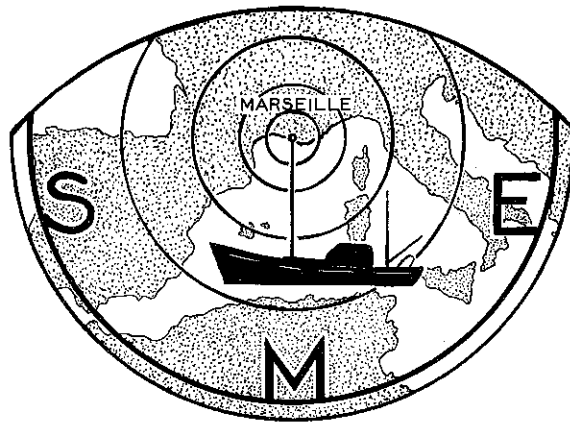


FACULTÉ DES SCIENCES  
DE MARSEILLE



RECUEIL DES TRAVAUX  
DE LA  
**STATION MARINE D'ENDOUME**



Fascicule : 26 — Bulletin n° 16 — Année : 1959

PREMIERES RECHERCHES TAPHONOMIQUES, EN SCAPHANDRE AUTONOME,  
SUR LE FACIES A *TURRITELLA TRICARINATA* FORME COMMUNIS  
DE LA VASE MOLLE TERRIGENE DU GOLFE DE FOS (1).

par Paul SARTENAER

I.- INTRODUCTION

La taphonomie - comme l'a clairement indiqué, au départ d'une étymologie précise son fondateur, I.A. EFREMOV (1940) - s'assigne comme tâche l'étude de l'enfouissement des organismes et de la formation des gites fossilifères.

Sous cette définition simple, la taphonomie embrasse un nombre considérable de problèmes, dont certains ressortissent aussi au domaine d'autres disciplines, mais dont d'autres, tels ceux relatifs au passage de la biosphère à la lithosphère, lui sont entièrement propres.

Dans un travail présenté récemment (1958) au dixième "Bergund Hüttermännischer Tag" de la Bergakademie de Freiberg, tenu du 28 au 31 mai, nous avons résumé les impératifs de base des recherches taphonomiques et tenté de mettre en évidence les immenses possibilités que leur ouvrait la technique de plongée en scaphandre autonome. Nous avons repris les grandes lignes de ce travail dans un exposé fait le 16 juillet 1958 devant l'Association Française pour l'Avancement des Sciences.

En tant que paléocéologiste, c'est non seulement sur la formation des taphocoénoses (voir glossaire) que se porte notre intérêt premier, mais encore sur les relations existant entre les taphocoénoses et les thanatocoénoses (voir glossaire) ou biocoénoses, et entre les thanatocoénoses et biocoénoses. La plongée en scaphandre autonome nous permet, à partir de l'étude de biocoénoses dont certains éléments s'enfouissent dans le sédiment de leur biotope ou d'ailleurs, et dont, dans le cas qui nous occupe, il existe des témoins dans le passé géologique récent, de tenter de reconstituer les conditions de milieu que peuvent encore traduire les taphocoénoses. R. RICHTER (1928) baptisait du nom d'actuopaléontologiques (voir glossaire) des investigations de cet ordre; nous adoptons volontiers ce terme expressif, tout en nous refusant à considérer, à la suite de ce savant, comme devant être traités distinctement les problèmes actuopaléontologiques et paléobiologiques (voir glossaire).

---

(1) - Les plongées ont été effectuées aux mois de mai et juin 1958.

Si nous tenons à être crédité de l'orientation nouvelle imprimée aux recherches taphonomiques et à en porter l'entière responsabilité, nous devons à la vérité de dire que notre travail fut facilité par des appuis nombreux, qui font augurer favorablement de la mise en marche de la formule de recherche scientifique de l'avenir : le travail d'équipe.

Nous devons, en premier lieu, au Commandant J.Y. COUSTEAU une reconnaissance infinie. Grâce à sa compréhension et à son appui, nous avons pu suivre à l'Institut Océanographique de Monaco un cycle complet de cours de plongée et obtenir de la sorte, signé de sa main, un brevet permettant l'exécution de notre programme de recherches.

Dès le début, nous avons bénéficié de la caution et du soutien financier du C.B.O. (Centre Belge d'Océanographie et de recherches sous-marines), placé sous la haute Présidence de M. DUBUISSON, Recteur de l'Université de Liège, qui nous a toujours accordé une bienveillante attention. A. LOMBARD et P. BRIEN ont été nos parrains actifs auprès du Centre; leurs conseils nous ont beaucoup aidé. Enfin, E. LELOUP, Directeur de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique a soutenu nos efforts et pris sur lui de veiller à en assurer le rendement maximum.

Ce nous fut un grand privilège de pouvoir travailler à la Station Marine d'Endoume, placée sous la direction dynamique de J.M. PERES. Le préalable d'études bionomiques (J.M. PERES, J. PICARD, Y. GAUTIER) géologiques et sédimentologiques (C. DUBOUL-RAZAVET, J.J. BLANC) conduites, dans cette station, avec le succès que l'on sait, nous ont permis de circonscrire aisément nos problèmes et de trouver toute lumière relative aux domaines ne participant pas directement du nôtre. Nous sommes redevable de la plupart de nos identifications d'organismes à J.M. PERES, J. PICARD, J. BOURDILLON, H. HÜVE, M. GONTCHAROFF. Sans les vastes connaissances de C. DUBOUL-RAZAVET, nous n'aurions pu comprendre de nombreux phénomènes ayant trait à la courantologie, au cheminement des eaux douces et à l'hydrodynamique.

En citant des personnes et des institutions, nous désirons souligner que, sans elles, notre tâche eût été impossible. L'amicale et agissante compréhension rencontrée est garante des possibilités des études taphonomiques à venir.

Enfin, M. et M. BOSCOLO, de Port-de-Bouc, ont mis généreusement plusieurs embarcations à notre disposition et nous ont aidé de leur parfaite connaissance des conditions de mer prévalant dans la zone de nos plongées. Cette contribution obscure et désintéressée ne fut pas la moins utile.

## II.- CARACTERES GENERAUX DU SEDIMENT DU BIOTOPE

Deux faciès\* (voir glossaire) furent distingués par A. WIRSZUBSKI (1953) dans la communauté à *Brissopsis lyrifera* + *Amphiura chiajei* des vases terrigènes : celui des vases visqueuses de 40 à 65 m et celui des vases molles de 75 m jusqu'à 135 m (1). Y. GAUTIER (1956) reconnut, à son tour, deux biocoenoses : celle des vases molles de 15 à 50 m, et même un peu plus "dans l'alignement de l'embouchure du Grand-Rhône", et celle des vases gluantes côtières de 50 m "jusque vers le rebord du plateau continental". Y. GAUTIER (1957) modifia quelque peu son point de vue en liant à la vase molle terrigène une biocoenose unique distribuée entre trois faciès\* : les deux biocoenoses de 1956 avec des limites bathymétriques légèrement différentes et un faciès\* len-

---

(1)- Les recherches n'ont pas été poursuivies au delà de 135 m.

ticulaire à *Labidoplax digitata* entre 30 et 65 m.

L'inversion entre les étagements de A. WIRSZUBSKI (1953) et Y. GAUTIER (1956) s'explique par la position des deltas du Nil et du Rhône par rapport à la région côtière étudiée; les dépôts de vase gluante du Nil ont lieu en effet non loin de la côte israélienne, tandis que les dépôts similaires rhodaniens se situent au large de la côte provençale.

Entre les deux travaux précités de Y. GAUTIER, s'en place un de J.M. PERES (1957), dans lequel sont reconnus, à l'échelle mondiale, dans les vases de la marge continentale, deux grands groupes de communautés : celles des vases gluantes à sédimentation lente et celles des vases molles à sédimentation rapide. Parmi ces dernières, la communauté à *Goneplax rhomboideus*, *Alpheus ruber*, *Brissopsis lyrifera*, *Cucumaria elongata*, *Sternaspis scutata*, etc.. montre un faciès\*\* (voir glossaire) extrêmement répandu à *Turritella communis*. Cette façon de voir fut reprise par J.M. PERES et J. PICARD (1958 a). Enfin, J.M. PERES et J. PICARD (1958 b) groupèrent en une biocoenose unique des vases terrigènes, quatre faciès\*\* : ceux des vases molles à *Turritella tricarinata f. communis* et à *Labidoplax digitata*; ceux des vases gluantes à formes pivotantes et à formes sessiles.

En résumé, s'il existe des aires de sédiments terrigènes fins constitués de vases molles et de vases gluantes, des zones de transition ou mixtes sont présentes, et, de toute manière, les limites bathymétriques en sont fluctuantes. Du point de vue des peuplements, ces deux types de vases semblent partager un même fond biocoenotique, débordant parfois dans des biocoenoses voisines où étant marginalement envahi par elles, et présenter localement des faciès\*\* - nous préférons dire des niches (voir glossaire) - traduisant l'exubérance soit d'une ou de plusieurs espèces propres à la biocoenose, tel le faciès\*\* à *Turritella tricarinata f. communis* (1) faisant l'objet de notre étude, soit d'espèces rencontrées dans plusieurs biocoenoses, tel le faciès\*\* à *Owenia fusiformis* signalé par A. VATOVA (1949) et Y. GAUTIER (1957).

En ce qui concerne la forme T., on voit qu'elle est strictement liée, aux deux extrémités de la Mer Méditerranée, à un milieu de décantation vaseuse. J.M. PERES et J. PICARD (1958 a) l'ont de plus signalée dans les parages d'Héraklion et de l'île Standia, ainsi que dans le Golfe de Patras. Elle est présente aussi dans les vases des environs de Naples : dans le Canal de Procida, devant Pozzuoli, au Sud-Ouest du Cap Miseno, à Castellammare et à Torre del Greco. En dehors de la biocoenose des vases terrigènes elle a été signalée dans celle à *Dentalium rubescens* DESH. et *Lucina (Miltha) borealis* LIN. par J.M. PERES et J. PICARD (1957, 1958 b); encore s'agit-il d'une biocoenose répondant à un déséquilibre momentané dans des fonds meubles sablo-vaseux, dans laquelle la T. se présente comme une espèce pionnière traduisant l'installation d'apports vaseux.

Toutefois, parmi ces observations toutes concordantes, et impliquant, de ce fait, des liens étroits, particuliers et exclusifs, entre un faciès\*\* et son substrat, celles de A. VATOVA (1949), dans la Mer Adriatique, font exception. Ce chercheur écrit (p. 29) : "Certaines espèces sont au contraire eurytopes ou indifférentes par rapport au fond, comme la *Turritella*, qui pour être propre aux fonds fangeux et vaseux, se rencontre aussi, en masse, sur les fonds sableux". Dans ses travaux, A. VATOVA (1934, p.5; 1935, p.15; 1936, p.5, p.6; 1940, p.5; 1942, p.13, p.14; 1943, p.18, p.23, p.50; 1948, p. 54; 1949, p. 29; 1950, p.5) a cependant toujours considéré la zoocoenose *Schizaster-Turritella* comme

---

(1) - Dans la suite du texte, *Turritella tricarinata* forme *communis* sera remplacé par l'abréviation T.

un faciès\* local de la zoocœnose *Schizaster-chiajei* se rencontrant sur les fonds vaseux. C'est ce qui découle en particulier très clairement du travail de 1936, où aucune allusion n'est faite à des T. associées à des fonds sableux, et, à plus forte raison, à des T. en grand nombre liées à de tels fonds. Or, A. VATOVA relevait la présence en masse de T. aux stations 161 et 320 faites respectivement les 22 juillet 1934 et 24 juillet 1935. Ces deux stations sont à nouveau produites en 1949 (Pl.XVIII), mais les fonds y sont cette fois décrits comme sableux et fango-sableux. Dans ces conditions, il ne nous est pas permis de considérer comme acquise la présence, en abondance, des T. sur des fonds sableux.

Cependant, le strict confinement aux vases de la T. n'exclut pas que l'on puisse la rencontrer dans des vases sableuses - les vases du Golfe de Fos contiennent un pourcentage non négligeable de sable-(1), voire même, en très rares exemplaires, dans des sables. Dans ces cas, elle correspond néanmoins, comme nous l'avons noté plus haut, suivant J.M. PERES et J. PICARD (1957, 1958 b), à un déséquilibre momentané des fonds meubles. J.M. PERES (1958) en a donné d'autres exemples observés à l'occasion de la campagne du "FAIAL", en 1957, le long des côtes portugaises. A. VATOVA (1942), lui-même, signale quelques T. dans des sédiments vaso-fangeux contenant une grande abondance de fragments de coquilles et y remarque l'absence de certains éléments habituels de la biocœnose.

Il est donc parfaitement justifié d'admettre que l'association de T. à des sédiments d'un calibre supérieur à celui de la vase traduit, soit une tendance à l'établissement par intrusion d'une sédimentation vaseuse, soit une zone marginale à dépôts mixtes, soit une ultime relique d'un fond vaseux en voie de détérioration.

A part la mention des observations de J.M. PERES (1958), savant possédant une excellente connaissance de la bionomie benthique méditerranéenne, nous avons évité de prendre en considération les informations relatives à des sédiments et biocœnoses extra-méditerranéennes, car un problème systématique exige une solution préalable : celui de la validité de la synonymie de la T.

Il n'est nul besoin d'ajouter que nos plongées dans le Golfe de Fos ont toutes confirmé le caractère vaseux des sédiments correspondant au faciès\*\* à T.

### III.- CHOIX DE LA ZONE ETUDIEE ET RAISONS DE CE CHOIX

La zone faisant l'objet de notre étude correspond à celle délimitée, dans le Golfe de Fos, par les travaux de Y. GAUTIER (1956, 1957). Il nous a évidemment été très profitable de plonger vers des fonds sans le souci d'en fixer les limites.

Dans ce travail, nous utilisons l'expression "Golfe de Fos", pour raison de facilité, mais avec une certaine répugnance, vu que nous entendons par elle une étendue de mer plus grande qu'en réalité. Les remarquables études de A. RIVIERE (1949) et C. DUBOUL-RAZAVET (1954, 1955, 1956), de C. DUBOUL-RAZAVET et C. KRUIT (1957) font, en effet, converger à

---

(1) - D'après les études de C. DUBOUL-RAZAVET, ce pourcentage peut s'élever jusqu'à 32%, sable et sablon compris. Le sablon correspond à des éléments de 35  $\mu$  à 100  $\mu$ .

la pointe Saint-Gervais la limite des apports rhodaniens et du Golfe de Fos. L'aspect géomorphologique et géologique du paysage littoral subit également une rupture nette en ce point. Nous spécifierons clairement les fois où nous utiliserons l'expression "Golfe de Fos" dans son sens exact.

Outre le matériel (carnets d'observations et échantillons) que Y. GAUTIER a eu la grande obligeance de mettre à notre disposition, certaines conclusions de ce chercheur ont été à la base de réflexions et de considérations fructueuses.

Partant de l'hypothèse que nous avons déjà eu l'occasion de vérifier maintes fois au cours de plongées dans le Golfe de Naples et en divers points de la côte méditerranéenne française, à savoir que la plus grande part des parties dures des organismes vivants est détruite, et que donc, la conservation éventuelle ne se produit que dans des circonstances exceptionnelles, nous avons estimé trouver une de ces circonstances dans l'hypercimentation à proximité du delta d'un grand fleuve.

Cette hypercimentation contient, en elle, un autre avantage considérable lié à l'existence du faciès à T. de la Vase molle terrigène. Les T. y représentent, en nombre d'individus, environ 80 % des organismes vivants, tandis qu'à peu de chose près, elles correspondent à 100 % des organismes enfouis. De ce fait, alors même que la taphocoenose ne reflète qu'une partie de la biocoenose, ses liens avec cette dernière sont simples, car, d'une part, la taphocoenose se forme in situ et d'autre part, elle dépend d'une biocoenose unique. Bien plus, comme les pages suivantes le prouveront, le stade thanatocoenose est court-circuité. En effet, d'un côté nous avons la taphocoenose et de l'autre une biocoenose où, en compagnie des individus vivants majoritaires, nous trouvons des individus morts. L'inclusion de ces individus morts est un fait usuel dans toute biocoenose, aussi ne peut-il être question de parler de thanatocoenose, car, comme nous l'avons écrit (1958), une biocoenose est certes une association d'animaux vivants, mais elle est surtout une association vivante, c'est-à-dire comprenant des animaux morts qui, non seulement n'ont pas encore été détruits ou éliminés, mais, bien plus, exercent parfois un rôle : protection, centre d'attache, etc...

On comprend qu'à l'heure où aucune étude taphonomique dans les milieux sous-aquatiques actuels n'a encore été entreprise, il est indispensable d'aborder des problèmes présentant entre taphocoenoses et biocoenoses les liens les plus simples, et donc, les chances d'établissement des relations entre ces coenoses les plus grandes.

Par contre, soucieux de promouvoir l'intérêt pour les recherches taphonomiques à l'aide de la plongée en scaphandre autonome, nous avons eu à cœur de prouver que des résultats intéressants sont accessibles même dans les conditions très mauvaises que présente une aire de décantation vaseuse, où la turbidité considérable des eaux permet une visibilité usuelle portant jusqu'à 0,5 m ou 1 m et une visibilité exceptionnelle, au mieux, jusqu'à 3 m ou 3,50 m.

Enfin l'existence du faciès \*\* à T. en de nombreux points du bassin méditerranéen et sa stabilité relative dans le Golfe de Fos où des plages et la flèche de la Gracieuse connaissent des engraisements et d'autres des reculs, fournit des éléments favorables pour tenter de rapprocher le caractère mobile de la nature vivante et celui figé du passé géologique.

#### IV.- ACCESSOIRES TECHNIQUES UTILISES

Deux appareils simples, appropriés aux buts poursuivis ont été réalisés par les soins de la Station Marine d'Endoume.

Pour délimiter une aire fixe sur le fond et, en même temps, pour permettre de s'agripper, un cadre lourd d' $1\text{m}^2$  a été construit. Dès que la vase est remuée, ce qui se produit peu après l'arrivée du cadre au fond et la collecte des premiers échantillons, la récolte ne peut se poursuivre qu'à l'aveuglette, c'est-à-dire au toucher; le cadre, alors, permet de reconnaître les limites du  $\text{m}^2$ . Quatre tiges, en deux paires indépendantes, ce qui rend aisé de les ramener dans un plan horizontal quand l'appareil n'est pas en service, forment les arrêtes d'une pyramide au sommet de laquelle est noué le câble de descente et de remontée. Ces tiges permettent au plongeur de rester sur place en résistant aux courants et d'attacher les récipients dans lesquels sont introduits les échantillons.

Il est peut-être utile de faire remarquer, qu'à la rigueur d'un prélèvement dans un cadre d' $1\text{m}^2$ , s'ajoute, en plongée, une image imprimable dans l'oeil, dont le caractère répétitif est susceptible d'être vérifié (ou controuvé) des centaines de fois par l'examen visuel d'une aire voisine. L'abondance des renseignements recueillis de la sorte ne peut être mise en parallèle avec ceux fournis par un dragage de cinq à six minutes, par exemple, qui, dans des conditions ordinaires, représente un travail effectif aveugle sur une bande d'une cinquantaine de mètres environ.

Un carottier cylindrique d' $1,10$  m de hauteur utile a également été construit. La dimension des plus grandes coquilles de T. étant voisine de  $5$  cm, il importait d'éviter, au cours du carottage, un entraînement des coquilles de divers niveaux le long des parois. Pour pallier cet ennui, un diamètre de  $12$  cm a été donné au carottier, ce qui autorise en même temps d'attaquer une surface utile plus importante. La partie inférieure du cylindre est amincie en biseau pour en faciliter la pénétration. Une couronne de fonte de  $20$  k est placée à la partie supérieure pour servir de lest; retenue vers le bas par un anneau soudé au cylindre, elle est fixée par une vis papillon, ce qui la rend aisément amovible. Cette dernière particularité est très utile, car l'appareil est conçu pour être accompagné et surveillé par le plongeur en scaphandre autonome et aussi pour être manoeuvré au départ d'embarcations frêles qui ne pourraient que très difficilement ramener à bord l'ensemble carottier, carotte et lest.

#### V.- LOCOMOTION ET MOBILITE DES T.

Les T. ne se déplacent pas dans le sédiment en se servant du sommet de leur coquille comme moyen de pénétration; au contraire, elles se meuvent en direction de la face operculaire. Non seulement les T. sont susceptibles de pénétrer dans la vase, mais encore, elles peuvent s'en extraire et aussi exécuter divers mouvements en surface. La progression de l'animal s'accompagne d'un balancement régulier correspondant à une torsion d'une fraction de tour d'un côté puis de l'autre. Les déplacements en surface se marquent par des bandes dont la largeur est liée à la grandeur de l'animal et dont, le plus souvent, la

partie médiane est entaillée par un faible sillon causé par le passage du sommet de la coquille; ces traces s'effacent vite.

La mobilité des T. est très réduite, celle des individus juvéniles étant supérieure à celle des individus adultes. La durée des observations in situ étant techniquement limitée, nous avons complété l'examen de la mobilité des T. par des expériences en laboratoire pendant un mois. Les déplacements les plus longs, effectués d'une traite, ont été de 15 cm et de 40 cm pour des T. respectivement adultes et jeunes. Encore faut-il ajouter que, pour les T. adultes, ces déplacements sont ceux d'individus déposés arbitrairement à la surface du sédiment et y pénétrant pour occuper leur position usuelle de vie (voir plus loin); par contre, des individus déjà envasés, ou bien sont restés immobiles, ou bien se sont déplacés sur une distance de 1 à 3 cm seulement. Sans vouloir en déduire que tous les mouvements des individus envasés vers la surface du sédiment sont dûs à une tentative d'échapper à des conditions devenues défavorables, nous n'avons observé de tels mouvements qu'en évitant de renouveler l'eau des bassins et en provoquant une longue stagnation; les individus mourraient d'ailleurs quelques heures après avoir atteint la surface.

## VI.- POSITION DES T. DANS LE SEDIMENT

En position usuelle de vie, le sommet des T. est enfoncé dans la vase à une profondeur de quelques millimètres à 1,5 cm, dépendant de la taille des individus. En effet, l'animal repose à l'horizontale, ou quasi; de ce fait, la génératrice du cône située à 180° par rapport à celle de la base d'appui, se prolonge jusqu'à 1 à 2 mm de la surface. L'opercule est situé dans un plan vertical ou voisin d'un plan vertical et vers le haut. L'animal se ménage, en surface, autour de l'opercule, une cavité en arc de cercle, dont la hauteur est celle de l'opercule et la superficie une à quatre fois celle de ce dernier.

La sédimentation rapide ou le phénomène inverse, dont nous parlerons plus loin, provoquent respectivement un envasement plus important des T. ou un désenvasement complet; ces deux situations sont passagères.

## VII.- ASPECT DU FOND

Outre les cavités circo-operculaires que nous venons de décrire et qui ne sont d'ailleurs observables qu'en l'absence d'érosion et de sédimentation agissantes, la vase est parsemée de trous circulaires de 1 cm à 2 cm de diamètre, à raison d'une dizaine par m<sup>2</sup>. Ces trous concaves sont dûs à une espèce pivotante, le Cnidaire *Veretillum cynomorium* qui peut s'élever jusqu'à 20 cm ou 25 cm au dessus de la surface du sédiment ou se rétracter entièrement, en ne laissant plus apercevoir, au fond de la cavité, qu'un mamelon orange. Il est à noter, toutefois, que l'espèce devient rare dans la partie orientale de la zone considérée dans ce travail. D'autres trous plus grands, de 5 cm à 10 cm de diamètre, au nombre de un par m<sup>2</sup>, n'ont pu être reliés à l'activité d'un organisme quelconque.

Une autre espèce fréquente est l'Ascidie *Diazona violacea*, rencontrée à raison d'un individu par m<sup>2</sup>.



Quant aux T., lorsqu'elles sont découvertes, elles apparaissent, très nombreuses, couchées sur le fond et orientées de toutes les manières. Elles sont usuellement éparpillées; exceptionnellement, cependant, nous avons trouvé des amas de 50 à 100 individus morts. En général, les T. sont envasées et seulement 3 à 5 individus, parfois vivants ou le plus souvent morts, sont visibles sur le fond. Malgré que les T. puissent, par moments, ne pas être recouvertes par la vase, ce sont des formes endobiontes. Certaines coquilles de T. sont habitées par les Décapodes *Anapagurus chiroacanthus*, *A. laevis*, *Eupagurus pri-deauxi*, *F. spinimanus*, *Diogenes pugilator* et le Sipunculide *Phascolion* sp.

A côté de ces trois espèces communes dont la présence est aussitôt décelable sur le fond, on trouve, à une profondeur de 3 cm à 15 cm dans le sédiment, et à raison de 10 à 15 individus par m<sup>2</sup>, la tête des manchons cylindriques de vase indurée par la Polychète *Maldane glebifex*, qui en occupe l'axe; ces manchons ont, en général, un diamètre de 1 cm à 2,5 cm et une longueur de 5 à 12 cm.

Parfois l'on peut suivre sur le fond le déplacement des Echinodermes *Astropecten irregularis*, *Anseropoda membranacea*, *Amphiura chiajei*, *Ophiura lacertosa* et *O. texturata*, ces trois derniers étant cependant souvent masqués par une fine pellicule de vase. Rarement on aperçoit les Gastéropodes *Aporrhais pespelicani*, *Nucula sulcata*, *Corbula gibba*, *Natica hebrae*, *Nassa pygmaea*, *Turritella triplicata*?, *Murex brandaris* et *M. trunculus*; ces deux derniers, en se mouvant, tracent sur le sédiment une bande dont la largeur dépend de celle de l'animal. Plus rarement encore apparaît l'Echinoderme *Brissopsis lyrifera*. Ce dernier n'est d'ailleurs pas toujours posée sur le fond; nous l'avons trouvée aussi sous des tumuli coniques de 5 cm de haut environ, l'animal se trouvant à une dizaine de centimètres sous le sommet tronqué du cône.

Si, exceptionnellement, on voit marcher les Décapodes *Porcellana longicornis*, *Pilumnus hirtellus*, *Macropodia* sp., *Goneplax rhomboides* et *Ebalia cranchi*, on détecte plus exceptionnellement encore un Poisson tel un *Gobius* fuyant vers son trou, ou le Décapode *Macropipus barbarus* effectuant un bref déplacement à la nage.

A côté de cette faune usuellement ou occasionnellement observable sur le fond, ou encore facilement repérable à l'aide des mains, il en existe une autre ne laissant quasi pas de traces de sa présence ou de son activité biologique; seules quelques coquilles vides attirent l'attention sur l'existence de Mollusques dans le sédiment. Nous citons les constituants de cette faune dans l'ordre décroissant du nombre d'individus rencontrés : diverses Polychètes errantes et sédentaires, tubicoles ou non, et notamment, en dehors de la *Maldane glebifex* déjà citée, la *Sternaspis scutata* et la *Ditrupe arietina*; les Holothuries *Labidoplax digitata*, *Cucumaria elongata* et *C. tergestina*; le Scaphopode *Dentalium inaequicostatum*; le Décapode *Alpheus ruber*, les Pélécy-podes *Cardium paucicostatum*, *Abra prismatica*, *A. alba*, *Tellina distorta*, *Cultellus pellucidus*, *Tellina serrata*, *Leda pella*, *Cardium aculeatum*, *Chlamys varius*, *C. clavatus*, *Venus ovata*, *Solenocurtus antiquatus*, *Pandora obtusa*, *Modiola barbata*; l'Holothurie *Cucumaria planci*; le Cnidaire *Virgularia mirabilis*; le Décapode *Axius stirrhynchus*; des Polychètes errantes *Phyllodocides*; le Némertien *Cerebratulus simulans*.

D'autres espèces se rencontrent uniquement en bordure de la zone étudiée; elles reflètent la transition à des biocoenoses marginales, dont elles sont des éléments communs.

Finalement, sur les coquilles de T., on trouve en épibiose les espèces suivantes :

le Bryozoaire *Ctenostoma* (non rare); l'Hydraire *Leuckartiara octona* (fréquent); l'Actinie *Sagartia troglodytes* (très rare); le Pélécy-pode *Anomia ephippium* (très rare); un Serpulide (très rare). Les deux premières espèces se placent toujours sur le dernier tour de spire; elles sont abondantes dans certaines aires et absentes dans d'autres.

### VIII.- DISTINCTION ENTRE LES COQUILLES DE MORT RECENTE ET DE MORT ANCIENNE

Les coquilles de mort récente ont une couleur saumonée fraîche comme celle des coquilles vivantes. Des indications sur le caractère plus ou moins récent de la mort peuvent être obtenues en considérant les points suivants: quantité de vase contenue dans la coquille ( la coquille est rarement pleine), maintien ou stade de décomposition de l'épifaune éventuelle.

Les coquilles de mort ancienne ont des tons passés tirant vers le grisâtre ou le gris-blanchâtre, couleur que l'on retrouve souvent dans les premiers tours de spire abandonnés des coquilles vivantes. Les tons passés ne sont nullement en relation avec l'âge des coquilles. Les coquilles de mort ancienne sont remplies de vase. Cette vase est compactée et ne s'extrait pas par simple délayage. Aucune épifaune ne subsiste.

Cette distinction est surtout importante quand les prélèvements sont effectués par dragage et que des conclusions sont tirées à partir des proportions reconnues d'individus morts et vivants. De ce fait, il faut accepter avec une grande réserve les nombres d'individus morts, nombres parfois considérables, signalés dans divers travaux. On ne peut en particulier mettre en relation des pourcentages d'individus vivants et morts, si ces derniers appartiennent à des populations d'âge différent. Les réserves à faire sont encore plus importantes, quand les appareils de prise d'échantillons pénètrent à 15 cm et plus dans le sédiment, comme ceux dont fit usage N.A.HOIME (1950).

La plongée en scaphandre permet encore plus aisément d'éviter toute confusion entre les coquilles de mort récente et ancienne. Les animaux vivants ou de mort récente se trouvent, comme nous l'avons noté plus haut, soit sur le fond, soit à peu de distance sous lui; ils sont posés à plat. Les animaux de mort ancienne sont situés sous la surface du fond, déjà à 3 cm ou 4 cm en certains endroits, parfois à 15 cm seulement en d'autres; les coquilles sont orientées de toutes manières, dans tous les plans, et leur lestage de vase les rend pesantes.

C'est intentionnellement que nous avons parlé de mort "récente" et "ancienne", sans plus de précision. On en comprendra aussitôt la raison à la lecture du chapitre suivant.

## IX.- PERIODE DE REPRODUCTION ET LONGEVITE DES T.

Le comportement biologique et écologique des T. présente encore de nombreux aspects obscurs. Dans le présent travail, nous précisons certains de ces aspects susceptibles de nous éclairer sur les conditions d'enfouissement des organismes. Le temps comme la direction de nos recherches nous ont empêché de définir la périodicité des générations. Voici les quelques indications existant à ce sujet.

M.V. LEBOUR (1933) situe la saison naturelle de reproduction "apparemment d'avril à juillet" avec des pontes échelonnées de mai à août; elle signale des observations de sperme mûr en février, avril (beaucoup), septembre (très peu) et novembre, des oeufs presque mûrs en février et novembre, des oeufs mûrs en avril (beaucoup) et septembre (très peu). M.V. LEBOUR (1937) précise que la ponte est commune en été aux environs de Plymouth. G. THORSON (1946) qui rappelle les données de M.V. LEBOUR, note que G. GUSTAFSON a observé des pontes pendant la première moitié d'août. Les observations de ces trois auteurs ont été faites au laboratoire et se rapportent à la Manche, la Mer du Nord et la Mer Baltique. A. VATOVA (1949), en Mer Adriatique, étend la période de la reproduction à toute l'année. A la faveur d'une campagne menée du 29 juillet au 4 août 1948, dans la Manche, N.A. HOLME (1950) mentionne de très nombreuses grappes d'oeufs. Y. GAUTIER (1957), à la suite d'études conduites sur les côtes de Camargue et dans le Golfe de Fos, considère que la période de reproduction est très courte. Nos plongées des mois de mai et juin 1958 nous ont permis de ramener en surface de nombreuses grappes d'oeufs à véligères.

M.V. LEBOUR (1933) et G. THORSON (1946), ce dernier citant ses observations ainsi que celles de G. GUSTAFSON, sont d'accord pour reconnaître que le stade pélagique est très court, voire supprimé (pour G. GUSTAFSON).

A part ces quelques renseignements, d'ailleurs partiellement contradictoires, relatifs à la reproduction, rien n'est connu sur la longévité et le taux de croissance des T. Seul Y. GAUTIER (1957) a donné quelques précisions en écrivant que les T. "paraissent être annuelles, car les spécimens fraîchement morts sont en nombre égal aux vivants, et que leur période de reproduction est très courte, car toutes les coquilles vivantes d'une population ont exactement la même taille". Ces deux points étant extrêmement importants du point de vue taphonomique, nous les traitons dans les deux chapitres suivants.

## X.- PROPORTIONS DES INDIVIDUS VIVANTS ET MORTS

A cause de la confusion (cf. spr.) possible, à l'aide des engins de prélèvement aveugles, entre coquilles de mort récente et de mort ancienne, ce qui, dans le cas de la biocoenose considérée, correspond à une confusion entre coquilles non enfouies et enfouies, nous estimons préférable de ne pas faire état des données de la littérature relatives aux individus morts.

D'après nos prélèvements, exécutés à toutes profondeurs, le pourcentage des indi-

vidus vivants varie entre 60 et 76%, et donc, celui des individus de mort récente entre 24 et 40 %. Nous n'avons rencontré aucun cas, où les proportions fussent égales, ni, a fortiori, de cas où les individus de mort récente représentassent plus de 50 %. De toute manière, nous ne voyons pas dans quelle mesure une égalité entre spécimens vivants et spécimens morts pourrait indiquer que T. est une espèce annuelle, alors même que cette conclusion pourrait être exacte par ailleurs. Cette hypothèse ne saurait être valable que si l'on rangeait tous les individus morts dans la population antérieure d'un an. Or, de nombreuses raisons, notamment le délavage de la vase des coquilles de mort récente et le poids acquis, du fait de la vase compactée qu'elles contiennent, par les coquilles de mort ancienne, conduisent à conclure à un enfouissement assez rapide des coquilles vides, ce qui laisserait sur le fond et à peu de distance sous lui, des individus vivants et morts d'une seule et même population. D'autre part, il est manifeste que les prédateurs provoquent la mort des individus vivants de la dernière année, comme des autres si les T. n'étaient pas annuelles. Bien plus, le nombre de spécimens vivants plus élevé que celui des spécimens de mort récente, plaide davantage pour une vie brève (annuelle, bisannuelle, ou ....) des T.; il semble, en effet, logique d'admettre que la proportion d'individus morts augmente en fonction de la longueur de vie des animaux, les causes de mort étant accidentelles ou naturelles et, de toute manière, non parallèles à la longueur de vie.

Nous n'avons vu aucune aire du fond où il n'y aurait que des individus morts. Les seuls amas exceptionnels de 50 à 100 individus morts, ont été trouvés quand les T. étaient découvertes, soit donc après l'action de courants capables de concentrer des coquilles vides dans l'une ou l'autre dépression de la vase, dont la surface est alors irrégulière.

#### XI.- LA TAILLE DES T.

En guise d'introduction, nous donnons, en tableau, les résultats des mesures de quelques lots de T. (Voir tableau page suivante).

Une première constatation s'impose aussitôt, et ressort d'ailleurs des exemples donnés dans le tableau : à toute profondeur et en tout endroit de la zone étudiée, 75 % (1) au moins des spécimens ont des dimensions comprises entre 2,-cm et 4,25 cm. Toutes les tailles intermédiaires existent; nous avons notamment pris les mesures des échantillons de Y. GAUTIER pour prouver qu'il est inexact que "toutes les coquilles vivantes d'une population ont exactement la même taille". La conclusion qui en est tirée, à savoir que la période de reproduction est très courte, et que donc les larves seraient contemporaines, ne peut être retenue et est de plus en contradiction avec les conclusions des autres auteurs et des nôtres.

D'ailleurs, cette constatation qu'impose la prise des mesures des échantillons ramenés par dragage, ainsi que celle des spécimens prélevés dans un cadre de 1m<sup>2</sup> à l'aide de la plongée en scaphandre autonome, se vérifie de visu sur les aires prospectées en plongée, quand les coquilles sont découvertes.

---

(1) - Eventuellement, le pourcentage d'individus non mesurables est réparti proportionnellement entre les différentes catégories.



En aucun point nous n'avons trouvé des coquilles calibrées à une dimension déterminée : petite, moyenne ou grande. L'étalement des tailles, quoiqu'en gros assez constant, présente cependant des variations suivant les récoltes. Ces variations, traduites par le tableau, semblent souvent ne représenter que la variabilité au sein d'un peuplement, toutefois, certaines prises conduisent à envisager la liaison de la taille moyenne, dans une aire déterminée, à la proximité (tailles les plus grandes) ou à l'éloignement (tailles les plus petites) du chemin de passage le plus usuel suivi par les courants d'entrée et de sortie du Golfe de Fos. La vérification rigoureuse d'une telle hypothèse supposerait évidemment des prélèvements plus nombreux, plus serrés, et étalés sur toute l'année. Non seulement l'examen de la taille moyenne des populations nous dirige vers cette hypothèse, mais aussi la taille des individus les plus grands; 4,87 cm. est la plus grande taille que nous ayons rencontrée. Une liaison de la taille moyenne ou des spécimens les plus grands à la profondeur, ne nous est apparue, ni comme constante, ni comme exclusive. De toute manière, le classement relatif éventuel auquel nous faisons allusion ne dépend pas de facteurs mécaniques. Ceci n'exclut évidemment pas qu'un classement mécanique puisse se produire dans d'autres régions.

La concentration d'individus de même taille étant exclue, l'assertion d'une période de reproduction courte, dans la mesure où les deux éléments sont mis en connexion, est à rejeter.

Il reste cependant à expliquer la rareté des coquilles les plus petites, c'est-à-dire de celles plus petites que 2 cm. La plus petite coquille trouvée mesure 0,42 cm.

D'abord, soulignons que rareté ne signifie pas absence. Au cours de la plupart de nos plongées, et dans un bon tiers des dragages de Y. GAUTIER, nous avons trouvé des coquilles des plus petites tailles.

De nombreuses raisons pourraient expliquer cet état de choses, et en tout premier lieu, celles artificielles. Les mailles du filet d'une drague laissent échapper les individus les plus petits. Même en plongée, de tels individus échappent aisément au toucher et donc à la récolte. Il convient en effet de prendre en considération que dès que le cadre de 1m<sup>2</sup> s'est déposé sur le fond et que les premiers spécimens sont prélevés, la vase est soulevée et interdit toute observation visuelle. Même quand une telle observation est possible, soit au début du prélèvement, soit dans les aires parcourues rapidement, les plus petits échantillons enfoncés dans la vase échappent à la vue ; ceci est tellement vrai qu'il n'est pas exceptionnel, après la clôture de la comptabilité et du mesurage des coquilles d'une récolte en laboratoire, de retrouver un ou deux individus de petite taille émergeant de la vase abandonnée pendant plusieurs jours. Même après une remise en suspension du sédiment, c'est-à-dire quand les coquilles sont découvertes, le test fin et transparent de la coquille des plus petits individus les rend très difficilement observables.

Autre raison, celle-là peut-être en partie artificielle et en partie naturelle : nos récoltes ont été faites en mai et juin. Pour compenser cette limitation dans le temps, nous avons examiné des échantillons de Y. GAUTIER prélevés, en plus de mai et juin, en février, mars et octobre; les plus petits spécimens ont été pris en février. Ces observations, portant sur cinq mois répartis dans l'année, ont confirmé la rareté des spécimens les plus petits. Sans que ceci autorise, vu le caractère imprécis des données relatives

à la période de reproduction, d'éliminer définitivement l'hypothèse d'un lien entre les plus petites coquilles et une période déterminée de l'année, nous pensons que ce facteur n'entre pas en jeu. En effet, en mai et juin nous avons été témoins d'une ponte intense, alors même que le nombre d'individus les plus petits fut peu élevé; à la suite de ceci et des observations précitées, nous nous rangeons aux côtés des auteurs opposés à une période de reproduction courte.

Une raison de la rareté des individus les plus petits pourrait être un taux de croissance élevé depuis le stade larvaire. La finesse et la transparence des très petites coquilles poussent à donner une considération toute spéciale à cette hypothèse. Nous écartons la possibilité d'une période pélagique suffisamment longue que pour englober les premiers stades adultes, étant donné les conclusions de M.V. LÉBOUR, G. THORSON et G. GUSTAFSON rappelées plus haut.

N'est pas à écarter à priori non plus une vulnérabilité extrême des plus jeunes individus, qui en feraient la proie choisie de certains Poissons. Nous devons à la vérité de dire que nous n'avons rencontré aucun Poisson en dehors du *Gobius*. Toutefois, des recherches ayant pour but l'étude des Poissons exigeraient une technique spéciale de prospection du fond, tenant compte notamment de leurs moeurs connues ou supposées.

En résumé, nous pensons que la rareté des individus les plus petits est surtout à imputer à l'imperfection des observations et à un taux de croissance élevé des premiers stades adultes.

## XII.- NOMBRE D'INDIVIDUS PAR M<sup>2</sup>

Dans des profondeurs variant entre 10m et 25m nous avons trouvé 300 à 500 individus par m<sup>2</sup>, et 25 à 200 individus par m<sup>2</sup> dans les profondeurs oscillant entre 25m et 35m. Ces nombres incluent les individus vivants et ceux de mort récente.

Pour ce qui est des profondeurs allant jusqu'à 25m, le nombre d'individus par m<sup>2</sup> n'est pas décroissant, d'une façon absolue, avec la profondeur.

Une conclusion inverse semble devoir être tirée des récoltes faites entre 25m et 35m, en précisant que dans les derniers mètres les plus profonds, la chute du nombre d'individus est brutale. Toutefois ce point mérite encore une vérification, car d'une part, le caractère frêle des embarcations utilisées nous a obligé à restreindre le nombre des plongées dans cette partie de la zone et d'autre part, nous estimons que la limite de la zone vers le large constitue un problème assez important pour faire l'objet d'une étude particulière.

Ajoutons encore que les individus de mort récente présentent la même gamme de tailles que ceux vivants.

### XIII.- CAUSES ACCIDENTELLES DE MORTALITE DES T.

Les *Muricidae* sont la cause principale de la mortalité accidentelle des T., du moins parmi les causes visibles.

Le pourcentage d'individus tués par des *Muricidae* dépend moins de la profondeur du fond que de la proximité de biocoenoses voisines. Ainsi, dans l'axe central de la zone, axe dirigé du Nord-Ouest au Sud-Est, nous n'avons rencontré aucune coquille percée. Aux profondeurs de 16m à 25m, 1,95 % à 5,50 % des coquilles sont attaquées, tandis que 5,25 % à 5,50 % le sont entre 25m et 35m.

En bordure septentrionale de la zone, soit à des profondeurs variant entre 10m et 13m, le pourcentage de coquilles percées oscille entre 8% et 11,60%; nous sommes au voisinage de la biocoenose à *Lucina borealis* et *Dentalium rubescens*. En bordure de cette même biocoenose, mais à des profondeurs voisines de 20m, de 12,50% à 25% des coquilles sont percées par des *Muricidae*. A plus grande profondeur encore, et en bordure de la biocoenose du Détritique côtier, le pourcentage tombe à 9%, mais le nombre de prélèvements y a été insuffisant que pour considérer cette valeur comme acquise.

Les T. peu nombreuses rencontrées entre la zone et la côte, à des profondeurs inférieures à 15m, sont percées dans une proportion allant de 30% à 60%. Enfin, les T. trouvées en dehors de la zone, entre 35m et 75m, ne sont pas attaquées; cette dernière observation est entièrement basée sur le matériel recueilli par Y. GAUTIER.

Parfois, nous avons relevé quelques coquilles broyées et reconnu par là l'action de Poissons : Dorades et Pagres.

Notons encore que certains Poissons, les Trigles, peuvent avaler des T. entières de petite taille (E. BUCQUOY, P. DAUTZENBERG, G. DOLLFUS, 1882-1886). Nous avons soulevé plus haut, sans trop insister vu l'absence de preuves directes, la possibilité que les Trigles puissent se nourrir des individus les plus petits.

En dehors de cette dernière cause incontrôlée, les causes accidentelles de mortalité des T. n'affectent donc qu'un pourcentage réduit des populations.

### XIV.- DESTRUCTION DES COQUILLES DE MORT ANCIENNE

Les coquilles enfouies sont préservées de toute destruction ultérieure immédiate. La vase ne contient que très exceptionnellement un débris de coquille.

### XV.- PROFONDEURS AUXQUELLES VIVENT LES T.

Nous avons rencontré des T. en abondance entre 19m et 35m. Des T. vivantes ont été recueillies par Y. GAUTIER jusqu'à 84m.

En négligeant les données concernant d'autres mers que la Mer Méditerranée, ceci



en raison du problème d'ordre systématique soulevé dans le chapitre consacré aux caractères généraux du sédiment du biotope, des T., en abondance, ont été signalées en Mer Méditerranée orientale, par J. M. PERES et J. PICARD (1958a), entre 30m et 47m, dans la Baie de Candie, et entre 39m et 48m dans le Golfe de Patras. Des T. abondantes ont été signalées par A. VATOVA (1949), entre 15m et 42m, dans la partie occidentale de la Haute et Moyenne Adriatique. A. WIRSZUBSKI (1953) ne donne malheureusement pas de renseignements sur l'abondance des T. à l'embouchure du Nil.

A notre connaissance, la T. vivante la plus profonde a été trouvée à 210m de profondeur, à l'Est de l'île de Standia, par J.M. PERES et J. PICARD (1958a).

#### XVI.- COMPORTEMENT ECOLOGIQUE DES T.

Les conditions de la sédimentation des apports rhodaniens : importance de la charge sédimentaire, irrégularité de l'alimentation due aux variations du débit du fleuve, aux différentes orientations des rivages ainsi qu'aux chemins variables suivis par elle, longueur de la tenue en suspension, rythme de la décantation, remise en suspension et redistribution, et donc, mobilité des fonds, entretiennent, dans les eaux du Golfe de Fos, une turbidité permanente qui désigne, par une tache sombre en surface, la zone du faciès \*\* à T. de la Vase molle terrigène.

La nature particulière du fond, et les apports qu'il reçoit, régissent les possibilités de vie et de subsistance des organismes, comme d'ailleurs la quantité de lumière pénétrant la masse d'eau à travers l'écran des particules en suspension. La turbidité fait remonter l'Etage Circalittoral, en enclave (voir glossaire) dans l'Etage Infralittoral, jusqu'à la cote -10m.

Le faciès \*\* à T. est caractérisé par l'absence quasi totale de la flore, aussi pourrait-on, à bon droit, utiliser le terme "Zoocoenose". L'absence de points d'attache, jointe à la rapidité de la sédimentation, réduit les possibilités d'installation d'une épifaune.

Les T. représentent 80% des individus de la faune, 95% au moins de ceux des Mollusques; elles constituent, de ce fait, une espèce à la fois dominante et caractéristique (voir Glossaire). Vu le mode usuel de vie des T., il ne peut être fait mention de leur "substrat" que dans une acception très large.

L'extraordinaire prolifération des T. est une preuve, comme une conséquence, d'une rigoureuse adaptation à des conditions biocoenotiques remarquables, et d'abord au sédiment. Le sédiment impose une nourriture et un mode de nutrition déterminé. La fonction reproductrice est assurée par des organes adaptés, comme l'a montré V. FRETTER (1946). Les impératifs du milieu vaseux sont tels que, paradoxalement, les T. occupent, dans les mêmes conditions d'abondance et d'exclusivité, des fonds de vase de granulométries diverses, dont le contenu sableux peut varier de 12 à 25%; d'autres espèces concurrentes ne peuvent, en effet, proliférer sur ces fonds. Cette absence de concurrence semble cependant moins la conséquence que la raison de l'adaptation particulière des T.; en effet, dès que se manifeste une perturbation du rythme sédimentaire entraînant des apports vaseux, les T. se présentent en espèces pionnières; ceci a été remarqué par J.M. PERES (1958).

Les T. supportent des variations dans les apports sédimentaires, car elles résistent à l'enfouissement et remontent aisément à proximité de la surface du fond. Inversement, les T. peuvent être découvertes sans dommage, vu qu'elles sont susceptibles, soit d'attendre le réenvasement, soit de pénétrer dans la vase.

En dehors du sédiment, un apport plus ou moins important d'eau douce est indispensable à la vie des T.

Les courants, dans le Golfe de Fos, n'atteignent jamais, au fond, une très grande violence. Si tel était le cas, la part des effets mécaniques serait plus considérable et le faciès \*\* à T. ne pourrait même pas s'installer.

Comme l'a très clairement montré C. DUBOUL-RAZAVET (1954, 1955, 1956), au large des côtes de Camargue, ce sont, le plus souvent, les vents locaux qui exercent une action prépondérante sur la nature de l'agitation en mer. Les conditions météorologiques régionales connaissent de nombreuses et brusques variations, auxquelles sont liées ou se surimposent des variations dans le régime des étangs et le débit du fleuve. Il s'en suit des variations tout aussi nombreuses et brusques des conditions de suspension, de dépôt, de remise en mouvement, de dispersion des sédiments.

Il va de soi que l'étude de ces variations suppose des plongées beaucoup plus nombreuses que celles que nous avons pu faire, étalées sur une période beaucoup plus longue, touchant tous les secteurs de la zone et répétées aux mêmes points dans des circonstances différentes.

Nos observations ont suffi à montrer, toutefois, que les T. connaissent des alternances d'envasement et de désenvasement. La certitude que le désenvasement est indépendant des mouvements propres aux T. repose sur le fait que les T. de mort récente se retrouvent, comme les T. vivantes, à la surface du sédiment.

Dans la région centrale de la zone, soit entre 16m et 22m, c'est-à-dire à peu près au milieu de la sortie du Golfe de Fos (sensu C. DUBOUL-RAZAVET), nous avons pu observer le fond par vents soufflant du large (Sud-Est, force 3; Ouest -largade-, force 2). Rappelons que les vents soufflant du large sont de loin moins fréquents que ceux soufflant de terre. Par houles du large (Sud-Est), la masse d'eau était uniformément trouble et les T. recouvertes de vase. Cette turbidité uniforme correspond à une homogénéisation des troubles. Par vent de Sud-Est, les apports rhodaniens, en provenance directe du Grand Rhône, sont peu abondants, car les eaux douces sont freinées à la grande passe orientale de Roustan et s'écoulent plus aisément par la petite passe occidentale vers les côtes de Faraman et de Beauduc. Par contre, l'incidence oblique de la houle par rapport aux plages du promontoire du Grand-Rhône et son pivotement autour de la pointe de la Gracieuse, entraîne de nombreux troubles. Le Canal de Saint-Louis en déverse aussi dans le Golfe. Ces troubles sont en grande partie tenus en suspension par des courants de directions opposées et de vitesses voisines : un courant de surface (dirigé vers l'intérieur du Golfe) et un contre-courant compensateur (dirigé vers le large); la faible vitesse de ce dernier courant fait que la vase du fond n'est pas remise en mouvement.

Par coups de largade (Ouest), une grande quantité de troubles est mise en suspension, en provenance principale du Grand-Rhône. Un fort pourcentage de ces troubles est

entraîné vers l'Est et au large. Les masses d'eau poussées en surface dans le Golfe y créent des contre-courants compensateurs assez forts que pour remettre en suspension et entraîner la vase du fond. Les T. sont découvertes. Ces contre-courants se perçoivent bien en plongée, car, dans une tranche de 4m à 5m au fond, les eaux marines sont froides et beaucoup moins turbides qu'en surface.

Nous avons plongé dans la partie sud-occidentale de la zone du faciès \*\* à T., à la profondeur de 30m et aussitôt après la tombée d'un vent très violent (Nord-Ouest -mistral-) ayant soufflé de terre pendant trois jours. Nous avons vu les eaux peu turbides par rapport à la situation habituelle, les T. découvertes et la surface du fond présentant de nombreuses irrégularités. Ceci s'explique de la manière suivante. Au début de la période de mistral, les différents étangs en périphérie du Golfe se "vident" et envoient beaucoup de troubles (1). Le mistral persistant, ces troubles sont dispersés et les apports non renouvelés. D'autre part, le cours du Grand-Rhône, le long des digues de Pégoulie, étant dans l'axe du mistral, le débit du fleuve en est accéléré et les troubles sont projetés au large sans subir de déviation notable le long du promontoire du Grand-Rhône. Du fait de ces deux causes, la zone en question est peu alimentée en troubles. Par ailleurs, l'importance des masses d'eau poussées vers le large a pour résultante un contre-courant compensateur mettant les T. à nu.

#### XVII.- L'ENFOUISSEMENT DES T.

Après avoir montré comment les T. vivantes échappent au danger d'enfouissement causé par une accélération du dépôt sédimentaire, il nous reste à examiner le sort des T. mortes.

Les coquilles de mort récente, qui ne sont pas occupées par un autre animal (ce qui ne représente qu'un faible pourcentage), se remplissent progressivement de vase et s'enfouissent dans le sédiment. Cet enfouissement n'est cependant pas définitif. Lors des remises en suspension de la vase du fond, les coquilles de mort récente sont ramenées en surface avec les coquilles vivantes et leur contenu vaseux est entièrement ou partiellement délavé. L'enfouissement définitif de ces coquilles est donc dépendant, à la fois, de l'importance et de l'espacement des remises en mouvement du sédiment du fond, de la quantité de vase accumulée dans une coquille et donc de son poids, et aussi du degré de compaction de la vase emmagasinée dans la coquille. Ces facteurs jouant de concert, la rapidité de l'enfouissement est variable d'un point à l'autre, ou du moins d'une aire à l'autre de la zone étudiée.

Les coquilles de mort ancienne, aux teintes passées et remplies de vase, doivent retenir l'attention par quatre particularités essentielles : leur situation sous la vase, leur position, leur accumulation, leurs rapports avec les populations vivantes au même endroit.

---

(1) - Ce facteur n'est cependant pas intervenu en mai et juin 1958, car une grande sécheresse a sévi sur les étangs.

Dans les deux aires couvertes au mieux par nos observations, à savoir l'aire centrale de profondeur voisine de 20m et l'aire sud-occidentale plus profonde, nous avons trouvé la première taphocoenose de T. respectivement à 15cm et 3 cm sous la surface du fond. Ceci indique, pour l'aire centrale, une décantation, soit usuelle, soit exceptionnelle, plus rapide. Il ne faut pas exclure a priori, cependant, un transport mécanique des coquilles de mort ancienne depuis l'aire centrale vers le large. Néanmoins, outre que ce transport supposerait la mise en mouvement d'une masse d'eau importante dans une même direction et une grande force du courant, phénomènes très rares au large des côtes de la Camargue, les considérations sur les rapports entre populations vivantes et enfouies d'un même point, que nous donnons plus loin, ne plaident nullement en faveur d'une telle hypothèse. Les forces à invoquer seraient d'ailleurs alors assez importantes pour entraîner plus au large, ou vers la destruction, les populations en vie; les dragages effectués par Y. GAUTIER aux grandes profondeurs, au Sud de la zone du faciès \*\* à T. ont chaque fois ramené un nombre réduit d'échantillons.

Les coquilles de mort ancienne occupent toutes les positions et toutes les orientations, ce qui permet aussitôt de les distinguer des coquilles vivantes et de celles de mort récente posées en surface, ou peu sous elle, à l'horizontale ou à peu près.

Les taphocoenoses (1) contiennent un nombre de coquilles de deux à cinq fois supérieur à celui des coquilles vivantes et de mort récente de la population de surface. Ceci suppose des actions mécaniques de force suffisante pour remanier le dépôt de vase à une profondeur permettant la remise en mouvement des coquilles appartenant à des populations étagées dans le temps. Nous n'avons pas été témoin de telles actions, mais il est vraisemblable qu'elles sont liées à certaines périodes de l'année et aux conditions de mer les plus dures. Cette accumulation de coquilles de différentes populations pourrait évidemment s'expliquer par un transport mécanique depuis les basses profondeurs jusqu'aux profondeurs plus importantes. Nous avons dit plus haut que, sans pouvoir éliminer définitivement cette hypothèse, elle nous semblait peu plausible. Ajoutons une nouvelle objection.

À supposer qu'un transport mécanique ait joué, on devrait trouver des différences entre les populations enfouies et celles vivantes d'un même point. En tout premier lieu, on devrait constater une différence dans le pourcentage d'individus d'une certaine taille; toutefois, les liens entre la taille et l'aire considérée (cf. spr.) ne sont pas encore suffisamment précisés pour qu'on puisse faire usage de cet argument. Quant aux coquilles les plus petites, ou simplement petites, elles sont quasi absentes, ce qui n'a rien pour surprendre, car, non seulement les coquilles les plus petites sont rares dans les populations en vie et leur remise en mouvement plus facile, mais encore les causes accidentelles de mort, jouant dans une très faible mesure (cf. spr.), il est logique de trouver peu d'individus morts, de petite taille. On devrait aussi constater, dans le cas d'un transport, une différence entre les pourcentages de coquilles perforées par des *Muricidae*; on ne le constate pas.

---

(1) - Il s'agit toujours des premières taphocoenoses rencontrées, c'est-à-dire celles situées assez près de la surface du fond que pour être encore l'objet d'un remaniement éventuel. Nos carottages, en nombre trop réduit pour autoriser une généralisation, montrent, en dessous de la première taphocoenose, une dispersion homogène des T. dans le sédiment.

La faible mobilité des T. vivantes et l'inertie très probable des T. mortes (et aussi vivantes) vis-à-vis des forces de transport éventuelles, nous fournissent des taphocoenoses, qui, tout en n'étant que partiellement représentatives de la biocoenose, vue la destruction des animaux sans parties dures et la multiplication artificielle du nombre d'individus, n'en traduisent pas moins deux éléments essentiels : l'espèce caractéristique et dominante et le sédiment du biotope.

Ce lien étroit entre lieu de vie, lieu de mort et lieu d'enfouissement, est encore mis en évidence par la rareté des T. dans les biocoenoses entourant la zone du faciès \*\* à T. et leur complète absence parmi les coquilles de Mollusques rejetées sur les plages entourant le Golfe de Fos.

Il serait évidemment du plus haut intérêt de pouvoir exécuter des carottages assez profonds pour juger de la puissance et de la compaction du sédiment accumulé en association avec la vie des T.

De telles taphocoenoses sont donc extrêmement précieuses pour le paléocéologue, car elles lui donnent les meilleurs renseignements possibles concernant le milieu de vie. Dans le cas qui nous occupe, à supposer que ces taphocoenoses soient définitivement inscrites dans les sédiments, le paléocéologue futur trouverait, dans le prolongement, vers le Nord, de la lentille riche en taphocoenoses de T., des taphocoenoses composées artificiellement d'éléments de diverses biocoenoses concentrées dans un sédiment, dont la granulométrie sera la traduction d'un transport et non celle d'un dépôt in situ; nous pensons aux thanatocoenoses de la plage de Fos et du cordon périlittoral du Galéjon, susceptibles de devenir des taphocoenoses.

Toutefois, deux aspects doivent encore retenir l'attention du paléocéologue : la géographie et le temps.

Nous avons dû limiter nos observations au Golfe de Fos, mais à peu de distance à l'Ouest de la zone considérée, existe une bande étroite occupée par le faciès \*\* à T. Cette bande est soumise à des conditions hydrodynamiques différentes et mérite donc une étude spéciale. Il est cependant déjà certain, vu le carottage exécuté au large de Sète ( $\phi = 43^{\circ}20'$ ;  $6N;G = 3^{\circ}44',2 E$ ) par 34m de fond, depuis le "Président Théodore Tissier" (1), que les T. s'accumulent dans le sédiment de leur biotope. Néanmoins, des T. sont rejetées non loin de là dans les thanatocoenoses rencontrées sur les plages du Grau-du-Roi, comme on en trouve d'ailleurs aussi sur les plages de Beauduc. Donc, à peu de distance, le même faciès \*\* d'une biocoenose peut connaître des conditions taphonomiques non identiques.

Finalement, rien ne nous permet d'affirmer, au contraire, que les taphocoenoses observables aujourd'hui se conserveront. La progression de la Pointe de la Gracieuse mène, à moins d'un changement de cours du Grand-Rhône, à la fermeture du Golfe de Fos (sensu C. DUBOUL-RAZAVET) et donc, à des conditions hydrodynamiques et sédimentologiques différentes, susceptibles de remanier entièrement le matériel enfoui. Ce qui doit

---

(1) - Les précisions concernant ce carottage de 4,20m nous ont été communiquées par la Station Marine d'Endoume.

nous rappeler, une fois de plus, que les sédiments du passé et leur contenu faunique ne sont que le pâle reflet des circonstances dernières ayant influencé la conservation définitive des témoins d'une vie pouvant être indépendante du sédiment le contenant et de l'aire de leur dépôt.

Le passé géologique récent de la Camargue ne donne aucune preuve certaine de l'existence de conditions identiques à celles qui prévalent aujourd'hui dans le Golfe de Fos. Comme l'a noté C. DUBOUL-RAZAVET, à propos du Quaternaire, dans la plupart des cas, les sédiments correspondent à d'anciens milieux littoraux (plages, cordons) ou lagunaires, les faciès \*\*\* (voir glossaire) marins francs étant plus rares. Les T. trouvées au cours de l'époque flandrienne, par exemple dans la région de Bauduc, sont mêlées à des espèces de biocoenoses voisines, telles qu'on les connaît à l'heure actuelle, ou, si elles constituent à elles seules des bancs fossilifères, il ne s'agit jamais de bancs reproduits de nombreuses fois sur une puissance importante.

Si les terrains quaternaires de Camargue sont typiques d'une sédimentation deltaïque, comme le prouve l'interdigitation des faciès \*\*\* et les passages latéraux brutaux, il n'y a rien là qui doive nous surprendre, puisque la région a connu pendant ce temps un régime de delta. Toutefois, les sédiments quaternaires, pour autant que l'étude en soit suffisamment poussée, ne témoignent plus des microvariations (par micro, nous entendons ici : sur une petite distance) fréquentes et brusques qui s'observent aujourd'hui entre les sédiments à taphocoenoses constituées et ceux à taphocoenoses en formation probable ou possible, c'est-à-dire à thanatocoenoses.

Il convient donc de ne pas se laisser entraîner à conclure que les sédiments quaternaires reflétant des conditions deltaïques contiennent des faunes associées à ces sédiments. En effet, des remanements nombreux et répétés, dans les limites d'une aire de sédimentation deltaïque, traduiront toujours, en définitive, la physionomie d'un delta. Par contre, les faunes retrouvées dans le sédiment, si elles résument, en gros, les différents aspects d'une vie influencée par des conditions deltaïques, ne représentent que la phase ultime ayant causé leur enfouissement final et sont peut-être entièrement déracinées.

A l'heure du passé les T. ne reflètent peut-être que l'instabilité du delta. A l'heure actuelle, dans le Golfe de Fos, elles vivent dans des vases qui ne sont déposées, ni dans des lagunes, ni à grande profondeur et qui, tout en étant en perpétuel mouvement, ne connaissent ni grand calme, ni grande agitation.

### XVIII.- CONCLUSIONS

A côté de nombreuses acquisitions neuves exposées dans ce travail, nous sommes conscient d'avoir laissé dans l'obscurité de nombreux points et d'avoir introduit certaines conclusions peut-être trop hâtives, et donc sujettes à confirmation ou à révision. Nous comptons pouvoir nous acquitter personnellement, dans l'avenir, d'une partie de cette tâche et ne considérons donc pas le problème comme épuisé. Cependant, à présent que les remarquables travaux bionomiques de la Station Marine d'Endoume ont permis d'identifier et de circonscrire, en première approche, différentes biocoenoses, il serait souhaitable que les peuplements fussent l'objet d'études de détail relevant des diverses

disciplines de l'océanologie; trop souvent, hélas, nous avons été arrêté par l'insuffisance des données dans des domaines qui ne nous sont pas familiers.

La multiplicité des angles, sous lesquels il faut examiner un problème taphonomique, que nous avons cependant choisi le plus simple possible, met en relief à quel point le paléocéologiste est désarmé dans ses tentatives de reconstituer la vie et le milieu de vie du passé. C'est l'impossibilité de pallier cette lacune d'une façon efficace qui nous a conduit vers des recherches taphonomiques à l'aide de la plongée en scaphandre autonome. La voie suivie est fructueuse.

## XIX.- GLOSSAIRE

- Actuopaléontologie* = science traitant du mode de formation, à l'heure présente, d'éléments susceptibles de devenir des documents paléontologiques fossiles (sensu R. RICHTER, 1928).
- Caractéristique (Espèce...)* = espèce préférentielle d'un biotope considéré, qu'elle soit abondamment représentée en individus ou bien par exemplaires isolés, qu'elle soit constante ou sporadique (sensu J.M. PERES et J. PICARD dans leurs travaux bionomiques).
- Enclave* = biocoenose, existant localement et pour raison microclimatique, à l'intérieur d'une surface occupée par une autre biocoenose. Il peut y avoir des enclaves d'un Etage dans un autre, mais, dans ce cas, et en règle générale, les enclaves que l'on observe dans un Etage déterminé sont constituées par des peuplements de l'Etage qui vient immédiatement à son contact (sensu J.M. PERES et J. PICARD dans leurs travaux bionomiques).
- Faciès \** = aspect déterminé que peut prendre une biocoenose ou un biotope (sensu nombreux biologistes).
- Faciès \*\** = aspect particulier que présente une biocoenose lorsque la prédominance locale de certains facteurs écologiques entraîne l'exubérance d'une ou d'un petit nombre d'espèces (que cette espèce ou ces espèces soient ou non caractéristiques de la biocoenose), sans que pour cela la composition qualitative de la biocoenose en soit affectée (sensu J.M. PERES et J. PICARD dans leurs travaux bionomiques).
- Faciès \*\*\** = ensemble des caractères qu'une formation doit aux circonstances de son origine, abstraction faite de son âge géologique (sensu nombreux géologues).
- Niche* = partie de l'habitat d'une biocoenose occupé par une espèce qui y exerce un rôle précis (sensu nombreux écologistes depuis C. ELTON 1927).
- Paléobiologie* = science traitant de la signification écologo-phylogénétique fossiles (sensu R. RICHTER, 1928).
- Thanatocoenose* = association d'animaux morts (sensu nombreux paléocéologistes depuis E. WASMUND, 1926).
- Taphocoenose* = association d'animaux enfouis (sensu taphonomistes depuis I.A. EFREMOV, 1940).

XX.- INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BUCQUOY E., DAUTZENBERG P. et DOLLFUS G. (1882-1886) - Les Mollusques marins du Roussillon, t.I, Gastropodes.
- DAUTZENBERG P. (1882-1886) - Cf. BUCQUOY E.
- DOLLFUS G. (1882-1886) - Cf. BUCQUOY E.
- DUBOUL-RAZAVET C. et RIVIERE A. (1949) - Sur l'évolution sédimentaire du Golfe de Fos et les facteurs d'équilibre littoral (C.R.Ac.Sc.t.229, pp.895 - 896).
- DUBOUL-RAZAVET C. (1954) - Contribution à l'étude géologique et sédimentologique du delta du Rhône (Thèse de Doctorat, Université de Paris).  
(1955) - Idem (Rec.Trav.St.Mar.Endoume, Fasc.17 (Bull.18), 361 pp).  
(1956) - Idem (Mém.Soc.Géol.Fr. - (Nelle Série), t.XXXV, fasc.3 - 4, Mém. n°76, pp.I-234).
- DUBOUL-RAZAVET C. et KRUIT C. (1957) - Sédimentologie du delta du Rhône (Rev.Inst.Fr. Pétr. et Ann.Comb.Liqu., vol.XII, n°4, pp.399-419).
- EFREMOV I.A. (1940) - La taphonomie, nouvelle branche de la paléontologie (Izv. Ak. Nauk S.S.S.R., Ser. Biol., n°3).
- FRETTER V. (1946) - The genital ducts of *Theodexis*, *Lamellaria* and *Trivia*, and a discussion on their evolution in the Prosobranchs (Jour.Mar.Biol.Ass. vol. XXVI, Nr. 3, pp.312-351).
- GAUTIER Y. (1956) - Observations préliminaires sur les peuplements marins benthiques devant le Delta du Rhône (C.R.Ac.Sc., t. 242, pp. 826-827).  
- Recherches sur les biocoenoses benthiques des côtes de Camargue et du Golfe de Fos (Rec.Trav.St.Mar.Endoume, Fasc.22 (Bull.13) pp.55-64).
- HOLME N.A. (1950) - The bottom fauna of Great West Bay (Jour.Mar.Biol.Ass., t.XXIX, Nr.I, pp. 163-181).
- KRUIT C. (1957) - Cf. DUBOUL-RAZAVET C.
- LEBOUR M.V. (1933) - The eggs and larvae of *Turritella communis* LAMARCK and *Aporrhais pes-pellicani* (L.) (Jour.Mar.Biol.Ass., t.XVIII, Nr.2, pp.499-506).  
(1937) The eggs and larvae of the British Prosobranchs with special reference to those living in the plankton (Jour.Mar.Biol.Ass., vol. XXII, Nr.I, pp.105-166).
- PERES J.M. (1957) - Essai de classement des communautés marines du globe (Rec.Trav.St. Mar.Endoume, Fasc.22 (Bull.13), pp.23-54).
- PERES J.M. et PICARD J. (1957) - Note préliminaire sur une communauté benthique récemment mise en évidence : la biocoenose à *Dentalium rubescens* DESH. et *Lucina (Miltha) borealis* LIN. (Rec.Trav.St.Mar.Endoume, Fasc.21 (Bull.12), pp.45-47).
- PERES J.M. (1958) - Aperçu bionomique sur les communautés benthiques des côtes Sud du Portugal (Campagne de recherches scientifiques du N.R.P. "FAIAL" (1957) - (A l'impression).



- PERES J.M. et PICARD J. (1958a) - Recherches sur les peuplements benthiques de la Méditerranée nord-orientale (*Résultats scientifiques des campagnes de la Calypso. Campagne 1955 en Méditerranée nord-orientale. Ann.Inst.Oc., Nelle Série, t.34, pp.213-291*).
- PERES J.M. et PICARD J. (1958b) - Manuel de Bionomie benthique de la Mer Méditerranée (A l'impression).
- PICARD J. (1957) - Cf. PERES J.M.
- PICARD J. (1958a) - Cf. PERES J.M.
- PICARD J. (1958b) - Cf. PERES J.M.
- RICHTER R. (1928) - Aktuopalaöntologie und Palaöbiologie, eine Abgrenzung (*Senckenbergiana, Bd.10, Hft.6, pp.285-292*).
- RIVIERE A. (1949) - Cf. DUBOUL-RAZAVET C.
- SARTENAER P. (1958) - Das Tauchen mit Freitauch-Gerät im Gienste der Palaökologie (A l'impression).
- THORSON G. (1946) - Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (resund) (*Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri - og Havundersgelser. Serie : Plankton, Bd. 4, Nr.I*).
- VATOVA A. (1934) - Ricerche quantitative sul bentos del golfo di Rovigno (*Note dell' Ist. Italo-germanico di biol.mar.di.Rovigno d'Istria, n° 12*).
- (1935) - Ricerche preliminari sulle biocenosi del Golfo di Rovigno (*Thalassia, vol.II, n°2*).
- (1936) - Ricerche quantitative sulla fauna bentonica dell'Alto Adriatico e loro importanza per la biologia marina (*Note dell' Ist.Italoger-manico di biol.mar.di Rovigno d'Istria, n°19*).
- (1940) - La zoocenosi della Laguna veneta (*Thalassia, vol.III, n°10*).
- (1942) - La fauna bentonica del Carnaro e del Canal d'Arsa (*Note dell' Ist. Italo-germanico di biol.mar.di Rovigno d'Istria, n°23, vol.21*).
- (1943) - Le zoocenosi dell'Alto Adriatico presso Rovigno e loro variazioni nello spazio e nel tempo (*Thalassia, vol.V, n°6*).
- (1948) - Caratteri della fauna bentonica dell'Alto e Medio Adriatico e zoocenosi cui dà origine (*Pubbl.St.Zool.Napoli, vol.21, 1948-1949, pp.51-66*).
- (1949) - La fauna bentonica dell'Alto e Medio Adriatico (*Nova Thalassia, vol.I, n°3*).
- (1950) - Sulle condizioni idrografiche del canal di Leme in Istria (*Nova Thalassia, vol.I, n°8*).
- WIRSZUBSKI A. (1953) - On the biology and biotope of the red mullet *Mullus barbatus L.* (State of Israel, Ministry of Agriculture, Department of Fisheries *The Sea Fisheries Research Station, Caesarea, Bull.Nr. 7*).