

DISTRIBUTION DES PHORONIDIENS DANS LES BIOTOPES LITTORAUX, CORALLIENS ET TERRIGÈNES, DU CANAL DE MOZAMBIQUE (S.W. OCÉAN INDIEN)

Bernard A. THOMASSIN et CHRISTIAN C. EMIG

Station marine d'Endoume, Centre d'Océanologie de Marseille (CNRS/LA. 41), F-13007 Marseille

Summary. — *Distribution of the Phoronida in the littoral of coral reef complexes and terrigenous soft bottoms of the Mozambique Channel (SW Indian Ocean).* The distribution of the Phoronida in three well-studied regions of the Eastern Mozambique Channel (in Malagasy: southward the Tuléar region and northward the Nosy-Be region; and around the Islands of the NE Mozambique Channel: Mayotte I., Glorious Is., Geysier and Zelee banks) allows definition of the ecological requirements of the endopsammic species, *Phoronis muelleri*, *P. psammophila*, *P. pallida*, *Phoronopsis albomaculata* and *Ph. californica*, and of the commensal one, *Phoronis australis*, living in cerianthid tubes. Among the endopsammic phoronids there is a succession of species related to sedimentological parameters (grain-size, sand and silt ratios, organic matter) reflecting water movements: *Phoronopsis californica* in organogeneous gravels and coarse sands, then *Phoronopsis albomaculata* and *Phoronis psammophila* in biogenic and terrigenous medium to fine sands (the former preferring the coarsest sediments), then *P. pallida* in biogenic well-sorted medium and fine sands, and finally *P. muelleri* in terrigenous muddy sediments, although this species can also occur in biogenic clean medium sands washed by waters with high levels of suspended material, as at Mayotte I.

Résumé. — La distribution des Phoronidiens dans trois régions bien prospectées de l'Est du Canal de Mozambique (à Madagascar: région de Tuléar, au Sud, et de Nosy-Bé, au Nord; et dans les îles du Canal de Mozambique: île Mayotte, îles Glorieuses, bancs du Geysier et de la Zéléé) permet de préciser les exigences écologiques des espèces endopsammiques, *Phoronis muelleri*, *P. psammophila*, *P. pallida*, *Phoronopsis albomaculata* et *Ph. californica*, ainsi que de *Phoronis australis* qui vit dans des tubes de cérianthes. Chez les Phoronidiens endopsammiques, on constate un relais des espèces en fonction des caractéristiques sédimentologiques (granulométrie, teneur en sables et lutites, richesse organique) en liaison avec les conditions hydrodynamiques: *Phoronopsis californica* dans des graviers et sables très grossiers organogènes, puis *Phoronopsis albomaculata* et *Phoronis psammophila* dans des sables moyens à fins organogènes ou terrigènes (la première espèce préférant des sédiments plus grossiers que la seconde), puis *P. pallida* dans des sables organogènes moyens et fins bien calibrés, enfin *P. muelleri* dans des sédiments envasés, bien qu'on puisse la trouver dans des sables moyens organogènes baignés d'eaux chargées en suspensions, comme à l'île Mayotte.

Jusqu'à présent, aucune étude synthétique sur l'écologie précise des Phoronidiens de la Province indo-pacifique n'a été réalisée, bien que des éléments aient été fournis par Emig (1973b, 1982). Les principales signalisations, en dehors des régions prospectées dans ce travail, sont de MacNae et Kalk (1962) à Inhaca I. (W. du Canal de Mozambique), de Emig et al. (1977) sur la côte est de l'Australie, de Emig (1975) dans les îles Salomon, de Emig (1973b) dans les îles Cook et de Emig et Brock (1983) à Hawaii.

La distribution des Phoronidiens dans les principaux biotopes littoraux, des récifs coralliens et des littoraux terrigènes, a été étudiée dans trois zones du Canal de Mozambique (S.W. de l'Océan Indien), particulièrement bien prospectées (Fig. 1, 3, 4). Les relations entre les exigences ou les tolérances de chaque espèce vis-à-vis des conditions de milieux ont été analysées en fonction de la distribution de ces biotopes dans le contexte côtier, et donc de leurs caractéristiques (plus particulièrement avec la granulométrie et les constituants des sédiments, résultant des conditions hydrodynamiques propres à ces fonds, ainsi qu'avec la richesse organique de ces derniers). De plus, l'importance de ces peuplements de Phoronidiens dans la composition globale du macrobenthos a été abordée lorsque les données le permettaient.

Dans la région de Tuléar (S.W. de Madagascar; fig. 1) où les complexes récifaux et les fonds littoraux ont été prospectés entre 1961 et 1972, biotope par biotope (Thomassin, 1978b), quatre espèces de Phoronidiens (*Phoronis australis* Haswell, *P. muelleri* Selys-Lonchamps, *P. psammophila* Cori et *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist) ont été décrites précédemment (Emig, 1973a, 1973b; Emig et Thomassin, 1969; Emig et al., 1972), auxquelles s'ajoute une cinquième espèce, *Phoronis pallida* (Schneider) qui est signalée ici pour la première fois dans l'océan Indien.

Dans la région de Nosy-Bé (N.W. de Madagascar; Fig. 3) où le plateau insulaire, de type continental, est plus large que dans la région de Tuléar, et où les apports fluviaux sont plus importants à la côte, cinq espèces de Phoronidiens (*Phoronis australis*, *P. muelleri*, *P. psammophila*, *Phoronopsis albomaculata*

et *Ph. californica* Hilton(1) ont été récoltées et décrites (Emig, 1973a, 1973b; Emig et Plante, 1969; Emig et al., 1972).

Enfin, au cours de la campagne "Benthédi" (mars-avril 1977) qui s'est déroulée dans le N.E. du Canal de Mozambique, plusieurs espèces de Phoronidiens (*Phoronis muelleri*, *P. psammophila*, *Phoronopsis albomaculata* et *Ph. californica*) ont été collectées séparément ou associées (fig. 4): d'une part, à l'île Mayotte, île haute, volcanique, ceinturée par une barrière récifale quasi-continue, entrecoupée de nombreuses passes et limitant derrière elle un vaste lagon; et, d'autre part, sur les bancs coralliens immergés de la Zélée et du Geysier (formations récifales surmontant un édifice volcanique commun implanté sur les fonds de 3500 m environ de profondeur du bassin des Comores) et sur la plateforme corallienne à îles basses (cayes) des Gloireuses.

Pour la description anatomique de ces espèces de Phoronidiens, nous renvoyons le lecteur aux travaux cités ci-dessus, ainsi qu'à leur diagnoses publiées par Emig (1979). Toutefois nous donnons, en annexe, des résultats inédits concernant les formules musculaires de ces espèces (tabl. 5).

MATERIEL ET METHODES

Dans la région de Tuléar, les Phoronidiens ont été récoltés par prélèvement direct de sédiment, par collecteur à godet manipulé en plongée dans les platiers à micro-atolls et les dunes hydrauliques de pente interne, par suceuse hydropneumatique dans les biotopes récifaux entre 1 et 30 m de profondeur et les fonds de lagon, par drague Charcot-Picard dans les fonds de lagon et sur le plateau continental, par bêche sur les atterrissements sablo-vaseux littoraux.

Dans la région de Nosy-Bé, les prélèvements ont été effectués à la benne Smith et McIntyre par Plante (1967) dans les fonds du plateau continental et à la suceuse hydropneumatique dans les fonds coralliens.

Dans les îles du N.E. du Canal de Mozambique (campagne "Benthédi"), les prélèvements ont été réalisés avec la suceuse hydropneumatique entre 5 et 40 m de profondeur et à la drague Charcot-Picard pour les profondeurs plus fortes.

Toutes ces techniques de prélèvements ont été décrites par Thomassin (1978a, 1978b). Les prélèvements ont été tamisés sur une maille de 2 et 1,5 mm et fixés au formol neutralisé.

Les analyses sédimentologiques ont été faites selon les techniques exposées par Weydert (1973), réadaptées

pour l'étude des peuplements de sédiments par Thomassin (1978a, 1978b). Ces techniques sont essentiellement fondées sur les travaux sédimentologiques de Folk et Ward (1957) pour les indices, de Weydert (1971) pour la définition des stocks granulométriques, de Visser (1969) pour la définition des stocks mis en mouvements sous l'effet de l'hydrodynamisme.

Pour chaque prélèvement dans lequel se trouvent des Phoronidiens, une étude complète du sédiment a été effectuée (granulométrie; analyse des teneurs en carbonates; richesse organique).

La terminologie récifale utilisée est celle de Battistini et al. (1975) et la description des biotopes et leur étude faunistique sont celles publiées par Thomassin (1978b).

DISTRIBUTION DES PHORONIDIENS

DANS LA REGION DE TULEAR (S.W. DE MADAGASCAR) (fig. 1)

Dans cette région, le complexe récifal du Grand Récif de Tuléar, y compris les récifs internes et les atterrissements littoraux terrigènes (avec ou sans herbiers de Phanérogames marines), a été principalement prospecté. Toutefois, des prélèvements ont été réalisés au Sud à l'île Nosy-Bé et au Nord sur le récif frangeant de Songoritelo, ainsi que dans le complexe récifal d'Ifaty-Ranobé. Nous analyserons la distribution précise

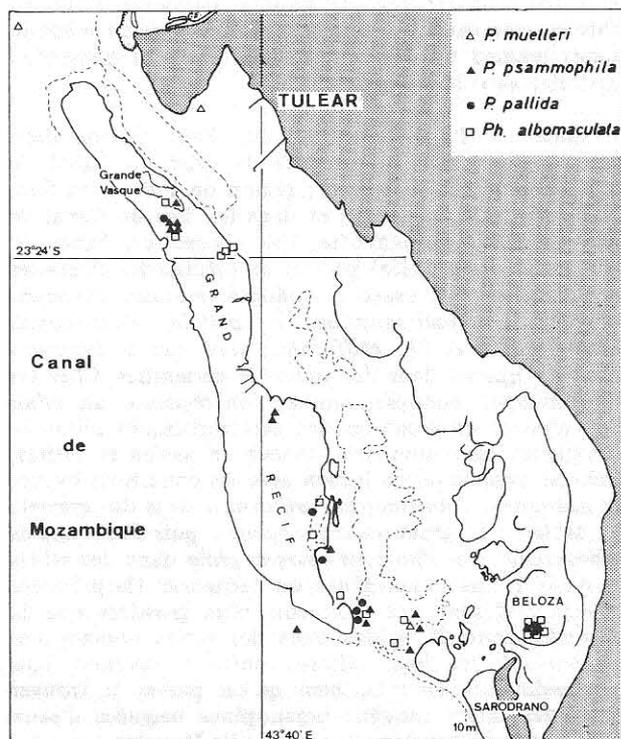


Figure 1. — Distribution des Phoronidiens dans le complexe récifal du "Grand Récif" de Tuléar.

(1) Nous abrègerons dans ce travail le genre *Phoronis* par *P.* et le genre *Phoronopsis* par *Ph.*

de chaque espèce de Phoronidiens dans les divers biotopes échantillonnés avec leur caractéristiques écologiques.

Les sédiments coralliens ne subissant pas d'intrusion de sédiments terrigènes.

Le peuplement général de ces divers biotopes est réferable dans leur ensemble à la "Biocénose des sables grossiers et moyens sous influence de courants de fonds" telle qu'elle a été définie par Thomassin (1978).

Les Fonds de sables grossiers et moyens de lagon, en arrière des passes (Ensemble postrécifal).

Les sédiments déposés en arrière de la Passe Sud du Grand Récif de Tuléar, dans une dépression de 12 à 13 m de profondeur, sont des sédiments carbonatés purs, homogènes, avec une proportion équilibrée de sables grossiers et graviers, de sables moyens, de sables fins et très fins et de lutites $\leq 63 \mu\text{m}$ (20-50 %). Les teneurs en carbone organique y sont très faibles ($< 0,10\%$); les teneurs en azote totale y sont assez constantes ($\bar{N}_{\text{total}} = 0,024\%$ pour 10 mesures) quoiqu'étant plus élevées dans les sédiments les plus grossiers.

Les quatre espèces de Phoronidiens endopsammiques, *Phoronis pallida*, *P. psammophila*, *P. muelleri* et *Phoronopsis albomaculata*, y ont été récoltées (fig. 1), mais leur dominance moyenne par rapport au peuplement général de ces fonds y est toujours très faible ($Dm < 0,2\%$). Dans les sédiments les plus grossiers, distribués dans l'axe de la passe sous l'effet des houles et des courants de marée, dans lesquels prédominent les sédiments en traction (35-64 %) et en déplacement occasionnel, on trouve surtout *P. psammophila* ($Dm = 0,12\%$), avec quelquefois *Ph. albomaculata* et très rarement *P. muelleri*. Au contraire, dans les sables moyens et quelquefois fins, accumulés en arrière de la passe dans la zone de réfraction des houles contournant l'extrémité de la barrière récifale, dans lesquels prédominent les sédiments en saltation (jusqu'à 76 %), *P. pallida* est l'espèce la plus fréquente et la plus abondante ($Dm = 0,40\%$; densité moyenne: $\delta m = 4,5$ à $22,7 \text{ ind.m}^{-2}$).

Le peuplement, décrit par Thomassin (1978b, tableaux 9 et 10), comprend principalement, outre de gros Foraminifères épibenthiques (*Marginopora* sp., *Operculina complanata*, *Amphisorus hemprichi*), une épibiose d'algues (soit à base de Corallinacées avec arbuscules de *Lithophyllum*, soit de Chlorophycées, *Udotea* spp., *Caulerpa* spp., *Avrainvillea*), de Scléactiniaires libres (*Heteropsammia michelini*, *Heterocyathus aequicostatus* et *Diaseris distorta*) et de Bryozoaires (*Cupuladria indica*). L'endofaune, autre que les Phoronidiens, comprend: des Zoanthaires solitaires (*Epizoanthus*); des Actiniaires Isophelidae et Edwardsiidae; un cortège de Mollusques très diversifié, parmi lesquels prédominent les Bivalves *Timoclea subnodulosa*, *Glycymeris* cf. *imposta*, *Dosinia thomassini*, *Tellina (Arcopagia) tenuilamellata*, *Lioconcha picta*, *Papyridea papyraceum*, *Solen roseamaculatus*, *Nucula pulchra*, le Scaphopode *Plagioglypta subtorquatum*, les Gastéropodes *Nassarius echinatus*, *Mitra chrysalis*, *Pupa fumata strigosa*; des Ostracodes (*Asteroptergion thomassini*); des Amphipodes (*Ampelisca brevicornis inter-*

media, *A. tenuicornis*, *Urothoe elegans*, ...); des Isopodes (*Apseudes* et *Tanaidae*); la Callianasse *Thomassinia* sp.; des Echinodermes (*Fibularia ovulum*, *Echinocyamus crispus*, *Laganum depressum*); ainsi que des Céphalocordés (*Asymmetron lucayanum*).

Dans des fonds similaires, entre le récif à caye de Nosy-Bé et le littoral Nord-Anakao, au sud de Tuléar, on retrouve des individus de *Ph. albomaculata*, à l'ouverture du collecteur de platier, et de *P. psammophila*, plus profondément.

Les fonds de sables grossiers et moyens sur la pente externe du récif-barrière (Ensemble frontorécifal).

Les Phoronidiens sont quasiment absents dans les sédiments grossiers très remaniés de la pente externe, soumis aux courants de décharges des vagues et aux courants de marées. *P. psammophila* n'a été récoltée que dans une seule station (densité: 2 exemplaires pour 36 dm^3), dans des sédiments très grossiers, mal triés, d'une cuvette à arbuscules de Mélobésiées (maërl à *Lithophyllum molluccense*, *Archeolithothamnion sibogae*) du glacis inférieur, c'est-à-dire dans la zone la plus profonde et la moins agitée de ce biotope. Quant à la deuxième espèce récoltée, *P. australis*, vivant dans le tube de *Cerianthus maua*, sa distribution est fonction de celle de ce cérianthe dont quelques rares spécimens ont été observés dans les zones les plus profondes (biotope précédent et Corne nord du Grand Récif). Ces deux localités ont comme particularité d'être situées au niveau de zones de transit des eaux turbides chargées en alluvions, provenant des deux fleuves côtiers quand ils sont en crues.

Sur les platiers récifaux (Ensemble épirécifal).

Les fonds de sables moyens et fins des vasques-témoins de la barrière récifale.

Ces vasques-témoins sont des dépressions aux parois raides, de 50 à 100 m de diamètre, incluses dans la retenue d'eau épirécifale de la barrière récifale; elles résultent de la fermeture et du cloisonnement d'une ancienne crique externe du front récifal et elles tendent à se combler progressivement.

Le fond de ces vasques, de 12 à 5 m de profondeur, est tapissé de sables carbonatés purs, moyens ou/et fins, très bien classés. La fraction moyenne et fine en saltation et traction peut y atteindre de 55 à 72 % des particules sous l'effet des courants de décharge des déferlements, ce qui rapproche ces sables de ceux des pentes du lagon ou des dunes hydrauliques de la bordure interne de la barrière récifale. Les sédiments en suspension peuvent y représenter de 5 à 15 %, mais les lutites n'y dépassent jamais 1 %. Les teneurs en azote total varient de 0,03 à 0,05 % tandis que les teneurs en carbone organique fluctuent de 0,11 à 0,34 % sous l'influence de la décantation de matière organique ou du développement d'un film organique (diatomées, micro-organismes).

Les phoronidiens, bien que constants dans ces sables, ne représentent jamais plus de 1,84 % du peuplement général. Leur densité moyenne varie de 12,5 à 59,1 ind. m^{-2} selon les vasques : *Phoronopsis albomaculata*, jusqu'à 3 individus par 50 dm^3 et 0,22 m^{-2} ; *Phoronis psammophila*, euconstante, jusqu'à 14 individus par 50 dm^3 et 0,22 m^{-2} ; *P. pallida*, rare et accidentelle.

Dans ces vasques, le peuplement général présente des aspects ou faciès parculiers de la "Biocoenose des sables grossiers et moyens sous l'influence de courants de fonds", dus aux Amphipodes *Siphonoecetes erythraeus*, *Metaphoxus fultoni*, *Ledoyerella caputphotis*, *Ampelisca tulearensis*.

Les autres espèces prédominantes dans ces fonds sableux sont, d'après Thomassin (1978b) : tableaux 37 et 40 des espèces sabulicoles - gravellicoles : l'Ostracode *Synasterope* sp. A, des Tanaïdés dont *Leptocheilia mirabilis*, l'Amphipode *Urothoe elegans*; des espèces sabulicoles - (gravellicoles) : outre le Phoronidien *Ph. albomaculata*, l'Ostracode *Cylindroleberis* sp. A, la Callianasse *Thomassinia* sp. 1, l'Ophiuride *Amphiura (Ophiopeltis) tenuis*, le Céphalocordé *Asymmetron lucayanum* (très abondant dans certains sables même réduits en profondeur); des espèces sabulicoles et gravellicoles : le siponcle *Siphonosoma cumanense*, les Mollusques *Nassarius albescens gemuliferus* et *Jactellina rhomboides*; des espèces sabulicoles lutitophobes tolérant jusqu'à 3 % de lutites : les Amphipodes *Cyproidea ornata* et *Eriopisa* sp. 1; et parmi celles tolérant jusqu'à 10 % de lutites : outre *P. psammophila*, le siponcle *Aspidosiphon thomassini*, les Gastéropodes *Strombus gibberulus gibberulus*, *Nassarius (Niotha) echinatus* et *Conus tessulatus*; des espèces sabulicoles tolérantes et gravellicoles : l'Amphipode *Ampelisca brevicornis intermedia* et le pagure *Diogenes* sp. 1 cf. *senex*.

D'une vasque à l'autre, on note des différences dues au degré d'évolution des sédiments et des peuplements : d'abord le faciès à *Metaphoxus fultoni* dans les sables grossiers et moyens, puis le faciès à *Siphonoecetes erythraeus* et *Ledoyerella caputphotis*; enfin le faciès à *Cerapus* sp. 1. D'où la présence des Phoronidiens seulement dans les vasques les moins comblées par des sédiments, avec *P. psammophila* prédominante dans les sables fins compacts de la vasque la plus profonde (où les particules en décantation sont plus abondantes et où les teneurs en matière organique du sédiment sont les plus élevées), et *Ph. albomaculata*, moins abondante, les sédiments étant ici encore trop affinés. Sur les pentes, dans les niveaux les plus superficiels, cette dernière tend à prendre le relais, les sédiments y étant plus grossiers et remaniés et les particules mises en suspension y étant plus grossières.

Les fonds de sables grossiers et moyens des retenues d'eau épircifales du récif barrière, de certains récifs frangeants ou de récifs internes.

Entre la levée détritique, ou son biotope de substitution (les bourrelets de Mélobésiées feuilletées) et l'accumulation sédimentaire interne fixée par les herbiers de Phanérogames, qui toutes deux émergent aux basses-mers de vives-eaux, se forme une retenue d'eau épircifale où l'on observe un développement secondaire des formations coralliennes construites. Ces dernières

laissent entre elles des espaces libres où se déposent des sédiments. L'extension de ces formations sableuses va en croissant de l'avant vers l'arrière du récif : cuvettes, puis couloirs sableux, enfin larges passées sableuses; ces dépressions correspondant aux divers types de platiers construits, enfin platiers à éléments dispersés, puis à microatolls.

Les Phoronidiens sont absents du peuplement moyen des sédiments tapissant les dépressions de la retenue d'eau épircifale de la barrière récifale (Grand Récif), dans son secteur le plus typique (secteur des vasques) (Thomassin, 1969, 1978b).

Au contraire, ils ont été récoltés dans les sédiments des passées sableuses des platiers à éléments dispersés et à microatolls, notamment sur le récif de lagon de Beloza et sur le récif frangeant de Songoritelo, où l'hydrodynamisme est moins fort que sur la barrière récifale. Les peuplements des sables de ces deux platiers montrent d'ailleurs le plus de similarité.

A Beloza, deux espèces de Phoronidiens (*Phoronopsis albomaculata* et *Phoronis psammophila*) sont présentes, avec une abondance moyenne de 14,6 ind. 50 dm^{-3} /4 prél. et une densité moyenne de 73 ind. m^{-2} ; à Songoritelo où le milieu paraissait plus réducteur, une seule espèce semble se maintenir (*P. psammophila*) avec une abondance moyenne (0,25 ind. 50 dm^{-3} /4 prél.) et une densité moyenne (1 ind. m^{-2}) plus faibles. Dans ces deux stations, la dominance moyenne des Phoronidiens reste toujours peu élevée, voire nulle, par rapport aux autres groupes taxonomiques ($Dm = 1,14\%$ à Beloza et 0,01 % à Songoritelo).

Ces différences dans la distribution des espèces s'expliquent bien quand on analyse les conditions de mise en place de ces dépôts et leurs caractéristiques sédimentologiques. L'hydrodynamisme est moins fort sur ces platiers que sur la barrière externe; ainsi, les sédiments (issus de la désagrégation des levées détritiques externes, quand elles existent, ou formés sur place) ont-ils tendance à se déposer sur place : leur taille-moyenne est donc plus grossière (sables grossiers), ils sont mal triés et moins bien classés. On observe une gradation dans l'hétérogénéité de ces sables selon les platiers et leur exposition aux vagues. De même, varie leur richesse organique; elle croît du platier le plus battu jusqu'au platier le plus abrité à sédiments affinés ayant la teneur la plus élevée en suspensions. Ces teneurs en carbone organique et azote total sont alors égales ou supérieures aux valeurs les plus élevées obtenues dans les sables de la retenue d'eau épircifale de la barrière récifale (tabl. 1). C'est pourquoi les sables grossiers du platier à éléments dispersés et microatolls du récif de Beloza apparaissent comme les plus propices aux deux espèces; *Ph. albomaculata* et *P. psammophila* y figurent parmi les espèces les plus abondantes ($Am = 7,41$ ind. 50 dm^{-3} , $Dm = 0,35\%$ pour *Ph. albomaculata*; $Am = 7,15$ ind. 50 dm^{-3} , $Dm = 33\%$

pour *P. psammophila*). Ce type de substrat grossier colmaté par des sables, auquel s'ajoute la richesse nutritive des eaux du lagon (zone interne centrale, proximité de mangroves littorales), favorise la prolifération de ces deux espèces et *Ph. albomaculata* y atteint la densité maximale enregistrée pour la région de Tuléar (75 ind. m⁻²).

Tableau 1. — Distribution des Phoronidiens selon les caractéristiques sédimentologiques des sables des divers platiers sur les récifs coralliens de la région de Tuléar. \bar{M} Tm Φ : moyenne des tailles moyenne des sédiments; \bar{M} Fh : moyenne du facteur hydrodynamisme; C org : carbone organique; N total : azote total.

Localité	\bar{M} Tm Φ	\bar{M} Fh	Richesse organique		Phoronidiens présents
			C org. %	N total %	
Récif Barrière (Grand Récif)	-0,84 (sables grossiers)	0,45	0,10	0,022	0
Récif frangeant exposé de Sarodrano	-1,64 (granules)	0,14	0,12	0,023	0
Récif de lagon de Beloza	-0,98 (sables grossiers)	0,09	0,16	0,038	<i>P. psammophila</i> <i>Ph. albomaculata</i>
Récif frangeant de Songoritelo	-0,93 (sables grossiers)	0,05	0,22	0,043	<i>P. psammophila</i>

Dans les sables grossiers et granules du platier de Beloza, on note parmi les espèces les plus abondantes et les plus fréquentes du peuplement, (cf. Thomassin, 1978b,) tableaux 52 et 54, outre les Phoronidiens :

— des espèces de la cryptofaune de substrats durs et des espèces gravellicoles : des juvéniles des crustacés *Gonodactylus* spp., *Etisus* spp. et les Amphipodes *Maera pacifica* et *Parajassa bidentata* ;

— des espèces sabulicoles — gravellicoles : les Mollusques *Rhinoclavis aspera*, *Mitrella albina*, *Hebra horrida*, *Xenuroturrus cingulifera*, *Terebra (Decorihastula) kilburni* et *Gari squamosa* ; les Crustacés *Paradoria vanhoeffeni*, *Asteropterygion thomassini*, des *Tanaïs* spp., *Leptocheila mirabilis*, *Apeudes grandissima*, *Pagurapseudes punctipileolus*, *Ampeliphotis tridens*, *Konatopus latipalmus*, *Ledoyerella caputphotis*, *Lembos indicus*, *Urothoe elegans*, *Metaphoxus fultoni* et *Nurcia mimetica* ;

— des espèces sabulicoles — (gravellicoles : le Mollusque *Acteocina decorata*, les Crustacés *Ampelisca tulearensis* et *Siphonoecetes erythraeus* ;

— des espèces sabulicoles et gravellicoles : l'Actiniaire *Edwardsia* sp. 2, le siponcle *Golfingia misakiana*, les Mollusques *Nassarius albescens gemmuliferus*, *Lophiotoma acuta*, *Terebra (Decorihastula) affinis*, *Lucina (Bellucina) cf. hedleyi*, *Tellina staurella*, *Jactellina rhomboides*, l'Amphipode *Gammaropsis atlantica*, les Ophiurides *Amphiodia dividua* et *Amphipholis squamata* ;

— des espèces sabulicoles lutitophobes : le Gastéropode *Natica onca* et l'Amphipode *Leucothoe dentata* pour celles qui ne tolèrent pas plus de 3 % de lutites, les Gastéropodes *Vexillum exasperatum*, *Conus tessulatus*, les Crustacés *Cerapus* sp 1, *Calappa hepatica* juv., *Lambrus sibogae*, *Portunus emarginatus* et *Portunus* sp. cf. *longispinosus* ;

— enfin, des espèces sabulicoles tolérantes : les Crustacés *Photis longicaudata*, *Cerapus tubularis*, *Diogenes* sp. cf. *senex* ; et l'Ophiure *Amphiura leptotata*, parmi les espèces sabulicoles-gravellicoles-vasicoles.

Ainsi, dans les dépressions de la partie antérieure des platiers internes situées entre les accumulations biodétritiques (levées détritiques et accumulations sédimentaires internes colonisées par les herbiers), les Phoronidiens n'apparaissent que lors de la phrase régressive, c'est-à-dire

lorsque les sédiments s'affinent et que les détritiques organiques en suspension se déposent sur le fond et sont mélangés aux sables. D'où le développement de faciés d'espèces saprophages (à dominance d'Amphipodes) et d'espèces suspensivores, dont les Phoronidiens. On note un relais des espèces, d'abord *Ph. albomaculata*, puis lorsque les sédiments s'affinent *P. psammophila* et enfin *P. pallida*. Dans les sédiments grossiers, l'augmentation de la teneur en matière organique, jointe à un affinement, permet le développement d'espèces sabulicoles et gravellicoles dont le Cérianth *Cerianthus maua* au tube souvent colonisé par *P. australis*.

Les accumulations sédimentaires épircéfales.

Sur l'avant des platiers récifaux, on note l'absence des Phoronidiens même dans les sédiments les plus colmatés des levées détritiques. De même, ceux-ci ne se rencontrent pas dans les peuplements des herbiers de Phanérogames marines (*Thalassodendron*, *Cymodocea* spp., *Halodule* et *Halophila* spp.), qui colonisent les différents niveaux des accumulations sédimentaires des zones internes des platiers. Ce n'est que dans les sables moyens des tumuli de la zone la plus élevée de l'accumulation sédimentaire (tumuli édifiés par les Callianasses et les Entéropeustes et où s'installent ou non des pieds d'*Halophila ovalis*) (zone N.W. de la Pte Angèle sur le Grand Récif de Tuléar), que l'on retrouve quelques *Phoronis psammophila* (1 à 3 ind. 50 dm⁻³, 0,2 m⁻²). Ce sont des sables moyens, à faibles teneurs en matière organique (C org. = 0,09 % et N total = 0,020 %), ne renfermant que très peu ou pas de lutites du fait de l'action des courants sur le sommet de ces tumuli.

Dans les autres dépôts sableux, surajoutés aux herbiers de Phanérogames des accumulations sédimentaires internes et qui sont soit de type "sédiments en transit", comme les trainées sableuses, soit de type "dunes hydrauliques" comme les dunes hydrauliques de bordure de lagon et les cayes submersibles, aucun Phoronidien n'a été récolté, les sédiments y étant trop mobiles et parfois trop grossiers.

La pente interne de la barrière récifale (Ensemble postrécifal).

Les fonds sédimentaires de la pente interne des platiers récifaux, dans les lagons, où des Phoronidiens ont été récoltés, sont de plusieurs types. Dans le lagon, ce sont soit des cônes de déjection, à l'ouverture de chenaux drainant les herbiers épircéfiaux, qui sont des accumulations transgressant les herbiers de pente interne, soit des dunes hydrauliques édifiées par les houles réfractées, sur les niveaux supérieurs de la pente ; dans les lagons enclavés, ce sont des accumulations sédimentaires de pentes sous-le-vent.

Les fonds des grands déversoirs de platier, des fonds de chenaux d'herbiers et sur les cônes de déjection de la barrière récifale, dans le lagon.

C'est dans les sables grossiers de ces biotopes que l'on retrouve *Phoronopsis albomaculata*.

Dans le fond du déversoir, au niveau de la crique sud du Grand Récif, où *Ph. albomaculata* prédomine (17 ind. 50 dm⁻³, dominance 10,1 %) avec l'Amphipode saprophage *Siphonocetes erythraeus* (dominance 22,6 %).

Le peuplement général (Thomassin, 1978b tableaux 109 et 110) est surtout composé d'espèces sabulicoles-gravellicoles s.l. (parmi lesquelles le Bivalve *Timoclea* sp. cf. *lionota-concinna*, les Crustacés *Ledoyerella caputphotis*, *Metaphoxus fultoni*, *Ampelisca tulearensis*, *Siphonocetes erythraeus*, l'Echinide *Metalia sternalis* et le Céphalocordé *Asymmetron lucayanum*) et d'espèces sabulicoles et gravellicoles (l'Actiniaire *Paraphellia* sp. 2, les Mollusques *Lophiotoma acuta*, *Terebra affinis* et *Jactellina rhomboides*).

— Dans le chenal d'herbier du voyant Cb sur le Grand Récif, on observe une progression de la densité de *Ph. albomaculata* de l'amont de ce chenal (2 ind. 50 dm⁻³) vers l'aval (17 ind. 50 dm⁻³, soit une dominance > 36 %), ce qui constitue un véritable faciès, puis une diminution de cette population sur la pente du cône (3 ind. 50 dm⁻³). On ne connaît pas les teneurs en matière organique de ces sables, mais compte tenu de la turbidité des eaux de ce chenal et de sa situation, celles-ci doivent être du même ordre de grandeur que celles de sables des platiers à microatolls.

Les espèces dominantes du peuplement sont, d'après Thomassin (1978b ; tableaux 107 et 108) ;

— des espèces sabulicoles-gravellicoles s.l., avec, outre *Ph. albomaculata*, les Crustacés *Dardanus woodmasoni*, *Nurcia mimetica*, *Portunus iranjan*, l'Ophiuride *Amphiura* (*Ophiopeltis tenuis*) et le Céphalocordé *Asymmetron lucayanum* ;

— des juvéniles (surtout) du Bivalve *Jactellina rhomboides*, parmi les espèces sabulicoles et gravellicoles ;

— enfin, des espèces sabulicoles lutitophobes, telles les Mollusques *Pupa sulcata* et *Erylia sandwichensis*, les Crustacés *Trachypenaeopsis richtersii*, *Dardanus scutellatus*, *Albunea madagascariensis*, *A. microps* et *Mertonia lanka* pour celles qui tolèrent jusqu'à 3 % de lutites, les Mollusques *Vexillum* (*Costellaria*) *exasperatum*, *Conus tessulatus* et *Maetra achatina*, pour celles qui tolèrent jusqu'à 10 % de lutites.

Il apparaît clairement dans ce chenal que l'aspect à *Ph. albomaculata*, qui caractérise la présence de courants linéaires diminuant d'intensité avec perte de charge et décantation de débris organiques, est relayé par l'aspect à Hippidea (*Albunea microps* prédominante par rapport à *A. madagascariensis*) qui caractérise la présence de courants tourbillonnaires et qui souligne la tendance d'une évolution vers les peuplements dunaires des accumulations surajoutées aux herbiers de Phanérogames.

Ainsi, dans ces biotopes aux peuplements très semblables, l'aspect à *Ph. albomaculata*, faisant suite à l'aspect à Amphipodes saprophages (*Siphonocetes erythraeus*), marque la limite de l'évolution régressive du peuplement des sédiments colmatés des herbiers et le point de départ de l'évolution constructive vers le peuplement des sables grossiers biogènes d'arrière de passe.

Les dunes hydrauliques de pente interne du Sud du Grand Récif.

Dans le peuplement des sables fins et très fins infralittoraux des dunes hydrauliques de pente interne accumulées sous l'effet des houles réfractées pénétrant par la passe, *Phoronopsis albomaculata* peut être quelquefois présent (1 ind. 50 dm⁻³) dans les sables moyens et fins, les plus superficiels (entre 0,5 et 4 m de profondeur) et donc les plus agités.

Le peuplement général (Thomassin, 1973 : 1978b, tableaux 114 et 116) est ici dominé par les espèces sabulicoles lutitophobes ne tolérant pas plus de 3 % de lutites (parmi lesquelles : les Mollusques *Nassarius callospira*, *Vexillum deshaysi* et *Tellina* (*Cadella*) *semen*), mais les espèces sabulicoles-gravellicoles y sont encore bien représentées (outre *Ph. albomaculata*, les Mollusques *Strombus decorus decorus*, *Xenurotarris c. cingulifera*, *Timoclea* sp. cf. *lionota-concinna* et surtout les Amphipodes *Periculodes megapleon*, *Ampelisca tulearensis*, *Siphonocetes erythraeus*, *Urothoe serrulidactylus*), avec quelques espèces sabulicoles et gravellicoles (les Gastéropodes *Lophiotoma acuta* et *Terebra affinis*).

Plus profondément (vers 6 m environ), dans les fonds de sables fins, moins remués, à faibles teneurs en carbone organique (C org. ≤ 0,02 %) et en azote total (0,010 et 0,019 %), on trouve des individus isolés de *Phoronis psammophila* ou de *P. pallida* (1 ind. 50 dm⁻³, 0,22 m⁻²).

Si, dans le peuplement général, les espèces sabulicoles — (gravellicoles) prédominent encore (surtout par l'abondance des Amphipodes dont *Ampelisca tulearensis* et *Metaphoxus brevidactylus*), ce sont les espèces sabulicoles strictes (avec les Bivalves *Nuculina ovalis*, *Tellina* sp. cf. *vidalensis*, *Callista erycina*, l'Amphipode *Ampelisca brachyceras* et l'Ophiuride *Ophiura kinbergi*) qui sont les plus nombreuses avec les espèces sabulicoles lutitophobes les plus tolérantes (jusqu'à 10 % de lutites) (dont les Mollusques *Vexillum exasperatum*, *Plagioglypta subtorquatum* et l'Amphipode *Cerapus* sp. 1). On retrouve ici un peuplement assez proche de celui des fonds des vasques témoins les plus profonds.

Les accumulations sédimentaires de la pente sous-le-vent du lagon enclavé "Grande Vasque".

La "Grande Vasque", lagon enclavé au sein du "Grand Récif", se situe en arrière d'un platier interne encore uniquement constitué de formations coralliennes construites ; c'est donc une dépression où viennent se déposer les sédiments. La pente sous-le-vent est donc référentielle à une pente interne, mais elle se différencie, d'un point de vue morphologique, de celle du lagon par sa situation plus proche du front récifal et par le fait qu'elle ne subit pas de la même façon les effets des courants de marées. Comme dans le lagon de Tuléar, on peut considérer que la limite inférieure de cette pente interne se situe vers 10-12 m de profondeur, c'est-à-dire au niveau de la rupture de pente marquant la transition entre le talus sableux supérieur et les fonds sablo-vaseux à tumuli et entonnoirs.

Seul *Phoronis psammophila* (densit. = 3 ind. 50 dm⁻³ soit 13,6 ind. m⁻²) a été retrouvé dans un diverticule ouvrant sur ce lagon enclavé (profondeur 3 m), au sommet du talus sableux. Les sédiments de cette passée étaient des sables moyens,

bien classés, très riches en azote total ($N = 0,07\%$ pour $C_{org.} = 0,010\%$) du fait de la proximité des pâtés coralliens et des apports détritiques muqueux (aggrégats muqueux). La présence de *P. psammophila* est liée dans ce biotope au développement d'un faciès à *Anoploactylus arescus* (densité 1157 ind. m^{-2} , dominance = 50% du peuplement), pycnogonide caractéristique dont les "foules" marquent la limite de transition entre le peuplement des sables grossiers et moyens, non colmatés, sous influence de courants de fond, et le peuplement des sables colmatés, caractéristiques des zones d'accumulations sédimentaires stabilisées. Ces faciès à *A. arescus* relayent souvent vers le bas (donc dans les zones moins turbulentes) les faciès de l'Amphipode saprophage *Siphonocetes erythraeus*.

Les autres espèces du peuplement (Thomassin, 1978b, tableaux 120 et 121) sont des espèces sabulicoles lutitophobes, parmi les plus tolérantes (avec, outre *P. psammophila*, les Gastéropodes *Strombus gibberulus*, *Nassarius echinatus* et *Atya cylindricus*) et des espèces sabulicoles et gravellicoles (dont les sponcles *Golfingia pectinoida*, *G. misakiana*, le Bivalve *Jactellina rhomboidea* juv.).

Les sédiments terrigènes.

Les fonds du lagon de Tuléar, à l'exception de ceux situés en arrière de la Passe Sud et le long de la pente interne du Grand Récif, sont soumis à des intrusions de sédiments terrigènes d'origine alluviale. A proximité de l'embouchure du fleuve Fiherenana, au Nord, on observe, soit la formation de plages sablo-vaseuses (au niveau de la Pte Anosy) en bordure du littoral, soit des dépôts vaseux (sablons contenant 80% de lutites) dans l'axe du canyon assurant le drainage des eaux de cet oued.

C'est dans ces biotopes que quelques individus isolés de *Phoronis muelleri* (densité = $1 \text{ ind. } 50 \text{ dm}^{-3}$) ont été récoltés soit à la pelle sur les plages (Pichon, 1967), soit à la drague sur le talus continental. Cette distribution était donc celle d'une espèce à tendance sabulicole-vasicole, préférant les eaux turbides littorales.

Dans la région de Tuléar, la distribution des Phoronidiens dans les différents biotopes récifaux ou du littoral terrigène peut donc être schématisée comme suit (fig. 2) : dans les sables les plus grossiers des passées sableuses des platiers à microatolls, des chenaux d'herbiers, des collecteurs de platiers et des fonds de vasques ou de lagon : *Phoronopsis albomaculata* ; dans les sables plus affinés de la plupart de ces biotopes : *Phoronis psammophila*, qui peut aussi être présente sur la pente externe et au sommet des tumuli de l'accumulation sédimentaire interne ; dans les sables les plus affinés de la pente interne et des fonds de lagon limitrophes : *Phoronis pallida* ; dans les sédiments sablovasseux terrigènes ou à proximité de ceux-ci : *Phoronis muelleri*.

DANS LA REGION DE NOSY-BE (N. W. DE MADAGASCAR) (fig. 3 ; tabl. 2).

Comme dans la région de Tuléar, *Phoronis muelleri* colonise les sables vaseux et surtout les vases et vases sableuses, "terrigenes" ou "calcaires" (teneur en $\text{CaCO}_3 > 10\%$; cf. Daniel et al., 1972) des baies du littoral de Madagascar et des îles volcaniques du plateau insulaire : notamment les fonds de la baie Nord de l'île Nosy-Mitsio et surtout ceux de la baie d'Ambaro.

En baie d'Ambaro, située à proximité de mangroves littorales et d'"estuaires diffus" de plusieurs fleuves (dont l'Ifasy et la Mahavavy - Manaryeba) et soumise à de fortes variations de salinité (durant la saison des pluies) et à des courants de marées (amplitude maximum $3,5 \text{ m}$) (cf. Pichon, 1966 ; Plante, 1967 ; Plante et Plante-Cuny, 1971), les sédiments colonisés, entre 3 et 12 m de profondeur, contiennent une forte teneur en lutites, comprise entre 41 et 98% (pour 7 stations $\bar{M} = 69,9\%$, $\sigma = 24,32$) et leur teneur en sables grossiers ($> 200 \mu\text{m}$) y est très faible ($\bar{M} = 15,3\%$). Ces vases et vases sableuses sont assez riches en carbone organique (pour 4 stations, teneur moyenne = $1,59\%$) et en azote organique (teneur moyenne = $0,137\%$) (Daniel, 1972 ; Daniel et al., 1972), ceci du fait des apports fluviaux et de la proximité des mangroves. Le peuplement macrobenthique, dans son ensemble, est référentiel, d'après les données de Pichon (1966), Plante (1967), Plante et Plante-Cuny (1971), à la "Biocénose des sédiments vaseux de mode calme", dans son aspect le plus profond (fonds sablo-vaseux de dépressions du plateau continental), telle qu'elle a été définie à Tuléar (Thomassin, 1978b).

Phoronis psammophila tend à remplacer *P. muelleri* dans les fonds sablo-vaseux, plus extérieurs, de ces baies. En baie d'Ambaro, ces sédiments sont dans l'ensemble moins envasés (pour 4 stations, teneur moyenne en lutites = 46% , $\sigma = 27,4$), avec une teneur en matière organique un peu plus faible (pour 3 stations, $\bar{C}_{org.} = 1,11\%$, $\bar{N}_{org.} = 0,102\%$) que ceux colonisés par *P. muelleri*. De même, dans la baie nord de Nosy Mitsio, *P. psammophila* se retrouve dans les sables fins et très fins les plus profonds (St. NM. 3 ; 21 m) et les plus extérieurs, bien qu'il se rencontre accidentellement dans les vases sableuses calcaires de fond de baie (St. NM 1 - NM. 2, prof. $6-15 \text{ m}$, lutites $> 60\%$) où *P. muelleri* prédomine.

Phoronopsis albomaculata, quant à lui, colonise les "sables calcaires quartzeux" qui recouvrent une très large superficie du plateau insulaire entre les faciès coralliens de la barrière récifale externe ou des récifs frangeants et bancs côtiers) et les zones d'apports terrigènes. Les teneurs en lutites y sont plus faibles ($< 20\%$) que dans les sédiments des fonds de baies, ainsi que la teneur en matière organique ($C_{org.} = 0,08 - 0,55\%$; $N_{org.} = 0,02 - 0,05\%$). Toutefois, les quelques indi-

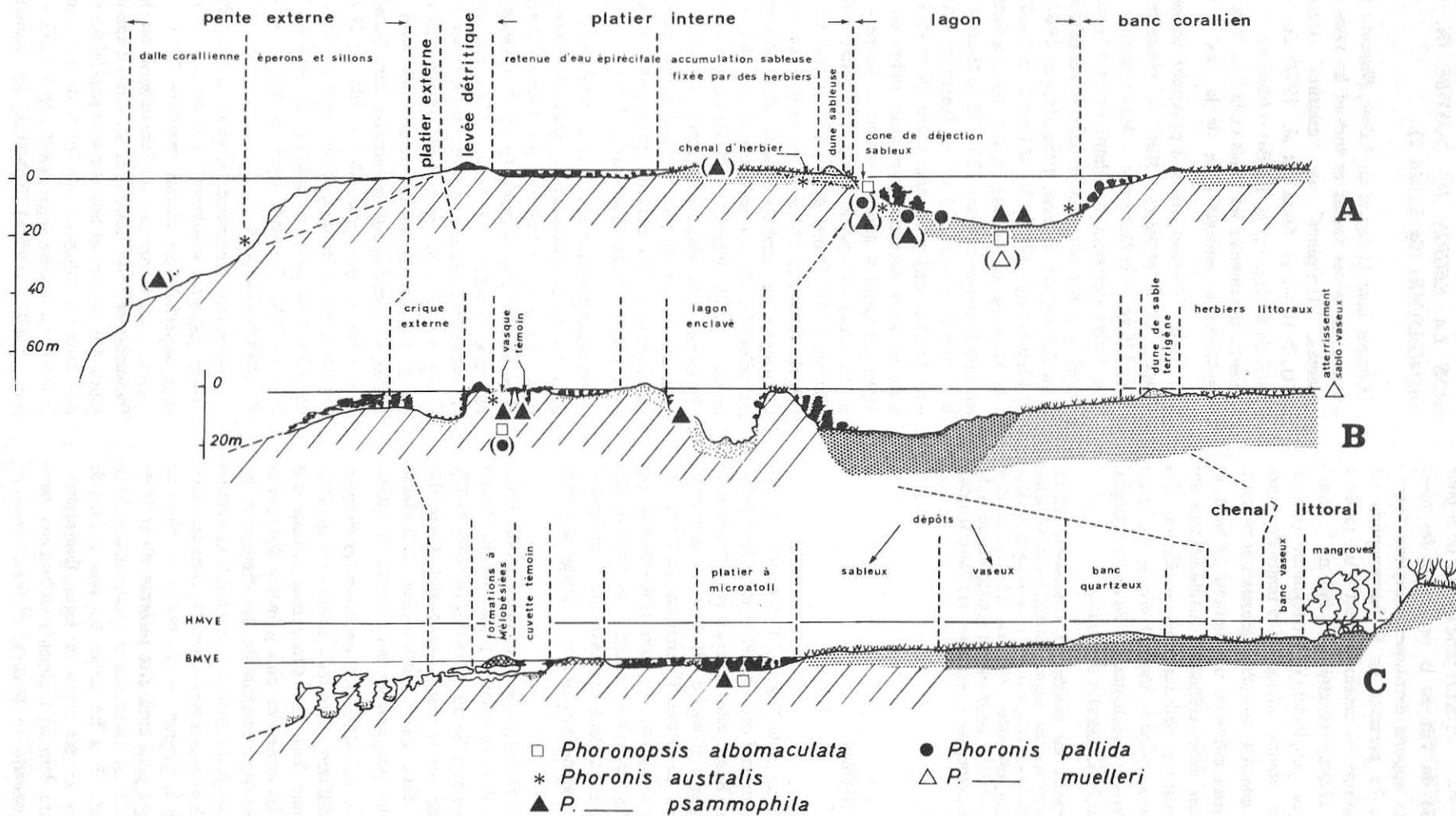


Figure 2. — Distribution schématique des Phoronidiens dans les biotopes des divers types de récifs coralliens de la région de Tuléar. A. Barrière récifale ("Grand Récif") et bancs coralliens internes ; B. Barrière récifale ("Grand Récif") au niveau d'accidents morphologiques et des plages littorales sablo-vaseuses ; C. Récif frangeant ("Songoritelo").

vidus de *Ph. albomaculata*, récoltés dans les vases calcaires de la baie nord de Nosy Mitsio, avec *P. muelleri* et *P. psammophila* (st. NM.1 et NM.2) peuvent être considérés comme accidentels dans ces sédiments. A l'opposé, *Ph. albomaculata* a aussi été prélevée avec *Phoronopsis californica*. *Ph. californica* n'a été signalée que dans des graviers et sables grossiers, à forte fraction organogène, de la passe du Lovobé, entre Nosy Bé et Nosy Komba (15 m de profondeur) dans une zone de forts courants. Le peuplement, avec la présence d'espèces caractéristiques telles que le céphalocordé *Branchiostoma lanceolatum* et le Bivalve Veneridae *Timoclea*

Tableau 2. — Paramètres sédimentologiques des biotopes à Phoronidiens de la région de Nosy-Bé (d'après Plante R., comme pers.; Daniel, 1972; Daniel et al., 1972) (voir aussi fig. 3). Prof. (m): profondeur en mètres; SG: sables grossiers; SF: sables fins; STF/L: sables très fins et lutites; L/A: limons et argiles; Corg: carbone organique; N org: azote organique.

Espèce	St.	Prof. (m)	Fractions sédiment (2)				Richesse organique	
			SG	SF	STF/L	L/A	C org. %	N total %
<i>Ph. californica</i>	NK	15	95	0	0	5	-	-
<i>Ph. albomaculata</i>	NM 1	6	20	-	-	60	-	-
	NM 2	15	20	-	-	60	-	-
	NM 7	40	-	-	-	50	-	-
	NM 9	45	70	-	-	20	-	-
	BA31	77	-	-	-	13	-	-
NK	15	95	0	0	5	-	-	
<i>P. psammophila</i>	NM 1	6	20	-	-	60	-	-
	NM 3	21	-	-	-	-	-	-
<i>P. muelleri</i>	NM 7	40	-	-	-	70	-	-
	BA 2	12	-	-	-	98	-	-
	BA 3	8	18	17	18	64	1,55	0,135
	BA 4	8	0,5	14	12,5	79	1,68	0,15
	BA 5	4	-	-	-	30	-	-
	BA 7	8	(1)	(2)	(8)	(97)	(2,17)	(0,17)
	BA 8	11	8	-	-	80	-	-
	BA11	3	41,5	16,5	5,5	42	0,96	0,095

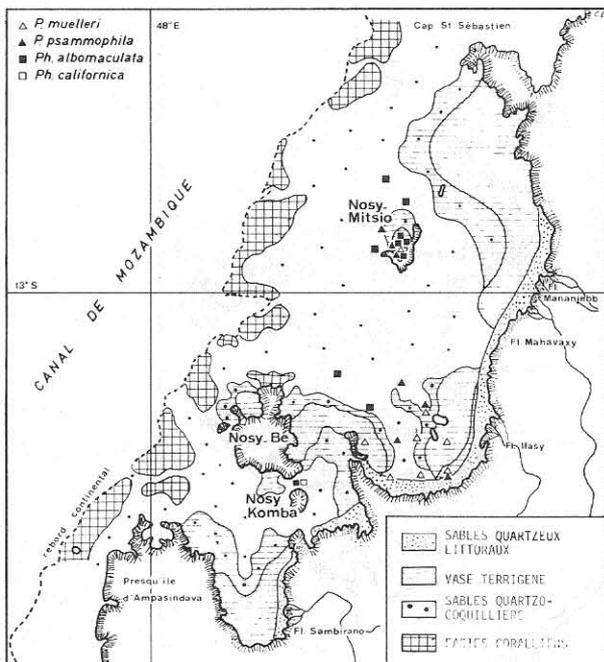


Figure 3. — Distribution des Phoronidiens sur la plateforme continentale de la région de Nosy-Bé (données sédimentologiques d'après Daniel et al., 1972).

cité sous le nom d'*Antigona lamellaris* par Plante (1967), appartient à la "Biocenose des sables grossiers sous influence de courants de fonds", comparable aux aspects, les plus colmatés en profondeur, des fonds de lagon en arrière de passe, décrits de Tuléar (Thomassin, 1978b).

Ces résultats sur la distribution des Phoronidiens endopsammiques, bien qu'acquis de l'étude de deux secteurs, peuvent vraisemblablement être étendus aux biotopes similaires de l'ensemble du plateau insulaire de la région de Nosy-Bé (fig. 1), qui présente un vaste complexe récifal (au sens de Battistini et al. 1975), caractérisé dans la partie médiane du lagon par une importante série d'îles volcaniques et dans la zone littorale par les apports alluvionnaires de fonds de baie. On retrouve dans ce complexe le même schéma de distribution de *Ph. albomaculata*, *P. psammophila* et *P. muelleri* que dans la région de Tuléar.

DANS LES ILES DU N.E. DU CANAL DE MOZAMBIQUE (fig. 4)

Dans le complexe récifal de l'île Mayotte (fig. 4c)

Les sédiments carbonatés (teneurs en $\text{CaCO}_3 > 80\%$) prédominent largement dans les fonds du lagon et sur les édifices récifaux, alors qu'à proximité et dans les baies du littoral, les sédiments subissent une intrusion de sédiments terrigènes (teneurs en $\text{CaCO}_3 < 50\%$) avec généralement une augmentation de la fraction limoneuse et argileuse (tabl. 3-4). Si, dans la plus grande partie des fonds de lagon en arrière de la barrière externe, les teneurs en matière organique étaient relativement faibles (Corg. total: 0,45 – 1 %, avec parfois une augmentation dans la zone interne de la barrière récifale à 1,2 % ; N total < 0,10 %), ces teneurs augmentaient aux abords immédiats de l'île, surtout dans les baies (Corg. total > 1 % ; N total > 0,10 %) (Guilcher et al., 1965) (tabl. 3). D'une façon générale, les teneurs en carbone organique étaient plus élevées dans la partie est et nord du lagon et de la barrière récifale que dans les secteurs ouest et sud, où l'activité biologique paraissait être moins intense. Il semblerait que les courants océaniques venant du N.W. seraient plus favorables au développement biologique que ceux venant d'autres directions et l'on verra ci-dessous que cela influence le développement des populations de Phoronidiens observées.

Seules les quelques stations prospectées durant la campagne "Benthedi" (mars-avril 1977) ont fait l'objet de prélèvement de macrofaune (fonds inférieurs à 40 m). Les stations se répartissent ainsi: passées sableuses sur les pentes externes de la barrière récifale dans des secteurs, proches ou éloignés, du littoral (influence de la sédimentation terrigène) et sur les pentes de la passe de Longogori; fonds de lagon enclavé

et pentes internes de la barrière récifale ; fonds de lagon plus ou moins soumis à l'intrusion d'apports terrigènes (fig. 4c).

Fait remarquable, *Phoronis muelleri* est présente dans tous les prélèvements où des Phoronidiens ont été récoltés, c'est-à-dire qu'elle colonise tous les types de biotopes étudiés entre 5 et 33 m de profondeur, avec parfois des densités élevées, même si ces fonds présentent des caractères hydrologiques et sédimentologiques très différents, encore que dans toutes les stations, la teneur en lutites des sédiments ne dépasse jamais 5 % (sur 18 stations, moyenne $\overline{L/A} = 0,67\%$ $\sigma = 1,33$), contrairement aux sédiments sablo-vaseux et vaseux colonisés sur la côte ouest de Madagascar. Dans l'ensemble, autour de Mayotte, ce sont des sables grossiers et moyens ($Tm\Phi$ de $-3,25$ à $+1,74$ pour les stations où la densité de *P. muelleri* est > 10 ind., $Tm\Phi = 0,07$ SM).

Les fractions qui prédominent dans ces sédiments sont les sables grossiers (teneurs de 1 à 60 %, moyenne $\overline{SG} : 26,8\%$, $\sigma = 16,57$) et les sables moyens (teneurs de 7 à 47 %, moyenne $\overline{SM} = 25,7\%$, $\sigma = 12,14$).

Les stations où les densités de *P. muelleri* sont les plus élevées (densité > 20 ind. $0,2\text{ m}^{-2}$) sont toutes situées à l'extérieur de la barrière récifale, sur les pentes externes (en zone éperons-sillons, comme pour la station BENT. 24 S, sur la corne nord du Grand Récif du

Nord-Est, à proximité de la passe de M'zamboro ; en tombant vertical, comme pour la station BENT. 46 S, sur la face SE du Récif du Sud) ou encore sur les pentes de la passe de Longogori, entre 18 et 33 m de profondeur. De plus, ces stations sont toutes situées sur la face est de Mayotte, soumise au régime des alizés et dans un secteur où les apports d'eaux ayant baigné le littoral de l'île sont probablement plus marqués que sur la face ouest, compte tenu de l'étroitesse du lagon et du plus grand nombre de passes dans le secteur SE.

Quant aux autres espèces de Phoronidiens, elles n'ont été prélevées que dans les fonds de lagon du secteur des îles de Dzaoudzi-Pamanzi (profondeur 15 et 6 m) donc dans une zone sous fortes influences terrigènes, bien que les littoraux de Mayotte et de ces îles soient bordés de formations récifales plus ou moins frangeantes. *Phoronis psammophila* n'a été récoltée (1 ind. $0,3\text{ m}^{-2}$) avec *P. muelleri* (rare) et *Phoronopsis albomaculata* (1 ind. $0,3\text{ m}^{-2}$) que dans un petit fond de passe entre les îlots Vatou (st. BENT. 23 S), sables assez colmatés par des sables très fins et des lutites, mal classés, avec une couverture algale à Diatomées et Cyanophycées) *Ph. albomaculata* a été retrouvée dans les sables grossiers et moyens du lagon (st. BENT. 28 S, sables grossiers, $Tm\Phi = 0,23$ SM), dans le peuplement typique du faciès d'épibiose à *Heteropsammia michelini* (Scléactiniaire libre) de la "Biocénose des sables grossiers et moyens sous influence de courants de fonds".

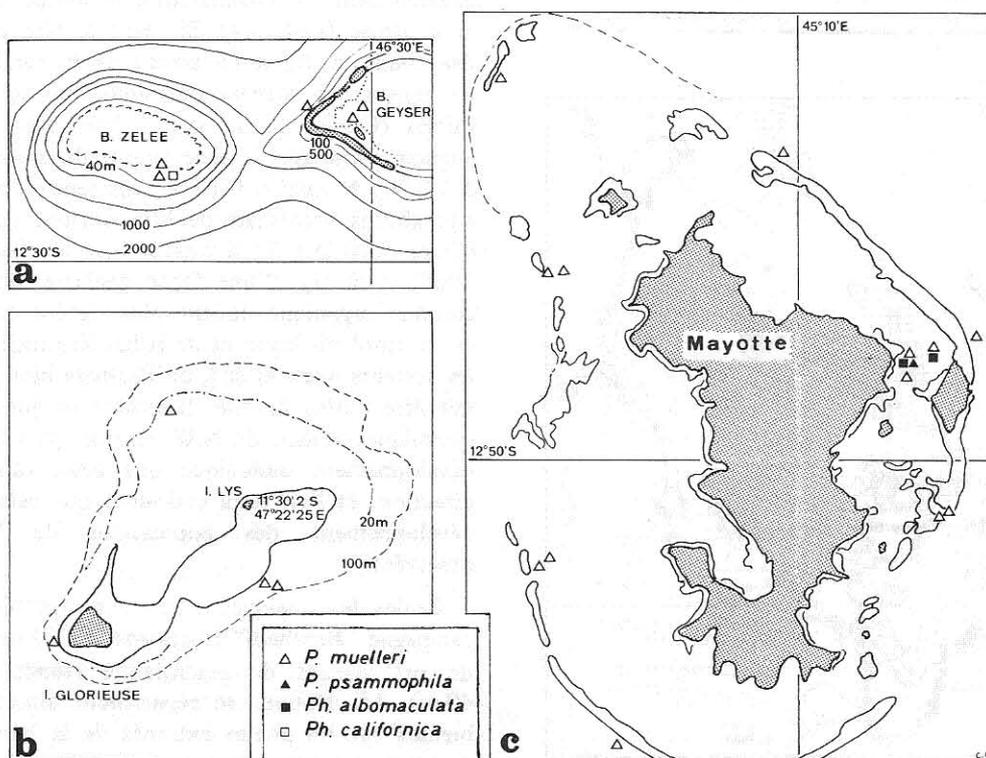


Figure 4. — Distribution des Phoronidiens dans les îles du N.E. du Canal de Mozambique (fond de carte bathymétrique des bancs du Geysier et de la Zélee d'après Maugé et Vernier, à paraître).

Sur les bancs coralliens de la Zélée et du Geysier (fig. 4a).

Le banc de la Zélée est une plateforme sous-marine culminant vers 40 m de profondeur, ceinturée sur tout son pourtour par un relief annulaire atteignant de 10 à 12 m de profondeur, prenant ainsi la forme d'un atoll sous-marin. Dans la cuvette centrale, sur les fonds de 24 m, on note, au milieu de massifs coralliens épars, la présence de cuvettes sédimentaires dont le centre peut être colonisé par un herbier dense de *Thalassodendron ciliatum*. On retrouve dans ces sédiments organogènes grossiers (auréole sableuse nue à proximité des massifs coralliens, avec un peuplement de Poissons Heterocongridae, $Tm\Phi = -3,25$ graviers, faiblement classés; herbier de *Th. ciliatum*, $Tm\Phi = -2,05$ granules, bien classés, avec piégeage de particules plus fines), *Phoronis muelleri* en faibles densités (7 – 8 ind. $0,3\text{ m}^{-2}$). Mais dans la pelouse d'herbier, on a aussi récolté un jeune individu de *Phoronopsis californica*.

Le banc du Geysier est une formation du même type que le banc de la Zélée, mais la plateforme est basculée vers l'Est, ce qui fait que la couronne corallienne émerge à l'Ouest, limitant derrière elle un lagon moins profond.

Dans les sables grossiers de la pente externe (prof. 20 m), comme dans ceux du lagon (13 et 6 m) plus affinés, et avec un fort pourcentage d'articles d'*Halimeda* (Thomassin et al., sous presse), *P. muelleri* a été récoltée en densité variable (8 à 32 ind. $0,2\text{ m}^{-2}$) avec une abondance plus forte dans les sables les plus affinés, les moins profonds de la pente interne de la couronne récifale.

Dans le complexe récifal des îles Glorieuses (fig. 4b).

Les îles Glorieuses font partie d'une vaste plateforme récifale qui est bordée au S.E. par un platier récifal de type "récif arqué", développant en arrière un lagon peu profond en cours d'individualisation par une bordure de pâtés coralliens au N.W. (Battistini et al., 1976; Maugé et Vernier, sous presse) (fig. 4b). Cet ensemble très ancien, puisque les cayes émergées boisées (île Glorieuse et île du Lys) et les rochers témoins (Roches Vertes) sont des témoins d'un ancien platier pléistocène de type arqué, montre actuellement une reprise de l'activité constructive des formations coralliennes, d'une part sur la pente externe au S.E. à partir de 20 m de profondeur et d'autre part en bordure du lagon. L'importance des dépôts sableux dans le lagon (fonds inférieurs à 10 m), ainsi que sur le vaste plateau septentrional (fonds de 20 à 40 m), résulte de l'érosion de l'ancien platier pléistocène et de la production actuelle de bioclastes.

Phoronis muelleri est la seule espèce récoltée dans les fonds sableux propres du pourtour de cette plateforme, soit sur la pente externe (entre 7 et 24 m), soit sur la grande dune hydraulique sous-marine bordant le plateau septentrional (fig. 4b). Les densités les plus

élevées s'observent dans les sables les plus profonds (sous 10 m) notamment sur la pente externe : dans les sables grossiers propres (jusqu'à 42 ind. $0,3\text{ m}^{-2}$) et dans des sables fins à Heterocongridae (12 ind. $0,3\text{ m}^{-2}$) (tabl. 3-4). Certes ces fonds sont parcourus par des courants chargés en suspensions organiques (détritiques d'origine récifale), mais on peut s'étonner de n'y avoir récolté aucune des autres espèces de Phoronidiens.

DISCUSSION. CONCLUSIONS

D'un point de vue général, la distribution des espèces psammiques est déterminée, d'une part par la texture des sédiments qu'elles recherchent (capacité à s'y enfouir et à s'y mouvoir en relation avec la forme, la cohésion et la compaction des grains; capacité à y respirer en relation avec la circulation de l'eau interstitielle, elle-même régie par la porosité et la perméabilité, et/ou avec la maintenance de l'ouverture en surface d'un terrier) et, d'autre part de façon concomitante par la nourriture disponible (Tomassin, 1978b). Aussi, la distribution générale des Phoronidiens récoltés dans les trois régions étudiées du Canal de Mozambique a-t-elle été analysée en fonction de la texture des sédiments colonisés (stocks sédimentaires vus sous un aspect statique et stocks sédimentaires mis en mouvement par les actions hydrodynamiques) (tabl. 3-4, fig. 5) et de la richesse organique de ces sédiments, quand celle-ci était connue (tabl. 3, fig. 6).

INFLUENCE DE LA TEXTURE DES SEDIMENTS.

D'après cette texture (tabl. 3), on constate qu'à Tuléar *Phoronopsis albomaculata*, si elle colonise d'une façon générale les mêmes types de sédiments que *Phoronis psammophila* (teneurs en sables moyens et fins de l'ordre de 28 à 29 % et de 27 à 29 % respectivement), prédomine dans des sédiments plus grossiers et moins bien classés avec en moyenne 30 % de graviers et 49 % de sables grossiers, au lieu de 28 % de sables moyens et de sables fins pour *P. psammophila*. Ce résultat est aussi confirmée pour la région de Nosy-Bé (tabl. 2).

Phoronis pallida colonise, à Tuléar, exclusivement des sables dans lesquels prédominent les sables fins (environ 42 %) et moyens (environ 29 %), généralement bien classés.

Phoronis muelleri, si elle se rencontre dans des sables vaseux ou des vases sableuses à Tuléar, paraît préférer, dans la région de Nosy-Bé où elle est fréquente, les vases sableuses (teneurs en lutites de l'ordre de 66 % en moyenne; les autres fractions ayant des valeurs voisines, de 12 à 17 % en moyenne). Ces teneurs ne se retrouvent pas dans les sédiments des îles du N.E. du Canal du Mozambique, dans lesquels les

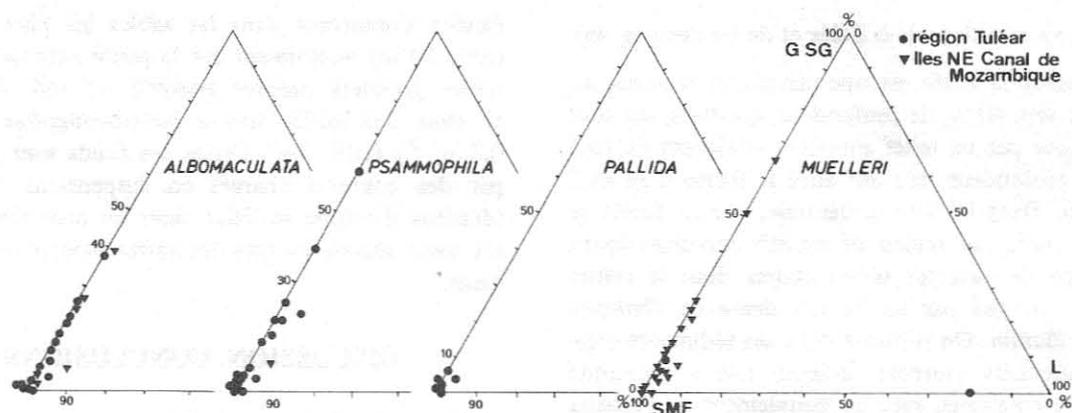


Figure 5. — Répartition des Phoronidiens en fonction des stocks granulométriques : GSG : graviers et sables grossiers ($\geq 2,5$ mm), SMF : sables moyens, fins et très fins (2,5 mm à 63 μ m), L : lutites (≥ 63 μ m), dans les biotopes prospectés de la région de Tuléar et des Iles du N.E. du Canal de Mozambique.

lutites sont presque absentes et où les fractions prédominantes sont les sables grossiers (27-28 %), les sables moyens (26-29 %) et les sables fins (20 %).

Aussi, la distribution des différentes espèces de Phoronidiens selon la texture du sédiment, schématisée par la figure 5, permet d'attribuer une signification écologique propre à chacune d'elle, selon les critères définis (Thomassin, 1978b).

INFLUENCE DE LA COMPOSITION DES STOCKS SEDIMENTAIRES EN MOUVEMENT.

Les résultats sur la distribution des espèces, obtenus à partir de la texture des sédiments, sont encore précisés en prenant en considération les stocks granulométriques mis en mouvement (tabl. 4). Ainsi, dans les sables grossiers colonisés par *Phoronopsis albomaculata*, ce sont les fractions en traction (37-48 %) et en saltation (22-44 %) qui prédominent, tandis que dans les sables moyens et fins où vit *Phoronopsis psammophila*, c'est le stock en saltation qui est majoritaire (37-43 %), indiquant que les courants de fonds y sont plus atténués. Au contraire, les sables fins et moyens colonisés par *Phoronopsis pallida* sont sous l'effet d'un hydrodynamisme où prédomine l'influence des vagues ainsi que l'atteste la prédominance du stock en saltation (54 %) sur celui en traction (44 %).

Les données trop peu nombreuses concernant *Phoronopsis muelleri* ne permettent pas une analyse aussi fine que pour les espèces précédentes. Toutefois, dans la région de Nosy-Bé, le fait que les teneurs en lutites soient les plus élevées dans ces sédiments laisse à penser que le stock en suspension y est prépondérant. Au contraire, dans les îles du N.E. du Canal de Mozambique, où *P. muelleri* colonise des sables coralliens, c'est le stock en traction qui est le plus important (43-51 %) sur les stocks en déplacement occasionnel (gros éléments biogènes) et en saltation.

INFLUENCE DE LA RICHESSE ORGANIQUE DES SEDIMENTS.

D'une façon générale, les Phoronidiens considérés ne commencent à coloniser des fonds sableux que lorsque la richesse organique y est appréciable. Ainsi, dans la région de Tuléar, les teneurs minimales sont de l'ordre de 0,02 % pour le carbone organique et de 0,014 % pour l'azote total. Ce sont les sables fins et moyens à *Phoronopsis pallida*, les plus lessivés, qui présentent les valeurs les plus faibles (tabl. 3, fig. 6); en revanche, les sables plus grossiers colonisés par *Phoronopsis albomaculata* et *Phoronopsis psammophila* ont des teneurs plus élevées, sans que l'on puisse trouver une différence significative dans la distribution de ces deux espèces (tabl. 3, fig. 6).

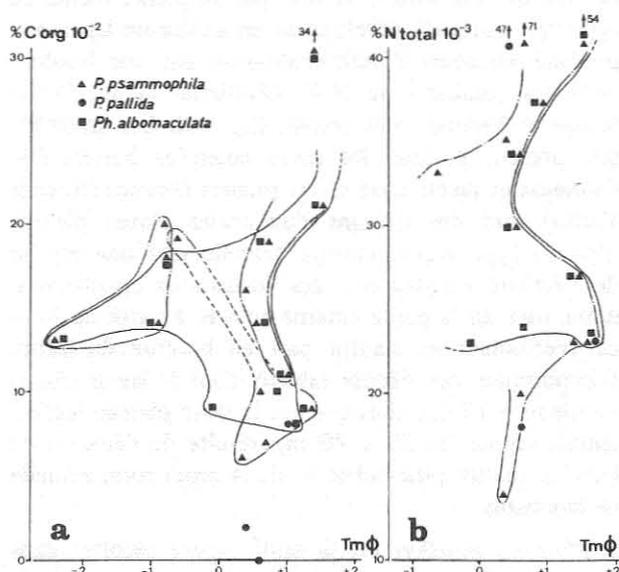


Figure 6. — Répartition des Phoronidiens en fonction de la taille moyenne des sédiments ($Tm\phi$) et des teneurs en carbone organique (a) ou en azote total (b) des sédiments dans le complexe récifal du Grand Récif de Tuléar.

Tableau 3. Distribution des Phoronidiens dans la région de Tuléar (S.W. de Madagascar) et dans les îles du N.E. du Canal de Mozambique, selon les stocks sédimentaires (valeurs moyennes \bar{M} et valeurs maximales Max et minimales min en pourcentage), les indices sédimentologiques (taille moyenne des sédiments $TM\Phi$ et de leur classement $D\Phi$), et leurs teneurs en carbone organique (C org) et en azote total (N total). GN: granules; SG: sables grossiers; SM: sables moyens; SFT: sables très fins; L/A limons et argiles. a: valeur pour l'ensemble des stations; b: valeurs pour les stations où la densité de l'espèce est supérieure à 5 individus. 50 dm^{-3} ; c: pour une densité supérieure à 10 individus. 50 dm^{-3} .

		Stocks sédimentaires						Indices sédimentologiques		Richesse organique		
		GN %	SG %	SM %	SF %	SFT %	L/A %	$TM\Phi$	$D\Phi$	C org %	N total %	
REGION DE TULEAR												
<i>Ph. albomaculata</i>	a	\bar{M}	10,7	22,5	28,3	28,7	9,7	0,4	-0,21	0,21	0,16	0,032
	a	Max	40	66	62	66	38	3	-2,44		0,34	0,054
		min	0	1	6	2	0	0	1,53		0,08	0,02
	b	\bar{M}	30,5	48,8	16,7	6,5	2,7	0,2	-1,30	0,84	0,13	0,04
		Max	40	57	25	10	4	1	-2,44			
	<i>F. psammophila</i>	a	\bar{M}	11,7	25,2	29,2	25,9	11,8	0,5	0,22	0,78	0,15
Max			61	44	62	63	38	5	-2,04		0,34	0,071
a		min	0	1	10	1	0	0	1,69		0,06	0,014
		\bar{M}	10,3	18,9	28,6	26,5	15,0	0,1	0,18	0,75	0,19	0,039
b		Max	38	38	48	53	38	1	-2,44		0,34	0,054
		min	0	1	16	9	3	0	0,53		0,11	0,027
<i>F. pallida</i>	a	\bar{M}	2,7	14,2	29,3	41,8	4,7	0,7	0,78	0,43	0,04	0,025
		Max	6	32	44	75	10	3	0,04		0,08	0,047
	a	min	0	0	11	16	2	0	1,36		0,02	0,018
<i>P. muelleri</i>	Valeurs réelles	9	4	37	35	14	1	0,93	0,55			
		0	0	0	2	18	80	5,25	1,52			
ILES N.E. CANAL DE MOZAMBIQUE												
<i>P. muelleri</i>	a	\bar{M}	15,1	26,8	25,7	19,9	11,8	0,7	-0,14	0,82		
		Max	64	60	47	56	47	5	-3,25	0,22		
	a	min	0	1	7	0	0	0	1,74	1,88		
		\bar{M}	11,1	28,6	29,0	19,6	3,0	0,2	0,07	0,72		
	c	Max	25	54	47	51	41	2	-0,74	0,46		
		min	0	1	7	3	1	0	1,74	1,23		

Tableau 4. - Distribution des Phoronidiens selon les moyennes des stocks sédimentaires en mouvement (d'après les courbes granulométriques en ordonnées de probabilité) dans la région de Tuléar et dans les îles du N.E. du Canal de Mozambique. DOC: particules en déplacement occasionnel; TRA: en traction; SAL: en saltation; SUS: en suspension.

		DOC %	TRA %	SAL %	SUS %
Région de Tuléar					
<i>P. psammophila</i>	a	21,4	33,1	38,3	6,9
	b	15,0	32,4	43,2	8,9
<i>Ph. albomaculata</i>	a	13,2	36,6	43,7	5,9
	b	23,7	48,0	21,7	6,5
<i>P. pallida</i>	a	4,0	44,2	53,7	8,0
Îles N.E. Canal de Mozambique					
<i>P. muelleri</i>	a	25,3	43,3	28,6	1,9
	c	23,2	51,1	23,9	1,6

Dans la région de Nosy-Bé, les sédiments vaseux dans lesquels vit *Phoronis muelleri* paraissent beaucoup plus riches en matière organique que les sédiments coralliens de Tuléar colonisés par les autres espèces, les moyennes y atteignent 1,40 % pour le carbone organique et 0,127 % pour l'azote organique.

En conclusion de cette étude, on peut résumer la distribution de chaque espèce de Phoronidiens de la manière suivante :

Phoronopsis californica.

Cette grande espèce, peu récoltée, ne colonise dans le N.E. du Canal de Mozambique (Nosy Bé, Banc de la Zélée) que les graviers et sables très grossiers organogènes des zones soumises à de très forts courants. Ces sédiments semblent déjà être stabilisés en profondeur par des sablons et lutites (comme dans la passe de Lovobé à Nosy Bé, ou par les rhizomes de *Thalassodendron ciliatum*, espèce de Phanérogame pionnière, comme sur le banc de la Zélée), milieu favorable à la construction et au maintien du tube (qui peut atteindre au moins 30 cm); ce fait est d'ailleurs confirmé par la présence dans les deux stations de grandes espèces de Chaetopteridae (Polychètes tubicoles) et d'autres petites espèces de Phoronidiens (*Phoronopsis albomaculata* à Nosy Bé, *Phoronis muelleri* au banc de la Zélée). *Ph. californica* n'est signalée ailleurs que de la côte californienne.

Phoronopsis albomaculata/Phoronis psammophila.

Ces deux espèces ayant des écologies très voisines et se retrouvant souvent ensemble dans les mêmes stations, aussi bien à Madagascar et dans les îles du N.E. du Canal de Mozambique que dans d'autres localités (Emig, 1973, 1982), leur distribution sera analysée conjointement.

Phoronis psammophila, surtout récoltée à Madagascar, prédomine dans les fonds sableux fins à moyens, de fonds de lagon ou de platier récifal (1 à 21 m). Dans le complexe récifal de Tuléar, c'est une espèce classée parmi les "sabulicoles lutitophobes" (fig. 5) ne tolérant pas plus de 3 à 5 % de lutites et très peu de sables grossiers et graviers, d'où une tendance à se comporter comme une espèce "sabulicole stricte" (comme *Phoronis pallida*, par exemple, cf. ci-dessous). Par contre, dans la région de Nosy Bé, elle vit dans des sables fins et parfois bien envasés. C'est une espèce cosmopolite.

Phoronopsis albomaculata préfère des sables plus grossiers que *P. psammophila* et, contrairement à cette dernière, ne supporte pas d'envasement. D'où son classement parmi les espèces "sabulicoles (gravellicoles)" (fig. 5). Elle colonise donc les fonds de lagon ou de platier récifal (1 à 45 m) parcourus par de vifs courants dont les eaux sont généralement chargées en particules organiques en suspension, ce qui explique son abondance dans les passées sableuses des platiers à microatolls et aux débouchés des chenaux de pente interne. *Ph. albomaculata* est une espèce tropicale, voire subtropicale.

Phoronis pallida.

L'espèce colonise les fonds de sables fins et moyens du lagon (pente interne et abords) ou de vasques témoins dans la région de Tuléar (entre 6 et 13 m de profondeur). Recherchant des sédiments bien classés avec peu de sables grossiers et granules et peu de lutites, elle est restreinte aux zones où se produisent des interférences de courants (milieu sédimentaire proche du type "dunaire"). D'où son classement parmi les espèces "sabulicoles strictes".

Phoronis muelleri.

Sur le littoral de Madagascar, cette espèce colonise les sables vaseux et les vases du plateau ou de la pente insulaire dans les zones d'apports fluviaux (fonds de baies, cône alluvial au droit des embouchures). Au contraire, dans les îles du N.E. du Canal de Mozambique, *P. muelleri* est fréquente dans les sables moyens et grossiers des fonds de lagon (prof. 1-40 m) ou des pentes récifales (jusqu'à 390 m). Toutefois, à Mayotte comme aux îles Glorieuses, les densités les plus fortes s'observent dans les sédiments situés à l'extérieur de la couronne récifale externe. *P. muelleri* peut donc être classée parmi les espèces "sabulicoles vasicoles très tolérantes". C'est une espèce cosmopolite.

ANNEXE

La description des espèces de Phoronidiens, citées dans ce travail, et leur diagnoses ont été publiées précédemment par Emig (1973a, 1979, 1982), Emig et Plante (1969), Emig et Thomassin (1969). En revanche,

des résultats inédits sur leurs formules musculaires méritent d'être publiés ici (tabl. 5).

Tableau 5. — Formules musculaires établies sur des exemplaires de diverses espèces de Phoronidiens. (a) incluant les formules publiées précédemment par Emig (1973a).

Espèce	Localité	Nombre d'ind.	Formules musculaires	
			moienne	générale
<i>P. muelleri</i>	Madagascar (a)	22	$\frac{9 9}{5 5} = 28$	$\frac{2-11}{3-5} \frac{6-11}{3-5}$ 19-30
	Îles N.E. Canal de Mozambique	104	$\frac{10 10}{6 6} = 32$	$\frac{7-13}{3-8} \frac{7-12}{3-8}$ 21-39
<i>P. psammophila</i>	Nosy-Bé (a)	9	$\frac{12 11}{6 6} = 35$	$\frac{10-13}{5-7} \frac{10-12}{5-7}$ 32-38
	Mayotte	1	$\frac{11 11}{7 7} = 36$	
<i>P. pallida</i>	Tuléar	13	$\frac{5 5}{4 4} = 18$	$\frac{6-5}{4} \frac{5}{4}$ 18-19
<i>Ph. albomaculata</i>	Nosy-Bé (a)	15	$\frac{22 20}{14 12} = 68$	$\frac{18-25}{11-17} \frac{17-24}{10-14}$ 59-79
	Tuléar (a)	82	$\frac{24 24}{15 13} = 76$	$\frac{19-20}{10-20} \frac{17-24}{8-20}$ 57-98
	Mayotte	2	$\frac{22 22}{14 11} = 69$	$\frac{30 28}{15 14} = 87$
<i>Ph. californica</i>	Banc de la Zélie	1	$\frac{32 30}{20 21} = 103$	(jeune individu avec lophophore hélicoïdal à 3,5 tours)

Remerciements.

Les recherches sur les récifs coralliens de Madagascar ont été subventionnées par le Centre National de la Recherche Scientifique (contrat CNRS/LA n° 41). Le Centre national pour l'Exploitation des Océans (contrats CNEXO "Productions naturelles et contrôlées" et "Ressources vivantes"), et le Programme de Biologie International (section "Productivité marine") (contrat n° A.6590242 — Mission "Pentes externes des récifs de Tuléar — 1969").

La campagne océanographique "Benthédi" du "N.O. Le Suroît", mars - avril 1977, dans le N.E. du Canal de Mozambique, a été réalisée en collaboration du CNRS (dossier CNE.11/77) et du CNEXO.

Nous remercions particulièrement le Dr. R. Plante (CNRS/LA n° 41, Marseille), qui nous a confié l'étude de son matériel provenant des environs de Nosy Bé et qui a participé à la réalisation des prélèvements d'endofaune des sédiments durant la campagne "Benthédi".

Nos remerciements vont également à Mr. M. Segonzac du Centre National de Tri Biologique (CENTOB-Brest) qui a assuré les tris d'endofaune des sédiments de la campagne "Benthédi".

REFERENCES

- Daniel J., 1972. Etude bathymétrique et sédimentologique d'une baie tropicale: la baie d'Ambaro. *Thèse Doct. Spéc. (Géol.)*, Univ. P. & M. Curie, Paris: 94 pp.
- Daniel J., Dupont J., Jouannic C., 1972. Bathymétrie et sédimentologie de la baie d'Ambaro (Nord-Ouest

- de Madagascar). Contribution à l'étude d'une baie eutrophiq ue tropicale. *Cah. ORSTOM* (Off. Rech. Sci. Territ. Outre-Mer) (Géol.), 4 (1) : 3-23.
- Battistini R., Bourrouilh F., Chevalier J.P., Coudray J., Denizot M., Faure G., Fisher J.C., Guilcher A., Harmelin-Vivien M., Jaubert J., Laborel J., Montaggioni L., Masse J.P., Mauge L.A., Peyrot-Clausade M., Pichon M., Plante R., Plaziat J.C., Plessis Y.B., Richard G., Salvat B., Thomassin B.A., Vasseur P., Weydert P., 1975.** Eléments de terminologie récifale indopacifique. *Téthys*, 7(1) : 1-111.
- Battistini R., Gayet J., Jouannic C., Labracherie M., Peypouquet J.P., Pujol C. Pujos-Lamy A., Thuron J.L., 1976.** Etude des sédiments de la microfaune des îles Glorieuses (Canal de Mozambique). *Cah. ORSTOM* (Off. Rech. Sci. Territ. Outre-Mer). (Géol.), 8(2) : 147-171.
- Emig C.C., 1973a.** Phoronidiens de Madagascar. *Téthys*, *Suppl.* 5 : 9-24.
- , 1973b. Ecologie des Phoronidiens. *Bull. Ecol.*, 4(4) : 339-364.
- , 1975 (1977). Notes sur la localisation, l'écologie et la taxonomie des Phoronidiens. *Téthys*, 7(4) : 357-364.
- , 1979. British and other Phoronids. London, Academic Press (Synopsis of the British Fauna, 13) : 57 pp.
- , 1982. The biology of Phoronida. *Adv. mar. Biol.*, 19 : 1-89.
- Emig C.C., Bailey-Brock J., 1983.** Phylum Phoronida, in : Reef and Shore Fauna of Hawaii, 2-3 :
- Emig C.C., Boesch D.F., Rainer S., 1977.** Phoronida from Australia. *Rec. austr. Mus.*, 30(16) : 455-474.
- Emig C.C., Herbets C., Thomassin B.A., 1972.** Sur l'association de *Phoronis australis* (Phoronida) avec *Cerianthus maua* (Ceriantharia) dans les zones récifales de Madagascar. *Mar. Biol.*, 15 : 304-315.
- Emig C.C., Plante R., 1969.** Considérations sur la systématique des Phoronidiens. 5. *Phoronopsis californica* Hilton, 1930. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 41 : 894-900.
- Emig C.C., Thomassin B., 1969.** Considérations sur la systématique des Phoronidiens. 6. *Phoronopsis albo-culata* Gilchrist, 1907. *Ibid.*, 41 : 901-908.
- Folk R.L., Ward N.C., 1957.** Brazos River Bar : a study in the significance of grain-size parameters. *J. sedim. Petrol.*, 27 : 3-26.
- Guilcher A., Berthois L., Le Calvez Y., Battistini R., Crosnier A., 1965.** Les récifs coralliens et le lagon de l'île Mayotte (Archipel des Comores, Océan Indien). *Mém. ORSTOM* (Off. Rech. Sci. Territ. Outre-Mer), 11 : 210 pp.
- MacNae W., Kalk M., 1962.** The fauna and flora of sand flats at Inhaca Island, Moçambique, *J. anim. Ecol.*, 31 : 93-128.
- Maugé L.A., Vernier E., sous presse.** Données nouvelles sur les Bancs des Glorieuses, du Geyser et de la Zélée (Océan Indien occidental), in : Campagne Benthedi du N.O. "Suroit" (mars-avril 1977). *Résultats des campagnes à la Mer, CNEXO* (centre nat. Expl. Océans).
- Pichon Michel, 1966.** Note sur la faune des substrats sablo-vaseaux infralittoraux de la baie d'Ambaro (côte Nord-Ouest de Madagascar). *Cah. ORSTOM* (Off. Rech. Sci. Territ. Outre-Mer) (Océanogr.) 4(1) : 79-94.
- Pichon Mireille, 1967.** Contribution à l'étude des peuplements de la zone intertidale sur sables fins et sables vaseux non fixés de la région de Tuléar. *Ann. Fac. Sci. Univ. Madagascar*, 5 : 171-214 (et : *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume, Suppl.* 5).
- Plante R., 1967.** Etude quantitative du benthos dans la région de Nosy-Bé : note préliminaire. *Cah ORSTOM* (Off. rech. Sci. Territ. Outre-Mer) (Océanogr.) 5(2) : 95-108.
- Plante R., Plante-Cuny M.R., 1971.** Premiers résultats de l'étude des populations du macrobenthos et des Diatomées benthiques dans une baie en milieu tropical (Madagascar). *Ann. Univ. Madagascar*, 8 : 245-253.
- Thomassin B.A., 1969.** Peuplements de deux biotopes de sables coralliens sur le Grand Récif de Tuléar, Sud-Ouest de Madagascar. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume, Suppl.* 9 : 59-133.
- , 1972. Les biotopes de sables coralliens dérivant des appareils récifaux de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Bull. mar. biol. Assoc. India* (Symp. Corals and coral reefs", Mandapam Camp, India, 1969) : 291-313.
- , 1973. Peuplements des sables fins sur les pentes internes des récifs coralliens de Tuléar (S.W. de Madagascar). Essai d'interprétation dynamique des peuplements de sables mobiles infralittoraux dans un complexe récifal soumis ou non aux influences terrigènes. *Téthys, Suppl.* 5 : 157-220.
- , 1978a. Soft-bottom communities, pp. 263-298, in : Stoddart D.R., Johannes R.E., ed., Coral reefs : Research methods. Paris. UNESCO : 1-581.
- , 1978 b. Les peuplements des sédiments coralliens de la région de Tuléar (S. W. de Madagascar). Leur insertion dans le contexte côtier indo-pacifique. Thèse Doct. ès-Sci., Univ. Aix-Marseille II (Archives originales C.N.R.S., n° AO AA.581) : 494 pp. + Annexes.

- Thomassin B.A., Plante R., Vernier E., sous presse. Sédiments des pentes insulaires et des fonds de lagons des îles coralliennes du N.E. du Canal de Mozambique, in : Campagne Benthedi du N.O. Suroît (mars-avril 1977). *Résultats de campagnes à la Mer CNEOX* (Centre Nat. Expl. Océans).
- Visher G.S., 1969. Grain-size distribution and depositional processes. *J. sedim. Petrol.*, 39 (3) : 1074-1106.
- Weydert P., 1971. Etude sédimentologique et hydrodynamique d'une coupe de la partie médiane du Grand Récif de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Téthys Suppl. 1* : 237-279.
- , 1973. Morphologie et sédimentologie des formations récifales de la région de Tuléar, S.W. de Madagascar. Thèse Doct. ès-Sci., Univ. Aix-Marseille II, (Archives originales C.N.R.S., n° AO 7201) : 726 pp. + annexe.

Accepté le 20 juin 1983