

**Contribution à l'étude des peuplements
de hauts niveaux
sur substrats solides non récifaux
dans la région de Tuléar
Madagascar (*)**

par

R. PLANTE

(*) Thèse présentée le 2 mars 1963 devant la Faculté des Sciences de Marseille, en vue d'obtenir le grade de Docteur en Océanographie (3^e Cycle).

VASSEUR, PICHON, PLANTE.

14

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	209
BUT DU TRAVAIL.....	211
HISTORIQUE.....	213
MÉTHODES EMPLOYÉES.....	215
CHAPITRE PREMIER. — LE MILIEU NATUREL (Généralités sur le littoral de la région de Tuléar).....	217
A. — GÉNÉRALITÉS GÉOLOGIQUES ET TOPOGRAPHIQUES.....	217
B. — GÉNÉRALITÉS SUR LE RÉGIME MARIN.....	218
C. — LES SUBSTRATS SOLIDES DE HAUTS NIVEAUX DANS LA RÉGION DE TULÉAR.....	222
CHAPITRE II. — LA POINTE BARN-HILL.....	223
A. — CADRE GÉOLOGIQUE.....	223
B. — FACTEURS ÉCOLOGIQUES.....	224
C. — LES PEUPEMENTS.....	228
1. <i>Les stations de mode abrité sur la face Est de la pointe</i>	228
2. <i>Les stations de mode abrité sur la face Ouest de la pointe</i>	230
3. <i>Les stations de mode battu sur la face Est de la pointe</i>	234
4. <i>Les stations de mode battu sur la face Ouest de la pointe</i>	240
D. — CONCLUSION.....	241
CHAPITRE III. — LES GRÈS CALCAIRES QUATÉRNAIRES.....	243
A. — CADRE GÉOLOGIQUE.....	243
B. — FACTEURS ÉCOLOGIQUES.....	245
C. — LES PEUPEMENTS.....	246
1. <i>Les grès de la région d'Ifaty</i>	246
2. <i>Les grès de la région de Songeritelo</i>	250
CHAPITRE IV. — LES OUVRAGES PORTUAIRES DE TULÉAR.....	253
A. — LES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES.....	253
B. — LES PEUPEMENTS DE LA GRANDE JETÉE.....	255
1. <i>Peuplement du radier de blocs</i>	255
2. <i>Peuplement de la partie moyenne de la jetée</i>	256
3. <i>L'extrémité de la jetée</i>	262
4. <i>Les enrochements et pal planches à l'extrémité de la jetée</i>	263
C. — LES PEUPEMENTS DE LA PETITE JETÉE.....	265
D. — CONCLUSION.....	267

CHAPITRE V. — LES ARBRES DE LA MANGROVE.....	268
CHAPITRE VI. — LES CALCAIRES ET LES GROTTES EN MODE TRÈS CALME AVEC ÉCOULEMENTS D'EAUX DOUCES.....	276
CHAPITRE VII. — LES SUBSTRATS SOLIDES SANS MADRÉPORAIRE DU GRAND RÉCIF.....	282
A. — LES BALISES.....	282
B. — LES BLOCS DE LA LEVÉE DÉTRITIQUE.....	287
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	292
INTÉGRATION DES PEUPELEMENTS ÉTUDIÉS DANS LE SYSTÈME GÉNÉRAL D'ÉTA- GEMENT.....	292
ANALYSE ÉCOLOGIQUE DES ÉTAGES SUPRA, MÉDIO, ET INFRA-LITTORAL.....	292
1. <i>L'étage supralittoral</i>	292
2. <i>L'étage médiolittoral</i>	295
3. <i>L'étage infralittoral</i>	299
COMPARAISONS BIOGÉOGRAPHIQUES SOMMAIRES.....	301
CONCLUSION.....	303
APPENDICE N° 1 : TABLEAU DES RELEVÉS.....	305
APPENDICE N° 2 : TABLEAU SYSTÉMATIQUE.....	<i>v. in fine</i>
BIBLIOGRAPHIE.....	312

INTRODUCTION

Le présent travail n'a nullement la prétention d'apporter des résultats définitifs sur la bionomie et l'écologie des substrats solides de la zone intertidale dans la région de Tuléar. En effet une telle étude eût exigé une parfaite connaissance :

- a) des valeurs et des variations exactes des différents facteurs ambiants ;
- b) des peuplements situés en dessous du niveau des basses mers ;
- c) des différents constituants de la faune et de la flore intertidales.

Le premier de ces points (valeurs et variations des facteurs du milieu) a été envisagé seulement de façon qualitative et comparative, à l'exception du facteur température, pour lequel nous avons effectué quelques mesures.

Le second point (étude des peuplements de substrats solides sous le niveau des basses mers) n'a pu être abordé faute de temps.

Quant au troisième problème (connaissance systématique des différents groupes) il a été résolu en grande partie par la récolte (avant toute étude écologique) d'échantillons des différentes espèces intertidales, à des fins d'identification.

Je me suis efforcé de déterminer ou de faire déterminer par des spécialistes (*) les espèces animales importantes des peuplements de substrats durs. Néanmoins, il reste encore des lacunes dans cet inventaire faunistique (notamment en ce qui concerne les Actiniaires).

Par ailleurs l'inventaire algologique, si nécessaire à l'étude des zonations intertidales, reste incomplet. (Une collection des Algues des Etages superficiels de Tuléar a été rassemblée par C. CHASSE. Les déterminations ne nous ayant pas été communiquées à ce jour, on emploiera une dénomination générique correspondant à la dénomination provisoire utilisée sur le terrain).

Une étude écologique plus détaillée des substrats solides de la zone intertidale demanderait donc une détermination plus complète de toutes les espèces animales et végétales des épibioses. Cette remarque est particulièrement valable pour deux catégories de peuplements :

- a) les faunes et flores associées groupant des espèces mobiles ou sessiles de petite taille ;
- b) le compartiment faunistique très particulier constitué par les foreurs de substrats rocheux (roches calcaires) ou des bois de la mangrove (trunks et branches morts).

(*) M. AMAR pour les Isopodes, M. CROSNIER pour les Décapodes Brachyours, M. CHERBONNIER pour les Echinodermes, M. VACELET pour les Eponges ; M. PICARD a vérifié et corrigé mes déterminations d'Hydroïdes, M. GAUTHIER, celles des Bryozoaires, M. PÈRES celles des Tuniciers et M. BELLAN celles des Polychètes. Que tous ces spécialistes soient ici remerciés. Nous ne sommes pas encore en possession des déterminations des Echinodermes.

BUT DU TRAVAIL

Compte tenu des restrictions énoncées ci-dessus, le but de la présente étude peut se formuler comme suit : préciser la répartition des peuplements à dominance animale sur les substrats solides de hauts niveaux et étudier leurs variations en fonction des valeurs des différents facteurs écologiques.

Le terme de « substrats solides », employé en lieu et place de celui de « substrats rocheux » (les « rocky shores » des auteurs anglo-saxons) se justifie de la façon suivante : après une étude comparée des peuplements des falaises et ceux des troncs de la mangrove ou ceux des constructions portuaires en béton ou en métal, on constate que ces peuplements sont étroitement apparentés et ne représentent que des variations d'un fond commun en fonction d'un facteur extérieur quelconque. De la sorte, l'étude complète des peuplements autres que ceux des substrats meubles, exige l'examen de tous les types de supports offerts aux espèces de substrats solides, que ces supports soient naturels (substrats rocheux, troncs de la mangrove, substrats récifaux) ou artificiels (constructions portuaires en béton ou en métal).

Restreinte à la région de Tuléar, cette étude s'insère dans un programme beaucoup plus vaste d'investigations dans le domaine de l'écologie et de la bionomie benthiques. Ce programme devrait comprendre en outre : a) une étude locale approfondie de la composition des peuplements mineurs (animaux foreurs et épibioses), et de la variation des peuplements dans le temps ; b) la comparaison des peuplements de la région de Tuléar avec ceux du reste de la côte malgache.

HISTORIQUE

Si les travaux de systématique intéressant les espèces de l'Océan Indien sont relativement abondants, les études écologiques effectuées sur les côtes rocheuses de cet océan sont très rares, particulièrement dans le canal de Mozambique ; elles sont inexistantes en ce qui concerne le littoral malgache du canal. Le littoral sud-africain par contre a fourni matière à de nombreux travaux sur le problème général de la zonation intertidale sur substrats rocheux. Sous l'impulsion de T.A. STEPHENSON, une équipe de chercheurs de l'Université de Capetown (K.M.F. BRIGHT, J.H. DAY, C.A. DU TOIT, A. ZOOND, J. EYRE, A. C. STEPHEN, G. J. BROEKHUYSEN, M. I. CRICHTON) a publié entre 1937 et 1948 une importante série de travaux sur les peuplements des côtes rocheuses bordant l'Afrique du Sud.

Entre 1950 et 1960, DAY et ses collaborateurs ont effectué des études analogues, plus particulièrement axées sur les milieux estuariens ou sur les baies bien abritées. Cette connaissance très poussée des peuplements littoraux des côtes sud-africaines a permis à STEPHENSON et à ses collaborateurs de mettre en évidence le très intéressant phénomène du remplacement des faunes de part et d'autre de la Péninsule du Cap : ils ont montré que divers composants de la faune littorale se substituent progressivement les uns aux autres de l'Ouest à l'Est : de la faune tropicale de la côte de l'Angola on passe vers le Sud à une faune tempérée froide (de $\varphi = 22^{\circ}\text{S}$ à $\varphi = 30^{\circ}\text{S}$) ; puis à une faune tempérée chaude, et enfin à une faune tropicale orientale dont on trouve des représentants très haut en latitude ($\varphi = 32^{\circ}\text{S}$). Ce dernier peuplement tropical est celui que l'on observe sur tout le littoral du Mozambique. Or ce littoral du Mozambique a fait l'objet d'une étude écologique effectuée par W. MAC NAE et M. KALK ; cette étude comporte un travail important effectué dans l'île d'Inhaca (Delagoa Bay) et une investigation plus sommaire dans le Nord du Mozambique. Pour le littoral du canal de Mozambique au Nord de l'Etat du Mozambique, comme d'ailleurs pour le littoral malgache, on ne trouve aucune publication concernant les peuplements de la zone intertidale.

Par contre il existe une littérature taxonomique qui, pour certains groupes est assez fournie. Dans ce domaine aussi c'est le littoral sud-africain qui a fourni le plus de matériel (par exemple, les travaux de DAY sur les Polychètes, de MILLAR sur les Ascidies, etc.). En dehors de tels travaux basés sur des collectes localisées, les inventaires du matériel ramené par les grandes expéditions du « Challenger » et du « Siboga » ont apporté une très riche documentation sur les faunes et flores d'aires géographiques très étendues.

Les travaux effectués à l'île Maurice par DE BAISSAC, LUBET et MICHEL (1962) offrent également un point de comparaison intéressant.

De même il existe d'abondantes publications relatives aux zonations intertidales sur les côtes australiennes, dont l'étude taxonomique est très complète : BENNETT I. et POPE E.C. pour les côtes du Victoria (1953) ENDEAN R.W., KENNY R. et STEPHENSON W. pour le Queensland, GUILER E. (1950 à 1960) pour la Tasmanie.

On trouvera à la fin du présent mémoire une liste des travaux d'ordre taxonomique utilisés, classés par ordre systématique.

MÉTHODES EMPLOYÉES

Les informations utilisées dans le présent travail ont été recueillies pendant un séjour de cinq mois (de septembre 1961 à janvier 1962) à la Station Marine de Tuléar. Ce séjour a comporté une période préliminaire de prospection du littoral s'étendant, au Nord de Tuléar jusqu'à Ifaty, et au Sud jusqu'à la Baie de Saint-Augustin. Cette indispensable exploration préliminaire, effectuée pendant les deux semaines de marées d'équinoxe de septembre, permet de déterminer le but de ce travail. Puis intervint la phase de travail sur le terrain, consistant à observer et noter la répartition des différentes espèces, des échantillons de celles-ci ayant été prélevés pour la détermination.

Cette étude sur le terrain s'effectuait en deux temps :

1) repérage topographique de la portion de littoral étudiée. En prenant comme niveau de référence le niveau de la basse mer du jour, une coupe était établie à chaque station. Les caractéristiques du milieu étudié et les facteurs ambiants auxquels il était soumis étaient notés : orientation par rapport à la houle, intensité du déferlement (ce dernier facteur était apprécié par une évaluation grossière de l'amplitude des vagues à la côte), pente du substrat, exposition à la lumière, nature et consistance du substrat ;

2) repérage altitudinal et horizontal des espèces par des relevés chiffrés ; ceux-ci étaient effectués selon la méthode des relevés phytosociologiques (BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD), précisée pour le milieu marin par LABOREL et VACELET (1958). Afin d'obtenir une coupe aussi complète que possible et une représentation fidèle des peuplements, nous avons été amenés à modifier légèrement cette méthode sur deux points particuliers.

A) Subdivision de l'indice d'abondance-dominance

Dans le système des relevés phytosociologiques, la cotation + indique que l'espèce considérée se trouve à l'état « d'individus isolés ». Or, s'il s'agit, par exemple, d'espèces animales de petite taille comme la plupart des Gastéropodes *Littorinidae* ou des Cirripèdes *Hexameridae*, cette cotation + indiquera que l'on observe sur une surface de référence de 1.600 cm² aussi bien un seul individu que 30 à 40. Or des espèces telles que les *Littorinidae* se présentent rarement en populations d'une densité supérieure à 30 individus/1.600 cm², de sorte que la cotation classique ne donnerait pas une idée exacte des graduations qui existent dans les densités des *Littorinidae*. J'ai donc utilisé une subdivision de la cotation + :

Indice d'abondance-dominance :

Σ_1	=	moins de 5 individus sur une surface de 1.600 cm ²
Σ_2	=	de 5 à 10 " " "
Σ_3	=	de 10 à 20 " " "
1	=	plus de 20 " " "

(jusqu'à concurrence du 1/20 de la surface couverte)

B) Variations verticales dans les densités des populations

Les relevés ont été effectués de la façon suivante :

— dans un premier temps, le substrat était divisé en bandes horizontales possédant chacune un peuplement homogène. Cette division n'était pas forcément en correspondance avec la division en Etages ;

— des relevés phytosociologiques classiques étaient effectués dans chacune de ces bandes ;

— puis, dans le but de préciser la disposition et l'allure des marges de contact entre différents peuplements, les indices d'abondance-dominance et de sociabilité de chaque espèce étaient notés par tranches homogènes sur toute l'aire verticale de répartition de cette espèce ; (par exemple, si une espèce se raréfiait de bas en haut par ressauts successifs, on notait les dimensions et les situations des ceintures où cette espèce était en abondance homogène, et on indiquait les indices d'abondance-dominance et de sociabilité dans chacune des ceintures).

Remarques concernant la représentation graphique des relevés

Dans les planches qui illustrent ce travail, quelques exemples de relevés ont été traduits en dessins, afin de faciliter la compréhension du texte. Sur ces schémas, la densité des populations est exprimée par des bandes dont les largeurs sont proportionnelles aux surfaces occupées sur le substrat par les populations des espèces considérées. Lorsque ces bandes se réduisent à un simple trait, cela signifie que l'indice d'abondance-dominance de l'espèce à cet endroit est inférieur ou égal à $\Sigma 3$. D'autre part, lorsque l'espèce considérée se présente sous l'aspect d'individus très dispersés ou isolés, les traits sont en tirets ; dans le cas d'individus se groupant en plages isolées, la largeur des bandes tirettes est proportionnelle à la surface occupée par les individus à l'intérieur de ces mêmes plages.

Les indices de sociabilité figurent dans le texte seul et ne sont pas reproduits sur les figures.

CHAPITRE PREMIER

LE MILIEU NATUREL

Généralités sur le littoral de la région de Tuléar

Les différentes stations étudiées seront analysées successivement aux points de vue morphologique et écologique dans des chapitres séparés. Néanmoins, il convient de définir ici l'ensemble du secteur dans lequel se situent ces stations.

A. — GÉNÉRALITÉS GÉOLOGIQUES ET TOPOGRAPHIQUES

1. L'arrière-pays

Le littoral de Tuléar subit l'influence de la structure géologique de l'arrière-pays, caractérisée par deux faits essentiels :

a) La présence de terrains éocènes, calcaires massifs et marnes à huîtres, se terminant du côté Ouest par une ligne de falaises orientée grossièrement Nord-Sud ; cette ligne de falaises correspond à une ligne de faille qui se prolonge bien au Nord de la région de Tuléar. L'altitude atteinte par les falaises ne dépasse guère 200 mètres. Les actions érosives qui affectent la bordure du plateau éocène donnent naissance à des figures particulières de plateaux découpés par des vallées aux parois très raides ; l'exemple le plus curieux de ce type de relief est la « Table », plateau dont la surface à contour grossièrement elliptique (de 400 m. de grand diamètre) s'élève à une hauteur de 150 m. au-dessus de la plaine sédimentaire et alluviale de Tuléar. La Pointe Barn Hill possède une structure analogue, bien que l'érosion marine ait sensiblement altéré son allure.

Ces plateaux éocènes présentent en outre la particularité de renfermer un réseau karstique bien développé. Au point de vue marin, ce réseau nous intéresse par les aboutissements qu'il possède au fond de l'anse de Sarodrano, à l'endroit où les calcaires éocènes constituent la ligne de rivage.

b) L'existence d'une plaine littorale d'origine alluviale quaternaire, et sur laquelle est bâtie la ville de Tuléar.

Cette plaine présente son maximum d'extension Est-Ouest dans la région même de Tuléar, c'est-à-dire à l'endroit où coule le cours inférieur actuel du fleuve Fiherenana. Elle se rétrécit de plus en plus vers le Sud pour disparaître vers Sarodrano. Elle réparaît vers Soalara au Sud de la Baie de Saint Augustin.

2. Les récifs

Si l'on considère plus particulièrement le littoral, dans la région de Tuléar, le trait morphologique le plus saillant est la présence de structures récifales en avant de la ligne de côtes. Les formations coralliennes sont interrompues par les passes Nord et Sud du Grand Récif, puis viennent se terminer sur la face Ouest de la Pointe Barn Hill. D'autre part, la caractéristique principale du Grand Récif est d'être situé à une distance de la côte variant de 1.800 à 4.400 mètres. La cause de cet éloignement est l'existence d'une aire de subsidence dans la région même de la ville de Tuléar (v. M. PICHON, travail inédit).

3. La mangrove

La mangrove est aussi une formation tropicale abondamment représentée dans la région de Tuléar. Elle s'y présente sous deux aspects essentiels :

1) les mangroves en cordons, parallèles au littoral : elles constituent des bandes étroites (100 à 200 m. au maximum) sur le littoral entre Ifaty et Songeritelo et, au Sud de Tuléar, dans la région d'Ankilibé ;

2) les mangroves de fonds de baies, qui occupent d'une part le fond de Sarodrano, et, d'autre part le bras Nord de l'estuaire du Fiherenana.

B. — GÉNÉRALITÉS SUR LE RÉGIME MARIN

Les généralités sur le régime marin ont déjà été exposées, dans un mémoire encore inédit, par M. PICHON. Cependant, pour l'homogénéité de ce travail et pour sa meilleure compréhension, il me semble utile de les rappeler brièvement :

1. La houle et le déferlement

L'action de la houle sur le littoral est caractérisée par deux faits essentiels :

a) La dominance, dans le régime des vents, des brises de Sud-Ouest.

Ces brises, se levant la plupart du temps en fin de matinée, atteignent souvent une grande vitesse et soufflent parfois de façon prolongée (quelques jours, voire même 1 ou 2 semaines) ; elles provoquent ainsi l'amplification d'une houle préexistante de même sens. Cette dernière serait due (GUILCHER) à une dérivation des grandes houles provoquées par le régime continu des grands vents d'Ouest de l'Océan Austral. Par vent de Sud-Ouest la houle atteint et dépasse parfois à la côte une amplitude de 3 à 4 mètres ; dans les stations exposées un tel déferlement peut gêner et même interdire les observations.

b) L'abri formé par les récifs, qui constituent des brise-lames naturels protégeant toute la côte au Nord de la Pointe Barn Hill. Il existe une gradation nette dans cette protection, depuis la rive Est de l'anse de Sarodrano, très abritée derrière le double obstacle constitué par le récif et le cordon dunaire, jusqu'aux constructions du port de Tuléar, devant lequel l'éloignement du Récif ménage un fetch de 3.000 à 4.000 mètres (ce fetch est suffisant pour que les vents de Sud-Ouest soulèvent, lorsqu'ils soufflent fortement, des vagues courtes et très cambrées, hautes de 1 m. environ).

2. Les marées

Les marées que l'on observe sur le littoral de la région de Tuléar sont de type semi-diurne avec alternance de périodes de mortes eaux et de vives

eaux. Les oscillations des masses d'eaux se produisent de part et d'autre d'un niveau moyen de 2,10 m. (au-dessus du zéro des cartes marines). De septembre 1961 à janvier 1962, nous avons observé les amplitudes extrêmes suivantes :

- maximum : 3,0 m. (B.M. = 0,60 m. et P.M. = 3,60 m.)
coefficient de marée : 114 les 25 et 26 septembre 1961 ;
- minimum : 0,4 m. (B.M. = 1,90 m. et P.M. = 2,30 m.)
coefficient de marée : 35 les 3 octobre et 1^{er} novembre 1961

L'amplitude des mouvements d'eaux dûs à la marée se trouve modifiée par des variations de pression atmosphérique ou de régime des vents. C'est ainsi que, par vent de Sud-Ouest (vent correspondant à l'existence d'une aire de dépression dans la région de Tuléar), et en période de vives-eaux, le niveau de la basse mer se trouve remonté de 30 à 40 cm. dans la Baie de Saint-Augustin. De façon générale, et en l'absence d'un enregistrement marégraphique local, les mesures altitudinales des zonations à partir du niveau de l'eau un jour quelconque ne sauraient avoir qu'une valeur tout à fait relative. Je me suis donc efforcé de repérer les hauteurs par rapport à la basse mer par des jours calmes et sans vent, où le niveau de l'eau avait le plus de chances de se rapprocher du niveau théorique.

La marée a des conséquences écologiques qui sont directement fonction de la durée et du moment de l'étalement de basse mer. Par exemple, aux B.M.V.E. (*) diurnes, qui ont lieu vers midi (heure locale), le soleil se trouve au zénith au moment de l'étalement de basse mer, de sorte que les substrats reçoivent un rayonnement intense ; l'importante élévation de température provoquée au niveau du substrat peut être un facteur limitant le développement des peuplements (v. les grès littoraux quaternaires, chap. III).

3. L'influence des eaux continentales

Même à la saison des pluies, il est rare que la région littorale de Tuléar reçoive des précipitations abondantes. Par contre l'arrière-pays (et plus particulièrement la région des plateaux éocènes) reçoit pendant une grande partie de l'été austral (de décembre à mars) des pluies très fréquentes et abondantes. Les crues périodiques des fleuves Onilahy et Fiherenana en découlent. Durant l'été austral, ces deux fleuves déversent des eaux turbides et saumâtres, colorées en ocre rouge (résultat de l'érosion des sols latéritiques) assez loin de leurs estuaires. Deux ordres de faits sont liés au régime des deux fleuves :

a) les variations de salinité : le mélange des eaux du cours inférieur des fleuves avec l'eau de mer conduit à la formation d'eaux dessalées aux environs des estuaires ;

b) les variations dans la turbidité de l'eau et le taux de sédimentation : la sédimentation des particules fines transportées par les fleuves se produit en toutes saisons mais d'une façon particulièrement nette pendant la saison des pluies. Ce fait est remarquable dans la Baie de Saint-Augustin, où l'on observe une aire de sédimentation à la racine de la Pointe Barn-Hill.

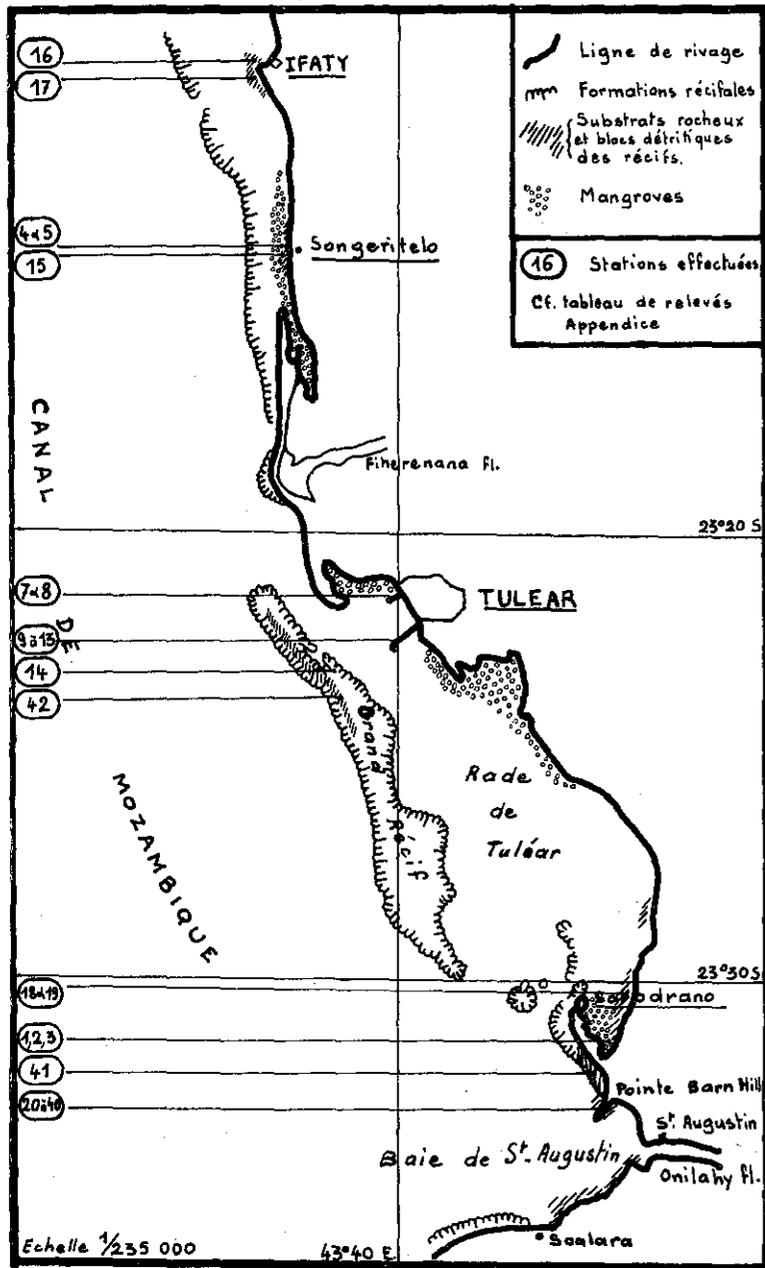
Le Fiherenana possède un cours inférieur d'allure deltaïque et un des bras se déverse en direction du Nord, derrière le récif corallien de la région de Songeritelo. Ce bras transporte des sédiments qui se déposent sur les formations littorales (mangrove et rochers).

L'incidence des autres facteurs écologiques (dont les valeurs varient d'une station à l'autre), tels que températures aux niveaux de l'eau et du substrat, salinités, caractères physicochimiques des substrats, sera étudiée de façon particulière dans les chapitres suivants traitant chacun d'un type de stations donné.

(*) Dans ce mémoire nous emploierons les abréviations suivantes :

- B.M.V.E. = Basse mer de Vives Eaux.
- P.M.V.E. = Pleine mer de Vives Eaux.
- B.M.M.E. = Basse mer de Mortes Eaux.
- P.M.M.E. = Pleine mer de Mortes Eaux.

— Carte n°2 —



Localisation des substrats solides étudiés dans la région de TULEAR.

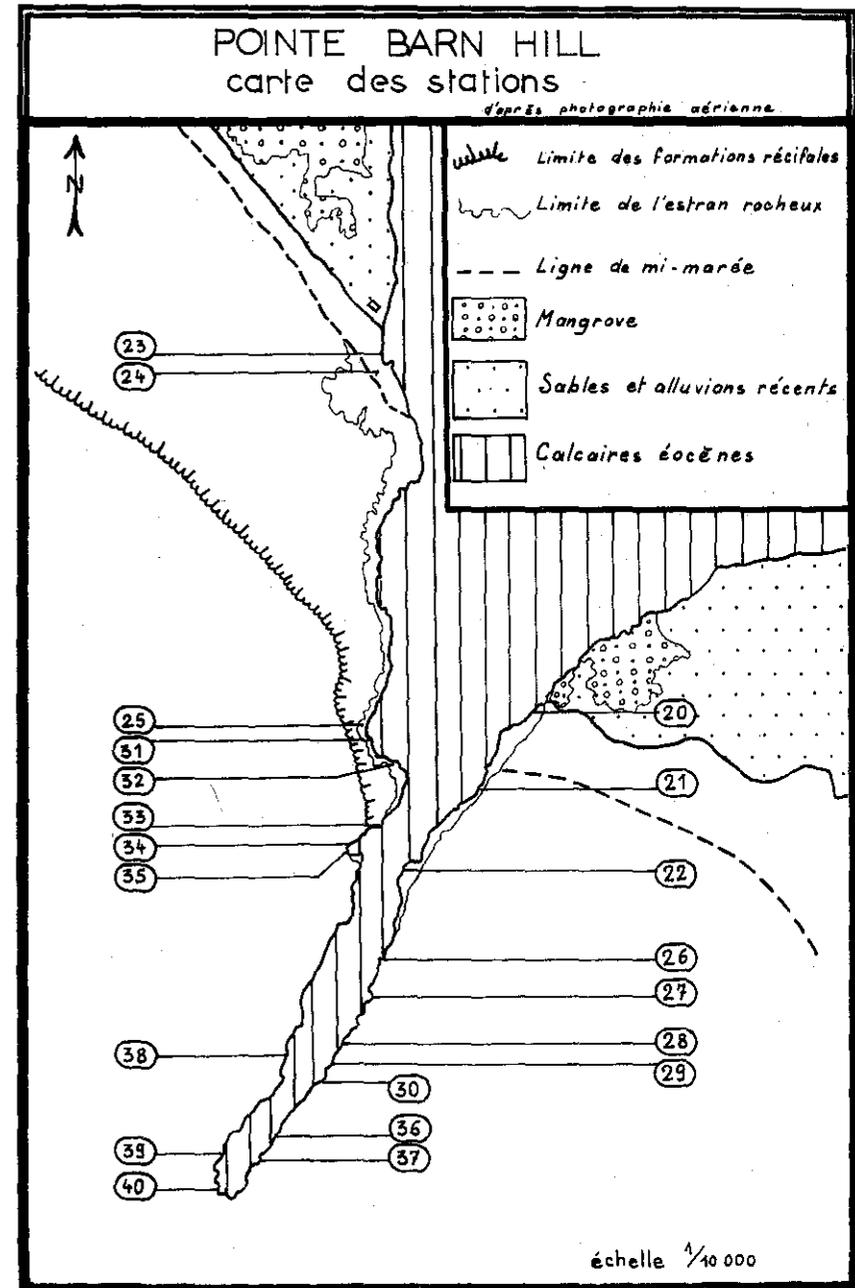


PLANCHE N° 1

C. — LES SUBSTRATS SOLIDES DE HAUTS NIVEAUX DANS LA RÉGION DE TULÉAR

L'ensemble des substrats solides qui se rencontrent dans la zone de balancement des marées de la région de Tuléar comprend (v. carte n° 2) :

- | | | |
|---|---|---|
| I) <i>Substrats rocheux naturels</i> | { | — Les falaises calcaires de la Pointe Barn Hill.
— Les grès quaternaires des plages d'Ifaty, Ankilibé, etc.
— La levée détritique du Grand Récif. |
| II) <i>Substrats rocheux artificiels</i> | } | — Les ouvrages portuaires de Tuléar (les jetées).
— Les balises de signalisation du Grand récif. |
| III) <i>Substrats solides non rocheux</i> | } | — Les installations portuaires métalliques.
— Les troncs de la mangrove. |

Ces différentes stations constituent un ensemble à première vue assez hétéroclite ; cependant, les conditions écologiques qui les affectent et les peuplements qui s'y rencontrent, présentent des analogies certaines, analogies qui s'ordonnent d'ailleurs selon des gradients dont nous parlerons plus loin. Il était donc intéressant d'étudier le mode d'action des principaux facteurs écologiques sur les peuplements de ces substrats. Pour cela, j'ai étudié un certain nombre de stations dans chaque type de biotope, de façon à obtenir une image aussi exacte que possible des conditions qui y règnent et des peuplements qui s'y trouvent. Dans l'exposé des résultats obtenus je suivrai une démarche analogue ; c'est-à-dire que, dans les chapitres descriptifs, seront traités des ensembles groupant les différentes stations ; ces ensembles représentent des biotopes homogènes et leurs traits distinctifs seront étudiés globalement : traits distinctifs de l'ambiance écologique d'abord, et du paysage bionomique ensuite. Le premier ensemble étudié (la Pointe Barn-Hill) représentera en quelque sorte le prototype des stations de substrats solides. Après l'étude de chacun des autres ensembles, je dégagerai les traits essentiels par lesquels ils diffèrent du prototype choisi. Enfin les conclusions synthétiseront ces données, d'une part, pour établir la place à attribuer à chaque formation dans le système d'étagement adopté à la suite du colloque de Gênes (1957), et, d'autre part, pour comparer sommairement l'ensemble des peuplements de la région de Tuléar avec ceux que l'on observe sur les côtes d'autres régions Indo-Pacifiques.

CHAPITRE II

LA POINTE BARN-HILL

A. — CADRE GÉOLOGIQUE

La Pointe Barn-Hill correspond à l'aboutissement, dans la Baie de Saint-Augustin, du plateau éocène constituant l'arrière-pays de Tuléar. La ligne de faille, orientée grossièrement Nord-Sud, qui borde ce plateau à l'Ouest, est à l'origine de la falaise du côté Ouest de la pointe, ou plus exactement, cette ligne de faille marque la limite du replat sous-marin qui prolonge actuellement la pointe et se termine, vers — 10 m., par une pente correspondant à l'arce du canyon de Saint-Augustin (v. fig. A pl. 2).

La Pointe Barn-Hill n'est en fait qu'un témoin d'un promontoire beaucoup plus étendu en longueur et en largeur, dont ne subsiste aujourd'hui que le replat sous-marin. L'érosion a laissé en place un massif émergé calcaire, culminant à 62 m., occupant la moitié distale de la pointe et relié au plateau de même altitude par une partie plus basse de 40 m. d'altitude environ.

La pointe se présente actuellement comme un long promontoire très aigu (on observe 1.800 m. de ligne de falaise du côté Ouest). Les versants sont légèrement dissymétriques : le massif émergé présente une pente plus longue vers l'Est, de sorte que les falaises sont, de ce côté, de hauteur moitié moindre de celle des falaises du côté Ouest. La hauteur de celles-ci varie entre 20 et 40 m. Les pans de falaise sont le plus souvent très abrupts, à cause du mode d'érosion auquel elles sont soumises : le visor, ou encoche littorale, que l'on trouve au bas de la falaise, est une figure d'érosion actuellement active et qui amène l'éboulement de pans verticaux de falaise dont on trouve localement des traces sous la forme d'amas de blocs quelquefois considérables. Une preuve en est que, dans le fond de quelques anses qui coupent la ligne de falaise, surtout vers la racine de la pointe, et où le visor est absent, la pente du littoral est beaucoup plus douce et n'est plus qu'une pente d'éboulis.

Modalités d'érosion

Les calcaires marins de la Pointe Barn-Hill forment une roche compacte et homogène de grain assez fin. Les figures d'érosion qu'on y observe sont de trois types : les lapiés littoraux, les vasques et les visors.

1° Les Lapiés

De faible extension verticale (rarement plus de 1 m. au-dessus du niveau des P.M.M.E., sauf dans les stations très exposées), les lapiés sont à attribuer

à l'action corrosive des Cyanophycées endolithes de l'Etage supralittoral. Cette action corrosive donne naissance à des cuvettes de dissolution de petite taille (5 à 10 cm. de diamètre), séparées par des crêtes rocheuses. La juxtaposition et l'interpénétration de ces cuvettes aboutissent à la formation d'une surface extrêmement tourmentée et anfractueuse.

2° Les Vasques

Les vasques se présentent sous la forme de flaques de faible profondeur (4 à 10 cm.) à fond uniformément plat, et séparées les unes des autres par des crêtes de largeur constante et de contours sinueux.

Ces formations affectent les quelques étendues de substrats calcaires subhorizontales que l'on observe près de l'enracinement de la pointe, dans la mesure où ces substrats se trouvent dans la partie inférieure de l'Etage médiolittoral. Le problème de la formation de ces vasques se pose. GUILCHER et JOLY qui en ont observé d'analogues sur les côtes du Maroc, attribuent leur formation à l'action de Patelles qui creuseraient le substrat en broutant les algues endolithes. Mais BATTISTINI, qui a étudié sur le littoral Karimbola au Sud de Madagascar des structures comparables mais bien plus étendues qu'à Tuléar, n'y trouve pas de Patelles et émet l'hypothèse que l'agent du creusement serait une corrosion de cuvettes à l'origine éloignées les unes des autres, corrosion qui s'arrêterait latéralement au moment où l'imbibition de la roche se ferait sentir d'une vasque à l'autre. Cette explication semble satisfaisante dans le cas des calcaires de la Pointe Barn-Hill et on peut penser que l'agent corrosif est une Cyanophycée analogue à celle qui creuse le visor.

3° Les Visors

Les visors sont des encoches de 1 à 2 m. de haut et de 0,50 à 3 m. de profondeur, dont le creux correspond à peu près au niveau des P.M.M.E., et qui se prolongent vers le niveau de l'eau par une plateforme, sauf dans le cas où la plage se trouve au pied de la falaise.

L'existence de ce visor n'est pas liée à l'action mécanique des vagues (il est bien développé à la pointe, en des endroits où il n'existe pas de galets pouvant bombarder la falaise); mais l'agitation de l'eau active certainement les processus de corrosion de la roche, ceux-ci étant le fait des Cyanophycées endolithes de l'Etage médiolittoral. Comme l'a observé BATTISTINI sur le littoral Karimbola, la morphologie de ce visor est souvent modifiée par l'existence d'un visor fossile dont la formation serait contemporaine de celle des grès littoraux quaternaires dont je parlerai au chapitre suivant.

B. — FACTEURS ÉCOLOGIQUES

1. Facteurs hydrodynamiques

1° Le mode

La Pointe Barn-Hill reçoit, par vent de Sud-Ouest, une houle réfractée par le récif de Soalara à l'entrée dans la baie de Saint-Augustin, mais dont la direction reste très voisine de celle de la houle au large et légèrement oblique par rapport à l'axe géographique de la pointe, de sorte que la rive Ouest de celle-ci se trouve légèrement plus exposée que la rive Est (v. fig. B, pl. 2).

A basse mer, l'amplitude des vagues à la pointe varie de 1,50 m. par temps calme à 3 à 4 m par mer agitée. Cette amplitude ne varie guère tant que la vague court parallèlement à la côte, mais elle diminue beaucoup lorsqu'elle

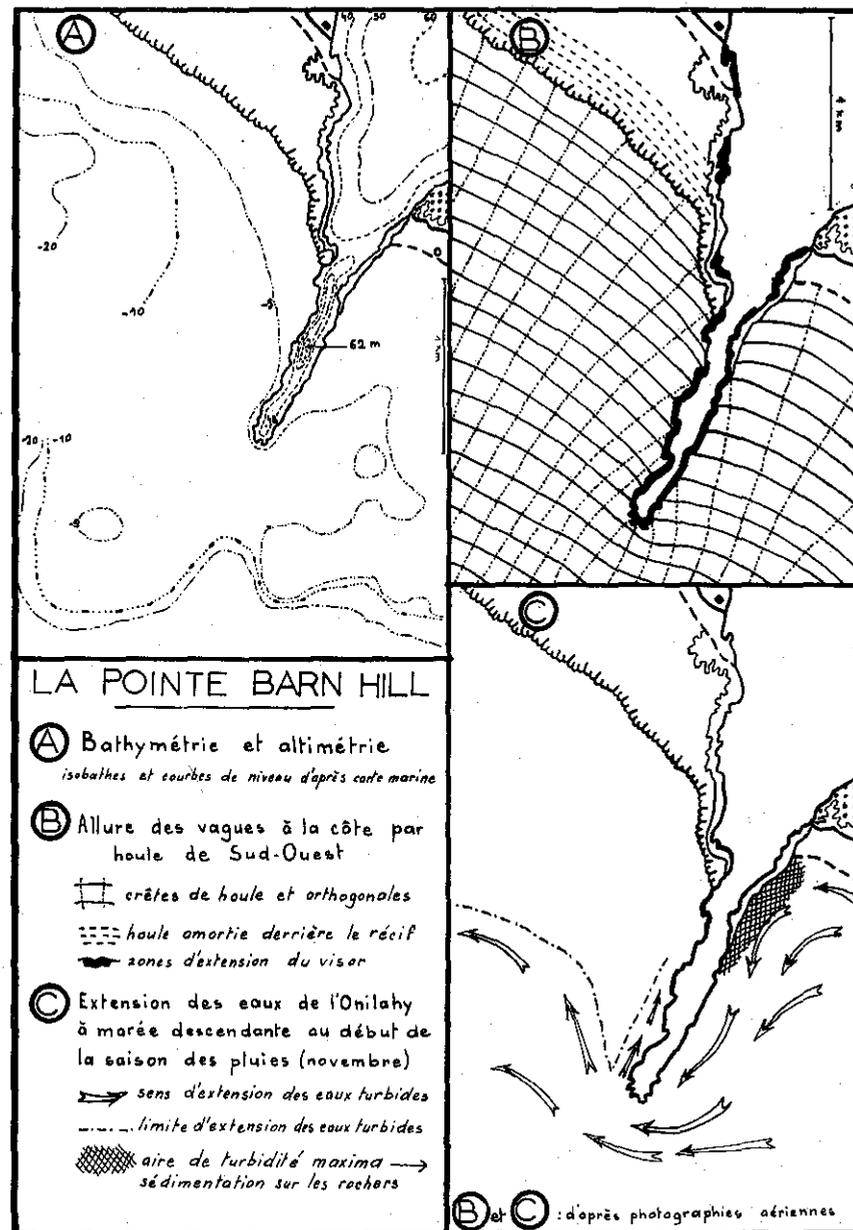


PLANCHE NO 2

atteint le point où le récif frangeant de Sarodrano s'appuie à la côte du côté Ouest et le point A où la ligne de falaise s'incurve du côté Est (v. fig. B, pl. 2).

On remarque que l'extension du visor est conditionnée par ce facteur agitation (v. fig. B, pl. 2). En effet le visor est absent dans les anses et dans les portions du littoral de mode abrité.

Les falaises pouvant être considérées dans l'ensemble comme verticales, il apparaît que, même à basse mer, les embruns soulevés par le déferlement à la côte, humectent la totalité de la zone intertidale, par mer moyennement agitée.

2° Les courants

Les courants influent très peu sur les peuplements par action directe, leur intensité étant très faible; néanmoins, ils sont importants parce que responsables de la formation d'une aire de sédimentation active au pied de la falaise, ainsi que nous le verrons plus loin.

Les seuls courants décelables par observation directe sont les courants de marée qui affectent l'ensemble de la Baie de Saint-Augustin et l'estuaire du fleuve Onilahy. Les observations directes et l'étude de photographies aériennes prises à des moments adéquats permettent de constater les faits suivants :

— les courants de jusant, dans la zone qui nous intéresse, longeant la plage sableuse de Saint-Augustin, viennent buter sur la racine de la Pointe Barn-Hill et suivent sa face Est. A l'extrémité de la pointe, ils continuent leur trajet vers le large sans affecter la face Ouest de celle-ci (v. fig. C, pl. 2);

— les courants de flot repoussent la masse d'eau dans l'estuaire selon une trajectoire inverse : les eaux longent le récif de Sarodrano, puis la Pointe Barn-Hill sans affecter la rive Est. Cependant, la teneur en matières en suspension varie d'un courant à l'autre. Les eaux de marée montante sont bien moins turbides que les eaux de jusant pour deux raisons : d'une part, il se produit une dilution des masses d'eaux turbides à l'étale de basse mer et d'autre part, les eaux qui intéressent la Pointe Barn-Hill à marée montante proviennent essentiellement des environs du récif de Sandrano.

2. Facteurs hydrologiques

1° La température

Les variations de la température des eaux baignant la Pointe Barn-Hill sont du même ordre que celles des eaux du large qui bordent le Grand Récif, c'est-à-dire qu'elles n'ont qu'une importance minimale vis-à-vis du peuplement. Si l'on considère les variations de température au niveau du substrat, on s'aperçoit qu'elles sont régies surtout par l'action du rayonnement solaire qui est fonction de la morphologie de ce substrat. En effet, on peut considérer que :

— l'échauffement du substrat par rayonnement solaire est maximal sur les replats horizontaux et toutes les surfaces faiblement inclinées;
— son intensité diminue si l'on considère les parois verticales ou subverticales des falaises d'abord, puis les parois des visors médiolittoraux.

2° La salinité

Je n'ai pas effectué de mesures de salinités de l'eau de mer, mais cependant un examen, même superficiel, montre l'importance que peuvent prendre les variations de ce facteur à l'échelle des saisons. En effet, durant la période des crues de l'Onilahy (de décembre à mars environ), la Pointe Barn-Hill baigne dans des eaux de salinité diminuée. Cependant nous verrons que ces eaux dessalées ne paraissent pas affecter le peuplement.

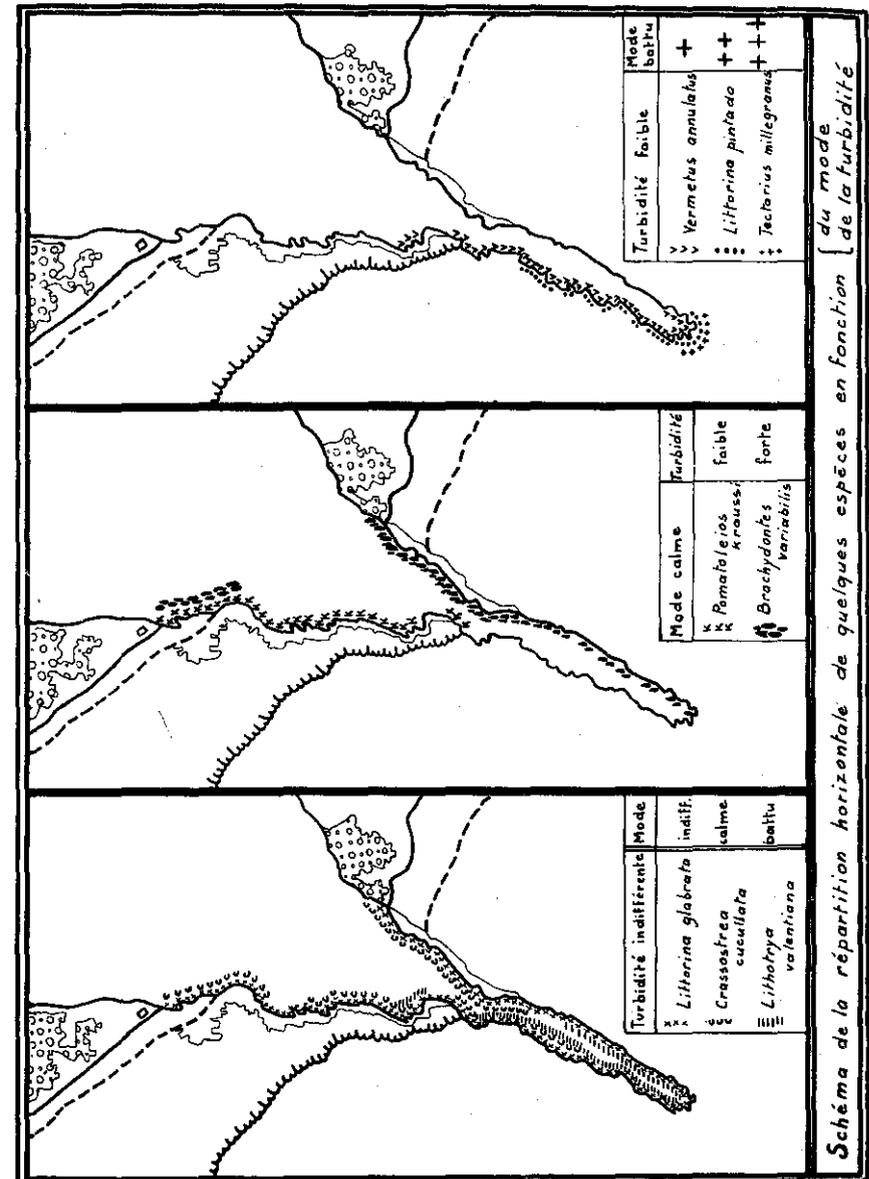


PLANCHE N° 3

Par contre, il convient de signaler un cas particulier de salinités aberrantes influençant le peuplement et dues aux écoulements d'eaux douces ou saumâtres en provenance du karst des terrains éocènes. Vers l'enracinement de la pointe s'observent des écoulements ou des sources, localisés en général en divers points au pied de la falaise et répartis des deux côtés de la pointe.

3° La turbidité de l'eau et la sédimentation

J'ai déjà fait allusion à ce facteur à propos de l'étude des courants. En effet, les courants de jusant ont pour effet d'amener des eaux turbides à la partie proximale de la falaise du côté Est, là où l'affaiblissement des actions hydrodynamiques crée des conditions favorables à la sédimentation des poudres et colloïdes.

Cette teneur en matières en suspension varie de façon saisonnière, puisqu'elle est liée aux crues du fleuve. A la période des crues, l'Onilayh charrie des eaux d'un rouge brique dû aux argiles latéritiques provenant de l'érosion de l'arrière-pays.

En résumé, on peut retenir que les calcaires de la Pointe Barn-Hill constituent des substrats de morphologie assez peu variable et soumis aux conditions écologiques suivantes :

- a) mode variant de : très battu à la pointe extrême, à : abrité au niveau du raccordement des falaises à la plage ;
- b) salinité et turbidité des eaux variant saisonnièrement ;
- c) sédimentation active sur la face Est de la pointe.

C. — LES PEUPELEMENTS

Comme on pouvait s'y attendre, on trouve à Barn-Hill les peuplements les plus complets de toute la région de Tuléar, et qui, de ce fait, pourront fournir des points de comparaison avec les peuplements intertidaux de substrats solides dans d'autres contrées tropicales. En effet, ils ne peuvent être modifiés par des facteurs tels que la proximité d'une plage de sable, l'hétérogénéité de surface des blocs rocheux, les écarts de température importants, ou les variations considérables des caractéristiques physico-chimiques de l'eau d'humectation ; cependant, on retiendra comme susceptible d'influer sur les aspects et la composition du peuplement, la présence d'une aire de sédimentation près de l'extrémité de la plage de Saint-Augustin.

Il apparaît alors que les causes des variations d'agencement et de composition des recouvrements algaux et animaux ne peuvent être que la plus ou moins grande exposition au ressac d'une part, à la lumière d'autre part. C'est-à-dire qu'une station donnée portera un peuplement conditionné principalement par le mode et par le développement du visor.

Nous prendrons comme fil directeur dans l'étude bionomique de la Pointe Barn-Hill, le sens croissant de l'influence du mode.

1. Les stations de mode abrité sur la face Est de la pointe

Les stations de mode abrité sur la face Est de la pointe (v. pl. n° 4) sont les rochers et les falaises qui se trouvent à une distance inférieure à 500 m. en partant du haut de la plage vers l'extrémité de la pointe. Du fait de la réfraction importante subie par la houle lorsqu'elle parvient à cet endroit, le mode y est très calme. De plus, les basses mers découvrent un estran rocheux plat et relativement large (de 5 à 30 m.) qui, pendant la moitié au moins de la durée du flot et du jusant, met la falaise et le plus grand nombre des rochers hors d'atteinte de l'humectation due aux embruns.

Par ailleurs, les écoulements d'eaux douces provenant du karst des terrains éocènes, comme je l'ai dit plus haut, ont une action sur la netteté de certaines zonations.

1° L'Etage supralittoral

L'Etage supralittoral reste seul représenté sur les roches au niveau où le visor vient se terminer, sur le haut de plage. Puis on le retrouve, toujours localisé à l'angle supérieur du visor ou à un niveau homologue, sur une hauteur d'environ 50 à 70 cm., tout au long du rivage.

Le peuplement de cet étage est très simple : les classiques Cyanophycées donnent souvent à la roche un aspect très érodé en « microlapiés ». Cette action dissolvante des Cyanophycées endolithes procure aux *Littorinidae* des anfractuosités où ils s'abritent durant les basses mers diurnes. Selon que ces anfractuosités sont plus ou moins dispersées, le coefficient de sociabilité des Littorines change : il passe de 1 lorsque le lapiés est uniforme ou lorsque la roche est plane, à 3 s'il n'y a que des fissures ou des cavités isolées. Le coefficient d'abondance-dominance des deux espèces de *Littorinidae* rencontrées (*Littorina glabrata* et *Tectarius malaccanus*) varie de $\Sigma 2$ à 1.

2° L'Etage médiolittoral

L'Etage médiolittoral présente une extension, fonction de l'importance du visor d'une part, et de la présence des « sources » d'autre part. Ce dernier facteur provoque une intrication complexe des constituants des Etages médio- et infralittoraux.

Normalement, le peuplement de l'Etage médiolittoral est relativement simple :

— une couverture de Cyanophycées d'espèces différentes de celles de l'Etage supralittoral, couvre la partie supérieure de l'Etage (A.D. = 3 à 4) (*) ;

— c'est précisément dans cette partie supérieure que se cantonnent deux *Patellidae* (*Tectura conoidalis* et *Helcioniscus rota*) (A.D. = 1, S. = 1), *Helcioniscus rota* se trouvant jusqu'au niveau des *Crassostrea cucullata*, mais toujours très disséminé. *Nerita plexa* est, de la même façon, localisée à la partie supérieure de l'Etage. On observe souvent sa remontée dans les fissures de l'Etage supralittoral. Le Cirripède *Chthamalus antennatus*, en abondance très réduite (A.D. = $\Sigma 1$ à 2 ; S. = 1 à 3) se retrouve du haut en bas de l'Etage mais se raréfie lorsqu'on arrive à la partie inférieure. Un autre Cirripède, *Balanus amphitrite*, ne se rencontre qu'en état de vitalité réduite, au niveau de la partie inférieure, c'est-à-dire de la zone à *Crassostrea cucullata* ;

— *Crassostrea cucullata* forme une ceinture continue dans la moitié inférieure de l'Etage médiolittoral. Son indice d'abondance-dominance varie de 3, dans la zone de plus grande abondance, à Σ dans la zone supérieure ;

— la petite espèce de *Mytilidae* *Brachydontes variabilis* s'observe en nombre, dans les fissures, au milieu de la couverture d'huîtres. Toutefois, l'abondance maximale s'observe dans les zones de « sources », au bas de la concavité du visor, et dans l'eau, de sorte que l'on peut difficilement attribuer cette espèce à l'un ou l'autre des deux Etages médio- ou infralittoral. Il est important de remarquer que *Brachydontes variabilis* est beaucoup moins fréquente, et même parfois absente, dès que la turbidité de l'eau diminue, comme c'est le cas par exemple sur la rive Ouest de la pointe (v. chap. suivant), de sorte que le facteur conditionnant sa présence semble être la grande teneur des eaux de haute mer en matières en suspension, cette grande teneur se réalisant parfaitement sur la face Est de la pointe, de même que sur la grande jetée du port de Tuléar (v. chap. IV).

Lorsque se produisent des écoulements d'eaux douces au pied de la falaise, la partie inférieure de l'Etage médiolittoral subit une transformation due à la remontée de la couverture algale de l'Etage infralittoral, et surtout à la prolifération des Ulves et Entéromorphes.

(*) A. D. signifie : indice d'abondance-dominance cette abréviation sera utilisée tout au long de ce mémoire.

De même S. signifiera : sociabilité.

La faune vagile de l'Etage médiolittoral comprend deux espèces intéressantes :

— le Brachyoure *Grapsus tenuicrustatus*, espèce très agile, capable de sauter d'un rocher à l'autre et de courir très vite, broute pendant l'étape de basse mer les algues des rochers. A propos de sa répartition, il faut noter que ce Brachyoure n'apparaît que vers l'extrême limite de la zone que nous avons définie comme étant de mode calme ; en fait, on le trouve plutôt dans les modes battus ;

— un lézard non encore déterminé, de 10 à 15 cm de long, de couleur gris métallique à noir, lui aussi extrêmement agile, se trouve également au bas de l'eau de façon très constante à basse mer. Il s'agit bien entendu, d'un animal terrestre, mais il est probable qu'il ne se trouve qu'au voisinage des rivages rocheux où il effectue des incursions nutritielles.

3° L'Etage infralittoral

Comme je l'ai dit plus haut, l'Etage infralittoral est représenté par un peuplement algal ras, couvrant toute la plateforme rocheuse découverte à basse mer, ainsi que la partie inférieure de la concavité du visor ; ce revêtement comprend une forte proportion de *Gélidiales* (2 espèces), une espèce du genre *Polysiphonia*, mais, au niveau des « sources », il est essentiellement formé de deux espèces d'*Ulvacées*.

Le peuplement animal est pauvre : une sédimentation abondante de sables et de poudres forme, avec le tapis d'algues, une sorte de feutrage qui rend difficile la fixation d'animaux sessiles. On observe pourtant deux catégories d'animaux :

- des *Paguridae* (*Clibanarius longitarsus*) et
- des animaux foreurs de substrat, Sipunculides et Pelécypodes, qui n'entrent pas dans le cadre de cette étude.

On y trouve aussi d'assez nombreuses *Nerita albicilla*, et, sur les rochers occupés par le gazon algal infralittoral, des individus rares et petits de *Balanus amphitrite*, *Chthamalus antennatus* et *Crassostrea cucullata*.

Ce phénomène de pénétration d'animaux des hauts niveaux, dans les stations de mode très calme des zones inférieures, a été signalé par DAY et MORGAN dans les estuaires d'Afrique du Sud et par Margaret KALK à Inhaca.

Sous certains blocs formant des surplombs, on retrouve, bien moins développés que sur la face Ouest de la pointe, des formations de *Sabellaria spinulosa*, en bourrelets ou en couverture mince.

Les fissures de la roche abritent des Gastéropodes prédateurs, de la famille des *Muricidae* : *Ricinula marginata* et *Ricinula morus*.

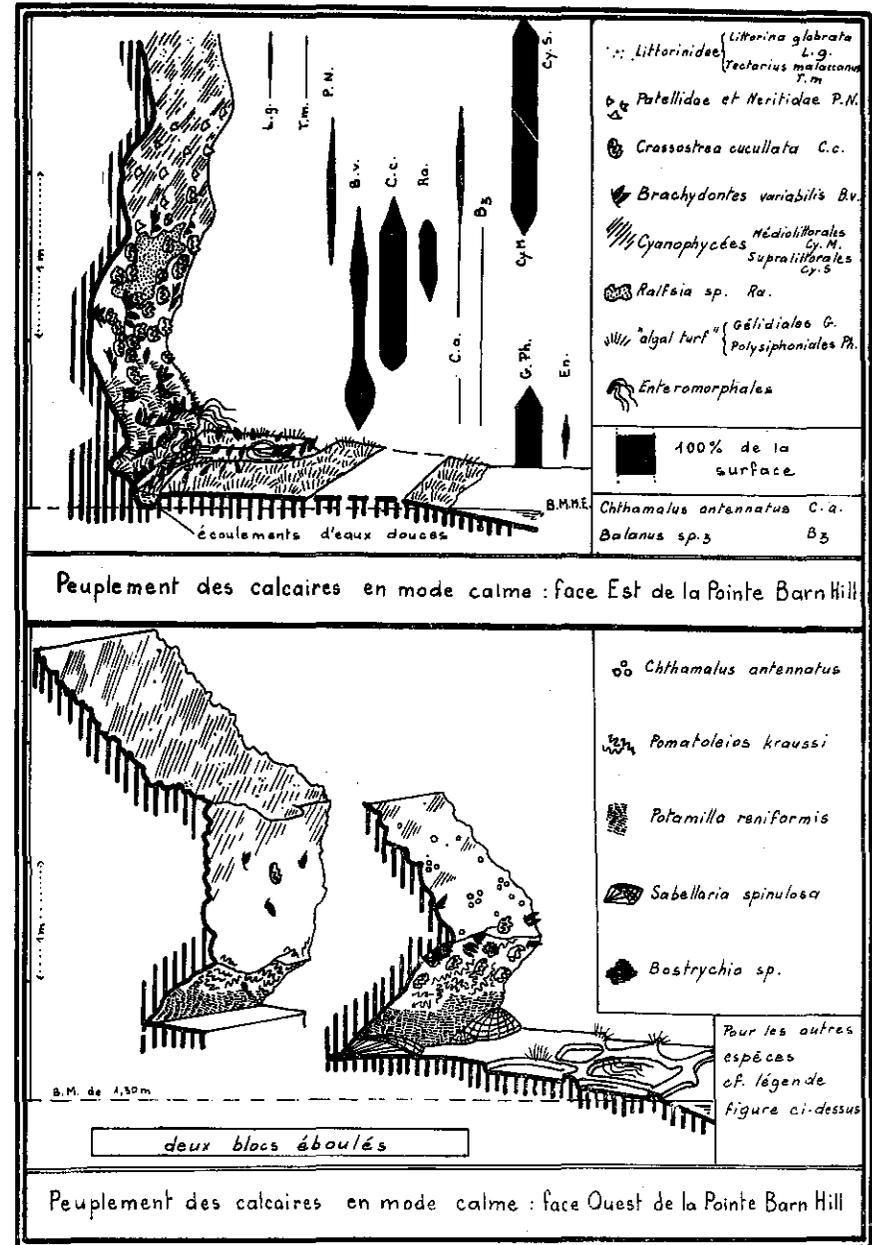
Un élément curieux de la faune infralittorale est constitué par le *Blenniidae* *Salarias edentulus*, dont le comportement rappelle celui du Périophtalme de la mangrove : il opère des incursions nutritielles sur les rochers émergés à marée basse, et est capable de sauter d'un rocher à l'autre en s'appuyant sur sa queue. A la moindre alerte, il saute à l'eau avec beaucoup d'agilité.

2. Stations de mode abrité sur la face Ouest de la pointe

Les stations de mode abrité sur la face Ouest sont celles qui sont situées à l'abri du récif frangeant de Sarodrano. Les conditions écologiques qui règnent sur ce rivage sont sensiblement les mêmes que sur l'autre face de la pointe, à deux exceptions près :

- la turbidité de l'eau est bien moindre à l'Ouest et
- la dessalure saisonnière des eaux se fait beaucoup moins sentir.

Par ailleurs, les actions érosives semblent avoir été plus importantes sur cette face Ouest ; elles ont laissé en place des blocs éboulés souvent très gros (de 1 à 30 cm³). De par leur présence, ces blocs vont affecter la répar-



tition des espèces car ils protègent la falaise et portent un peuplement propre sur lequel n'intervient pas l'action d'un visor non encore formé.

1° L'Etage supralittoral

L'Etage supralittoral ne présente pas d'originalité par rapport à ce que l'on peut observer sur l'autre face de la pointe, sauf dans son extension verticale qui atteint ici 1,50 m. La couverture de Cyanophycées est toujours présente, et on retrouve aussi les *Littorinidae Littorina glabrata* et *Tectarius malaccanus*. A ces deux espèces s'ajoutent des individus en nombre bien inférieur de *Risella isselli* (A.D. ne dépassant pas Σ_1 ; S. = 1). La présence de *Ligiidae Ligia sp. 2* a été décelée mais seulement la nuit.

2° L'Etage médiolittoral

L'Etage médiolittoral est ici beaucoup plus évident et sa zonation plus nette que dans la station précédente. Ainsi, bien que la ceinture de *Chthamalus antennatus* ne soit pas constante, elle s'étend, aux endroits où elle existe, sur une aire aux limites inférieure et supérieure très bien définies. La séparation de l'Etage médiolittoral en deux zones est, de la sorte, particulièrement évidente.

a) La zone supérieure ne se reconnaît facilement que grâce à la présence de *Chthamalus* qui forment d'ailleurs pratiquement le seul peuplement animal sessile de cette zone. Ces Cirripèdes comprennent en fait trois espèces : *Chthamalus antennatus* est la plus fréquente (A.D. = Σ_2 à 2); *Elminius modestus* forme des peuplements moins denses (de Σ_1 à 1). Cette espèce semble, d'une part se cantonner aux zones les plus calmes et, d'autre part, tolérer de fortes insulations : elle prend la place de *Chthamalus antennatus* lorsque le substrat forme une arête exposée. La troisième espèce, *Tetraclita rosea*, ne se trouve qu'en accompagnatrice de *Chthamalus antennatus*, avec une faible densité (de Σ_1 à Σ_3 ; S. = 4 à 5).

De façon générale, cette zone supérieure ne porte aucun peuplement algal, en dehors des plaques localisées de Cyanophycées médiolittorales et de quelques touffes de *Bostrychia sp.*, quand le substrat présente un surplomb suffisant.

b) La zone inférieure se reconnaît à l'existence relativement constante d'une ceinture de *Crassostrea cucullata*, dont la densité n'est jamais aussi forte que sur l'autre face de la Pointe Barn-Hill (A.D. ne dépasse jamais 1). Cette zone est encore peuplée de :

— *Brachydontes variabilis*, ici encore exclusivement cantonnée aux fissures ;

— *Pedalion nucleus* se limite aussi aux anfractuosités mais cette espèce ne semble jamais s'étendre plus bas que l'Etage médiolittoral, contrairement au *Brachydontes* (A.D. = Σ_1 à Σ_2 . S. = 2 à 3) ;

— les touffes de *Bostrychia sp.* se rencontrent régulièrement dans les zones d'ombre, à l'abri d'auvents des roches ; à ces endroits très abrités de la lumière, le coefficient d'abondance-dominance de cette espèce atteint 3 à 4 (S. = 4 à 5).

Quelques espèces mobiles, notamment des Crustacés et des Gastéropodes se rencontrent aussi dans l'ensemble de l'Etage médiolittoral. Ce sont :

— le Décapode *Grapsus tenuicrustatus*, moins abondant que dans les zones plus exposées ;

— le Chiton *Acanthopleura spinigera*, de 5 à 7 cm de longueur, espèce que je n'ai trouvée que dans les stations de mode calme de part et d'autre de la langue de sable de Sarodrano. Quand ce Chiton dépasse une taille de 2 à 3 cm., ses plaques dorsales sont fortement corrodées et leur ornementation devient invisible (A.D. = $1/5$ m² env.) ;

— le Pulmoné *Oncidiidae Oncidium peroni* se rencontre encore plus rarement que l'*Acanthopleura*. Cette espèce semble inféodée aux zones calmes sans préférence de substrat ; on en trouve des représentants sur la

surface des sédiments vaseux de la mangrove, et j'en ai trouvé aussi de petits individus dans les anfractuosités de certains blocs de la levée détritique du récif, mais je n'ai pu déterminer si, comme je le pense, il s'agit d'une variété de la même espèce, ou même d'une espèce différente ;

— les *Patellidae Helcioniscus rota* et *Tectura conoidalis* sont rares (A.D. = Σ_1) dans cette zone aussi bien que dans la précédente ;

— le *Muricidae Ricinula morus* (A.D. = Σ_1) semble être prédateur des peuplements de Cirripèdes thoraciques.

3° L'Etage infralittoral

L'Etage infralittoral est constitué de deux types distincts de peuplements :

a) Celui des faces verticales des blocs de l'estran présente la zonation la plus schématique et la plus nette.

b) Celui du socle rocheux horizontal se trouve modifié par la morphologie de ce socle : il s'agit en effet du curieux système de vasques peu profondes dont j'ai parlé plus haut.

Comme la zonation verticale des espèces se fait à peu près dans cet ordre, nous étudierons d'abord le peuplement des faces verticales des blocs et seulement ensuite celui des flaques du substrat horizontal.

Le trait le plus frappant du peuplement des pans verticaux est la succession de plusieurs zones à Polychètes sessiles visibles sur les faces verticales des blocs.

I) La première de ces zones, haute de 5 à 30 cm., forme une transition entre les Etages médio- et infralittoraux ; en effet, les plages du *Serpulidae Pomatoleios crosslandi* qui la constituent se rencontrent aussi dans la ceinture de *Crassostrea cucullata*. Or nous verrons plus loin que ce peuplement de *Serpulidae* ne représente qu'un faciès de mode calme indépendant des Etages médio- et infralittoraux. Notons par ailleurs que ces plages sont limitées aux aires abritées de la lumière (A.D. = 3 ; S. = 4).

II) Sous les surplombs, une nouvelle zone succède à la précédente vers le bas, sur une bande de 20 à 50 cm de large ; le *Sabellidae Potamilla reniformis* revêt la roche de ses placages denses (A.D. = 5 ; S. = 5). On remarque que cette espèce est strictement localisée aux parois verticales et même légèrement surplombantes. En effet, elle est absente au bas des visors de la falaise où se retrouvent les ceintures à *Pomatoleios* et à algues infralittorales. Aux endroits où le ressac se fait un peu plus sentir, le peuplement de cette zone est complété par quelques espèces telles que :

— une *Actinia* non déterminée, de couleur noire, rayée de rouge verticalement et aux tentacules brun foncé (A.D. = Σ_1 ; S. = 1) ;

— des Eponges encroûtantes diverses, non encore déterminées, dans les anfractuosités (A.D. = Σ_3 ; S. = 3) ;

— une espèce d'algue du genre *Botryocladia* occupant les espaces laissés libres par les *Potamilla* (A.D. = 1 ; S. = 3) ;

III) Au contact du substrat horizontal se développent des massifs de *Sabellaria spinulosa* var. *alcocki* dont les constructions se présentent sous la forme de bourrelets et de coussinets de 5 à 30 cm. de haut. La localisation de ces bourrelets semble liée à une conformation particulière du substrat plutôt qu'à un niveau altitudinal précis : dans les limites d'humectation déterminées, ces bourrelets occupent le creux des dièdres formés par les blocs éboulés sur le substratum. Cette position s'explique peut-être par le fait que la structure en dièdre favorise la rétention des particules sableuses nécessaires à l'édification des massifs de *Sabellaria*.

Une autre espèce intéressante de *Sabellariidae* est *Idanthyrsus pennatus* dont on trouve quelques tubes, larges de 3 à 5 mm et enroulés en spirales plus ou moins régulières, sur les roches abritées. Cette espèce, abondante en Afrique du Sud, se trouve ici au voisinage de sa limite Nord de répartition.

Les vasques ménagées dans les substrats horizontaux abritent une faune

vagile très caractéristique de ces biotopes infralittoraux en mode calme : le *Blenniidae Salaria edentulus*, et trois espèces de *Paguridae* (*Clibanarius longitarsus*, *Calcinus elegans*, *Calcinus laevimanus*). Fait remarquable, le fond des vasques ne porte pratiquement aucun peuplement sessile.

Lorsque ce système de vasques n'est pas très développé (quand le substrat possède une certaine pente) le peuplement infralittoral est représenté par le même revêtement algal ras à Gélidiales et *Polysiphonia* que l'on observe dans les stations abritées de la face Est de la pointe.

Cependant la présence de Mélobésiées est ici plus fréquente et marque une transition vers ce qu'on observe dans les modes plus exposés où les Mélobésiées sont abondantes.

Le peuplement animal est toujours aussi pauvre que sur la face Est mais il n'y a plus d'interférences entre les peuplements médiolittoraux et infralittoraux.

Remarques sur le comportement de quelques espèces animales de la zone intertidale

La facilité d'accès de cette face Ouest de la Pointe Barn-Hill nous a permis d'y effectuer des marées de nuit. Il m'a paru intéressant de noter quelques comportements particuliers d'animaux vagiles pendant les basses mers nocturnes.

1) Les Isopodes *Ligiidae*, dont il est impossible de déceler la présence pendant la journée, sortent des fissures où ils se cachaient ; on en voit de 1 à 5 par m² sur les roches supra- et médiolittorales de mode calme près de la plage.

2) *Littorina glabrata* et *Tectarius malaccanus* se conduisent de façon analogue. Alors que pendant les basses mers diurnes ils se concentrent en foules denses dans les fissures de la roche supralittorale, ils effectuent durant la nuit des déplacements sur toute la hauteur des étages supra- et médiolittoral : on les voit jusque sur le sable, progressant les uns derrière les autres sur le « chemin » de mucus déposé par le premier individu de la file. Ce type de comportement est plutôt celui des *Littorina glabrata*, les *Tectarius malaccanus* se cantonnant à un niveau supérieur. La densité apparente des populations de *Littorinidae* durant la nuit, est deux à trois fois supérieure à celle que l'on observe pendant la journée.

3) *Nerita polita*, qui pendant la journée est très rares sur les rochers, et reste enfoui sous quelques centimètres de sable, au pied même des aplombs rocheux, se trouve pendant la nuit sur les rochers médiolittoraux à raison de 3 à 10 individus par m². Un autre *Neritidae*, *Nerita neritopsoides*, moins rare le jour que *Nerita polita* mais cependant peu fréquent, se rencontre la nuit aux mêmes endroits et avec la même abondance que *Nerita polita*.

4) Sur les blocs du replat rocheux inférieur, *Cerithium coerulescens*, *Cerithium petrosum* et *Nerita albicilla* montrent un comportement du même ordre.

Tous ces déplacements, de même que ceux qu'effectuent les Anomoures *Coenobita rugosa* sur la plage, sont liés à l'activité trophique de ces animaux. (Le comportement des Brachyours *Ocypode spp.* est analogue). Il est curieux de constater que les différents Gastéropodes cités ci-dessus, qui se répartissent au repos dans des étages différents, se retrouvent en abondance, la nuit, sur les Cyanophycées médiolittorales. Il serait intéressant de se rendre compte, par l'étude de leurs comportements et de leurs contenus stomacaux, si ces espèces ont des régimes alimentaires voisins.

3. Les stations de mode battu sur la face Est de la Pointe Barn-Hill

On est frappé, quand on progresse vers l'extrémité de la Pointe Barn-Hill, par le caractère schématique de la zonation, caractère qui est une

conséquence directe de l'uniformité morphologique du substrat ; en effet, à partir d'une distance d'environ 600 m. de l'extrémité de la pointe, l'estran rocheux horizontal disparaît, et la falaise ne présente plus d'autre accident que le visor. Celui-ci ne montre de variations que dans son importance et quelque peu dans sa forme, de sorte que des stations régulièrement réparties comme celles de la planche 5, nous montrent les variations du peuplement en fonction d'un seul facteur : le mode.

L'étude du peuplement consistera à montrer, pour chaque étage, les variations qu'entraîne dans la zonation le changement d'exposition à la houle.

1° L'Etage supralittoral

L'Etage supralittoral se trouve limité à l'angle supérieur du visor et à une bande rocheuse située immédiatement au dessus de ce dernier.

Son extension verticale varie selon l'orientation locale du substrat par rapport à la direction de la houle ; alors que, sur une paroi verticale orientée dans le sens de propagation de la houle, la bande supralittorale est large d'environ 1 m, dans le cas d'un dièdre rentrant recevant la houle, elle peut atteindre 2 à 3 m.

Quant à la composition faunistique et floristique, on n'observe guère de changements par rapport à ce que nous avons étudié en mode calme.

— Le peuplement algal est toujours formé de Cyanophycées endolithes, mais localement apparaissent quelques touffes d'une espèce ramifiée du genre *Scytonema*.

— Les deux seules espèces animales rencontrées sont des *Littorinidae*, *Littorina glabrata* et *Tectarius malaccanus*.

2° L'Etage médiolittoral

L'Etage médiolittoral montre de nombreuses originalités par rapport à ce qui s'observe en mode calme.

Sa localisation est déterminée par la morphologie de la portion du littoral qu'il peuple ; en fait, il occupe la quasi totalité de la concavité du visor sur une hauteur variant entre 0,80 m et 1,50 m.

Son peuplement surtout est remarquable par une pauvreté relative en espèces animales susceptibles de caractériser un Etage défini. Le développement de quelques espèces d'algues permet pourtant de reconnaître une zonation homologue de celle que nous avons observée en mode calme.

a) La zone supérieure.

Si l'on se réfère aux mêmes critères bionomiques de localisation que nous avons utilisés dans les stations de mode calme, cette zone supérieure est difficilement discernable. En effet, le Cirripède *Chthamalus antennatus* qui nous a servi de repère précédemment est pratiquement absent ; quelques rares individus subsistent en état de vitalité réduite. Cette rareté semble imputable à l'action dissolvante des Cyanophycées sur les tests des Chthamales, action accrue par l'agitation de l'eau dans ces stations exposées.

Les mêmes Cyanophycées indéterminées forment l'essentiel de la couverture algale. Leurs thalles, qui couvrent le substrat à 100 %, sont en continuité avec ceux des espèces supralittorales ; mais le changement d'espèce se remarque, d'abord par un changement de coloration (la partie externe du thalle donne à la roche une teinte bistre au lieu de la teinte grisâtre produite par les espèces supralittorales), et ensuite, par l'action corrosive particulière qu'exercent les Cyanophycées médiolittorales ; cette action est, à mon avis, le principal agent de formation du visor.

Le peuplement algal comprend en outre une ceinture très constante de *Bostrychia sp.*, dont l'extension est fonction de l'ombre portée par les surplombs du visor ou par tout écran partiel :

— par exemple, la figure 29, planche 5 montre comment des touffes de *Bostrychia* se développent dans des cuvettes situées sur la partie inférieure de la concavité du visor, cuvettes qui sont abritées du rayonnement solaire par des rebords rocheux en relief. Par ailleurs, la densité des touffes de *Bostrychia* croît en fonction du mode (A.D. atteint 3 à 4 aux stations les plus exposées; S. = 4 à 5).

On remarque aussi la présence d'une espèce du genre *Catenella* (*opuntia*) en touffes peu denses dans les crevasses et anfractuosités de la frange supérieure de l'Etage médiolittoral.

Le peuplement animal de cette zone supérieure est très pauvre et ne comporte que quelques espèces mobiles, essentiellement des Gastéropodes :

— les Prosobranches *Patellidae*, *Helcioniscus rota* et *Tectura conoidalis* (limitée aux stations les plus exposées);

— le Pulmoné *Siphonaria madagascariensis* dont je n'ai trouvé des exemplaires, très rares d'ailleurs, que dans ces stations exposées de la Pointe Barn-Hill. Ces différentes espèces patelliformes se nourrissent de Cyanophycées;

— le genre *Nerita* est représenté dans les fissures par quelques individus de *Nerita undata*.

b) La zone inférieure.

La zone inférieure présente elle aussi des différences par rapport à la description que nous en avons faite dans les modes calmes :

— la bande de *Crassostrea cucullata* qui nous a permis de repérer aisément cette zone inférieure dans les deux stations précédentes, est progressivement éliminée, à partir de l'endroit où l'amplitude de la houle à la côte, par légère brise de Sud-Ouest dépasse 30 à 40 cm.

Lorsque le visor n'est pas encore complètement formé (v. fig. 26, pl. 5), on observe sur les parois verticales une zone de Mélobésiées encroûtantes indéterminées couvrant la roche à un taux de 10 à 50% (A.D. de 1 à 3; S. = 3), sur 30 à 50 cm. Une couverture partielle, d'importance à peu près analogue, de *Ralsia* sp., succède aux Mélobésiées vers le bas de l'Etage médiolittoral.

Au fur et à mesure que le visor se développe et que l'amplitude du ressac augmente, on voit disparaître la ceinture de Mélobésiées. En effet, la diminution d'éclairement au fond du visor ne permet plus à ces algues de subsister. Elles se trouvent remplacées par une couverture d'algues diverses qui comprend essentiellement des espèces gazonnantes de moins de 10 cm. de long :

— une espèce du genre *Caulacanthus*, dont le taux de recouvrement augmente en même temps que l'amplitude du ressac; de 20 à 30% (A.D. = 2; S. = 3) au début du visor, le taux de recouvrement passe à 80% vers l'extrémité de la pointe (stations [30] [36] [37]);

— la Phéophycée *Ralsia* sp. des stations de la falaise verticale disparaît peu à peu, en raison inverse du développement de *Caulacanthus*;

— une espèce de Cladophorales se rencontre par plages isolées (A.D. = Σ_1 S. = 3), dans la partie supérieure de la zone à *Caulacanthus*;

— deux espèces de Rhodophycées contribuent pour une faible part (A.D. = Σ_2 à Σ_3 ; S. = 1) à la formation de ce tapis algal : la Géliidiale n° 2 et la Cérámiale n° 2.

Le peuplement animal de cette zone est plus riche que celui de la partie supérieure. En effet, les Cyanophycées n'exerçant plus leurs actions corrosives, nous retrouvons ici les *Chthamalus antennatus* en peuplements de faible densité, (A.D. de Σ_3 à 2; S. = 2) densité qui correspond à peu près à celle des *Chthamales* dans la zone inférieure de l'Etage médiolittoral de mode calme.

Tetraclita serrata, autre Cirripède de l'Etage médiolittoral, possède une répartition verticale complémentaire de celle des *Chthamalus antennatus* : au fur et à mesure que cette dernière espèce se raréfie vers le bas, le nombre

de *Tetraclita* augmente et continue de croître légèrement alors que les *Chthamalus* ont entièrement disparu. Il est d'ailleurs à noter que les *Tetraclita serrata* se retrouvent à un niveau inférieur à celui qu'atteint l'ensemble des espèces médiolittorales; *Tetraclita serrata* en effet, de même que *Tetraclita porosa*, sa vicariante des modes battus, possède un test assez élevé et protège de la corrosion la portion de substrat sur laquelle elle se développe et qui la surélève par rapport à la courte strate algale de l'Etage infralittoral, de sorte qu'elle ne bénéficie pas, à marée basse, de l'humectation conservée par cette même strate algale. Nous retrouverons un exemple très net de cet effet en étudiant le peuplement des grès quaternaires d'Ifaty (chap. III).

Les autres espèces animales de cette zone inférieure de l'Etage médiolittoral sont : *Helcioniscus rota*, *Tectura conoidalis*, *Siphonaria madagascariensis*, les Gastéropodes prédateurs *Ricinula marginata* et *Purpura rudolphi*, les Pélécytopodes *Crassostrea cucullata* (se rencontre très rarement) et *Brachydontes variabilis*, le Brachyoure *Grapsus tennicrustatus*.

3° L'Etage infralittoral

L'Etage infralittoral possède une limite supérieure assez difficile à déterminer.

En effet la zone inférieure de l'Etage médiolittoral ou « zone à *Caulacanthus* » se poursuit en général au-delà de l'angle saillant qui marque la fin du visor. Le remplacement de *Caulacanthus* sp. par les espèces de Rhodophycées infralittorales ne se fait que progressivement. Néanmoins, un examen plus attentif rend perceptibles les éléments floristiques et faunistiques caractéristiques du peuplement infralittoral, et permet de situer, de manière générale, la limite supérieure de l'Etage environ à la moitié du replat horizontal du visor.

Les éléments du peuplement sont :

— une couverture algale rase (5 à 10 cm au maximum), essentiellement à base de Géliidiales indéterminées, et dont le taux de recouvrement varie entre 20 et 50% (A.D. = 3; S. = 4). Aux deux espèces de Géliidiales représentées (*Gelidium* sp et Géliidiale n° 2), s'ajoutent la Cérámiale n° 3 et la *Polysiphonia* sp. Un élément très important de cette couverture est l'espèce *Gigartina crassa* qui forme localement des placages très denses;

— une strate crustacée de Mélobésiées recouvre fréquemment 80% de la surface du substrat;

— cette dernière strate est interrompue par les orifices d'un abondant système d'excavations (v. fig. B, pl. 5). Les auteurs de ces excavations sont des Sipunculides indéterminés et essentiellement des Cirripèdes pédonculés *Polyaspidae Lithotrya valentiana*, accompagnés de l'espèce commensale, le *Tetraspidae Ibla quadrivalvis*. La surface occupée par les orifices des cavités de *Lithotrya* est souvent considérable (50% à 80% de la surface totale du substrat) et l'action de cet animal est certainement un agent important de la destruction du substrat rocheux. Le peuplement des cavités creusées puis abandonnées par cette espèce est relativement complexe et comprend :

— les *Mytilidae Brachydontes variabilis*, *Septifer bilocularis*, *Lithophagus* cf. *teres*, qui creuse lui aussi des cavités mais est ici beaucoup plus rare que sur l'autre rive de la pointe);

— de petits Pélécytopodes *Arcidae* : *Arca lima* et *Arca fusca*;

— des Polychètes *Polydoridae* qui ajoutent sans doute leur action à celle des autres foreurs.

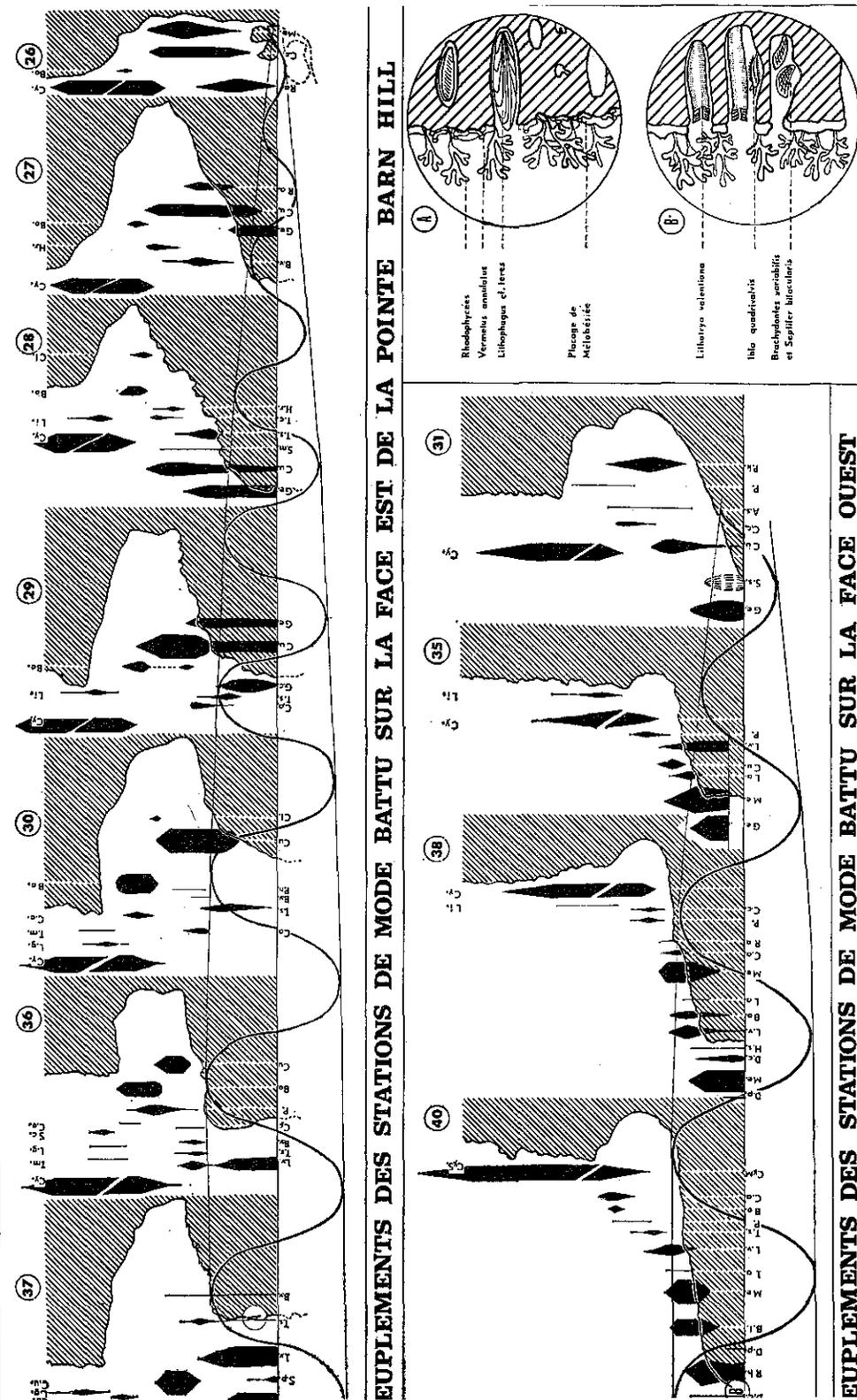
Le peuplement animal comprend encore, aux endroits qui ne portent pas de perforations, des éponges encroûtantes peu épaisses, de couleur jaunâtre ou rouge, ressemblant à des Halichondrines, atteignant des taux de recouvrement de 10 à 20% vers le niveau de B.M.V.E., (A.D. = 2 à 3; S. = 2).

Une espèce d'Hydraire, *Dynamena cristoïdes* suit la même répartition avec une densité moindre (A.D. = Σ_3 ; S. = 2 à 3).

PLANCHE N° 5
(Légende)

- A.s. : *Acanthopleura spinigera*
 Bo. : *Bostrichia* sp.
 B.t. : *Balanus tintinabulum*
 B.v. : *Brachydontes variabilis*
 C.a. : *Chthamalus antennatus*
 C.c. : *Crassostrea cucullata*
 Cl. : Cladophorales
 C.o. : *Catenella opuntia*
 Cu. : *Caulacanthus* sp.
 Cy. : Cyanophycées
 { Supralittorales
 { Médiolittorales
 D.c. : *Dynamena crisioides*
 D.p. : *Dictyota pardalis*
 G.c. : *Gigartina crassa*
 Ge. : Géliodiales
 H.s. : *Hymeniacion sanguinea*
 L.a. : *Laurencia* sp.
 Li. : Littorinidae
 { L.g. : *Littorina glabrata*
 { T.m. : *Tectarius malaccanus*
 L.v. : *Lithotrya valentiana*
 Me. : Mélobésiées
 P. : Patellidae
 { H.r. : *Helcioniscus rota*
 { T.c. : *Tectura conoidalis*
 P.k. : *Pomatoleios kraussi*
 P.n. : *Pedalion nucleus*
 Ra. : *Ralfsia* sp.
 Rh. : Rhodophycées
 S.m. : *Siphonaria madagascariensis*
 S.s. : *Sabellaria spinulosa*
 Sp. : Spongiaires
 Scytonema : Sc.
 T.s. : *Tetraclita serrata*

Nota : 1. L'amplitude de la houle dans chaque station est indiquée par l'amplitude de la courbe sinusoïdale.
 2. Les stations sont affectées d'un numéro correspondant à celui qui est porté sur le tableau général de relevés.



EUPLEMENTS DES STATIONS DE MODE BATTU SUR LA FACE EST DE LA POINTE BARN HILL

EUPLEMENTS DES STATIONS DE MODE BATTU SUR LA FACE OUEST

L'élément vagile de la faune infralittorale est représenté notamment par des Crustacés Brachyours tels que les *Xanthidae Eriphia sebana*, *Eriphia smithi*, *Epixanthus frontalis*, le *Grapsidae Percnon demani* et par quelques représentants du *Blenniidae Salarias edentulus*.

4. Les stations de mode battu sur la face Ouest de la Pointe Barn-Hill

Il y a peu de variations entre les peuplements de ces stations de la face Ouest et ceux que nous venons d'étudier sur la face Est de la même pointe.

Toutefois, ainsi que nous l'avons déjà mentionné, deux facteurs agissent, avec des modalités différentes, selon que l'on observe, l'une ou l'autre face de la pointe : l'agitation et la turbidité de l'eau. L'orientation des houles dominantes de Sud-Ouest est telle que l'amplitude maxima du ressac affecte l'extrême pointe, plus particulièrement sur la face Ouest. Par ailleurs l'orientation des courants de décharge de l'Onilahy est telle que la turbidité de l'eau est, de façon générale, bien moindre du côté Ouest.

Ces faits expliquent l'apparition d'espèces caractéristiques des modes très battus telles que les *Littorinidae Littorina pintado* et *Tectarius millegranus* et d'espèces ne tolérant pas la présence de matières organiques abondantes en suspension dans l'eau, comme le Gastéropode *Vermetus sp.* et le Zoanthaire *Palythoa sp.* Nous allons voir quels sont les changements à noter, de ce fait, dans les différents Etages.

1° L'Etage supralittoral

Hormis son extension verticale accrue, du fait de la grande amplitude du ressac (cette extension atteint 2 à 3 m.), le seul changement à signaler dans l'Etage supralittoral réside dans la composition faunistique du peuplement : deux espèces de *Littorinidae Littorina pintado* et *Tectarius millegranus* s'ajoutent aux habituels *Littorina glabrata* et *Tectarius malaccanus*. Ces peuplements de *Littorinidae* restent très peu denses (A.D. de Σ_1 à Σ_3 ; S. = 1).

2° L'Etage médiolittoral

L'Etage médiolittoral ne montre guère de changement par rapport aux stations exposées déjà étudiées. On note cependant que *Nerita undata*, caractéristique des modes battus, devient remarquablement constant. On remarque aussi que la ceinture de *Bostrychia sp.* s'estompe et devient moins constante. Ceci est dû au développement moindre du visor sur cette face Ouest.

Comme sur l'autre face de la pointe, des placages de Mélobésiées et de *Ralfsia sp.* apparaissent lorsque le degré d'exposition diminue. La Phéophycée *Ralfsia sp.* se trouve d'ailleurs préférentiellement sur des rochers où se produisent des suintements d'eau douce.

3° L'Etage infralittoral

L'Etage infralittoral subit, par rapport à la face Est, beaucoup plus de modifications ; la plus frappante est l'existence d'une strate du Gastéropode *Vermetus annulatus* qui forme un mince placage sur la roche, avec un recouvrement de 30% à 100% sur une épaisseur de 4 à 10 mm. (A.D. = 3 à 4 S. = 4 à 5). Cette espèce de petite taille s'enroule dans le plan horizontal de sorte qu'elle reste collée à la roche et ne présente pas d'activité proprement constructive. On retrouve cette strate sous le même aspect dans tous les peuplements d'eaux pures de la région de Tuléar (blocs de la levée détritique du Grand Récif, fondations de balises de signalisation etc.). Dans le cas présent, où l'action de la lumière se fait nettement sentir, les tests morts des Vermets sont souvent recouverts par la strate normale de Mélobésiées, ce qui les rend difficilement visibles.

Cette même exigence à l'égard de la pureté de l'eau est valable pour justifier la présence de divers Coelentérés trouvés à quelques exemplaires sur le replat horizontal :

- une espèce non déterminée de Madréporaire ;
- une espèce de Zoanthaire du genre *Palythoa* ;
- une espèce d'Actiniaire d'assez grosse taille (2 cm).

Le peuplement algal s'enrichit de quelques espèces : une Céramiale (Céramiale n° 1) aux iridescences très remarquables, un *Pseudochondrus sp.* qui se trouve assez abondamment vers le niveau de l'eau (strate élevée, A.D. = Σ_1 à 2 ; S. = 1 ou 2), une espèce du genre *Sargassum* et une espèce du genre *Turbinaria* (*Turbinaria sp.*, cf. *trialata*). Ces deux dernières espèces toutes deux peu fréquentes d'ailleurs, ainsi que le Madréporaire et le Zoanthaire, sont des constituants normaux du peuplement des récifs de la région de Tuléar et sont considérées comme des espèces intruses à partir du récif de Sarodrano, lequel vient se raccorder précisément sur cette face à la Pointe Barn-Hill.

A ces variations près, la composition du peuplement infralittoral est sensiblement identique à celle que nous avons étudiée sur l'autre face de la pointe.

D. — CONCLUSION

La Pointe Barn Hill montre de beaux exemples de zonation littorale sous l'influence de variations dans le bilan d'humectation des substrats.

Toutefois il paraît préférable de passer en revue les peuplements des autres stations étudiées dans la région de Tuléar avant de dresser un tableau des successions d'espèces. On peut cependant, dès maintenant, dégager du présent chapitre quelques conclusions relatives à un phénomène particulièrement net sur les falaises de Barn-Hill : celui qui a trait aux modalités de répartition des espèces animales selon le mode et la charge des eaux en particules sédimentaires.

L'homogénéité de la nature et de la forme du substrat permet de ne considérer comme variables que le mode et la turbidité. Il est préférable de faire abstraction de la faune des anfractuosités et des grottes.

Parfois l'influence du mode faible ou battu prédomine, alors qu'ailleurs c'est le degré de turbidité faible ou fort qui est déterminant ; enfin, certaines espèces sont indifférentes à l'un ou l'autre de ces deux facteurs.

C'est ainsi que nous pouvons mettre en évidence six catégories d'espèces dont la distribution est subordonnée aux deux facteurs ci-dessus indiqués v. figures et planches : notamment planche n° 3).

- 1) espèces tolérant toutes les conditions de mode et de turbidité :
ex. : *Littorina glabrata* ;
- 2) espèces exigeant un mode calme mais indifférentes à la turbidité :
ex. : *Crassostrea cucullata* ;
- 3) espèces exigeant un mode calme et une turbidité faible :
ex. : *Pomatoleios kraussi* ;
- 4) espèces exigeant un mode calme et une turbidité forte :
ex. : *Brachydontes variabilis* ;
- 5) espèces exigeant un mode battu et indifférentes à la turbidité :
ex. : *Lithotrya valentiana* ;
- 6) espèces exigeant un mode battu et une turbidité faible ; 2 modalités :
ex. : — *Vermetus annulatus* (moins exigeant à l'égard du mode),
— *Littorina pintado* et *Tectarius millegranus* (exigence stricte à l'égard du mode).

Les exigences (ou tolérances) des espèces utilisées pour les figures sont résumées dans le tableau ci-après :

EXIGENCES DES ESPÈCES	M O D E	INDIFFÉRENT	CALME	BATTU
TURBIDITÉ				
INDIFFÉRENTE		<i>Littorina glabrata</i>	<i>Crassostrea cucullata</i>	<i>Lithotrya valentiana</i>
FAIBLE			<i>Pomatoleios kraussi</i>	<i>Vermetus annulatus</i> <i>Littorina pintado</i> <i>Tectarius millegranus</i>
FORTE			<i>Brachydontes variabilis</i>	

Remarques

1) Dans chacune des catégories ainsi formées, on distingue des degrés dans les exigences (ou les tolérances) des espèces. Par exemple, dans le cas des espèces exigeant un mode battu et une turbidité faible, la tolérance à l'égard de la diminution de l'agitation croît dans le sens : *Tectarius millegranus* → *Littorina pintado* → *Vermetus annulatus*.

2) Des exigences opposées à l'égard d'un même facteur peuvent interférer pour deux espèces différentes. Par exemple, *Brachydontes variabilis* et *Pomatoleios kraussi*, qui exigent respectivement des turbidités forte et faible, présentent une aire de répartition commune sur la rive Ouest de la pointe; la densité de peuplement de *Brachydontes* décroît d'ailleurs beaucoup à cette station.

CHAPITRE III

LES GRÈS CALCAIRES QUATERNAIRES

A. — CADRE GÉOLOGIQUE

Les bancs de grès des hauts de plage affleurent sur des portions de côte en pente douce et abritées derrière un récif : Ifaty, Songeritelo, Ankilibé. Ils n'apparaissent que sporadiquement et sont souvent recouverts par le sable de la plage ou par une pellicule de sédiments fins sous le niveau de la rupture de pente de la plage. Localement, ils sont mis en évidence, probablement sous l'influence d'une érosion intensifiée. C'est ainsi qu'à Ifaty ils forment un affleurement couvrant presque intégralement la zone intertidale, et constituent une pointe sur une ligne de rivage presque rectiligne (v. Pl. n° 6).

Ces grès se présentent sous l'aspect de bancs subhorizontaux et peu élevés dont la surface supérieure ne dépasse jamais 1,5 m. au dessus des P.M.V.E. La pente de la plage de sable n'est pas affectée par leurs affleurements.

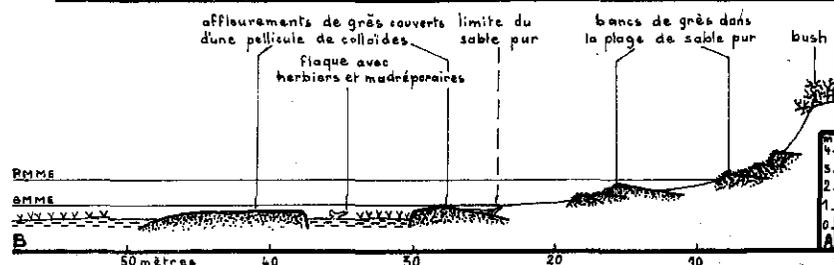
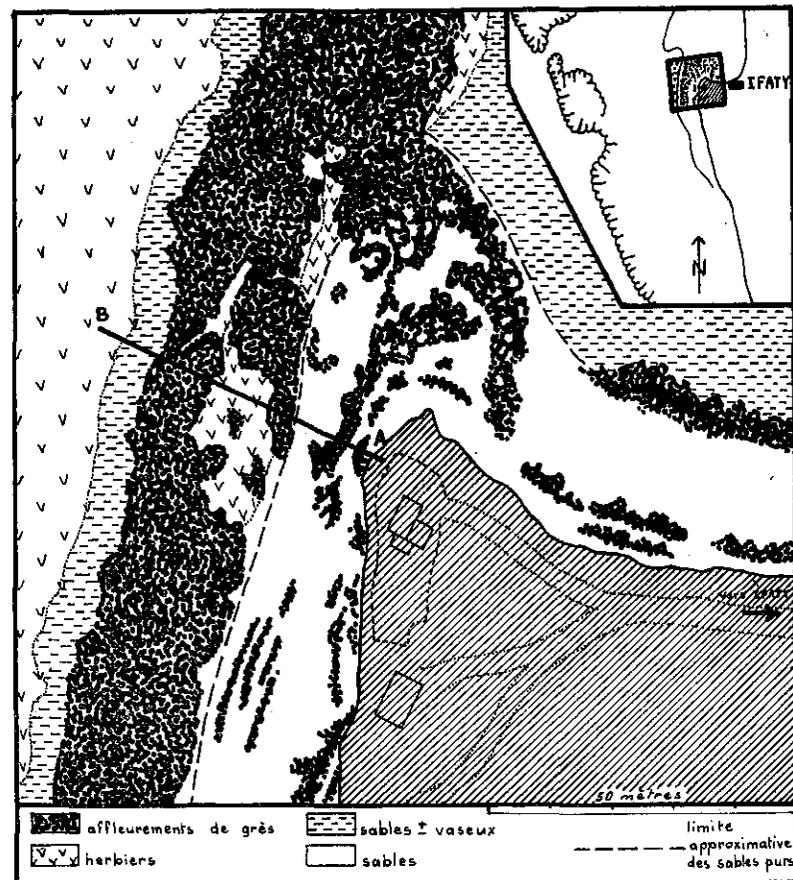
Examinés depuis la mer, les affleurements de ces grès se présentent comme des sections dans une succession de structures en « lentilles », longues de 100 à 300 m. et hautes de 3 à 4 m. au plus (v. Pl. n° 6). L'allure de ces structures semble démontrer une origine dunaire récente. À l'appui de cette hypothèse on peut citer le fait que la couche superficielle de ces lentilles porte des perforations et des moules externes cylindriques, contenant encore quelquefois des fragments de bois silicifiés, qui semblent correspondre à des traces de végétation fossile. D'autre part, le degré d'induration de ces grès est variable mais toujours assez faible, puisqu'on arrive souvent à y enfoncer sans effort une lame de couteau.

Les couches présentent un léger pendage de part et d'autre d'une ligne d'inflexion située au niveau de B.M.M.E. environ.

Modalités d'érosion

Nous venons de voir que ces grès littoraux sont des roches très tendres. On peut donc s'attendre à y trouver des formes d'érosion bien marquées.

Effectivement la partie haute des bancs porte des figures de lapiés littoraux très développées, avec cuvettes de dissolution, ce qui donne aux formations de la haute plage une allure très tourmentée. Ces cuvettes de lapiés s'enfoncent progressivement jusqu'à ce que leur fond parvienne au niveau de la plage sableuse, supprimant ainsi l'affleurement des bancs à ce niveau. Parfois même, si ces grès sont suffisamment tendres, cette érosion en lapiés est remplacée par une érosion globale qui découpe les



Les grès quaternaires de la plage d'IFATY

en haut : cartographie d'après une photographie aérienne.
en bas : coupe de la zone intertidale selon AB

bancs selon une petite falaise de 1 à 3 m. de haut, celle-ci tombant directement sur l'estran sableux ; ceci se passe en particulier en certains points des affleurements que l'on trouve derrière le rideau de mangrove (ex. : Songeritelo).

La dureté et l'homogénéité de ces grès ne sont pas suffisantes pour permettre la formation de vasques durables telles que celles que nous avons observées à la Pointe Barn-Hill ; il n'existe ici que des stades fragmentaires et incomplètement évolués de ces vasques.

Notons enfin que, sous le niveau des B.M.M.E., les actions corrosives ne se font plus sentir et que le substrat se présente sous la forme d'un replat rocheux subhorizontal.

B. — LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

1. Facteurs hydrodynamiques

1° Le mode

Les grès quaternaires littoraux sont toujours développés, dans la région de Tuléar, sur des plages situées en arrière d'un récif. Parfois même, cette protection se double de celle d'un rideau de mangrove. Toutefois la mangrove disparaît, un peu au Sud d'Ifaty, et les bancs de grès se trouvent alors soumis à l'action de la houle résiduelle.

Par ailleurs, la distance du front du récif à la côte croît progressivement lorsqu'on s'éloigne de l'estuaire du Fiherenana vers le Nord ; aussi l'accroissement de la longueur de fetch soumet-il les grès d'Ifaty à une action de la houle accrue par rapport aux stations situées derrière le rideau de mangrove. Toutefois, si ce ressac contribue, par les transferts latéraux qu'il entraîne, à dégager les reliefs gréseux, il est insuffisant pour altérer le fond faunistique et floristique de mode calme.

2° Les courants

Les courants qui intéressent ces formations sont très faibles et n'affectent pas le peuplement. On retiendra pourtant l'existence, à marée haute et par vent de Sud-Ouest, de courants dus à la conjonction des courants de marée et des transferts latéraux ; ces courants pourront faire varier dans une faible mesure la morphologie de la plage sableuse et, en conséquence, le peuplement des parties les plus basses des formations gréseuses.

2. Température

L'absence de fonds de quelque importance entre le récif et la côte dans la région comprise entre l'estuaire du Fiherenana et Ifaty, entraîne aux basses mers, la rétention, le long du littoral, d'une couche d'eau de faible épaisseur qui subit, par suite du rayonnement solaire, un échauffement assez considérable. Ces eaux stagnent à basse mer sur les bancs de grès inférieurs et notamment sur les replats rocheux qui portent les peuplements infralittoraux. Il est évident que l'élévation de température est maximale au moment de l'étalement des B.M.V.E.

Parallèlement à cette élévation de la température de l'eau due au rayonnement solaire, nous retiendrons l'action de dessiccation de celui-ci sur les bancs subhorizontaux des grès littoraux durant les heures d'exondation. En effet, pour peu que cette exondation se produise vers midi (B.M.G.V.E.) l'échauffement du substrat rocheux par le rayonnement solaire peut amener ce substrat à des températures dépassant largement 40° C, et donc bien supérieures aux températures léthales de beaucoup d'algues de la zone intertidale.

3. Sédimentation

La présence de particules fines dans l'eau n'est pas constante. Leur abondance, tout au moins, varie dans le temps et dans l'espace; elle est conditionnée dans le temps par l'apparition d'une houle de quelque importance qui met en suspension les sédiments déjà déposés en avant du littoral, et par les crues saisonnières des fleuves Onilahy et Fiherenana. Dans l'espace, elle est plus forte aux abords des embouchures des fleuves.

Dans les modes calmes où se trouvent les bancs de grès, ces particules fines sédimentent et forment une pellicule sur les bancs inférieurs. L'épaisseur de cette pellicule conditionne l'installation de certains éléments du peuplement: nous verrons que, dans certaines stations, des dépôts abondants empêchent l'installation d'un peuplement infralittoral.

On retiendra que les peuplements de la zone intertidale des grès littoraux sont soumis à des facteurs édaphiques de trois ordres:

- la nature du substrat et sa consistance;
- le mode très calme agissant conjointement au dépôt des alluvions en suspension à marée basse;
- la forte insolation à laquelle sont soumis les bancs de grès pendant les basses mers.

Les interactions de ces facteurs sont responsables des diverses modalités du peuplement que nous allons étudier.

C. — LES PEUPELEMENTS

L'étude des conditions écologiques nous a montré que les facteurs édaphiques, agissant sur les peuplements des grès de plage, ont une action amoindrie dans la région d'Ifaty; en effet, dans ce secteur, situé relativement loin de l'estuaire du Fiherenana (20 km. environ), les dépôts de sédiments fins sont peu abondants. Par ailleurs, la houle de faible amplitude qui affecte cette portion du littoral, assure un certain renouvellement des couches d'eau et, par là, une homogénéisation des températures.

Je commencerai donc l'étude de la zonation des peuplements sur ces grès par les substrats de la région d'Ifaty. Je donnerai ensuite un exemple de l'altération de cette zonation sous l'action d'une sédimentation accrue; cet exemple sera pris dans la région de Songeritelo, où les bancs de grès se trouvent en arrière du rideau de mangrove.

1. Les grès de la région d'Ifaty

Les altérations exercées sur ces substrats leur donnent un aspect tout à fait particulier: les Cyanophycées endolithes des Etages supralittoral et médiolittoral corrodent la roche et lui donnent une structure de lapiés très tourmenté. Par contre, dès que l'on arrive au niveau de l'Etage infralittoral, les Cyanophycées cessent de se manifester et le substrat se trouve uniformément arasé en plateformes subhorizontales (v. pl. n° 7).

1° L'Etage supralittoral

L'Etage supralittoral est peuplé des habituelles Cyanophycées endolithes et épilithes. La corrosion qu'elles exercent provoque l'apparition de cupules et cuvettes de tailles diverses ou le surcreusement de fissures préexistantes. Le système de cavités et d'anfractuosités ainsi creusées témoigne d'une humectation rémanente suffisante pour que s'installe un peuplement de caractère médiolittoral. De façon générale, l'extension verticale de l'Etage supralittoral atteint 20 à 30 cm. Outre les espèces endolithes de Cyanophycées

(A.D. = 4; S. = 4), le peuplement végétal de l'Etage supralittoral comprend l'espèce épilithe et ramifiée du genre *Scytonema* que nous avons déjà observée sur la falaise de Barn-Hill (A.D. = 1 à 3; S. = 3 à 4).

Les *Littorinidae* sont représentés par de rares exemplaires des espèces de mode calme: *Tectarius malaccanus*, *Littorina glabra*, *Risella cf. isselli*.

Les cavités existant sous les rochers de la haute plage sont le refuge, pendant la journée, du Décapode Anomoure *Coenobita rugosa*; toutefois ces cavités ne sont pas référerables à l'Etage supralittoral, mais plutôt à l'Etage adlittoral.

2° L'Etage médiolittoral

L'Etage médiolittoral est représenté, de façon générale, par le peuplement des parois verticales des cuvettes de dissolution, et des pans verticaux des abrupts rocheux. Cependant, on en trouve encore un témoin sur le replat horizontal du bas de plage. La répartition en deux zones, que nous avons étudiée sur les calcaires de la Pointe Barn-Hill, est difficilement discernable ici, du fait que le peuplement médiolittoral est dispersé sur des surfaces rocheuses réduites et séparées les unes des autres. Pourtant, on retrouve cette division sur des parois verticales suffisamment protégées du soleil pour que l'humectation du substrat ne soit pas altérée; il en est ainsi sur les pans rocheux tournés vers le Nord, dans la partie de la plage où les bancs de grès sont bien dégagés. On reconnaît là, la distribution qui existe dans les stations de mode abrité de la Pointe Barn-Hill: à une zone supérieure à *Chthamalus antennatus* (A.D. = 3; S. = 4) succède une zone inférieure à *Crassostrea cucullata* (A.D. = 2 à 3; S. = 3). Cette dernière zone n'est jamais très bien développée: le taux de recouvrement des *Crassostrea* ne dépasse jamais 25% à 50%.

Le stock floristique et faunistique de la zone supérieure de l'Etage est assez bien représenté dans les cuvettes et fissures, ainsi que sur les parois verticales. L'élément algal est représenté par des Cyanophycées endolithes, en continuité avec le peuplement homologue de l'Etage supralittoral. Nous retrouvons aussi *Bostrychia sp.*, toujours limitée aux surplombs et aux parties des cuvettes relativement protégées de la lumière (A.D. = 5; S. = 5 dans les taches localisées).

Les espèces animales les plus remarquables sont les suivantes:

— *Chthamalus antennatus*: se trouve de façon très clairsemée sur la surface horizontale du lapiés (Σ_2), mais de façon assez dense (A.D. = 3 à 4; S. = 3) sur les éléments de paroi verticale. On constate d'ailleurs que son abondance décroît vers le bas, en même temps que croît celle d'une autre espèce de Cirripède Thoracique: *Elminius sinuatus*;

— *Elminius sinuatus*: se rencontre de façon beaucoup moins constante que *Chthamalus antennatus*, car elle exige un substrat d'une consistance supérieure;

— le Pélécy-pode *Aviculidae Pedalion nucleus* peuple les fissures et anfractuosités, formant des enclaves jusque dans l'Etage supralittoral;

— les Gastéropodes *Nerita neritopsoides* et *Nerita undata* se rencontrent régulièrement dans cette zone (A.D. = Σ_1 à Σ_2);

— au niveau occupé habituellement par les *Crassostrea cucullata* on trouve localement une Actinie A₂, de petite taille (0,3 à 0,8 cm.) qui agglutine les grains de graviers et de sables, et dont la colonne est colorée en brun rougeâtre;

— le Gastéropode prédateur *Ricinula morus* est inféodé aux plages de Cirripèdes Thoraciques.

A titre beaucoup plus exceptionnel on rencontre encore quelques autres espèces: de petits exemplaires du *Littorinidae Planaxis sulcatus* (espèce qui marque la transition entre les grès quaternaires et les biotopes de calcaires en mode calme avec écoulements d'eaux douces) (v. chap. VI); deux espèces de *Neritidae*: de petits individus de *Nerita polita* et *Nerita albicilla* (espèce normalement infralittorale), se cantonnant pendant la journée aux cavités relativement profondes.

Enfin on retrouve les *Tetraclita porosa* de l'Etage médiolittoral sur les parties surélevées du replat rocheux inférieur, normalement occupé par les peuplements infralittoraux. Une telle répartition s'explique par le fait que l'installation d'un individu de *Tetraclita porosa* protège de la corrosion la portion de substrat qu'il recouvre; peu à peu les individus se trouvent surélevés au-dessus du substrat qui se corrode, puis se couvre d'une pellicule de sédiments fins propres à maintenir une humectation favorable à l'installation d'un peuplement infralittoral.

3° L'Etage infralittoral

L'Etage infralittoral comprend d'une part, le peuplement du bas des parois surplombantes, au contact du sédiment qui entretient l'humectation à un degré relativement élevé, et, d'autre part, le peuplement du substrat rocheux inférieur.

a) Le premier de ces biotopes permet l'installation, par endroits seulement, de Chlorophycées (A.D. = 2 à 3; S. = 3) que l'on retrouve plus bas, peuplant la partie inférieure des blocs échoués sur le replat inférieur. Au même niveau que ces Chlorophycées se développent des colonies peu denses et disséminées de *Pomatoleios kraussi* (A.D. = Σ_3 ; S. = 1).

b) L'essentiel du peuplement de l'Etage infralittoral se situe au niveau du replat rocheux inférieur et, plus spécialement dans les cuvettes et les fissures qui s'y trouvent. On y relève :

— le *Mytilidae Brachydontes variabilis* : cet habitant très fréquent des petites cavités se trouve en agglomérats de 5 à 20 individus dans les fissures, ou dans de petites excavations particulières en forme de cupules d'une profondeur maximum de 1 cm.; les *Brachydontes* sont dressés les uns près des autres perpendiculairement au fond des cupules;

— dans les flaques peu profondes et sur le replat humecté par une légère couche de colloïdes s'observent des concentrations parfois très denses de divers Gastéropodes qui forment des foules couvrant jusqu'à 100% du fond des cuvettes. Ces Gastéropodes sont principalement, *Cerithium petrosum* et *Cerithium coerulescens*, et accessoirement le *Muricidae Ricinula morus*, *Nerita albicilla*, *Strombus gibberulus* (localisé habituellement aux fonds meubles plus ou moins vaseux).

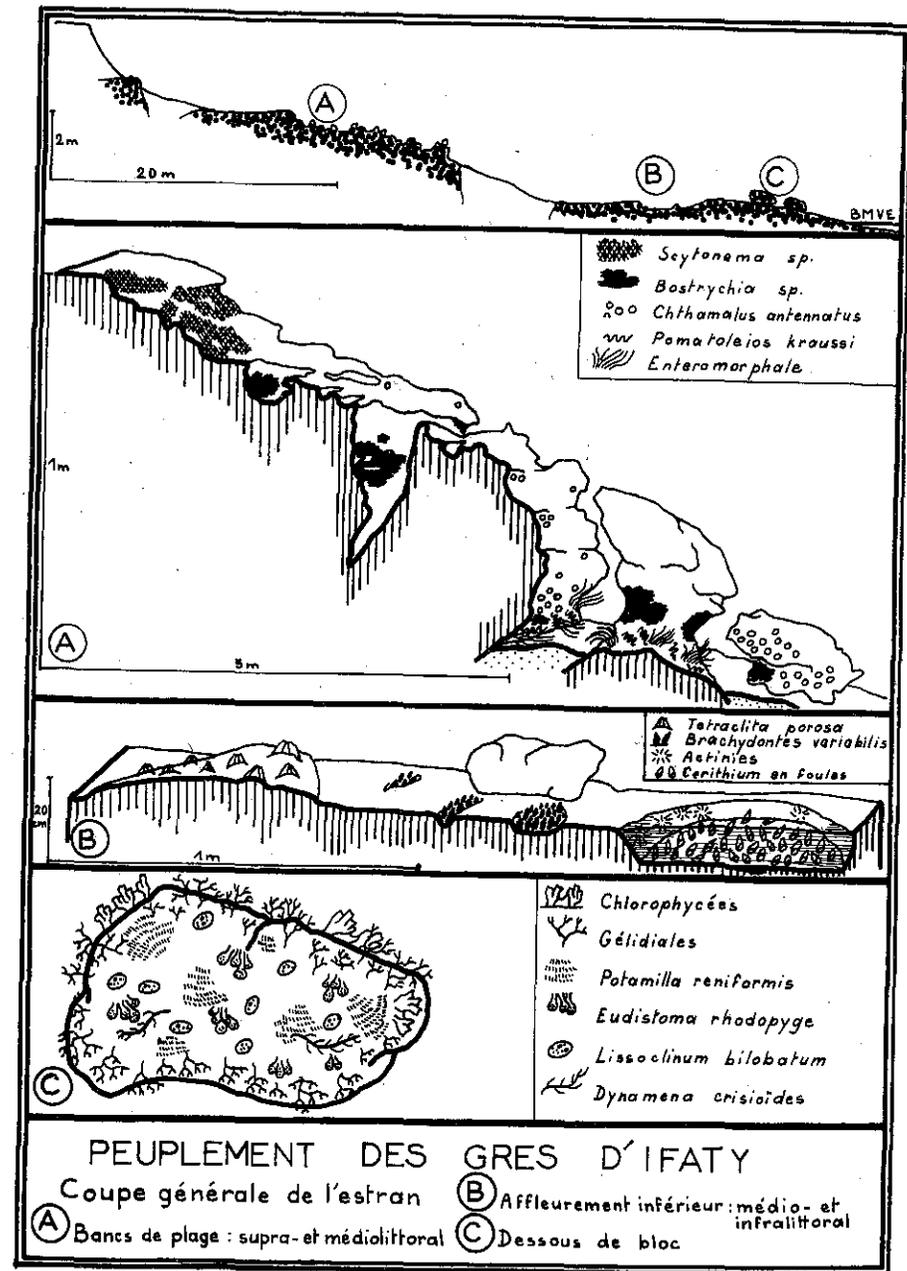
Localement ces foules de Gastéropodes font place à des accumulations de même importance de *Paguridae* (*Calcinus elegans* et *Clibanarius longitarsus*) occupant des coquilles vides de *Cerithidae* et de *Neritidae*. Ce sont, tout comme *Planaxis sulcatus* dans le médiolittoral, des espèces qui se retrouvent dans les biotopes de mode très calme et avec écoulements d'eaux douces (v. chap. VI).

Il est remarquable de constater que le peuplement du replat horizontal ne comprend que ces espèces sédentaires. Aucun peuplement sessile animal n'existe à l'exception de l'Actinie A1, à la colonne jaunâtre et verruqueuse qui fore des trous dans les parois verticales des flaques.

Le Brachyoure *Pilumnus vespertilio* se rencontre à de rares exemplaires dans les cavités de taille suffisante que l'on trouve à ce niveau.

Dans la même zone, les dessous de blocs recèlent un microclimat très humecté et favorable à l'installation d'un riche peuplement sessile (v. Pl. 7). Les marges des blocs portent un revêtement algal de Chlorophycées et Rhodophycées : *Ceramium sp.*, *Amphiroa sp.* et *Gelidiopsis rigida*; ce revêtement ne forme qu'une bande très étroite. La partie inférieure des blocs, totalement obscure, porte un revêtement purement animal complexe : placages denses de la Polychète *Sabellidae Potamilla reniformis*; deux espèces de Synascidies (le *Didemnidae Lissoclinum cf. bilobatum*, le *Polycitoridae Eudistoma rhodopyge*), l'Hydroïde *Dynamena crisioides*, une Eponge qui ressemble beaucoup à *Hymeniacidon sanguinea*. Sous ces blocs se réfugie souvent une Holothurie de couleur brune à podia jaunes.

c) A un niveau correspondant aux B.M.V.E. commence une zone caractérisée par des flaques beaucoup plus importantes (de 30 à 70 cm de profon-



deur), à fond généralement sableux ou vaseux et dont le bord immergé est peuplé d'une riche faune sessile dominée par deux espèces d'Eponges Halichondrines et une espèce d'Alcyonaire non encore déterminés. Ces flaques sont assez souvent envahies par le sédiment et la végétation des formations d'herbier avoisinantes. Quand les flaques sont libres de toute végétation de Phanérogames, il s'y développe souvent des microatolls du Madréporaire *Porites* sp., formations qui atteignent 20 à 150 cm. de diamètre. Ce rappel d'un peuplement récifal animal s'accompagne d'ailleurs d'un « compartiment » algal analogue : on retrouve dans ce biotope des espèces d'algues fréquentes sur les récifs, telles les Phéophycées *Dictyota pardalis*, *Colpomenia sinuosa*, *Cystoseira myrica*, *Gigartina crassa*.

2. Les grès de la région de Songeritelo

Comme nous l'avons vu, ces substrats sont morphologiquement très proches de ceux d'Ifaty mais sont soumis, surtout dans leur partie inférieure, à une très forte sédimentation qui ne laisse subsister que quelques témoins du substrat rocheux. J'examinerai, dans chaque étage, les modifications apportées de ce fait au peuplement.

1° L'Etage supralittoral

L'Etage supralittoral diffère peu de ce que j'ai exposé au paragraphe précédent. Toutefois il faut noter les traits caractéristiques suivants :

a) Le grès non parfaitement consolidé est très facilement corrodé par les Cyanophycées et on observe souvent des plaques nues. Le feutrage superficiel des thalles de Cyanophycées, en s'exfoliant par dessiccation, entraîne avec lui une mince couche de grès.

b) La proximité de la mangrove explique la présence de quelques *Littorina scabra* (espèce habituellement absente des substrats rocheux).

c) J'ai trouvé dans quelques fissures de l'Etage supralittoral des représentants d'une espèce de Chernète.

2° L'Etage médiolittoral

L'Etage médiolittoral est, en quelque sorte, la schématisation de ce qui existe dans la station précédente :

— la zone à *Chthamalus antennatus* devient absolument monospécifique ; limitée aux pointements rocheux du milieu de plage, l'espèce couvre au maximum 10% de la surface disponible (relevés variant de A.D. = 1 ; S. = 2 à A.D. = 2 ; S. = 3) ;

— la zone inférieure est représentée par une mince bande (20 cm) peuplée de *Crassostrea cucullata*, sur des pointements rocheux émergeant au-dessus de la couche de sédiment. Cette zone comporte, de haut en bas : une espèce d'Enteromorphale (Σ_1 ; S. = 2), une espèce de Cladophorale (Σ_2 ; S. = 2), un revêtement à 100% de valves de *Crassostrea cucullata* dont 1/20 à 1/4 seulement renferment des individus vivants.

3° L'Etage infralittoral

L'Etage infralittoral comprend une ceinture algale étroite (15 à 20 cm) qui souligne, immédiatement sous celle-ci, les mêmes pointements que la zone à *Crassostrea cucullata*. L'espèce dominante de la ceinture algale est une Rhodophycée Géliodiale, parfois remplacée localement par une Ulvacée.

Par ailleurs, le replat rocheux, dont l'envasement varie de 1 à 10 cm, porte un peuplement animal référé à l'Etage infralittoral :

— de nombreuses galeries sont habitées par des *Alpheidae* qui vivent normalement dans les banquettes de sédiments vaseux ;

— de même, le Brachyoure *Thalamita crenata*, habitant normal des milieux turbides, se loge ici dans des cavités du replat rocheux envasé ;
— lorsque l'envasement n'est pas trop fort, on retrouve *Nerita albigilla* ;
— le Spongiaire *Prostylissa jœlida*, qui vit normalement sur les pneumatophores d'*Avicennia alba*, se rencontre sur les bords des chenaux qui entaillent le replat rocheux.

3. Conclusion

Une comparaison effectuée entre les substrats calcaires compacts de la Pointe Barn-Hill et les grès calcaires étudiés dans ce chapitre nous permet de mettre en évidence certaines différences :

1) Au point de vue des peuplements : sans analyser en détail ici les changements survenant dans les peuplements, on doit noter que ces différences se ramènent à un appauvrissement général en individus et en espèces sur les grès calcaires.

2) Au point de vue des facteurs écologiques : si l'on compare les calcaires éocènes de Barn-Hill et les grès littoraux, les facteurs qui agissent sur ces derniers sont plutôt d'ordre édaphique.

Cette accentuation se traduit surtout par : — le manque de cohésion du substrat ; — l'accroissement de l'absorption du rayonnement solaire entraînant la dessiccation ; — l'augmentation du taux de sédimentation (facteur exacerbé en mode très calme).

Ces modalités de différents facteurs ont sur les peuplements des différents Etages, des actions que l'on peut résumer dans le tableau suivant :

	AGENTS MODIFIANT LE PEUPEMENT	EFFETS DE CES AGENTS
ETAGE SUPRALITTORAL		Modifications minimales au point de vue du peuplement (absence de peuplement sessile animal de toute façon et sédimentation insensible à ce niveau).
ETAGE MÉDIOLITTORAL	Insolation accrue →	Températures léthales → Disparition des ceintures algales dans les endroits non abrités.
	Manque de cohésion du substrat →	Dégradation qualitative et quantitative des peuplements animaux sessiles.
ETAGE INFRALITTORAL	Insolation accrue →	Disparition ou dégradation des peuplements algaux.
	Sédimentation exagérée →	Disparition des peuplements animaux fixés et plus particulièrement des « suspension feeders ».

Ceci explique que les niches écologiques constituées par les cavités des bancs de grès dans l'Etage médiolittoral et les dessous de blocs dans l'Etage infralittoral, permettent le développement d'une faune et d'une flore qui

rappellent les peuplements normaux de ces Etages, beaucoup mieux que celui de la roche exposée.

Par ailleurs, l'étude du peuplement des bancs de grès en arrière de la mangrove de Songeritelo nous permet de constater l'influence de la proximité de la mangrove sur le peuplement des roches avoisinantes. En effet, la présence de *Littorina scabra* dans l'Etage supralittoral et de l'Eponge *Prostylixa foetida* dans l'Etage médiolittoral sont référables à cette influence.

CHAPITRE IV

LES OUVRAGES PORTUAIRES DE TULÉAR

Le port de Tuléar a connu deux implantations successives :

1) La petite jetée, sise à l'Ouest de la ville, ouvrage plein en maçonnerie, a favorisé la formation d'une aire de sédimentation de chaque côté, et plus particulièrement sur sa face Nord. La sédimentation ayant entraîné une surélévation du fond, cet ouvrage se trouve maintenant inutilisable pour la navigation ; seules les goëlettes Vezos, voiliers à faible tirant d'eau, en profitent encore.

2) La grande jetée, actuellement en service est un ouvrage mixte de 1.700 m. de long comportant un radier plein en maçonnerie s'appuyant sur la pointe du Mahavatsy, et une estacade sur pilotis qui se termine par une plateforme aménagée en quai de batelage, et dont les fondations s'appuient sur un banc de récif corallien à --- 8 m. de profondeur.

Malgré sa construction sur pilotis, cet ouvrage perturbe encore les transferts littoraux et amène lui aussi un colmatage des fonds absolument désastreux du point de vue pratique, de sorte que les services d'entretien du port sont contraints d'effectuer des dragages périodiques pour faciliter l'accès des navires.

A. — LES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES

1. Les conditions hydrodynamiques

1° Le mode

Le port de Tuléar se trouve abrité de l'influence de la houle du large par le Grand Récif. Cependant, par brise du Sud-Ouest assez forte, la distance du récif à la côte est suffisante pour ménager à la houle un fetch de 3.000 à 4.000 m., ce qui lui donne une amplitude pouvant atteindre 1 m. et plus par fort vent, à l'extrémité de la grande jetée.

Au fur et à mesure que l'on avance vers la côte, la diminution des fonds provoque un amortissement rapide de la houle, et il est rare d'observer une amplitude dépassant 30 cm. devant le laboratoire de la Station Marine de Tuléar. Quant à l'ancienne jetée, elle se trouve en mode très calme, du fait des faibles fonds qui la précèdent du côté mer et, d'autre part, de l'abri formé par la grande jetée.

2° Les courants

Les courants qui affectent ces constructions sont essentiellement les courants de marée. Les courants de flot et de jusant, qui concernent la portion de la rade de Tuléar comprise entre les deux jetées, passent pour une bonne partie sous l'estacade de pilotis. Bien que leur intensité soit relativement faible, leur action conjuguée à celle de courants longitudinaux dus aux vents, est responsable de l'affouillement de la base des culées de l'estacade, phénomène important par son action sur le peuplement.

2. La température

a) Les variations de la température de l'eau sont en corrélation directe avec les durées d'exondation de la zone intertidale sablo-vaseuse aux basses mers diurnes. Aux basses mers en effet, et plus spécialement aux B.M.V.E. qui ont lieu aux environs de midi, le rayonnement solaire agit directement sur les sédiments, de sorte que les premières couches d'eau du flot s'échauffent très rapidement et de façon importante (les températures peuvent dépasser 40°). Il est probable que ce facteur peut expliquer l'absence de peuplements algaux importants sur les parties les plus basses de la jetée.

b) Au niveau du substrat solide, les variations de température sont soumises à des facteurs déterminants bien différents : l'agent essentiel de ces variations est la plus ou moins grande densité de l'ombre portée par l'ouvrage lui-même. Comme il apparaît à l'examen de l'architecture des jetées (v. Pl. n° 8) on constate que :

— la protection est minima et donc, les variations de température sont maxima sur les flancs du radier de la grande jetée et sur ceux de la petite jetée ;

— la protection est maxima et donc, les variations minima sur les parties de l'estacade qui se trouvent à l'ombre du tablier.

Tous les intermédiaires existent entre ces deux extrêmes.

3. La turbidité

La rade de Tuléar n'est guère soumise à l'action directe des estuaires des fleuves Onilahy et Fiherenana ; cependant les eaux y montrent en permanence une importante turbidité, aggravée encore lorsque l'agitation de la mer s'accroît. L'ensemble des actions hydrodynamiques (houle et courant) provoque la mise en suspension de colloïdes et de sédiments fins déposés partout dans la rade. Par conséquent, les deux jetées sont baignées par des eaux turbides et riches en particules fines.

4. Caractéristiques chimiques de l'eau de mer

Je n'ai pu effectuer de mesures concernant le pH et les caractéristiques chimiques de l'eau de mer aux alentours de la jetée, mais il est certain que l'eau du flot baignant les herbiers et les bancs de vase des bas niveaux doit voir se modifier dans de fortes proportions ses caractéristiques physicochimiques, sous l'effet des réactions chimiques au niveau du sédiment et au sein même de l'eau de mer qui reste dans les flaques à marée basse, réactions dues à la forte insolation subie par les sédiments durant les basses mers. L'intérêt de ces considérations est de montrer la raison du caractère portuaire des peuplements infralittoraux des socles de la jetée.

B. — LES PEUPELEMENTS DE LA GRANDE JETÉE

Les peuplements de la jetée du port actuel de Tuléar forment un ensemble homogène dont les variations, relativement minimes, se produisent sous l'influence de différences qui existent, tout au long de l'ouvrage, dans l'architecture de la construction, dans la profondeur d'eau à marée basse et dans le mode. En fonction de ces facteurs nous distinguerons trois types de peuplements :

- 1) le peuplement du radier ;
- 2) le peuplement de la partie moyenne de la jetée ;
- 3) le peuplement de l'extrémité de la jetée.

1. Peuplement du radier de blocs

On peut rapprocher du peuplement de ce radier celui des blocs épars sur la plage en face du laboratoire. Du fait de leur situation, ces substrats ne portent que des peuplements supra et médiolittoraux. Par ailleurs, l'insolation intense à laquelle sont soumises ces surfaces peu inclinées amène le peuplement à se concentrer dans les fissures entre les blocs. Dans ces conditions la zonation n'est plus tellement visible verticalement mais en profondeur dans chaque fissure, le fond étant plus humecté que le bord et portant des espèces animales de l'Etage médiolittoral. C'est ainsi que l'on peut observer entre les blocs et dessous :

— Les *Littorinidae* : *Littorina scabra* (A.D. = 1 ; S. = 1) et *glabrata* (A.D. = 2 ; S. = 1) ;

— Les Cirripèdes *Chthamalus antennatus* (A.D. = 2 ; S. = 1) et *Balanus sp. 3* (A.D. = 3 ; S. = 4).

Cependant on reconnaît la séparation classique car dans la zone immédiatement supérieure, s'étendant sur 30 cm. de haut, ne se rencontrent que des Littorines.

A côté du radier se trouvent des blocs arrachés et gisant sur le sable médiolittoral. Ils se présentent avec un peuplement très curieux de Balanes : au contact du sable, mais à l'air libre une ceinture de *Chthamalus antennatus* ; au dessous des blocs et dans le sable, des *Balanus sp. 3*, en peuplements denses qui trouvent là un milieu suffisamment humide pour subsister. Des Isopodes vagiles se rencontrent aussi sous ces blocs (*Excirolana natalensis*), qui ont été trouvés de façon très régulière dans les sables médiolittoraux de la région de Tuléar.

Au fur et à mesure que l'on progresse vers l'extrémité du radier, la zone correspondant à l'Etage médiolittoral devient plus large, car le sable constituant le substrat d'implantation du radier se trouve à un niveau plus bas. La conséquence de cet élargissement est l'apparition d'une bande de *Crassostraea cucullata*, seule espèce capable de résister aux conditions de température régnant à cet endroit. Cependant ce peuplement d'huîtres est peu dense (A.D. = Σ_1 à 1 ; S. = 3) ; peut-être cette rareté est-elle due à l'exploitation de ces bancs naturels d'huîtres par les populations Vezo de la région de Tuléar.

A l'extrémité de la partie en radier, sous la première volée de l'estacade sur pilotis, existe un peuplement de transition entre ceux du radier et ceux des piliers de l'estacade proprement dite ; le peuplement y devient beaucoup plus riche, mais surtout il colonise toutes les surfaces disponibles ; du fait de l'ombre portée par le tablier de la jetée, la température du substrat n'est plus aussi élevée et l'humectation reste plus grande que sur le radier. De la sorte il y a identité presque parfaite entre les peuplements des surfaces des blocs et ceux des fissures. La délimitation apparaît plus nettement entre les deux niveaux médiolittoraux : le niveau à *Chthamalus antennatus* d'une part et le niveau à *Balanus sp. 3* et *Crassostraea cucullata* d'autre part. Pourtant, il y a encore une zone de mélange dans les 2/3 infé-

rieurs de la zone des Chthamales. Comme conséquence de l'humectation accrue, un revêtement algal se développe sur les parties horizontales avec une *Enteromorpha* sp. et une *Polysiphonia* sp.

Les blocs et cailloux au bas du radier portent quelques autres espèces caractéristiques : à leur face inférieure maintenue humide au contact du sédiment :

dans l'Etage médiolittoral } *Planaxis sulcatus* et
Actinie A.3 (noire à bandes rouges) ;

dans l'Etage infralittoral } *Xantho exaratus*,
Thalamita crenata,
Petrolisthes lamarcki, et une *Holohurie* brune.

2. Peuplement de la partie moyenne de la jetée (v. Pl. n° 8)

La partie moyenne de la jetée peut être considérée comme le lieu d'élection du peuplement moyen de la jetée. Les contrastes avec le peuplement moyen de la partie en radier viennent, d'une part de la richesse de la couverture animale et végétale, et, d'autre part, de la netteté de la délimitation des Etages médio- et infralittoral. L'action de quelques facteurs écologiques particuliers en est la cause :

a) Protection contre le soleil et la dessiccation, assurée par le tablier de l'estacade.

b) Forme particulière des piliers et socles, amenant des différences dans la stagnation d'une légère couche d'eau sur les faces de l'ouvrage, d'où une distribution à première vue discontinue des peuplements pourtant tranchés des Etages médio- et infralittoral.

c) à basse mer, une couche d'eau de faible épaisseur demeure au pied des piliers, dans des cuvettes creusées dans le sable par des mouvements tourbillonnaires. Cette eau prend des caractéristiques se rapprochant de celles des eaux portuaires, ce qui favorise le développement d'une faune tout à fait spéciale sous les socles de la jetée.

1° L'Etage supralittoral

L'Etage supralittoral, très homogène tout au long de l'estacade, s'étend sur une hauteur de 30 à 40 cm. environ.

La couverture algale (Cyanophycées) est pratiquement nulle, de sorte que l'extension de l'Etage n'est reconnaissable que grâce à deux espèces de *Littorinidae* (*Littorina scabra*, *L. glabrata*) qui forment la totalité du peuplement animal de l'Etage supralittoral. Les seules variations que l'on puisse noter concernent la répartition globale et relative de ces Littorines ; en effet l'architecture de la jetée est telle que l'éclairement est moindre sur les faces intérieures des piliers, de sorte qu'à cet endroit les Littorines parviennent à un niveau supérieur. D'autre part on remarque que *Littorina scabra* tend à supplanter *L. glabrata* sur les faces tournées au Nord des piliers, ainsi que sur les parties érodées et anfractueuses.

2° L'Etage médiolittoral

L'Etage médiolittoral est beaucoup mieux individualisé que l'Etage supralittoral. Les espèces sessiles qui le peuplent permettent en effet de distinguer ses limites. Celles-ci sont remarquablement tranchées, et tout particulièrement la limite supérieure. On reconnaît les deux sous-étages, ici particulièrement nets :

a) La zone supérieure à *Chthamalus antennatus*, étendue sur 30 à 50 cm, montre un peuplement monospécifique et très dense (80 à 100% de recouvrement), sauf sur les marges où apparaissent, en haut des Littorines et en bas des espèces sessiles de la zone inférieure.

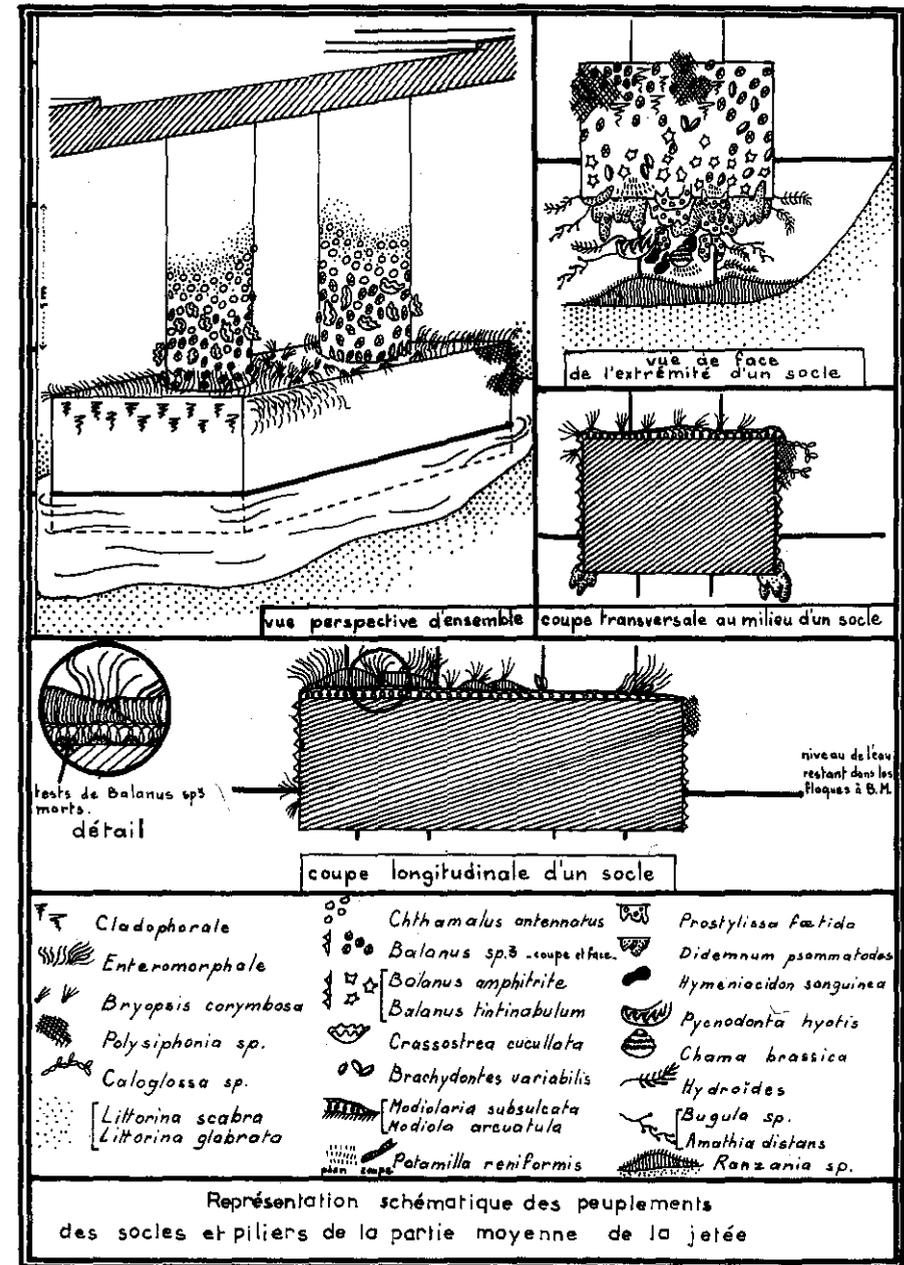


PLANCHE n° 8

On remarque que les Littorines empiètent d'autant plus sur cette zone supérieure que la marée haute du jour monte moins haut, de sorte que, à certains moments du cycle des marées, les Chthamales semblent être le substrat normal des Littorinidae supralittorales.

b) La zone inférieure de *Balanus sp. 3* occupe tout le reste de la colonne et une partie de la paroi verticale des socles, (extension verticale de 70 à 90 cm). Le peuplement, beaucoup plus complexe, est ici très riche et comprend, par ordre d'indice d'A.D. décroissants :

- *Balanus sp.3* (A.D. = 4, S. = 4)
- *Crassostrea cucullata* (A.D. = 2, S. = 2)
- *Tetraclita porosa* (A.D. = 1, S. = 1)
- l'algue *Bostrychia sp.* en taches isolées (A.D. = 1, S. = 3);
- le petit Pélécy-pode *Lasaea rubra*, qui occupe tous les petits interstices et les cavités des tests de Balanes morts (phénomène identique à celui que l'on observe dans les peuplements littoraux des côtes européennes) (A.D. = 1, S. = 3).

La limite inférieure de l'Etage est difficile à préciser ; sur le fût de la colonne l'Etage médiolittoral s'interrompt brutalement au niveau du socle dont l'horizontalité entretient une certaine humectation et provoque l'apparition d'un peuplement infralittoral ; mais les espèces médiolittorales sont à nouveau présentes sur les faces verticales des socles (v. fig. de la Pl. 8) où les *Balanus sp. 3* cèdent peu à peu la place à *Balanus amphitrite* et *B. tintinabulum*. Le remplacement d'une de ces espèces par les autres se fait de façon graduelle et peu discernable sur le terrain.

3° L'Etage infralittoral

L'Etage infralittoral est le plus complexe et le plus riche en espèces animales. Sa caractéristique principale est d'être scindé en deux parties tout à fait distinctes, qui ne sont en aucune manière assimilables à des sous-étages ; leur séparation est due au fait, déjà mentionné, que les eaux qui s'accumulent au pied de la jetée à basse mer prennent des caractéristiques d'eaux portuaires où se développe une faune très spéciale à la partie inférieure des socles. Le fait que ces peuplements soient situés sous des surplombs modifie encore leur composition en éliminant toute espèce végétale. On reconnaît donc : a) le peuplement de la surface supérieure des socles, b) le peuplement de la surface inférieure des socles.

a) Le peuplement de la surface supérieure des socles.

Ce peuplement, essentiellement à base de petits *Mytilidae*, recouvre 100 % du substrat, et comprend trois espèces principales :

- *Brachydontes variabilis*;
- *Modiolaria subsulcata*;
- *Modiola arcuatula*.

Les proportions de chacune de ces espèces dans la population totale sont variables. Par prélèvement et analyse d'échantillons de peuplement, on constate que les *Brachydontes variabilis* ne représentent que 10 à 20 % de l'ensemble, que les *Modiola arcuatula* contribuent au recouvrement pour 50 à 60 % et les *Modiolaria subsulcata* pour 30 à 40 %. Par endroits cependant, lorsque l'humectation diminue, les *Brachydontes variabilis* tendent à augmenter. C'est ce qui se passe à la base des piliers où l'on trouve un bourrelet circulaire de *Brachydontes variabilis*. Sur cette couverture de petits *Mytilidae* se développe une strate algale discontinue mais d'assez grande importance par endroits (A.D. variant de Σ_1 à 4). Cette strate algale est à base de *Enteromorpha sp.*, *Bryopsis corymbosa*, et *Polysiphonia sp.*

Une certaine sédimentation se produit entre les coquilles de *Mytilidae*, favorisant le développement du *Sabellidae Potamilla reniformis* en placages compacts de 1 à 2 cm. d'épaisseur (A.D. = Σ_1 à 2, S. = 4).

On observe de plus des représentants très dispersés de : l'Actinie A 3, de *Nerita albicilla*, et de *Metopograpsus thukhuar*.

Il est assez curieux d'observer comment les peuplements se sont succédés sur ce substrat ; sous la couche de petits *Mytilidae* on retrouve encore des tests vides de *Balanus sp.3*, correspondant à une couverture initiale de la surface horizontale par une strate continue de ces Cirripèdes, ce qui constituait donc un peuplement médiolittoral. Puis, au fur et à mesure de leur développement, ces Balanes ont donné une surface irrégulière, favorisant une légère humectation et, par conséquent une apparition d'un peuplement infralittoral.

b) Le peuplement de la partie inférieure des socles.

Le peuplement de la partie inférieure des socles s'installe par l'intermédiaire d'une zone de transition. Aussi, pour le trouver à l'état pur, faut-il observer les animaux fixés en dessous du niveau de marée basse. Les conditions hydrologiques très particulières de ce milieu : courants faibles, forte turbidité de l'eau de mer, anoxie à marée basse, permettent de comprendre les aspects très spéciaux que prennent les animaux fixés sous ces socles : Eponges et Synascidies très volumineuses (exemple : la forme « Hypurgon » du *Didemnum psammotodes*), Hydroïdes et Bryozoaires de grande taille et ramifiés. Dans de telles conditions, les relevés phytosociologiques ne sont évidemment que très peu représentatifs. L'examen de la planche 8 donnera une idée de la manière dont sont distribuées les espèces. On peut distinguer deux parties dans le peuplement : 1° la strate sessile ; 2° la strate épibiotique du deuxième degré.

1) La strate sessile. Cette strate est dominée par deux espèces qui représentent jusqu'à 50 % du recouvrement : l'Eponge *Prostylissa foetida* et l'Ascidie *Didemnum psammotodes*, qui existe dans ce biotope sous sa forme *Hypurgon*, caractérisant les modes calmes en eaux turbides. Les autres espèces représentées sont :

- une Eponge rouge : *Hymeniacidon sanguinea*;
- des Hydroïdes : *Eudendrium cunninghami*, *Sertularella angulosa*, *Bougainvillia sp.*, *Halopteris constricta*, *Dynamena crisioides*;
- des Bryozoaires : *Celleporaria cf. descottilltsii*, *Bugula sp. 1*, *Conopeum sp.*, *Stirparia dendrograpta*;
- des Cirripèdes thoraciques : *Balanus amphitrite* et *Balanus tintinabulum*;
- des Polychètes sessiles : *Potamilla reniformis*, *Hydroïdes cf. uncinata*, *Sabellaria spinulosa var. Alcocki*;
- des Mollusques : *Chama brassica*, *Pinctada radiata*, *Chama asperella*, *Isognomon ephippium*;
- des Ascidies : *Didemnum psammotodes var. typica* *Amaroucium sp.*, *Polyclinum isipingense*.

2) La strate épibiotique du deuxième degré. Cette strate comprend notamment :

- les Hydroïdes : *Clytia gravieri*, *Halecium beanii*, *Hebella scandens*;
- les Bryozoaires *Aetea truncata*, *Nolella sp.*, *Amathia distans*;
- des Ascidies : *Perophora bermudensis*, *Archidistoma sp.*, *Styela marquesana*, *Polyandrocarpa durbanensis*.

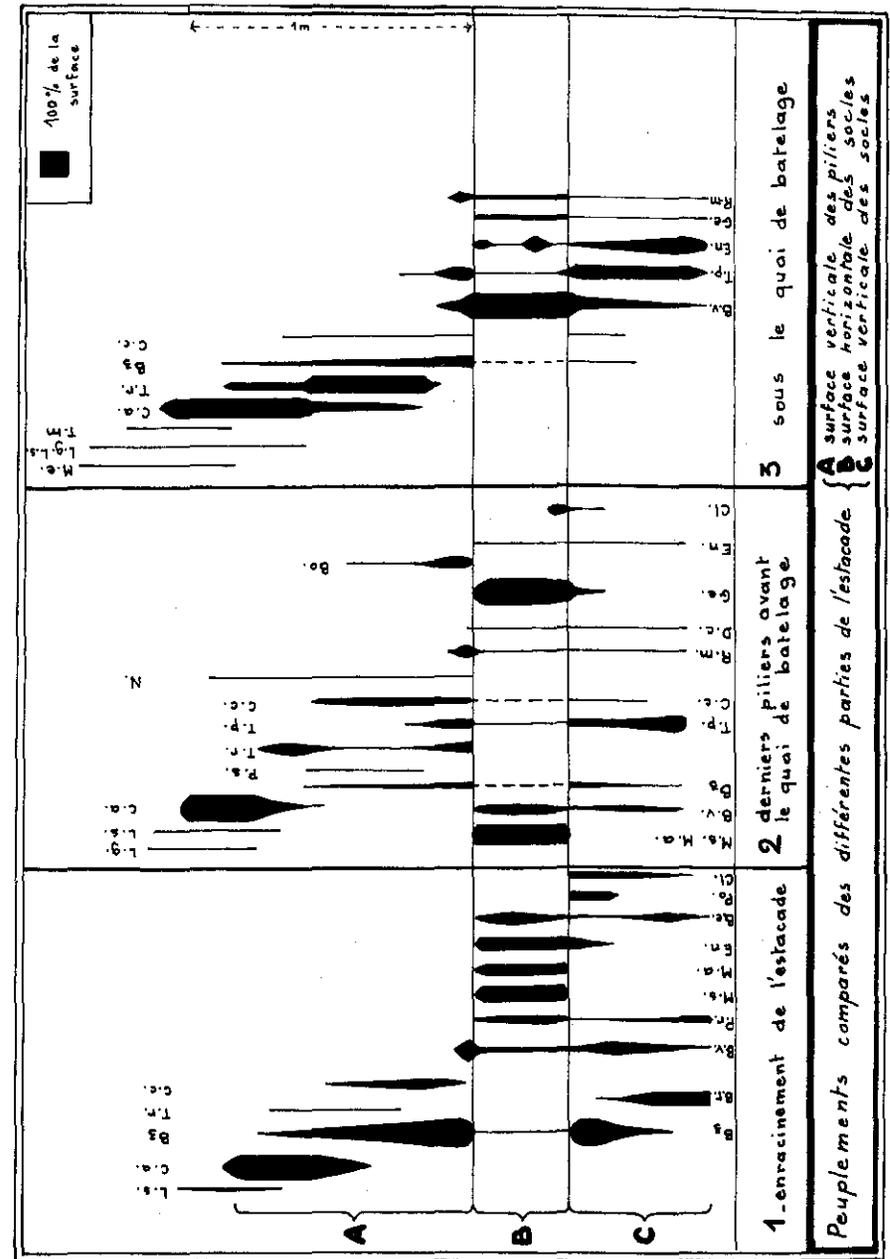
Ce peuplement abrite également des espèces mobiles parmi lesquelles de nombreuses Polychètes (*Lepidonotus cf. squamatus*, *Loimia medusa*, *Syllis cf. gracilis*) des Brachyours tels que : les *Xanthidae Actaea rüppelli* (logé dans les masses d'Eponges) et *Ozius rugulosus*.

Sur le sable qui porte les socles, on observe des colonies de Polychètes appartenant à deux espèces, *Eudiopatra sp.* et *Ranzania sp.* C'est la seule station de la région de Tuléar où nous ayons trouvé les coussinets construits par le *Phyllochaetopteridae Ranzania sp.*

L'ensemble de ce peuplement possède une grande originalité. En effet, il ne contient aucune espèce végétale, en dehors des Diatomées épiphytes, et d'autre part, il comprend une forte proportion d'espèces que je n'ai rencontrées nulle part ailleurs dans la région de Tuléar. Il est prématuré d'affirmer que ce sont toutes des espèces caractéristiques, car certaines

PLANCHE N° 9
(Légende)

- B.3 : *Balanus* sp. 3
 B.c. : *Bryopsis corymbosa*
 Bo. : *Bostrychia* sp.
 B.t. : *Balanus tintinnabulum*
 B.v. : *Brachydontes variabilis*
 C.a. : *Chthamalus antennatus*
 C.c. : *Crassostrea cucullata*
 Cl. : *Cladophorales*
 D.c. : *Dynamena crisioides*
 En. : Enteromorphales
 Ge. : Géliidiales
 L.g. : *Littorina glabrata*
 L.s. : *Littorina scabra*
 M.a. : *Modiola arcuatula*
 M.s. : *Modiolaria subsulcata*
 M.e. : *Megalitia exotica*
 N. : Neritidae
 Po. : *Polysiphonia* sp.
 P.n. : *Pedation nucleus*
 P.r. : *Potamilla reniformis*
 P.s. : *Planaxis sulcatus*
 R.m. : *Ricinula morus*
 T.m. : *Tectarius malaccanus*
 T.p. : *Tetracilia porosa*
 T.r. : *Tetracilia rosea*



d'entre elles, notamment des Hydroïdes ou Bryozoaires existent peut-être sur d'autres substrats où il ne m'a pas été possible de discerner leur présence par un examen macroscopique. Néanmoins, on peut d'ores et déjà affirmer que les espèces suivantes, assez grandes et très remarquables d'aspect, sont des caractéristiques de ces substrats solides de l'Étage infralittoral en eaux turbides et polluées :

- Hydroïdes : *Eudendrium cunninghami* et *Halopteris constricta*;
- Mollusques : *Chama brassica*;
- Cirripèdes : *Balanus tintinabulum*;
- Bryozoaires : *Bugula sp. 1* et *Stirparia dendrograpta*;
- Ascidiés : *Perophora viridis*, *Polyclinum cf. isipingense*, *Didemnum psammalodes*, *Styela marquesana*, *Polyandrocarpa durbanensis*.

3. L'extrémité de la jetée

Le passage du type de peuplement précédent à celui qui existe à l'extrémité de l'estacade se fait progressivement. Bien que la figure comporte le schéma d'un relevé intermédiaire, je ne donnerai ici que la description du type extrême observé tout à fait à l'extrémité du wharf. Le type intermédiaire sera évoqué seulement pour montrer l'évolution du peuplement au long de la jetée sous l'action des variations de certains facteurs écologiques.

Ces variations peuvent être définies comme suit :

a) Le mode, de très calme qu'il est au niveau des premières volées, devient assez agité à l'extrémité de l'estacade : par vent moyen et à basse mer, l'amplitude de la houle sur les piliers est de 30 à 40 cm.

b) Les conditions hydrologiques tout à fait particulières, qui, nous l'avons vu, affectent les niveaux inférieurs au début de l'estacade, disparaissent par suite de l'abaissement général du substrat d'implantation de la jetée.

1° L'Étage supralittoral

L'influence de l'agitation de l'eau se révèle par l'apparition d'une autre espèce de *Littorinidae*, *Tectarius malaccanus*, qui n'occupe d'ailleurs qu'une ceinture très étroite (20 à 30 cm. A.D. = Σ_3 ; S. = 1) par rapport à la large bande occupée par les *Littorina scabra* et *L. glabrata* (1,20 à 1,30 m.). Par ailleurs, la densité des peuplements de *L. scabra* et *L. glabrata* est à peu près la même que celle que nous avons observée sur les premiers piliers de la jetée. On note pourtant que ces espèces atteignent, comme on pouvait s'y attendre, un niveau situé 30 ou 40 cm plus haut que dans le cas précité.

De plus, une espèce vagile très importante occupe cet Étage : l'Isopode *Ligiidae Megaligia exotica*. Je n'ai trouvé cette espèce que dans cette station sur les substrats solides de la région de Tuléar (des marées de nuit effectuées sur le reste de la jetée, ne m'ont jamais permis d'en trouver). Peut-être cette répartition exclusive serait-elle à attribuer à la présence de cavités obscures formant abri à l'extrémité de la jetée en particulier.

2° L'Étage médiolittoral

L'Étage médiolittoral montre aussi très nettement des variations en fonction du mode, variations dans la nature des espèces ou dans l'extension de chacune d'elles :

a) La zone supérieure, à *Chthamalus antennatus* est toujours distincte mais peuplée d'une façon moins dense (A.D. de 1 à 3; S. = 2 à 3); par ailleurs, elle occupe une plus grande hauteur (de 80 cm à 1 m.), de sorte que sa composition n'est monospécifique que dans les 20 ou 30 cm supérieurs; plus bas, il y a une transition progressive avec la zone inférieure.

b) La zone inférieure, ou « zone à *Balanus sp. 3* », conserve à peu près la même extension que dans la partie moyenne de la jetée; sa population de

Balanus sp. 3 se raréfie de la même façon que les *Chthamalus* (A.D. = Σ_1 à 2; S. = 1 à 2). De plus, apparaît une autre espèce qui, comme *Tectarius malaccanus* de l'Étage supralittoral, se retrouve sur les roches de Barn-Hill; il s'agit de *Tetraclita rosea* dont l'indice A.D. atteint 3, et qui forme la transition entre les deux zones de l'Étage médiolittoral. Cette zone inférieure est encore occupée par quelques *Crassostrea cucullata*, bien que l'agitation accrue fasse beaucoup diminuer leur densité.

Le bas de cette zone (face verticale des socles) porte quelques *Crassostrea cucullata*, mais aussi un peuplement assez fourni de *Tetraclita porosa*. Ce Cirripède se répartit en fait dans une bande qui recouvre la limite des Étages médio- et infralittoral. Cette altération de la zonation s'explique par une succession dans le temps du même ordre que celle que nous avons décrite dans la partie moyenne de la jetée à propos des *Balanus sp. 3*. Ici c'est le développement des *Tetraclita*, puis des *Brachydontes*, qui a favorisé, par accroissement de l'humectation, l'établissement d'un peuplement infralittoral.

3° L'Étage infralittoral

L'Étage infralittoral se développe ici sans discontinuité et l'on n'y reconnaît plus la séparation en deux types de peuplements : celui de la surface horizontale des socles se continue sur la partie verticale. Il est encore à base de petits *Mytilidae*, mais ici *Brachydontes variabilis* est nettement prépondérant et élimine pratiquement *Modiolaria subsulcata* et *Modiola arcuata*. Le revêtement, complet sur la surface horizontale, diminue progressivement sur la face verticale. Le rassemblement de *Mytilidae* sur la surface horizontale donne lieu à une sédimentation fine, atteignant 3 mm. Ce dépôt explique la présence d'une strate algale à base d'*Ulva sp.* et d'*Enteromorpha sp.* en couverture discontinue (A.D. de Σ_1 à 4). Le revêtement de *Brachydontes variabilis* se poursuit sur les faces verticales, d'une façon d'abord éparse (Σ_1 à 1; S. = 3) puis plus dense vers le bas (A.D. = 2; S. = 3). Il s'accompagne d'un ensemble faunistique et floristique plus caractéristique de l'Étage infralittoral que les espèces précédemment indiquées. Les espèces principales de cet ensemble faunistique et floristique sont : un *Gelidium sp.* (A.D. = Σ_2 à 3; S. = 4), l'Hydroïde *Dynamena crisioides*, l'Actinie A3 (A.D. = Σ_1 ; S. = 1). Sur ce substrat se rencontrent quelques espèces sédentaires :

- le Prosobranch *Muricidae Ricinula marginatra*, prédateur des *Brachydontes variabilis*, et qui de ce fait se localise particulièrement au « bourrelet » formé par cette espèce à la base des piliers;
- le Pulmoné *Orcidium peroni*, abondant normalement sur les vases et sables vasards voisins de la jetée.

Le peuplement de la surface inférieure des socles diffère peu de celui des autres faces; cependant la diminution de l'éclairement tend à supprimer le peuplement phytal, rendant ainsi plus visible le peuplement d'Eponges et de Mollusques. Mais on n'observe pas le développement florissant d'Ascidiés, Hydroïdes et Eponges qui caractérisaient ce même niveau, dans les plaques de basse mer, sous les premiers piliers de l'estacade.

Les espèces vagiles sont représentées par le classique Brachyoure *Metopograpsus thukhuar*, auquel s'ajoute ici un autre *Grapsidae*, *Grapsus tenuicrustatus*.

4. Les enrochements et palplanches à l'extrémité de la jetée

Les enrochements et palplanches, éléments de la construction de l'estacade méritent un examen particulier, afin d'établir des comparaisons, d'une part entre les peuplements de ces différents substrats entre eux, d'autre part entre les peuplements des radiers à l'extrémité et à l'enracinement de la jetée.

a) Les blocs de l'enrochement.

Les blocs de l'enrochement portent une faune très semblable à celle des blocs du premier radier de la jetée : les différences les plus notables sont la disparition de *Crassostrea cucullata* et l'apparition de quelques espèces vagiles :

— dans l'Etage supralittoral on retrouve la *Megaligia exotica* des piliers de la jetée ;

— dans les Etages médio- et infralittoral *Nerita undata* apparaît tandis que *Nerita albicilla* devient très abondante (A.D. = 2 ; S. = 3).

— la présence d'Entéromorphes au bas du radier devient remarquablement constante.

Au total le peuplement comprend :

— Etage supralittoral : *Cyanophycées* (A.D. = 5 ; S. = 5) et *Megaligia exotica* ;

— Etage médiolittoral : faces horizontales : *Chthamalus antennatus* (A.D. = Σ_1 ; S. = 2) et *Siphonaria laciniosa* (A.D. = Σ_2).

Partout ailleurs on relève :

— *Chthamalus antennatus* (A.D. = Σ_1 à 2 ; S. = 2) ;

— *Balanus sp. 3* (A.D. = Σ_3 ; S. = 2) ;

— *Nerita albicilla* (A.D. = 1 à 2 ; S. = 3) ;

— *Nerita undata* (A.D. = Σ_1 ; S. = 1) ;

— *Metopograpsus thukhuar*.

b) Les palplanches métalliques.

Les palplanches métalliques qui servent à l'édification des quais de batelage, permettent, par leur peuplement, de se rendre compte du rôle joué par la nature du substrat dans la répartition des espèces, ce substrat intervenant par son état de surface. Par rapport aux socles de la jetée, les espèces qui subsistent voient leurs densités modifiées de la façon suivante :

— densité de <i>Littorina scabra</i> (sur socles de béton)	} multipliée par	} 1/4 à 1/10 sur pal- planches et ouvrages métalliques ;
— densité de <i>Chthamalus antennatus</i>		
» » <i>Balanus sp. 3</i>	X	1/2 à 1/5
» » <i>Crassostrea cucullata</i>	X	1 à 3
» » <i>Tetraclita porosa</i>	X	1/2
	X	1/2 à 1/5.

Remarques

— *Littorina scabra* se localise dans les anfractuosités.

— *Chthamalus antennatus* et *Balanus sp. 3* recouvrent 50% de la zone supérieure de l'Etage médiolittoral.

Comparaison des divers éléments de la jetée au point de vue des peuplements

Nous venons de voir comment varient les recouvrements des radiers de l'enracinement à l'extrémité de la jetée d'une part, et d'autre part, celui des palplanches métalliques par rapport à celui des ouvrages de béton. Ce ne sont là que des changements mineurs ; il est beaucoup plus intéressant d'examiner les variations qui interviennent tout au long de l'estacade.

On étudie ci-après dans chaque Etage, les variations observées et les causes possibles de ces variations.

1° Etage supralittoral

L'ensemble de l'Etage supralittoral s'étend progressivement dans le sens vertical. De 0,30 à 0,50 m. sous les premières travées de l'estacade, il atteint

1 à 1,30 m. à l'extrémité. L'apparition de nouvelles espèces va de pair avec cette extension : aux *Littorina scabra* et *glabrata* s'ajoutent une espèce de *Tectarius* (*T. malaccanus*) et l'Isopode *Megaligia exotica*.

2° Etage médiolittoral

Un fait saillant est à noter : la limite entre la zone supérieure à *Chthamalus antennatus* et la zone inférieure à *Balanus sp. 3* et *Crassostrea cucullata* s'estompe progressivement. *Chthamalus antennatus* s'étend de plus en plus bas, mais l'aire de densité maximale de la population reste tout de même bien au-dessus de la zone de concentration des *Balanus* et des *Crassostrea*.

La zone inférieure présente des modifications plus nettes qui sont : 1) l'apparition d'une autre espèce de Cirripède, *Tetraclita rosea* ; 2) la diminution de densité de *Crassostrea cucullata* et de l'algue *Bostrychia sp.* ; 3) l'augmentation de la densité de *Tetraclita porosa* ; 4) la disparition du petit *Lasaea rubra* dans les tests de Balanes.

3° Etage infralittoral

L'élimination du compartiment faunistique d'eaux turbides et polluées est le fait le plus frappant. Cependant cette évolution n'est pas imputable au changement de mode, mais à la disparition de la niche écologique que constituent les flaques d'eau à basse mer. Le reste du peuplement subit peu de variations. On note :

— la raréfaction puis la disparition des *Modiolaria subsulcata* et *Modiola arcuatula* (*Brachydontes variabilis* subsiste seul) ;

— la raréfaction de quelques espèces d'algues (une *Cladophorale*, *Polysiphonia sp.*, *Bryopsis sp.*).

C. — LES PEUPELEMENTS DE LA PETITE JETÉE

Nous avons vu que la petite jetée du port de Tuléar est soumise à des conditions analogues à celles qui règnent aux alentours du radier de la grande jetée. Cependant, la plus grande extension verticale du substrat et les conditions extrêmes auxquelles le peuplement est soumis (turbidité accrue de l'eau de mer, fortes variations de température), donnent à celui-ci une allure assez différente de celle observée sur le radier de la grande jetée. Je résumerai les particularités de ce peuplement dans les remarques suivantes (v. Pl. 10) :

— l'Etage supralittoral ne porte aucun revêtement algal, mais les deux espèces habituelles : *Littorina scabra* et *L. glabrata* ;

— l'Etage médiolittoral comprend les deux ceintures de Cirripèdes Thoraciques déjà observées et qui se trouvent ici en recouvrements complets. Cet Etage comprend également des plages localisées peuplées de *Crassostrea cucullata* et particulièrement développées vers l'extrémité de la jetée ;

— l'Etage infralittoral comprend un revêtement algal du pied de la jetée, revêtement à base d'Ulvacées, de Géliidiales et aussi d'une espèce animale, l'Actinie A3 déjà citée à propos de la jetée et qui se trouve ici de façon relativement constante. Une espèce de Spongiaire indéterminée forme aussi des plaques couvrant le fond des cavités très humectées.

L'élément vagile de la faune est représenté de façon très constante pour l'Etage médiolittoral par le Grapsidae *Metopograpsus thukhuar* et par le petit lézard des modes calmes, et, pour l'Etage infralittoral, par le *Portunidae* *Thalamita crenata* et le *Nassidae* *Nassarius olivaceus*, espèce provenant en fait des formations vaseuses avoisinantes.

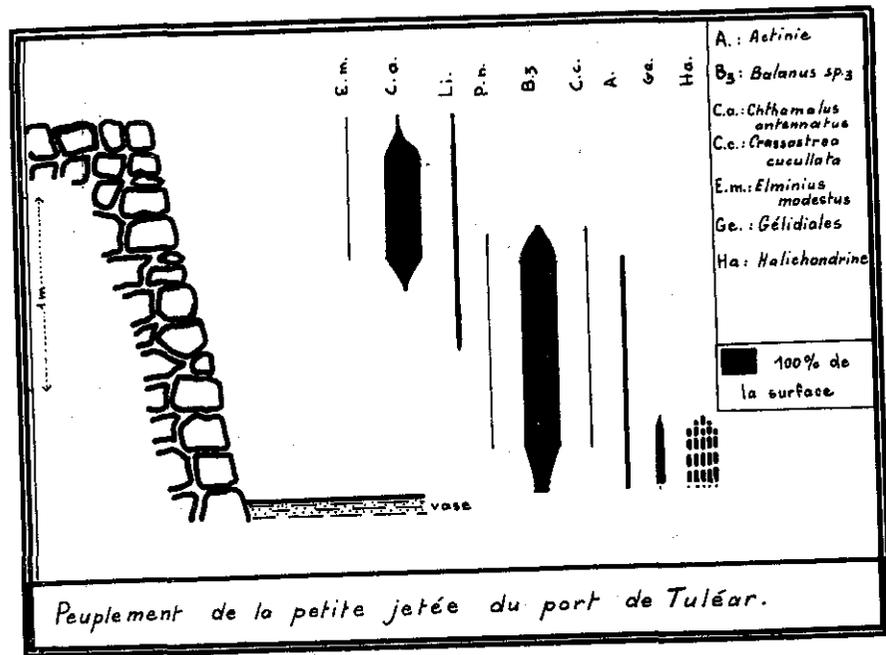


PLANCHE n° 10

D. — CONCLUSION

Le peuplement des ouvrages portuaires de Tuléar, et plus particulièrement celui de la grande jetée, donne d'intéressants exemples des influences que peuvent avoir différents types de facteurs sur la répartition des espèces. Les facteurs de modification sont essentiellement :

- le caractère portuaire des conditions hydrologiques ;
- la régularité géométrique des substrats artificiels.

Les caractères les plus remarquables du peuplement sont les suivants :

a) L'homogénéité parfaite du substrat et le mode relativement calme permettent la dissociation très nette des deux zones de l'Etage médiolittoral. En effet (v. p. 257 et Pl. 8 et 9) les zones à *Chthamalus antennatus* et à *Balanus sp. 3* possèdent une limite commune assez nettement tranchée.

b) Les formes parfaitement géométriques des socles des piliers de la jetée délimitent des surfaces dont les caractéristiques très homogènes, tant pour l'état de surface que pour les conditions d'éclairage et d'ambiance hydrologique, conduisent à l'établissement de peuplements très particuliers. Les deux compartiments faunistiques les plus remarquables qui s'y développent sont :

— la couverture de petits *Mytilidae* des surfaces horizontales supérieures. Je n'ai trouvé les deux espèces qui constituent cette couverture que dans ce biotope. Je pense donc pouvoir considérer *Modiola arcuatula* et *Modiolaria subsulcata* comme caractéristiques de ce peuplement ;

— le complexe faunistique des faces inférieures des socles (v. Pl. 8). Ce complexe semble devoir être considéré comme une communauté d'eaux polluées présentant des affinités avec les communautés portuaires.

CHAPITRE V

LES ARBRES DE LA MANGROVE

A. — GÉNÉRALITÉS

Les troncs, les racines et les pneumatophores des arbres qui constituent la mangrove forment un bon substrat pour le développement d'un peuplement intertidal. Ces arbres sont soumis à des conditions écologiques relativement uniformes, mais nous verrons que certains facteurs hydrodynamiques et hydrologiques varient, du front de la mangrove à l'arrière, et aussi, bien entendu, d'une mangrove à l'autre, faisant apparaître une zonation horizontale des peuplements dans le sens des gradients de ces facteurs.

Les formations de mangrove sont relativement abondantes dans la région de Tuléar. On en trouvera une description détaillée dans le mémoire de R. DERJARD (en cours de rédaction). Je me contenterai de donner ici quelques détails sur les espèces susceptibles de porter un revêtement animal ou végétal, et sur les conditions écologiques auxquelles elles sont soumises et qui intéressent plus particulièrement les peuplements de substrats solides.

1) Les cordons de mangrove littorale parallèles à la côte, et larges au maximum de 100 m., sont constituées presque uniquement par les deux espèces *Avicennia marina* et *Sonneratia alba*.

a) *Avicennia marina* est une Verbénacée au feuillage relativement clairsemé, dont le tronc droit et lisse, de 30 cm de diamètre au plus, ne présente pas d'anfractuosités, et dont l'écorce ne s'exfolie pas. Ce dernier caractère, comme nous le verrons, est d'une grande importance pour la pérennité des peuplements sessiles. Par ailleurs, cette espèce possède des pneumatophores grêles et allongés (diamètre de 1,5 cm au maximum) dépassant de 15 à 30 cm la surface du sédiment, mais est dépourvue de racines adventives en « échasses ».

b) *Sonneratia alba* possède un feuillage plus haut et plus touffu, ce qui entretient une ombre portée plus dense que celle d'*Avicennia marina*. Le tronc, en général droit et peu tourmenté, atteint des dimensions assez importantes (30 à 40 cm de diamètre). L'écorce se desquamé assez régulièrement, selon un cycle saisonnier, sur la partie du tronc qui se trouve au-dessous du niveau des P.M.M.E. Les pneumatophores de *Sonneratia alba* sont, en général, beaucoup plus épais (2 à 3 cm de diamètre) et présentent des desquamations périodiques beaucoup moins intenses que celles des troncs.

2) L'importance mangrove qui occupe le fond de l'anse de Sarodrano est beaucoup plus riche que la précédente en espèces. Trois espèces s'ajoutent à celles que nous venons de voir : *Rhizophora mucronata*, *Ceriops tagal*, *Bruguiera cylindrica*.

a) *Rhizophora mucronata* est une Rhizophoracée d'assez grande taille (10 à 15 m.), au feuillage dense, remarquable par ses racines aériennes en « pilotis », racines dont le diamètre varie de 2 à 10 cm et qui se ramifient dichotomiquement. Leur ensemble forme un entrelacs complexe, très riche en anfractuosités et qui s'inscrit grossièrement dans un volume conique dont le sommet atteint généralement le niveau des P.M.M.E. L'écorce de *Rhizophora mucronata* ne présente pas de desquamation.

b) *Ceriops tagal* présente à peu près les mêmes caractéristiques morphologiques que *Rhizophora mucronata*; cependant, nous noterons les dimensions importantes atteintes par les troncs (jusqu'à 50 cm de diamètre) et les racines en « échasses », qui sont moins nombreuses et plus éparées que celles de *R. mucronata*.

c) *Bruguiera cylindrica*, implanté le plus souvent à l'arrière de la formation de mangrove, est une espèce de plus petite taille dont les racines forment des coudes qui dépassent la surface du sédiment et jouent ainsi le rôle de pneumatophores.

Ces mangroves de fond de baies comportent encore d'autres espèces arborescentes (ex. : *Lumnitzera racemosa*) mais je ne développerai pas leurs caractéristiques car les peuplements de la zone intertidale y sont très mal représentés.

B. — LES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES

1. Conditions hydrodynamiques

1° Le Mode

La mangrove est une formation littorale localisée rigoureusement aux modes calmes, condition nécessaire à l'implantation des arbres d'une part, et à la rétention du sédiment qui forme le substrat d'autre part. Elle se développe à l'abri des formations récifales qui jouent le rôle de brise-lame vis-à-vis de la houle du large.

Au fond de l'anse de Sarodrano, la mangrove jouit de l'abri supplémentaire formé par la pointe du crochon sableux de Sarodrano. Il faut ajouter, en ce qui concerne l'extrême fond de l'anse, que l'épais rideau formé par les arbres amortit peu à peu la houle résiduelle jusqu'à la rendre inexistante.

2° Les Courants

Les courants observés dans la mangrove sont de deux types :

- courants de marée ;
- courants longitudinaux.

a) Les courants de marée sont canalisés dans les chenaux transversaux qui drainent la mangrove. Ils prennent une certaine importance dans les mangroves de fond de baie telles que celle de l'anse de Sarodrano. L'influence de ces courants, limités aux chenaux, est très faible sur les épibioses des hauts niveaux. Toutefois leur action érosive dégage la partie inférieure du système racinaire des arbres qui bordent les chenaux, et ménage ainsi des substrats propices au développement d'une flore et d'une faune infralittorales.

Dans le cas particulier de la mangrove de Sarodrano, il convient de citer le rôle important joué par les écoulements d'eaux douces en provenance du karst des falaises éocènes (système que j'ai déjà mentionné à propos des falaises de la Pointe Barn-Hill). Ces écoulements se rassemblent en un chenal assez large (5 à 10 m.) et sinueux, de direction générale Sud-Nord, qui est le siège d'un courant vers la mer ; ce courant se fait sentir durant tout le jusant, pendant l'étale de basse mer et encore pendant la première moitié du flot environ.

b) Les courants longitudinaux, parallèles à la côte et déterminés par l'action d'une houle oblique à la côte, n'existent que dans le cas des mangroves littorales en cordon; ils sont d'importance négligeable vis-à-vis des peuplements.

2. Conditions de température

L'ombre portée par les feuillages protège le substrat et les troncs des arbres de l'action du rayonnement solaire, de sorte que le seul élément thermique susceptible d'agir sur les peuplements est la variation de la température de l'eau telle que je l'ai définie de manière générale au chapitre III traitant des grès littoraux.

3. La salinité de l'eau de mer

Dans la région de Tuléar, l'établissement de la mangrove est subordonné à la présence au niveau du système radicaire des arbres, d'une nappe phréatique d'eau à faible salinité. Dans le cas des mangroves en cordons, cette nappe phréatique se manifeste par des suintements et même des écoulements francs au bas de l'horizon des sables médiolittoraux. Ces eaux semblent avoir une influence négligeable sur la composition des épibioses, alors qu'elles sont nécessaires à la croissance des racines.

On pourrait penser pourtant que les sources qui s'observent au fond de l'anse de Sarodrano, et qui donnent des écoulements atteignant le débit d'une petite rivière, devraient altérer ces mêmes épibioses. Or on verra qu'il n'en est rien et l'exemple particulier du peuplement des grottes de la falaise en arrière de la mangrove (v. chap. VI) montre que ces eaux ont une salinité suffisante pour autoriser le développement de peuplements à caractère marin.

4. La sédimentation

Le taux de la sédimentation est sans doute le facteur primordial conditionnant le développement des espèces sur les troncs de la mangrove.

Du fait de leur situation dans des modes très calmes, les mangroves sont le siège d'une sédimentation très active de particules fines et de colloïdes en suspension dans l'eau. La sédimentation sera évidemment d'autant plus importante que le mode sera plus calme; le maximum s'exercera donc au fond de l'anse de Sarodrano et le minimum sur les cordons de mangrove parallèles à la côte (avec, dans ce cas, une intensité très proche de celle que nous avons observée sur les formations de grès quaternaires).

Je rattache à l'influence du taux de sédimentation celle de la composition chimique de l'eau de mer. Je n'ai pu effectuer d'analyses sur place mais ORR et MOORHOUSE (1933) ont établi que le pH des eaux baignant la mangrove était relativement bas et surtout très variable. Les affaiblissements temporaires du pH, et aussi le CO₂ dégagé par les fermentations bactériennes sont responsables de l'appauvrissement des eaux en CO₃Ca, appauvrissement qui amène une dégradation des tests d'organismes calcaires. Ce fait expliquerait peut-être la rareté de certains groupes d'organismes à test calcaire dans les peuplements de la mangrove de Tuléar (les Cirripèdes par exemple); la principale raison de la rareté des Cirripèdes reste cependant la desquamation des troncs et des racines de la majorité des arbres. En effet, les racines des Rhizophores à faible desquamation, portent des couvertures assez abondantes de *Balanidae*.

C. — LES PEUPELEMENTS

Nous avons vu que la région de Tuléar présentait deux types morphologiques et écologiques de mangrove. J'étudierai donc successivement les peuplements qui se développent sur ces deux catégories de substrat, à cette fin de deux groupes de relevés concernant les épibioses de la mangrove, le premier aux environs du village de Songeritelo, le second dans l'anse de Sarodrano.

1. Les « *Avicennia* » et « *Sonneratia* » des mangroves littorales en cordon (v. Pl. 11)

Le substrat sur lequel se développe la mangrove est une banquette de poudres et colloïdes dont la surface est située entre 20 et 30 cm au-dessus du niveau des B.M.M.E. Les troncs et pneumatophores se trouvent donc entièrement compris dans l'Etage médiolittoral. La seule exception à cette règle est représentée par le peuplement des rares pneumatophores, constamment immergés, qui se trouvent dans les chenaux de décharge.

1° L'Etage supralittoral

La partie supérieure des troncs, située dans l'Etage supralittoral, ne porte aucun peuplement végétal visible à l'œil nu, les écorces n'offrant pas un substrat favorable à l'installation des Cyanophycées. Le peuplement de cet Etage est donc uniquement constitué par *Littorina scabra*, dont de nombreux individus couvrent de petites surfaces. En fait, la répartition altitudinale de ces *Littorina* varie avec le niveau atteint par la pleine mer pendant la période considérée, comme nous l'avons déjà noté pour l'Etage supralittoral de la grande jetée (v. chap. IV).

A basse mer, les *Littorina scabra* fixées au substrat par une couche de mucus durci, s'observent depuis la partie supérieure des troncs jusqu'aux premières branches. Pour *Sonneratia alba*, la densité du feuillage et la rétention d'humidité qui s'ensuit, permettent à ces *Littorina* de remonter beaucoup plus haut dans les branches.

2° L'Etage médiolittoral

L'Etage médiolittoral couvre tout le reste des troncs et n'est bien représenté que sur les troncs d'*Avicennia marina*. En effet, la desquamation saisonnière mentionnée précédemment affecte précisément les troncs de *Sonneratia alba* dans cette zone.

Le peuplement le plus complet, tel qu'on peut l'observer sur les troncs d'*Avicennia marina*, comprend :

— une ceinture de *Chthamalus antennatus*, commençant au niveau des P.M.M.E. et s'étendant pratiquement jusqu'au pied des arbres. Cependant cette ceinture ne montre quelque densité (A.D. de 2 à 3; S. = 3) que dans les 30 à 50 cm supérieurs; plus bas, les individus sont clairsemés;

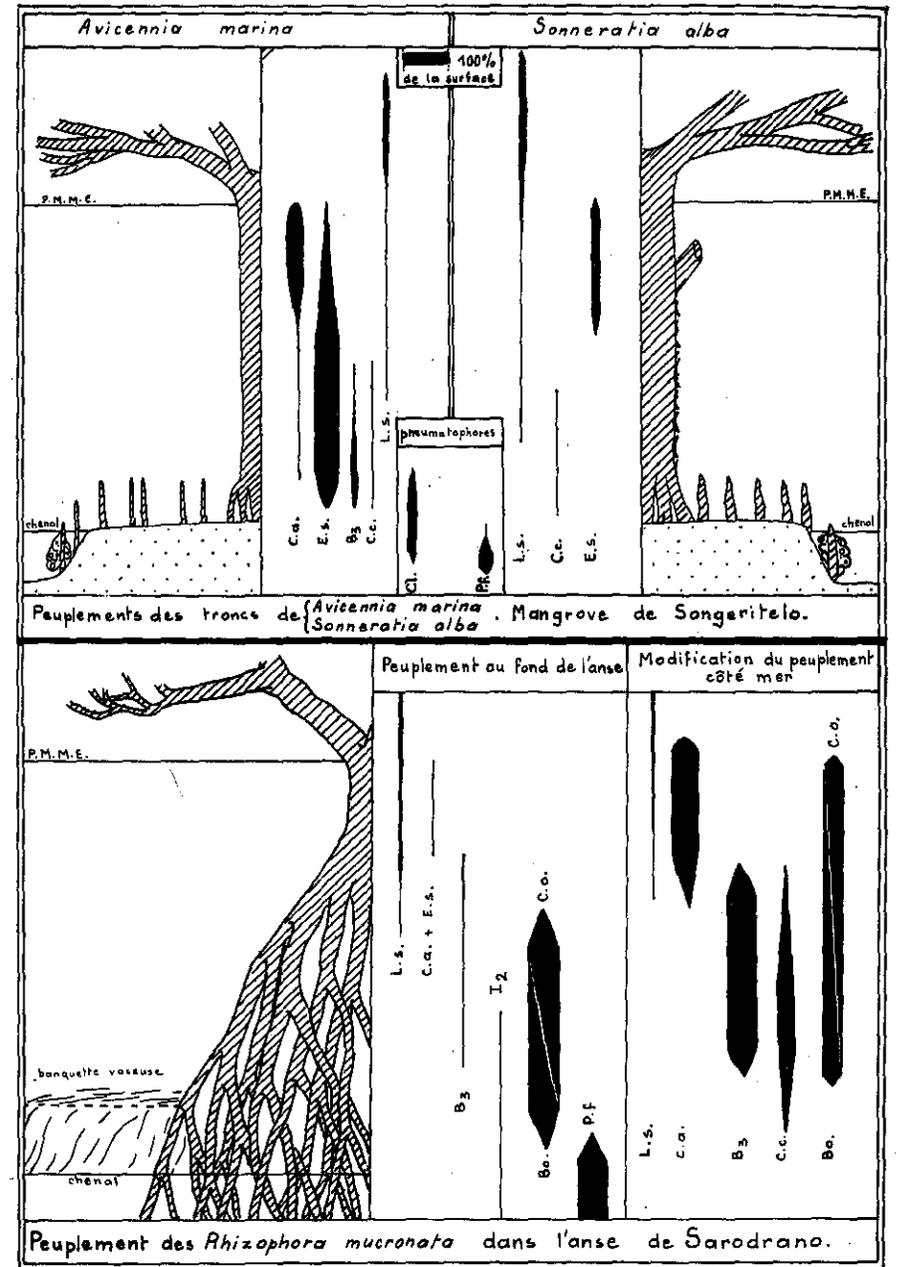
— une autre espèce de Cirripède des modes calmes, *Elminius sinuatus*, se substitue à la précédente au fur et à mesure que celle-ci se raréfie. *E. sinuatus* forme de haut en bas un peuplement de plus en plus dense (A.D. = 4; S. = 4).

Ces deux espèces représentent le peuplement de l'horizon supérieur de l'Etage médiolittoral.

L'horizon inférieur est très mal représenté; les seuls témoins qui en restent sont des plages très rares de *Balanus* sp. 3 à la base des troncs. De même, les quelques représentants de *Crassostrea cucullata* trouvés sur les pneumatophores sont référables à cet horizon.

PLANCHE N° 11
(Légende)

- B.3 : Balanus sp.3
- Bo. : Bostrychia sp.
- C.a. : Chthamalus antennatus
- C.c. : Crassostrea cucullata
- Cl. : Chlorophycées
- C.o. : Catenella opuntia
- E.s. : Elminius sinuatus
- I.2 : Isognomon sp.2
- L.s. : Littorina scabra
- P.f. : Prostylissa foetida



L'absence presque totale de *Crassostrea cucullata* est la conséquence, dans la mangrove comme sur les bancs de grès littoraux, des récoltes de ces coquillages comestibles par les habitants des villages ; les huîtres qui croissent sur les écorces des arbres de la mangrove ne laissent aucune trace après l'arrachage, alors que sur les rochers on retrouve encore les anciennes valves. Il existe des endroits dans les formations de mangrove, où les pneumatophores portent encore un manchon de *C. cucullata* vivantes ; nous en verrons un exemple en étudiant la mangrove de l'anse de Sarodrano.

Comme nous l'avons vu, les troncs de *Sonneratia alba* ne portent pratiquement aucune espèce médiolittorale, hormis quelques individus d'*Elminius sinuatus* dans la partie supérieure des troncs. Les pneumatophores et la partie inférieure des troncs portent parfois quelques *Crassostrea cucullata*.

3° L'Etage infralittoral

L'Etage infralittoral, extrêmement réduit, n'est représenté que par le peuplement des pneumatophores qui baignent dans les chenaux. Ce peuplement comprend :

— quelques espèces d'algues dont des Diatomées filamenteuses, des Chlorophycées et des Rhodophycées comme la Géliodiale G1 ou *Caloglossa lepriuri* ;

— une Eponge de couleur verdâtre ou blanchâtre, qui peut atteindre une forte taille (3 à 4 dm3) : *Prostylissa fœtida*.

2. Les arbres de la mangrove de fond de baie dans l'anse de Sarodrano

Ici encore, la partie des arbres située au-dessus du niveau de la banquettes vaseuse, correspond à l'Etage médiolittoral. Afin de décrire une zonation complète, je prendrai l'exemple de Rhizophores situés au bord du grand chenal d'écoulement dont il a été question au paragraphe B).

1° L'Etage supralittoral

Dans la zone des Rhizophores le peuplement supralittoral est encore monospécifique : *Littorina scabra* montre, dans le feuillage du *Rhizophora mucronata*, une répartition verticale particulièrement large.

2° L'Etage médiolittoral

A l'arrière de la mangrove, dans la zone où prédomine le *Ceritops tagal*, on observe, sous la zone occupée par *Littorina scabra*, des individus très épars de *Cerithidea decollata*. Ce détail est intéressant car il montre la parenté qui existe entre les peuplements médiolittoraux de la mangrove et ceux des formations de schorre à Salicornes et *Arthrocnemum* où *Cerithidea decollata* a également été trouvée.

Par ailleurs, l'Etage médiolittoral est assez pauvrement représenté sur les Rhizophores. A une ceinture de *Chthamalus antennatus* succède vers le bas une ceinture de *Balanus sp. 3* ; ces deux ceintures sont très clairsemées (A.D. = Σ_1 à Σ_2 ; S. = 2). Nous retrouvons un élément important du peuplement général de l'Etage médiolittoral aux endroits à éclaircissement diminué ; il s'agit d'un feutrage dense de *Catenella opuntia* et de *Bostrychia sp.*, qui envahit toutes les cavités formées par les racines entrecroisées de *Rhizophora mucronata*.

Ces anfractuosités abritent également dans les recoins les plus humides, et plus particulièrement aux fourches des racines adventives, une espèce d'*Aviculidae* : *Isognomon sp. 2*, espèce normalement infralittorale qui se trouve en enclave dans des micromilieus humectés.

Il est intéressant de voir comment évolue le peuplement depuis la bordure côté terre jusqu'à la lisière côté mer de la mangrove.

En progressant ainsi de l'intérieur vers l'extérieur, on remarque :

— que les ceintures de *Chthamalus antennatus* et de *Balanus sp. 3* prennent graduellement une plus grande importance numérique : le taux d'abondance-dominance atteint 4 à 5 sur les arbres les plus extérieurs ;

— qu'une bande de *Crassostrea cucullata* apparaît à peu près au même niveau que les *Balanus sp. 3*. L'indice d'abondance-dominance des *Crassostrea cucullata* atteint 2 à 3 ;

— qu'il y a peu de variations dans le peuplement algal à *Catenella opuntia* et *Bostrychia*.

La faune mobile de l'Etage médiolittoral est excessivement pauvre et ne comprend que de petites espèces de *Grapsidae* (*Sesarma sp.*) habitant normal des banquettes sédimentaires voisines.

3° L'Etage infralittoral

L'Etage infralittoral ne subit pas de variations par rapport à ce qui a été exposé concernant la mangrove littorale en cordon. Cependant, la présence de l'Eponge *Prostylissa fœtida* devient ici beaucoup plus constante (A.D. = 3).

D. — CONCLUSION

Il apparaît donc que le peuplement de la zone intertidale sur les troncs de la mangrove, se compose d'un stock d'espèces très peu nombreuses, capables de s'adapter ou de résister aux conditions écologiques très particulières auxquelles elles sont soumises dans la mangrove. Si l'on se réfère au biotope dont les conditions écologiques sont les plus proches de celles qui règnent dans la mangrove, à savoir les grès littoraux quaternaires, on constate que les peuplements des deux biotopes sont assez proches à certaines différences près, différences qui s'expliquent ainsi :

— Pour l'Etage infralittoral :

— le substrat inadéquat empêche le développement des Cyanophycées dans la mangrove ;

— l'absence de substrat rocheux corrodé et de Cyanophycées endolithes entraîne le remplacement de *Littorina glabrata* par *L. scabra*.

— Pour l'Etage médiolittoral :

— l'absence d'un substrat de fixation convenable peut empêcher l'installation des algues ou animaux sessiles.

— Pour l'Etage infralittoral :

— les conditions de circulation d'eau et de salinité auxquelles sont soumis les rares substrats infralittoraux ne laissent pratiquement subsister qu'une seule espèce animale, l'Eponge *Prostylissa fœtida*.

CHAPITRE VI

LES CALCAIRES ET LES GROTTES EN MODE TRÈS CALME AVEC ÉCOULEMENTS D'EAUX DOUCES

Dans le fond de l'anse de Sarodrano et à l'abri du rideau de la mangrove, la côte est constituée par les calcaires éocènes ; en effet, à cet endroit aboutit le bas de la pente correspondant à la ligne de faille bordant le plateau calcaire à l'Ouest. Nous avons vu, à propos de la Pointe Barn-Hill, puis à propos de la mangrove de Sarodrano, que ces calcaires étaient le point d'aboutissement du réseau karstique des terrains éocènes de l'arrière-pays. Les écoulements d'eaux douces qui en résultent créent des biotopes très particuliers dont le peuplement présente une aptitude élevée à tolérer des variations importantes de salinité et de turbidité de l'eau.

A. — LES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES

1. Les conditions hydrodynamiques

Les conditions de déferlement et de courants qui règnent dans ce biotope sont les mêmes que celles qui affectent la partie postérieure de la mangrove de Sarodrano (v. p. 269) ; c'est-à-dire que les eaux y présentent une agitation nulle et des courants extrêmement réduits.

2. La température

La température de l'eau de mer est également sujette aux mêmes variations que celles qui existent dans la mangrove.

Quant aux températures au niveau du substrat, elles subissent de larges variations fonction de celles de l'insolation. Ainsi le fond des grottes terrestres, où se trouve assez souvent le point d'aboutissement des écoulements karstiques, reste à une température basse, inférieure à celle de l'eau de mer. Ailleurs, les changements sont du même ordre que ceux qu'on observe sur les grès littoraux, compte tenu de la morphologie des substrats.

3. La salinité

Les écoulements d'eaux sont évidemment des points très particuliers au point de vue de la salinité. Les eaux en provenance du karst sont douces et s'écoulent vers la mer de différentes manières ;

— elles peuvent s'accumuler dans des grottes, situées légèrement plus haut que la ligne de rivage, et qui se vident ensuite sur l'estran rocheux. Suivant leur position en altitude, ces grottes seront ou non intéressées par les peuplements marins ;

— elles peuvent s'écouler en sources et ruisseaux de faible débit qui se répartissent sur le replat rocheux en un système de ruisselets de largeur et de profondeur faibles, de l'ordre de 10 à 30 cm au maximum (v. Pl. 12).

4. La turbidité de l'eau

Les conditions de turbidité de l'eau sont, elles aussi, tout à fait comparables à celles que l'on observe sur les grès quaternaires littoraux. Toutefois, le mode très calme et la proximité de la mangrove favorisent une forte sédimentation.

B. — LES PEUPELEMENTS

La zonation des espèces sur cette portion du littoral dépend de la morphologie de la station étudiée. Nous considérerons donc successivement :

- le peuplement de l'estran rocheux normal ;
- le peuplement des grottes des hauts niveaux.

1. L'estran rocheux (v. Pl. 12)

La rive Est de l'anse de Sarodrano est occupée sur 50% de sa longueur par un estran rocheux de largeur relativement faible (15 à 20 cm), se terminant sous les sédiments fins qui emplissent le fond de l'anse.

Le peuplement observé dans ces stations représente en quelque sorte le terme évolutif extrême de celui qui existe sur les calcaires de la Pointe Barn-Hill en mode calme.

1° L'Etage supralittoral

L'Etage supralittoral est très mal représenté. Le recouvrement de Cyanophycées qui nous servait de point de repère dans les stations précédentes est pratiquement nul ici. Je n'ai pas trouvé d'explication satisfaisante à ce fait. L'absence quasi absolue de *Littorina glabrata* semble découler de celle des Cyanophycées. *Littorina scabra* est présente (A.D. = Σ_3 ; S.* = 2), sans doute à cause de la proximité des arbres de la mangrove.

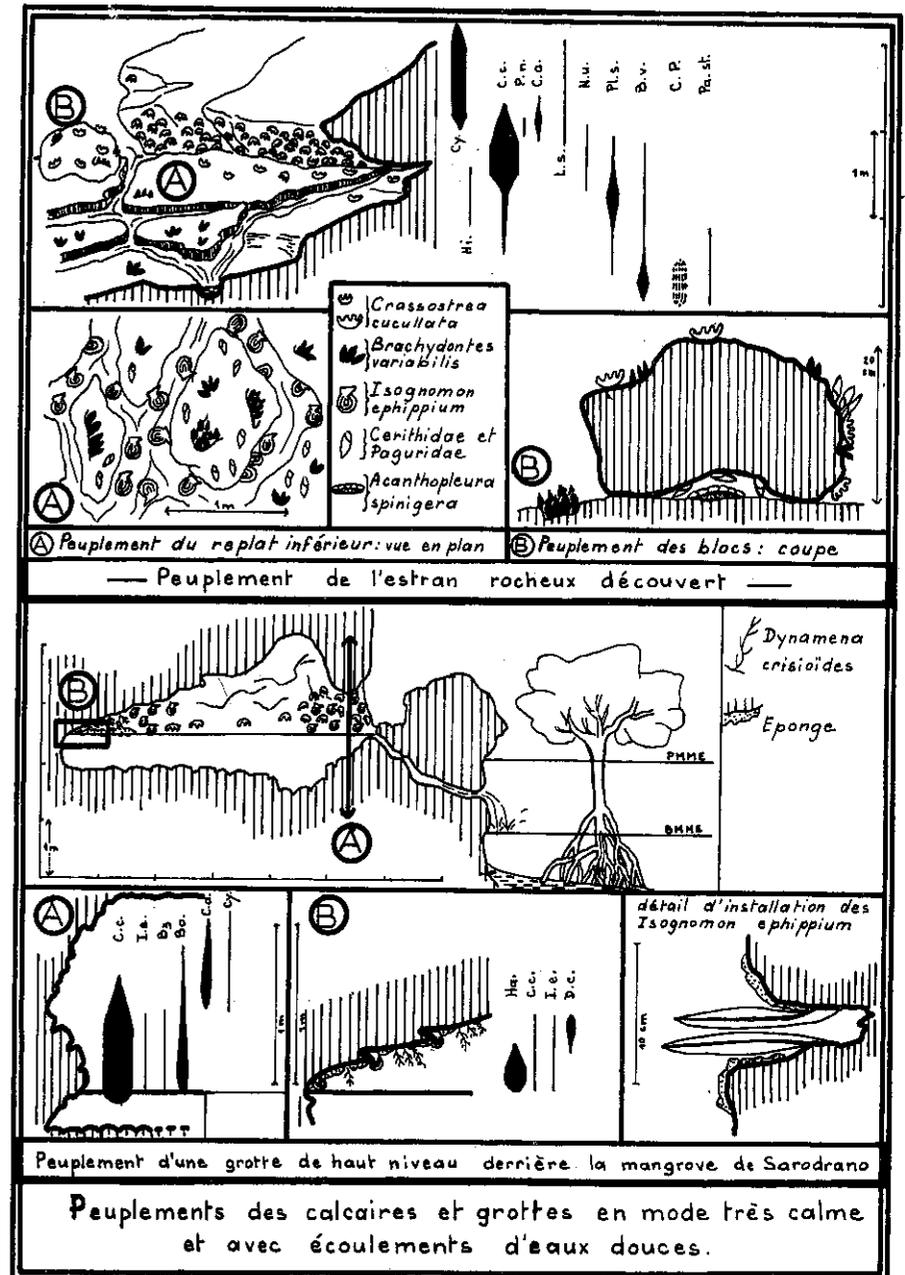
2° L'Etage médiolittoral

L'Etage médiolittoral montre l'habituelle division en deux zones :

- a) une zone supérieure à *Chthamalus antennatus*, très estompée, montre un peuplement peu dense (A.D. = Σ_1 à 2 ; S. = 3) ;
- b) une zone inférieure constituée par une couverture presque totale de *Crassostrea cucullata* (A.D. de Σ_3 à 5 ; S. = 2 à 5). On remarquera que cette espèce est limitée aux aires d'éclairement diminué, telles que les dessous des surplombs, où se trouvent également quelques plages d'une Rhodophycée : *Hildenbrandtia* sp., seule algue observée dans l'Etage médiolittoral. Le *Littorinidae Planaxis sulcatus* se trouve en assez grand nombre dans la zone à *Crassostrea cucullata*. La répartition de *P. sulcatus* (A.D. = Σ_3 ; S. = 1) est variable et on le trouve souvent mêlé aux *Littorina scabra* de l'Etage supralittoral.

PLANCHE N° 12
(Légende)

- B.3 : *Balanus* sp.3
- Bo. : *Bostrychia* sp.
- B.v. : *Brachydontes variabilis*
- C.a. : *Chthamalus antennatus*
- C.c. : *Crassostrea cucullata*
- C.P. : *Cerithidae* et *Paguridae*
- Cy. : Cyanophycées
- D.c. : *Dynamena crisioides*
- Ha. : Eponge Halichondrine
- Hi. : *Hildenbrandtia* sp.
- I.e. : *Isognomon ehippium*
- L.s. : *Littorina scabra*
- N.u. : *Nerita undata*
- Pa.st : *Patella stellaeformis*
- Pl.s. : *Planaxis sulcatus*
- P.n. : *Pedalion nucleus*



Le peuplement médiolittoral comprend encore trois espèces accidentelles : — l'*Aviculidae Pedalion nucleus* dans les fissures de la roche (A.D. = Σ_1 ; S. = 3); — *Nerita undata* dans les fissures (A.D. = Σ_1 ; S. = 2); — *Patella stellaeformis*, à quelques exemplaires sur les zones peu inclinées.

3° L'Etage infralittoral

L'Etage infralittoral est limité au peuplement du replat rocheux inférieur. On peut admettre qu'il comprend deux compartiments faunistiques :

- la surface du replat rocheux et les blocs;
- les ruisseaux d'écoulement d'eau douce.

a) Le peuplement de la surface du replat rocheux et des blocs se compose presque uniquement de groupes de *Brachydontes variabilis* cantonnés aux fissures de la roche. Cette répartition est semblable à celle qu'on trouve sur les grès d'Ifaty. Ces surfaces subhorizontales portent également quelques *Cerithidae* et *Paguridae* qui se réfugient plutôt sous les blocs durant la basse mer.

Les dessous de blocs abritent en effet des foules très denses des deux *Cerithidae* *Cerithium petrosum* et *moniliferum*, et du *Paguridae* *Clibanarius longitarsus*. Ces foules sont composées environ de 25% de *Cerithidae* et de 75% de *Paguridae*. Il est à noter que les *C. longitarsus* que j'ai récoltés étaient toujours de la même taille : environ 10 à 15 mm. Seuls quelques gros individus dépassaient 3 à 4 cm; il s'agissait donc probablement d'individus d'une même classe d'âge.

A basse mer les blocs abritent encore deux espèces intéressantes :

— une Holothurie non encore déterminée, de couleur brun foncé à noir, avec des podia plus clairs;

— le grand Chiton *Acanthopleura spinigera* que nous avons déjà observé sur les falaises de la Pointe Barn-Hill. Cette espèce ne semble pas être cantonnée à l'Etage infralittoral mais ne tolère pas les fortes insulations.

b) Le peuplement des ruisseaux d'écoulement sur le replat horizontal. Ce peuplement est très simple et composé uniquement d'amas assez denses du Pélécy-pode *Aviculidae Isognomon ephippium*. Ces animaux se cantonnent strictement aux écoulements d'eau douce. A titre accidentel, ces ruisseaux renferment également quelques touffes de Chlorophycées Entéromorphales.

2. Les grottes des hauts niveaux

Lorsqu'elles ne sont pas situées trop au-dessus du niveau des P.M.M.E., ces grottes abritent des espèces particulièrement intéressantes car elles constituent des exemples frappants de remontées de faunes, et même de microclimats abritant des éléments faunistiques qui correspondent normalement à des conditions écologiques tout à fait différentes.

Du fait de l'humectation entretenue dans les enceintes quasi fermées que représentent certaines de ces grottes, une zonation horizontale, de l'entrée au fond des grottes, se surimpose à la zonation verticale habituelle.

A titre d'exemple, je donnerai ci-après, une description du peuplement d'une grotte située presque au fond de l'anse de Sarodrano. Le débit d'eau douce y est assez important et remplit une cuvette dont le niveau constant correspond à peu près à celui des P.M.M.E. (v. Pl. 12).

1° L'entrée de la grotte

Les parois de l'entrée portent un peuplement typiquement médiolittoral, mais extrêmement simplifié. On reconnaît les deux zones habituelles à *Chthamalus antennatus* et à *Crassostrea cucullata*; cette dernière espèce est très bien développée et recouvre presque tout le substrat (A.D. = 4 à 5; S. = 4), alors que les *Chthamalus antennatus* ont, au maximum un indice

A.D. de 1 à 2). La zone à *Crassostrea cucullata* comprend quelques *Balanus* sp. 3. Localement l'algue *Bostrychia* sp. forme des touffes drues. L'*Aviculidae Isognomon ephippium* installé dans des fissures (v. Pl. 12), représente une remontée de la faune infralittorale dans cette zone.

2° Le fond de la grotte

Au fur et à mesure que l'on progresse vers le fond de la grotte, le peuplement prend une allure nettement infralittorale avec l'apparition d'un peuplement assez fourni de *Dynamena crisioides*, la persistance de *Isognomon ephippium* dans les fissures, et la présence de placages localement denses d'une Eponge non déterminée.

Le peuplement de ces substrats calcaires met en évidence la résistance de quelques espèces animales aux actions conjuguées de la dessalure, de la richesse de l'eau en particules sédimentaires et des variations d'éclairement. En résumé, on peut dire qu'il existe :

— des espèces médiolittorales tolérant des eaux très turbides et de fortes variations d'insolation, ex. *Planaxis sulcatus*;

— des espèces infralittorales tolérant une forte dessalure et indifférentes aux conditions d'éclairement et de turbidité, ex. *Isognomon ephippium*;

— des espèces infralittorales tolérant la dessalure mais ne supportant ni une forte insolation ni une grande turbidité de l'eau : ex. *Dynamena crisioides* et l'Eponge *Prostylixa foetida*.

CHAPITRE VII

LES SUBSTRATS SOLIDES SANS MADRÉPORAIRES DU GRAND RÉCIF

Nous avons vu que le Grand Récif de Tuléar comprend, outre les peuplements de substrats solides propres aux récifs d'Anthozoaires, des biotopes du même ordre que ceux que nous avons étudiés dans les stations précédentes. Ces peuplements affectent deux catégories de substrat :

1) Les balises de navigation construites sur le Grand Récif de Tuléar et dont le corps de béton et les socles d'implantation représentent un terrain favorable à l'installation d'épibioses des trois Etages de l'espace intertidal.

2) Les blocs de la levée détritique, amas de débris coralliens que l'on trouve juste en arrière du platier externe du Grand Récif (v. Mémoire en cours d'impression de M. PICHON). Contrairement aux balises, ces blocs ne portent pas de peuplements supralittoraux ; on peut même dire que l'essentiel de l'épibiose est de nature infralittorale. Ce type de peuplement se rencontre sur toutes les formations récifales de la région de Tuléar. J'en donnerai deux exemples pris, l'un sur la levée de blocs du Grand Récif et l'autre sur le platier de Sarodrano.

A. — LES BALISES

Les balises construites sur le Grand Récif de Tuléar sont des tourelles de maçonnerie cylindriques de 7 à 8 m. de haut, de 2 m. de diamètre environ, consolidées par des socles de blocs calcaires rapportés. La surface des tourelles elles-mêmes est recouverte d'un crépi de ciment lisse. Nous étudierons comme exemple le cas de la balise C, située sur la limite Est du Grand Récif, jusque dans l'alignement de la jetée du port (v. cartes n^{os} 2, st. 14).

1. Les conditions écologiques

1° Le Mode

La zone des herbiers à *Cymodocea ciliata*, *Syringodium isoëtifolium*, etc., sur laquelle est bâtie cette balise, est placée à l'abri des influences océaniques, donc de la houle, derrière le Grand Récif qui joue le rôle d'un brise-lames très efficace. Par ailleurs, à marée haute, la faible profondeur du platier récifal et du platier à Phanérogames, amortit rapidement les oscillations

de faible amplitude dues à la houle résiduelle. Plus importantes sont certainement les oscillations induites par la brise de Sud-Ouest. Quand elle souffle pendant la pleine mer, cette brise provoque l'apparition de vagues courtes, de faible hauteur et fortement cambrées, qui peuvent donc affecter la face Sud-Ouest des constructions dans leurs parties situées au niveau des P.M.V.E. Ainsi les peuplements des niveaux infralittoraux seront référentiels à des types de mode plus calme que ceux des niveaux supralittoraux.

2° Les Courants

Les courants de marée qui affectent cette partie du récif, plus particulièrement pendant les marées de vives eaux, sont dûs à l'écoulement des eaux qui, à haute mer, recouvrent toute la partie intérieure du récif jusqu'à la levée détritique. Ces courants se manifestent surtout à marée descendante, car l'écoulement de cette grande nappe d'eau garde un certain retard sur le jusant. L'intensité des courants de marée est faible, mais ils peuvent localement prendre une certaine vigueur surtout si, comme c'est le cas pour la station étudiée ici, on se trouve dans une dépression du substrat servant de chenal d'écoulement pour une importante masse d'eau, et si la direction du courant se trouve coïncider avec celle des brises de Sud-Ouest. Le substrat sur lequel repose la balise C est modifié (v. Pl. 13) par érosion du côté Sud-Ouest, et accumulation du sédiment du côté Nord-Est.

3° La Température

La couche d'eau qui reste sur les herbiers à marée basse subit un échauffement par absorption du rayonnement solaire, mais ce phénomène n'est sensible que dans les flaques et cuvettes d'érosion où l'eau ne circule pas. Au total, les variations de température de l'eau sont d'importance minime par rapport à ce que nous avons observé sur les grès quaternaires.

4° La Turbidité

Par rapport à toutes les stations déjà étudiées, les balises du récif sont baignées par des eaux d'une pureté bien supérieure, mais cette pureté n'a de valeur que relative. En effet, si l'on se réfère à l'ensemble du complexe récifal, les eaux de l'herbier à Phanérogames sont chargées de sables coralliens et d'autres sédiments, provenant de l'érosion de la levée détritique et du platier friable ; cette charge sédimentaire est cependant très insuffisante pour altérer le développement des Invertébrés autres que les Anthozoaires.

Au total, les facteurs ambiants représentent ici, par rapport aux biotopes qui ont déjà retenu l'attention dans le présent travail, une variation dans le sens d'une plus grande transparence et d'un renouvellement plus fréquent des masses d'eau.

2. Les peuplements

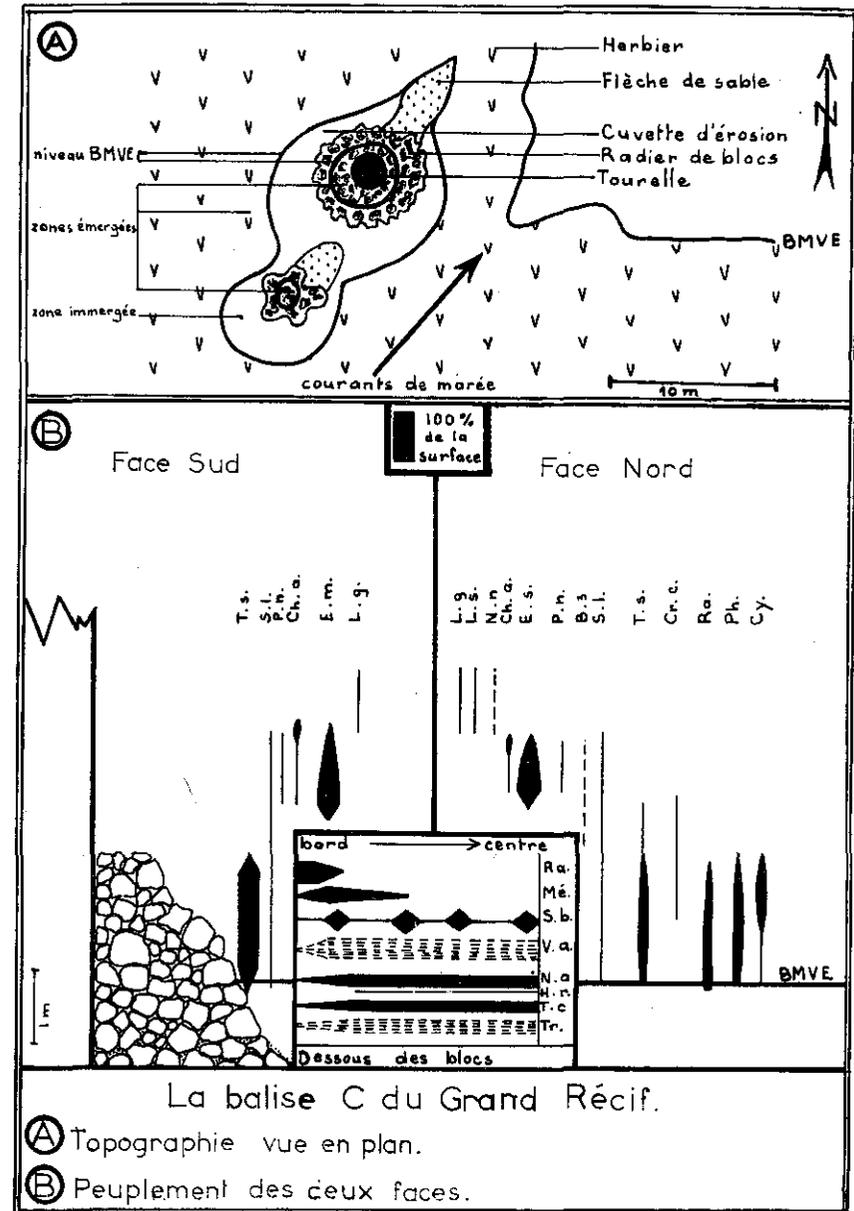
L'examen des épibioses montre nettement l'influence de la forme du substrat. L'existence d'un radier de blocs rapportés permet l'installation d'une faune sciaphile infralittorale très remarquable. D'autre part, la forme cylindrique de la tourelle introduit une dissymétrie entre les peuplements des faces Sud et Nord (en effet, de par cette forme, toutes les orientations sont représentées dans une même station). La face Nord reçoit un éclaircissement diminué et subit donc une dessiccation moins importante que la face Sud.

1° L'Etage supralittoral

L'habituel peuplement de Cyanophycées de l'Etage supralittoral est peu développé ici et seuls subsistent des Gastéropodes Prosobranches localisés surtout dans les fissures :

PLANCHE N° 13
(Légende)

- B.3 : *Balanus* sp.3
 Ch.a. : *Chthamalus antennatus*
 Cr.c. : *Crassostrea cucullata*
 Cy. : Cyanophycées
 E.m. : *Elminius modestus*
 H.r. : *Homotrema rubrum*
 L.g. : *Littorina glabrata*
 L.s. : *Littorina scabra*
 Me. : Mélobésiées
 N.a. : *Nerita albicilla*
 N.n. : *Nerita neritopsoides*
 Ph. : Phéophycées
 P.n. : *Pedalion nucleus*
 Ra. : *Ralfsia* sp.
 S.b. : *Septifer bilocularis*
 S.l. : *Siphonaria laciniosa*
 T.c. : *Tetracitella costata*
 Tr. : *Trididemnum* sp.
 T.s. : *Tetracitella serrata*
 V.a. : *Vermetus annulatus*



- *Littorina glabrata* (A.D. = Σ_1 à 1);
- *L. scabra* (A.D. = Σ_2 à 2);
- *Nerita neritopsoides* (A.D. = Σ_1 à 1).

L. scabra et *N. neritopsoides* ne se rencontrent que sur la face exposée au Nord; elles peuplent habituellement des substrats ombragés et de mode calme.

2° L'Etage médiolittoral

L'Etage médiolittoral est lui aussi très pauvre en algues; sur les substrats calcaires et granuleux formés par les blocs du radier se développent des thalles encroûtants de *Ralfsia* sp. Sur les blocs, des touffes d'une Algue Phéophycée et des plaques de Cyanophycées forment des taches éparées.

Les Cirripèdes et les *Ostreidae* permettent encore de distinguer deux zones:

a) La zone supérieure, plus étendue (d'environ 20 cm.) sur la face Sud, est couverte d'un peuplement dense du Cirripède thoracique *Elminius modestus* (A.D. = 4 à 5). Cette espèce s'accompagne du classique *Chthamalus antennatus* très clairsemé (A.D. = Σ_1 à 1; S. = 2) de même que de l'*Aviculidae Pedalion nucleus*.

b) La zone inférieure est marquée par le Cirripède *Balanus* sp. 3, qui ne se trouve qu'à de très rares exemplaires et ne constitue donc pas un bon repère pour reconnaître cette zone. Par contre, les deux autres espèces propres à ce niveau, *Crassostrea cucullata* et *Tetraclita serrata* sont plus régulièrement représentées (A.D. = Σ_2 à 1; S. = 1). On remarque d'ailleurs que les *Crassostrea cucullata* suivent la même règle de répartition que les deux espèces supralittorales *Littorina scabra* et *Nerita neritopsoides*, dont j'ai signalé plus haut la disparition sur la face Sud de l'ouvrage. *Tetraclita serrata*, par contre, tendent à couvrir totalement les surfaces disponibles sur cette même face Sud. En fait, en examinant le peuplement des restes d'anciennes constructions, dans le voisinage de la balise, on constate que le peuplement médiolittoral évolue vers une couverture complète de *Tetraclita serrata*.

Deux espèces non sessiles s'observent aussi dans l'Etage médiolittoral:

— le Brachyoure *Grapsus tenuicrustatus* (déjà cité dans les stations de mode battu);

— le Pulmoné Patelliforme *Siphonaria laciniosa*, dont les individus sont certainement plus nombreux qu'il n'y paraît à première vue, étant donné le grand nombre de traces de radula visibles sur le substrat; il est à supposer que, durant les basses mers diurnes, les *Siphonaria* se dissimulent dans les anfractuosités de la roche et dans les fissures que laissent entre eux les blocs du radier.

3° L'Etage infralittoral

L'Etage infralittoral est représenté uniquement par les épibioses de dessous de blocs. En effet, la surface extérieure de ces mêmes blocs est à peu près dépourvue de tout peuplement. Les courants de jusant et les particules que ceux-ci transportent et mettent en suspension exercent des actions abrasives sur la partie inférieure du radier, empêchant ainsi l'installation de toute espèce animale ou végétale sessile.

Les surfaces cachées de ces blocs, par contre, portent un complexe faunistique qui n'est pas sans rappeler, d'une part, la strate inférieure des peuplements infralittoraux sur les calcaires de la Pointe Barn-Hill, et, d'autre part, les peuplements sciaphiles des dessous de blocs de la levée détritique.

— Le revêtement algal, limité aux zones où parvient un peu de lumière, présente deux ceintures concentriques; la première de *Ralfsia* sp. correspond à la limite de tolérance de cette espèce, que nous avons déjà observée dans l'Etage médiolittoral inférieur; la seconde, d'une espèce indéterminée de *Mélobésiée*, supporte un éclaircissement beaucoup plus réduit.

- La couverture animale, extrêmement complexe, comporte essentiellement:
 - des bouquets du Foraminifère branchu *Homotrema rubrum* (A.D. = 1, \oplus);
 - le Cirripède *Tetraclita costata*, en grand nombre (A.D. = 2 à 3; S. = 2);
 - des plages localisées de *Vermetus* cf. *annulatus*, ces plages formant des couvertures complètes (A.D. = 4 à 5; S. = 5);
 - des amas du *Mytilidae* *Septifer bilocularis* dans les fissures et anfractuosités;
 - des colonies éparées du *Didemnidae* *Trididemnum* sp.

L'élément mobile de ce peuplement est constitué par *Nerita albicilla* et le *Grapsidae* *Sesarma* sp.

B. — LES BLOCS DE LA LEVÉE DÉTRITIQUE

En arrière du platier externe du Grand Récif, et tout au long de celui-ci, la levée détritique est constituée par un amoncellement de fragments de Madréporaires de taille variable, à des stades variés de dégradation. La signification de cette levée détritique a été donnée par M. PICHON. Il s'agit de la dernière zone du récif externe représentant la limite du transport par la houle des blocs de Madréporaires arrachés au front du récif.

La plus grande partie de cette levée détritique émerge à chaque marée, aussi peut-on s'attendre à y trouver des peuplements médiolittoraux. C'est effectivement le cas sur le Grand Récif et sur les formations analogues des autres récifs de la région de Tuléar. Je ne donnerai qu'une vue sommaire des conditions dans lesquelles ils sont placés, l'étude de leur écologie ayant déjà fait l'objet d'un chapitre du travail de M. PICHON. Nous verrons aussi qu'une partie de leur peuplement, plus précisément la faune abritée à leur face inférieure, se rattache aux peuplements sciaphiles des récifs coralliens (étudiés par P. VASSEUR). Il me faut néanmoins en traiter brièvement. En effet, ce peuplement des blocs détritiques, à cause du maximum d'agitation et de pureté de l'eau, représente le terme ultime de variation des peuplements de substrats solides des Etages médio- et infralittoral. Nous verrons d'ailleurs à l'aide d'un exemple pris sur le récif de Sarodrano, comment ce peuplement peut se dégrader par altération d'un des facteurs écologiques.

1. Les facteurs écologiques

La levée détritique du Grand Récif est soumise à des conditions écologiques et en particulier à des conditions hydrodynamiques qui aboutissent à un maximum d'agitation et à un minimum de turbidité de l'eau, par rapport à l'ensemble des stations de substrats solides étudiées.

1° Les facteurs hydrodynamiques

Les conditions d'agitation de l'eau sont particulièrement sévères. En effet:

— le déferlement sur la levée détritique a des caractéristiques proches de celui qui se produit sur la bordure extérieure du récif, soit une amplitude de 1,5 à 4 m. Cette observation n'est valable qu'à mi-marée, au moment où le platier externe est recouvert d'une couche d'eau suffisante pour que les ondulations de la houle parviennent jusqu'à la levée détritique;

— aux basses mers, la levée détritique se trouve séparée du front externe par une distance d'environ 100 à 200 m., et l'influence du ressac ne s'y fait plus sentir. Ces alternances accentuent les écarts d'humectation auxquels sont soumis les blocs. L'influence de ce mode très battu se manifeste sur le peuplement; ainsi le revêtement algal des blocs battus ne comporte-t-il que des espèces encroûtantes, capables de résister aux actions de la houle, conjuguées d'ailleurs à celles de l'insolation.

2° La température

Les eaux qui baignent le récif étant de type océanique, les variations de la température de l'eau de mer demeurent très faibles et influent peu sur le peuplement ; le substrat subit, par contre, des variations d'une amplitude considérable : durant l'étalement de basse mer, surtout si celle-ci a lieu vers midi (B.M.V.E.), le rayonnement solaire absorbé par le substrat l'amène à des températures très fortes. Nous avons déjà observé une situation analogue sur les grès littoraux quaternaires, mais, dans le cas présent, l'amplitude des variations de température est augmentée pour deux raisons :

a) l'eau qui couvre le récif à la pleine mer n'a subi aucun échauffement particulier à basse mer (nous avons vu que les hauts fonds en face des grès littoraux permettaient à ceux-ci de subir d'importantes élévations de température à basse mer) ;

b) toute sédimentation propre à entretenir une humectation résiduelle à basse mer est absente de la levée détritique.

En tenant compte de la turbidité pratiquement nulle de l'eau, on peut avancer que la levée détritique, ou tout au moins la surface supérieure de blocs qui s'y trouvent, est soumise aux conditions suivantes :

- agitation extrême de l'eau ;
- variations de température très larges au niveau du substrat.

Les autres conditions ambiantes sont celles qui affectent l'ensemble du complexe récifal.

Les faces inférieures de ces mêmes blocs constituent des micromilieus où les deux facteurs édaphiques cités (action destructrice du ressac et fortes températures) ne se font plus sentir.

2. Les peuplements

Les épibioses des surfaces éclairées des blocs sont référables à l'Étage médiolittoral, mais il convient de signaler que la présence de tout peuplement est conditionnée par la taille du bloc étudié. En effet, l'installation des espèces n'est possible que si le substrat reste relativement fixe. Or, les influences hydrodynamiques décrites ne permettent cette stabilité qu'à des blocs pesant plus de 5-10 kg. et auxquels leur forme assure une certaine stabilité.

Le peuplement qui les recouvre, dans ces conditions, est étudié ci-après.

1° Le peuplement médiolittoral des surfaces exposées

La composition de l'épibiose des blocs rappelle de très près les observations faites sur le radier de la balise C, c'est-à-dire dans l'extrême horizon inférieur de l'Étage médiolittoral. On y trouve les espèces suivantes :

- la Phéophycée *Ralfsia* sp., qui couvre 25 à 75% du substrat ;
- le Cirripède *Tetraclita serrata* (A.D. = 2 à 3 ; S. = 2) qui représente la quasi-totalité du peuplement animal ;
- des individus isolés d'une Actinie foreuse qui agglomère les grains de sédiment ;
- une Éponge du G. *Gellius* dont l'aspect rappelle celui d'une *Chondrosia* (A.D. = Σ_2 ; S. = 2) et qui se trouve sur les blocs, dans les fissures.

2° Le peuplement infralittoral des surfaces exposées

La partie supérieure des blocs porte quelques espèces référables à l'Étage infralittoral :

- une Mélobésiée que l'on retrouve d'ailleurs à la surface inférieure des blocs ;

- une Chlorophycée en touffes éparses ;
- l'Hydroïde *Dynamena crisioides* que nous avons déjà relevé dans toutes les formations infralittorales précédemment étudiées, se retrouve ici (A.D. = Σ_2 ; S. = 2).

3° Le peuplement infralittoral sciaphile

Le stock d'espèces qu'abritent les faces inférieures des blocs n'est qu'un aspect de l'ensemble des peuplements sciaphiles. L'étude de sa composition s'écarte donc du propos de ce travail. Néanmoins, il est intéressant de constater que certaines des espèces entrant dans cette composition se retrouvent dans les autres formations infralittorales.

L'ensemble du peuplement comprend :

1) Un stock d'espèces sessiles (v. Mémoire inédit de P. VASSEUR) :

- les Foraminifères : *Homotrema rubrum*, *Carpenteria monticularis*, *Carpenteria* sp. ;
- les Spongiaires : *Tethya seychellensis* que l'on observe aussi dans l'Étage infralittoral sur les bancs de grès d'Ifaty, *Spongosorites indica*, *Hymeniacidon sanguinea*, *Halichondria* sp., *Iotrochota purpurea*, *Microcionia* sp. (cette espèce se rencontre couramment dans les horizons infralittoraux de la Pointe Barn-Hill ou des grès quaternaires d'Ifaty), *Halichondria* sp., *Iotrochota purpurea*, *Microcionia* sp., *Myrmekioderma granulata* ;
- l'Hydroïde *Dynamena crisioides* ;
- la Polychète *Salmacina dysteri* ;
- le Cirripède *Tetraclita costata* habitant classique de toutes les anfractuosités de l'Étage infralittoral ;
- les Pélécytopodes *Chama asperella*, *Arca imbricata*, *Arca afra* ;
- le Gastéropode *Vermetus annulatus*, déjà observé sous les blocs de la balise C et sur les falaises de la Pointe Barn-Hill ;
- les Tuniciers *Polyclinum macrophyllum*, *Leptoclinides* sp., *Eudistoma möbiusi* (espèce rencontrée également sous les blocs d'Ifaty), *Trididemnum* sp

2) Un stock non sessile comprenant :

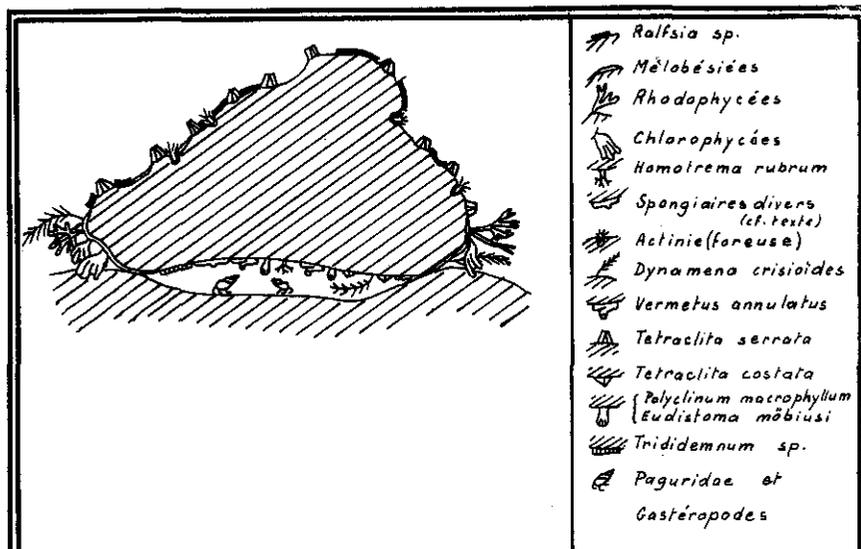
- trois Echinodermes non encore déterminés ; deux Holothurides et une *Asteria* sp. ; ces animaux se logent dans les anfractuosités des blocs ;
- de nombreux petits Gastéropodes, strictement localisés à ces blocs de la levée détritique ; ce sont essentiellement les espèces suivantes : *Cerithium moniliferum*, *Cymatium* cf. *nicobarium*, *Bursa granifera*, *Leptothyra gastrol*, *Columbella azora*, *Engina alveolata*, *Engina mendicaria*, *Trochus carinifer*, *Clanculus pharaonis* ;
- une faune carcinologique très variée ; la plus grande partie des espèces qui la constituent sont des espèces du domaine récifal : *Menaethius monoceros*, *Schizophrys aspera*, *Kraussia rugulosa*, *Zozymus aeneus*, *Actaea tomentosa*, *Lachnopus subacutus*, *Liocarpilodes armiger* et deux espèces qui se trouvent également dans l'Étage infralittoral de la Pointe Barn-Hill : *Epixanthus frontalis* et *Eriphia sebana*.

Contrairement aux petits Gastéropodes cités ci-dessus, ces crabes ne sont pas des habitants exclusifs de la levée détritique mais se rencontrent également sur le platier externe. C'est également le cas des *Paguridae* *Pagurus megistos*, *P. guttatus*, *P. pedunculatus*, *Aniculus* sp.

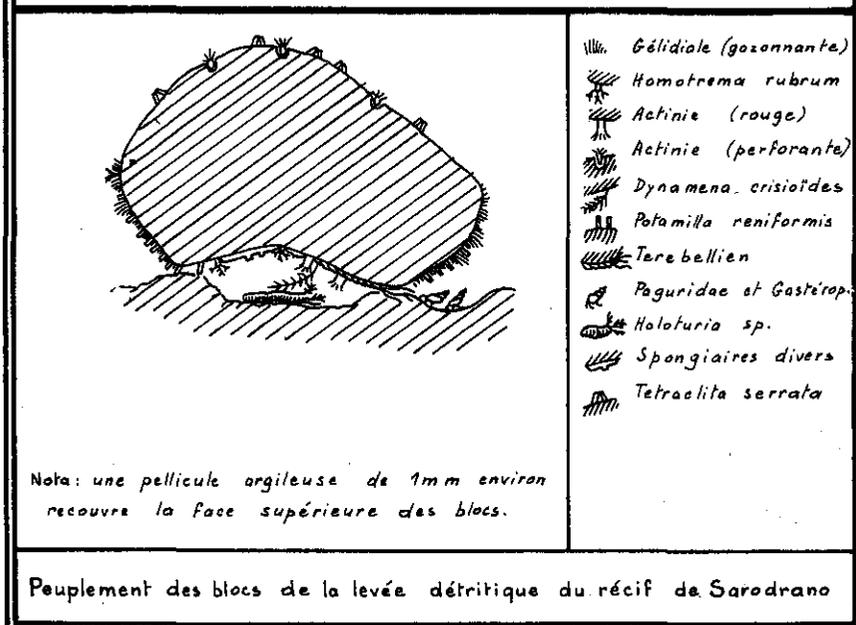
Le Murenidae *Lycodontis undulatus* possède le même habitat que les Brachyours et les Anomours, c'est-à-dire les flaques d'eau peu profondes entre les blocs de la levée détritique.

Les blocs détritiques que l'on trouve sur le platier interne des récifs à vitalité réduite situés juste au Nord du Fiherenana et le long de la langue sableuse de Sarodrano, sont soumis à des conditions écologiques très différentes de celles qui règnent sur la levée détritique du Grand Récif. En fait, ces conditions sont très voisines de celles qui affectent la falaise de la Pointe Barn-Hill ; c'est-à-dire que, en prenant comme référence les caractéristiques des eaux du large, la turbidité de l'eau augmente et que sa salinité diminue.

Le peuplement sciaphile des blocs détritiques se trouve influencé par ces changements d'intensité des facteurs, de la façon suivante :



Peuplement des blocs de la levée détritique du Grand Récif



Peuplement des blocs de la levée détritique du récif de Saradrano

— disparition des Foraminifères, à l'exception de *Homotrema rubrum* (A.D. = Σ_3 ; S. = O);
 — appauvrissement en nombre et en espèces de la faune d'Eponges : *Halichondria* sp. et *Hymeniacidon sanguinea* subsistent seuls;
 — apparition des deux Actiniaires A3 (colonne blanchâtre) et A4 (colonne rouge);
 — apparition courante de la Polychète *Loimia medusa*.

Par ailleurs, le peuplement des faces exposées de ces mêmes blocs se modifie de la façon suivante :

— apparition d'une couverture d'algues Rhodophycées gazonnantes très courtes;
 — disparition des plages de Mélobésiées et de *Ralfsia* sp.;
 — maintien des *Tetraclita serrata* de l'Etage médiolittoral;
 — apparition d'une ceinture du *Sabellidae* *Potamilla reniformis*, en position infralittorale, sous les parties surplombantes des blocs, c'est-à-dire en position tout à fait analogue à celle qu'occupe cette même ceinture sur les rochers en mode calme de la Pointe Barn-Hill.

2° *Littorinidae* (v. Pl. n° 15)

Les *Littorinidae* présentent des répartitions horizontales tout à fait remarquables, et fonction des variations de quelques facteurs :

- l'ombre plus ou moins importante fournie par le substrat ;
- le mode ;
- l'importance et l'allure des anfractuosités du substrat ;
- la présence de Cyanophycées sur les roches

L'incidence de ces facteurs sur la répartition des *Littorinidae* est proprement spécifique :

a) *Littorina scabra* peuple les substrats ombragés (arbres de la mangrove constructions portuaires, face Nord de la balise C du Grand Récif). On remarque aussi que, sur les substrats que peuple cette espèce, la couverture de Cyanophycées endolithes paraît absente.

b) *Littorina glabrata* possède une répartition complémentaire de celle de *L. scabra*. On trouve *L. glabrata* partout sauf sur les troncs de la mangrove. Beaucoup plus tolérante que *L. scabra* vis à vis de la dessiccation, elle l'est aussi vis à vis du mode : on la trouve jusque sur les rochers battus de la Pointe Barn-Hill.

A première vue, les variations horizontales de densité des deux espèces, *L. scabra* et *L. glabrata* paraissent liées aux variations du mode. Mais cette explication ne suffit pas : les grès quaternaires d'Ifaty sont des biotopes de mode au moins aussi calme que la balise C du Grand Récif et ils ne portent pas de *L. scabra*. En fait, on constate qu'il y a toujours ségrégation des deux espèces : ou bien une seule des deux espèces existe dans une station donnée, ou bien, dans une même station *L. scabra* domine sur les faces ombragées et *L. glabrata* sur les faces ensoleillées. Dans le cas où les deux espèces coexistent, il y a toujours dominance numérique de l'une d'elles et vitalité réduite de l'espèce la plus rare. Il semble donc que le facteur conditionnant la répartition de ces deux espèces soit (par l'intermédiaire de l'ensoleillement) la présence ou l'absence d'une couche de Cyanophycées endolithes ; plus précisément, les régimes alimentaires des deux *Littorinidae* excluent (*L. scabra*) ou exigent (*L. glabrata*) ces Cyanophycées.

La répartition des autres Gastéropodes Prosobranches supralittoraux est beaucoup plus simple :

c) *Tectarius malaccanus* présente des exigences analogues à celles de *L. glabrata* mais se cantonne aux substrats assez anfractueux ; c'est pourquoi cette espèce n'est pas représentée sur les substrats tels que les constructions de béton.

d) *Littorina pintado* trouve ses conditions optimales de développement aux endroits les plus battus du littoral, à un degré moindre cependant que *Tectarius millegranus* qui, lui, ne se trouve qu'à l'extrême pointe de Barn-Hill où l'agitation est maximale.

e) *Risella* sp. cf. *isselli* se cantonne aux substrats rocheux anfractueux et en mode très abrité.

3° *Ligiidae*

Les *Ligiidae* sont certainement un élément très constant du peuplement supralittoral. Toutefois, dans des roches aussi anfractueuses que le sont les calcaires de la Pointe Barn-Hill, la présence de ces *Ligiidae* est assez difficilement perceptible. Il semble pourtant que l'on puisse distinguer la *Megaligia exotica*, inféodée aux substrats très ombragés en mode calme (la jetée du port de Tuléar) et la *Ligiidae* sp.2 des substrats relativement ensoleillés.

En dehors de ces trois catégories d'espèces, les peuplements supralittoraux comprennent trois compartiments faunistiques supplémentaires :

— les espèces présentant des affinités avec la faune terrestre. C'est le cas des Chernètes que l'on rencontre sur les grès quaternaires d'Ifaty ou Songeritelo ;

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

INTÉGRATION DES PEUPELEMENTS ÉTUDIÉS
DANS LE SYSTÈME GÉNÉRAL D'ÉTAGEMENT

L'analyse des différents types de substrats solides rencontrés, nous a permis, dans la seconde partie de ce travail, d'établir un inventaire des espèces principales constituant les peuplements de ces différentes stations.

Il reste à tenter une synthèse des résultats obtenus pour définir le mode de variation des peuplements en fonction des différents facteurs dont ils dépendent ; ceci revient à dégager, dans chaque Etage, les espèces caractéristiques de cet Etage, puis les espèces dont la répartition est fonction de certaines conditions locales du milieu (espèces indicatrices d'un facteur édaphique par exemple). Nous devons aussi distinguer les stocks biocénétiques dans la mesure où ils sont définissables dans l'état actuel de nos connaissances. Enfin, il faudra comparer sommairement les peuplements des substrats solides de Tuléar à ceux que l'on observe dans les autres régions tropicales, et, plus particulièrement, dans la région occidentale de l'Océan Indien.

ANALYSE ÉCOLOGIQUE
DES ÉTAGES SUPRA-, MÉDIO-, ET INFRALITTORAL

L'analyse des trois Etages intertidaux, qui fait l'objet de ce chapitre, s'appuie sur les données provenant des différents relevés effectués. On trouvera à la fin de ce mémoire un tableau indiquant les espèces trouvées dans chaque relevé.

1. L'Etage supralittoral

L'Etage supralittoral est défini, dans tous les biotopes visités, par la présence d'un des éléments suivants, au moins : *Cyanophycées*, *Littorinidae*, *Ligiidae*. Je n'ai pas observé, sur les substrats durs de la région de Tuléar, l'existence de Lichens supralittoraux analogues à ceux que l'on trouve sur les côtes européennes par exemple. Quelques remarques s'imposent à propos des trois constituants habituels du peuplement.

1° *Cyanophycées*

L'existence des Cyanophycées lithophytes est évidemment conditionnée par la présence d'un substrat rocheux adéquat. Cette couverture est absente des substrats durs artificiels trop récemment implantés, telles les jetées du port de Tuléar et les balises du Grand Récif.

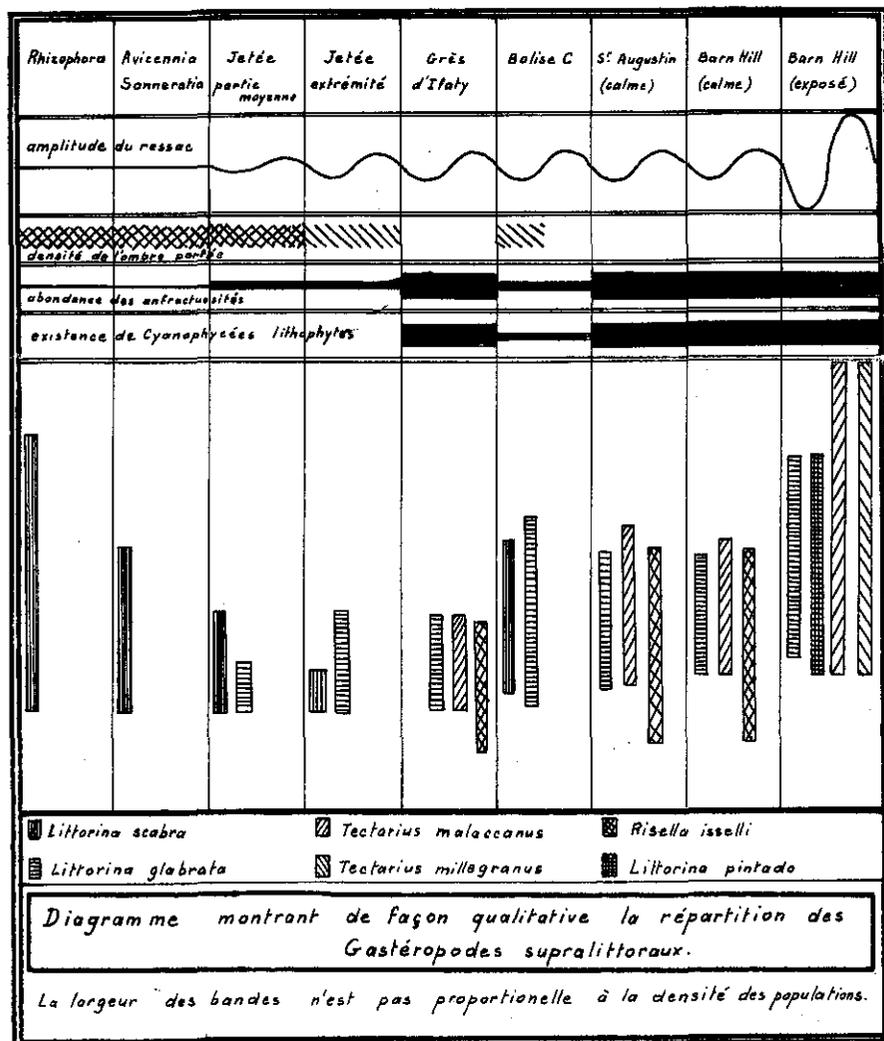


PLANCHE N° 15

— les espèces mobiles habitant l'Etage médiolittoral et qui se cantonnent aux fissures de la roche supralittorale pendant les basses mers diurnes : les Prosobranches *Nerita plexa* et *Nerita neritopsoides* ;

— le Brachyoure *Grapsus tenuicrustatus*, dont on ne peut vraiment dire qu'il appartient à un Etage particulier, puisqu'il suit le niveau de l'eau au flot et au jusant.

Caractérisation bionomique de l'Etage supralittoral

Le diagramme n° 15 ou l'examen du tableau général des relevés (appendice n° 1) nous permettent de dégager les espèces caractéristiques de l'Etage supralittoral. Une seule biocenose s'individualise dont les espèces caractéristiques sont :

— les Cyanophycées épilithes (*Scytonema* sp.).

En l'absence de détermination des espèces endolithes, nous ne pouvons distinguer les Cyanophycées supralittorales des médiolittorales ;

— les Prosobranches : *Littorina glabrata*, *Littorina scabra*, *Tectarius malaccanus*, *Littorina pintado*, *Tectarius millegranus*, *Risella* cf. *isselli* ;

— les Ligiidae : *Megaligia exotica*, *Ligiidae* sp.2.

Parmi les espèces indicatrices, on peut distinguer :

a) les espèces indicatrices de mode calme, telle *Littorina scabra*, qui, dans tous les biotopes supralittoraux tropicaux de substrats solides, peuple les endroits ombragés et de mode calme, et forme, aux endroits où ne se développent pas les Cyanophycées lithophytes, des populations qui peuvent, à la limite (troncs de la mangrove) constituer un peuplement monospécifique de l'Etage supralittoral. Le fait que *L. scabra* ne se trouve que sur des substrats sans Cyanophycées semble indiquer que ce Mollusque possède un régime alimentaire spécial, peut-être à base de Diatomées ;

b) espèces indicatrices de modes très battus, telles *Littorina pintado* et *Tectarius millegranus* ; ces espèces se trouvent notamment sur les substrats calcaires à l'extrémité de la Pointe Barn-Hill, là où les actions hydrodynamiques sont très fortes.

2. L'Etage médiolittoral

Dans la partie descriptive de ce mémoire, nous avons subdivisé constamment l'Etage médiolittoral en deux zones superposées dans le but de clarifier l'exposé. L'amplitude des marées dans la région de Tuléar étant relativement forte (3 m. en V.E.), on pourrait se demander pourquoi existe cette répartition en deux zones, cette division ne se rencontrant nettement d'ordinaire que dans les mers à marées nulles ou faibles (amplitude inférieure à 1 m.).

A Tuléar l'existence de deux sous-étages n'est pas constante. Il semble que les deux zones observées, lorsqu'elles existent, correspondent à deux sous-étages différents (v. tableau des relevés). La présence de ceux-ci semble due à des caractères morphologiques du substrat. En effet, partout où cette subdivision est effective, on remarque que le peuplement médiolittoral est porté par un substrat parfaitement vertical et homogène (Pointe Barn-Hill). Par contre, quand le substrat s'étale en un large estran (Ifaty) ou bien quand sa pente est uniforme et son aspect hétérogène (Barn-Hill, en mode abrité), la discrimination en deux sous-étages est beaucoup moins évidente.

En dehors de la forme du substrat, le gradient du bilan d'humectation est soumis à la présence d'une couverture algale, susceptible de retenir une eau d'imbibition. Les différents types de substrats durs rencontrés dans la région de Tuléar sont schématisés dans la planche n° 16 :

1° Cas de l'existence de deux sous-étages :

1) *Substrats verticaux sans couverture algale*. Il y a, à basse mer, écoulement vers le bas de l'eau d'humectation. Ces conditions donnent lieu à

de très amples variations du bilan d'humectation suivant le niveau ou la station considérés. Il est évident que les espèces du haut de l'Étage ont des exigences bien moindres que celles du bas, quant à l'humectation. Il y a séparation des deux stocks biocénétiques différents. (Exemple : les piliers de la grande jetée du port, les balises de signalisation, les arbres de la mangrove).

2) *Encoches ou visors* (v. Pl. 16, fig. 2).

A basse mer on distingue deux parties dans l'Étage médiolittoral :

— la partie verticale représentant le fond de l'encoche, partie sur laquelle s'établit un gradient d'humectation à peu près semblable à celui qu'on observe dans le cas des substrats verticaux. La discontinuité apparaît surtout à l'angle inférieur du visor ;

— en effet le replat horizontal, qui est très souvent recouvert d'un court tapis algal, garde une certaine humectation.

Par conséquent dans ces encoches il y a aussi une grande hétérogénéité des conditions d'humectation et donc, une hétérogénéité des peuplements. Ce cas du visor est, nous l'avons vu, le cas le plus courant sur les côtes de la Pointe Barn-Hill. Par ailleurs on retrouve le visor, à l'état d'ébauche, sur les formations calcaires en arrière de l'anse de Sarodrano.

2° *Cas de l'uniformité de l'Étage :*

1) *Substrats anfractueux et à pente moyenne ou forte* (v. Pl. 16, fig. 3).

Les crevasses, fissures et anfractuosités diverses constituent autant de « pièges » qui entretiennent, sur l'ensemble de l'Étage, une humectation rémanente assez importante. Ce type de substrat se trouve réalisé sur les blocs éboulés au pied de la falaise des deux côtés de la Pointe Barn-Hill : les espèces de l'Étage médiolittoral sont soumises, de haut en bas, à une humectation sensiblement uniforme de sorte que le peuplement sera, lui aussi, uniforme.

2) *Substrats anfractueux et en pente très faible* (v. Pl. 16, fig. 4).

Ce cas pourrait être inclus dans le paragraphe précédent mais ces formations subhorizontales sont soumises, durant les basses mers diurnes, à une insolation beaucoup plus intense que dans le cas précédent. De plus, les conditions de pente et de surface sont celles des grès calcaires de plage, dont les anfractuosités sont impropres à la rétention de l'eau. Dans ce cas l'action du rayonnement solaire provoque une forte évaporation, de sorte que l'humectation résiduelle est très faible (le fait que ces substrats n'aient aucune couverture algale accentue encore cet état de fait). Il y a donc ici un peuplement de l'Étage médiolittoral relativement homogène mais extrêmement appauvri.

Caractérisation bionomique de l'Étage médiolittoral :

I. — Cas où l'Étage médiolittoral est subdivisé.

L'examen du tableau des relevés permet de distinguer les catégories d'espèces suivantes dans les deux sous-étages envisagés.

A. — *Sous-étage médiolittoral supérieur.*

a) *Espèces caractéristiques de la biocénose du sous-étage médiolittoral supérieur :*

1) *caractéristiques exclusives :*

Nerita plexa
Nerita neritopsoides
Bostrychia sp.
Elminius sinuatus

Nerita plicata
Cerithidea decollata
Chthamalus antennatus
Elminius modestus ;

2) *caractéristiques préférentielles.*

Tetraclita rosea
Tectura conoidalis

Siphonaria madagascariensis
Helcioniscus rota.

b) *Espèces indicatrices :*

1) *indicatrice de support végétal en mode très calme : Cerithidea decollata* (sur les troncs de *Cerriops tagal*) ;

2) *indicatrice des substrats à desquamation : Elminius sinuatus ;*

3) *indicatrice des substrats rocheux en mode très battu : Siphonaria madagascariensis.*

c) *Espèces ubiquistes :*

— *Brachydontes variabilis.* Cette espèce se trouve dans l'Étage médiolittoral supérieur, mais de façon beaucoup moins régulière que dans l'Étage médiolittoral inférieur ou dans l'Étage infralittoral ;

— *Siphonaria laciniosa.* Cette espèce est commune aux deux sous-étages supérieur et inférieur.

Remarque :

Les *Patellidae Helcioniscus rota* et *Tectura conoidalis*, bien que se répartissant préférentiellement dans le sous-étage supérieur, se trouvent du haut en bas de l'Étage médiolittoral.

B. — *Sous-étage médiolittoral inférieur.*

L'examen du tableau de relevés nous montre que le peuplement médiolittoral inférieur se compose de deux stocks biocénétiques différents selon que l'on s'adresse aux stations de mode calme ou de mode battu. Les aires de répartition de ces deux stocks sont nettement tranchées, le contact s'établissant par quelques stations situées près de l'enracinement de la Pointe Barn-Hill.

a) *Espèces caractéristiques de la biocénose du sous-étage médiolittoral inférieur en mode calme :*

1) *caractéristiques exclusives : Crassostrea cucullata, Balanus sp.3, Tetraclita porosa ;*

2) *caractéristiques préférentielles : Metopograpsus thukhuar, Planaxis sulcatus.*

b) *Espèces caractéristiques de la biocénose du sous-étage médiolittoral inférieur en mode battu :*

1) *caractéristiques exclusives : Caulacanthus sp. et Tetraclita serrata ;*

2) *caractéristique préférentielle : Grapsus tenuiserratus.*

c) *Espèces indicatrices :*

1) *indicatrice de modes très calmes et de forte turbidité de l'eau : Planaxis sulcatus ;*

2) *indicatrice de mode très battu : Tetraclita serrata.*

d) *Espèces ubiquistes :*

En dehors des deux espèces citées ci-dessus (*Brachydontes variabilis* et *Siphonaria laciniosa*), le peuplement de l'Étage médiolittoral inférieur comporte souvent quelques espèces que l'on trouve aussi bien dans le sous-étage médiolittoral supérieur que dans le haut de l'Étage infralittoral. C'est le cas des Entéromorphales et de *Polysiphonia* sp. notamment.

II. — Cas où l'Étage médiolittoral est uniforme.

Comme on l'a vu plus haut, il s'agit des substrats formés par les grès littoraux quaternaires ou par les blocs éboulés à la racine de la Pointe Barn-Hill.

Le caractère principal des peuplements médiolittoraux observés dans ces stations est leur appauvrissement notable en espèces et en nombres d'individus. De façon générale ce peuplement comprend :

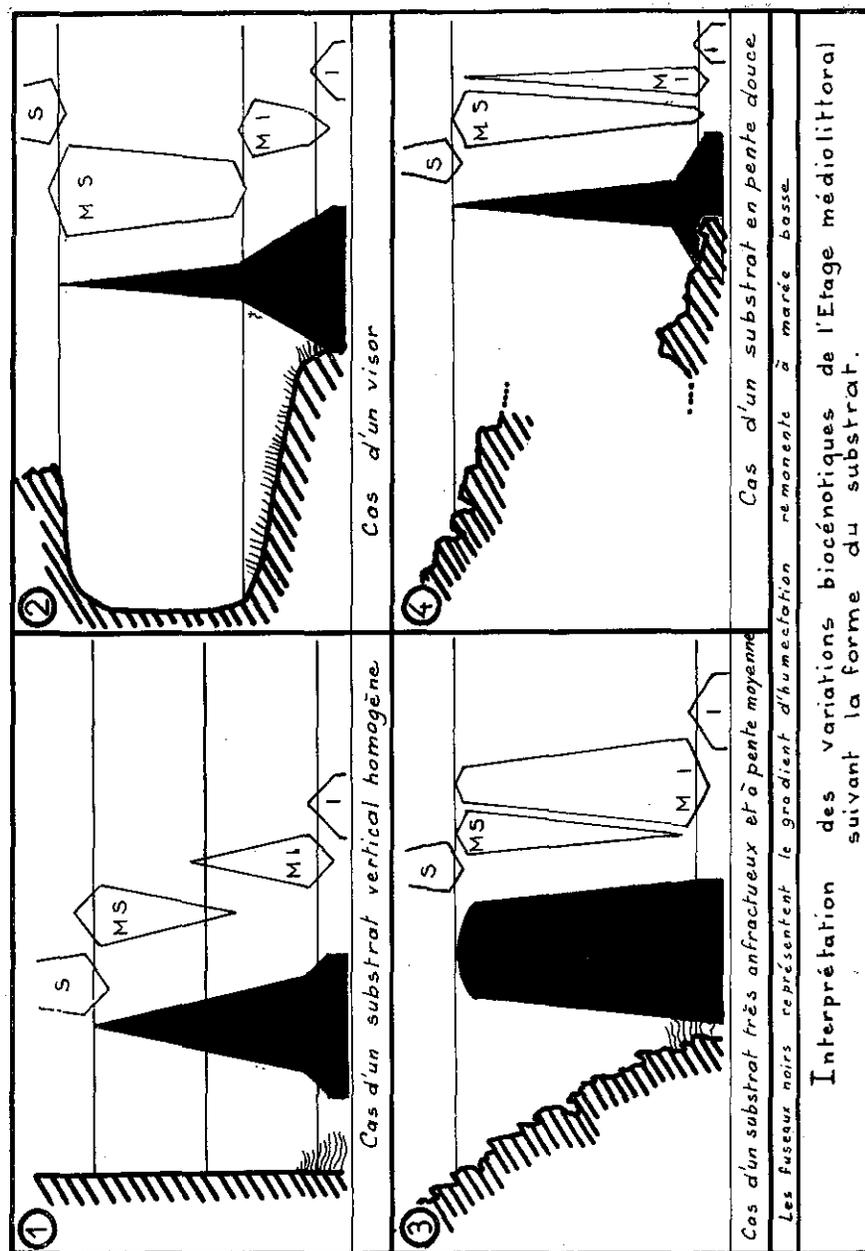


PLANCHE n° 16

- des Cirripèdes tels que *Chthamalus antennatus* et surtout *Tetraclita rosea*;
- *Pedalion nucleus*;
- *Crassostrea cucullata*;
- *Bostrychia* sp.

Remarques concernant la répartition des Cirripèdes médiolittoraux

— *Chthamalus antennatus* se trouve de façon très régulière dans l'Etage médiolittoral supérieur, dans les stations de mode calme. Mais quand le substrat est calcaire, donc couvert de Cyanophycées, *Chthamalus antennatus* disparaît progressivement. On en retrouve des formes de résistance, à l'endroit où la couverture de Cyanophycées s'interrompt, ou plus bas que cette même couverture (ex. : stations 21 et 40).

— Nous avons vu (§ I-A) b) que les deux espèces du genre *Elminius* (*E. sinuatus* et *E. modestus*) sont inféodées l'une aux substrats qui se desquament et l'autre aux substrats rocheux. Par ailleurs, ces deux espèces, ainsi que *Tetraclita rosea* sont des habitants typiques des modes calmes.

— *Balanus* sp.3 possède, dans l'Etage médiolittoral inférieur, une répartition horizontale sensiblement homologue de celle de *Chthamalus antennatus* dans l'Etage médiolittoral supérieur. Cependant *Balanus* sp.3 paraît exiger des modes plus calmes que *C. antennatus*.

— Les deux grandes espèces du genre *Tetraclita* (*T. porosa* et *T. serrata*) se trouvent en général à l'extrême partie inférieure de l'Etage médiolittoral. Nous avons vu (chap. III : grès d'Ifaty) que la présence de ces espèces dans la frange supérieure de l'Etage infralittoral s'explique par leur installation sur des parties surélevées du substrat. Ces éminences sont, ou bien préexistantes, ou bien dues à la protection assurée au substrat par l'animal lui-même.

3. L'Etage infralittoral

Avant de résumer ce qui concerne les peuplements infralittoraux proprement dits, il convient d'examiner plus particulièrement deux peuplements spéciaux qui, sur le terrain, paraissent former une transition entre les Etages médio et infralittoral. Il s'agit des formations de Polychètes *Serpulidae* (*Pomatoleios kraussi*) et de Cirripèdes *Polyaspidae* (*Lithotrya valentiana*).

— Le Faciès à *Pomatoleios kraussi* :

Cette espèce de *Serpulidae* forme des couvertures uniformes, souvent à forte densité, sur les rochers calcaires situés en mode calme. Cette bande occupe une position verticale variant de l'Etage médiolittoral supérieur à la frange supérieure de l'Etage infralittoral. *Pomatoleios kraussi* ne forme jamais de construction épaisse comme on en trouve sur le littoral sud-africain.

Comme l'ont remarqué EYRE et STEPHENSON à Durban (1938), les formations de *P. kraussi* sont strictement inféodées aux stations de mode très calme et bien abritées de la lumière et de la dessiccation. Ces exigences expliquent d'ailleurs qu'on les trouve aussi bien dans des fissures et cavités assez haut situées dans l'Etage médiolittoral, que sur la roche ombragée dans l'Etage infralittoral.

— Le Faciès à *Lithotrya valentiana* :

La bande occupée par *L. valentiana* prend en quelque sorte le relais des formations à *P. kraussi* dans les modes plus battus (Pointe Barn-Hill); les colonies formées par ce Cirripède sont assez spéciales : à la surface de la roche, on ne voit que la partie supérieure du capitulum de chaque individu, affleurant juste à la surface de la roche, si bien que l'ensemble de ces

orifices, difficilement visibles à première vue, ne donne qu'une faible idée de l'importance de la population. En fait, la surface occupée par ces orifices atteint souvent 70 à 80% de la surface disponible. La bande rocheuse occupée par *L. valentiana* se situe, de même que pour *Pomatoletos kraussi*, à la fois dans la partie inférieure de l'Etage médiolittoral et dans la partie supérieure de l'Etage infralittoral. Il arrive que la densité maximale de *L. valentiana* s'observe dans l'Etage médiolittoral inférieur (station 39). Dans d'autres cas, la densité maximale est atteinte dans une zone nettement infralittorale (stations 37 et 38).

Cette formation semble donc, au même titre que la formation à *P. kraussi* représenter un faciès indépendant de l'étagement; alors que le faciès à *P. kraussi* caractérise les modes très calmes, le faciès à *L. valentiana* caractérise les modes très battus.

En dehors de ces deux faciès particuliers, l'Etage infralittoral comprend schématiquement les éléments suivants :

- 1) en mode agité ou battu, des peuplements à fort recouvrement algal;
- 2) en mode calme, des peuplements considérablement appauvris du point de vue algal.

Du fait que nous ne savons encore rien des peuplements circalittoraux, il ne nous est pas possible d'attribuer la valeur de caractéristiques certaines à toutes les espèces que nous n'avons trouvées que dans l'Etage infralittoral. Pourtant les formations de la frange supérieure de l'Etage fournissent un important contingent d'espèces dont la localisation à ce niveau n'est pas douteuse. Souvent d'ailleurs la répartition de ces espèces est fonction de caractéristiques précises du milieu écologique. Parmi ces dernières espèces il convient encore de formuler quelques réserves sur la valeur, en tant que caractéristiques, des espèces que l'on trouve aussi sur les récifs coralliens de Tuléar; nous ne sommes pas encore en mesure, en effet, de définir totalement les biocénoses récifales ni leurs rapports avec la biocénose de la roche infralittorale.

Caractérisation bionomique de l'Etage infralittoral :

a) Espèces caractéristiques de la biocénose photophile de l'Etage infralittoral :

1) Caractéristiques exclusives :

<i>Isognomon</i> sp.	<i>Prostylissa foetida</i>
<i>Potamilla reniformis</i>	<i>Balanus amphitrite</i>
<i>Cladophorale</i> sp.	<i>Glyptina</i> sp. cf. <i>crassa</i>
<i>Botryocladia</i> sp.	<i>Bryopsis corymbosa</i>
<i>Modiola subsulcata</i>	<i>Modiolaria arcuata</i>
<i>Cerithium coerulescens</i>	<i>Cerithium petrosum</i>
<i>Calcinus laevimanus</i>	<i>Clibanarius longitarsus</i>
<i>Clibanarius virescens</i>	<i>Isognomon ehippium</i>
<i>Sabellaria spinulosa</i>	<i>Vermetus annulatus</i>
<i>Pilumnus vespertilio</i>	<i>Virroconus ebraeus</i>
<i>Petrolisthes tamarcki</i>	<i>Salarias edentulus</i> ;

2) caractéristiques préférentielles :

— nombreuses algues (Entéromorphales et Géliidiales)

Ricinula morus, *Ricinula marginata*, *Nerita albicilla*;

3) espèces considérées comme caractéristiques sous réserve d'appartenance à une autre biocénose :

<i>Halichondrines</i>	} existent peut-être dans les Etages plus profonds ;
<i>Balanus tintinabulum</i>	
<i>Dynamena crisioïdes</i>	

<i>Sargassum</i> sp.	} peut-être mêmes espèces que sur le récif ;
<i>Turbinaria</i> sp.	
<i>Thalamita crenata</i>	} présentes aussi sur les vases.
<i>Nassa</i> sp.	

b) Faciès de l'Etage infralittoral :

1) faciès à *Sabellaria spinulosa*. Les bourrelets formés par les colonies de cette *Sabellariidae* se développent dans les biotopes rocheux de mode calme au voisinage de plages sableuses;

2) faciès à *Isognomon ehippium*. L'*Aviculidae* *I. ehippium* forme des peuplements denses et monospécifiques dans les écoulements d'eaux très dessalées en mode calme. Le fait qu'à l'Ile Maurice cette espèce se rencontre dans les biotopes de mode calme et non obligatoirement dessalés (LUBET, DE BAISSAC, MICHEL 1962) ne va pas à l'encontre de cette idée de faciès de dessalure : en effet, à l'Ile Maurice, *I. ehippium* ne se trouve qu'en populations clairsemées;

3) faciès à *Vermetus annulatus*. Les placages de *V. annulatus* couvrent les roches infralittorales de Barn-Hill en mode très battu au contact d'eaux peu turbides (v. chap. II).

c) Espèces indicatrices :

1) Espèces indicatrices des biotopes de mode très calme dans la mangrove : *Prostylissa foetida*, *Isognomon* sp.2;

2) Espèces indicatrices de substrats rocheux de mode calme et fortement ensoleillés :

<i>Cerithium petrosum</i>	<i>Cerithium coerulescens</i>
<i>Calcinus laevimanus</i>	<i>Clibanarius longitarsus</i>
<i>Clibanarius virescens</i>	<i>Cerithium moniliferum</i>
<i>Pilumnus vespertilio</i>	

3) Espèces indicatrices de substrats solides de mode calme, relativement ombragés et aux contacts d'eaux turbides : *Bryopsis corymbosa*, *Caloglossa leprieuri*, *Modiola arcuata*, *Modiolaria subsulcata*.

d) Biocénoses sciaphiles de l'Etage infralittoral.

1) *Biocénose sciaphile proprement dite* :

Il s'agit des peuplements des dessous de blocs de la levée détritique ou de la balise C.

Nous avons analysé ce peuplement au chapitre VII et donné une liste de ses constituants;

2) *Biocénose à affinités portuaires* :

Il s'agit du peuplement des faces inférieures des jetées du port de Tuléar. La liste des éléments qui le composent est donnée au chapitre IV.

COMPARAISONS BIOGÉOGRAPHIQUES SOMMAIRES

Les lacunes qui subsistent, dans la connaissance de la faune et surtout de la flore de la zone intertidale de Tuléar, étant indéniables, il me paraît hasardeux d'entreprendre une discussion biogéographique sur la distribution des éléments constitutifs des différents peuplements étudiés précédemment.

Par contre, il est intéressant de comparer de façon globale les peuplements de substrats durs de la région de Tuléar à ceux d'autres régions tropicales et plus particulièrement à ceux des régions indopacifiques avoisinant le Canal de Mozambique.

Des points de comparaison intéressants sont fournis :

— en Afrique du Sud par les travaux de STEPHENSON puis de DAY;

- sur le littoral du Mozambique par les travaux de MAC NAE et KALK ;
- dans les Mascareignes (Ile Maurice) par les travaux de HODGKIN et MICHEL puis DE BAISSAG, LUBET et MICHEL ;
- en Australie par les travaux de HODGKIN et ses collaborateurs.

1. Afrique du Sud

Les travaux de STEPHENSON et de ses collaborateurs, bien que limités à des études purement physionomiques des peuplements, donnent une excellente idée de la composition et de la répartition des éléments de la flore et de la faune littorales sur les côtes d'Afrique du Sud. Se basant sur une série très importante de stations réparties tout au long du littoral, ces chercheurs ont pu mettre en évidence l'existence de plusieurs stocks biogéographiques. Sans entrer dans les détails, disons que les stocks tropicaux parviennent, sur la côte Ouest jusque $\varphi = 23^{\circ}$ S (environs de Walvis Bay) et sur la côte Est jusque $\varphi = 33^{\circ}$ S (environs de Saint-John).

La seule espèce animale tropicale existant à Tuléar et que l'on trouve à l'Ouest de la Péninsule du Cap est la Polychète *Serpulidae Pomatoleios kraussi*. Une autre espèce descend relativement loin au Sud (presque jusqu'au Cap) : il s'agit de *Nerita albicilla*.

STEPHENSON considère par ailleurs le Cirripède *Tetraclita serrata* comme une espèce ubiquiste qui existe sur tout le littoral sud-africain (cela correspond bien à la très large répartition de cette espèce, qui existe aussi sur les côtes australiennes). Nous avons vu que l'on retrouvait cette espèce dans l'Etage médiolittoral inférieur à Tuléar.

La zone intertidale aux environs de Durban (travaux de EYRE et STEPHENSON) comprise dans la zone d'influence des eaux tropicales, porte des peuplements présentant des affinités beaucoup plus prononcées avec ceux des rivages de Tuléar. On y rencontre en effet fréquemment les espèces que l'on trouve aussi à Tuléar : *Pomatoleios kraussi*, *Crassostrea cucullata*, *Idanthyrsus pennatus*, *Tetraclita serrata*, *Pedalion nucleus* (= *Isognomon dentifer*).

A propos des Annélides tubicoles, nous avons dit (chap. II) que *Pomatoleios kraussi* forme, sur les côtes sud-africaines, des bourrelets ou des couvertures denses, alors que, dans la région que nous avons étudiée, on ne trouve jamais que des couvertures monostromales sans édification de masses en bourrelets.

2. Mozambique

La zonation observée sur le littoral du Mozambique et plus particulièrement sur les rochers de la zone intertidale à l'Ile d'Inhaca, est un excellent intermédiaire entre les peuplements d'Afrique du Sud et ceux de Tuléar. Par rapport aux peuplements de Durban, l'influence tropicale est surtout sensible à Inhaca dans la présence et le développement d'une faune corallienne et d'accompagnement des récifs. En dehors de ce compartiment faunistique particulier, l'enrichissement en éléments tropicaux est surtout quantitatif : il y a « prolifération de certaines espèces, caractéristiques de la bordure des tropiques » (M. KALK) ;

Les différences les plus importantes entre les biotopes de Tuléar et d'Inhaca, s'observent dans les niveaux supérieurs. A Inhaca ces niveaux supérieurs sont soumis à des conditions moins tropicales que les niveaux inférieurs. En effet (KALK 1958) « les niveaux supérieurs sont exondés plus longtemps, et la température de l'air y joue un rôle plus important que celle de l'eau. Les niveaux inférieurs sont submergés plus longtemps et la plus grande partie du peuplement tropical est due à l'influence du courant du Mozambique qui est plus chaud que l'air ». On comprend pourquoi le peuplement supralittoral de l'Ile d'Inhaca ne comporte qu'une seule espèce (*Littorina scabra*) en commun avec le peuplement supralittoral de Tuléar.

3. Ile Maurice

A l'Ile Maurice par contre, *Littorina glabrata* se trouve représentée de même que la plupart des *Neritidae* de Tuléar. Les substrats rocheux de nature variée qui forment les côtes de l'Ile Maurice permettent d'ailleurs des observations intéressantes :

- les *Chthamalus dentatus*, homologues des *Ch. antennatus* de Tuléar, ne se rencontrent pas sur les substrats gréseux, non plus d'ailleurs que les *Neritidae* ; ce fait rappelle sensiblement ce qui existe à Ifaty (au Nord de Tuléar) sur les grès littoraux quaternaires, où les Chthamales sont raréfiés et remplacés par *Tetraclita rosea* ;

- les substrats basaltiques de l'Ile Maurice, sans homologues à Tuléar, portent une faune très particulière, notamment dans l'Etage infralittoral. En effet, je n'ai pas trouvé trace sur les substrats solides non récifaux de Tuléar des peuplements à Echinides (*Colobocentrotus*, *Echinometra* et *Stomatopneustes*) très abondants dans les modes battus de l'Ile Maurice, ainsi d'ailleurs que sur les côtes Ouest-australiennes (ENDEAN, STEPHENSON et KENNY 1956).

Ce type de peuplement semble être inféodé aux substrats durs en mode très battu, au contact d'eaux ne subissant pas de variations de salinité. (on les trouve assez bien représentés sur le Grand Récif de Tuléar). Il serait intéressant de rechercher sur le littoral malgache des points susceptibles de fournir de telles conditions et d'entreprendre une étude comparée des peuplements ; il est probable que l'étude de telles stations mettrait en évidence des transitions entre le peuplement de substrats rocheux tels que ceux de la région de Tuléar et ceux des biotopes récifaux (v. Grand Récif) où les Echinides sont bien représentés.

En conclusion, les peuplements intertidaux des substrats solides de la région de Tuléar paraissent s'insérer de façon très logique dans la série des observations effectuées dans l'Océan Indien occidental. Ils présentent, nous l'avons vu, de très nettes affinités avec les ensembles floristiques et faunistiques étudiés sur les côtes africaines du Canal de Mozambique.

Il est bien évident que les conclusions biocénétiques énoncées dans ce travail ne sauraient avoir de valeur définitive. Néanmoins, les résultats obtenus permettent d'espérer des conclusions plus complètes à la suite de recherches ultérieures. Ces recherches me paraissent devoir être de quatre ordres :

- 1) amélioration de l'étude des facteurs ambiants ;
- 2) approfondissement de l'étude systématique et biogéographique des différents groupes d'Invertébrés et d'Algues représentés dans la zone intertidale ;
- 3) étude de nouvelles stations à Madagascar pour acquérir des points de comparaison ;
- 4) généralisation de l'étude des substrats durs de toute nature, à l'échelon d'une aire géographique plus étendue.

Une telle étude devrait permettre de situer plus clairement la faune et la flore des substrats solides de la région de Tuléar aux points de vue biogéographique et bionomique.

RÉSUMÉ

Ce travail représente un essai de description et d'interprétation écologique des peuplements de hauts niveaux sur substrats solides de toute nature du littoral de la région de Tuléar (République Malgache).

Une première partie trace le cadre général et le contexte écologique qui conditionnent le développement des populations animales et végétales. Les stations étudiées comportent des stations de substrats rocheux en

position plus ou moins exposée, des stations de substrats rocheux artificiels (constructions en maçonnerie) et des stations de substrats solides non rocheux (constructions portuaires métalliques et troncs d'arbres de la mangrove.

Puis les différentes stations étudiées sont analysées, cette analyse comportant chaque fois une description des conditions du milieu, puis des peuplements observés.

Enfin, dans une dernière partie, les résultats obtenus sont regroupés pour établir un inventaire des stocks faunistiques des étages supra-, médio-, et infralittoral (seule la frange supérieure est envisagée pour l'étage infralittoral).

SUMMARY

This work represents an attempt to description and ecological interpretation of the fauna and flora of high levels on every kind of hard substrata find on the shores around Tuléar (Madagascar).

A first part describes the topographical and ecological conditions allowing the development of fauna and flora. The localities studied include :

- rocky shores sensu stricto (limestone banks and calcareous cliffs) more or less wave-beaten ;
- artificial rocky shores (port stoneworks) ;
- non rocky hard substrata (port metalworks and tree trunks of the mangrove swamps).

The various localities studied are then analysed ; this analysis includes descriptions of the ecological environment and of animal and vegetal populations.

Lastly, the results are picked up for drawing up an inventory of the species related to the «étages supra-, medio- and infralittoral» (in the infralittoral stage, the higher fringe is only studied).

APPENDICE

CARACTÉRISTIQUES DES STATIONS CITÉES DANS LE TABLEAU DES RELEVÉS

N°	STATIONS	CATÉGORIES GÉNÉRALES	NATURE DU SUBSTRAT	INCLINAISON ET MORPHOLOGIE	MODE	ORIENTATION
1	Bruguiera à Sarodrano	Mangrove	écorces	verticale	très calme	Variable
2	Rhizophore à Sarodrano	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	»
3	Avicennia Sonneratia à Sarodrano	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	»
4	Avicennia à Songe-	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	»
5	Sonneratia ritelo ...	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	»
6	Chalands	Port	tôles	verticale	calme	»
7	Racine Petite	Port	moëllons	mur non	<i>id.</i>	»
8	Extrémité jetée		calcaires	jointoyé		
9	Racine du radier	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	»
10	Extrémité du radier	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	»
11	Début d'estacade	<i>id.</i>	béton	cf. pl. 8	<i>id.</i>	»
12	Partie moyenne	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	»
13	Extrémité d'estacade	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	peu agité	»
14	Balise C du Réclif		<i>id.</i>	verticale	peu agité	»
15	Songeritelo	grès quaternaires	grès tendres	pente douce	calme	W
16	Ifaty rel. n° 1	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	W et N
17	Ifaty rel. n° 2	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	W
18	Grotte Sarodrano	calcaires avec écoulements	calcaire compact	calcaires avec grottes	calme	W
19	Calcaires voisins		<i>id.</i>		calme	<i>id.</i>
20	Mode calme face :					
	Est, relevé 1.....	Pointe Barn Hill	<i>id.</i>	falaise + replat	<i>id.</i>	E
21	» » 2.....	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	E
22	» » 3.....	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	E
23	Ouest » 1.....	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	W
24	» » 2.....	<i>id.</i>	<i>id.</i>	blocs éboulés	<i>id.</i>	W
25	» » 3.....	<i>id.</i>	<i>id.</i>	visor	<i>id.</i>	W
26	Est exposé 1.....	<i>id.</i>	<i>id.</i>	visor	peu agité	E
27	» » 2.....	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	peu agité	E
28	» » 3.....	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	agité	E
29	» » 4.....	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	agité	E
30	» » 5.....	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	battu	E

CARACTÉRISTIQUES DES STATIONS
CITÉES DANS LE TABLEAU DE RELEVÉS (fin)

N°	STATIONS	CATÉGORIES GÉNÉRALES	NATURE DU SUBSTRAT	INCLINAISON ET MORPHOLOGIE	MODE	ORIENTATION
31	Ouest exposé 1.....	id.	id.	id.	agité	W
32	" " 2.....	id.	id.	id.	agité	W
33	" " 3.....	id.	id.	id.	battu	W
34	" " 4.....	id.	id.	entrée de grotte	agité	W
35	" " 5.....	id.	id.	visor	battu	W
36	Est exposé 6.....	id.	id.	id.	battu	E
37	" " 7.....	id.	id.	id.	très battu	E
38	Ouest exposé 6.....	id.	id.	id.	id.	W
39	" " 7.....	id.	id.	id.	id.	W
40	" " 8.....	id.	id.	id.	id.	S
41	Blocs du récif de Sarodrano.....		calcaire	blocs	battu	Variable
42	Blocs de la levée du Grand Récif.....		id.	id.	très battu	Variable

LISTE DES ESPÈCES ANIMALES RÉCOLTÉES
SUR LES SUBSTRATS SOLIDES

SPONGIAIRES

- Clavaxinellide :
Tethya seychellensis Wright.
- Halichondrilles :
Prostylissa foetida Dendy.
Spongosorites indica (Hentschel).
Hymeniacion sanguinea (Grant).
Halichondria sp.
- Poeciloscélérides :
Iotrochota purpurea.
Microciona sp.
Myrmekioderma granulata.

COELENTÉRÉS

1° HYDRAIRES

- Atractylidae :
Bougainvillia sp.
- Campanulariidae :
Clytia gravieri (Billard), 1904.
- Haleciidae :
Halecium beanii (Johnston), 1838.
- Hebellidae :
Hebella scandens (Bâle), 1888.
- Sertulariidae :
Dynamena crisioides Lamouroux, 1824 (forme typique).
Dynamena crisioides Lamouroux var. *gigantea* Billard, 1925.
Dynamena crisioides Lamouroux var. *alternata* Billard, 1925.
Sertularella angulosa (Bâle), 1888.
Nigellastrum digitale (Busk), 1852.
Idiella pristis (Lamouroux), 1816.
- Plumulariidae :
Halopteris constricta Totton, 1930.
- Eudendriidae :
Eudendrium cunninghami Kirkpatrick.

2° ZOANTHAIRES

Palythoa sp.

3° ACTINIAIRES

5 espèces non déterminées.

POLYCHÊTES

- Aphroditidae :
Lepidonotus cf. squamatus (L.).
- Syllidae :
Syllis cf. gracilis Gr.

Sabellariidae :

Pallasia pennata (Peters).*Sabellaria spinulosa* (Leuckart) var. *Alcocki* Gravier.

Chaetopteridae :

Ranzania sp.

Terebellidae :

Loimia medusa Sav.

Sabellidae :

Potamilla reniformis (O. F. Muller).

Serpulidae :

Pomatoleios kraussi (Baird).

CRUSTACÉS

1° DÉCAPODES BRACHYOURES

Acanthonychidae :

Simocarcinus pyramidatus Heller.*Menaethius monoceros* (Latreille).

Mamaiidae :

Schizophrys aspera (M. Edw.).*Micippa platipes* Rüppel.

Grapsidae :

Grapsus tenuicrustatus (Herbst).*Grapsus albolineatus* Lmk.*Melopograpsus thukhuar* (Owen).*Pachygrapsus minutus* M. Edw.*Percnon planissimum* (Herbst).*Percnon demani* (M. Ward).

Portunidae :

Charybdis annulata (Fabr.).*Thalamita crenata* (Latreille).

Atelecyclidae :

Kraussia rugulosa (Krauss).

Xanthidae :

Zozymus aeneus (L.).*Zymo andreossyi* (Audouin).*Phymodius monticulosus* (Dana).*Leptodius exaratus* (M. Edw.).*Actaea tomentosa* (M. Edw.).*Actaea rüppellii* (Krauss).*Lachnopodus subacutus* Stimpson.*Liocarpilodes armiger* Nobili.*Ozium rugulosus* Stimpson.*Lydia annulipes* M. Edw.*Epixanthus frontalis* M. Edw.*Pilumnus vespertilio* Fabr.*Eriphia sebana* Show et Nodden.*Eriphia smithi* Mc Leay.*Trapezia cymodoce* (Herbst).

Dromiidae :

Cryptodromia canaliculata Stimpson.

2° DÉCAPODES ANOMOURES

Porcellanidae :

Petrolisthes tamarcki (Leach).

Paguridae :

Pagurus megistos (Herbst).*Pagurus arceus* (Herbst).

Pagurus pedunculatus (Herbst).
Pagurus deformis M. Edw.
Pagurus guttatus Olivier.
Calcinus elegans (M. Edw.).
Calcinus laevimanus (Randall).
Clibanarius longitarsus (de Haan).
Clibanarius virescens (Krauss).

Coenobitidae :

Coenobita rugosus M. Edw.

3° ISOPODES

Ligiidae :

Megaligia exotica Roux.

4° CIRRIPODES

Polyaspidae :

Lithotrya valentiana J. E. Gray.

Tetraspidae :

Ibla quadriovis Cuv.

Hexameridae :

Chthamalus antennatus Darw.
Balanus amphitrite var. *communis* Darw.
Balanus concavus Brown.
Balanus tintinnabulum L.
Balanus sp.
Tetracilita rosea (Krauss).
Tetracilita porosa (Gmelin).
Tetracilita serrata Darw.
Tetracilita costata Darw.
Elminius sinuatus (Hutton).
Elminius modestus Darw.

MOLLUSQUES

1° AMPHINEURES

Acanthopleura spinigera (Sow.).
Acanthochiton sp.

2° GASTÉROPODES

Siphonariidae :

Siphonaria madagascariensis Odhner.
Siphonaria laciniosa Lmk.

Patellidae :

Tectura conoidalis Peax.
Patella stellaeformis Rve.
Helcioniscus rota Gm.

Littorinidae :

Risella sp. cf. *isselli*.
Littorina scabra (L.).
Littorina glabrata Philippi.
Littorina pintado Wood.
Tectarius malaccanus (Philippi).
Tectarius millegranus Philippi.
Planaxis sulcatus Born.

Neritidae :

Nerita neritopsoides Rve.
Nerita polita L.
Nerita albicilla L.
Nerita undata (L.).
Nerita pleza Chemn.

Cerithidae :

Cerithidea decollata L.
Cerithium moniliferum Kiener.
Cerithium coeruleum Sow.
Cerithium petrosum Wood.
Vertagus obeliscus (Brug.).

Nassidae :

Nassarius olivaceus (L.).

Muricidae :

Purpura echinulata Lmk.
Purpura rudolphi (Chemn.).
Murex microphyllus Lmk.
Bursa granifera Röding.
Ricinula morus Lmk.
Ricinula marginata.

Columbellidae :

Columbella azora Duclos.
Engina alveolata Hnz.
Engina mendicaria (Linné).

Conidae :

Conus ebraeus Linné.

Trochidae :

Trochus carinifer Beck.
Clanculus pharaonis.

3° PELECYPODES

Arcidae :

Arca fusca Brug.
Arca lima Rve.
Arca antiquata L.
Arca obliquata Gray.
Arca decussata (Sowerby).
Arca imbricata Brug.
Arca afra Gml.

Carditidae :

Cardita variegata Brug.

Aviculidae :

Pedalion nucleus.
Pinctada radiata Leach.
Isognomon ephippium L.

Mytilidae :

Lasaea rubra.
Modiola arcuatula Hanley.
Modiolaria subsulcata Dhs.
Lithophagus sp. cf. *teres* Phil.
Brachydontes variabilis (Krss).
Septifer bilocularis L.

Ostracidae :

Pycnodonta hyotis (L.).
Crassostrea cucullata Born.

Chamidae :

Chama brassica Rve.
Chama asperella Lmk.

BRYOZOAIRES

Stirparia dendrograpta.
Bugula sp.
Aetea truncata.

Nolella sp.
Amathia distans Busk.
Conopeum sp.
Celleporaria cf. *descollitsii* (Audouin).

TUNICIERS

Perophoridae :

Perophora bermudensis Berrill.

Synoicidae :

Amaroucium sp.
Polyclinum isipingense Sluiter.

Polycitoridae :

Eudistoma sp.
Eudistoma rhodopyge.

Didemnidae :

Lissoclinum bilobatum Millar.
Didemnum psammatoles var. *typicum* (Sluiter).

Styelidae :

Symplegma viride Herdman.
Cnemidocarpa sp.
Styela marquesana Michaelsen.
Polyandrocarpa durbanensis Sluiter.
Polyandrocarpa sp.

BIBLIOGRAPHIE

Hydriaires

- ALLMAN (G. J.). — 1883-1888. Report on the Hydroïda dredged by H.M.S. CHALLENGER during the years 1873-1876. Part I: *Plumulariidae* Zool. vol. VII; Part II: *Tubularinae*, *Corymorphinae*, *Campanularinae* *Sertularinae* and *Thalamophora* Zool. vol. XXIII, pl. LXX. Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. CHALLENGER during the years 1873-1876.
- BILLARD (A.). — 1907. Hydroïdes de Madagascar et du Sud-Est de l'Afrique, *Arch. Zool. Exp. et Gen.* IV^e série, t. VII, p. 335-396, pl. XXV-XXVI.
- 1910. Révision d'une partie de la collection des Hydroïdes du British Museum, *Annales des Sciences Naturelles*, 9^e série, t. XC.
- 1913-1925. Les Hydroïdes de l'Expedition du Siboga. I. — *Plumulariidae*. Monographie VIIa, 1913; II. — *Syntheclidae* et *Sertulariidae*. Monographie VIIb 1925, *Siboga Expeditie Monographie VIIa-VIIb*.
- 1926. Rapport sur les Hydroïdes. Zoological results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924, *Trans. Zool. Soc. London*, vol. XXII, Part. I, p. 85-103.
- MILLARD (N.A.H.). — 1961. « Report on Busk's collection of South African Hydroïds », *Ann. Mag. Nat. Hist.* ser. 13, vol. IV, p. 203-208.
- 1957. « The Hydrozoa of False Bay South Africa », *Ann. South Afr. Mus.*, vol. XLIII part 4, January, 1957.
- VERVOORT (W.). — 1946. Exotic Hydroïds in the Collections of the Rijksmuseum van natuurlijke Historie and the Zoological Museum at Amsterdam, *Zoologische Mededeelingen Dl. XXVI*, Leiden.
- WARREN (E.). — 1908. On a collection of Hydroïds mostly from the Natal coasts, *Ann. Natal Mus.*, vol. I, p. 269-355, pl. 45-48, 23 fig.

Bryozoaires

- BRAEM. — *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer « VALDIVIA » (1898-1899)*.
- BUSK (G.). — 1896. Report on the Polyzoa Part I and II, *Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. « CHALLENGER » during the years 1873-1876*, vol. XVII rep. X part XXX.
- CALVET (L.). — 1931. « Bryozoaires provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert I^{er} de Monaco », *Res. Camp. Scient. Albert I^{er} de Monaco*, fasc. 83, p. 1-152, pl. I-II.
- HARMER (S. F.). — « Polyzoa », *Siboga Expeditie*, Monographie n° XXVIII b, c, d.
- KIRKPATRICK (R.). — 1888. « Polyzoa of Mauritius », *Ann. Mag. Nat. Hist.* (6) 1, 72-85, t. 7-10, London.
- LEVINGSTONE (A. A.). — 1928. « Bryozoa from South Australia », *Rec. South Austr. Mus.*, 4, p. 111-124 Adelaide.

- MARCUS (E.). — 1922. « Südafrikanische Bryozoen aus der Sammlung des Gothenburger Museums nebst ein westafrikanische Species », *Göteborgs Vet. Handl.*, ser. 4, 25-145 Göteborg.
- O'DONOGHUE (C. H.) & WATTEVILLE (D.). — 1937. Notes on South african Bryozoa, *Zool. Anz.*, 117 : 12-22 Leipzig.
- 1944. « Additional notes on Bryozoa from South Africa », *Ann. Nat. Mus.* 10 : 407-432, t. 15-16 Pietermaritzbourg.
- WATERS (A. W.). — 1888. « Supplementary report on the Polyzoa », *Rep. Voy. Challenger* 31 (part 79) : 1-4L, t. L-3, London.
- 1908. Reports on the Marine biology of the Sudanese Red Sea, from collections made by Cyril Crossland. XII The Bryozoa, *Journ. of the Linnean Soc.*, vol. XXXI.

Mollusques

- ABBOTT (R. T.). — 1954. American Sea-shells. Van Nostrand Inc., New York.
- BARNARD (K. H.). — A beginner's Guide to South African shells. Maskew Ltd., Capetown.
- BRAGA (J. M.). — 1952. « Materiais para o estudio da fauna malacologica de Moçambique », *Ann. Junta Invest. Ultramar* 7 (3) 65.
- DAUTZENBERG (P. H.). — 1929. « I. — Mollusques testacés marins de Madagascar », *Faune des Colonies françaises*, t. III.
- 1932. « II. — Mollusques testacés marins de Madagascar ». Supplément, *Jour. Conch.*, vol. LXXXVI.
- FISCHER (P.). — 1958. « Récottes de M. R. Battistini sur les plages soulevées de Madagascar », *Jour. Conch.*, vol. XCVII, p. 117-123.
- 1880-1887. Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie Conchyliologique, Paris.
- ODHNER (N.H.J.). — 1919. « Contribution à la faune malacologique de Madagascar », *Arkiv för Zoologi. K; Svenska Vetenskapsakademien*, Band 12, n° 6.
- SALVAT (B.). — 1961. « Récottes malacologiques de M. R. Battistini sur les plages soulevées de Madagascar », *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2^e série, t. 33, n° 5, 1961, p. 524-551.
- TRYON (G. W.). — 1879-1890. Manual of Conchology, Philadelphie.
- TRYON (G. W.) & PILSBRY (H. A.). — 1893-1894. *Idem*.

Crustacés Cirripèdes

- BARNARD (K. H.). — 1924. « Cirripedia of South Africa », *Ann. S. Afr. Mus.*, t. 20, n° 1
- GRUVEL (A.). — 1905. Monographie des Cirripèdes ou Thécostracés, Paris.
- HOEK (P.P.C.). — 1883. Report on the Cirripedia. Systematic Part., *Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. CHALLENGER*, Zoology vol. VIII Part XXV.
- HIRO (Fuji). — 1937. « Cirripeds of the Palao Islands », *Contr. Palao Trop. Biot. Station*, South Sea Islands, n° 1, p. 37-72.

Crustacés Brachyours et Anomoures

- BARNARD (K. H.). — 1950. « Descriptive catalogue of South African Decapod Crustacea », *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. XXXVIII, n° 1, p. 1-837.
- 1955. « Additions to the fauna-list of South African Crustacea and Pycnogonids », *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. XLIII, n° 1.

Tuniciers

- HARTMEYER (R.). — 1916. « Über einige Ascidien aus dem Golf von Suez », *Sitzungsberichten der Gesellschaft Naturforschender*, Berlin, n° 9, p. 397-430, fig. 1-14.
- 1919. « Ascidien. In Results of Dr. E. Mjöberg's Swedish Scientific expeditions to Australia 1910-1913 », *K. Svenska Vetenskapsakademien Handl.*, vol. LX, n° 4, p. 1-150, fig. 1-25, pl. 1-2.

- HARTMEYER (R.) UND MICHAELSEN (W.). — 1928. « Ascidiæ Diktyobranchiæ und Ptychobranchiæ », *Fauna Südwest Australiens*, vol. V, p. 251-460, fig. 1-61.
- HASTINGS (A. B.). — « Tunicata », *Great Barrier Reef Expedition*, 1928-1929, vol. IV (60 fig., 3 pl.).
- HERDMAN (W. A.). — 1882-1886-1888. *Report on the Tunicata collected during the voyage of H.M.S. CHALLENGER during the years 1873-1876*. Part 1 : Ascidiæ simplices, vol. XVI, 296 p., 23 fig., 37 pl. ; — Part 2 : Ascidiæ compositæ, vol. XIV, 429 p., 15 fig., 49 pl. ; — Part 3 : Pelagic Tunicata and appendix to Part 1) *op. cit.*, vol. XXVII, 63 p., 28 fig., 11 pl.
- MICHAELSEN. — 1905. « Ascidiën von Mauritius », *Zool. Jahrb. Suppl.* VIII.
- 1918. « Die Ptychobranchien und Diktyobranchien Ascidiën des westlichen indischen Ozeans », *Jahrb. Wiss. Anst. Hamburg*, vol. XXXV suppl. 2, p. 1-73, fig. 1-9, 1 pl.
- 1919. a) Die Krikobranchien Ascidiën des westlichen indischen Ozeans : Claveliniden und Synoiciden. *Jahrb. Wiss. Anst. Hamburg*, vol. XXXVI suppl., p. 69-104 pl. 1 ; — b) Ascidiæ Ptychobranchiæ und Diktyobranchiæ des roten Meeres. Expedition S.M. SCHIFF-POLA in das Rote Meer 1895-1898. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math. Nat. Kl.* ; vol. XCV part. 10, p. 120, fig. 1-20, 1 pl.
- 1920. Die Krikobranchien Ascidiën des westlichen indischen Ozeans : Didemniæ, *Jahrb. Wiss. Anst. Hamburg*, vol. XXXVII, p. 1-74, fig. 1-6, pl. 1-2.
- 1921. « Ascidiën von westliche indischen Ozeans aus den Reichmuseum zu Stockholm », *Ark. Zool.*, vol. XIII, part 25.
- 1930. « Ascidiæ Krikobranchiæ », *Fauna Südwest-Australiens*, vol. V, p. 461-558, fig. 1-12.
- 1934. « The Ascidiæ of the Cape province of South Africa », *Trans. Roy. South Africa*, vol. XXII, p. 129-163, pl. 7.
- MILLAR (R. H.). — 1955. On a collection of Ascidiæ from South Africa. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. CXXV, part 1, p. 169-221.
- 1956. « Ascidiæ from Mozambique, East Africa », *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 12, vol. IX, p. 913.
- PÉRÈS (J. M.). — 1949. « Contribution à l'étude des Ascidiæ de la côte occidentale d'Afrique », *Bull. I.F.A.N.*, nouvelle série, T. XI, n° 1.
- SLUITER (C. P.). — 1898. « Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Süd Afrika. II : Tunicaten von Süd-Afrika », *Zool. Jahrb. Syst.*, vol. II, p. 1-64, p. 1-64, pl. 1-7.
- 1905. Tunicati recueillis en 1904 par M. Ch. GRAVIER dans le Golfe de Tadjourah (Somalie Française), *Mém. Soc. Zool. France*, vol. XVIII, p. 1-20, pl. 1-2.
- 1904. Die Tunicaten der SIBOGA-Expedition. Part I : « Die socialen und Holosomen Ascidiën », *Siboga-Expedition*, vol. LVI_a, p. 1-126, pl. 1-15.
- 1909. Die Tunicaten der SIBOGA-Expedition. Part 2 : « Die merosomen Ascidiën », *Siboga-Expedition*, vol. 56 (LVI_b), p. 1-112, 2 text-figures, pl. 1-8.
- VAN NAME (W. G.). — 1945. « The North and South American Ascidiæ », *Bull. of the Mus. Nat. Hist.*, vol. 84.

Ecologie. Zonation intertidale

- Auteurs divers. — 1927. « The Littoral fauna of Krusadaï Island (Gulf of Manar) », *Bull. Madras Gov. Mus.*, 1927.
- BATTISTINI (R.). — 1958. Note sur l'existence d'encoches fossiles de corrosion marine dans la Baie des Galions (extrême Sud de Madagascar) et sur les variations récentes du niveau de la mer. *Mém. I.R.S.M.*, Série F. T. III, 1958.
- BENNET et POPE (E. C.). — 1960. « Intertidal zonation of the exposed rocky shores of the Tasmania and its Relationship with the rest of Australia », *Austr. Journ. of mar. freshwater research*, vol. II, n° 2.
- BOKENHAM (N.A.H.), NEUGEBAUR (F. L. M.), STEPHENSON (T. A.). — 1938. « The vertical distribution of certain intertidal marine Gastropods in False Bay with notes on the development of two of them », *Ann. Nat. Mus.*, vol. IX, part 1, p. 137, 113-137.
- CARNAHAN (J. A.). — 1952. « Intertidal zonation at Rantito Island New Zealand », *Pacific Science*, vol. VI, p. 35-46.

- ENDEAN (R.), STEPHENSON (W.) et KENNY (R.). — 1956. « The ecology and distribution of intertidal organisms of the Queensland coasts », *Austr. Journ. Mar. Freshw. Res.*, vol. VII, p. 317-342.
- EYRE (J.) et STEPHENSON (T. A.). — 1938. « The South African intertidal zone and its relations to Ocean currents. V. A sub-tropical Indian Ocean shore », *Ann. Nat. Mus.*, vol. IX, p. 1-20.
- EYRE (J.), BRÖCKHUYSEN (G. J.) et CRICHTON (M.A.). — 1938. « The South African intertidal zone and its relation to Ocean currents. VI. The East London district », *Ann. Nat. Mus.*, vol. IX, p. 83-112.
- DAKIN (W. J.). — 1953. Australian sea-shores. Angus and Robertson. London.
- GIDEON (P. W.), MENON (P. K. B.), RAO (S.), JOSE (K. V.). — 195. « On the marine fauna of Gulf of Kutch : a preliminary survey. », *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, vol. LVI, p. 692-706.
- GUILER (E. R.). — 1960. « The intertidal zone-forming species on rocky shores of the East Australian coast », *Journ. Ecol.*, vol. XLVIII, part 1.
- HATTON (H.), FISCHER-PIETTE (F.). — 1932. « Observations et expériences sur le peuplement des côtes rocheuses », *Bull. Inst. Oc. Monaco*, n° 592-1-15.
- HODGKIN (E. P.). — 1939. « Patterns of life on rocky shores », *J. Roy. Soc. West Austr.*, vol. XLIII, part 2, p. 35-43.
- HODGKIN (E. P.) et MICHEL (C.). — 1961. « Zonation of animals and plants on rocky shores of Mauritius », *Proc. Roy. Soc. Arts et Sc. Maur.*, vol. II, part 2, p. 121-149.
- KALK (M.). — 1959. « The zoogeographical composition of the intertidal fauna at Inhaca Island. Moçambique », *S. Afr. J. Sci.*, T. LV, n° 7, p. 178-180.
- 1959. « Ecological studies on the shores of Moçambique; the fauna of intertidal rocks at Inhaca Island, Delagoa Bay », *Ann. Nat. Mus.*, vol. XIV, part 2, p. 189-242.
- LUBET (P. E.), BAISSAC (J. de B.) et MICHEL (C. M.). — 1962. « Les biocénoses benthiques littorales de l'île Maurice », *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, T. XXXIX, fasc. 25, p. 239-291.
- MACNAE et KALK (M.). — 1958. « A natural History of Inhaca Island » (Univ. Wit. Press Johannesburg).
- MOLINIER (R.). — 1960. Etude des biocénoses marines du Cap Corse (Thèse). *Vegetatio Acta Botanica*, vol. IX, fasc. 35.
- PÉRÈS (J. M.) et PICARD (J.). — 1958. « Manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée », *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, fasc. 23.
- PICHON (M.). — 1962. « Contribution à l'étude de la répartition des Madréporaires sur les récifs de la région de Tuléar » (en cours de publication).
- RICKETTS et CALVIN (J.). — 1932. « Between Pacific tides ». Stanford University Press California.
- SOUTHWARD (A. J.), STEPHENSON (T. A.) et A. et BRIGHT (K.M.F.). — 1938. « The South-African intertidal zone and its relations to Ocean currents : IV. The Port Elizabeth district », *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. IX, p. 1-20.
- STEPHENSON (T. A.). — 1938. « The colonization of denuded rock surfaces in the intertidal region of the Cape peninsula », *Ann. Natal Mus.*, vol. IX, part 1, p. 47-48.
- 1939, 1944, 1948. « The constitution of the intertidal fauna and flora of South Africa ». Part I : *J. Linn. Soc. (Zool.)*, vol. XL, p. 487-536 ; — Part II : *Ann. Nat. Mus.*, vol. X, p. 261-358 ; — Part III : *Ann. Nat. Mus.*, vol. XI, Part 2, p. 207-323.
- STEPHENSON (T. A.), COLMAN (J.), DELF (E. M.), CHAPMAN (V. J.). — 1943. « A symposium on intertidal zonation of animals and plants », *Proc. Linn. Soc. London*, vol. CLIV, p. 219-253.
- STEPHENSON (T. A. et A.). — 1949. « The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts », *J. Ecol.*, XXXVII, p. 289-305.
- VASSEUR (P.). — 1963. « Contribution à l'étude bionomique des peuplements sciaphiles sur substrats solides de l'étage infralittoral sur les récifs de la région de Tuléar » (en cours de publication).

