graviers, des faciès à grands Pétoncles. Ceux-ci paraissent présenter au moins deux modalités, l'une où domine *Chlamys opercularis*, l'autre où domine *Pecten maximus*.

- En ce qui concerne le maërl, que R. JACQUOTTE (1962) a sommairement réétudié en Manche, récemment, par comparaison avec les fonds de maërl de la Méditerranée, on retrouve bien entendu les deux *Lithothamnium* (*L. calcareum* et *L. solutum*), mais les Echinodermes (surtout les Ophiuridés), y sont moins nombreux et moins variés qu'en Méditerranée. Les Crustacés, en revanche, sont mieux représentés, avec dominance numérique de *Anapagurus byndmanni*, *Porcellana longicornis*, *Melita gladiosa*, etc.

Dans l'ensemble la faune du maërl breton est nettement moins riche que celle du même biotope en Méditerranée. Il faut noter aussi qu'il semble bien que les *Lithothamnium* puissent être surimposés en épiflore à la Biocoenose des Sables et Graviers sous Influence de Courants de Fond ("Sables et graviers à *Amphioxus*"). En d'autres termes le faciès du maërl en Manche et en Atlantique ne serait pas lié aux Fonds Détritiques Côtiers comme c'est le cas en Méditerranée.

C'est intentionnellement que nous ne retenons plus comme faciès des Fonds Détritiques Envasés les fonds de graviers grossiers et irréguliers où la dimension de ces particules minérales où des débris coquilliers permet l'installation d'une épifaune assez importante (*Hydrallmania falcata*, *Calyptraea sinensis*, *Dendrodoa grossularia* etc.) avec *Chlamys varia*; ces fonds paraissent représenter comme nous l'avons dit précédemment (p. 114) un faciès d'épifaune largement indépendant du peuplement endogé, et qui paraît le plus souvent associé à la Biocoenose des "Sables et Graviers à *Amphioxus*". Quand aux fonds de petits galets à *Ophiothrix fragilis*, ils ne peuvent être homologués au faciès à *Ophiothrix quinquemaculata* du Détritique Côtier de la Méditerranée et appellent encore des recherches.

Les Vases Terrigènes Côtiers de l'Atlantique nord-oriental sont encore fort mal connues du point de vue biocoenotique. En première approximation, il semble qu'on y trouve sensiblement les mêmes éléments faunistiques, avec toutefois quelques cas de Vicariance (par exemple, l'Holothurie *Stichopus regalis* de Méditerranée est remplacée en Atlantique par *Stichopus tremulus*). Les faciès eux-mêmes sont très analogues. On connaît en Atlantique ou en Mer Celtique une série de faciès réferables :

1°) au groupe des faciès de vases molles à sédimentation rapide et dépourvus d'épifaune sessile ou pivotante : faciès à *Turritella tricarinata* f. *communis* et faciès à *Oerstergrenia digitata*;

2°) au groupe des faciès de vases gluantes à sédimentation moins rapide : faciès à formes pivotantes (*Virgularia mirabilis*, *Pennatula phosphorea*) et faciès à formes sessiles (*Pteria birundo* et *Diazona violacea*).

La Biocoenose des Fonds Détritiques du Large, absente bien entendu de la Manche, appelle encore en Atlantique de sérieuses recherches. Apparemment le peuplement y est assez analogue à ce qu'on observe en Méditerranée, quoique *Leptometra phalangium* y soit ici remplacé par *L. celtica*; mais il n'est pas certain que cette dernière espèce soit une bonne caractéristique, car on la rencontre de plus, au moins le long de la côte algérienne, dans l'étage bathyal. En outre, il faut accueillir avec prudence les données de la littérature, car il semble que les deux espèces aient été souvent confondues. Le faciès à grands Hydroïdes (*Nemertesia ramosa*, *Diphasia* sp.) dotés d'une riche épifaune et associés à de gros Gastéropodes (*Ranella*, *Morio*) est assez répandu et rappelle beaucoup le faciès à *Lytocarpia myriophyllum* des Fonds Détritiques du Large de la Méditerranée.

Dans l'Etage Bathyal enfin, on retrouve, en Atlantique, les deux biocoenoses fondamentales que nous avons décrites pour la Méditerranée p. 102, mais elles paraissent être beaucoup plus riches. La Biocoenose des "Coraux Blancs" sur substrat dur en particulier, montre un plus grand développement des Madréporaires ahermatypiques et surtout une faune d'accompagnement beaucoup plus variée, notamment en ce qui concerne les Annélides Polychètes et les Crustacés. Les difficultés de dragage font que cette faune est même assez mal connue.

Un autre peuplement des substrats durs de l'étage bathyal a été décrit récemment par A.J. et E. SOUTHWARD (1958) sur le talus continental du S-W des Iles Britanniques. Ce peuplement est à base de Cirripèdes et paraît comporter deux horizons. Le premier, vers 900 - 1250, renferme en abondance *Verruca recta* et *Ilexasma hirsutum* ainsi qu'une Eponge du genre *Hymedesmia*; on y trouve aussi quelques Madréporaires solitaires. L'Holothurie *Psolus squamatus*, les Brachiopodes *Hispanirhynchia cornea* et *Dallina septigera*, l'Echinide *Stereocidaris ingolfiana* et des *Ophiactis* et *Ophiacantha* analogues à celles de la biocoenose des grands Coraux. Le second horizon vers 1500 - 1800 m, montre encore *Verruca recta*, des *Ophiacantha* et *Ophiactis* mais le reste du peuplement est différent, avec un Brachiopode du g. *Platidia*, le Madréporaire *Anisopsammia rostrata*, Le Décapode *Munida microphtalma*, et les Echinodermes *Korethraster hispidus* et *Hypsecrinus* sp. On ne possède évidemment pas assez de renseignements sur ces épifaunes bathyales de substrat dur à base de Cirripèdes pour en apprécier le degré d'indépendance; il se peut qu'il s'agisse d'un simple faciès de la biocoenose des grands Madréporaires coloniaux profonds. Les différences de peuplement des roches bathyales pourraient être en rapport avec les différences dans la vitesse des courants régnant au voisinage du fond et aussi avec des différences dans la nature minéralogique du substrat (les massifs de Coraux profonds semblent ne s'installer que sur des roches non calcaires (Pérès - 1961).

La Biocoenose des Vases Bathyales, dont nous avons précisé les limites par rapport à l'étage abyssal (p. 7) est également tant en espèces qu'en individus, plus riche dans l'Atlantique que dans la Méditerranée, et les faciès que nous avons caractérisés pour cette dernière mer semblent avoir tous leur équivalent atlantique; il est inutile d'en redonner ici l'énumération qui figure p. 103 à 105. Les espèces sont souvent identiques mais il y a des cas de vicariance, par exemple *Kophobelemnon leuckarti* de la Méditerranée est remplacé en Atlantique par *K. stelliferum*. Les fonds à *Isidella elongata* sur vases compactes sont parmi les mieux connus en Atlantique, et les faunes de Crevettes, et surtout de Poissons, qui y sont associées sont beaucoup plus riches et variées qu'en Méditerranée. Les peuplements signalés en Atlantique de grands Crinoides pédonculés (*Rhizocrinus*) paraissent être apparentés à ceux que nous avons signalés en Méditerranée dans les aires de décantation et qui y sont caractérisés par des Hexactinelles; ces faciès à Hexactinelles (*Pheronema*, *Hyalonema*) sont d'ailleurs fréquents en Atlantique.

D'une façon générale il semble que le peuplement des vases bathyales topographiquement voisines des massifs de Coraux blancs (qui sont très discontinus mais beaucoup moins espacés qu'en Méditerranée) montre un net maximum de richesse, en rapport évidemment avec l'abondante source de matières organiques que représentent ces massifs de Coraux profonds.

APPENDICE

PEUPLEMENT DES FLAQUES A SALINITE VARIABLE DE L'ETAGE SUPRALITTORAL

L'Etage Supralittoral en faciès rocheux présente très généralement des flaques de dimensions variables, situées au dessus du niveau des plus hautes eaux, et qui sont alimentées d'une part par les précipitations atmosphériques, d'autre part par les embruns ou les vagues lorsque la mer est forte.

Ce milieu a été étudié pour la première fois par ISSEL (1918) dans la région de Gênes, et plus récemment dans le Golfe de Marseille par E. ROSSIGNOL-FABRE, au travail, resté inédit et inachevé, de laquelle nous avons fait de larges emprunts, ainsi que par E. VACELET-PANIS (1959) dont les recherches sont encore en cours.

Bien que les espèces les plus caractéristiques de ces flaques mènent, en majorité, une vie pélagique, nous envisageons ici ce peuplement en raison même des stades de résistance aux modifications des conditions du milieu, stades de résistance fixés ou reposant, pour la plupart, sur les parois ou sur le fond.

1°) LE MILIEU PHYSICOCHIMIQUE :

En général ces flaques sont de taille assez restreinte et leur volume n'excède guère quelques dizaines de litres avec une profondeur atteignant au maximum quelques décimètres. Ce faible volume implique une grande sensibilité aux variations des facteurs météorologiques : température, vent, pluie, évaporation, luminosité. Ces facteurs, en dehors de leurs oscillations saisonnières, sont sujets, à des variations brusques et répétées. Le milieu se trouve ainsi constamment modifié dans ses caractères physicochimiques. Si on se place au point de vue des variations saisonnières on peut dire que, d'une manière générale, en automne et en hiver l'abondance relative des précipitations fait varier la salinité au point que l'eau des flaques peut être à peu près douce ($d = 1,020$, soit 2-3 g de sels par litre), alors qu'en été l'évaporation active fait monter la densité jusqu'aux environs de 1,220, (soit environ une salinité de 300 ‰ - ISSEL). Au delà de cette concentration la cristallisation commence et les proportions respectives des sels qui restent en solution sont modifiées par rapport à celles qui sont normales dans l'eau de mer.

A l'échelle saisonnière les écarts de température sont très importants; E. VACELET (1959) a noté pour une flaque des températures extrêmes de 6,8° C (janvier) et 26°,6 (juillet). La plus grande proximité de la mer et l'importance plus grande du volume de la flaque diminuent les écarts; l'exposition par rapport aux vents dominants et la durée d'ensoleillement (fonction de la microtopographie) interviennent également.

La chlorinité est sous la dépendance de l'alimentation des flaques (dépendant des embruns et des précipitations). Elle a dépassé plusieurs fois 37 ‰ au cours des observations de E. VACELET (1959) alors que celle de l'eau de mer était de 20,34 ‰ \pm 1,66. E. FABRE a noté des salinités allant jusqu'à 297,6 ‰. Bien entendu après des périodes de précipitations intenses, il peut y avoir des chlorinités très faibles. D'autre part il faut noter que la stratification des flaques peut être très importante; E. VACELET a noté dans une même flaque des différences de chlorinité approchant 33g/‰.

Le facteur principal déterminant l'évolution du taux des chlorinités est l'isolement plus ou moins étroit de la flaque (fonction de la distance au rivage, de l'altitude et de l'orientation par rapport aux vents dominants). Les chlorinités trouvées après les périodes non perturbées dépendent de la température et de la surface d'évaporation. Pour la chlorinité, comme pour la température, le facteur essentiel est l'exposition.

La teneur en Oxygène dissous de l'eau des flaques est très variable. Dans l'ensemble on peut dire que les basses teneurs en O_2 correspondent aux températures et aux chlorinités élevées, mais les conditions physico-chimiques ne suffisent pas à expliquer les fluctuations de l'Oxygène dissous; les peuplements végétaux, plus ou moins denses, ont, par leur assimilation chlorophyllienne, un rôle important.

Le pH est assez variable. Comme pour l'Oxygène dissous, ses fluctuations sont surtout d'origine biotique. En principe il augmente en période d'évaporation jusqu'au moment où le maximum des populations végétales est atteint; à ce moment, l'activité bactérienne s'exerçant sur les détritiques organiques amène un abaissement du pH.

Enfin une des caractéristiques essentielles des flaques supralittorales est leur stratification (à laquelle il a déjà été fait allusion précédemment d'ailleurs). D'après E. VACELET (1959) on doit, dans une flaque distinguer trois couches :

- Une couche de surface, directement soumise aux variations climatiques générales, et, par suite, plus directement réchauffée ou refroidie que le reste de la flaque. La chlorinité y augmente plus vite en période d'évaporation, et l'Oxygène dissous provient à la fois des peuplements végétaux et des échanges avec l'atmosphère.

- Une couche profonde, où les variations de température sont atténuées, mais où la chlorinité peut augmenter très rapidement grâce à la chute, le long des parois, d'eaux superficielles devenues plus denses par évaporation. L'activité photosynthétique des végétaux (plus abondants dans cette couche) fait que la teneur en oxygène dissous y est supérieure, ainsi que l'alcalinité.

- Une couche intermédiaire, qui est la dernière intéressée par les fluctuations et qui est la plus pauvre en Oxygène, car les peuplements végétaux y sont particulièrement clairsemés. Les échanges entre la couche de surface et la couche profonde ne se font que rarement par la couche intermédiaire qui apparaît réellement "isolée".

2°) LE PEUPLEMENT

Les êtres vivants des flaques supralittorales à salinité variable peuvent être répartis en deux catégories : ceux qui sont plus ou moins parfaitement adaptés aux conditions particulières du biotope c'est-à-dire qui sont eurythermes, euryhalins, et tolèrent de faibles concentrations en Oxygène dissous, et ceux qui ne sont pas adaptés.

A - ESPECES ADAPTEES

En ce qui concerne les Végétaux tout d'abord, la présence de Phytoflagellés est connue depuis longtemps (ISSEL - 1908). Les formes les plus communes paraissent être *Carteria subcordiformis* des *Cryptomonas* et des *Chlamydomonas*. FELDMANN (1937) a étudié les flores successives de Volvocales en fonction des salinités croissantes, et montré que, *Stephanoptera gracilis* domine quand la salinité est élevée, et *Dunaliella salina* lorsque l'eau arrive au voisinage de la saturation; E. VACELET (1959) a montré qu'il y a également en abondance des Diatomées et des Dinoflagellés, lesquels, sans être permanents, sont cependant fort bien adaptés. Parmi les Dinoflagellés, les Gymnodiniens *Oxyrrhis marina*, *Gymnodinium* sp., *Amphidinium* sp., sont souvent très abondants.

Il y a un cycle de la végétation des flaques extrêmement net. En principe, ce cycle se déroule parallèlement à celui des phytoplanctons de mer libre, quoique les poussées préestivales et estivales soient plus précoces dans les flaques. Les fortes valeurs de la température et de la chlorinité, en provoquant la disparition de la plupart des espèces marines inadaptées, amènent, par suppression de la concurrence, un hyperdéveloppement des espèces "adaptées" survivantes.

Les Protistes hétérotrophes sont représentés par des Ciliés. Deux espèces sont communes dans les flaques de la région de Marseille : *Fabrea salina* et *Condylostoma patens*. La première est une forme connue des marais salants, qui paraît mal supporter les salinités inférieures à celle de la mer; très rare en hiver, elle abonde de juillet à septembre et paraît supporter alors des salinités allant jusqu'à 200 ‰ avant de s'enkyster. *Condylostoma patens* est un Hétérotriche rampant qui, au contraire,

affectionne les salinités proches de celle de la mer et connaît donc son maximum au printemps et en automne, mais peut cependant résister jusqu'à 60‰. E. VACELET a trouvé de nombreuses autres formes, très bien adaptées, de ce groupe, notamment les Hypotriches *Euplotes trisulcatus* et *Uroleptus* sp., l'Hétéotriche *Condyllostoma rugosum* et les Holotriches *Cyclidium* sp. et *Coleps* sp.

Parmi les Rotifères, ISSEL indique comme assez caractéristique des flaques *Pterodina clypeata*, forme susceptible, comme beaucoup de Rotifères d'ailleurs, de passer à l'état de vie ralentie à l'abri de la lorica lorsque les conditions deviennent défavorables. A Marseille, l'apparition de cette espèce est printannière et fugace, mais E. ROSSIGNOL-FABRE a récolté presque toute l'année une autre espèce : *Diglena marina*.

Un Nématode libre, certainement très bien adapté, découvert par E. ROSSIGNOL-FABRE dans les flaques du littoral marseillais, est *Stenolaimus lepturus*, qui forme des populations denses en été pour des salinités allant de 35 ‰ à 75 ‰.

Parmi les Crustacés, nous trouvons un Copépode marin, mais dont les populations atteignent dans les flaques une densité extraordinaire : *Harpacticus (Tigriopus) fulvus*. Le mâle présente des antennes subchéliformes qui lui permettent de saisir la femelle au moment de l'accouplement. *Harpacticus fulvus* est par excellence, l'animal type de ces flaques littorales. Certes, la salinité optimale de l'espèce se situe entre 38 et 45 ‰, mais les *Harpacticus* restent assez actifs et se reproduisent à des salinités supérieures. Cependant, au fur et à mesure que la densité s'élève, les *Harpacticus* tendent de plus en plus à se localiser sur le fond de la flaque, et font des incursions de plus en plus brèves et de plus en plus rares dans les couches moyennes ou superficielles de la flaque. Le fond de celle-ci montre alors parfois, un véritable tapis d'*Harpacticus* grouillant en tous sens. Lorsque la salinité croît dans de fortes proportions, par exemple au delà de 100 ‰, l'activité de ces Copépodes diminue encore et vers 180 ‰, les rares individus restant sont très peu actifs. ISSEL a fait des expériences qui tendent à mettre en évidence un état de vie latente précédant la mort. Si, alors on inquiète l'animal, il ne se déplace plus comme il le fait aux concentrations inférieures, mais se borne à mouvoir faiblement ses appendices. Les *Harpacticus* à l'état de vie latente peuvent reprendre toute leur activité si on les replace dans un milieu moins concentré, par exemple dans l'eau de mer.

ISSEL a fait l'expérience qui consiste à prélever tous les jours dans un milieu à la densité : $d = 1,139$ (et maintenu à celle-ci), 20 spécimens qu'il place dans l'eau de mer. Les résultats de cette expérience sont résumés dans le tableau ci-après :

Nombre d'individus prélevés	Nombre d'individus revenant à la vie	Temps nécessaire pour atteindre l'activité complète	Nombre de jours écoulés depuis l'immobilité complète
20	20	6 minutes	4
20	8	13 -	16
20	4	20 -	19
20	1	2 heures	22

Donc, plus la vie latente se prolonge, plus le retour à l'activité est long, plus les chances de survie sont faibles. A partir de 22 jours de vie latente, la reviviscence se manifeste parfois, mais elle est incomplète et brève, et la mort survient toujours.

Si expérimentalement, on brusque le passage des *Harpacticus fulvus* d'une eau de salinité correspondante à l'optimum dans une eau très concentrée, les Copépodes supportent beaucoup moins bien l'élévation de salinité et la durée de vie latente est beaucoup plus brève. Le passage expérimental de l'eau de salinité optimale à l'eau douce ou presque douce a, pour les *Harpacticus* des conséquences encore plus désastreuses, et c'est à peine si on peut alors parler d'une période de vie latente. E. ROSSIGNOL-FABRE estime que la mort des *Harpacticus* se situe vers 230 ‰. ISSEL a émis l'hypothèse que les phénomènes de vie latente qu'il a observés chez *Harpacticus fulvus* seraient dus à des phénomènes de déshydratation par concentration en milieu liquide. L'*Harpacticus* céderait de l'eau au milieu ambiant.

Cette hypothèse (comme tout ce qui concerne d'ailleurs les échanges gazeux des *Harpacticus* en milieu normal ou concentré) reste à étudier avec tout l'arsenal des techniques modernes.

Une chose certaine, en tout cas, est que les oeufs des *Harpacticus fulvus* ne sont, en aucun cas, capable de résister aux conditions de salinité qui amènent la mort des adultes. Lorsqu'une flaque (naturelle ou expérimentale) est parvenue à la salinité qui est mortelle pour les *Harpacticus* ou encore à l'évaporation complète, la remise en eau de la flaque par les précipitations (même à la salinité optima) ne sera suivie d'aucune apparition des Copépodes. Pour que les *Harpacticus* réapparaissent dans la flaque il faut que celle-ci soit "réensemencée" par les vagues.

Un autre Crustacé trouvé par E. ROSSIGNOL-FABRE dans les flaques du littoral marseillais serait bien adapté (beaucoup moins parfaitement, évidemment, que *Harpacticus fulvus*) à la vie des flaques. Il s'agit de l'Amphipode *Allorchestes aquilinus*. Cette espèce, en effet, se reproduit bien dans les flaques et supporte des salinités excédant 65‰, mais elle prospère surtout en mer libre entre les galets.

La classe des insectes fournit un nouvel élément très caractéristique du peuplement des flaques à salinité variable : le genre *Ochtebius*. Ces petits Coléoptères de la famille des *Hydraenidae* mesurent environ 2 mm. De couleur brun-noir, ils présentent, à la face ventrale de leur abdomen, un feutrage de poils qui leur permet d'emmagasiner une bulle d'air. L'*Ochtebius* ne nage pas, mais marche en s'agrippant aux parois ou au fond de la flaque (quand celui-ci par exception n'est pas couvert d'une couche épaisse de vase et de détritiques organiques divers); s'il relâche son étreinte, ou si on le met en pleine eau, sa bulle d'air le fait remonter; il se déplace alors sous la surface de séparation eau-air, à l'inverse des *Gerris*, des Hydromètres, des Véliens, des *Halobates*, etc., qui cheminent sur celle-ci. La tension superficielle fait que la pellicule séparant l'eau de l'air se comporte, sur l'une et l'autre face comme une membrane élastique. Pour descendre, l'*Ochtebius* doit vaincre à la fois la force ascensionnelle de sa bulle d'air et la tension superficielle.

Les *Ochtebius* sont surtout nombreux du printemps à l'été et jusqu'en novembre, mais on en trouve par intermittence, toute l'année en nombre plus ou moins restreint. L'*Ochtebius* s'accouple au printemps et en automne, et les oeufs sont pondus isolément sur un débris d'algue. Les larves qui vivent sur les parois et au fond des flaques, ont été observées par ISSEL (*Ochtebius subinteger*) et par E. ROSSIGNOL-FABRE (*Ochtebius lejolisi*) au printemps et en été. E. ROSSIGNOL a pu également obtenir, à partir des oeufs fournis par les accouplements observés en élevage, toute la série des larves. La dernière larve change de comportement et représente sans doute la prépupe, mais E. ROSSIGNOL-FABRE n'a pas pu obtenir la nymphe.

Sans atteindre l'euryhalinité d'*Harpacticus fulvus*, les *Ochtebius* tolèrent fort bien des écarts de salinité. Mme ROSSIGNOL-FABRE en a récolté de 26‰ à 152‰, mais l'espèce paraît avoir son optimum pour des salinités de 50‰ à 80‰, et les larves sont alors particulièrement abondantes.

D'ailleurs, lorsque la concentration d'une flaque devient trop élevée pour l'*Ochtebius*, les adultes peuvent s'envoler pour en chercher une qui leur convienne mieux. En hiver, les *Ochtebius* ne volent pas, mais cela n'a aucune importance, car, à cette époque, les risques de voir la salinité des flaques dépasser le maximum compatible avec leurs exigences sont pratiquement inexistants.

Enfin E. ROSSIGNOL-FABRE a observé, dans les flaques du littoral marseillais, en été, une grande abondance de larves du Culicide *Aedes mariae*. Ces larves paraissent très bien adaptées et subissent aisément des salinités atteignant 110‰, ce qui n'est pas fréquent pour des larves de ce groupe de Diptères. On trouve aussi des larves de *Culex* et de Chironomides.

En ce qui concerne la périodicité, E. VACELET estime que l'apparition des peuplements animaux est subordonnée à celle des peuplements végétaux, et revêt le même caractère cyclique. Les relations paraissent être du type direct et les maxima animaux et végétaux simultanés.

La stratification du peuplement paraît exister, mais elle est encore mal connue. D'après E. VACELET, la distribution des *Harpacticus* dépend de celle des végétaux unicellulaires chlorophylliens. En revanche, les Ciliés, *Stenolaimus lepturus* et les larves de Chironomides, par exemple, occupent le fond des flaques quelles que soient les conditions physicochimiques.

Toutes les formes que nous venons de passer en revue sont des formes qui, si elles ne sont pas pour la plupart exclusives du biotope des flaques (beaucoup se retrouvent dans les marais-salants),

n'en sont pas moins hautement adaptées à celui-ci où elles présentent des populations de densité parfois très élevée. Ces formes proviennent les unes des eaux douces (par exemple *Ochthebius lejolisi*, *Aedes mariae*, *Pterodina clypeata*, qui appartiennent à des genres dulcaquicoles), les autres du milieu marin (*Carteria*, *Stenolaimus*, *Harpacticus*, *Allorchestes*, etc.).

B - LES ESPECES NON ADAPTEES

Les espèces non adaptées appartiennent en réalité à deux catégories distinctes : des espèces des Etages Supralittoral et Médiolittoral d'une part, qui se trouvent dans les flaques ou sur les bords de celles-ci, et, d'autre part, des espèces de la roche littorale (ou même des herbiers de *Posidonia*) qui ont été jetées dans les flaques par des coups de mer. Ces dernières sont vraiment des habitants accidentels et très temporaires des flaques et sont condamnées à une mort rapide aussi bien en cas de dessalure qu'en cas de sursalure.

A la première catégorie appartiennent des animaux amphibies tels que : *Ligia italica*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Littorina* (*Melagrapha*) *neritoides*. Cette dernière espèce mérite une mention particulière car elle pond en abondance dans les flaques. Les oeufs pélagiques mis en élevage dans l'eau de mer, ont fourni à Mme ROSSIGNOL-FABRE des larves très proches de celles observées par M. LEBOUR dans le plancton de Plymouth. Mais l'eau des flaques ne renferme jamais de Véligères. Celles-ci ne peuvent se développer que dans le plancton de mer libre et les pontes déposées dans les flaques doivent être considérées comme perdues si elles ne sont pas enlevées par les vagues.

Parmi les espèces accidentelles des flaques, E. ROSSIGNOL-FABRE a relevé notamment : le Rotifère *Colurella obtusa*, l'Acarien *Copidognathus tabellio*, et plusieurs Gastéropodes (notamment *Rissoa violacea*, *Columbella rustica*, *Nassa incrassata*, *Ocenebra edwardsi*, *Conus mediterraneus*, *Patella caerulea*).

On voit, en somme, que les flaques littorales à salinité variables des côtes méditerranéennes possèdent un peuplement pauvre en espèces réellement adaptées, mais que celles-ci, comme c'est la règle d'ailleurs dans tous les cas analogues, y forment des populations denses.

L'absence de marées d'amplitude notable d'une part, et la rareté des précipitations au moment où l'insolation et la température sont maxima, d'autre part, sont les deux facteurs qui éloignent radicalement les flaques de la zone supralittorale rocheuse méditerranéenne de celles des mers septentrionales, et font des premières un biotope particulier, dont il serait intéressant de rechercher l'équivalent en d'autres mers chaudes pourvues de marées d'amplitudes diverses.

D'ailleurs, ces flaques littorales à salinité variable ne font pas, à proprement parler, partie de l'Etage Supralittoral. On doit les considérer comme des enclaves infralittorales de caractère très spécial (sous l'influence de facteurs édaphiques intenses).

BIBLIOGRAPHIE

- ABEL E.P. 1959 - Zur Kenntnis der marinen Höhlenfauna unter besonder Berücksichtigung der Anthozoen. - *Publ. Staz. zool. Napoli* 30, suppl.
- AMAR R. 1957 - Isopodes psammiques du Golfe de Marseille. I. *Parasellidae* du Sable à *Amphioxus*. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 22 (13).
- BACESCU M. 1960 - Cercatori fizico-chimice si biologice rominesti la marea neagra efectuate in perioda 1954-1959. *Hidrobiologia*, III.
- BEAUCHAMP P. DE 1914 - Les Grèves de Roscoff (Paris - L. Lhomme).
- BELLAN G. 1960 - Annélides Polychètes récoltées au cours de sa IIe Campagne méditerranéenne par le "Président Théodore Tissier". *Rec. Trav. Inst. sc. Techn. Pêches marit.*, XXIV (2).
- BELLAN G., MOLINIER R. et PICARD J. 1961 - Distribution et particularité des peuplements benthiques de l'étage circalittoral des parages de Bonifacio (Corse). - *Rapp. P.V. Comm. Intern. Expl. sc. Médit.*, XVI.
- BELLAN-SANTINI D. 1962 - Etude floristique et faunistique de quelques peuplements infralittoraux de substrat rocheux. - *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 26 (41).
- BLANC J.J. et MOLINIER Roger. 1955 - Les formations organogènes superficielles construites en Méditerranée occidentale. - *Bull. Inst. Océanogr.*, n° 1 067.
- BLANC J.J. 1956 - Etudes géologiques et sédimentologiques. (Etudes sur l'îlot du Grand Congloué). - *Résultats scient. Campagnes de la "CALYPSO"*, II : 123-153.
- BLANC J.J., PERES J.M. et PICARD J. 1959 - Coraux profonds et Thanatocoenoses quaternaires en Méditerranée. - La topographie et la géologie des profondeurs océaniques. *Colloques intern. C. N. R. S.*, LXXXIII.
- BRUUN A. 1956 - Abyssal fauna : his ecology, distribution and origin. - *Nature*, 177, n° 4 520.
- CABIOCH. 1960 - Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. - Thèse doct. 3° Cycle Océanogr., Paris. *Cahiers Biol. Marine*
- CARPINE C. 1958 - Recherches sur les fonds à *Peyssonnelia polymorpha* (Zan.) Schmitz, de la région de Marseille. - *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 1125.
- CASTANY G., OTTMANN F. 1957 - Le Quaternaire marin de la Méditerranée occidentale. - *Rev. Géographie phys. géol. dynamique*, 1 (1).
- COSTA S. 1960 - Recherches sur les fonds à *Halarachnion Spatulatum* de la baie de Marseille. - *Vie et Milieu*, XI 1, p. 1-68.
- COSTA S., PICARD J. 1956 - Recherches sur la zonation et les biocoenoses des grèves de galets et de graviers des côtes méditerranéennes. - *Rapp. P.V. Comm. Intern. Explor. Sc. Médit.* XV (Istanbul).
- DENIZOT. 1948 - Leçons sur les temps quaternaires. *Cours polycopiés du Centre de Documentation Universitaire*, Paris.
- DIEUZEIDE R. 1940 - Etude d'un fond de pêche d'Algérie : la Gravelle de Castiglione. *Bull. Stat. Centr. Aquic. Pêche Castiglione*, N.S., I.
- DUFOUR M., GALLIANO J., MOLINIER R. 1960 - Sur l'activité des bactéries sulfato-réductrices dans les sols marins superficiels de la Baie du Brusc (Var). - *Rapp. P.V. Comm. Intern. Expl. sc. Médit.*, XVI.
- EKMANN Sv. 1953 - Zoogeography of the sea. Londres. (Sidgwick et Jackson).

- ERCEGOVIC A. 1957 - Principes et essai d'un classement des étages benthiques. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 22 (13).
- FELDMANN J. 1937 - Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. - *Revue Algologique*.
- GAUTIER Y. 1954 - Sur l'*Electra pilosa* des feuilles de Posidonies. - *Vie et Milieu*, V (1).
- GAUTIER Y. 1955 - Bryozoaires et Gastéropodes de l'Herbier de Posidonies. - *Vie et Milieu*, VI (3).
- GAUTIER Y. 1956 - Observations préliminaires sur les peuplements marins benthiques devant le delta du Rhône. - *C.R. Acad. Sciences, Paris*, 242.
- GAUTIER Y. 1957 - Recherches sur les biocoenoses benthiques des côtes de Camargue et du Golfe de Fos. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 22 (13).
- GAUTIER Y., PICARD J. 1957 - Bionomie du Banc du Magaud (Est des îles d'Hyères). - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 21 (12).
- GAUTIER, MICHAZ M. 1957 - Cinq Echinodermes nouveaux ou peu connus pour la faune de France. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 21 (12).
- GILET R. 1954 - Note sur quelques peuplements de la baie du Croton près de Juan les Pins. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 12 (7).
- GIORDANI-SOIKA A. 1955 - Ricerche sull'ecologia e sul popolamento delle zona intercotidale delle spiagge di sabbia fina. - *Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia*, VIII.
- GUILCHER A. 1954 - Morphologie littorale du calcaire en Méditerranée occidentale (Catalogne et environ d'Alger). - *Bull. Assoc. Géographes franc.*, 241-242.
- HAGMEIER. 1951 - Die Nahrung der Meerestiere III-IV, in *Handbuch der Seefischerei Nordeuropas*, Bd. 1.
- HARMELIN J.G. et SCHLENZ R. 1964 - Contribution préliminaire à l'étude des peuplements du sédiment des herbiers de Phanérogames marines de la Méditerranée. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 31 (47).
- HUVE H. 1954 - Contribution à l'étude des fonds à *Peyssonnelia polymorpha* de la région de Marseille. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 12 (7).
- HUVE H. 1955 - Présence de *Laminaria Rodriguezii* Bornet sur les côtes françaises de Méditerranée. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 15 (9).
- HUVE H. 1956 - Contribution à l'étude des fonds à *Lithothamnium* (?) *solutum* Foslie (= *Lithophyllum solutum* (Foslie) Lemoine) de la région de Marseille. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume* 18(1).
- HUVE H. 1957 - Sur l'individualité générique du *Tenarea undulosa* Bory 1882 et du *Tenarea tortuosa* (Esper) Lemoine 1911. - *Bull. Soc. Bot. France*, 104 : 132-140.
- HUVE H. 1962 - Tasonomie, Ecologie et Distribution d'une Mélobésiée méditerranéenne : *Lithophyllum papillosum* (Zan)... *Botanica, Marina Vol. 4* (3-4). p. 219-240.
- HUVE P. et HUVE H. 1955 - Zonation superficielle des côtes rocheuses de l'Etang de Berre et comparaison avec celles des côtes du Golfe de Marseille. - *Vie et Milieu*, V (3).
- HUVE P. 1953 - a) Compte rendu préliminaire d'une expérience de peuplement surfaces immergées. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 8 (3).
- HUVE P. 1953 - b) Etude expérimentale du peuplement de surfaces rocheuses en Méditerranée occidentale. - *C.R. Acad. Sc.*, 236.
- HUVE P. 1954 - Etude expérimentale de la réinstallation d'un trottoir à *Tenarea* en Méditerranée occidentale. - *C.R. Acad. Sc. Paris*, 239.

- HUVE P. 1956 - Résultats sommaires de l'étude expérimentale de la réinstallation d'un "trottoir à Tenarea" en Méditerranée occidentale. - XVe Ass. plén. Comm. Intern. Expl. Médit. Istanbul.
- HUVE P. 1957 - Contribution préliminaire à l'étude des peuplements superficiels des côtes rocheuses de la Méditerranée orientale. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 21 (12).
- HUVE H. et PICARD J. 1962 - Note sur les variations saisonnières d'une station de "sable à Amphioxus" de l'archipel de Riou (près de Marseille). *Rec. Trav. St. Marine. Endoume*, 26 (41).
- ISSEL R. 1918 - *Biologia marina*, Milano.
- JACQUOTTE R. 1961 - Affinités des peuplements des fonds de Maërl de Méditerranée. - *Rapp. P.V. Comm. Int. Expl. Sc. Médit.*, XVI.
- JACQUOTTE R. 1962 - Etude des fonds de Maërl en Méditerranée. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 26 (41).
- KERNEIS A. 1960 - Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de Posidonies de la région de Banyuls. - *Vie et Milieu*, XI (2).
- LABOREL J., VACELET J. 1958 - Etude des peuplements d'une grotte sous-marine du Golfe de Marseille. - *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 1 114.
- LABOREL J. 1960 - Contribution à l'étude directe des peuplements sciaphiles sur substrat rocheux en Méditerranée. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 23 (20).
- LE CALVEZ J. 1935 - Sur quelques Foraminifères de Villefranche et de Banyuls. - *Protistologia*, 55 : 79-98.
- LE DANOIS E. 1925 - Recherches sur les fonds chalutables des côtes de Tunisie et d'Algérie. - *Mem. Off. Sc. Techn. Pêches marit.*, 3.
- LE DANOIS E. 1948 - *Les profondeurs de la mer*, Paris - Payot.
- LEDOYER M. 1962 - Etude de la faune vagile des Herbiers superficiels de Zostéracées et de quelques biotopes d'algues littorales. - *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 25 (39).
- LELOUP E. et VOLTZ P. 1938 - Die Chitonem der Adria. - *Thalassia*, II (10).
- MARION A.F. 1883 - a) Considérations sur les faunes profondes de la Méditerranée. I. - *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 1.
- MARION A.F. 1883 - b) Esquisse d'une topographie zoologique du Golfe de Marseille. - *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 1.
- MARS P. 1954 - Observations sur quelques récoltes malacologiques dans les herbiers méditerranéens. - *Bull. Soc. Lim. Provence*, XVIII.
- MARS P. 1963 - Les faunes marines et la stratigraphie du Quaternaire méditerranéen. - *Rec. Trav. St. Mar. Endoume* 28 (43).
- MASSE H. 1962 - Note préliminaire sur la présence de la biocoenose des fonds meubles instables dans l'étage infralittoral. - *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 25 (39).
- MOLINIER R. 1955 - a) Les plateformes et corniches récifales de Vermets. - *C.R.Ac. Sc., Paris* 240 : 2 166.
- MOLINIER R. 1955 - b) Deux nouvelles formations organogènes biologiques construites en Méditerranée occidentale. - *C.R. Ac. Sc. Paris*, 240 : 2 166.

- MOLINIER R. et PICARD J. 1952 - a) Recherches sur les herbiers de Phanérogames marines du littoral méditerranéen français. - *Ann. Inst. Océanogr.*, XVII (3)
- MOLINIER R. et PICARD J. 1952 - b) Etudes biologiques sur les herbiers de Phanérogames à l'Ouest d'Alger. - *Bull. St. Cent. Aquic. Pêche, Castiglione*, N.S., 4.
- MOLINIER R. et PICARD J. 1953 - a) Notes biologiques à propos d'un voyage d'étude sur les côtes de Sicile. - *Ann. Inst. Océanogr.*, XXVIII, 4.
- MOLINIER R. et PICARD J. 1953 - b) Recherches analytiques sur les peuplements littoraux se développant sur substrat solide. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 9 (4).
- MOLINIER R. et PICARD J. 1954 - a) Parallélisme dans la répartition des peuplements terrestres et marins benthiques du Bassin méditerranéen occidental. - *Rev. gén. Bot.*, 61.
- MOLINIER R. et PICARD J. 1954 - b) Nouvelles recherches bionomiques sur les côtes méditerranéennes françaises. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 13 (8).
- MOLINIER R. et PICARD J. 1954 - c) Eléments de bionomie littorale sur les côtes de Tunisie. - *Bull. Stat. Océanogr. Salammbo*, 48.
- MOLINIER R. et PICARD J. 1956 - Aperçu bionomique sur les peuplements marins littoraux des côtes rocheuses méditerranéennes du Sud de l'Espagne. - *Bull. Stat. Centr. Aquic. Pêche Castiglione*, N.S., 8.
- MOLINIER R. et PICARD J. 1957 - Un nouveau type de plateforme organogène dans l'étage médiolittoral sur les côtes de l'île de Majorque (Baléares). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 244.
- MONNIOT F. 1962 - Recherches sur les graviers à Amphioxus de la région de Banyuls-sur-mer. - *Vie et Milieu*, XIII, 2, p. 231-322.
- OTTMANN F. et PICARD J. 1954 - Contribution à l'étude du Quaternaire des régions de Palerme et de Milazzo (Sicile). - *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 6 (IV).
- PARIS J. 1954 - Contribution à la connaissance de la "zone Nord des Cannalots". - *Vie et Milieu*, V (4).
- PERES J.M. 1953 - Les formations détritiques infralittorales issues des herbiers de Posidonies. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 9 (4).
- PERES J.M. 1957 - a) Essai de classement des communautés benthiques marines du Globe. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 22 (13).
- PERES J.M. 1957 - b) Problème de l'étagement des formations benthiques. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 21 (12).
- PERES J.M. 1958 - Trois plongées dans le canyon du Cap Sicié, effectuées avec le Bathyscaphe F. N.R.S. III. - *Bull. Inst. Océanogr. Monaco* 1115.
- PERES J.M. 1961 - Océanographie Biologique et Biologie Marine - T.1 - La Vie Benthique, (Paris, Presses Universitaires de France).
- PERES J.M. et MOLINIER R. 1957 - Compte rendu du Colloque tenu à Gênes par le Comité du Benthos de la Commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 22 (13).
- PERES J.M. et PICARD J. 1952 - Les corniches calcaires d'origine biologique en Méditerranée occidentale. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 4 (1).
- PERES J.M. et PICARD J. 1955 - a) Observations biologiques effectuées au large de Toulon avec le Bathyscaphe F.N.R.S. III de la Marine Nationale. - *Bull. Inst. Océanogr.*, 1 061.
- PERES J.M. et PICARD J. 1955 - b) Biotopes et biocoenoses de la Méditerranée occidentale comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique nord-oriental. - *Arch. zool. exp. gen.*, 92 (1).

- PERES J.M. et PICARD J. 1956 - a) Considérations sur l'étagement des formations benthiques. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 18 (11).
- PERES J.M. et PICARD J. 1956 - b) Recherches sur les peuplements benthiques du seuil siculo-tunisien. Résultats scientifiques Campagnes "CALYPSO", II. *Ann. Inst. Océanogr.*, 32.
- PERES J.M. et PICARD J. 1957 - Note préliminaire sur une communauté benthique récemment mise en évidence : la biocoenose à *Dentalium rubescens* et *Lucina (Miltba) borealis*. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 21 (12).
- PERES J.M. et PICARD J. 1958 - Recherches sur les peuplements benthiques de la Méditerranée Nord-orientale. - Résultats scientifiques campagnes "CALYPSO", III. *Ann. Inst. Océanogr.*, 34.
- PERES J.M. et PICARD J. 1958 - Faunes "froides" et faunes "chaudes" de la Méditerranée quaternaire. - *Rapp. et P.V. Comm. Intern. Explor. Scient. Mer Médit.* - Vol. XIV.
- PERES J.M. et PICARD J. 1959 - On the vertical distribution of benthic communities First Intern. Oceanogr. Congress, New-York.
- PICARD J. 1952 - Les Hydrozoaires des Herbiers de Zostéracées des côtes françaises de la Méditerranée. - *Vie et Milieu*, II (2).
- PICARD J. 1954 - Modifications saisonnières des peuplements de l'horizon inférieur de la roche littorale. - *C. R. Ac. Sc. Paris*, 238 : 1 358.
- PICARD J. 1957 - a) Note sommaire sur les équivalences entre la zonation marine de la côte atlantique du Portugal et des côtes de Méditerranée occidentale. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 21 12.
- PICARD J. 1957 - b) Note sur un nouveau peuplement des sables infralittoraux : la biocoenose à *Callinassa laticauda* et *Kellya (Bornia) corbuloides*. - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 21 (12).
- PRUVOT G. 1894 - Essai sur la topographie et la constitution des fonds sous-marins de la région de Banyuls. - *Arch. Zool. Exp. Gen. Ser.*, 3 (2).
- PRUVOT G. 1895 - Distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls. - *Arch. Zool. Exp. Gen. Ser.* 3 (3).
- QUATREFAGES A. de 1854 - Souvenirs d'un Naturaliste. I.
- SEURAT L.G. 1940 - Répartition actuelle et passée des organismes de la zone néritique de la Méditerranée nord-africaine (Algérie-Tunisie). - *Mém. Soc. Biogéogr.*, VII.
- SWEDMARK B. 1956 - Etude de la microfaune des sables marins de la région de Marseille. *Arch. Zool. exp. Gen.* 93.
- VACELET E. 1959 - Etude physico-chimique des flaques supralittorales à salinité variable - Relations avec les peuplements - *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 17 (29).
- VATOVA A. 1949 - La fauna bentonica dell'Alto et Medio Adriatica. - *Nova Thalassia*, 1 (3).
- VINOGRADOVA N.G. 1958 - Vertikalnoé Raspredelenié glubokovodnoí donnoí faunyh okeana. *Trud. Inst. Okeanologia*, XXVII.
- WIRSUBSKI 1953 - On the Biology and Biotope of the Reef-Mullet. - *Sea Fish. res. Stat. Caesarea Israël*, 7.
- ZENKEVITCH 1956 - *Moria SSSR, 1h Flora i Fauna (Moscou)*.
- ZERNOV 1949 - *Obchtchafa Hidrobiologia (Moscou)*.
- ZO BELL CL. et MORITA R.Y. 1956 - Bacteria in the deep sea (The "Galathea" deep-sea Expedition) - London Allen and Unwin.

INDEX

- *Abra alba* (Wood) - 78 - 114
- *Abra longicallus* (Sacchi) - 8 - 108
- *Abra ovata* (Philippi) p. 56
- *Acanthella acuta* Schmidt p. 83
- *Acanthochiton fascicularis* (Linné) p. 37
- *Acanthonyx lunulatus* (Risso) p. 45 - 65
- *Acetabularia mediterranea* Lamouroux p. 48 - 71
- *Acrosorium uncinatum* (J. Agardh) Kylin p. 45
- *Actaeon tornatilis* Linné p. 58
- *Acteocina knockeri* (Smith) p. 17
- *Actinauge richardi* p. 103 - 106
- *Actinia equina* Linné p. 37
- *Addisonia excentrica* p. 103
- *Adeonella calveti* Camu et Bassler p. 25 - 80 - 82
- *Aedes mariae* p. 122 - 123
- *Aetea recta* Hincks p. 63
- *Agela oroides* (Schmidt) p. 77 - 82
- *Aglaophenia pluma* (Linné) p. 63
- *Aglaozonia chilosa* p. 71
- *Alba tenuis* p. 112
- *Alcyonium acaule* Marion p. 25 - 80 - 83
- *Alcyonium* (Parerythropodium) *coralloides* (Von Koch) p. 80 - 98
- *Alcyonium palmatum* (Pallas) p. 91 - 92
- *Alexia firmini* Payraudeau p. 110
- *Alexia myosotis* Draparnaud p. 34
- *Allorchestes aquilinus* (A. Costa) p. 41 - 53 - 122
- *Alpheus dentipes* Guérin Meneville p. 65
- *Alpheus glaber* (Olivier) p. 91 - 104
- *Alpheus macrocheles* (Hailstone) p. 65
- *Alsidium helminthochorton* (La Tourette) Kützinger p. 48
- *Alvania cimex* (Linné) p. 64
- *Alvania lineata* Risso p. 64
- *Alvania montagui* (Payraudeau) p. 64
- *Amaroucium profundum* Sluiter p. 16 - 20 - 90
- *Ammodytes cicerellus* (Rafinesque) p. 71
- *Ampelisca brevicornis* (A. Costa) p. 58
- *Amphidinium* sp. p. 120
- *Amphioplus laevis* p. 22
- *Amphiglena mediterranea* p. 48
- *Amphisphaeria posidoniae* p. 63
- *Amphitoe rubricata* (Montagu) p. 65
- *Amphitoe vaillanti* p. 45 - 48 - 52 - 53
- *Amphiura chiajei* Forbes p. 91 - 102 - 104
- *Amussium cristatum* p. 17
- *Amycla corniculum* (Olivier) p. 53 - 55
- *Anadyomene stellata* (Wulfen) Agardh p. 48
- *Anamathia rissoana* (Roux) p. 103
- *Anapagurus breviculeatus* Fennizia p. 63 - 71
- *Anapagurus byndmanni* p. 88 - 115
- *Anapagurus laevis* p. 104
- *Anemonia contarenii* Heller p. 57
- *Anisopsammia rostrata* p. 116
- *Anseropoda membranacea* (Linck) p. 78 - 104
- *Antedon mediterranea* Lamarck p. 12 - 65 - 78 - 83
- *Antipathes fragilis* p. 83
- *Apberusa bispinosa* p. 65
- *Aphrodite aculeata* (Linné) p. 91 - 104
- *Aphrodite pallida* p. 103
- *Aplysiella virescens* (Risso) p. 64
- *Aporrhais pes-pellicani* Linné p. 88 - 94
- *Aporrhais serresianus* Michaud p. 103 - 107
- *Arbacia lixula* (Linné) p. 49
- *Arbaciella elegans* Mortensen p. 20 - 49
- *Arca barbata* Linné p. 52
- *Arca diluvii* Lamarck p. 17 - 94
- *Arca lactea* Linné p. 94
- *Arca obliqua* Dautzenberg p. 102
- *Arca nodulosa* Müller p. 102
- *Arca plicata* p. 17
- *Arcopagia crassa* Gmelin p. 114
- *Arenicola claparedei* Levinsen p. 55 - 56
- *Arenicola grubei* p. 55
- *Arenicola marina* (Linné) p. 112
- *Aricia foetida* p. 55
- *Aristeomorpha foliacea* (Risso) p. 103
- *Aristeus antennatus* (Risso) p. 103
- *Armandia polyophthalma* KKth. p. 71 - 72
- *Arnoglossus laterna* Willughby p. 58
- *Arthrocladia villosa* (Huds.) p. 71
- *Ascidia mentula* O.F. Müller p. 92
- *Ascocyclus orbicularis* (Agardh) Magnus p. 63
- *Asconema setubalense* p. 103
- *Ascophyllum nodosum* (Linné) Le Jolis p. 110
- *Asparagopsis armata* Harvey p. 25
- *Astacilla mediterranea* Koehler p. 64
- *Astarte fusca* Poli p. 71 - 73 - 94
- *Asterina gibbosa* (Pennant) 46 - 54
- *Asterina pancerii* (Gosco) p. 64
- *Astraea rugosa* (Linné) p. 78
- *Astroïdes calycularis* (Pallas) p. 13 - 20 - 80 - 81
- *Astropecten aurantiacus* Linné p. 73
- *Astropecten irregularis* Linck var. *pentacanthus* Delle Chiaje p. 104
- *Astropecten spinulosus* Philippi p. 65
- *Athanas laevisrhynchus* (Risso) p. 65
- *Audouinia tentaculata* Mtg p. 55
- *Autolytus aurantiacus* (Claparede) p. 35
- *Axinella damicornis* (Esper) p. 83
- *Axinella polypoides* Schmidt p. 83
- *Axinella verrucosa* (Esper) p. 25 - 83
- *Axinella* sp. p. 82
- *Balanophyllia italica* (Michelin) p. 49
- *Balanus amphitrite* Darwin p. 53
- *Balanus perforatus* Bruguière p. 49
- *Bangia fuscopurpurea* (Dillwyn) Lyngbye p. 36
- *Bathynectes superba* Costa p. 103

- *Bathypolypus sponsalis* (P. et H. Fischer) p. 103 - 106
- *Biflabellum anthophyllum* (Ehrenberg) p. 94
- *Bifurcaria rotunda* (Hudson) Papenfuss p. 110
- *Bittium reticulatum* (Da Costa) p. 64
- *Bonellia viridis* Rolando p. 83
- *Botryllus schlosseri* (Pallas) p. 64
- *Brachiocerianthus norvegicus* p. 106
- *Brachydontes marioni* (Locard) p. 57
- *Brachydontes minimus* Poli p. 37 - 49 - 53
- *Brachydontes senegalensis* p. 17
- *Brachytrichia balani* (Lloyd) Borner et Flahaut p. 36
- *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas) p. 71 - 114
- *Bristlingia coronata* O. Sars p. 103 - 107
- *Brissopsis lyrifera* Forbes p. 91 - 104 - 106
- *Brongniartella byssoides* (Goodenough et Woodward) Schmitz p. 72
- *Bryopsis muscosa* Lamouroux p. 37
- *Bubaris vermiculata* p. 85
- *Buccinum undatum* Linné p. 17 - 18
- *Buglossidium luteum* (Risso) p. 58
- *Bugula neritina* (Linné) p. 53
- *Bunodeopsis strumosa* Andres p. 55
- *Calappa granulata* (L.) p. 104
- *Calcinus ornatus* (Roux) p. 49
- *Callianassa minor* p. 66
- *Callianassa tyrrena* (Petagna) p. 54
- *Callionymus belenus* Risso p. 58
- *Calliostoma granulatum* Born. p. 104
- *Calliostoma suturale* p. 103 - 106
- *Callithamniella tinginata* p. 49
- *Callithamnion granulatum* (Ducluz) C. Agardh p. 37
- *Calloccaris macandreae* Bell. p. 8 - 27 - 103
- *Callochiton laevis* (Pennant) p. 78 - 90 - 91
- *Caloplocamus ramosus* (Cantraine) p. 21
- *Caloria maculata* Trinchese p. 64
- *Calothrix scopulorum* p. 36
- *Calyptrea sinensis* L. p. 115
- *Campacopea hirsuta* (Montagu) p. 37
- *Campanularia alta* Stechow p. 80
- *Campanularia (Orthopyxis) asymetrica* Stechow p. 63
- *Campanulina paniculata* p. 103
- *Cantharidus exasperatus* (Pennant) p. 64
- *Cantharus viverratus* Kiener p. 17
- *Capitella capitata* (Fabricius) p. 57
- *Capros aper* (Linné) p. 107
- *Capulus hungaricus* Linné p. 95
- *Carcinus mediterraneus* p. 54 - 57
- *Cardita aculeata* Poli p. 94
- *Cardita calyculata* Linné p. 37 - 46 - 52
- *Cardium deshayesi* Payraudeau p. 85
- *Cardium edule* Linné p. 112
- *Cardium exiguum* Gmelin p. 53
- *Cardium lamarcki* p. 54 - 57 - 112
- *Cardium paucicostatum* Sowerby p. 91
- *Cardium tuberculatum* Linné p. 17 - 58
- *Carteria subcordiformis* (Carter) Dillwyn p. 120
- *Caryophyllia arcuata* (Milne-Edwards et Haime) p. 102
- *Caryophyllia clavus* Sacchi p. 78 - 94 - 104
- *Caryophyllia smithi* Stokes et Broderip p. 25 - 82
- *Cassis sahurum* Brug. p. 104
- *Castagnea cylindrica* Sauvageau p. 63
- *Castagnea irregularis* Sauvageau p. 63
- *Castagnea mediterranea* (Kützting) Hauck p. 63
- *Catapaguroides timidus* (Roux) p. 64 - 65
- *Catenella opuntia* (Goodenough et Woodward) Greville p. 13 - 43 - 110
- *Catenella repens* p. 38
- *Caulerpa Ollivieri* Dostal p. 56
- *Caulerpa prolifera* Lamouroux p. 13 - 56 - 88
- *Caulerpa racemosa* (Forsk.) J. Agardh p. 21
- *Caulerpa scalpelliformis* (Brown) Agardh p. 21
- *Cellaria fistulosa* (Linné) p. 78
- *Centrophorus uyatus* (Rafinesque) p. 106
- *Centrostephanus longispinus* Peters p. 81
- *Cephalothrix bipunctata* Bürger p. 54
- *Cephalothrix linearis* (Rathke) p. 54
- *Cephalothrix rufifrons* (Johnston) p. 54
- *Ceramaster placenta* (Müller et Troschel) p. 104
- *Ceramaster bystricis* (Marenzeller) p. 103
- *Ceramium rubrum* (Hudson) C. Agardh p. 37
- *Cereus pedunculatus* p. 55
- *Ceriantbus membranaceus* (Spallanzani) p. 55 - 104
- *Cerithium rupestre* Risso p. 46 - 55
- *Cerithium vulgatum* Bruguière p. 55 - 65 - 94
- *Chaetomorpha capillaris* (Kützting) Boergesen p. 37
- *Chama gryphina* Lamarck 49 - 72
- *Charybdis longicollis* p. 22
- *Chauvetia minima* (Montagu) p. 64
- *Chlamys bruei* Payraudeau p. 102
- *Chlamys clavata* Poli p. 94 - 95 - 96
- *Chlamys flexuosa* Poli p. 17 - 85 - 87
- *Chlamys islandica* Linné 17 - 18
- *Chlamys multistriata* Poli p. 94
- *Chlamys opercularis* Linné p. 115
- *Chlamys pes-felis* Linné p. 80
- *Chlamys septemradiata* Müller p. 18 - 103
- *Chlamys tigrina* Müller p. 17
- *Chlamys varia* Linné p. 17 - 94 - 115
- *Chlorophthalmus agassizi* Bonaparte p. 106
- *Chlorotoccus crassicornis* p. 103
- *Chondrilla nucula* Schmidt p. 80
- *Chondrosia reniformis* p. 25
- *Chorizopora brongniarti* (Savigny et Audouin) p. 78 - 90 - 91
- *Chrysodomus sinistrorsus* Deshayes p. 17
- *Chrysopetalum debile* (Grube) p. 48
- *Chthamalus stellatus* (Poli) p. 35 - 36 - 51
- *Chthamalus stellatus depressus* (Poli) p. 110
- *Cibicides lobatulus* p. 86
- *Cidaris cidaris* (Linné) p. 7 - 83 - 96 - 102 - 107
- *Ciocalypa penicillus* Bow. p. 83
- *Ciona intestinalis* (Linné) p. 53
- *Cirolana gallica* p. 71
- *Cirolana neglecta* p. 92
- *Cistella cuneata* Risso p. 80
- *Cladocora cespitosa* Ehrenberg p. 77
- *Cladonema radiatum* Dujardin p. 65
- *Cladostephus verticillatus* (Lightfoot) Lyngby p. 24 - 48
- *Clavatulula nifat* Bruguière p. 17
- *Clavularia petricola* Kowalevsky et Marion p. 37
- *Clibanarius misanthropus* (Risso) p. 46 - 55 - 65
- *Cliona celata* Grant p. 78 - 97

- *Cliona viridis* (Schmidt) p. 78 - 97
- *Clymene lumbricoides* p. 66
- *Clytia johnstoni* (Alder) p. 63
- *Cochlodesma praetenu* Pultney p. 17
- *Codium bursa* (L.) C. Ag. p. 71
- *Codium difforme* p. 25
- *Codium vermilara* p. 71
- *Coelorbynchus coelorbynchus* (Risso) p. 107
- *Coleps* sp. 121
- *Columbella rustica* Linné p. 65 - 123
- *Colurella obtusa* p. 123
- *Colurus leptus* Gosse p. 65
- *Condylostoma patens* O.F. Müller p. 120
- *Condylostoma rugosum* p. 121
- *Conopeum seurati* p. 57
- *Conus mediterraneus* Bruguière p. 123
- *Conus testudinarius* Martini p. 17
- *Copidognathus tabellio* p. 123
- *Corallina* cF. *mediterranea* Areschoug p. 46 - 52
- *Corallina officinalis* Linné p. 44 - 52
- *Corallium rubrum* (Lamarck) p. 14 - 25
- 79 - 80 - 82 - 83 - 97
- *Corbula* (Aloidis) *gibba* Olivi p. 73 - 94 - 114
- *Corbulomya maeotica* p. 58 - 59
- *Cordylophora erecta* p. 87
- *Cordylophora neapolitana* (Weismann) p. 64
- *Coricus rostratus* (Bloch) p. 64
- *Corophium volutator* Pall. p. 112
- *Coryne epizoica* Stechow p. 64
- *Coryne muscoides* (Linné) p. 40 - 46
- *Costazzia caminata* p. 25 - 82
- *Crangon crangon* (Linné) p. 58
- *Crania anomala* (Müller) p. 82
- *Cryptonemia tunaeformis* (Bertolini) Zanard. p. 72 - 85
- *Ctenicella appendiculata* Heller p. 74 - 78
- *Cucumaria kirschbergi* Heller p. 90 - 91
- *Cutellus pellucidus* Pennant p. 113
- *Cyathura carinata* p. 55 - 57
- *Cyclidium* sp. p. 121
- *Cyclonassa donovani* Risso p. 54 - 58
- *Cyclonassa neritea* Linné p. 57 - 58
- *Cymatium trigonum* Gmelin p. 17
- *Cymodoce rubropunctata* p. 90
- *Cymodoce truncata* p. 65
- *Cymodocea nodosa* (Ucria) p. 45 - 55 - 58 - 61
- *Cymodocea rubropunctata* p. 91
- *Cymopolia caroni* p. 104
- *Cypraea lurida* Linné p. 17
- *Cyprina islandica* Linné p. 17 - 18
- *Cystodytes delle chiaiei* (Della Valle) p. 78
- *Cystoseira abrotanifolia* C. Agardh p. 24 - 48
- *Cystoseira crinita* Bory p. 48
- *Cystoseira elegans* Sauvageau p. 48
- *Cystoseira mediterranea* Sauvageau p. 48
- *Cystoseira opuntioidea* Bory p. 25 - 80
- *Cystoseira spinosa* Sauvageau p. 80
- *Cystoseira stricta* (Montagne) Sauvageau p. 45 - 46 - 48 - 51
- *Dactylophus* *thisboides* (Claus) p. 65
- *Dallina septigera* p. 116
- *Dardanus arrosor* p. 104
- *Dasycladus clavaeformis* Agardh p. 48
- *Dasyopsis spinella* (Ag.) Zanard p. 72
- *Dendrodoa grossularia* Van Benden p. 114 - 115
- *Dendrophyllia cornigera* (Lamarck) p. 7 - 83 - 102 - 115
- *Dentalium agile* Sars p. 8 - 103
- *Dentalium panormum* Chenu p. 94 - 95
- *Dentalium rubescens* Deshayes p. 73
- *Dentalium vulgare* Da Costa p. 71
- *Dermatolithon hapalidioides* (Crouan) Foslie p. 40
- *Desidiopsis racovitzai* Fage p. 37
- *Desmophyllum cristagalli* (Milne-Edwards et Haime) p. 102
- *Diazona violacea* Savigny p. 91 - 92 - 104 - 116
- *Dictyopteris membranacea* (Stackhouse) Batters p. 25 - 80
- *Didemnum fulgens* (Milne-Edwards) p. 78
- *Diglena marina* p. 121
- *Dilophus fasciola* (Roth) Howe var. *repens* (J. Agardh) Feldmann p. 48
- *Diogenes pugilator* (Roux) p. 58
- *Diphasia pinaster* p. 13
- *Diphasia* sp. p. 116
- *Diplosoma gelatinosum* Milne-Edwards p. 37 - 86
- *Distomus variolosus* Gaertner p. 78
- *Ditrupe arietina* O.F. Müller p. 73 - 78
- *Divaricella divaricata* (Linné) p. 54
- *Dodecaceria concharum* p. 48
- *Donax politus* Poli p. 72
- *Donax semistriatus* Poli p. 58
- *Donax trunculus* Linné p. 58
- *Donax variegatus* Gm. p. 71
- *Donax venustus* Poli p. 58
- *Donax vittatus* p. 113
- *Dorripe lanata* (Linné) p. 91 - 104
- *Doris tuberculata* Cuvier p. 104
- *Dorynchus thompsoni* Norman p. 103
- *Dosinia exoleta* p. 71
- *Dosinia lupina* (L.) p. 73
- *Drillus maravignae* p. 85
- *Dromia dromia* p. 21
- *Dromia vulgaris* M. Edwards p. 21
- *Dunaliella salina* (Dunal) Teodoresco p. 120
- *Dynamene bidentata* (Adams) p. 37 - 48
- *Dynamene bifida* p. 45
- *Eastonia rugosa* Gmelin p. 20
- *Ebalia nux* Norman p. 103
- *Ebalia tuberosa* (Pennant) p. 85
- *Echinaster sepositus* Gray p. 78 - 83
- *Echinocardium cordatum* (Penn.) p. 113
- *Echinocardium mediterraneum* Forbes p. 58
- *Echinocardium mortenseni* Thierry p. 91
- *Echinocyamus pusillus* O.F. Müller p. 78 - 87
- *Echinus acutus* Lamarck p. 104
- *Echinus melo* Lamarck p. 83
- *Echirius abyssalis* p. 104
- *Ectocarpus confervoides* (Roth) Le Jo p. 38
- *Elasmopus pocillimanus* p. 48 - 52

- *Hydroclatbrus clatbratus* (Bory) Howe p. 38
- *Hydroides norvegica* (Gunnerus) p. 53
- *Hymenocephalus italicus* p. 106
- *Idotea baltica basteri* (Pall.) p. 58
- *Idotea linearis* p. 58
- *Idotea bectica* (Pallas) p. 64 - 65 - 66
- *Idotea viridis* (Slabber) p. 55 - 57 - 112
- *Idyaea furcata* (Baird) p. 65
- *Iphinoe inermis* p. 58
- *Iphinoe trispinosa* (Goodsir) p. 58
- *Ircinia* (*Sarcotrigus*) *muscarum* (Schmidt) p. 83
- *Ircinia oros* (Schmidt) p. 83
- *Iridia diaphana* Heron Allen et Earland p. 64
- *Iridia serialis* Le Calvez p. 64
- *Ischyromene lacazei* Racovitza p. 37 - 53
- *Isidella coronata* p. 103
- *Isidella elongata* (Esper) p. 106 - 107 - 116
- *Isocardia cor* (Linné) p. 94
- *Jagonia reticulata* Poli p. 54
- *Jania rubens* (Linné) Lamouroux p. 24 - 45 - 61 - 87
- *Juncus maritimus* Lamarck p. 44 - 111
- *Kellya* (*Bornia*) *corbuloides* Philippi p. 54
- *Kellya suborbicularis* Montagu p. 91
- *Kirichenpaueria echinulata* (Hincks) p. 53
- *Kopbobelemnon leuckartii* Kölliker p. 95 - 106 - 116
- *Kopbobelemnon stelliferum* Müller p. 116
- *Korebraster hispidus* p. 116
- *Laevicardium crassum* Gmelin p. 73
- *Laevicardium oblungum* Chemnitz p. 85
- *Lafoea dumosa* p. 83
- *Lagisca extenuata* (Grube) var.
abyssorum Roule p. 102
- *Lambrus massena* Roux p. 87
- *Laminaria digitata* (= *L. flexicaulis*) p. 111
- *Laminaria hyperborea* (= *L. cloustoni*) p. 111
- *Laminaria ochroleuca* De la Pylaie p. 20 - 112 - 115
- *Laminaria Rodriguezii* Bornet p. 86 - 112
- *Laminaria saccharina* p. 111
- *Laomeda angulata* (Hincks) p. 55 - 57
- *Laophonte stromi* Baird p. 65
- *Lasaea rubra* Montagu p. 37 - 40 - 110
- *Laurencia obtusa* (Hudson) Lamouroux p. 48 - 59 - 72
- *Laurencia papillosa* (Forsk.) Greville p. 37
- *Laurencia pinnatifida* (Gmelin) Lamouroux p. 37
- *Leander serratus* (Penn.) p. 65
- *Leanira tetragona* p. 103
- *Leda pella* Linné p. 73 - 74
- *Leiocapitella dollfusi* p. 92
- *Lentidium mediterraneum* (Da Costa) p. 58
- *Leocrates atlanticus* Mc' Intosh p. 102 - 103
- *Lepadogaster gouani* Lacépède p. 46 - 54
- *Lepadogaster microcephalus* Brook p. 65 - 66
- *Lepidonotus clava* (Mont.) 48 - 53
- *Lepidorhombus bosci* (Risso) p. 107
- *Leptometra celtica* (Mac Andrew et Barret) p. 103 - 116
- *Leptometra phalangium* (O.F. Müller) p. 94 - 95 - 96 - 116
- *Leptoplana tremellaris* p. 52 - 53
- *Leptopsammia pruvoti* Lacaze Duthiers p. 25 - 82
- *Leuckartia octona* (Fleming) p. 64
- *Leucosolenia botryoides* (Ellis et Solander) p. 64
- *Lichenopora radiata* Aud. p. 63
- *Lichina pygmaea* (Lightfoot) C. Agardh p. 110
- *Ligia italica* Fabricius p. 35 - 110 - 123
- *Ligia oceanica* (Linné) p. 110
- *Ligur ensiferus* p. 103
- *Lima elliptica* p. 87 - 91
- *Lima bians* (Gmelin) p. 66
- *Lima* (*Radula*) *loscombei* Sowerby p. 85 - 87 - 94
- *Lima squamosa* p. 80
- *Limnoria* (*Phycolimnoria*) sp. p. 48
- *Linneus lacteus* (Grube) p. 54
- *Linneus sanguineus* (Rathke) p. 54
- *Lissa cibiragra* (Fabricius) p. 80
- *Lithophaga aristata* (Solander) p. 20 - 49
- *Lithophaga lithophaga* Linné p. 41 - 52
- *Lithophyllum byssoides* (Lamarck) Foslie p. 48
- *Lithophyllum incrustans* Philippi p. 46 - 48 - 52 - 53
- *Lithophyllum papillosum* p. 37
- *Lithophyllum racemus* (Lamarck)
Foslie p. 37 - 71 - 72
- *Lithophyllum tortuosum* (Esper)
Foslie p. 37 - 39 - 40 - 49 - 51 - 52 - 81 - 110
- *Lithophyllum trochanter* (Bory) p. 48
- *Lithothamnium calcareum* (Pallas)
Areschoug p. 72 - 76 - 87 - 88 - 94 - 115
- *Lithothamnium fruticosum* (Kützting) Foslie p. 90
- *Lithothamnium Lenormandi* (Areschoug) Foslie p. 46 - 5
- *Lithothamnium philippii* Foslie p. 40 - 97
- *Lithothamnium solutum* Foslie p. 72 - 76 - 87 - 88 - 115
- *Lithothamnium Sonderi* p. 71 - 90
- *Lithothamnium valens* Foslie p. 90
- *Littorina* (*Melaraphe*) *neritoides* Linné p. 35 - 123
- *Lophelia prolifera* (Pallas) p. 102
- *Lophius budegassa* Spinola p. 107
- *Lophius piscatorius* Linné p. 107
- *Loripes lacteus* (Linné) p. 54 - 55 - 58 - 59
- *Lucina* (*Miltha*) *borealis* Linné p. 73 - 94
- *Lucina* (*Myrtea*) *spinifera* Montagu p. 74
- *Luidia sarsi* Düb. et Kor. p. 104
- *Lumbriconereis coccinea* Renieri p. 78
- *Lumbriconereis paradoxa* p. 66
- *Lysidice ninetta* Aud. et Milne-Edw. p. 48
- *Lysmata seticaudata* (Risso) p. 21 - 65
- *Lysmata ternatensis* De Man p. 21
- *Lytocarpia myriophyllum* (Linné) p. 78 - 95 - 104 - 116
- *Macoma baltica* Linné p. 112
- *Macoma perfrigida* p. 17 - 18
- *Macropipus arcuatus* p. 65 - 66
- *Macropipus barbarus* p. 58
- *Macropipus depurator* p. 104
- *Macropipus pusillus* (Leach) p. 71
- *Macropipus tuberculatus* p. 104
- *Macropodia longirostris* (Fabr.) p. 104
- *Macrorhambus scolopax* (Linné) p. 107
- *Macrurus aequalis* Günther p. 106
- *Mactra corallina* Linné p. 58
- *Mactra largillierti* Philippi p. 17
- *Madracis pharensis* (Heller) p. 82

- *Pagurus prideauxi* (Leach) p. 104
- *Pagurus variabilis* (A. Milne-Edwards) p. 103
- *Palinurus mauritanicus* p. 103
- *Palinurus elephas* p. 83
- *Palaemon xiphius* Risso p. 65
- *Pallasia porrecta* Ehlers p. 21
- *Palmophyllum crassum* (Naccari) p. 88 - 96
- *Pandalina brevirostris* (Rath.) p. 104
- *Pandalina profunda* Holthuis p. 102
- *Pandora rostrata* Lamarck p. 58
- *Panomya arctica* p. 18
- *Paracentrotus lividus* (Lamarck) p. 46 - 49 - 65
- *Paradistoma cristallinum* (Renier) p. 90
- *Paralcyonium elegans* p. 83
- *Paranthura costana* p. 46
- *Paronis lyra* p. 55
- *Parapenaeus longirostris* (Lucas) p. 103 - 106
- *Parastephanauge paxi* p. 64
- *Parazoanthus axinellae* (O. Schmidt)
p. 25 - 79 - 82
- *Paromola cuvieri* Risso p. 103
- *Parerythropodium coralloides* p. 25
- *Patella aspera* Lamarck p. 37 - 49
- *Patella caerulea* Linné p. 46 - 49 - 123
- *Patella ferruginea* Gmelin p. 36
- *Patella lusitanica* Gmelin p. 36 - 110
- *Patella safiana* Lamarck p. 20
- *Patella vulgata* (Linné) p. 110
- *Pecten jacobaeus* Linné p. 17 - 94
- *Pecten maximus* Linné p. 17 - 115
- *Pelvetia canaliculata* (Linné) Decaisne
et Thuret p. 110
- *Penaeus kerathurus* (Forsk.) p. 74
- *Peneroplis* sp. p. 55
- *Penicillus mediterraneus* (Decaisne)
Thuret p. 56
- *Pennatula phosphorea* Linné p. 91 - 92 - 104 - 116
- *Periclimenes amethysteus* (Risso) p. 65
- *Perinereis cultrifera* (Grube) p. 37 - 43 - 46
- *Perophora listeri* Wiegmann p. 86
- *Persicula clandestina* (Brocchi) p. 48 - 64
- *Persicula miliaria* (Linné) p. 64
- *Petaloproctus ferricola* p. 55
- *Petrobiona massiliensis* Lévi et Vacelet p. 82
- *Petroglossum nicaeense* (Duby) Schot p. 40 - 46 - 52
- *Petrosia dura* p. 83
- *Petrosia ficiiformis* (Poiret) p. 25 - 77 - 80 - 82
- *Peyssonnelia non cal.* p. 25
- *Peyssonnelia atropurpurea* p. 71
- *Peyssonnelia harveyana* Crouan p. 71 - 90
- *Peyssonnelia polymorpha* (Zanardini)
Schmitz p. 25 - 40 - 90 - 91 - 97
- *Peyssonnelia rubra* (Greville) J. Agardh p. 80 - 98
- *Peyssonnelia squamaria* (Gmelin) Decaisne p. 40 - 80 - 98
- *Phakellia robusta* p. 82
- *Phakellia ventralis* p. 83
- *Phallusia marmillata* (Cuvier) p. 92
- *Phallusia nigra* Grube p. 22
- *Pharus legumen* Linné p. 58 - 113
- *Phascolion strombi* (Montagu) p. 73
- *Phasianella pulla* Linné p. 64 - 65
- *Phasianella speciosa* Mühl. p. 64 - 65
- *Phellia elongata* Jourdan p. 37
- *Pheronema grayi* p. 103 - 107
- *Philine aperta* L. p. 113
- *Pholoe dorsipapillata* Marenzeller p. 102
- *Phthisica marina* Slab. p. 72
- *Phycis blennoides* (Brunnich) p. 107
- *Phyllaria reniformis* (Lamouroux)
Rostafinski p. 25 - 80
- *Phyllodoce madeirensis* Langerhans p. 102
- *Phyllophora nervosa* (D.C.) Greville p. 80
- *Phykosoma granulatum* (Leuckart) p. 37 - 52 - 81
- *Pilumnus birtellus* (L.) p. 48 - 53
- *Pinna perula* Chemnitz p. 94 - 95
- *Pionosyllis pulligera* (Krohn) p. 65
- *Pirenella conica* (Blainville) p. 17 - 56
- *Pirimela denticulata* (Montagu) p. 46
- *Pitaria rudis* Poli p. 94
- *Planorbulina mediterranea* p. 86
- *Platynereis dumerili* Aud. et Milne-Edw. p. 48 - 52 - 53
- *Platydoris dura* p. 103
- *Pleraplysiella minchini* p. 25
- *Plesionika acanthonotus* p. 103
- *Plesionika edwardsi* (Brandt) p. 103
- *Plesionika antigai* p. 103
- *Plesionika giglioli* Senna p. 103
- *Plesionika heterocarpus* Costa p. 103
- *Plesionika martia* (Milne Edwards) p. 103
- *Pleurobranchon meckeli* p. 105
- *Plocamium coccineum* (Hudson) Lyngbye p. 40
- *Plutonaster bifrons* (Wyville-Thomson) p. 105
- *Podocoryna exigua* (Haeckel) p. 64
- *Podocoryna proboscidea* Hincks p. 64
- *Pocillopora compressa* (Bowerbank) p. 83 - 102
- *Pollicipes cornucopiae* Leach p. 38
- *Polycarpa fibrosa* p. 104
- *Polycarpa pomaria* (Savigny) p. 92
- *Polycera quadrilineata* (O.F. Müller) p. 64
- *Polychaetes sculptus* p. 105
- *Polychaetes typhlops* Heller p. 103
- *Polyclinella azemai* Harant p. 86
- *Polyophthalmus pictus* (Dujardin) p. 48 - 65
- *Polyplumaria secundaria* p. 86
- *Polysiphonia flocculosa* (C. Agardh) p. 37
- *Polysiphonia sertularioides* (Gratelloup)
J. Agardh p. 36
- *Polysyncrator lacazei* Giard p. 86
- *Pomatoceros triquetus* p. 46
- *Pomatostegus polytrema* (Philippi) p. 46 - 52
- *Pontarachna punctulum* Phil. p. 65
- *Pontocaris cataphracta* (Olivier) p. 91 - 104
- *Pontocaris lacazei* (Gourret) p. 104
- *Pontogenia chrysocoma* p. 66
- *Pontophilus echinulatus* (Sars) p. 103
- *Pontophilus spinosus* (Leach) p. 103
- *Pontophilus trispinosus* Hailstone p. 58
- *Porcellana bluteli* Risso p. 46 - 54
- *Porcellana platycheles* Pennant p. 46
- *Porcellana longicornis* Pennant p. 88 - 115

- *Porcellidium fimbriatum* Claus p. 64
- *Porella cervicornis* p. 80 - 83 - 94
- *Porella concinna* (Busk) p. 80
- *Portunus pelagicus* (Linné) p. 21
- *Posidonia australis* J.D. Hook p. 21
- *Posidonia oceanica* (Delile) p. 21 - 59 - 61 - 66 - 73 - 113
- *Pristiurus melanostomus* (Rafinesque) p. 107
- *Processa acutirostris* Nouvel et Holthuis p. 65
- *Processa canaliculata* Leach p. 104
- *Processa edulis* (Risso) p. 65
- *Processa elegantula* Nouvel et Holthuis p. 71
- *Processa macrophthalma* Nouvel et Holth. p. 71
- *Processa mediterranea* (Parisi) p. 104
- *Processa robusta* Nouvel et Holthuis p. 65
- *Propeamussium byalinum* (Poli) p. 64
- *Propeamussium vitreum* p. 103
- *Protula* sp. p. 52
- *Protula tubularia* (Montagu) p. 78 - 95
- *Psammechinus microtuberculatus* (Blainville) p. 65 - 78
- *Psammobia costulata* Turton p. 71 - 72 - 87
- *Pseudolithophyllum expansum* (Philippi) Lemoine p. 80 - 97
- *Pseudolithophyllum* sp. p. 25
- *Pseudonereis anomala* p. 22
- *Pseudomurex lamellosus* Jan. p. 102
- *Pseudoprotella plasma* (Mont.) p. 46
- *Pseudosquilla ceristi* (Roux) p. 65
- *Psolus squamatus* Düb. et Koren p. 110
- *Pteria birundo* Linné p. 91 - 92 - 116
- *Pteria vulgaris* (Schumacher) p. 21
- *Pterocladia pinnata* (Hudson) p. 52
- *Pteroctopus tetracirrus* (Delle Chiaje) p. 103 - 106
- *Pterodina clypeata* Ehrenberg p. 121 - 123
- *Pteroides griseum* (Kölliker) p. 78
- *Purpura haemastoma* Linné p. 17 - 46
- *Pyura* (Herdmania) *momus* (Savigny) p. 21
- *Pyura vittata* (Stimpson) p. 25 - 82
- *Quasillina brevis* (Bowerbank) p. 102
- *Ralsia verrucosa* (Areschong) J. Agardh p. 36 - 37 - 38
- *Ranella gigantea* Lamarck p. 102 - 103
- *Raphitoma nebula* p. 58
- *Reniera aquaeductus* p. 25
- *Retepora* sp. p. 80
- *Retepora cellulosa* p. 25
- *Rhizaxinella pyrifer* (Delle Chiaje) p. 83
- *Rhizonubecula adherens* Le Calvez p. 64
- *Rhodine loveni* f. *gracilior* p. 22
- *Rhodosome verecundum* Ehrenberg p. 80 - 81
- *Rissoa auriscalpium* (Linné) p. 64 - 66
- *Rissoa decorata* Philippi p. 64
- *Rissoa dolium* (Nyström) p. 64
- *Rissoa fragilis* Michaud p. 57
- *Rissoa grossa* Michaud p. 57
- *Rissoa guerini* p. 48
- *Rissoa radiata* Philippi p. 64
- *Rissoa variabilis* (Von Mühlfeldt) p. 64
- *Rissoa ventricosa* Desmarests p. 64
- *Rissoa violacea* Desmarests p. 64 - 123
- *Rissoella verruculosa* (Bertolini) J. Agardh p. 36
- *Rissoella serruculosa* p. 36
- *Rissoina bruguieri* (Payraudeau) p. 64
- *Rivularia atra* Roth p. 35 - 37 - 38 - 49
- *Rivularia bullata* (Poirét) Berkeley p. 36 - 40
- *Rivularia mesenterica* Thuret p. 110
- *Rochina carpenteri* p. 103
- *Rodiella tissieri* p. 107
- *Rosalinda incrustans* p. 103
- *Rossia caroli* p. 103
- *Rossia macrosoma* (Delle Chiaje) p. 95 - 106
- *Ruppia maritima* Linné p. 56 - 57 - 112
- *Ruppia rostellata* Koch p. 57
- *Sabellaria alveolata* (Linné) p. 59
- *Saccocirrus papillocercus* Bobret p. 54
- *Saccorbiza polyschides* (Lightfoot) Batters p. 48 - 111
- *Salicornia herbycea* Linné p. 44 - 111
- *Salmacina dysteri* (Huxley) p. 25 - 78 - 81
- *Salmacina incrustans* Claparède p. 81
- *Sarcodictyon catenatum* p. 85
- *Sargassum Hornschuchi* C. Agardh p. 80
- *Scaevargus unicirrus* p. 103
- *Scalaria crenata* Linné p. 17
- *Scaphander lignarius* Linné p. 104
- *Schismopora armata* (Hincks) p. 37 - 46
- *Schismopora avicularis* (Hincks) p. 25 - 80 - 82
- *Scolaricia typica* p. 71 - 72
- *Scolecopsis ciliata* (Keferstein) p. 57
- *Scolionema suvaense* (Agassiz et Mayer) p. 65
- *Scrobicularia cottardi* (Payraudeau) p. 58
- *Scrobicularia plana* Da Costa (S. *piperata*) p. 57 - 112
- *Scrupocellaria reptans* (Linné) p. 80 - 98
- *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) p. 38
- *Sebastes dactylopterus* (Delaroche) p. 107
- *Sepietta oweniana* (D'Orbigny) p. 103 - 106
- *Sepiola rondeleti* Leach o. 58 - 65
- *Serpula concharum* Langerhans p. 52
- *Serpula vermicularis* Linné p. 52 - 80
- *Sertularella ellisi* Milne ed. f. *lagenoides* Stechow p. 37 - 46
- *Sertularia marginata* (Kirchenpauer) p. 21
- *Sertularia perpusilla* Stechow p. 63
- *Sicyonnia carinata* (Brünnig) p. 65
- *Sigalion mathildae* p. 58
- *Sigalion squamatum* p. 71 - 72
- *Sipho torus* p. 103
- *Siphonaria pectinata* Linné p. 20
- *Siphonodentalium quinquangulare* Forbes p. 8 - 103
- *Siphonocetes dellavallei* Stebbing p. 64
- *Sipunculus nudus* L. p. 113
- *Siriella clausi* G.O. Sars p. 65
- *Siriella jaltensis* p. 46
- *Smaragdia viridis* (Linné) p. 64
- *Smittina trispinosa* p. 114
- *Solen marginatus* Pulteney p. 58 - 113
- *Solenocera membranacea* (Risso) p. 81 - 104
- *Sorites marginalis* p. 55
- *Spadella cephaloptera* Busch p. 65
- *Spatangus inermis* Mortensen p. 104
- *Spatangus purpureus* Leske p. 71 - 72 - 87 - 91 - 95
- *Spatoglossum Solieri* Kützting p. 25 - 80
- *Sphaerechinus granularis* Lamarck p. 65 - 72 - 78

- *Sphaerococcus coronopifolius* (Goodenough et Woodward) p. 80
- *Sphaeroma bookeri* Leach p. 57
- *Sphaeroma rugicauda* Leach p. 112
- *Sphaeroma serratum* (Fabricius) p. 43
- *Spirorbis corrugatus* p. 64
- *Spisula subtruncata* (Da Costa) p. 58 - 113
- *Spondylus gussoni* Costa p. 102
- *Spongia officinalis* p. 25
- *Sporochnus pedunculatus* (Hudson) C. Agardh p. 71
- *Squalis fernandinus* Molina p. 106
- *Squilla desmaresti* Risso p. 65
- *Squilla mantis* Fabr. p. 104
- *Squilla massavensis* p. 22
- *Stauropcephalus rubrovittatus* Grube p. 78
- *Stauropcephalus rudolfi* p. 55
- *Stenolaimus lepturus* p. 121 - 122
- *Stenopus scaber* p. 82
- *Stephanoptera gracilis* p. 120
- *Stephanoscyphus simplex* p. 102
- *Stereocidaris ingolfiana* p. 116
- *Sternaspis scutata* (Ranzani) p. 91
- *Stichopus regalis* (Cuvier) p. 91-92-104-116
- *Stichopus tremulus* (Günner) p. 116
- *Strombus bubonius* Lamarck p. 17
- *Styela partita* (Stimpson) p. 83 - 91
- *Stylocidaris affinis* (Philippi) p. 88
- *Suberites carnosus* f. *ramosus* p. 83
- *Suberites carnosus* f. *typicus* p. 83
- *Syllis prolifera* Krohn p. 52 - 53
- *Symplegma viride* Herdman p. 21
- *Synapseudes* sp. p. 48
- *Synisoma appendiculatum* (Risso) p. 64 - 66
- *Synisoma capito* (Rathke) p. 46
- *Tanaïs cavolini* H. Milne-Edwards p. 53
- *Tapes aureus* Gmelin p. 55 - 56 - 111
- *Tapes decussatus* Linné p. 55 - 56 - 113
- *Tellina balaustina* Linné p. 88 - 94
- *Tellina (Arcopagia) crassa* Gmelin p. 71-72
- *Tellina distorta* p. 73
- *Tellina donacina* Linné p. 85-87 - 88
- *Tellina fabula* p. 113
- *Tellina fabuloides* p. 58
- *Tellina incarnata* Linné p. 58
- *Tellina nitida* Poli p. 58
- *Tellina planata* Linné p. 58
- *Tellina pulchella* Lamarck p. 58
- *Tellina serrata* Renier p. 92
- *Tellina tenuis* Da Costa p. 58 - 113
- *Tenarea tortuosa* (Esper) Lemoine p. 37
- *Tenarea undulosa* Bory p. 48
- *Terebratulina vitrea* (Born) p. 7-83-102-107-115
- *Terebratulina caput-serpentis* (Linné) p. 7 - 83
- *Tetthyster subinermis* (Philippi) p. 104
- *Thalassema gigas* p. 103
- *Thamnostoma cidarisis* p. 103
- *Thenea muricata* Gray p. 103 - 107
- *Thia polita* Leach p. 71 - 72
- *Thorulus cranchi* (Leach) p. 65
- *Thorulus sollaudi* (Zariquiey) p. 65
- *Thracia papyracea* Poli p. 71
- *Thyone gadeana* p. 94
- *Trachythione elongata* p. 91
- *Trachythione tergestina* Sars p. 91
- *Trapania fusca* (Lafont) p. 64
- *Trichotropis borealis* p. 17
- *Trididemnum fallax* Lahille p. 55
- *Trinchesia caerulea* (Montagu) p. 64
- *Triticellopsis tissieri* Gautier p. 103
- *Triton nodifer* Lmk. p. 104
- *Tritonia (Duvaucellia) villafranca* Vayssièrè p. 64
- *Trivia candidula* Gaskoin p. 20
- *Trochus bullula* p. 17
- *Truncatella subcylindrica* Linné p. 61
- *Tubularia mesembryanthemum* Alman p. 53
- *Tubulipora flabellaris* p. 63
- *Tugonia anatina* Gmelin p. 17
- *Turris undatiruga* p. 17
- *Turritella tricarinata* Br. f. communia Risso p. 73-91-92-116
- *Turritella triplicata* Brocchi p. 88 - 94
- *Tylodesma inornata* p. 83
- *Tylodina citrina* p. 91
- *Tylos latreillei* p. 61
- *Tylos sardous* (Arcangeli) p. 110
- *Udotea petiolata* (Turra) Boergesen p. 25-40-80-88-98
- *Ulva lactuca* Linné p. 52
- *Ulva latissima* Kützinger p. 53
- *Upogebbia deltaura* p. 66
- *Upogebbia littoralis* (Risso) p. 55 - 56 - 60
- *Uroleptus* sp. p. 121
- *Venerupis irus* Lamarck p. 37
- *Ventromma balecioides* (Alder) p. 53
- *Venus brongniarti* p. 94
- *Venus casina* Linné p. 18-71-72-85-87-91-94-95-115
- *Venus fasciata* Da Costa p. 114
- *Venus gallina* Linné p. 58 - 113
- *Venus ovata* Pennant p. 94
- *Venus verrucosa* Linné p. 66
- *Veretillum cynomorium* (Pallas) p. 91 - 92 - 104
- *Vermetus arenarius* Linné p. 49
- *Vermetus (Spiroglyphus) cristatus* Biondi p. 13-49-50-51
- *Vermetus triquetus* Bivona p. 46 - 49
- *Vermiliopsis multicristata* (Philippi) p. 52 - 102
- *Verongia cavernicola* p. 25-77-82
- *Verruca recta* p. 116
- *Verruca* sp. p. 102
- *Verrucaria maura* Wahlenberg p. 110
- *Verrucaria symbalana* Nylander p. 110
- *Vidalia volubilis* (Linné) J. Agardh p. 80 - 90
- *Virgularia mirabilis* (O.F. Müller) p. 91 - 92 - 116
- *Walkeria uvae* p. 86
- *Webbinella crassa* Le Calvez p. 64
- *Webbinella hemispherica* Jones, Parker et Brady p. 64
- *Xantho poresa* (Olivi) p. 53
- *Xenophora mediterranea* p. 103
- *Xylophaga dorsalis* p. 104
- *Zanardinia prototypus* p. 25
- *Zenobiana prismatica* (Risso) p. 64
- *Zoobotryon verticillatum* (Delle Chiaje) p. 53
- *Zostera bornemanniana* p. 56 - 113
- *Zostera nana* Roth p. 56-61 - 68 - 113
- *Zostera marina* Linné p. 56 - 113

Quelques références récentes par années...

- Picard J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 52 (36), 1-160.
- Pérès, J. M., 1982. Ocean Management. *In: Marine ecology*. O. Kinne (ed.). Wiley-Interscience Publ., Chichester 5 (1), 9-642.
- Moraitou-Apostolopoulou M. & V. Kiortsis (Eds), 1983. Mediterranean marine ecosystems. NATO Conf. Ser. (I Ecol.), Plenum Press, New-York, vol. 8.
- Pérès, J. M., 1985. History of the Mediterranean biota and colonization of the depths *In: Western Mediterranean*. Pergamon, Oxford, p. 198-232.
- Arnaud, P. M. & C. C. Emig, 1987. La population, unité fonctionnelle de la biocoenose. *In: Acte Coll. Nat. CNRS Biologie des populations* (Lyon 1986), p. 69-72.
- Emig, C. C., 1988. Les Brachiopodes actuels sont-ils des indicateurs (paléo) bathymétriques? *Géol. Méditerr.* 15, 65-71.
- Della Croce N., 1989. Lezioni sulla protezione dell'ambiente marino. CEDAM, Padova, 179 pp.
- Bellan-Santini D., Lacaze J. C. & C. Poizat (Eds), 1994. Les biocoenoses marines et littorales de Méditerranée, synthèses, menaces et perspectives. *Coll. Patrimoines Naturels*, 19, 1-246.
- Bianchi C. N. & C. Morri, 2000. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, problems and prospects for future research. *Mar. Poll. Bull.*, 40 (5), 367-376.

Et plus spécifiques sur le benthos méditerranéen profond...

- Carpine C., 1970. Ecologie de l'étage bathyal dans la Méditerranée occidentale. *Mém. Inst. océanogr. Monaco*, 2, 1-146.
- Laubier L. & C. C. Emig, 1993. La faune benthique profonde de Méditerranée. *In: Symposium Mediterranean Seas 2000*, Ed. F. R. Della Croce, *Inst. Sci. amb. mar., S. Margherita Ligure*, p. 397-428.
- Emig C. C., 1997. Bathyal zones on the Mediterranean continental slope: An attempt. *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.*, 23, 23-33.
- Emig C. C. & Geistdoerfer, 2004. Faune profonde en Mer Méditerranée : les échanges historiques, géographiques et bathymétriques. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology*, Article 2004/01 (CG2004_A01_CCE-PG), 10 pp., 4 fig., 3 tabl.
- The Mediterranean deep-sea fauna: historical evolution, bathymetric variations and geographical changes. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology*, Article 2004/01 (CG2004_A01_CCE-PG), 10 pp., 4 fig., 3 tabl.
<http://paleopolis.rediris.es/cg/>

Manuel scanné par le Conseil Régional PACA :

Pérès J. M. et J. Picard, 1964.

Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée.
Rec. Trav. St. mar. Endoume, 31 (47), 1-137.

NOUVEAU MANUEL

DE

BIONOMIE BENTHIQUE

DE LA

MER MEDITERRANEE

Facsimilé préparé par
*(avec des références récentes
en fin de manuel)*



d. creations

cdemittelwihr@free.fr