

ÉTUDE QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DES SALISSURES BIOLOGIQUES DE PLAQUES EXPÉRIMENTALES IMMERGÉES EN PLEINE EAU

6. – LES ÉPONGES

Jean VACELET

Station marine d'Endoume (CNRS/LA n° 41), 13007 Marseille

Summary. – Qualitative and quantitative study of the fouling on test panels immersed in open water conditions. 6. – Sponges.

266 specimens of sponges, belonging to 12 species were found on test panels immersed for 32 to 48 months in open water, about 6 km off the north-western Mediterranean coast, 47 to 537 m deep. Contrary to what is observed in natural communities, the sponge population is dominated by calcareous sponges (*Calcarea*), whereas Demosponges are nearly absent (2 specimens). This pioneering sponge population is similar to those observed in shorter experiments made in coastal shallow waters. The distance from the shore and the open water situation both result in a delay in the colonization by sponges and in the succession of their populations. This delay is longer on the deep panels, and there was no sponge colonization below 230 m. Sponges preferred the underlying faces of the horizontal panels. The nature of the test panels was found to be less important. The results yielded some preliminary data on the dispersal modalities of sponge species.

Résumé. – 266 individus de Spongiaires, appartenant à 12 espèces, se sont fixés sur des collecteurs immergés pendant 32 à 48 mois en pleine eau, à environ 6 km des côtes, entre 47 et 537 m de profondeur en Méditerranée nord-occidentale. A l'inverse des peuplements naturels, les Eponges Calcaires sont dominantes sur les collecteurs, tandis que les Démospouges sont très rares (2 individus). Ce peuplement pionnier de Spongiaires est identique à ceux obtenus lors d'expériences de colonisation plus brèves, effectuées sur le littoral. L'éloignement de la côte et la situation en pleine eau provoquent un retard dans l'établissement et dans l'évolution du peuplement de Spongiaires, retard d'autant plus important que les collecteurs sont plus profonds. Aucune Eponge ne s'est fixée en-dessous de 230 m. Les spécimens sont plus nombreux sur les faces inférieures des plaques horizontales, tandis que la nature des collecteurs semble peu importante. Ces résultats donnent quelques premières indications sur les modalités de dispersion des éponges.

De nombreuses expériences de colonisation de substrats artificiels, généralement de durée inférieure à un an et réalisées en milieu portuaire, ont montré que les éponges ne jouent qu'un rôle effacé dans les phénomènes de "fouling", et sont surtout représentées par des Eponges Calcaires (*Calcarea*). D'après les rares expériences de plus longue durée, il apparaît que ce stade à Eponges Calcaires est transitoire ; il est remplacé, après la première année d'immersion, par un peuplement de Spongiaires dominé par les Démospouges, comme dans la majorité des peuplements naturels. Les données sur les Spongiaires fournies par ces diverses expériences ont été revues et analysées récemment par l'auteur (Vacelet, sous presse).

L'expérience étudiée ici présente deux caractères intéressants et relativement originaux : elle est de longue durée (48 mois), et elle a été réalisée en pleine eau, au-dessus de fonds importants et assez loin de la côte. Une étude de ce type peut apporter — outre des données pratiques sur le "fouling" à long terme et à une grande distance des côtes — des informations sur les modalités de dispersion des Invertébrés à vie larvaire pélagique courte. Pour les Eponges, qui sont dans ce cas, on ne dispose, sur ce point, que de données de laboratoire obtenues sur des espèces très littorales, voire intertidales, ou encore d'hypothèses très incertaines fondées sur des répartitions biogéographiques actuelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les conditions de l'expérience ont été décrites dans le premier article de cette série (Bellan-Santini et al., 1970). Quatre câbles verticaux, ou "échelles", ont

été mouillés sur des fonds de 750 à 830 m, entre 5,5 et 6,3 km de la côte au large de Nice (Alpes Maritimes), entre octobre 1964 et février 1965, pour des durées de 32, 33, 44 et 48 mois. Chaque échelle portait, à diverses profondeurs, des "paniers" comprenant chacun 5 plaques carrées de 30 cm de côté, en acier. Quatre de ces collecteurs, en position horizontale, étaient recouverts respectivement de rilsan, de brai-epoxy avec peinture antisalissure, de polyuréthane et de polyester-voile de verre. Une plaque verticale était recouverte de rilsan.

Afin de vérifier que certains résultats obtenus pour les éponges au cours de cette expérience (retard dans la colonisation, prépondérance des Eponges Calcaires) n'étaient pas liés à la nature des collecteurs, une expérience complémentaire utilisant les mêmes collecteurs a été réalisée sur le littoral quelques années plus tard. 3 plaques recouvertes de brai-époxy, de polyuréthane et de polyester-voile de verre ont été placées verticalement contre une paroi rocheuse située sous un surplomb

à 5 m de profondeur, dans l'Anse des Cuivres devant la Station Marine d'Endoume. Ces plaques sont restées en place 36 mois (du 25 10 1973 au 23 10 1976).

RESULTATS

Composition du peuplement de Spongiaires.

Le peuplement de l'ensemble des 130 collecteurs relevés comprend 266 individus d'Eponges, répartis en 12 espèces (*). Le tableau 1 donne la liste des espèces et le nombre d'individus sur les divers collecteurs. Le tableau 2 indique le nombre d'individus et d'espèces en fonction de la profondeur des paniers et de leur durée d'immersion.

Ce peuplement est composé presque exclusivement d'Eponges Calcaires (Calcarea). Il n'y a que 2 espèces de Démospouges, chacune représentée par un seul individu de petite taille trouvé sur l'échelle ayant été im-

Tableau 1. — Liste des espèces et nombre d'individus sur les divers paniers.

| | Echelle I, 48 mois | | | Echelle II 32 mois | Echelle III, 33 mois | | | Echelle IV, 44 mois | | | Total |
|--|--------------------|-------------------|-------------------|-----------------------|----------------------|------------------|------------------|---------------------|-------------------|-------------------|-------|
| | Panier 1 86 m | Panier 2 106 m | Panier 3 126 m | Panier 2 210 m | Panier 1 47 m | Panier 2 67 m | Panier 3 87 m | Panier 1 80 m | Panier 2 130 m | Panier 4 230 m | |
| <i>Calcarea Calcaronea</i> | | | | | | | | | | | |
| <i>Amphoriscus chrysalis</i> (Schmidt) | . | . | . | . | . | . | . | . | 21 | 1 | 22 |
| <i>Leuconia aspera</i> (Schmidt) | 2 | 3 | 1 | . | 7 | 6 | . | 13 | . | . | 32 |
| <i>Sycon ciliatum</i> (Fabricius) | 1 | 7 | 4 | . | 52 | 10 | 3 | 31 | 23 | . | 131 |
| <i>S. elegans</i> (Bowerbank) | . | . | 1 | . | . | . | . | 1 | . | . | 2 |
| <i>S. humboldti</i> Lieberkühn | . | . | 6 | . | . | . | 1 | 4 | 3 | . | 14 |
| <i>S. quadrangulatum</i> (Schmidt) | . | . | 23 | . | . | . | . | . | . | 1 | 24 |
| <i>S. raphanus</i> Schmidt | 1 | 7 | . | . | . | 3 | 1 | 9 | 2 | . | 23 |
| <i>Ute glabra</i> Schmidt | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | 1 |
| <i>Calcarea Calcinea</i> | | | | | | | | | | | |
| <i>Clathrina canariensis</i> (M. Maclay) | . | 1 | 3 | . | . | . | . | . | 6 | . | 10 |
| <i>C. primordialis</i> (Haeckel) | . | . | 2 | 1 | . | . | . | . | . | 2 | 5 |
| <i>Demospongia Ceractinomorpha</i> | | | | | | | | | | | |
| <i>Haliclona</i> sp. | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 |
| <i>Pleraplysilla spinifera</i> (Schulze) | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 |
| | | | | | | | | | | | 266 |

Tableau 2. — Nombre d'individus et nombre d'espèces sur les divers paniers.

| Prof. (m) | Echelles II et III 32 et 33 mois | | | Echelle IV 44 mois | | | Echelle I 48 mois | | |
|-----------|-------------------------------------|-----------|---------|-----------------------|-----------|---------|----------------------|-----------|---------|
| | Nombre de paniers | Individus | Espèces | Nombre de paniers | Individus | Espèces | Nombre de paniers | Individus | Espèces |
| 47 | 1 | 59 | 2 | 0 | . | . | 0 | . | . |
| 67 | 1 | 19 | 3 | 0 | . | . | 0 | . | . |
| 80-87 | 1 | 5 | 3 | 1 | 58 | 5 | 1 | 5 | 4 |
| 106 | 0 | . | . | 0 | . | . | 1 | 19 | 5 |
| 126-134 | 2 | 0 | 0 | 1 | 55 | 5 | 1 | 40 | 7 |
| 180-187 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | . | . |
| 210-230 | 1 | 1 | 1 | 1 | 5 | 4 | 0 | . | . |
| 237-537 | 8 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | . | . |

(*) Les identifications ont été faites par L. Pouliquen; les caractères de *Haliclona* sp. (échelle I, panier 2) ont été donnés par Griessinger, 1971, p. 157. *Clathrina canariensis* et *C. primordialis* sont considérées parfois comme des "formes" de *C. coriacea*.

mergée le plus longtemps ; toutes deux sont des Céractinomorphes, à larve parenchymella incubée. Cette composition du peuplement d'éponges, fréquente dans les expériences de colonisation à court terme, est tout à fait différente de celle des peuplements naturels, dans lesquels les Démospouges sont presque toujours largement dominantes.

Les Calcareas appartiennent pour la plupart à la sous-classe Calcaronea, à larves amphiblastula. La sous-classe Calcinea, à larves blastula, n'est représentée que par 2 espèces et 15 individus, qui n'apparaissent, eux aussi, que sur les plaques ayant subi la plus longue immersion. Sur les collecteurs restés seulement 32 ou 33 mois, seuls *Sycon ciliatum* et, dans une moindre mesure, *Leuconia aspera*, sont relativement abondants. *S. ciliatum* est de loin l'espèce la plus commune sur l'ensemble des paniers, avec 131 individus, soit 49 % de l'ensemble du peuplement d'éponges, et confirme ainsi ses remarquables qualités d'espèce pionnière, déjà notées lors de plusieurs autres expériences en Méditerranée ou dans d'autres mers. La plupart des espèces d'Eponges Calcaires présentes ont une large répartition bathymétrique et une vaste distribution géographique (Burton, 1963). Elles n'ont pas de signification écologique bien précise ; presque toutes vivent dans les biotopes littoraux : "biocoenose coralligène", rhizomes de l'herbier de Posidonie. Parmi elles, *Sycon ciliatum*, *Ute glabra*, *Leuconia aspera*, *Amphoriscus chrysalis* se trouvent aussi sur de petits substrats durs isolés dans les biocoenoses du Détritique Côtier, du Détritique Envasé et du Détritique du Large, de la Méditerranée nord-occidentale, jusqu'à près de 200 m de profondeur (Clausade, 1970), qui ont pu servir de "relais" lors de la colonisation des collecteurs. Ce peuplement d'éponges, plus riche et diversifié que celui obtenu dans les expériences de colonisation effectuées en milieu portuaire, ressemble beaucoup à celui décrit dans des expériences en milieu naturel littoral (Coralligène, Herbier de Posidonies) de Pansini et Pronzato (1973) et de Pansini et al. (1974), mais dont la durée ne dépassait pas un an. La plupart des Eponges Calcaires atteignent ici des dimensions supérieures à la normale, sans toutefois qu'il s'agisse d'un véritable gigantisme, tel que celui signalé pour *Sycon ciliatum* dans le port de Lézardrieux en Manche (Koechlin, 1977).

Certaines espèces sont très abondantes sur les divers collecteurs d'un même panier, alors qu'elles sont absentes ou rares sur les autres paniers. Les cas les plus remarquables sont ceux de *Sycon quadrangulatum*, dont 23 individus sur un total de 24 ont été trouvés sur le panier 3 de l'échelle I (126 m, 48 mois), et de *Amphoriscus chrysalis* avec 21 individus sur 22 trouvés sur le panier 2 de l'échelle IV (130 m, 44 mois). Il s'agit très certainement d'une reproduction sur place, à partir d'individus pionniers ; ce phénomène doit être aussi responsable de l'abondance de quelques autres espèces telles que *Sycon ciliatum*, sur certains paniers.

Influence de la profondeur et de la durée d'immersion

L'évolution de la colonisation aux diverses profondeurs ne peut malheureusement pas être analysée de façon complète en raison de la perte de plusieurs paniers des échelles immergées le plus longtemps (tabl. 2). On peut cependant faire plusieurs remarques ou hypothèses intéressantes.

Bien qu'elles soient les plus complètes, les échelles II et III qui n'ont été immergées que 32 et 33 mois sont nettement plus pauvres que les deux autres, en espèces comme en individus. Seul le panier le moins profond, à 47 m, a un nombre important d'individus, mais appartenant à seulement deux espèces. Il n'y a pratiquement aucune éponge en-dessous de 87 m ; en effet, les 12 paniers situés entre 126 m et 537 m n'ont qu'un seul individu (à 210 m).

Au contraire, sur les échelles restées 44 et 47 mois et dont seuls les paniers situés en-dessous de 80 m ont pu être étudiés, la faune d'éponges est riche entre 80 et 130 m, avec un nombre d'espèces nettement supérieur. On remarque même, à 48 mois, que le panier le plus profond, à 126 m, est plus riche que ceux situés à 86 et à 106 m. La colonisation des collecteurs est donc retardée en profondeur. C'est probablement ce décalage de la colonisation en profondeur qui est responsable de l'absence totale d'éponges en-dessous de 230 m à 44 mois, car la plupart des espèces présentes ont été signalées de profondeur plus importantes dans les peuplements naturels (par exemple, *Sycon ciliatum* est signalé jusqu'à 860 m d'après Burton, 1963 ; seul *S. quadrangulatum*, qui n'était pas connu de profondeurs supérieures à 65 m, atteint ici la profondeur un peu plus grande de 126 m). La perte des paniers profonds de l'échelle immergée 48 mois empêche de vérifier si la colonisation par les Eponges Calcaires avait continué de gagner les collecteurs profonds. Enfin, on remarque qu'à 48 mois, les Démospouges font une première apparition sur les paniers de 86 et 106 m, les plus superficiels disponibles.

Influence de l'orientation des collecteurs

Une partie seulement du matériel est utilisable pour estimer cette influence, car 83 individus se sont détachés durant le transport. A cette réserve près, on voit sur le tableau 3 que les faces inférieures des plaques horizontales sont dans l'ensemble plus riches en éponges que les faces supérieures, en espèces comme en individus. Mais il faut noter que cette richesse des faces inférieures est due à 3 paniers seulement, situés à 47 m (échelle III, panier 1), à 126 m (I, 3) et à 130 m (II, 2). Ce caractère un peu plus favorable des faces inférieures peut être dû à une meilleure protection contre l'éclairement, mais il est plus probable, surtout à 126 m et à 130 m, que la protection contre la sédimentation joue un rôle plus important.

Tableau 3. — Nombre d'individus et nombre d'espèces (entre parenthèses) en fonction de l'orientation de collecteurs, entre 47 et 230 m. 83 individus, détachés durant le transport, ne sont pas portés sur ce tableau.

| Prof. (m) | Faces inférieures (56 faces) | Faces supérieures (56 faces) | Faces verticales (28 faces) |
|-----------|---------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|
| 47 | 32 (2) | 7 (1) | 3 (1) |
| 67 | 2 (2) | 11 (2) | 0 |
| 80-87 | 8 (3) | 9 (3) | 10 (4) |
| 106 | 2 (2) | 5 (3) | 7 (3) |
| 126-134 | 70 (7) | 2 (1) | 9 (5) |
| 180-230 | 1 (1) | 2 (2) | 3 (2) |
| | 115 (10) | 36 (5) | 32 (8) |

Les plaques verticales ont une richesse intermédiaire, et ceci malgré leur revêtement en rilsan qui apparaît un peu plus favorable dans le cas des plaques horizontales.

Influence de la nature du revêtement

La nature du revêtement ne semble pas très importante (tabl. 4). Cependant, sur chaque panier, la plaque recouverte de rilsan est presque toujours plus riche que les autres, la seule exception importante étant le panier 2 de l'échelle IV, à 130 m. On trouve en moyenne 3,5 individus par face sur les collecteurs en rilsan entre 47 et 230 m, alors qu'il n'y en a que 1 à 1, 5 par face de collecteurs à autre revêtement. Mais il peut s'agir d'un effet indirect pour les éponges : en effet, le revêtement en rilsan a un peuplement de Bivalves et d'Ascidies plus riche (Arnaud, 1978 ; Leung Tack, 1976), et offre ainsi davantage de substrats disponibles pour les éponges, qui sont souvent en épibiose sur ces organismes.

Tableau 4. — Nombre d'individus sur les divers revêtements entre 47 et 230 m. La provenance de 8 individus n'est pas connue.

| | Nombre de plaques | Individus |
|--------------------------|----------------------|-----------|
| Rilsan, horizontale | 14 | 100 |
| Rilsan, verticale | 14 | 43 |
| Brai-epoxy + peinture | 14 | 44 |
| Polyuréthane | 14 | 43 |
| Polyester-voile de verre | 14 | 28 |

Collecteurs littoraux

Les résultats sont bien différents sur les 3 collecteurs placés dans un biotope littoral (tabl. 5). Après un stade à Eponges Calcaires non identifiées, appartenant principalement au genre *Sycon*, qui a été observé sans relevage des collecteurs après 9 mois d'immersion, un peuplement de Démospouges était installé à la fin de l'expérience, après 36 mois d'immersion. Les *Calcarea* avaient alors entièrement disparu. Les Démospouges, fixées directe-

ment sur le support ou en épibiose sur d'autres organismes, appartiennent à 12 espèces. Ce nombre est faible par rapport à celui obtenu dans une expérience similaire de Pansini et Pronzato (sous presse), et ceci est probablement dû au petit nombre de collecteurs employés ici. Malgré la longue durée de l'expérience, ce peuplement d'éponges est encore bien différent de celui des surfaces naturelles avoisinantes, avec lesquelles les plaques étaient pourtant partiellement en contact ; le taux de recouvrement par les éponges est encore faible, et certaines espèces, abondantes sur la paroi, telles que *Petrosia ficiformis*, *Chondrosia reniformis*, diverses *Ircinia* et, chez les *Calcarea*, *Clathrina clathrus*, n'ont pas colonisé les collecteurs. Le polyuréthane, fortement corrodé, comme d'ailleurs sur les échelles (Le Campion-Alsumard, 1970), a un peuplement d'éponges plus pauvre que celui des deux autres revêtements.

Tableau 5. — Eponges fixées sur trois collecteurs après 36 mois d'immersion sur le littoral : nombre d'individus sur la face tournée vers une paroi rocheuse (soulignés) et sur la face extérieure.

| | Brai-epoxy | Polyuréthane | Polyester |
|--|---------------------|--------------|---------------------|
| <i>Batzella inops</i> (Topsent) | <u>1</u> | <u>1</u> | 1 |
| <i>Chelonaplysilla noevus</i> (Carter) | 4 | . | . |
| <i>Dysidea pallascens</i> (Schmidt) | 3 | 2 | . |
| <i>Haliclona</i> sp. | <u>1</u> , <u>1</u> | . | . |
| <i>Hymedesmia baculifera</i> (Topsent) | . | . | 1 |
| <i>H. pansa</i> Bowerbank | . | 1 | . |
| <i>Hymedesmia</i> sp. | 1 | . | <u>2</u> |
| <i>Microciona toxivaria</i> Sarà | <u>1</u> | <u>1</u> | . |
| <i>Oscarella lobularis</i> (Schmidt) | <u>1</u> , <u>1</u> | <u>5</u> | <u>1</u> , <u>6</u> |
| <i>Pytheas rosea</i> (Topsent) | . | . | <u>6</u> |
| <i>Spongia officinalis</i> L. | . | 1 | . |
| <i>Spongia virgulosa</i> Schmidt | 1 | . | . |

DISCUSSION

On retrouve, au cours de l'expérience en pleine eau, des résultats qui rappellent beaucoup ceux obtenus lors d'expériences plus classiques réalisées près de la côte à faible profondeur et avec des durées d'immersion de l'ordre de quelques mois : les Démospouges sont très mal représentées, alors que les Eponges Calcaires sont nombreuses, avec une dizaine d'espèces dominées par *Sycon ciliatum*. Mais ce peuplement s'installe ici avec un grand retard, retard d'autant plus important que les collecteurs sont plus profonds. En effet, alors que sur le littoral, le peuplement d'Eponges Calcaires était remplacé par celui de Démospouges après 26 mois dans une expérience de Pansini et Pronzato (sous presse) ou après 36 mois dans l'expérience de contrôle réalisée ici, les collecteurs les plus superficiels de l'expérience en pleine eau n'en sont qu'à un stade à Eponges Calcaires à faible diversité spécifique après 33 mois. Ce retard est encore plus grand en profondeur : en-dessous de 87 m, il n'y a pas eu encore de colonisation au bout

de 33 mois d'immersion, et ce n'est qu'à 44 mois que l'on trouve un riche peuplement de *Calcarea* entre 80 et 130 m, avec peut-être, à 48 mois, un début d'installation des *Demosponges*. Il apparaît assez probable qu'à 48 mois le stade à *Demosponges* était mieux établi sur les paniers à faible profondeur, et que la colonisation par les Eponges Calcaires avait gagné les paniers en dessous de 130 m, mais la perte regrettable de ces collecteurs ne permet pas de le vérifier. Ce remarquable retard sur la colonisation en milieu littoral n'est pas dû à la nature des collecteurs. En effet, les mêmes collecteurs ont été colonisés normalement dans l'expérience de contrôle réalisée près de la côte ; d'autre part, une influence de la nature des collecteurs n'expliquerait pas que le retard soit plus grand en profondeur.

Ce délai dans l'installation des éponges est le signe d'une certaine difficulté de colonisation, due très probablement à la faible quantité de larves qui atteignent les collecteurs à cette distance de la côte et à ces profondeurs. De nombreuses expériences ou observations, en particulier dans les études de colonisation des milieux insulaires (Mac Arthur et Wilson, 1963 ; Schoener et al., 1978) ont montré, d'une façon très générale, que l'installation d'un peuplement est d'autant plus longue que les colonisateurs sont plus éloignés. Lorsque le nombre de larves est réduit, le peuplement s'installe avec retard, et le nombre d'espèces reste faible, ainsi que l'ont montré, par exemple, DePalma (1969), Relini et al. (1976), Long et Rucker (1970). Dans la présente expérience, les Spongiaires ne sont pas les seuls à s'installer plus lentement que dans les expériences littorales, et, pour les Ascidies, une explication par un faible apport larvaire a été retenue par Leung Tack (1976). Il est peut-être possible, aussi, d'expliquer en partie le décalage de la colonisation en profondeur par une "contamination" verticale de proche en proche, comme cela a été supposé par Arnaud (1978) pour les Pélécytopodes de cette expérience ; toutefois, il semble peu probable que les plaques profondes puissent être colonisées par les larves des éponges déjà fixées sur les plaques superficielles, car ces larves ont toute chance d'être entraînées par les courants durant leur descente, courants qui ont, près du lieu de l'expérience, des vitesses bien supérieures à la vitesse de nage des larves et une direction constante, ainsi qu'on le verra plus loin. On doit remarquer que les collecteurs les plus superficiels, à 47 m, sont déjà plus profonds que ceux de la plupart des expériences de "fouling" littoral, souvent réalisées dans des ports à quelques mètres de profondeur ; ceci a pu contribuer à augmenter le retard dû à la distance de la côte, et il serait intéressant de comparer les résultats que l'on obtiendrait sur des collecteurs très superficiels placés au large. Il faut également souligner que, en raison de ce retard de la colonisation, des expériences ultérieures de ce type devront être prolongées encore plus longtemps pour obtenir des peuplements de Spongiaires plus stables.

Bien que retardée, la colonisation par les éponges s'effectue donc de la même façon que dans les expériences littorales, avec une prépondérance remarquable des *Calcarea*. Les raisons de la supériorité des Eponges Calcaires sur les *Demosponges* au cours des premiers stades sont probablement les mêmes que celles que j'ai invoquées pour les expériences littorales (Vacelet, sous presse) : les Eponges Calcaires bonnes pionnières sont, dans les conditions de température de la Méditerranée, des espèces à période de reproduction beaucoup plus longue que celle des *Demosponges*, et leurs individus postlarvaires se reproduisent rapidement. Leurs larves sont ainsi présentes plus régulièrement dans le plancton, et les individus pionniers peuvent se reproduire massivement sur place dès la première année, tandis que les *Demosponges*, plus longues à s'installer, se montrent ensuite mieux armées pour une occupation définitive du substrat, dans des expériences à long terme et dans les peuplements naturels. Dans notre expérience, on pourrait penser que la présence de quelques unes des Eponges Calcaires colonisatrices sur les fonds détritiques jusqu'à près de 200 m de profondeur (Clausade, 1970) a facilité la colonisation par ces espèces ; mais ceci n'explique pas l'absence de *Demosponges* sur les collecteurs, car on trouve dans ces fonds détritiques une cinquantaine d'espèces de *Demosponges*, qui ne se sont pas encore installées. Toutefois, cette expérience au large conduit aussi à se demander si les Eponges Calcaires n'auraient pas, outre les avantages inhérents à leur période de reproduction, de meilleures possibilités de dispersion larvaire que les *Demosponges*, ainsi qu'une première analyse pourrait le faire croire.

Il ne semble pas, d'après les éléments fort peu nombreux dont on dispose sur cette question, que cette hypothèse puisse être retenue, et, si pratiquement aucune *Demosponge* ne s'est installée durant cette expérience, ceci est probablement dû au retard général de la colonisation plutôt qu'à une moindre mobilité de leurs larves par rapport à celles des Eponges Calcaires. En effet, ni les observations de laboratoire sur les comportements des larves d'éponges, ni celles effectuées dans le plancton n'indiquent de supériorité évidente des larves de *Calcarea* sur celles des *Demosponges* dans la dispersion à longue distance.

Les larves des Eponges Calcaires, bien plus petites que celles des *Demosponges*, ont, d'après des observations anciennes et sommaires (Minchin, 1896), une durée de vie libre ne dépassant pas 48 h, avec une première phase nageante en surface, et une seconde phase durant laquelle la larve rampe au fond des récipients. Ce comportement est similaire dans ses grandes lignes à celui des larves de *Demosponges* incubantes à larve nageante (Bergquist et al., 1970 ; cf. revue dans Sarà et Vacelet, 1973), qui est mieux connu. Mais ces deux types de larves ne se rencontrent pratiquement jamais dans le plancton méditerranéen (Trégouboff, 1957), et les

larves de *Calcarea* encore moins souvent que celles de Démonsporges, ce qui peut être dû à leur petite taille. En fait, les seuls stades planctoniques de dispersion de Spongiaires sont les "plasmodes" de Démonsporges décrits par Trégouboff (1942), dont la signification est controversée (Topsent, 1948) et qui ne jouent probablement pas de rôle dans la dispersion, et les "gemmales armées" des Clionides des genres *Alectona* et *Thoosa*, qui sont sans doute des larves, très particulières, de ces éponges perforantes. Ces "gemmales armées" sont finalement les seuls éléments reproducteurs de Spongiaires que l'on trouve régulièrement, quoique rarement, dans le plancton méditerranéen. Lors de cette expérience, il aurait été très intéressant de disposer de collecteurs en calcaire, attaquables par les Clionides, car c'est dans la région où elle a été réalisée que ces "gemmales" planctoniques ont été trouvées (Trégouboff, 1942). On peut noter que les Pélécytopes fixés sur les collecteurs (Arnaud, 1978), et en particulier les nombreux individus de *Pycnodonte cochlear* dont les coquilles constituent un substrat favorable pour les Clionides, ne semblent pas avoir été attaqués. On remarque aussi qu'il ne s'est fixé sur les collecteurs aucune Démonsponge Hadroméride, groupe auquel appartiennent tous les "plasmodes planctoniques" décrits par Trégouboff (1942) dans la région de Villefranche, ce qui confirme les doutes émis par Topsent (1948) sur leur rôle dans la propagation des espèces.

Cette expérience montre que, même sur des collecteurs placés en pleine eau, une partie des larves des Éponges Calcaires se sont fixées à proximité immédiate de l'éponge mère. Il est en effet très improbable que le regroupement des individus de certaines espèces sur le même panier puisse s'expliquer par l'arrivée de larves groupées en "essaims", étant donné les distances qu'elles ont à parcourir. On remarque que ce phénomène de regroupement apparaît surtout sur des paniers situés aux environs de 130 m, où le courant, moins rapide et moins constant qu'en surface, a moins de chances d'emporter au loin les larves aussitôt après leur émission. Pour l'arrivée des individus pionniers, si l'on suppose que les larves peuvent séjourner 24 h au voisinage de la surface (Minchin, 1896), les conditions courantologiques locales, qui ont été bien étudiées près de la zone d'expérience (Gostan, 1967) leur permettent largement d'atteindre les collecteurs. En effet, en un point étudié par cet auteur à 10 milles du Cap Ferrat sur une radiale Nice-Calvi, règne un courant de surface constamment orienté vers le S.W., dont la vitesse varie entre 8 et 49 cm s⁻¹, avec des valeurs comprises entre 30 et 40 cm s⁻¹ dans 50 % des cas. Sa vitesse diminue rapidement en profondeur, et il ne dépasse qu'exceptionnellement, au même point, 10 cm s⁻¹ à 400 m. Ces valeurs doivent être plus faibles au lieu de l'expérience, qui est plus proche de la côte. La direction S.W. de ce courant, parallèle à la côte, implique que les larves parcourent des distances supérieures à celle de la côte la plus proche, qui est entre 5 et

6 km au N.W. Il est possible aussi que ces larves proviennent d'individus fixés sur des petits substrats solides des fonds détritiques, mais ces fonds sont peu étendus dans cette région, où le plateau continental a une faible extension.

CONCLUSIONS

Il s'agit là d'une expérience qui ne permet de tirer que des conclusions partielles dans le cas des Spongiaires, mais dont les résultats sont très prometteurs. Une dizaine d'Éponges Calcaires ont trouvé des conditions très favorables à leur développement, malgré la situation en pleine eau et l'éloignement des peuplements benthiques dans lesquels elles vivent habituellement. Mais elles ont rencontré, surtout en profondeur, des difficultés pour atteindre les collecteurs, et ceci bien que les distances à franchir soient très faibles par rapport aux grandes distances océaniques. Ces difficultés, encore plus grandes pour les Démonsporges, rendent très douteuse la possibilité envisagée par Burton (1930) d'une dispersion des Spongiaires par les grands courants océaniques actuels, dispersion qui expliquerait selon cet auteur certaines affinités biogéographiques. Une telle explication, possible dans le cas d'Invertébrés à larves "téléplaniques" (Scheltema, 1971), ne peut être valable pour les éponges que sur de très courtes distances (Fry, 1973), et les affinités biogéographiques à grandes distances sont plus probablement liées à des facteurs historiques et à une faible vitesse d'évolution chez de nombreux groupes de Spongiaires.

REFERENCES

- Arnaud P.M., 1978. Remarques sur les Pélécytopes du fouling de substrats artificiels profonds en Méditerranée nord-occidentale. *Haliothis*, 9 (1) : 41-44.
- Bellan-Santini D., Arnaud F., Arnaud P., Bellan G., Harmelin J.G., Le champion-Alsumard T., Leung Tack K., Picard J., Pouliquen L., Zibrowius H., 1970. Etude qualitative et quantitative des salissures biologiques de plaques expérimentales immergées en pleine eau. 1. — Conditions de l'expérience. *Téthys*, 1 (3) : 709-714.
- Bergquist P.R., Sinclair M.E., Hogg J.J., 1970. Adaptations to intertidal existence : reproductive cycles and larval behaviour in Demospongiae. *Symp. Zool. Soc. London*, 25 : 246-271.
- Burton M., 1930. Norwegian sponges from the Norman Collection. *Proc. zool. soc. Lond.* 2 : 487-545.
- , 1963. A revision of the classification of the Calcareous Sponges. *Lond. Brit. Mus. (Nat. Hist.)* : 1-693.

- Clausade M.**, 1970. Peuplement animal sessile des petits substrats solides récoltés dans trois biocoenoses des fonds détritiques des parages de Marseille. *Téthys*, 1, (3) : 719-750.
- DePalma J.R.**, 1969. A study of deep ocean fouling. Straits of Florida and tongue of the ocean. 1961 to 1968. *U.S. naval Oceanogr. Office, informal Report IR 69-22* : 1-26.
- Fry W.G.**, 1973. The role of larval migration in the maintenance of an incrusting sponge population. *Neth. J. Sea Res.*, 7 : 159-170.
- Gostan J.**, 1967. Etude du courant géostrophique entre Villefranche-sur-mer et Calvi. *Cah. océanogr.*, 19 (4) : 329-345.
- Griessinger J.M.**, 1971. Etude des Réniérides de Méditerranée (Démospouges Haplosclérides). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 3 (3), zool. 3 : 97-180.
- Koehlin N.**, 1977. Installation d'une épifaune à *Spirographis spallanzani* Viviani, *Sycon ciliatum* Fabricius et *Ciona intestinalis* (L.) dans le port de plaisance de Lézardrieux (Côtes-du-Nord). *Cah. Biol. mar.*, 18 : 325-337.
- Le Champion-Alsumard**, 1970. Etude qualitative et quantitative des salissures biologiques de plaques expérimentales immergées en pleine eau. 2. — Etude préliminaire de quelques pyrénomycètes marins récoltés sur des plaques de polyuréthane. *Téthys*, 1 (3) : 715-718.
- Leung Tack K.**, 1976. Etude qualitative et quantitative des salissures biologiques de plaques expérimentales immergées en pleine eau. 5. — Les Ascidies. *Ibid.*, 7 (2-3) : 223-234.
- Long E.R., Rucker J.B.**, 1970. Offshore marine cheilostome Bryozoa from Fort Lauderdale, Florida. *Mar. Biol.*, 6 : 18-25.
- Mac Arthur R.H., Wilson E.O.**, 1963. An equilibrium theory of the insular zoogeography. *Evolution*, 17 : 373-387.
- Minchin E.A.**, 1896. Notes on the larva and the postlarval development of *Leucosolenia variabilis* H. *Proc. roy. Soc. Lond.*, 60 : 42-52.
- Pansini M., Pronzato R.**, 1973. Il coralligeno di Bogliasco ed il suo popolamento di Poriferi. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 41 : 5-34.
- , sous presse. Etude des Spongiaires de substrats artificiels immergés durant quatre ans. *Vie Milieu*.
- Pansini M., Pronzato R., Valsuani G.**, 1974. Popolamenti di substrati artificiali posti su un fondo coralligeno ed in una prateria de Posidonia. 3 Poriferi. *Mem. Biol. mar. Oceanogr.*, 4 : 263-275.
- Relini G., Geraci S., Montanari M., Romairone V.**, 1976. Variazioni stagionali sulle piattaforme offshore di Ravenna e Crotone. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 31 : 227-256.
- Sarà M., Vacelet J.**, 1973. Ecologie des Démospouges, pp. 462-576, in : Grassé P.P. éd., *Traité de Zoologie*, 3 (1), Spongiaires. Paris, Masson.
- Scheltema R.S.**, 1971. The dispersal of the larvae of shoal-water benthic Invertebrate species over long distances by ocean currents. 4th *europ. mar. Biol. Symp.*, Cambridge Univ. Press : 7-28.
- Schoener A., Long E.R., DePalma J.R.**, 1978. Geographic variation in artificial island colonization curves. *Ecology*, 59 (2) : 367-382.
- Topsent E.**, 1978. Considérations sur les "plasmodes planctoniques d'éponges". *Bull. Inst. océanogr.*, 923 : 1-4.
- Trégouboff G.**, 1942. Contribution à la connaissance des larves planctoniques d'éponges. *Arch. Zool. exp. gén.*, 82 (6) : 357-399.
- , 1957. Porifera (Spongiaires), pp. 259-262, in : Manuel de planctologie méditerranéenne. Paris, C.N.R.S., 1.
- Vacelet J.**, sous presse. L'installation des Spongiaires sur les substrats nouvellement immergés. *Mem. Biol. mar. Oceanogr.*

Reçu le 15 novembre 1980 ;
 accepté le 19 janvier 1981.