

LES CORNICHES CALCAIRES

D'ORIGINE BIOLOGIQUE

EN MEDITERRANEE OCCIDENTALE

par

J.-M. PERES et J. PICARD

La première en date des corniches calcaires décrites en Méditerranée Occidentale paraît l'avoir été par QUATREFAGES (11-1854). Cet auteur désignait par le vocable de "trottoir", dans la description de son Voyage en Sicile, une sorte de plateau calcaire horizontal, essentiellement formé de Gastéropodes du genre Vermetus, et apparemment surajouté à la Roche littorale au voisinage du niveau moyen de la mer

Il ne semble pas qu'aucun auteur ait jamais ré-étudié cette intéressante formation.

En revanche, divers chercheurs notamment FELDMANN (4) et tout récemment DELAMARE et BOUGIS (1) ont étudié une formation récifale à base d'Algues calcaires (surtout Tenarea tortuosa). Une fois fait le rapprochement entre la corniche décrite par QUATREFAGES et cette formation à base de Mélobésiées, le terme de trottoir s'est peu à peu transféré à cette dernière, qui est beaucoup plus répandue, et le trottoir est devenu pour les bionomistes méditerranéens le trottoir à Tenarea.

Nous avons essayé, dans le présent travail, tout d'abord de faire la synthèse des données acquises sur les Trottoirs à Tenarea et de nos propres observations sur la même formation dans la région de Marseille. D'un point de vue plus large, nous y avons joint nos remarques sur deux autres formations calcaires récifales: l'une à base de Polychètes Sédentaires (Serpulidae), l'autre à base de Vermets et donc sans doute identique au trottoir original décrit par QUATREFAGES.

Cet essai d'ensemble sur les corniches calcaires d'origine biologique de la Méditerranée Occidentale comporte des imprécisions et des lacunes que nous nous efforcerons de dissiper et de combler grâce à de nouvelles prospections, dont la première aura pour but, en août 1952, le trottoir même décrit par QUATREFAGES près de Palerme.

I/LES TROTTOIRS DE MELOBESIEES

Pour la plupart des bionomistes, qui n'ont jamais vu autre chose, le "Trottoir" est essentiellement un trottoir à Mélobésiées et singulièrement un Trottoir à Tenarea tortuosa.

Tenarea tortuosa (Esper) est une Mélobésiée dont le thalle pierreux est constitué par des lamelles dressées constituant des crêtes sinueuses, plissées, anastomosées. Dans la forme crassa les crêtes sont méandriiformes et forment des dômes hémisphériques plus ou moins confluent, tandis que, dans la forme cristata, l'interruption des crêtes forme des pointes ou des épines (FELDMANN-1937).

Les auteurs et notamment Mme P. LEMOINE (1940) ont décrit tout un cortège d'autres Mélobésiées qui accompagnent à T. tortuosa. En réalité la plupart de celles-ci se trouvent non sur le trottoir, mais dans les anfractuosités de celui-ci, ou à sa face inférieure où règnent, comme nous le verrons, des conditions très particulières se rapprochant de ce que nous avons appelé, dans un précédent travail (10), les conditions coralligènes.

Il nous paraît que la seule Mélobésiée qui fasse à proprement parler partie de l'Association à Tenarea soit le Lithophyllum (?) notarisi (Dufour). Cette dernière espèce peut, d'ailleurs, peupler des surfaces importantes de la Roche littorale dans les stations où l'association à Tenarea existe mais ne forme pas de trottoir, et même dans les stations où l'association à Tenarea est absente. Lithophyllum notarisi est susceptible, en somme, de donner des "faciès latéraux" au sens où les géologues entendent ce terme.

En outre, l'association à T. tortuosa renferme diverses algues non calcaires dont les plus caractéristiques sont, à la surface du trottoir Chaetomorpha capillaris var. crispa (qui se rencontre toute l'année sous la forme de petits filaments simples et crépus, d'après FELDMANN (- 4) et Bryopsis muscosa qui forme, en hiver seulement, de grosses touffes d'un vert sombre qui restent gorgées d'eau dès que le trottoir émerge.

Cette dernière espèce porte une épiphyte particulièrement caractéristique : Acrochaetium dubosqui.

Enfin comme l'a fait remarquer FELDMANN (4), le trottoir de Tenarea renferme, comme tous les rochers ou organismes calcaires d'ailleurs, une riche flore d'algues perforantes dont les taches bleu-verdâtre tranchent sur le blanc plus ou moins cru de l'algue calcaire; les plus répandues de ces algues perforantes sont Hyella caespitosa, Mastigoceros testarum et Gomontia polyrhiza.

Quoique l'association à Tenarea soit, à notre sens, caractéristique de la Méditerranée, elle n'en est pas exclusive puisqu'on la rencontre en Atlantique, ça-et-là, depuis l'île d'Yeu jusqu'à Tanger, et notamment sur la côte basque où elle est assez développée en mode agité. Mais ces stations extra-méditerranéennes de l'association à Tenarea indiquent un débordement de celle-ci à partir de la méditerranée.

En Méditerranée même, l'association à Tenarea est très répandue; Adriatique, Naples, côtes d'Algérie etc... Mais c'est surtout sur le littoral français que cette association se manifeste sous la forme trottoir et a été étudiée par OLLIVIER (3-1929) sur la côte d'Azur et par FELDMANN (4) sur la côte des Albères (notamment au Cap Béar et au Cap l'Abeille). Dans la région de Marseille, région que nous avons plus particulièrement envisagée, le trottoir existe, par exemple, sur la côte Nord du Golfe (Carro, Carry, Méjean, Niolon), au Cap Croisette, dans les calanques des massifs de Marseille-Veyre et de Puget, ainsi qu'en divers points des îles.

Nous avons déjà attiré l'attention sur le fait que l'association à Tenarea est loin de former toujours les trottoirs que nous avons sommairement définis au début de ce travail.

FELDMANN (1937) a déjà fait remarquer que, sur les rochers horizontaux ou peu inclinés, les individus de l'algue restent isolés et forment des dômes hémisphériques d'abord pleins, puis creux au fur et à mesure que les parties centrales, les plus anciennes, meurent tandis que la périphérie s'accroît. L'écrasement de ces dômes creux par les vagues les transforme en couronnes plus ou moins disloquées, dont chaque fragment peut d'ailleurs donner un nouveau dôme. L'isolement des individus sur les rochers inclinés est sans doute dû, en partie, comme le suggère FELDMANN "à la destruction rapide des parties mortes qui ne se colmatent pas par des débris et mesont pas unies entre elles et protégées par des parties vivantes" mais aussi, à notre avis, à l'absence de circulation interne orientée qui ne permet pas la formation du ciment spécial (cf. p. 15).

Au contraire, sur les rochers verticaux, ou tout au moins très inclinés, et notamment en mode assez agité, les individus de Tenarea confluent de façon à constituer un véritable trottoir.

Le trottoir est un encorbellement à surface supérieure à peu près plane dont la largeur avoisine généralement 50-60cm. (exceptionnellement 2m. au grand Langoustier de Porquerolles). En principe l'encorbellement, dont la hauteur dépasse parfois un mètre, forme voûte et se raccorde obliquement à la roche verticale en place. Nous verrons d'ailleurs ultérieurement que ce raccord ne fait pas, à proprement parler, partie du trottoir.

Les individus de Tenarea tortuosa qui constituent le trottoir et appartiennent à la forme crassa, réalisent, par leur coalescence, une masse résistante, qu'on ne peut attaquer qu'au marteau, mais cependant très anfractueuse. Seule la surface extérieure du trottoir est vivante. Tout l'intérieur du trottoir est formé par des algues mortes dont le squelette calcaire a subsisté, mais dont on admettait jusqu'ici que tous les interstices avaient été colmatés par divers débris (fragments de l'algue elle-même, débris de Jania ou de Corallines, grains de sable, débris de coquilles, etc....). En réalité, nous verrons ultérieurement que, contrairement à ce qui a été admis jusqu'ici, ce "ciment profond" du trottoir mort, qui est d'une dureté et d'une compacité remarquables, n'est pas dû à un simple colmatage mais met en jeu des phénomènes physicochimiques extrêmement complexes que nous ne pouvons à l'heure actuelle qu'entrevoir, et dont l'étude détaillée, d'ailleurs entreprise par un de nos collaborateurs, est du domaine de la minéralogie.

Il est bon de souligner que, dans le trottoir à Tenarea comme dans les formations édifiées par les Madréporaires, les organismes morts constituent une part importante du récif et qu'on passe insensiblement des organismes vivants aux organismes morts.

Enfin, et nous aurons l'occasion d'y revenir, il faut noter dès maintenant que le Trottoir à Tenarea est au premier chef une formation intercotidale. Contrairement à la plupart des Mélobésiées qui ne supportent guère l'assèchement T. tortuosa est une algue qui non seulement tolère l'exondation mais l'exige. T. tortuosa nous apparaît comme une forme élective de la zone intercotidale méditerranéenne et la faible extension verticale de celle-ci cantonne cette espèce entre le niveau à Rissoella verruculosa (sur côtes cristalloglyciennes seulement) ou le niveau à Rivularia (qui mord d'ailleurs sur la partie la plus élevée du trottoir) en haut, et le niveau à Jania rubens et Halopitys ou à Corallina en bas.

1/ Conditions d'établissement du trottoir à Tenarea.

Dans les généralités qui précèdent nous avons vu que le trottoir proprement dit exige, pour s'établir, d'une part l'existence de parois rocheuses abruptes ou peu inclinées, et d'autre part que l'existence de ce trottoir en Méditerranée est liée à l'exiguité de l'intervalle intercotidal dans cette mer. On sait que, dans la plupart des cas, les variations de niveau de la Méditerranée sont dues beaucoup plus aux facteurs météorologiques qu'aux marées luni-solaires.

Il s'ensuit que les alternances d'émersion et d'immersion du trottoir sont essentiellement irrégulières, dans leur durée comme dans leur fréquence. Dans les grandes lignes, en négligeant les fluctuations temporaires de niveau, on peut dire que la belle saison correspond à des émergences plus fréquentes et de plus longue durée, tandis que la mauvaise saison est marquée par une prédominance des immersions.

Si le trottoir est cependant, comme nous l'avons dit, assez localisé, c'est que d'autres facteurs abiotiques interviennent pour favoriser ou empêcher l'édification ou le maintien d'un trottoir dans tel ou tel point des côtes méditerranéennes.

La nature chimique du substratum ne paraît jouer aucun rôle, et le trottoir s'accroche aussi bien au flanc des schistes métamorphisés, lardés de filons de pegmatite ou de quartz de la côte des Albères, qu'au long des durs calcaires récifaux urgoniens des côtes provençales. Cette indifférence du trottoir à la nature chimique de la roche qui le supporte, confirme qu'il faut envisager celle-ci uniquement comme un support et que même sur un substrat calcaire les ions Calcium nécessaires à l'édification du squelette des Tenarea sont empruntés à l'eau de mer et non à ce substrat.

En revanche la nature physique du support n'est pas indifférente. Les thalles de Tenarea exigent, pour se fixer, des roches d'une certaine dureté et on ne rencontre pas de trottoirs sur des substrats friables. La texture de la roche, surtout, intervient au premier chef. Les actions érosives créent, à la surface des roches hétérogènes, des anfractuosités éminemment favorables à la fixation des algues. A ce dernier point de vue la côte des Albères, étudié par FELDMANN est plus propre à supporter des trottoirs que la côte provençale. Un autre facteur important de l'établissement des trottoirs est sans conteste l'agitation de l'eau. Il est admis, d'après les observations faites dans la région de Banyuls, que le trottoir ne s'observe qu'en mode battu ou très battu.

Par contre nous avons observé, sur les côtes de Provence, aux Iles d'Hyères, dans la région de Villefranche sur-mer, que le trottoir est localisé différemment; il s'y développe en effet dans les portions les moins agitées des côtes de mode battu. Sur les îles du Golfe de Marseille par exemple le trottoir existe dans les criques sur les deux faces principales des îles (celle exposée au Mistral et celle exposée aux vents d'Est et d'Est-Sud-Est.) mais pas sur les pointes. De même sur la côte entre Marseille et Cassis le trottoir est absent ou très peu développé sur toutes les portions exposées réellement au choc des vagues et ne prend de l'importance que dans l'intérieur même des calanques, à l'exception du fond de celles-ci qui est trop calme.

En bref, sur les stations battues que nous avons observées les Tenarea peuvent vivre, mais le trottoir ne peut se construire et se maintenir en raison de l'énergie cinétique des vagues, alors que le ressac, d'énergie cinétique moindre, qui se développe dans les indentations d'une côte battue est éminemment favorable à la formation d'un trottoir développé. Ollivier (8-p.85) sur la côte d'Azur est arrivé sur ce point aux mêmes conclusions que nous mêmes et parle, pour le trottoir, de "stations protégées contre l'érosion rapide des vagues".

Peut-être serait-il intéressant que cette question de la localisation du trottoir, en fonction du degré d'agitation de l'eau et de l'angle d'attaque des vagues, fût reprise pour l'ensemble des côtes du bassin occidental de la Méditerranée.

L'action favorisante du ressac doit, sans doute, être cherchée surtout dans les influences indirectes sur la température, l'homohalinité et la pureté des eaux

Le ressac en empêchant la stratification de l'eau, et notamment le réchauffement estival et le refroidissement hivernal des eaux les plus superficielles, contribue à uniformiser la température, et aussi à uniformiser la salinité principalement lorsque risqueraient de se produire des baisses de salinité dues aux cours d'eaux côtiers et au ruissellement lors des périodes de fortes précipitations. D'autre part, cette agitation de l'eau a pour corollaire sa pureté, puisque les déchets du métabolisme des êtres vivants, comme leurs cadavres mêmes, se trouvent ainsi rapidement éliminés.

Les influences conjuguées de la pureté et de l'homohalinité de l'eau sont certainement de première importance dans l'établissement du trottoir comme le prouve l'absence de cette formation dans les portions du Golfe de Marseille qui sont soumises aux apports d'eau douce de l'Huveaune, ou encore dans celles dont les eaux,

sans être à proprement parler polluées, renferment cependant une certaine quantité de matières organiques.

En revanche il ne semble pas que le ressac influe sur la teneur en oxygène dissous qui est toujours voisine de la saturation, non plus que sur la teneur en gaz carbonique et en bicarbonates qui est sans doute toujours supérieure au taux minimum requis par les Tenarea pour élaborer leur calcaire. Il serait cependant intéressant que fût étudié au sein du trottoir algal le système du gaz carbonique.

Enfin un facteur capital de l'établissement des trottoirs est le facteur lumière. Bien que T. tortuosa puisse vivre dans des stations fortement ensoleillées, l'espèce paraît néanmoins préférer des stations un peu moins éclairées.

Les pans rocheux verticaux reçoivent toujours, par 24 heures, une quantité de lumière moindre que les pans peu inclinés et la prospérité des Tenarea sur les rochers abrupts est évidemment en rapport avec ces différences d'éclairement. D'autre part, et toutes choses étant égales d'ailleurs, les trottoirs paraissent toujours plus développés sur les falaises accores exposées au Nord que celles exposées au Midi. Enfin, on a une preuve supplémentaire de la prédilection des Tenarea pour un éclairement moyen dans l'observation suivante: sur une portion de côte rocheuse à faible pente où il n'existe que des Tenarea isolées, il y a une fissure, une faille, une excavation plus sombre où Tenarea forment aussitôt sur les bords de celle-ci des trottoirs importants qui peuvent confluer pour former un véritable pont, joignant ainsi les deux bords de la solution de continuité existant dans la côte rocheuse en question; ce cas est réalisé de façon particulièrement nette à Carro près du Cap Couronne.

FELDMANN a d'ailleurs très justement fait remarquer que si, dans certain cas, on observe des trottoirs assez développés dans des stations bien éclairées cela n'a rien d'étonnant car la présence sur le trottoir de nombreux épiphytes végétaux ou animaux peut former un écran protecteur non négligeable, pour les portions du trottoir qui ne sont pas placées à un niveau trop élevé bien entendu. En définitive, comme l'a fait remarquer Mme. P. LEMOINE (5), l'action propre de la lumière sur les Mélobésiées est certainement capitale quoiqu'elle soit souvent difficile à séparer de l'action due à la température, l'une et l'autre étant fonctions de l'insolation.

2/ Le Microclimat du trottoir algal et de ses abords

En ce qui concerne le microclimat du trottoir algal et de ses abords, nous sommes obligés de reconnaître que nos connaissances sont des plus fragmentaires. Le simple bon sens indique que ce microclimat du trottoir est tout entier dominé par deux facteurs essentiels : l'exondation épisodique du trottoir d'une part, et d'autre part sa structure non seulement lacunaire, mais microporeuse.

Un travail écologique récent effectué au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-mer par une large équipe de stagiaires sous la direction de Cl. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE et P. BOUGIS (1) est heureusement venu apporter quelques précisions chiffrées sur les éléments fondamentaux de ce microclimat.

Il semblerait au premier abord que l'exondation dût exposer les trottoirs à la dessiccation et par là des écarts de température assez considérables. En réalité ceci n'est exact que pour la partie superficielle de cette formation. "Le microclimat du trottoir est nettement continental en surface avec des variations très accusées de la température et de l'hygrométrie. Quand le soleil donne sur le trottoir, la température monte et l'hygrométrie baisse jusqu'à atteindre des valeurs rappelant certains biotopes xérophiles. Ces phases de dessèchement ne sont cependant jamais bien prolongées car des valeurs moyennes sont atteintes entre 17 heures et 9 heures" (DELAMARE et BOUGIS-1).

Au contraire, en profondeur, il est évident que les variations, tant de la teneur en eau que de la température, s'atténuent rapidement à cause de la structure anfractueuse du trottoir qui retient une part importante de l'eau qui l'a baigné lors de sa précédente immersion. Certes l'eau renfermée dans les lacunes et les interstices de grande taille est rapidement évacuée, mais, en revanche, la capillarité retient celle-ci dans les espaces de petites dimensions.

Il nous semble qu'on peut ajouter que les chances de dessiccation des parties profondes du trottoir sont d'autant plus restreintes que celui-ci jouit, pensons-nous, d'un renouvellement continu de son humidité interne même lorsque sa surface est émergée. On peut, croyons-nous, comparer vulgairement le trottoir à une mèche de lampe. Émergé à sa partie supérieure si l'on envisage une période de beau temps, le trottoir n'en plonge pas moins presque toujours sa partie inférieure dans l'eau de mer.

L'eau éliminée continuellement par l'évaporation au niveau des parties exondées est remplacée au fur et à mesure par de l'eau en provenance des parties inférieures de la formation et qui s'élève par capillarité, ce qui crée, à l'intérieur du trottoir algal, une circulation d'eau orientée à sens unique de bas en haut.

Le microclimat interne du trottoir est donc beaucoup plus tempéré que son microclimat externe, et de ce fait la faune interne sera plus variée et plus riche que la faune externe sessile ou vagile.

Il faut noter enfin que la surface du trottoir, horizontale ou faiblement (et d'ailleurs irrégulièrement) concave, favorise la stagnation de l'eau, notamment au printemps et en hiver. C'est à ces époques, d'ailleurs, que prospèrent les Tenarea, tandis qu'en été les individus de la surface meurent par suite de la dessiccation et de l'élévation de température, et donnent alors ces banquettes d'un blanc éclatant qui ne peuvent manquer de frapper même le profane.

DELAMARE et BOUGIS ont étudié les conditions physicochimiques régnant dans ses flaques et montré que, à l'inverse des **flaques** qui se trouvent dans la roche littorale proprement dite, plus ou moins haut au dessus du niveau moyen, les écarts de température et de salinité y sont très faibles. Ces auteurs font remarquer très justement que la faiblesse des écarts de salinité est due au fait que, contrairement à ce qui se passe pour les "rock-pools" ordinaires, l'assèchement n'est provoqué que dans une faible mesure par l'évaporation, et doit être attribué surtout à l'infiltration de l'eau des flaques à travers la matière poreuse du trottoir. Quant à la faiblesse des écarts de température on peut l'attribuer essentiellement, à notre avis, au fait que, grâce à l'évaporation constante dont elle est le siège par le mécanisme que nous avons suggéré plus haut, la masse minérale du trottoir émergé reste toujours à une température bien inférieure à celle de la roche émergée qui ne dispose d'aucun frein pour limiter son échauffement sous l'influence du soleil.

3/ Structure intime du trottoir à Tenarea et zonation intérieure du substrat et de la faune.

L'étude assez détaillée de divers trottoirs de la région de Marseille (En-Vau, Sormiou, Carro etc..) nous a conduit, après avoir abattu entièrement au marteau des pans de trottoir par fragments successifs, à établir une coupe perpendiculaire au "tombant" de la

falaise, coupe qui est figurée p.15.fg.1, et sur l'origine de laquelle nous reviendrons dans le paragraphe intitulé "Évolution du trottoir dans le temps".

Nous nous bornerons, pour l'instant, à étudier une portion M M' de cette coupe située à peu près au milieu de la largeur du trottoir. On constate ainsi que cette formation montre de haut en bas, quatre niveaux bien distincts et d'inégale épaisseur: a/ le niveau à Tenarea vivantes; b/ le niveau à Tenarea mortes et interstices non colmatés; c/ le niveau à Tenarea mortes et interstices colmatés; d/ le niveau amorphe sans Tenarea reconnaissables.

Les niveaux a, b, et d sont d'une extrême minceur et dépassent à peine en général un cm. Au contraire, le niveau b peut atteindre plusieurs décimètres d'épaisseur, celle-ci variant évidemment avec le point du trottoir que l'on envisage, ou encore avec l'âge de cette formation.

Le niveau a, des Tenarea vivantes, est d'une extrême pauvreté animale et son peuplement est pratiquement identique à celui de la roche littorale avoisinante. Pachyrapsus marmoratus n'en est nullement un élément "caractéristique" comme le pensent DELAMARE et BOUGIS (1), quoique ce soit à ce niveau supérieur du trottoir qu'on le trouve, mais comme aussi dans les horizons supérieurs de la Roche littorale, courant à la surface et se réfugiant dans les fissures à la moindre alerte. Les touffes d'algues épiphytes renferment, à cause de leur humidité, quelques petits Amphipodes (Caprelles, Allorchestes, Amphitoë etc ..) et quelques petites Polychètes, identiques à ceux des touffes d'Algues de la Roche littorale. On y trouve parfois des Tenaidacés et même deux Décapodes assez communs dans les algues de la roche littorale Hippolyte cranchi (qui existe aussi dans les herbiers de Posidonies) et Acanthonyx lunulatus. Patella lusitanica, forme caractéristique du niveau à Rivularia, déborde parfois sur cette partie du trottoir, mais n'en est pas davantage exclusive.

En revanche, Patella asperna paraît caractéristique du niveau intercotidal et semble même n'exister à ce niveau que lorsqu'il y a un peuplement d'algues calcaires (Tenarea ou autres Mélobésiées et notamment Lithophyllum notarisi). Cette espèce creuse toujours une petite cupule dans laquelle son pied (et sa branche quand la coquille est écartée du substrat) repose non dans l'eau, en raison de la porosité, mais à l'ombre et à l'humidité. Il est frappant, d'ailleurs, de constater qu'en Manche Patella asperna est à peu près stricte des mares à Lithothamniées et porte souvent

des spécimens de ces algues sur sa coquille même. Elle reste donc, dans ce dernier cas, associée aux Mélobésiées, mais perd ses exigences vis-à-vis de l'exondation périodique puisque les flaques de la zone intercotidale sont en eau de façon permanente.

Une autre espèce qui paraît très largement préférentielle des portions superficielles du trottoir, bien qu'on la trouve aussi, très rarement à vrai dire, dans la Roche littorale est Oncidiella celtica (= O. nana). Il est frappant de remarquer qu'il s'agit, là encore, d'une forme qui, en Manche, est stricte d'un niveau déterminé et assez élevé de la zone intercotidale, et dans des conditions écologiques rappelant assez celles qui règnent dans les anfractuosités du trottoir (fissures plus ou moins garnies d'algues retenant l'humidité). Un autre Pulmoné, enfin, paraît strictement caractéristique de ce niveau, et vit d'ailleurs dans les mêmes conditions que Oncidiella celtica; il s'agit de Gadinia garnoti Payr., espèce qui ne doit sa réputation de rareté qu'à cette localisation stricte.

Immédiatement en dessous du niveau à Tenarea vivantes, se trouve le niveau b formé de Tenarea mortes mais avec les interstices non encore colmatés; ce niveau, très mince, est peuplé à peu près exclusivement par le petit Pélécyopode Lasaea rubra qui s'y trouve parfois en très grand nombre. Il s'agit, là encore, d'une espèce assez élective de la zone intercotidale, qui existe également en Manche dans les peuplements de Lichina des niveaux supérieurs.

Le niveau c, le plus important quant à l'épaisseur, montre de prime abord, même à l'oeil nu, une différence essentielle avec les deux niveaux précédents. Sa densité est nettement plus élevée et sa compacité extrême. A l'oeil nu ce niveau se montre sous l'aspect d'une véritable roche avec des vermicules d'un blanc pur noyés dans un ciment grisâtre d'une extrême dureté. Notre collaborateur J. BLANC a eu le mérite de montrer le premier que ce ciment, contrairement à ce qui était admis, n'était pas de nature calcaire mais constitué de Gypse et de Silice. Il résulte de l'étude minéralogique de cette formation que J. BLANC poursuit actuellement en collaboration avec M. PERINET, par les méthodes minéralogiques classiques, et notamment par l'étude des spectres de diffraction aux Rayons X, que ce ciment est formé d'une part de Silice, d'autre part de Gypse existant l'une et l'autre sous forme de microcristaux (taille inférieure à 1 micron). Il s'y ajoute un peu d'hydroxyde ferrique, mais la dolomie paraît absente.

L'extrême dureté de ce ciment est due, en partie sans doute, à la dureté propre du quartz, mais surtout à l'extraordinaire enchevêtrement des petits cristaux de Silice et de Gypse. Quant aux parties vermiculées blanches elles ne sont que les restes des Tenarea elles-mêmes, formées de calcite cristallisée. Dans les parties superficielles de cette zone c, on trouve parfois des tests de Lasaea morts remplis de petits cristaux de calcite formant de véritables géodes minuscules.

La formation de ce ciment à armature siliceuse qui fait de ce niveau du trottoir une sorte de meulière demande à être étudiée, comme demande à être précisée l'origine de cette silice, dont la présence est tellement inattendue que nul ne s'était jamais avisé que ce ciment pouvait ne pas être calcaire.

La seule hypothèse que nous pouvons provisoirement donner à ce sujet est que la Silice du ciment proviendrait du remaniement et du dépôt, par le jeu de la circulation orientée, de la Silice des tests de Diatomées (constitués d'opale), Diatomées qui peuplent les lacunes et les cavités du trottoir, tout au moins celles où règne un éclaircissement suffisant. Le dépôt de gypse ~~comme~~ ~~étant~~ ~~puisque~~ Le Sulfate de Calcium est relativement abondant dans l'eau de mer, serait également en rapport avec la circulation, orientée de bas en haut, dont le trottoir nous paraît être le siège.

La consolidation parfaite de la zone c du trottoir n'est d'ailleurs complète et homogène que dans les parties du trottoir qui sont éloignées de la surface (supérieure ou inférieure), mais aussi, éloignées des cavités internes quand celles-ci ont quelque importance. La figure 3 p. 15 indique la localisation des zones consolidées, lorsque se trouve à l'intérieur du trottoir une caverne de dimension notable.

La zone consolidée est très pauvre au point de vue faunistique on y trouve guère que quelques Amphipodes localisés dans les galeries fines qui coupent de-ci de-là la masse et assurent une circulation capillaire de l'eau. Nous reviendrons d'ailleurs plus loin sur cette faune des cavités du trottoir.

La zone d, enfin, se montre sous l'aspect d'une croûte blanchâtre d'aspect amorphe et que l'étude minéralogique montre constituée de cristaux de calcite paraissant néoformés. Le ciment cryptocristallin de gypse et de silice est pratiquement absent de cette zone d, sans doute parce que celle-ci n'est pas soumise à la circulation orientée dont nous avons précédemment parlé, mais subit, du fait de son immersion,

presque continue, un lessivage constant en tous sens.

Ce niveau d est, par excellence, celui où se trouve un grand nombre des espèces animales citées du trottoir. On y récolte notamment des Pélécy-podes perforants Lithodomus lithophagus, Venerupis irus, Cardita calyculata, Petricola lithophaga etc.... Les galeries creusées par ces Bivalves et qui partent parfois aussi du front antérieur du trottoir peuvent se prolonger quelque peu dans la zone c.

C'est surtout du front du trottoir aussi que partent les couloirs, canaux et cavités diverses qui serpentent plus ou moins à l'intérieur du trottoir.

On peut, croyons-nous, répartir, d'après leur diamètre moyen ces espaces internes, du trottoir en trois catégories.

1/ les canaux et cavités de grand diamètre (de 2 mm. à 1 cm. et plus) où existent à la fois des formes sessiles et des formes vagiles. Les premières sont principalement des Hydraires, dont le plus courant est Sertularella fusiformis f. lagenoides et aussi des Balanes et quelques Serpulidae. La faune vagile comprend des formes à mobilité réduite comme Acanthochiton fascicularis et Middendorfia caprearum et l'Actinie Phellia elongata. Mais on y trouve aussi des Polychètes, dont la plus volumineuse et la plus commune est Perinereis cultrifera, accompagnée de diverses petites Syllidae. Souvent très abondants sont les Sipunculides notamment Physcosoma granulatum, tandis que les Némertes (Lineus, Amphiporus) ne sont ni abondants ni caractéristiques. On récolte, dans les plus importantes de ces cavités, le Téléostéen Blennius montagui, considéré jusqu'ici comme très rare, mais qui n'est en réalité qu'une espèce dont on ne connaissait pas jusqu'ici les exigences écologiques. D'après les récoltes méthodiques de BROUARDEL et PICARD en 1951 il semble que B. montagui est exclusif du trottoir quant au choix de ses gîtes. Enfin on récolte aussi, dans ces espaces les plus importants du trottoir, divers Décapodes qui n'ont rien de caractéristiques tels Eriphia spinifrons et Pilumnus hirtellus.

2/ Les canaux de petit diamètre de 0,2 mm. à 2 mm. qui n'abritent que de la petite faune vagile (petits Amphipodes, petites Polychètes, Nématodes etc..). Il est à noter, et ceci concerne les cavités et canaux des catégories 1 et 2, que la plupart des individus de Polychètes que l'on trouve dans le trottoir et notamment ceux de la famille des Syllidae (Syllis gracilis, Syllis vittata, Syllis prolifera, Syllis variegata, Ehlersia cornuta, Odontosyllis ctenostoma) sont des individus jeunes d'espèces

Zone a
 Zone b
 Zone c
 Zone d
 Roche en place
 Raccord coralligène.....

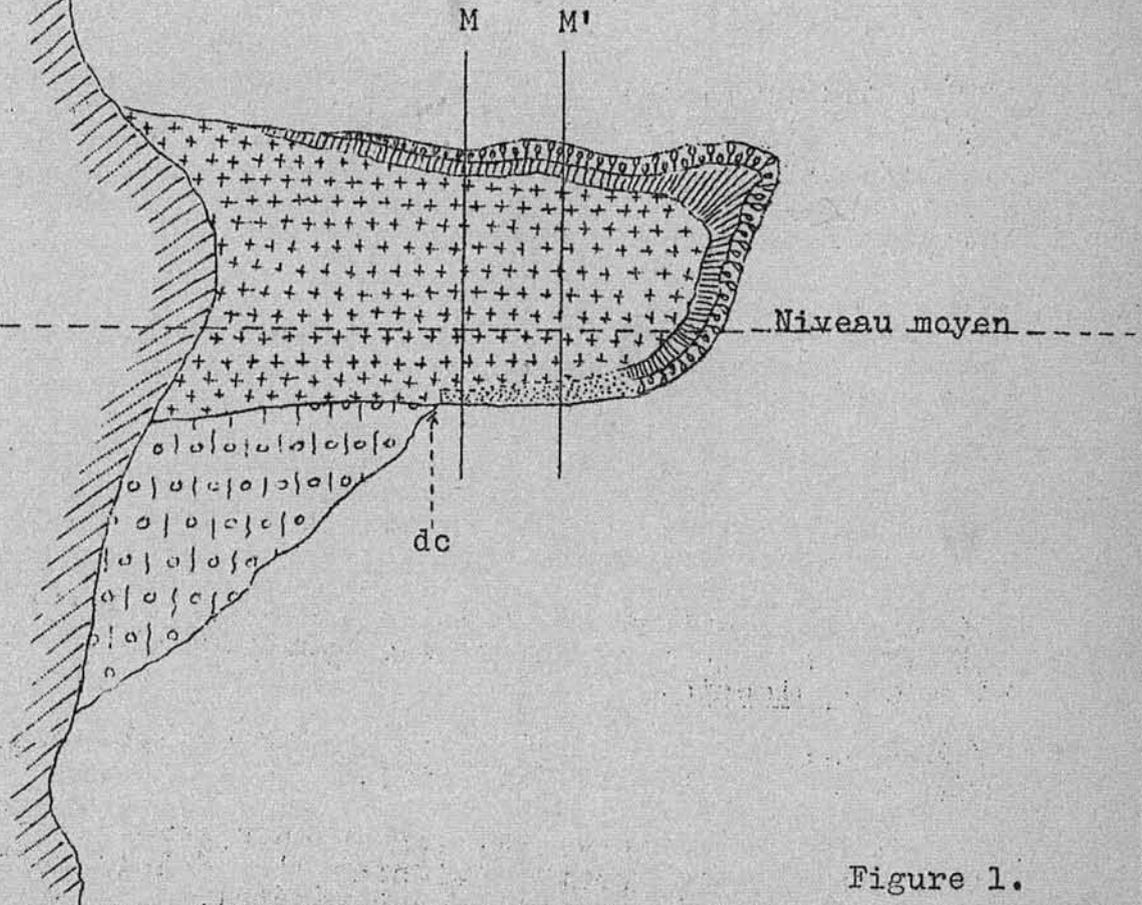
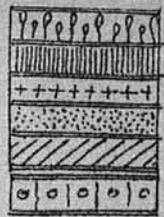


Figure 1.

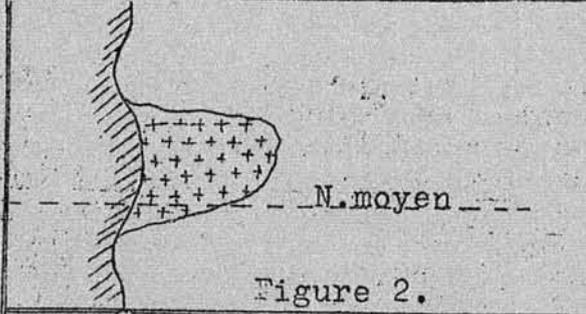


Figure 2.

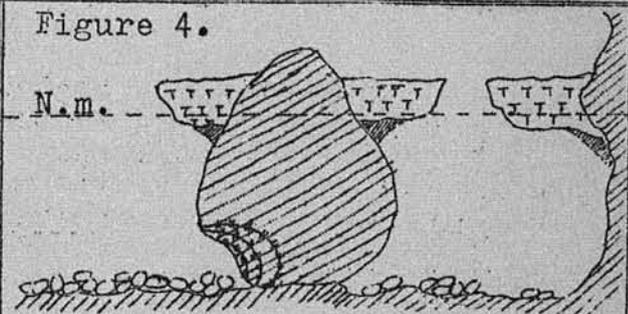


Figure 4.

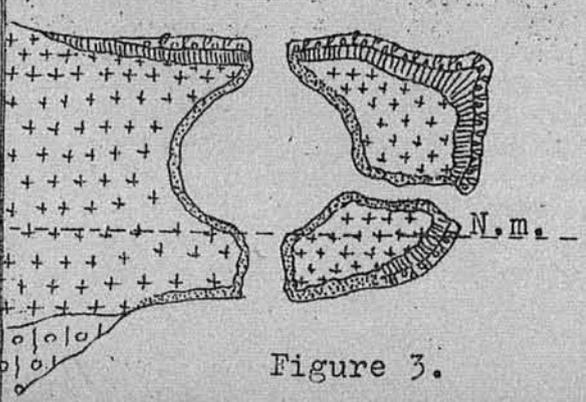


Figure 3.

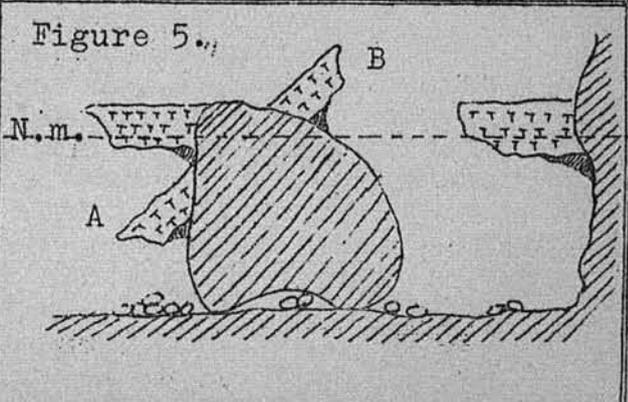


Figure 5.

qui ont leur habitat de prédilection dans la Roche littorale ou les algues qui la peuplent, ou encore dans l'herbier de Posidonia.

3/ Les canaux de petit diamètre (moins de 0,2 mm.) qui abritent uniquement des Protistes.

Au point de vue algal, bien entendu, seules les entrées des cavités et canaux jouissent d'un éclaircissement suffisant pour recevoir un peuplement végétal.

La partie subverticale (ainsi que la partie surplombante du trottoir) présente une faune sessile et une faune vagile d'ailleurs peu caractéristiques à l'exception peut-être de la petite Moule Brachydontes (Mytilaster) minimus. On y observe Actinia equina, une Halichondrine, la Sertularella, déjà mentionnée quelques Bryozoaires (notamment Schismopora armata) et, bien entendu, de nombreux Gastéropodes de la Roche littorale (Pisania maculosa, Trochocochlea turbinata, Fissurella graeca, Columbella rustica, Cerithium mediterraneum etc..) ainsi que l'Alcyonidae Clavularia petricola.

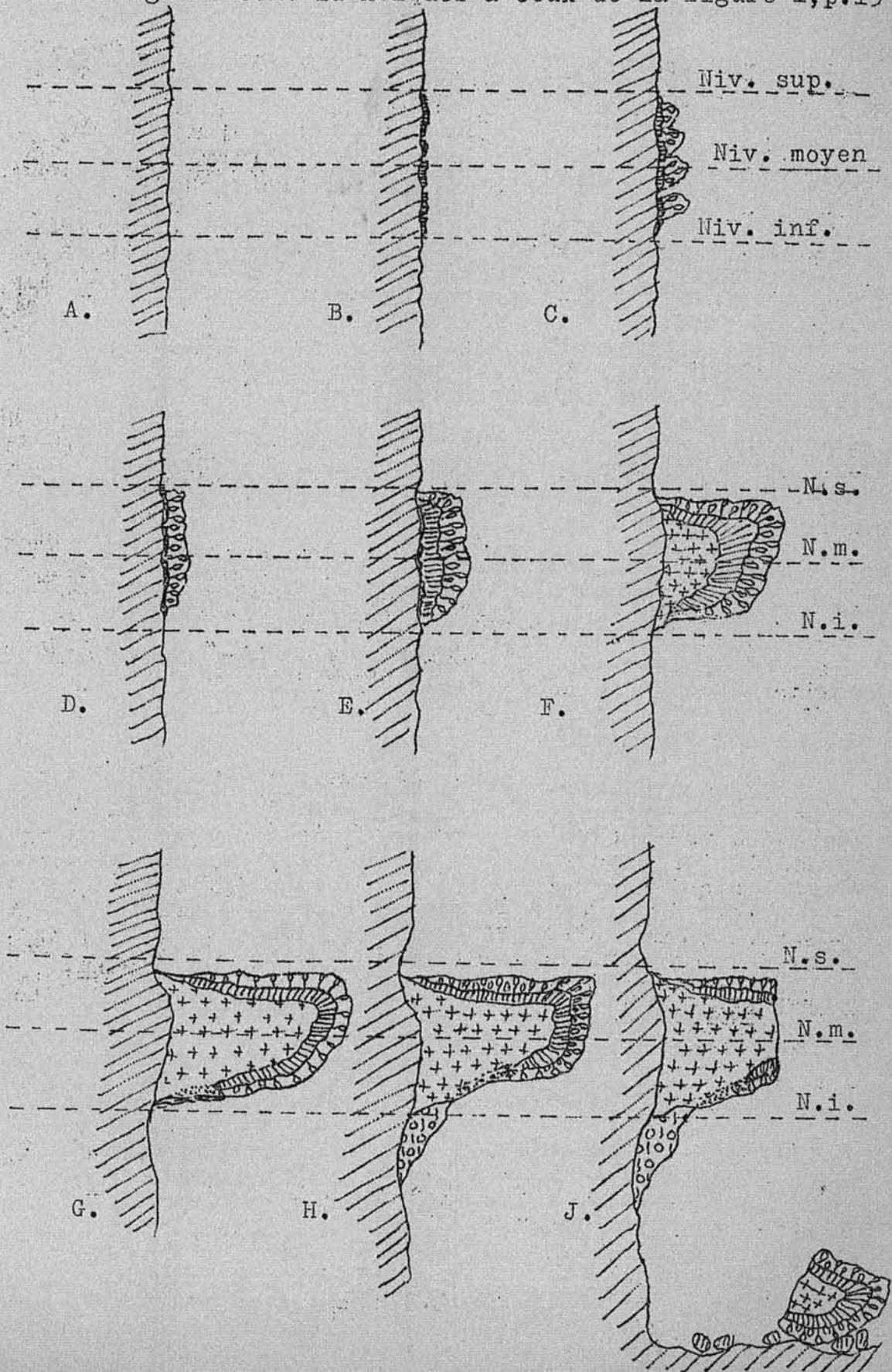
Dans la partie la plus sombre du surplomb apparaissent mêlés à l'algue Gymnogongrus nicaeensis quelques éléments, surtout végétaux d'ailleurs, de la biocoenose coralligène que nous savons exister (10) dans les grottes, fissures et surplombs de la roche littorale ordinaire : Peyssonellia, Udotea, Halimeda et aussi Pseudolithophyllum expansum qui est, comme l'on sait, l'espèce dominante des fonds que nous avons appelés "coralligènes de plateau". Au fur et à mesure qu'on s'éloigne du front du trottoir, cet ensemble algal prend de plus en plus d'importance et finit par former une sorte de "console" plus ou moins oblique, surajoutée au trottoir proprement dit et qui raccorde celui-ci à la roche immergée; cette "console" surajoutée est séparée du trottoir lui-même par une sorte de décrochement. Nous n'insisterons pas, dans le présent travail sur le peuplement de cette "console", peuplement sur lequel nous reviendrons dans une publication ultérieure.

Si maintenant nous envisageons, non plus une coupe verticale limitée à la partie médiane du trottoir, mais une coupe de l'ensemble de la formation perpendiculaire à la paroi rocheuse telle celle de la figure 1 p. 15, nous pouvons ajouter à la zonation que nous venons de définir quelques remarques importantes :

1/ La roche qui supporte le trottoir est en saillie au niveau de celui-ci, en raison du rôle protecteur joué par le trottoir vis-à-vis des actions érosives. 2/ Les zones a et

Figure 6.

NOTA : Les figurés sont identiques à ceux de la figure 1, p.15



b ont leur épaisseur maxima sur le front du trottoir et à un niveau un peu supérieur au niveau moyen; à partir de ce point elles vont en s'amincissant aussi bien sur la face supérieure que sur la face inférieure de la formation. 3/ Le peuplement de Lasaea rubra de la zone b ne s'étend pas jusqu'au front du trottoir, cette espèce étant, comme le prouve d'ailleurs sa répartition en Manche, préférentielle des niveaux fréquemment émergés. 4/ Les zones b et d se raccordent l'une à l'autre à la partie inférieure du trottoir et un peu en retrait du front de celui-ci à peu près au niveau moyen de la mer, la zone d nous apparaît ainsi comme provenant du lessivage continu aussi bien des parties profondes de la zone b que des même parties de la zone c.

En bref, si l'on considère l'ensemble de la faune du trottoir à Tenarea, on peut dire que les espèces qui en sont vraiment caractéristiques sont en nombre très réduit.

On peut citer, tout d'abord, deux espèces endémiques de la région de Banyuls l'Isopode Ischyromene lacazei Rac. et l'Araignée Desidiopsis racovitzai Fago, apparentée aux Desis qui vivent dans les récifs de Coraux des mers d'Australie (2-3). On peut peut-être y ajouter ~~des~~ Copépodes Harpacticides dont DELAMARE et BOUGIS (1) ont d'ailleurs constaté qu'ils sont en réalité inféodés aux Bryopsis.

Nous considérons surtout comme caractéristiques du trottoir à Tenarea, et de plus de valeur car elles existent dans toutes les formations de ce genre étudiées aussi bien à Banyuls qu'en Provence, les espèces suivantes qui ne sont peut-être pas absolument exclusives du trottoir algal mais en sont largement préférentielles, et y présentent souvent des peuplements d'une densité exceptionnelle. Lasaea rubra, Oncidiella celtica, Gadinia garnoti, Fossarus ambiguus, Patella aspera, Blennius montagui, et à un moindre degré Middendorfia caprearum et Brachydontes minimus.

4/ Evolution du trottoir dans le temps.

L'étude d'un très grand nombre de stations de la roche littorale très diversement exposées, tantôt dépourvues de trottoir, tantôt au contraire pourvues de celui-ci, qui peut être d'ailleurs soit prospère (En-Vau, par exemple) soit en régression (Sormiou en certains points), l'étude aussi des nombreuses stations où fait défaut la Tenarea tortuosa (alors qu'existent d'autres Mélobésiées et en particulier le Lithophyllum

notarisi), l'étude, enfin, des stations à pans verticaux où la Tenarea n'existe qu'en individus isolés, nous ont permis d'avoir une idée de la façon dont naît, se développe, et éventuellement disparaît un trottoir.

Tous d'abord, il faut souligner que Tenarea tortuosa ne paraît guère se fixer directement sur la roche elle-même; c'est plutôt une épiphyte. A ce sujet d'ailleurs l'examen des blocs de défense des digues du Port de Marseille, blocs dont la date de mise en place est le plus souvent parfaitement connue, nous a fourni de précieux renseignements.

Nous croyons pouvoir, d'après l'ensemble de ces observations, retracer comme suit l'histoire d'un trottoir.

A l'origine existe une paroi verticale peu éclairée (nous supposons bien entendu que toutes les conditions favorables autres dont il a été fait mention précédemment sont réalisées) nue, c'est à dire dépourvue de faune comme de flore. Après que les Bactéries et les Diatomées sessiles ont "préparé" le substratum, s'installent, les premières, des Mélobésiées crustacées, et notamment Lithophyllum notarisi, qui forment, pour commencer, des tâches lenticulaires qui bientôt confluent et forment une couche blanchâtre étendue de part et d'autre du niveau moyen. C'est sur cette couche première de Mélobésiées crustacées que s'installeront, sous forme d'individus isolés, les premières Tenarea, au voisinage aussi du niveau moyen, mais plutôt au dessus de celui-ci (fg. 6- A, B, C).

Deux cas peuvent alors être envisagés. Ou bien les conditions ne sont pas favorables à l'établissement ou au maintien du trottoir, et dans ce cas les choses restent en l'état. Ou bien les conditions favorables que nous avons précédemment énumérées sont réalisées, et le trottoir va se constituer.

Dans ce second cas il existe, au début, une carapace de Tenarea, toutes vivantes, d'épaisseur à peu près constante (fg. 6 D). Il semble, comme nous l'avons déjà dit, que c'est un peu au dessus du niveau moyen que celles-ci trouvent les conditions les plus favorables. C'est donc à ce niveau optimum que le trottoir en formation va rapidement acquérir sa plus forte largeur (fg. 6 E, F).

Ce début de formation du trottoir, avec largeur maxima, va avoir une double conséquence.

D'une part sur le trottoir lui-même: le front de celui-ci étant à une distance de la roche support qui croît sans cesse, les Tenarea les plus éloignées de ce front vont se trouver défavorisées, les unes sur la face supérieure de la formation parcequ'elles ne seront plus assez mouillées, les autres, sur la face inférieure, parce qu'elles le seront trop. Ces algues mourront donc, ainsi bien entendu, que celles qui ont été recouvertes par d'autres individus fixés ultérieurement au fur et à mesure que le front progresse.

D'autre part sur la roche support: le trottoir va jouer vis-à-vis de celle-ci un rôle protecteur, cependant que l'on observera une tendance au surcreusement par la mer au dessus et au dessous du trottoir, ce qui nous donne le profil de la figure 6 G .

Le trottoir continuant à s'élargir par éloignement de son front par rapport à la falaise, on arrive alors au moment où se trouvent réalisées, dans la partie la moins éclairée du surplomb, des conditions "coralligènes" et qui sont favorables à l'installation d'un certain nombre d'éléments, surtout floristiques, de la biocoenose coralligène, énumérés précédemment et en particulier Pseudolithophyllum ex pansum. Cet ensemble "coralligène", souvent épais de plusieurs décimètres réalise ainsi le raccordement inférieur du trottoir avec la Roche littorale et se trouve séparé de la couche à Tenarea par un net décrochement (de fig. 6 H) déjà signalé.

Simultanément à son accroissement en largeur, le trottoir s'accroît parfois aussi en épaisseur, mais beaucoup plus faiblement, et les phénomènes que nous avons déjà signalés provoquent la consolidation des parties internes anciennes.

L'accroissement en largeur du trottoir finit par entraîner l'éboulement d'une partie du front (fig. 6 J) qui donne alors, sur le fond avoisinant, un chaos de blocs de petite taille. Si les conditions restent bonnes, sur ce front ainsi entamé, la croissance des Tenarea reprend, jusqu'à ce que soient de nouveau atteinte la largeur limite du trottoir, largeur limite en équilibre, en chaque point côtier considéré, avec la puissance de choc des vagues.

Si pour une raison quelconque, (par exemple, modification des conditions hydrologiques par intervention humaine provoquant la pollution des eaux de la crique de Cortiou près de Marseille) le milieu cesse

d'être favorable aux Tenarea; non seulement celles-ci meurent, mais on assiste à l'ablation par l'érosion marine des deux couches a et b que nous avons décrites précédemment, c'est à dire la couche à Tenarea mortes et non consolidées, ainsi d'ailleurs que de la zone amorphe (d). Il ne subsiste du trottoir que la zone c formée d'algues mortes et consolidées par le ciment gypso-silicique (fg. 2 p. 15). Cette zone sera soumise désormais aux actions érosives marines au même titre que la roche qui la supporte (quoiqu'elle s'altère moins rapidement même que le dur calcaire Urgonien des calanques provençales où nous avons étudié le phénomène). Ce trottoir mort se comporte, on ce qui concerne la fixation des organismes, comme n'importe quelle roche littorale de dureté équivalente et l'on voit s'y réinstaller le Lithophyllum notarisi, et surtout les Corallina, etc....

Les fig. 4 et 5 (p.15) montrent un autre exemple curieux de mort du trottoir. Un bloc isolé, affleurant le niveau moyen de façon convenable supportait un trottoir sur ses deux cotés (face à la falaise et face au milieu de la calanque). L'érosion, plus forte à la base du bloc, a provoqué le basculement de celui-ci. Le trottoir ancien a été tué en A par immersion permanente, en B par émergence permanente. Un nouveau trottoir s'est formé mais seulement sur le flanc du bloc tourné vers le milieu de la calanque, car, sur la face tournée vers la falaise l'ombre du trottoir mort B créait des conditions trop défavorables.

II/ LES PLACAGES DE VERMETS

Comme nous l'avons dit dans l'introduction de la présente note, c'est pour désigner une formation de Vermets que le terme de trottoir a été utilisé pour la première fois par QUATREFAGES (11). Il ressort du texte de l'auteur que, dans la région de Torre del Isola près de Palerme, le calcaire assez tendre qui constitue la côte est, dans la zone des embruns, formé d'une succession de crêtes rocheuses déchiquetées séparées par des cuvettes, de petite taille en général, identiques aux flaques à salinité variable, souvent plus grandes, qui sont si courantes dans la zone supralittorale du faciès rocheux de la Méditerranée. La marche au milieu de ces cuvettes coupées de crêtes est très pénible. En revanche, juste en dessous de cette partie inférieure de la zone supralittorale, et semble-t-il un peu en dessous du niveau moyen, puisque QUATREFAGES précise qu'on s'y mouille les pieds, s'étend une large plateforme horizontale, se poursuivant

de façon continue au long de la côte sur des distances importantes, et qui, d'après QUATREFAGES, serait construite par des Vermets.

Nous dirons tout de suite que la description de QUATREFAGES est exacte comme nous l'allons préciser plus loin, à ceci près qu'on ne peut parler d'une formation construite par les Vermets.

L'étude de très nombreuses stations de mode battu des côtes françaises de la Méditerranée nous a permis de retrouver un certain nombre d'exemples du type de côte étudié par QUATREFAGES et d'en donner un essai d'explication.

Tout d'abord cet aspect caractéristique de la zone supralittorale littéralement déshabillée est, sans aucun doute, en rapport avec une érosion non pas mécanique (nous sommes dans la zone des embruns) mais physico-chimique. Les petites flaques connaissent des variations importantes de la salinité, de la température, du pH, qui déterminent une abrasion relativement rapide du front de la roche littorale qui se trouve ainsi reculer rapidement, mais seulement dans la partie qui est au dessus du niveau moyen (niveau défini ici aussi par le Lithophyllum notarisi que nous savons être un "façès latéral" du trottoir à Tenarea.). Ce recul du front supérieur de la roche littorale est possible et rapide, car, dans les cas où nous avons étudié le phénomène, il s'agit toujours de roches tendres (grès de Renécros à Bandol, grès de la pointe du Tuf à Port-Cros, Mollasse miocène du Cap Couronne).

Ce recul a pour résultat de ménager, au dessous du niveau moyen une plate-forme en pente douce, car l'érosion marine, même en mode battu ou agité, est beaucoup moins intense que l'érosion physico-chimique de la zone des embruns. Sur ce plan incliné se développe un peuplement algal à Jania rubens avec Falkenbergia, Ceramium, Cladophora, Cystoseira, etc.... Cette disposition, réalisée par exemple à Carro (Cap Couronne) est représentée fig. 7. Lors de cette érosion deux cas peuvent se produire.

1/ Les choses restent en l'état (ce qui se produit dans les cas examinés sur les côtes françaises). On observe, sur le plan incliné, quelques îlots de Vermets isolés. Mais ces Gastéropodes, qui sont nettement tropicaux ou subtropicaux, ne trouvent pas, à la latitude trop élevée des côtes méditerranéennes françaises, les conditions de température propres à leur pullulation.

2/ Les Vermets protègent la surface soumise à l'érosion marine. C'est ce qui se produit à Tipaza (Algérie) sur un grès calcaire tendre et sans doute aussi à Torre del Isola où QUATREFAGES a décrit le "trottoir" à Vermets.

Les conditions de température des eaux superficielles le long des côtes d'Algérie sont favorables à la prolifération massive des Vermets. Le résultat en est le suivant.

Au début de la formation de la plateforme immergée par recul de la zone supralittorale (sous l'influence des actions érosives physicochimiques) Les Vermets s'installent immédiatement sur celle-ci et la couvrent d'un revêtement, sorte de placage protecteur qui la préserve de l'érosion marine et fait que la plateforme au lieu d'être inclinée est complètement horizontale. De plus, sur le rebord externe de cette plateforme les Vermets trouvent des conditions de vie optima; leur densité y est alors supérieure, ce qui crée une sorte de crête légèrement saillante qui conserve une mince pellicule d'eau sur ce trottoir de Vermets lorsque, par hasard, les eaux sont particulièrement basses et n'atteignent pas le niveau de la formation (fig.8).

Ainsi se forme le trottoir de Vermets qui n'est en réalité que recouvert par les Vermets. Ce "trottoir" de Vermets qui atteint 5-7 m. de large est situé à 20-30 cm. au dessous de niveau moyen.

Etude du Placage de Vermets de Tipasa.

Nous envisagerons tout d'abord une zone où ce placage est en bon état, c'est à dire la partie Ouest de l'anse de Kouali.

En dessous de la zone tourmentée d'érosion physicochimique actuelle peuplée notamment par Littorina neritoides et Chtamalus stellatus, se trouve une mince bande intercotidale de Mélobésiées. Il s'agit, en l'espèce, du Lithophyllum notarisi que nous savons être du même niveau que la Tenarea tortuosa. Le peuplement animal de cette zone à Lithophyllum notarisi, zone qui correspond sensiblement au niveau moyen, est le même, mais en plus pauvre quant au nombre des espèces, que celui du trottoir à Tenarea: on y trouve en particulier, en dessous des Patella lusitanica, des espèces telles que Midendorfia caprearum, Lasea rubra, Brachydontes minimus et Patella aspera, ainsi que Monodonta turbinata qui abonde dans tous les faciès battus.

Le placage à Vermets commence immédiatement en dessous de cette zone à Lithophyllum: dans l'angle obtus formé entre la plateforme elle-même et la bande de Lithophyllum, le placage est réalisé par Vermetus cristatus Biondi, tandis que, sur le reste de la plateforme et sur le rebord externe, domine Vermetus triqueter Biv. forme fascicularis Mörch (= V. gregarius Mont.). Ces Vermets forment une croûte d'environ 2 cm. d'épaisseur en moyenne, et sont associés, sur le rebord de la plateforme, à quelques Pomatoceeros triqueter et à Clione celata. Il est intéressant de noter que MONTEROSATO a observé sur les côtes de Sicile des agrégats de ces deux mêmes espèces de Vermets, ce qui rend donc plausible, à la latitude de la Sicile, l'existence des trottoirs de Vermets signalés par QUATREFAGES.

Le peuplement algal du placage de Vermets est représenté par l'association Jania - Cystosëira, avec de petites Cladophora et quelques Corallines.

Dans les anfractuosités de la plateforme se trouvent des Phollia, tandis que déambulent de nombreux Cerithium rupestre (= lividulum Risso). De nombreux tubes vidés de Vermets sont habités par un petit Pagure Calcinus ornatus Roux.

La faune de Polychètes du placage de Vermets est assez riche. Sans entrer dans le détail, signalons qu'elle est constituée à peu près essentiellement par des espèces qui sont assez caractéristiques de la Roche littorale, telles par exemple Perinereis cultrifera et l'espèce voisine P. macropus représentées l'une et l'autre par de très nombreux exemplaires, ainsi que Eulalia viridis et Lepidonotus clava. On y trouve aussi diverses formes communes aussi bien dans les algues de la Roche littorale que dans les herbiers de Posidonia, telles Chysopetalum debile, Syllis prolifera, S. cornuta, Xenosyllis scabra.

J'y ai relevé également la présence de Syllis (Typosyllis) cirropunctata Michel, espèce connue jusqu'ici seulement de Naples.

La présence de toutes ces espèces est normale dans la roche littorale. Cependant, il s'ajoute à cette faune tout à fait normale une espèce que nous n'avons jusqu'ici trouvée que dans les biotopes coralligènes: Lumbriconereis coccinea qui est abondante dans les anfractuosités de la croûte de Vermets.

Les Mollusques sont représentés surtout par des Pelecypodes perforants (Lithodomus caudigerus, Cardita calyculata, etc....), par Chama gryphoides et par Patella coerulesca.

Il y a, bien entendu, de nombreux exemplaires du Sipunculide Physcosoma granulatatum.

La faune sessile est représentée par des Hydroïdes (Plumularia setacea et Sertularella fusiformis f. lagenoides, espèces qui sont normales sur la roche littorale superficielle de mode agité ou faiblement battu) et par des Bryozoaires.

Du côté du large enfin, au "trottoir" à Vermets horizontal fait suite un pan vertical de roche également protégée sur 1m. de hauteur environ par les Vermets, accompagnés du même peuplement algal que sur le trottoir lui-même et le long duquel il y a de légers surplombs. Dans les anfractuosités de ce pan vertical se trouve le bel Astroides calycularis.

Le rôle protecteur du placage de Vermets, que nous avons mis en lumière dans les pages qui précèdent, trouve une éclatante confirmation dans l'étude de l'évolution du rivage lorsque ce placage vient à manquer.

A quelque distance de Tipaza, entre Castiglione et Touka, se trouve une région où les cultures s'étendent jusqu'au voisinage de la côte. La pauvreté naturelle du sol, sableux, conduit les agriculteurs à utiliser en quantités importantes les engrais chimiques et notamment les engrais azotés. L'extrême perméabilité des grès calcaires fait que les eaux ayant traversé ceux-ci amènent à la mer des quantités importantes d'azote créant ainsi, dans cette région, un faciès nitrophile qui, par exception, n'a rien à voir avec les pollutions par égouts qui sont habituellement responsables de ce genre de faciès.

Or, il est indiscutable que les Vermets sont des hôtes des eaux pures, qui craignent les nitrates et les dérivés ammoniacaux. Le résultat de ces infiltrations est donc de tuer les Vermets ou tout au moins d'empêcher leur maintien et leur développement. A ce moment, la croûte de Vermets n'étant plus entretenue, l'érosion marine va attaquer la plateforme jusqu'ici protégée.

Les Vermets du pan vertical disparaissent comme ceux de la plateforme, et les actions érosives, plus fortes sur le pan vertical et surtout à la face inférieure de celui-ci, aboutissent à la formation d'un fort surplomb car l'érosion est moins forte sur la

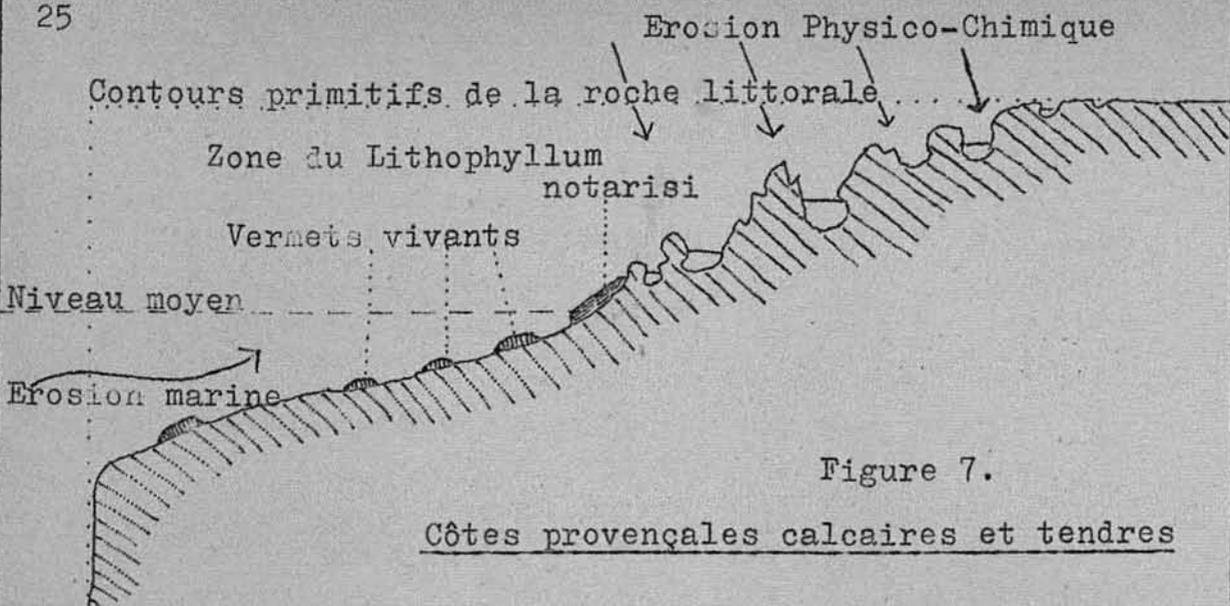


Figure 7.

Côtes provençales calcaires et tendres

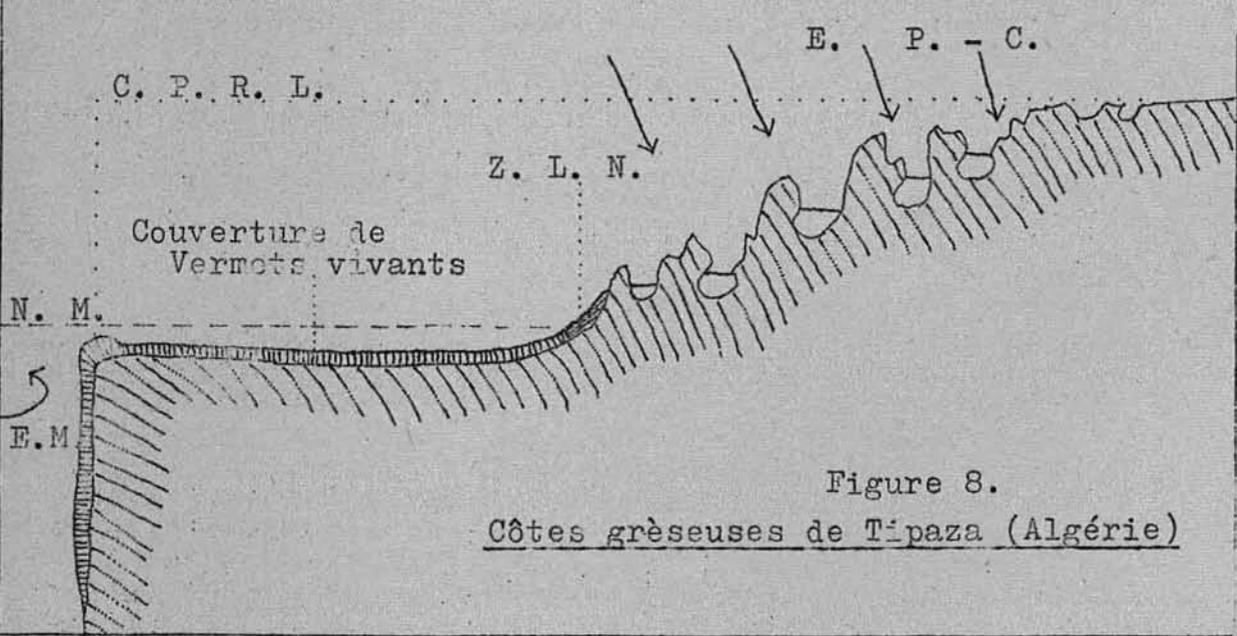


Figure 8.

Côtes gréseuses de Tipaza (Algérie)

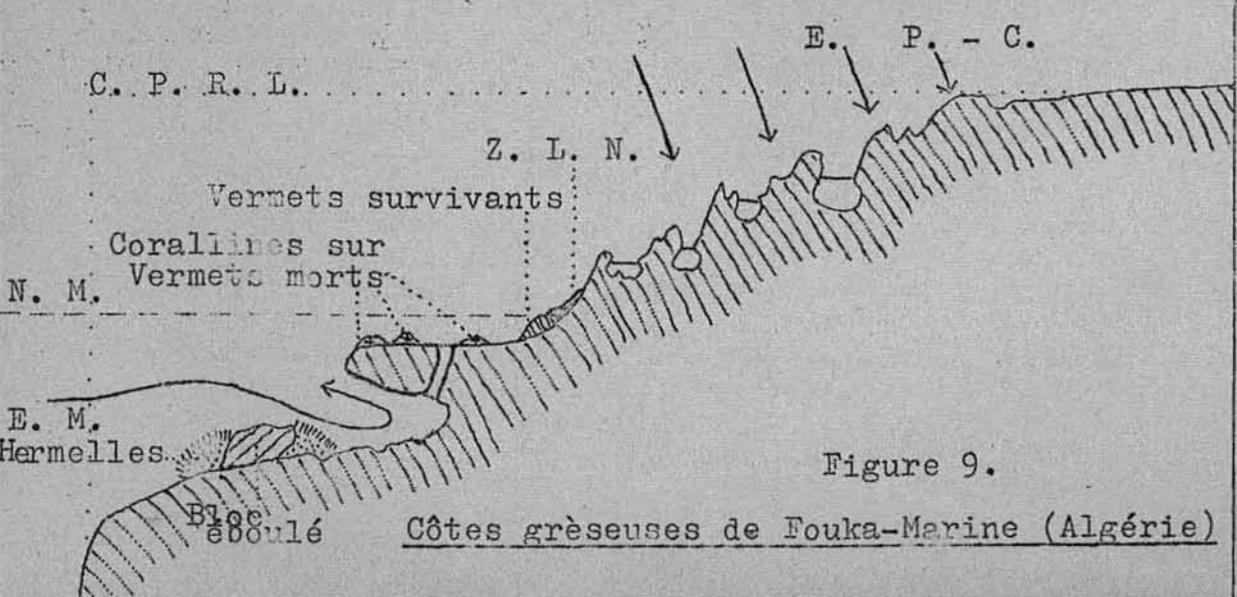


Figure 9.

Côtes gréseuses de Fouka-Marine (Algérie)

plateforme horizontale attaquée tangentiellement par les vagues. Bientôt se produisent des éboulements des parties distales et on arrive ainsi au stade de dégradation représenté fig.9, que l'on peut décrire comme suit.

Tout d'abord, nous retrouvons la zone déchiquetée (de corrosion physico-chimique), puis la bande de Lithophyllum notarisi avec sa faune caractéristique énumérée à propos de l'anse de Kouali. Notons à ce propos, que quelques coussinets de Tenarea se développent dans des fentes rocheuses avoisinantes, et que l'on voit s'y ajouter alors nombre d'espèces caractéristiques du trottoir, telles que: Fossarus ambiguus, Gadinia garnoti, Oncidiel-la celtica, et aussi l'ubiquiste Physcosoma granulatum.

Immédiatement en dessous de cette bande de Lithophyllum notarisi, se trouvent quelques îlots de Vermetus cristatus encore vivants. Sur tout le reste de la plateforme, dont la largeur est très diminuée par les éboulements qui ont déjà eu lieu et n'atteint pas 3 mètres, les Vermets sont morts. L'érosion sous-jacente se manifeste par la présence de nombreuses cheminées par lesquelles jaillit l'eau.

Sur la plateforme en voie de dégradation, on observe l'association algale nitrophile reconnue dans un travail récent par PICARD et MOLINIER (7). Les thalles des Coralina sont mêlés d'Ulva, Ceramium, Gelidium, Laurencia etc... La couche d'ailleurs fragmentaire, de Vermets morts n'atteint guère qu'un centimètre. Sur la plateforme et son rebord immédiat l'érosion est légèrement ralentie par le recouvrement dû à la juxtaposition des thalles de Coralines. Sur les faces verticales ou subverticales (front et cheminées), les Corallines dominent avec quelques Cystoseira et, à la voûte des surplombs, des Gymnogongrus nicaensis.

Tout le fond des cavités d'érosion est d'ailleurs à peu près nu, sans doute en raison du rabotage incessant par le sable et les graviers détachés de la roche. Au plancher de ces cavités d'érosion on observe seulement quelques rares individus de Pseudolithophyllum expansum et de Peyssonellia attestant qu'une flore coralligène a tenté de s'installer dans ces parties ombragées mais qu'elle n'a pu y prospérer, tant à cause de l'érosion que de la haute teneur en Azote du milieu. Sur ce plancher s'observent, de nombreux Arbacia aequituberculata et quelques Paracentrotus lividus, qui accentuent eux-mêmes l'érosion par le creusement des cupules où ils s'abritent.

A l'appui des blocs éboulés et sur la face interne de ceux-ci se développent des récifs d'Hermelles (Sabellaria spinulosa). La faune de ces récifs est relativement pauvre; nous n'y avons guère trouvé que quelques Annélides (Pontogenia chrysocoma, Syllis variegata, Trypanosyllis zebra, Jasmincira candela), l'habituel Physcosoma granulatum, et un jeune Xantho floridus accompagné de rares petits Amphipodes et Isopodes; la masse du récif est forée par d'assez nombreuses Cardita calyculata.

III/ LES RECIFS DE SERPULIDAE.

On entend souvent affirmer à propos des trottoirs à Tenarea ou à Vermets que ceux-ci sont analogues à certaines formations construites par des Annélides Polychètes. Mais hors les récifs d'Hermelles bien connus de tous les bionomistes de la Manche et qui existent également en Méditerranée comme l'avait indiqué déjà MARION (6) et comme nous l'avons observé à Tipaza, nous n'avons jamais eu l'occasion d'en étudier. On ne peut guère considérer comme des récifs marins les formations, parfois considérables, édifiées par les Mercierella enigmatica dans des eaux toujours à salinité très diminuée et que nous avons pu observer dans la Rance d'une part, et en Camargue d'autre part, en 1947, à l'Etang du Galejon.

C'est au contraire à un véritable récif construit que nous avons affaire à Ile Rousse, en Corse, dans l'anse située à l'Ouest de l'isthme, où nous avons fait quelques observations en 1950, observations que nous nous proposons de développer lors d'un prochain voyage.

La roche (granulite) se présente sous la forme d'un pan vertical qui plonge dans l'eau jusqu'à environ 1,50m. au dessous du niveau moyen, profondeur à laquelle se trouve un léger renforcement de la roche correspondant évidemment à un surcreusement par la mer (fig. 10). Au delà, s'étend un éboulis incliné à 45° environ, qui précède lui-même un fond de sable. La formation récifale s'étend depuis le niveau moyen (un peu en dessous peut-être) jusqu'à 1 m.-1,20 m. Le maximum d'épaisseur de cette formation se situe vers 0,80 m. de profondeur environ, et sa forme un peu renflée nous a conduit à lui donner le nom de "balcon" plutôt que de trottoir, terme qui ne correspondrait à rien dans ce cas.

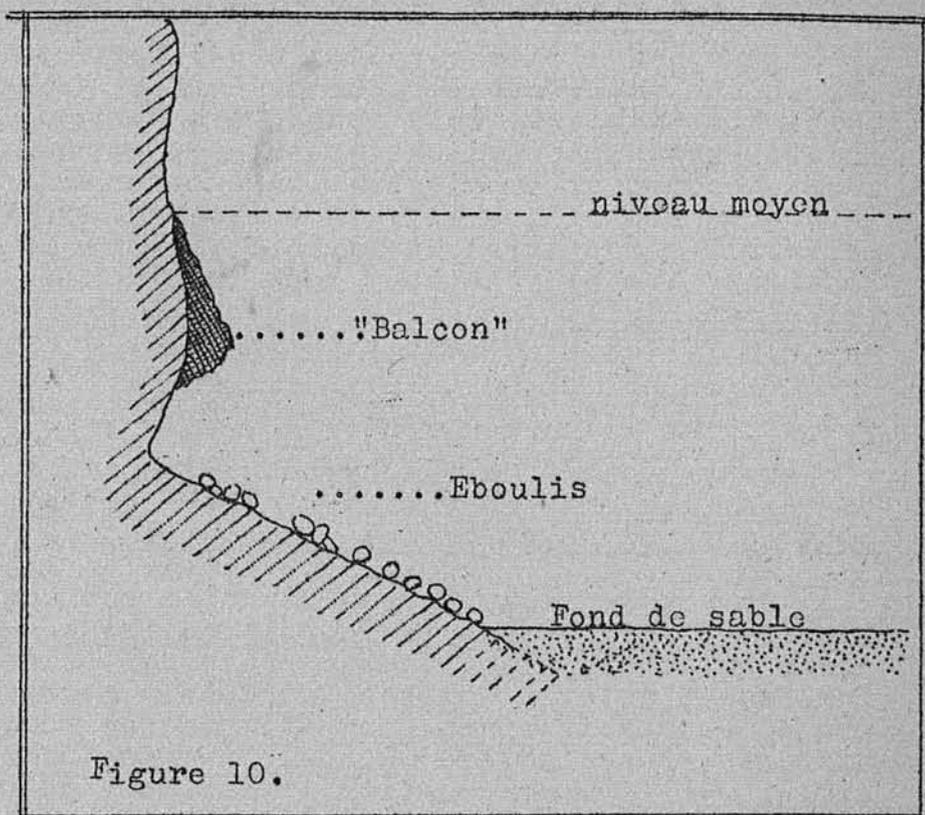


Figure 10.

Sur le plan incliné situé en contrebas du balcon, on observe quelques Protules et Vermets (Vermetus cristatus) et un peuplement dense de Paracentrotus lividus mêlé de quelques Arbacia aequituberculata.

L'aspect du balcon lui-même est beaucoup plus anfractueux que celui d'un trottoir à Tenarca, et la formation est également beaucoup moins résistante puisqu'on en arrache assez aisément des fragments malgré la puissance restreinte dont on dispose sous l'eau.

L'armature calcaire fondamentale est faite de tubes de Protula et de Vermetus cristatus très solidement fixés et que nous n'avons pu arracher. Ces gros tubes sont, d'ailleurs, très peu nombreux et l'essentiel du récif est construit par des Mélobésiées et surtout par d'innombrables individus de quatre espèces: Serpula vermicularis, S. concharum, Vermiliopsis multicristata et Pomatostegus polytrema (espèce dominante). Diverses formes sessiles consolident encore ce ciment et notamment deux Eponges (Hippospongia sp. et Dusi-deia sp.) et l'Ascidie Metrocarpa leachi.

Dans l'agglomérat calcaire qui forme ce balcon, se trouve une faune assez riche de formes sédentaires ou faiblement vagiles. On y remarquera surtout le Sipunculide Physcosoma granulatum qui est extraordinairement abondant et paraît être, sans aucun doute, au point de vue du nombre des individus comme au point de vue pondéral (poids total de matière vivante), l'élément dominant. Les Polychètes y sont nombreuses : Lepidonotus clava, Syllis gracilis, S. hyalina, S. armillaris, Eulalia viridis, Perinereis cultrifera, Ceratonereis costae, Eunice torquata, E. siciliensis, Lyssidice nietta, Lumbriconereis funchalensis, Arabella iricolor. L'épaisseur de cette masse calcaire est encore très richement peuplée de Pélécy-podes; l'espèce dominante est Arca noë, mais on y trouve aussi Arca barbata, Cardita calyculata et Modiolaria costulata.

Au voisinage du niveau moyen, la surface du balcon montre Actinia equina et Patella coerulesca. A la surface de ce balcon mais sur toute sa hauteur se déplacent de nombreuses Asterina gibbosa et nous y avons récolté la grande Pourpre Purpura haemastoma, assez rare en Méditerranée française, avec Gibbula turbinoides et Rissoa similis. L'élément quantitatif dominant de cette faune de la surface du balcon est la petite Moule Brachydontes (Mytilaster) minimus, mais on y relève aussi plusieurs Hydroïdes: Aglaophenia Kirchenpaueri, Scandia poecillum, Sertularia gracilis, Sertularella fusiformis f. lagenoides.

Pour imparfaite que soit encore notre connaissance du balcon à Polychètes d'Ile Rousse, sa faune appelle cependant, dès maintenant, quelques remarques.

Comme le trottoir à Tenarea et le placage de Vermets, le balcon à Serpulidae et Mélobésiées renferme d'assez nombreuses formes qui sont exclusives ou largement préférantes de la Roche littorale superficielle telles Sertularella fusiformis f. lagenoides, Brachydontes minimus, Lepidonotus clava, Perinereis cultrifera, Eulalia viridis, Syllis gracilis, etc.... Mais ces éléments des horizons rocheux superficiels de la faune du balcon, qui existent seuls ou à peu près seuls dans le trottoir à Tenarea et même dans le placage à Vermets, sont ici mêlés à des éléments qu'on trouve dans des biotopes ordinairement plus profonds. Ils'agit notamment d'espèces appartenant à cette biocoenose coralligène dont nous avons dit, par ailleurs (10), que si elle existe dans les fonds dits coralligènes (de plateau ou d'horizon inférieur de la Roche littorale) elle s'observe aussi dans les grottes et surplombs peu éclairés des horizons superficiels de la Roche littorale.

Telles sont Lumbriconereis funchalensis (espèce qui paraît affectionner d'ailleurs toutes les formations calcaires d'origine biologique) et surtout Eunice siciliensis, Serpula concharum et l'Hydroïde Aglaophenia Kirchenpaueri; E. siciliensis, représentée d'ailleurs par des individus de belle taille, est même l'espèce de Polychète Errante la plus abondante dans cette formation.

Tout récemment nous avons découvert, dans le Golfe de Marseille (Anse des Cuivres) un petit balcon de Polychètes, à base cette fois de Salmacina incrustans mêlées de divers Lithophyllum. L'étude de cette formation est en cours et fera l'objet d'une note ultérieure, mais nous pouvons déjà indiquer que les résultats de cette étude confirment les données générales que nous avons tirées de l'étude du balcon à Serpulides d'Ile Rousse. La disposition du balcon qui atteint 60cm. de hauteur environ avec une épaisseur maxima de 40cm., est tout à fait comparable, à la taille près, à ce qui a été observé à Ile Rousse. La seule différence importante est l'absence dans la faune de ce balcon de l'Anse des Cuivres, des quelques éléments de la biocoenose coralligène que nous avons signalés à l'Ile Rousse. Cette absence est normale étant donnée l'impureté relative des eaux de cette portion du Golfe de Marseille, portion que nous avons déjà signalée précédemment comme impropre au développement de cette biocoenose coralligène, même dans des biotopes beaucoup plus favorables par ailleurs à celle-ci.

CONCLUSIONS.

Au terme de cet essai d'ensemble sur les corniches calcaires d'origine biologique, nous ne chercherons nullement à dissimuler que les recherches qui les concernent doivent être poursuivies et étendues, mais nous pensons pouvoir cependant dégager quelques idées générales qui paraissent susceptibles d'orienter les travaux futurs.

Nous rappellerons, tout d'abord, que nous reconnaissons trois types distincts de ces corniches calcaires : le trottoir à Tenarea, le placage de Vermets et le balcon à Serpulides et Mélobésiées. Nous avons toujours trouvé ces trois catégories de formations isolément. On ne peut en conclure qu'elles s'excluent à proprement parler. Cette exclusion apparente est en rapport avec les exigences différentes des trois formations envisagées, au point de vue des conditions d'établissement et des conditions de maintien.

1/ Le trottoir à Tenarea est une formation qui ne peut s'installer que sur des roches d'une certaine dureté, et (pour les trottoirs que nous avons étudiés) dans les stations les moins agitées des côtes de mode battu. C'est une formation essentiellement intercotidale située en grande partie au dessus du niveau moyen. La plus grande partie en est émergée en permanence, mais la base est immergée. Le trottoir est entretenu dans un état d'humidité interne perpétuel, tant grâce aux vagues et aux immersions temporaires, que grâce à la circulation orientée commandée par l'évaporation dont est le siège la surface supérieure de la formation.

2/ Le placage de Vermets est une formation horizontale qui ne s'installe que sur des roches relativement tendres, et quand les conditions de température minima sont satisfaites. Il est situé un peu en dessous du niveau moyen et paraît immergé en permanence même en cas de forte baisse du niveau de la mer, grâce à la présence d'un rebord saillant qui le limite du côté du large. Il est vraisemblable que l'éclairement intense dont jouit le placage de Vermets du fait de sa disposition horizontale favorise la pulvulation d'algues sessiles de petite taille (Diatomées etc. ...) et que les Vermets sont ainsi en mesure de profiter suffisamment autour de leur tube pour subsister. Le placage de Vermets paraît n'exister que sur les côtes de mode battu.

3/ Le balcon de Serpulides et de Mélobésiées est une formation typiquement immergée en permanence et dont l'extension, toujours exceptionnelle, n'intéresse jamais que les parties les plus superficielles. Les deux seuls balcons à Polychètes que nous ayons étudiés étaient tous deux sur une roche dure et dans un mode assez abrité. Il est probable que ces deux conditions sont essentielles car les organismes ne sauraient se fixer sur une roche trop tendre (d'abrasion trop facile) et d'autre part la consistance de la formation paraît insuffisante pour résister à des efforts trop importants.

Les trois formations étudiées correspondent donc à trois niveaux différents et leur faune est également différente. Ces trois faunes sont, semble-t-il, si on se limite à l'étude de simple listes, dépourvues d'originalité et comportent en somme les mêmes espèces que les niveaux correspondant de la Roche littorale. Le caractère essentiel de ces faunes est l'abondance de certaines espèces qui y trouvent réalisées des conditions optima telles qu'elles sont alors beaucoup plus répandues que dans la roche littorale elle-même et y forment même parfois des peuplements extrêmement denses.

Tels sont, par exemple, les peuplements de Lasaea ou de Gadina du trottoir à Tenarea, les placages continus dûs aux Vermets, ou encore l'extraordinaire densité des Physcosoma dans le balcon à Serpulides et Mélobésiées.

Si l'essentiel du peuplement de ces trois types de corniches calcaires est issu de la Roche littorale, il ne faut pas oublier que, là où se trouve réalisée une certaine diminution de l'éclairement (ainsi d'ailleurs qu'un certain nombre d'autres conditions), il s'ajoute à cette faune quelques éléments floristiques ou faunistiques de la biocoenose coralligène. Tel est le cas: au niveau de la voûte de Mélobésiées qui raccorde la partie inférieure du trottoir à Tenarea à la roche en place; sur la face verticale du placage de Vermets; dans les anfractuosités et les parties basses du balcon à Polychètes.

Enfin, du point de vue de l'érosion littorale, il faut souligner nettement que les corniches calcaires qui font l'objet du présent travail peuvent se comporter de deux façons radicalement différentes. Le trottoir à Tenarea et le balcon à Polychètes et Mélobésiées, sont des formations construites en épaisseur et surajoutées en saillie à la Roche littorale, tandis que la formation à Vermets n'est qu'un mince placage dont le rôle protecteur n'est réalisé que grâce à une forme d'érosion spéciale qui, sur les côtes tendres, fait reculer de façon particulièrement rapide l'horizon supralittoral soumis, dans la zone des embruns, à l'érosion physico-chimique.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- (1) DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (Cl.) et BOUGIS (P.). 1951. Vie et Milieu 11.2. p.161-181.
- (2) FAGE (L.) 1909. Arch.Zool.Exp. Gen. 9 . N. et R. p. 75-84.
- (3) FAGE (L.) 1924. Congrès Ass.Tr.Avanc.Sc.Liège. p.977-982.
- (4) FELDMANN (J.) 1937. Rev.Algologique. X.p.1-339.
- (5) LEMOINE (Mme P.) 1940. Mém.Soc.Biogéogr. V11. p.75-138.
- (6) MARION(A.F.) 1883. Ann.Mus.Hist.Nat.Marseille 1. 108 pp.
- (7) MOLINIER (R.) et PICARD (J.) 1952. Ann.Inst. Océanog. (sous presse).
- (8) OLLIVIER (G.) 1929. Ann.Inst.Océanog.V11. p.53-173.
- (9) PERES (J.M.), AMAR (R.) et PICARD (J.).1952. Bull.Inst.Océanog.Monaco n/1007.
- (10) PERES (J.M.) et PICARD (J.) 1951. Arch.Zool. Exp.Gén. 88. N. et R. 1 p. 24-38.
- (11) QUATREFAGES (A. de). 1854. Souvenir d'un Naturaliste 1.

Légendes de la planche photographique

- 1.- Le Grand Langoustier (Ile de Porquerolles). Vue d'ensemble du trottoir à Tenarea développé dans une anfractuosit  de la c te.
- 2.- Le Grand Langoustier (Ile de Porquerolles). D tail du trottoir   Tenarea l  o  sa largeur atteint deux m tres.
- 3.- Tipaza (Alg rie). Erosion physico-chimique des gr s calcaires tendres dans la zone des embruns au dessus de la plateforme   Vermets.
- 4.- Fouka-Marine (Alg rie). Plateforme   Vermets subissant un d but de d gradation.
- 5.- Fouka-Marine (Alg rie). D tail d'une forte d gradation de la plateforme   Vermets.

