

NOTICE
sur les
TITRES ET TRAVAUX SCIENTIFIQUES

de

Jean-Marie PÉRÈS

*Professeur à l'Université d'Aix-Marseille
Directeur de l'Unité d'Enseignement et de Recherches
des Sciences de la Mer et de l'Environnement
Directeur de la Station Marine d'Endoume*



RÉSUMÉ DE LA CARRIÈRE

Né en 1915

Docteur ès Sciences (1943)

Principaux postes précédemment occupés

- Sous-directeur au Musée océanographique de Monaco (1943-44).
- Sous-directeur au Museum d'Histoire Naturelle et Directeur adjoint du Laboratoire maritime de Dinard (1944-47).
- Maître de Conférences puis Professeur de Biologie animale à la Faculté des Sciences de Marseille (1947-54).

Fonctions actuelles

- Professeur titulaire d'Océanographie à la Faculté des Sciences de Marseille depuis 1954.
- Directeur de la Station marine d'Endoume (depuis 1948) et du Centre d'Océanographie depuis 1954.
- Directeur de l'U.E.R. des Sciences de la Mer et de l'Environnement (Université d'Aix-Marseille), depuis 1970.

Autres fonctions au plan national

- Vice-Doyen de la Faculté des Sciences (1964-1968).
- Chargé de mission auprès du Ministre de l'Éducation Nationale pour l'organisation du Centre Universitaire de Marseille-Luminy (1968-69),
- Président du Comité du Benthos de la Commission internationale pour l'exploitation scientifique de la Mer Méditerranée (1955-1966).
- Expert ou membre des délégations françaises au Conseil International de la Mer (Copenhague), au Conseil Général des Pêches de la Méditerranée (F.A.O.) à la Commission Océanographique Inter-gouvernementale (U.N.E.S.C.O.), à l'Union Internationale des Sciences Biologiques, etc.
- Membre élu de la Commission de Biologie Animale du CNRS (jusqu'en 1970).
- Membre du Comité de Direction de la Calypso (1951-68).
- Membre du Comité technique d'Océanographie de l'O.R.S.T.O.M.
- Président du Comité de Direction du Bathyscaphe (jusqu'en 1968).
- Vice-président du Comité "Exploitation des Océans" (Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique – 1962-1966).
- Membre de la Commission Océanographie C.N.R.S. (jusqu'en 1970).
- Membre du * groupe de travail * "Océanographie" du V^e Plan.

- Vice-Président du Comité scientifique et technique du Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO) depuis 1967.
- Membre élu du Comité Consultatif des Universités (Division des Sciences).
- Membre du Conseil de l'Université d'Aix-Marseille.
- Membre du Conseil d'Administration de l'Institut Scientifique & Technique des Pêches Maritimes (depuis 1970).
- Président du Comité de Direction du Laboratoire CNRS de Biologie Marine et Océanographie de Roscoff (depuis 1970).
- Membre de la Commission Régionale du VI^e Plan (1971).

Services militaires

- Mobilisé en septembre 1939 à l'Ecole d'Application d'artillerie de Fontainebleau.
- Volontaire pour l'Armée de Mer en janvier 1940.
- Démobilisé le 28 août 1940.
- Enseigne de Vaisseau de 1^e classe (honoraire depuis 1970).

DISTINCTIONS HONORIFIQUES

- Chevalier de la Légion d'Honneur (juillet 1963).
- Officier de l'Ordre National du Mérite (juillet 1966).
- Officier du Mérite Maritime
- Commandeur des Palmes Académiques
- Lauréat de l'Académie des Sciences
- Lauréat de la Société Zoologique de France (Prix Maloteau de Guerne, 1943)
- Médaille d'Or de la Société Nationale de Protection de la Nature (1964).

AVANT-PROPOS

Nommé Professeur titulaire d'Océanographie en 1954, je n'ai pas eu l'occasion, depuis dix-sept ans, de rédiger une notice et j'avoue sans ambages que c'est là une des tâches les plus ingrates que je connaisse.

Aussi avant d'essayer de retracer, aussi objectivement que possible, les différentes étapes de mes activités scientifiques et parascientifiques, voudrais-je insister sur le sentiment profond de gratitude que j'éprouve vis-à-vis de ceux qui, par leurs conseils et leur appui, m'ont permis de faire une carrière personnelle conforme à mes goûts, qui m'ont donné les moyens, aussi, de rassembler autour de moi une vaste équipe de chercheurs, dotée de moyens convenables.

Si mon premier travail publié, fort modeste, était consacré à l'étude d'un bivalve marin, j'eus la chance, en 1937-38, d'être envoyé en mission au Maroc pendant une année, pour y étudier les eaux continentales avec, en arrière plan, un programme d'expansion piscicole. Le bagage zoologique acquis pendant mes études, me permettait de ne pas trop me perdre dans la riche faune des eaux douces, combien diverses, de ce pays, mais ma profonde ignorance de l'écologie, qui n'était pas enseignée en France à cette époque, me fit percevoir pour la première fois l'abîme qui sépare un simple inventaire floristique et faunistique d'une véritable interprétation de l'ensemble du peuplement.

L'interruption due à la guerre de 1939-40, la disparition de mes collections, ma démobilisation en zone Sud, ne me laissaient guère d'autre possibilité que de changer radicalement d'orientation. Nommé préparateur à la Faculté des Sciences de Marseille en octobre 1940, je trouvai à la Station marine d'Endoume un petit laboratoire et, grâce au Professeur Georges PETIT, quelques possibilités de travail, vite amenuisées par les difficultés de l'occupation. Quelques livres feuilletés, l'intérêt de mon chef de service, le Professeur KOLLMANN pour l'hématologie, me conduisirent à entamer l'étude de l'hémolymphe des Ascidies, remarquable par l'extraordinaire diversité de ses cellules, étude bien vite étendue à celle des organes neuraux, considérés comme plus ou moins homologues d'une portion de l'hypophyse des Vertébrés.

Après une thèse soutenue en 1943, je fus nommé, grâce à l'appui de feu le Prof. Louis FAGE, sous-directeur au Musée Océanographique de Monaco, puis, en 1944, sous-directeur au Museum National d'Histoire Naturelle (Laboratoire de Malacologie) et Directeur adjoint du Laboratoire maritime de Dinard, avant que le bienveillant appui du Prof. Pierre P. GRASSE me ramenât à Marseille en 1947 comme Maître de Conférences à la Faculté des Sciences.

De 1940 à 1954 environ, à part quelques travaux sur certains groupes d'invertébrés marins, l'essentiel de mes recherches a été axé sur la biologie, l'histologie, la cytologie et certains aspects de la physiologie des Tuniciers.

Mais, en même temps, commençait à se développer la Station marine d'Endoume, grâce au soutien de deux grands Directeurs Généraux de l'Enseignement Supérieur, tous deux disparus aujourd'hui, Pierre DONZELOT et Gaston BERGER. Les moyens accordés par l'Administration attiraient les jeunes désireux de se lancer dans la recherche, et, pour donner des sujets de travail, il fallait du matériel vivant et donc mieux connaître la région. Ainsi naquit vers 1949 la vocation à l'écologie marine de la Station marine d'Endoume, vocation qui ne s'est jamais démentie et qui s'est étendue graduellement, en un peu plus de vingt années, à tous les aspects de la vie dans les milieux océaniques, en même temps qu'à diverses disciplines dont le concours est indispensable à la compréhension de la structure et de la dynamique des peuplements marins.

Jusqu'en 1954 les activités françaises dans le domaine des Sciences de la Mer restaient limitées aux zones proches du rivage, en raison de l'absence totale de navire de haute mer, à l'exception de celui dont disposait l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, et sur lequel cet organisme consentait parfois à embarquer certains chercheurs universitaires, chercheurs qui s'efforçaient alors de profiter de ces campagnes, axées sur des problèmes précis liés au développement des pêches, pour récolter un peu de matériel et glaner quelques observations.

C'est à Gaston DUPOUY, alors Directeur Général du CNRS que revint le mérite de donner un nouveau départ à l'océanographie française par la création de deux Comités de programmes et de gestion de crédits, l'un pour organiser des campagnes de haute mer, grâce à l'affrètement de la "Calypso" du Cdt COUSTEAU, l'autre destiné à préparer l'exploitation scientifique du premier bathyscaphe français, avec lequel HOUOT et WILLM avaient atteint 4 050 m de profondeur, au large de Dakar, le 15 février 1954.

J'eus l'honneur de faire partie de ces deux Comités, l'un et l'autre présidés par Louis FAGE, comités qui se réunirent pour la première fois à Marseille en juin 1954, l'honneur aussi de diriger la première campagne effectuée par la "Calypso" au titre de cet affrètement, en août et septembre 1954, dans la région du détroit siculo-tunisien, et l'honneur encore d'effectuer la première plongée scientifique du bathyscaphe FNRS 3, dans le cadre du contrat passé entre le CNRS et la Marine Nationale, après toutefois le Professeur Th. MONOD qui avait profité de la présence de cet engin nouveau à Dakar pour en être le premier passager scientifique.

Un nouvel essor allait être donné en 1961 par la création au sein de la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique du Comité d'action concertée "Exploitation des Océans" (COMEXO). Louis FAGE, dont on peut dire qu'il fut l'inspirateur de toutes les hautes autorités qui ont permis le renouveau de l'Océanographie française, en fut le premier président, bientôt remplacé, au moment où le déclin de sa santé le porta à se retirer, par le Professeur Maurice FONTAINE.

Avec le COMEXO, des moyens financiers accrus permirent, après élaboration d'un programme de recherche très complet, un développement considérable des activités de tous les centres français aptes à participer à l'effort océanographique national, parmi lesquels la Station marine d'Endoume, en même temps qu'était lancée la construction du navire de haute mer "Jean-Charcot", et pendant que le CNRS, de son côté, réalisait le bathyscaphe "Archimède".

La création, en 1967, du Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), profondément désirée par Louis FAGE, devrait assurer la pérennisation de l'œuvre du CNRS et du COMEXO, œuvre qui avait redonné aux chercheurs de notre pays une place au moins décente dans le concert de l'océanographie mondiale.

En même temps s'ouvrait avec le CNEXO, une phase nouvelle de l'exploitation des Océans.

Si j'ai voulu au début de cette Notice rappeler cette petite histoire du renouveau de l'Océanographie française c'est qu'elle a représenté réellement l'essentiel de mes pensées, de mes efforts, de ma vie, pendant ces dix-sept dernières années. Mais c'est surtout pour rendre hommage à ceux qui ont permis ce renouveau.

C'est ce renouveau même qui a permis au jeune Maître de conférences que j'étais en 1947, avec pour toute aide deux préparateurs temporaires et deux agents auxiliaires, d'être aujourd'hui à la tête d'un organisme de recherche, ayant statut de laboratoire associé du CNRS, qui groupe une centaine de scientifiques et une soixantaine de techniciens et ouvriers de cadres divers. Ainsi, je pense profondément que les titres et travaux que je présente aujourd'hui doivent beaucoup à ceux qui m'ont permis de réaliser un centre de recherche relativement important et polyvalent, et doivent beaucoup aussi aux chercheurs qui m'entourent.

En terminant je voudrais dire que j'ai tenu dans cette notice, à éviter de donner l'analyse de mes publications, analyse souvent rebutante même pour les spécialistes. Il m'a paru préférable de regrouper les résultats de mes travaux en quelques grands ensembles, en essayant d'indiquer les traits généraux de mes orientations successives ou simultanées, et j'ai cru devoir l'exposer, non dans un ordre chronologique, mais en commençant par celles de ces orientations qui me sont le plus chères, peut-être parce que ce sont celles qui m'ont permis de développer la Station marine d'Endoume et de grouper autour de moi tant de collaborateurs dévoués auxquels je suis profondément attaché.

RECHERCHES SUR LE BENTHOS MARIN (MERS PROFONDES ET MILIEUX RÉCIFEAUX EXCEPTÉS)

(49-55-57-58-60-62-65-69-71-72-73-78-81-83-84-93 à 96-103-107-108-112 à 115-119-128 à 130-136-138-139-142-147-148-154-161-163-176-190-191)

A l'origine de mes recherches et de celles de mes collaborateurs sur le benthos marin, c'est-à-dire sur les peuplements végétaux et animaux des fonds, il y avait le simple désir de pouvoir se procurer du matériel vivant, tant pour des travaux pratiques destinés aux étudiants que pour des recherches. Or, dans la région de Marseille, on ne connaissait à peu près rien depuis les travaux du fondateur du Laboratoire A.F. MARION, remontant à la fin du XIX^e siècle. Sans crédits et sans bateau, j'ai commencé par obtenir des concours bénévoles de pêcheurs au chalut et aussi de plongeurs sous-marins utilisant le scaphandre autonome. En 1947-48 le scaphandre autonome était encore une curiosité et c'est avec ces plongeurs, qu'on pouvait considérer comme des pionniers (attirés d'ailleurs par la chasse, aujourd'hui prohibée), que je fis ces premières observations sur le benthos, dont l'étude allait devenir l'activité majeure de la Station marine d'Endoume. C'est avec des plongeurs que j'eus la révélation qu'on trouvait dans les zones semi-obscurées des grottes sous-marines à quelques mètres de profondeur le même peuplement que celui que je récoltais à 40 ou 50 m de profondeur avec un chalutier. La lumière était donc un facteur important de la distribution non seulement pour les végétaux, mais aussi pour les animaux.

Grâce à l'achat d'un bateau en 1951, nous pouvions, mes collaborateurs et moi, commencer une prospection intensive de la région, les données acquises grâce à celle-ci étant complétées par celles que nous procuraient les campagnes de la Calypso en Méditerranée orientale, d'où devait sortir, en 1958, un essai analytique et synthétique sur le benthos de la Méditerranée, écrit en collaboration avec J. PICARD.

Sans doute est-il utile d'explicitier les motifs qui m'ont poussé à engager ces recherches, tant personnelles que de mes élèves, sur les peuplements benthiques. Ces motifs sont de deux ordres. D'une part, il y avait un motif d'ordre strictement fondamental, à savoir préciser la distribution des unités de peuplement dans le domaine benthique et si possible les causes de celle-ci en fonction des facteurs du milieu. D'autre part, et à plus long terme, rechercher le rôle de ces unités de peuplement dans les chaînes alimentaires du domaine benthique, avec l'arrière pensée d'en évaluer la production de matière organique, ainsi que le degré d'utilisation de cette production par les poissons benthiques et principalement par les espèces d'intérêt commercial. Cette seconde préoccupation conduisait évidemment à faire porter l'effort maximal sur le plateau continental et sur les fonds de la partie supérieure du talus, jusque vers 600-800 m de profondeur.

Très vite, j'ai pensé à réaliser une interprétation des peuplements benthiques de l'ensemble de l'Océan mondial, ce qui impliquait de ma part un effort considérable de documentation d'après la littérature, effort que j'ai poursuivi malgré des charges administratives de plus en plus lourdes et ceci depuis plus de vingt ans. Si j'ai consenti cet effort c'est d'abord parce qu'il était indispensable, aussi bien à la synthèse que je projetais qu'à la direction effective des travaux qu'entreprenaient mes collaborateurs, travaux dont je répartissais les sujets en fonction du but à atteindre. Mais c'est aussi parce que la Méditerranée présente, du point de vue de la bionomie benthique, des caractères composites qui lui confèrent un intérêt exceptionnel.

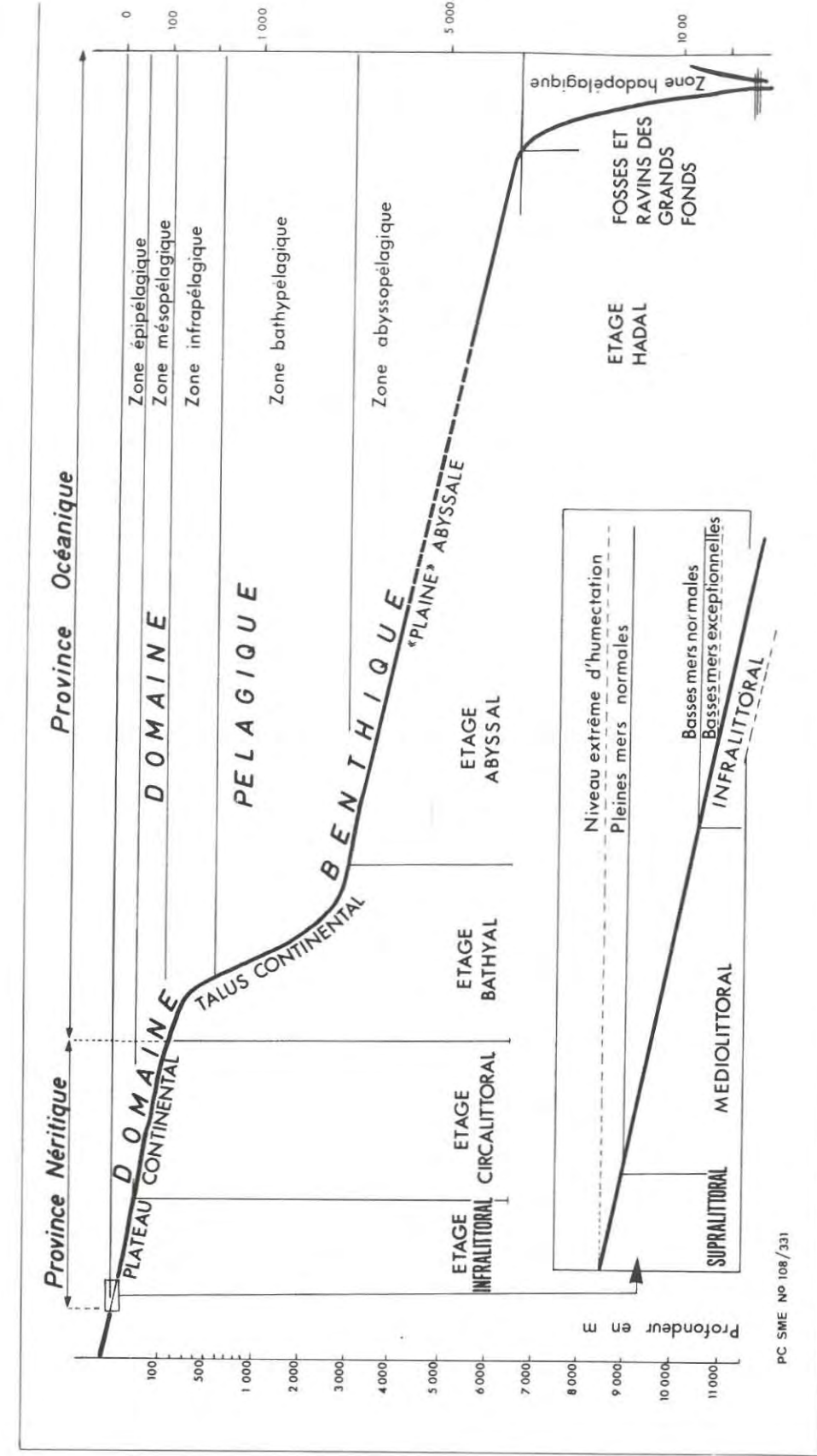


Fig. 1. — Schéma général de l'étagement vertical des peuplements dans les domaines pélagiques et benthiques.

Nos collègues Océanographes physiiciens répètent volontiers que cette mer offre, du point de vue de certains processus fondamentaux (notamment la formation des eaux intermédiaires et profondes) un véritable modèle réduit d'océan. Il en est de même, dans une certaine mesure, dans le domaine de la bionomie benthique, puisque la Méditerranée offre une remarquable diversité de climats et de conditions hydrologiques. Ainsi, tandis que les zones septentrionales exposées à des éventails de vents du secteur Nord (Provence avec le mistral, Haute Adriatique avec la bora, nord de la Mer Egée avec le meltem) présentent des caractères qui les rapprochent des mers boréales, tout le Sud-Est du bassin oriental (Mer du Levant) et les côtes orientales de la Tunisie ont un caractère subtropical accentué. Sur le plan de l'hydrologie on y trouve, à côté des régions pauvres (oligotrophiques), d'autres régions d'eutrophisation plus ou moins poussée : Nord de l'Adriatique, zones d'épendage des grands fleuves (Rhône et Nil, avant la mise en eau du barrage d'Assouan), zone d'influence du courant d'eaux atlantiques entrant par Gibraltar.

Au plan paléogéographique et paléoécologique enfin, l'histoire tourmentée de la Méditerranée au cours de la fin de l'ère Tertiaire et de l'ère Quaternaire présente, par le biais de l'étude des thanatocoénoses, un intérêt complémentaire non négligeable pour l'interprétation des phénomènes écologiques actuels.

Dans une première phase les peuplements benthiques méditerranéens ont été étudiés par mes collaborateurs et moi-même sous l'angle strictement qualitatif, c'est-à-dire que nous avons délimité d'après les espèces caractéristiques (électives ou préférentielles) la composition et la distribution des principales biocoenoses benthiques méditerranéennes.

Au bout d'une dizaine d'années il m'a paru que ce stade préliminaire indispensable était suffisamment avancé pour qu'on pût passer aux études quantitatives, que j'ai fait engager par plusieurs collaborateurs sans y participer personnellement par manque de temps. Ces études quantitatives, faites dans l'esprit qui avait conduit PETERSEN à introduire, sur des bases numériques et pondérales, la notion de communauté à côté de celle de biocoenose, sont encore en cours. Elles sont poursuivies à la fois sous l'angle de la dynamique des populations naturelles et sous l'angle de la détermination des facteurs de cette dynamique : fluctuations de réussite de la reproduction, occupation ou altération des substrats, concurrence alimentaire, rapports de prédation, etc.

Donner une idée des résultats de ces recherches sur le benthos, que j'ai commencées, seul, il y a plus de vingt ans, et auxquelles sont attelés aujourd'hui une vingtaine de mes élèves, est évidemment malaisé. Aussi m'efforcerai-je de me limiter à une synthèse.

Dans un premier temps, j'ai recherché, le plus souvent avec J. PICARD, les facteurs de la distribution des peuplements. Ces facteurs sont de deux ordres ; les uns dits climatiques, parce qu'ils produisent, quand ils sont dominants, une évolution du peuplement jusqu'au stade de climax, conditionnent la distribution verticale : ce sont essentiellement l'humectation (pour les horizons superficiels, plus ou moins exondables) et l'éclairement ; nous y avons ajouté, sans preuve aucune, la pression hydrostatique pour les peuplements profonds des zones obscures, mais je crois de moins en moins à une action du facteur pression sur la distribution verticale des peuplements profonds. Mais l'humectation (fonction de l'agitation des eaux, du niveau, du régime des marées, des fluctuations météorologiques) est difficile à quantifier ; pour la lumière, même, l'absorption sélective des radiations du spectre solaire par l'eau de mer, ainsi que les problèmes d'exposition, de stratification, etc., rendent la possibilité de quantification plus apparente que réelle. De plus, tant pour la lumière que pour l'humectation, il faut considérer qu'il y a des maxima et des minima qui interviennent autant que les valeurs moyennes, surtout dans les horizons superficiels. Aussi avons-nous cherché, en Méditerranée et dans l'ensemble du monde, à repérer des discontinuités verticales marquées des peuplements, la composition de ceux-ci en végétaux et animaux étant considérée comme la résultante de l'action de ces facteurs ; c'est sur la base de ces discontinuités que nous avons établi un système d'étagement du domaine benthique aujourd'hui très largement adopté par les benthologues de divers pays.

Le domaine benthique est divisé en deux grands systèmes :

— le système littoral, appelé aussi Système photique, ou phytal, car il est caractérisé par la présence de végétaux photoautotrophes ;

— le système profond ou aphotique, ou aphytal, qui est dépourvu de végétaux photoautotrophes.

Au sein du système littoral ou phytal on distingue, d'après les discontinuités de peuplements, cinq étages : — supralittoral, étage d'humectation par les embruns ou d'immersion exceptionnelle (marées d'équinoxe, tempêtes) ; — médiolittoral, étage d'alternance régulière (marées) ou irrégulières (variations d'origine météorologique du niveau de la mer) ; — infralittoral, étage dont la limite inférieure coïncide avec la profondeur maximale compatible avec la vie des phanérogames marines ; — circalittoral, étage dont la limite inférieure coïncide avec la profondeur maximale compatible avec la vie des algues multi-cellulaires ; — bathylittoral, étage dont la limite inférieure coïncide avec la profondeur maximale compatible avec la vie des algues unicellulaires (essentiellement des Diatomées).

Ainsi les deux étages supérieurs sont-ils fondés sur une intégration des effets de l'humectation, tandis que les trois étages inférieurs sont fondés sur l'éclairement minimal compatible avec la vie de certains groupes de végétaux. Les analogies des peuplements sur les côtes de l'ensemble du monde sont suffisantes pour que ce système ait une valeur absolument générale ; il est tout à fait dégagé de toute référence à la bathymétrie, puisque fondé sur les peuplements, et permet d'établir des comparaisons et des homologues, par exemple, dans l'étage médiolittoral, entre une côte sans marées astronomiques appréciables et une autre où celles-ci ont plusieurs mètres d'amplitude ou, dans l'étage infralittoral, entre un plateau continental couvert d'eaux à forte transparence (où cet étage pourra atteindre 40-50 m) et un autre plateau continental où la turbidité des eaux est telle que la limite inférieure de l'étage se situe à quelques mètres.

Si les facteurs climatiques agissaient seuls, il n'existerait qu'une seule biocoenose par étage. L'existence d'autres facteurs ambiants, dits édaphiques parce que leur influence s'exerce au niveau même du substrat, intervient pour diversifier les biocoenoses au sein d'un étage déterminé. Parmi ces facteurs édaphiques on peut citer : les caractéristiques du substrat, les conditions de circulation ou d'agitation des eaux, l'importance plus ou moins grande du taux de sédimentation, l'influence des apports d'eaux douces, les facteurs de pollution, etc. Lorsque l'influence de ces facteurs édaphiques est modérée, ils produisent seulement une diversification des biocoenoses au sein même de l'étage, mais lorsque cette influence devient prédominante par rapport à celle des facteurs climatiques, elle débouche sur des biocoenoses qui chevauchent plusieurs étages.

Dans le système aphytal, dont j'aurais l'occasion de reparler à propos de la partie de mes recherches personnelles relative aux peuplements profonds, je n'ai fait que préciser une subdivision verticale déjà proposée par d'autres auteurs, en trois étages : — bathyal, correspondant au talus continental ; — abyssal, correspondant aux "plaines" sous-marines immenses qui s'étendent entre 3 000 m et 6 000-6 500 m, environ ; — hadal, correspondant aux peuplements des grands ravins. J'ai noté les discontinuités faunistiques qui permettent de caractériser ces trois étages du système profond et dont certaines avaient déjà été esquissées par les auteurs. Les facteurs de la distribution verticale en trois étages, encore en discussion actuellement, me paraissent être principalement d'ordre trophique et d'ordre thermique.

Parmi les facteurs ambiants agissant sur la distribution des peuplements, un seul, à mon sens, ne peut être classé parmi les facteurs climatiques, ni parmi les facteurs édaphiques, et c'est justement la température. Bien évidemment la température agit de façon majeure au plan biogéographique sur la distribution d'un certain nombre d'espèces et, partant, d'un certain nombre d'unités de peuplement. L'existence, dans les très hautes latitudes, de températures très basses et relativement uniformes dans une large gamme verticale (au moins de 0 à 400 m) permet à certains peuplements de chevaucher les trois étages inférieurs du système phytal (infralittoral, circalittoral, bathylittoral) et même d'empiéter sur l'étage bathyal ; ceci tendrait à faire considérer la température comme un facteur édaphique, ce qui est tout de même difficile sur le plan des principes généraux, puisque, justement, ailleurs que dans les très hautes latitudes, il y a très généralement diminution plus ou moins régulière de la température avec les profondeurs croissantes (à l'exception des méditerranées).

En même temps que ces études sur le "modèle" représenté par la Méditerranée, progressaient sur le plan qualitatif, c'est-à-dire de la caractérisation et de la délimitation des biocoenoses (ce qui m'obligea à faire paraître avec J. PICARD, en 1964, une nouvelle édition du Manuel de Bionomie benthique de la

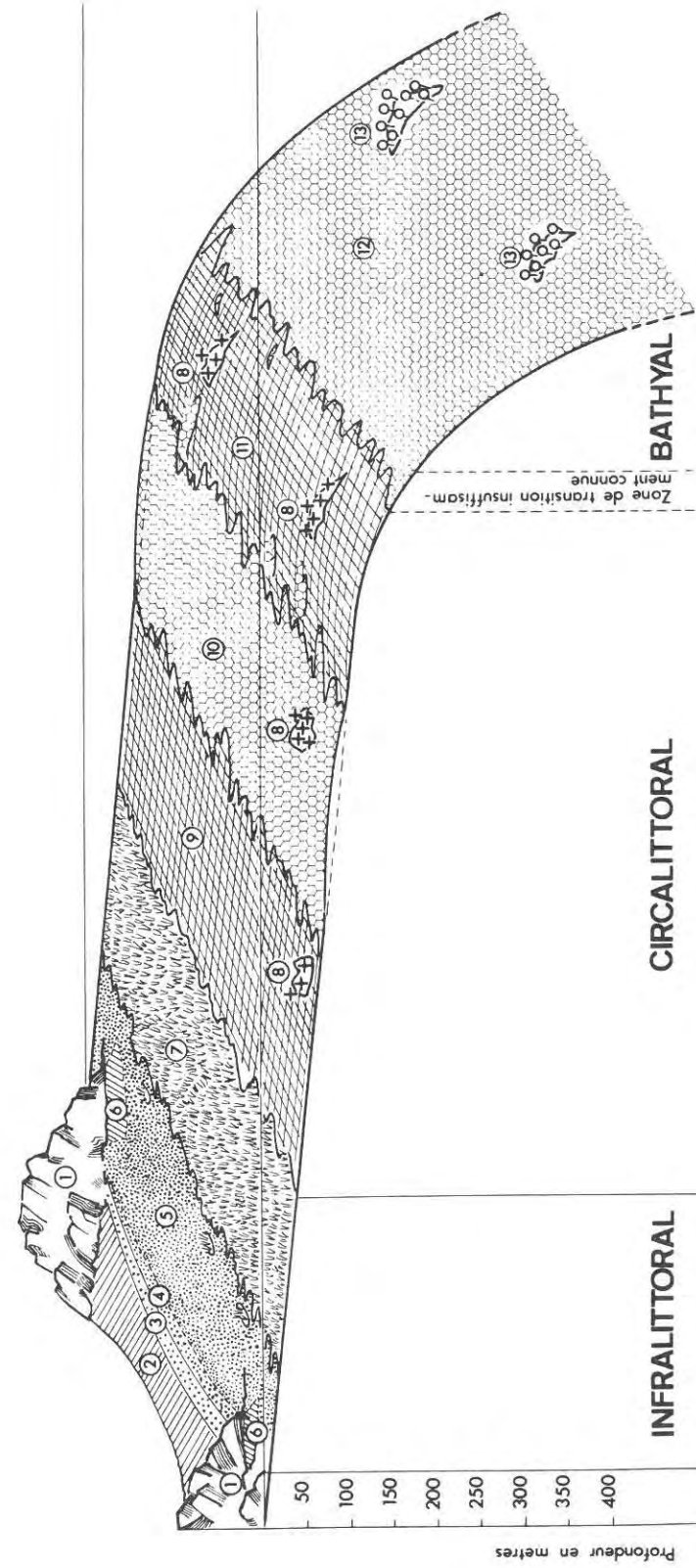


Fig. 2. — Schéma général d'un aspect classique de distribution des peuplements benthiques du plateau continental et de la partie supérieure du talus sur la côte française de la Méditerranée. 1 : pointes rocheuses ; 2 : alluvions ; 3 : haute plage et moyenne plage (étages supralittoral, médiolittoral et infralittoral superficiel) ; 4 : biocoenose des sables fins des hauts niveaux ; 5 : biocoenose des sables fins bien calibrés ; 6 : peuplements divers de la roche infralittorale ; 7 : herbiers de Posidonies ; 8 : biocoenose coralligène ; 9 : biocoenose des Fonds Détritiques Côtiers ; 10 : biocoenose de la Vase Terrigène côtière ; 11 : biocoenose des Fonds Détritiques du Large ; 12 : biocoenose des vases bathyales ; 13 : biocoenose des Coraux profonds.

Méditerranée), des investigations comparatives étaient faites dans diverses régions extraméditerranéennes : — en 1957 dans la baie ibéro-marocaine et sur les côtes du Portugal par moi-même ; en 1960 et 1964 sur les côtes du Brésil par moi-même et plusieurs de mes collaborateurs ; — en Terre Adélie par l'un de mes élèves ; — en Manche par plusieurs chercheurs de la Station marine à l'occasion de séjours réguliers à la Station Biologique de Roscoff où l'amitié que voulait bien me témoigner le Prof. Georges TEISSIER, nous permet de jouir de facilités particulières ; — en Océan Indien occidental à partir de 1961 (voir le chapitre consacré à mon activité concernant les milieux récifaux) ; — dans le proche Atlantique grâce à la création en 1966, à La Rochelle, d'une petite antenne de notre Laboratoire.

Cette accumulation de données personnelles, dues à mes collaborateurs directs, ou puisées dans la littérature, m'a permis de tracer en 1967 un tableau général, pour l'ensemble du globe, des biocoenoses benthiques dans le système phytal, accompagné de quelques considérations sur les problèmes quantitatifs, c'est-à-dire sur l'évaluation de la biomasse et de la production. Depuis cette date j'ai continué à accumuler des observations personnelles et des documents et je compte faire une nouvelle rédaction de ce travail en 1972 ou 1973, ce que justifient amplement les acquisitions nouvelles de toutes sortes.

Le fait que parmi les centaines d'unités de peuplements décrites par nous-mêmes ou par les auteurs, une demi-douzaine seulement n'aient pu s'intégrer aux systèmes et sous-systèmes divers que j'ai cru pouvoir proposer, tend à faire croire que les principes qui ont guidé les regroupements que j'ai effectués doivent coïncider largement avec la réalité.

Bien entendu toutes ces recherches, personnelles ou en collaboration, ont débouché sur des cartes bionomiques ; celles-ci n'ont été que rarement publiées, en raison du coût élevé de l'édition, mais sont conservées au laboratoire. Leur utilité s'avère considérable depuis deux ou trois ans, en raison de l'intérêt subit porté à l'altération de l'environnement marin par les activités humaines. Les peuplements benthiques méditerranéens, de par leur diversité spécifique élevée, corrélative d'une relative stabilité à moyen et long termes, réalisent une véritable intégration de l'action des facteurs ambiants. La possibilité qui nous a été donnée d'en suivre l'évolution depuis plus de vingt années, nous fournit des éléments de prévision de la poursuite de cette évolution, éléments qui sont d'importance majeure dans la politique actuelle d'aménagement du littoral et de la marge continentale et de prévention des altérations des milieux naturels.

En effet, un point qui me préoccupe fort depuis que j'ai commencé à étudier et à faire étudier les peuplements benthiques marins est celui de leur dynamique. Certes j'avais déjà étudié personnellement certains de ces phénomènes portant sur des biocoenoses, notamment ceux qui concernent les biocoenoses du cycle des fonds dits "coralligènes" de la Méditerranée et plusieurs de mes collaborateurs en avaient fait de même pour la série évolutive de l'Herbier de Posidonies ou, sur le plan plus quantitatif des communautés *sensu stricto*, pour divers peuplements de la roche littorale superficielle et des sables fins de l'étage infralittoral, réalisant des évaluations approchées de la production organique à divers échelons de la pyramide alimentaire. Néanmoins, je n'avais jamais tenté de faire le tour des problèmes posés par la dynamique des communautés benthiques (*sensu lato*, c'est-à-dire à la fois des biocoenoses et des communautés *sensu stricto*), effrayé que j'étais par l'ampleur de l'analyse préliminaire qui s'imposait et par les difficultés d'une synthèse propre à dégager des concepts généraux. Cette tâche, devant laquelle j'avais reculé, j'ai été obligé de l'accomplir, les organisateurs du VI^e Symposium européen de biologie marine, tenu à Rovinj, en septembre-octobre 1971, m'ayant demandé de préparer un document de base sur ce sujet. Fidèle au principe que je me suis assigné dans la rédaction de cette Notice, je me bornerai à donner ici un aperçu très général de ce mémoire.

L'étude de la dynamique d'une communauté (*s.l.*) conduit obligatoirement à essayer de classer les divers types de fluctuations qui peuvent affecter celle-ci.

Après avoir essayé divers modes de classement j'ai choisi de mettre à la base de celui-ci le facteur temps. D'une part, la plupart des espèces du macrobenthos ont une longévité qui est au moins égale à une année, parfois un peu moins, souvent bien davantage notamment dans les hautes latitudes et dans les profondeurs importantes ; la longévité ici considérée est, bien entendu, non la longévité potentielle mais la longévité effective moyenne, compte tenu de l'action des prédateurs.

D'autre part, dans les faibles profondeurs, et ce sont celles-là surtout dont les communautés sont affectées par des variations importantes, le facteur saisonnier peut induire des fluctuations reproductibles d'une année sur l'autre. On distinguera donc des variations à court terme (moins d'une année) et des variations à long terme (plus d'une année) ; à l'intérieur de chacun de ces deux grands groupes on devra aussi distinguer des variations apériodiques et des variations périodiques. J'ai donc commencé par faire une étude analytique, sur laquelle je passerai ici, d'un certain nombre d'exemples de dynamique des communautés benthiques, classés en fonction de l'élément temps et en m'efforçant d'envisager tous les facteurs possibles de cette dynamique.

Pour tenter de dégager certains principes généraux, il m'a semblé utile de réexaminer ces facteurs en les regroupant non en fonction de leur influence à court ou long terme, mais en fonction de leur caractère périodique ou apériodique.

Parmi les facteurs apériodiques capables de perturber les communautés benthiques, les uns dépendent d'événements météorologiques ou autres, de caractère accidentel (fortes tempêtes, typhons, éruptions volcaniques, etc.), tandis que d'autres sont liés à l'activité des êtres vivants eux-mêmes.

Pour les premiers, il apparaît que l'importance de l'impact sur les communautés benthiques dépend de trois éléments majeurs : — l'intensité de la perturbation elle-même ; — la sensibilité des organismes de la communauté aux conséquences de la perturbation ; — le rapport existant entre l'étendue topographique ou même géographique de la communauté prise dans son ensemble et de la fraction de celle-ci qui a été affectée par la perturbation. Par exemple une forte pluie altérera provisoirement un récif de Coraux, mais celui-ci retrouvera sa dynamique antérieure au bout de quelques mois, alors qu'un typhon avec ses effets mécaniques et de transport de sédiments, accompagnés de précipitations exceptionnelles, peut défigurer la communauté pour plusieurs décennies. Par exemple encore, une émergence d'une huitaine de jours par hausse barométrique importante, combinée avec un vent de terre, comme il s'en produit parfois sur les côtes de Provence, détruira sur 10 ou 20 cm de hauteur, les horizons les plus superficiels de la communauté à *Jania rubens* des côtes rocheuses, mais le peuplement se reconstituera rapidement à partir des horizons sous-jacents de la même communauté restés immergés.

Les perturbations des communautés liées à l'activité des êtres vivants ont sur la dynamique de ces communautés des conséquences très inégales. Tandis que l'existence des "foules" (au sens que donnent à ce terme les écologistes) formées par des nécrophages sur un cadavre accidentellement introduit dans la communauté, ne peut être que très brève, puisque le phénomène disparaît en même temps que sa cause, du fait même de l'activité de ces nécrophages, c'est en dizaines d'années que l'on doit raisonner quand on traite des altérations plus ou moins cycliques du substrat par les êtres constituant la communauté : cycles climatiques de l'herbier de *Posidonia*, de l'herbier de *Thalassia*, des fonds coralligènes de la Méditerranée.

Parmi les facteurs périodiques capables d'agir sur la dynamique des communautés benthiques ceux qui correspondent à une période courte (24 heures au moins), c'est-à-dire les rythmes circadiens et les rythmes liés aux marées occupent une place un peu à part. Somme toute, le fait que dans une communauté médiolittorale des côtes rocheuses de la Manche les Amphipodes ou les *Natantia* soient absents pendant la basse mer, ne change pas profondément le caractère de la communauté, non plus que l'absence, pendant la nuit, dans divers fonds meubles de l'étage circalittoral des côtes de Provence, d'un certain nombre d'Amphipodes et Tanaïdés qui montent à ce moment dans le plancton ou même dans l'hyponeuston. Ces phénomènes, limités à des espèces vagiles, découlent de réactions propres à ces espèces et qui n'interfèrent guère avec la communauté, sauf qu'ils impliquent, sans doute, un certain transfert d'énergie du domaine pélagique au domaine benthique du fait de la nourriture collectée par ces animaux au cours de leur migration ascendante. On pourrait presque dire qu'il s'agit là d'une "micro-dynamique".

Les fluctuations saisonnières s'inscrivent dans ce qu'on pourrait appeler un moyen terme. Leur déterminisme me paraît présenter deux modalités possibles.

Dans le premier cas les organismes concernés répondent directement et rapidement au stimulus représenté par un changement des facteurs ambiants : température, salinité, variation de l'heure de la basse-mer diurne, accroissement de l'agitation moyenne de l'eau, etc. Dans ce cas, on peut ranger les

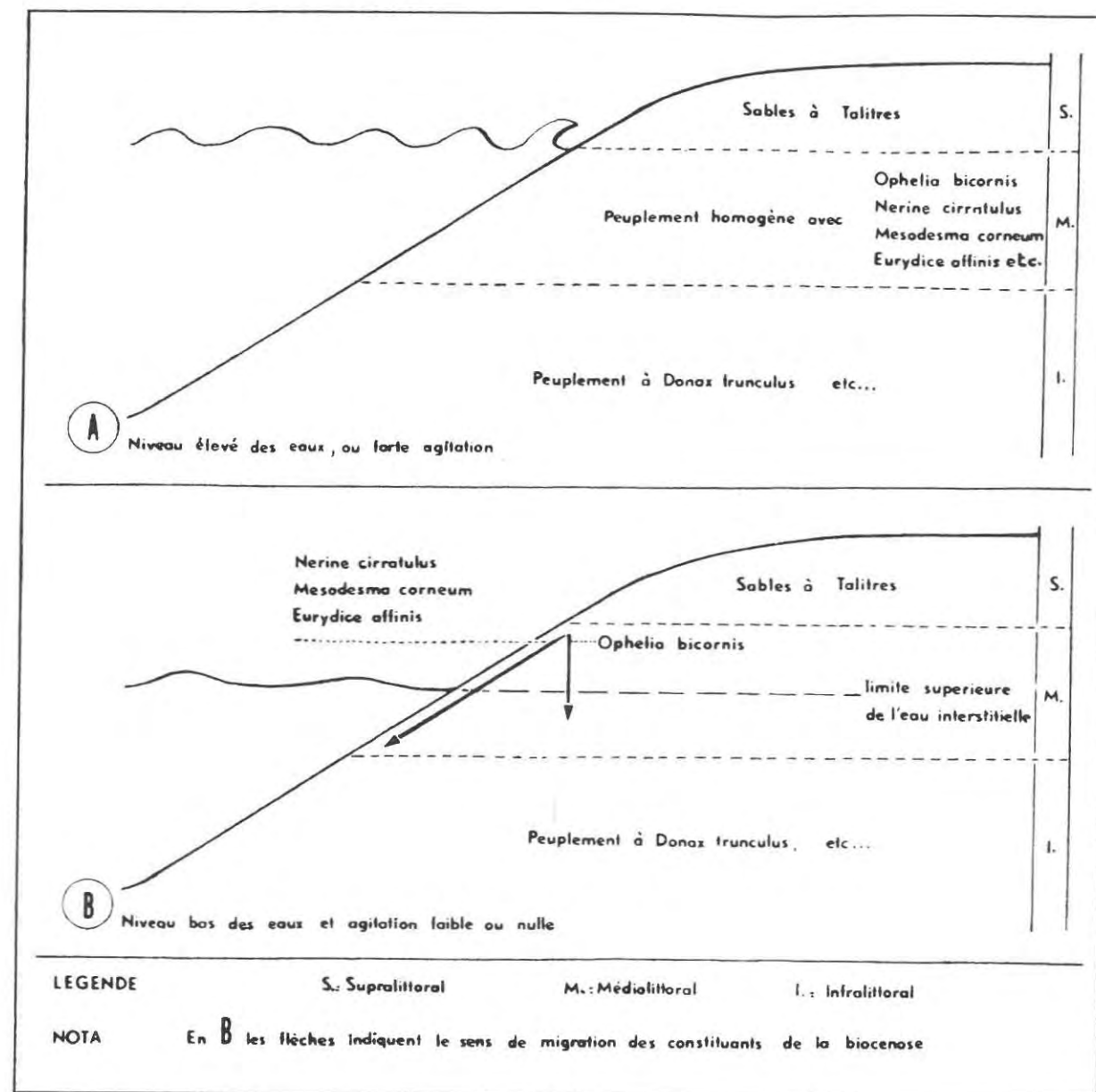


Fig. 3. — Migration des constituants de la biocoenose des sables médiolittoraux en Méditerranée, en fonction des variations du niveau moyen des eaux. (d'après PERES et PICARD, 1964).

migrations saisonnières liées aux trois premiers de ces facteurs, ou encore l'arrachage périodique par certaines tempêtes hivernales des éléments de la communauté qui offrent une surface portante suffisante.

Dans un second cas, le stimulus agit indirectement en déclenchant dans l'organisme un (ou des) mécanisme(s) physiologique(s), ce qui implique alors un certain temps de latence entre le stimulus et la réaction de l'espèce concernée ; il y a, en quelque sorte un traitement, sur le plan physiologique, de l'information reçue du milieu extérieur. A cette catégorie appartiennent évidemment les poussées de recrutement, élément important de la dynamique des communautés ; il est à noter toutefois que, dans le cas des espèces à larves séjournant longtemps dans le plancton, la réussite plus ou moins grande du

recrutement dépend davantage des conditions, plus ou moins favorables, que rencontreront des larves, que des processus de maturation, émission et fécondation de géniteurs, c'est-à-dire qu'on tombe alors sur le cas traité ci-dessous des fluctuations à long terme. Il semble qu'on pourrait aussi ranger dans cette seconde catégorie les fluctuations saisonnières de la composition des communautés liées à des variations d'intensité des actions de prédation : lorsqu'un prédateur cesse de s'alimenter, par exemple parce que la température est devenue trop basse (ou trop élevée), ou parce qu'il est en période de reproduction, ceci est évidemment bénéfique pour l'évolution des populations des espèces dont il se nourrit.

Le caractère principal de ces variations saisonnières des communautés est qu'elles sont régulières et reproductibles.

Enfin, il y a les facteurs qui provoquent des fluctuations périodiques à long terme (dépassant une année), mais dont la période est irrégulière, c'est-à-dire qu'elles sont non pas imprévisibles, mais difficilement prévisibles parce que nous en connaissons encore trop mal les mécanismes. Parmi ces facteurs on peut classer : — les fluctuations d'ordre cosmique ; — les inégalités des poussées de recrutement, tant lorsque la reproduction est annuelle, que lorsqu'elle ne survient qu'irrégulièrement ; — les diverses formes d'interaction des espèces (rapports de prédation, compétition pour l'espace ou le volume disponible, compétition pour un même stock alimentaire, etc. . .).

Il apparaît, en définitive, que la dynamique des communautés est le résultat des actions cumulatives, antagonistes ou interférentes de deux catégories de facteurs : — des facteurs extrinsèques à la communauté liés aux conditions ambiantes, et dont l'action sur les espèces constitutives de la communauté peut être différente suivant les étapes du cycle biologique de celle-ci ; — des facteurs intrinsèques à la communauté, les uns d'ordre autoécologique (liés aux caractéristiques et réactions propres des espèces), les autres d'ordre synécologique (liés aux divers aspects des rapports interspécifiques).

La multiplicité des facteurs et leur synergie représentent un édifice d'une telle complexité qu'il m'a paru utile, pour tenter une "approche" de leurs degrés respectifs d'influence sur la dynamique des communautés de grouper ces facteurs dans un esprit plus écologique que celui qui consiste à prendre comme base de classification la durée des fluctuations ou leurs caractères périodique ou apériodique. Partant de cette conception, il m'a semblé que l'on peut reconnaître parmi ces multiples facteurs trois groupes : — facteurs liés à l'étendue du territoire occupé par la communauté et aux conditions de circulation des eaux sus-jacentes ; — facteurs d'ordre temporel ; — facteurs liés au réseau trophique.

L'étendue du territoire occupé par la communauté et les conditions de circulation des eaux sus-jacentes jouent certainement un rôle capital. Lorsque les conditions ambiantes sont relativement uniformes et qu'il y a des aires importantes du fond qui correspondent à un seul et même biotope et peuplées d'une même biocoenose ou communauté, il est presque certain que la dynamique liée aux rapports de prédation n'est pas simultanée sur l'ensemble de l'aire considérée. Le problème des fluctuations de populations dans le temps se raccorde alors à celui des fluctuations dans l'espace, les secondes apparaissant comme une simple manifestation du défaut de synchronisme des premières. Cette absence de synchronisme sur une aire assez vaste est même, sans doute, une nécessité pour assurer, dans une partie de cette aire, la reconstitution de la population d'une proie après destruction par la population du prédateur. Les possibilités de reconstitution de la communauté dans une partie de l'aire d'ensemble couverte par celle-ci après destruction totale ou presque totale dans cette partie, dépendent évidemment des différents aspects du potentiel de reproduction de l'espèce ou des espèces détruites dans les zones avoisinantes restées à l'abri de la perturbation. Mais elles dépendent aussi des différences entre la rapidité de réinstallation de la communauté qui a été affaiblie ou détruite et le pouvoir d'expansion d'autres communautés topographiquement voisines ; ainsi dans le cas de destruction partielle de récifs de Coraux, les communautés à base de Chlorophycées ou de Zoanthaires, d'installation plus rapide, tendent-elles à supplanter les Scléactiniaires. De toute manière, si le territoire occupé par la communauté est petit, et surtout s'il est très isolé au milieu d'espaces où prospèrent d'autres communautés, les espèces transgressives de ces dernières limiteront forcément la réinstallation des espèces propres à la communauté détruite, en concurrençant celles-ci de diverses façons : occupation du substrat, accaparement des ressources alimentaires, etc.

Il semble que les aires respectives occupées par des communautés différentes tendent à se restreindre lorsque l'intensité de certains facteurs édaphiques (granulométrie, vitesse des courants de fond, teneur en matières organiques) atteint des valeurs extrêmes ; on observe alors une interpénétration plus ou moins poussée de diverses communautés conduisant à une véritable structure en mosaïque, ainsi que cela a été constaté pour diverses communautés de substrats meubles surtout lorsqu'il s'agit d'aires plus ou moins séparées de la mer ouverte (lagune côtière par exemple). Cette hétérogénéité spatiale a pour corollaire une hétérogénéité temporelle importante découlant de facteurs tels que, par exemple, les irrégularités de recrutement et les fluctuations hydrologiques et rhéologiques ; les courants de marée paraissent jouer un rôle particulièrement important, car ils font circuler plus ou moins en circuit fermé les larves prêtes à se métamorphoser ce qui favorise leur installation, même sur de très petites taches du fond où se trouve le sédiment qui leur convient, le gréganisme de certaines espèces tendant encore à accroître l'hétérogénéité spatiale des peuplements. La dynamique de ces taches, plus communément désignées par le terme anglais de "patches" est trop désordonnée, en apparence du moins, pour faire l'objet d'une analyse sérieuse.

Ces dernières observations amènent tout naturellement à envisager les rapports qui existent entre la dynamique des communautés et la circulation des eaux, principalement au voisinage des fonds occupés par ces communautés. Lorsqu'une communauté a été localement appauvrie, ou même détruite, sa reconstitution interviendra d'autant plus aisément que les courants apporteront les germes divers ou les larves à partir des aires restées indemnes. D'une façon générale, les courants de marée, sauf s'ils sont trop violents ou trop irréguliers, ont un rôle conservateur des communautés grâce à leurs renversements réguliers. Au contraire, un de mes élèves, M. H. MASSE qui a analysé dans la portion des côtes de Provence située de part et d'autre de Marseille les influences respectives de l'espace disponible pour l'extension des communautés et de la circulation des eaux, a constaté que, à l'Est de Marseille où le plateau continental est fort étroit et sa pente assez forte, les aires peuplées par les diverses communautés sont relativement limitées ; lorsque soufflent les vents du secteur N-NW de petits upwellings se produisent, chassant vers le large les eaux superficielles côtières renfermant les larves (principalement celles qui sont photopositives) qui sont remplacées par des eaux intermédiaires et le recrutement des communautés proches du rivage en est affaibli. A l'Ouest de Marseille, les conséquences de ces upwellings temporaires sont moindres, d'une part parce que le plateau continental est plus large, d'autre part, parce que la dérive générale Est-Ouest des eaux de surface tend à ramener vers des fonds convenables certaines des larves entraînées au large à partir du secteur oriental.

Dans le domaine des facteurs temporels les plus intéressants sont ceux qui présentent une certaine périodicité (régulière ou non), et seulement lorsque celle-ci est supérieure à 24 heures. Ces facteurs temporels peuvent être rangés en deux sous-groupes : — ceux qui affectent le milieu physico-chimique, par exemple les fluctuations de température (saisonnières ou de plus longue période), de salinité, d'agitation des eaux, etc. ; — ceux qui sont inhérents aux êtres vivants eux-mêmes. Ce second sous-groupe est fort complexe puisqu'on doit y ranger les particularités de chaque espèce en ce qui concerne : — la longévité ; — le potentiel d'expansion traduit par les conditions de croissance et de reproduction (abondance et rythme du recrutement) ; — la tendance (ou non) au gréganisme ; — les rapports interspécifiques.

De l'examen de nombreux exemples de fluctuations de communautés, se dégage l'impression que l'équilibre d'une communauté, c'est-à-dire son degré de stabilité, dépend de la réalisation plus ou moins parfaite d'un accord de phase entre les facteurs des deux sous-groupes. Les possibilités que se réalise cet accord de phases dépendent à la fois de l'amplitude des variations des facteurs ambiants et de l'aptitude des espèces à accorder leurs rythmes physiologiques propres sur ces variations.

Pour l'ensemble d'une communauté cet accord de phases est d'autant meilleur que celle-ci présente un peuplement floristique et faunistique plus homogène du point de vue biogéographique. Par exemple les communautés des mers polaires, où n'existent que des espèces sténothermes psychrophiles paraissent être d'une grande stabilité temporelle ; d'une part, parce que la majorité des espèces d'invertébrés benthiques y ont une reproduction avec incubation, développement direct ou larves lécithotrophiques, et sont donc relativement indépendantes des fluctuations des facteurs ambiants, d'autre part, parce que les rares espèces à larves planctotrophiques, séjournant assez longtemps dans le plancton qui participent à ces commu-

nautés, sont celles qui, justement, ont réussi cet accord entre leur cycle propre de reproduction et la brève période où les facteurs ambiants permettent la poussée planctonique. Bien entendu, la longévité élevée propre aux espèces des mers froides contribue aussi largement à accroître la stabilité des communautés.

Dans les faibles profondeurs des mers tempérées, dans l'ensemble, les communautés apparaissent moins stables et ceci tient à des causes de deux ordres. Tout d'abord, dans les mers tempérées et notamment celles qui bordent l'Europe, le peuplement est composite du point de vue de l'appartenance biogéographique des espèces, puisqu'on peut y reconnaître, sans entrer dans le détail, trois compartiments : — des espèces plutôt psychrophiles ("tempérées froides"), qui sont proches de leur limite extrême d'extension méridionale ; — des espèces plutôt thermophiles ("tempérées chaudes" ou même subtropicales) qui sont proches de leur limite extrême d'extension septentrionale ; — des espèces qu'on peut considérer comme strictement tempérées et qui sont, en principe, celles dont l'amplitude d'eurythermie est la plus grande.

Cette hétérogénéité biogéographique du peuplement est une première cause d'instabilité, principalement saisonnière, puisque les espèces plutôt thermophiles sont présentes ou passent par un maximum d'abondance en été, tandis que cette présence (ou ce maximum), est en hiver pour les espèces psychrophiles. L'autre cause d'instabilité réside dans les irrégularités climatiques d'une année à l'autre, irrégularités qui entraînent des variations pluriannuelles de recrutement (ou de mortalité) surtout pour les espèces des deux premières catégories, suivant que les conditions ambiantes, et notamment la température, sont plus ou moins favorables aux unes ou aux autres.

Bien entendu les espèces eurythermes présentent aussi des fluctuations saisonnières, mais elles montrent également, lorsqu'on envisage l'ensemble de leur aire de distribution, des différences importantes de leur cycle d'une région à l'autre de cette aire : pour ces espèces, plus la température moyenne est élevée, plus la croissance est rapide (surtout au cours de la première année), plus la maturité sexuelle est précoce, plus la longévité maximale est faible ; ainsi une communauté dominée par ces espèces, présentera-t-elle, par exemple en Provence, une forte instabilité quantitative (accrue d'ailleurs par l'action plus accusée des prédateurs) et une production plus importante, par rapport à la même communauté étudiée en Manche ou en Mer du Nord.

Sur les côtes de la zone intertropicale, on pourrait penser, d'après ce qui vient d'être dit à propos de la Méditerranée Nord-occidentale que l'instabilité des communautés benthiques soit élevée. Il semble qu'il n'en soit rien. En effet, d'une part, les peuplements sont trop homogènes au point de vue de l'appartenance biogéographique des espèces ; d'autre part, les facteurs ambiants sont relativement plus uniformes que dans les mers tempérées, tant à l'échelle saisonnière que sur une période de plusieurs années (notamment en ce qui concerne la température) ; seules font exception les portions de côtes affectées par de puissants upwellings saisonniers (Côte d'Ivoire par exemple). Quoique la vie des espèces soit généralement assez brève, il est probable que le recrutement est assez régulier même pour les invertébrés à stage pélagique prolongé (qui représentent 80-85 p. 100 du total des espèces), d'autant plus que l'on sait que, sauf dans les zones affectées par des upwellings saisonniers, la production planctonique est relativement faible, mais aussi assez constante. La plus grande abondance et la plus grande diversité des prédateurs (principalement parmi les Gastéropodes) par rapport aux mers tempérées ou froides, ne paraît pas non plus engendrer une plus grande instabilité des communautés, peut-être, en partie, parce qu'un assez fort pourcentage de ceux-ci est représenté par des espèces très spécialisées. La productivité élevée à tous les échelons (1^{ère}, 2^{ème}, 3^{ème}) des milieux tropicaux liée d'une part à la température moyenne plus élevée (recyclage plus rapide de la matière, croissance plus rapide), d'autre part à l'uniformité relative de la température à l'échelle annuelle (suppression du ralentissement hivernal) semble conférer aux communautés tropicales une certaine stabilité dynamique. La cause majeure de cette stabilité, malgré le petit nombre de classes d'âge représentées dans les populations des diverses espèces (particularité qui existe également pour les poissons benthiques), réside dans l'uniformité relative de l'ambiance (ou dans la remarquable régularité de ses modifications, comme dans le cas des upwellings), régularité qui entraîne une remarquable uniformité du recrutement d'une année sur l'autre ; cette uniformité est encore renforcée par le fait que l'étalement plus grand (assez général) des périodes de

reproduction en zone intertropicale, tend encore à amortir les fluctuations de plus courte période qui pourraient survenir ; au contraire, on a vu que, dans les mers tempérées, le recrutement dépend d'un ajustement relativement précis des processus de reproduction, généralement plus brefs, sur une séquence bien déterminée de certains paramètres ambiants, séquence qui se déroule de façon plus ou moins favorable.

Enfin, la dynamique des communautés benthiques dépend également de divers facteurs en rapport avec le réseau trophique. Ainsi en est-il du rôle joué, dans les fluctuations des communautés, par les variations saisonnières ou géographiques (fonction de la température pour une espèce donnée) de l'activité des prédateurs ; cependant il est bon de rappeler en passant, qu'on admet généralement que les prédateurs très spécialisés sont moins dangereux que ceux qui ont un régime alimentaire plus éclectique, et, parfois, des modes assez divers de collecte de la nourriture. Un autre aspect important, souligné par mon collaborateur M. H. MASSE, est celui de l'importance plus ou moins grande de l'échelon primaire ; une même communauté comportera moins de Pélécy-podes filtreurs et ceux-ci montreront des cycles plus courts (et souvent incomplets) dans un milieu oligotrophe que dans un milieu eutrophe.

Un autre élément relevant des facteurs liés au réseau trophique réside dans ce que j'appellerai le degré d'ouverture de l'écosystème benthique, notion que j'essaierai d'expliquer par deux exemples. Considérons d'abord des communautés benthiques telles celles des substrats meubles du plateau continental européen, qui sont certainement les mieux connues du monde ; un élément essentiel de leur prospérité est d'être baignées par des eaux à production primaire planctonique élevée et le fait qu'on accorde, à juste titre, un rôle de plus en plus important au microphytobenthos dans la nourriture de beaucoup d'invertébrés filtreurs ne change rien, car les causes des poussées saisonnières des algues unicellulaires sont sans doute très analogues, que celles-ci soient benthiques ou pélagiques. Ces communautés benthiques reçoivent donc du domaine pélagique une part importante de leur énergie sous forme de matière organique (vivante ou morte). Parmi ces communautés, certaines, situées à des profondeurs relativement faibles, comme les sables infralittoraux ou certains herbiers de phanérogames marines, fonctionnent comme aire de ponte et "nursery" pour diverses espèces (poissons notamment) qui vont passer le reste de leur existence dans d'autres biotopes, très généralement situés plus profondément. Je pense que de telles communautés qu'on peut qualifier d'"ouvertes" à la fois parce qu'elles reçoivent de l'énergie et parce qu'elles en cèdent, sont particulièrement portées à l'instabilité.

Considérons, en revanche, cet extraordinaire complexe de communautés que représente un récif de Coraux bien évolué, avec ses trois ensembles frontorécifal, épircéfial et postrécifal (cf. p. 20). Il apparaît que, sur le plan énergétique, le complexe récifal constitue une entité proche d'un système autarcique. Alors que la production primaire planctonique est généralement très faible dans les eaux qui entourent le récif, la production primaire autochtone, en grande partie représentée par les Cyanophycées épilithes et endolithes et par les Zooxanthelles est considérable. Si l'édifice récifal ne reçoit guère d'énergie de l'extérieur que sous forme de lumière, il n'en cède guère non plus : jamais on n'a démontré d'enrichissement du domaine pélagique sous le vent des grands édifices récifaux, non plus que dans le benthos profond des talus récifaux et les poissons des communautés pérircéfiales qui y pénètrent (généralement la nuit et à la pleine mer quand il y a des marées appréciables) sont relativement peu nombreux. Le complexe récifal, dont on connaît la remarquable stabilité, pour autant que les conditions ambiantes ne sont pas altérées, me paraît être le type même d'un système fermé.

J'ai conscience, certes, que les idées que je m'efforce de développer, depuis quelques années quant aux problèmes posés par la dynamique des communautés benthiques, ne sont encore qu'une ébauche de l'énoncé d'un certain nombre de grands principes que la complexité des paramètres en jeu rend particulièrement difficiles à dégager.

Une première tentative dans ce sens a été faite par l'écologiste américain H.L. SANDERS, et je l'ai utilisée comme base pour parvenir à un stade plus élaboré. D'après SANDERS, lorsque les conditions ambiantes sont stables, les communautés benthiques ne montrent que de faibles fluctuations temporelles. L'exactitude de cette proposition n'est qu'approximative. Tout d'abord, on connaît des communautés stables, à l'échelle de plusieurs années, et qui ne comportent qu'un nombre restreint d'espèces. En fait, j'estime que la diversité dépend largement de la température moyenne ; elle croît avec celle-ci, des mers

polaires aux mers tropicales et, aux basses et moyennes latitudes, des profondeurs vers le littoral. D'autre part, la diversité dépend également de la quantité de nourriture disponible à l'échelon le plus bas de la pyramide trophique ; quand cette richesse croît, la diversité croît également, parce que des espèces plus nombreuses parviennent à satisfaire leurs besoins alimentaires, besoins correspondant à des mécanismes de collecte plus diversifiés et à une gamme d'exigences métaboliques plus étendue. Si, dans le benthos de l'étage bathyal et de la partie supérieure de l'étage abyssal, SANDERS a noté, sur la côte Est des Etats-Unis, une diversité élevée, c'est sans doute parce que les conditions trophiques, dues à la présence de nombreux fleuves côtiers (à estuaires densément peuplés) et à la présence aussi d'une certaine hétérogénéité hydrologique (eaux du plateau, eaux de pentes, eaux du Gulf Stream, eaux du courant du Labrador) accompagnées de courants, sans doute assez vifs, sont particulièrement favorables.

SANDERS a complété cette appréciation générale sur les communautés stables par la remarque suivante : en milieu physiquement peu variable les interactions d'ordre biologique entraînent un accroissement de la diversité. Cette proposition est certainement exacte et j'en donnerai deux exemples. Dans les édifices récifaux, dont la stabilité est due à la fois à l'uniformité relative des conditions ambiantes et à l'autarcie presque totale du système sur le plan trophique, les interactions biologiques sont extraordinairement nombreuses en même temps que la diversité est exceptionnellement élevée ; cependant, j'estime qu'on peut se demander si ce sont les interactions qui engendrent la diversité, ou si, au contraire, cette dernière (issue de la température élevée) est la cause de la complexité et de l'abondance des interactions ; personnellement, je penche pour cette seconde interprétation. L'autre exemple, rigoureusement inverse, que l'on peut donner concerne celles des communautés profondes qui ne bénéficient pas d'une base trophique exogène anormalement abondante et où les interactions biologiques, peu nombreuses, vont de pair avec une faible diversité ; dans ce cas, comme dans le précédent, il paraît difficile de préciser la relation de cause à effet.

La seconde proposition de SANDERS peut être résumée comme suit : en milieu physiquement instable, la composition des communautés tend vers une dominance numérique de certaines espèces et la diversité est liée davantage à l'influence des fluctuations de l'ambiance qu'aux interactions d'ordre biologique. A mon sens cette proposition est également recevable mais doit être amendée par deux remarques. D'une part, dans une certaine mesure la diversité d'une communauté (ou de l'ensemble des communautés d'une région donnée) dépend des conditions paléoclimatiques ayant régné pendant la fin du Tertiaire et le Quaternaire : ainsi la diversité, pour les mêmes communautés, est-elle généralement plus faible en Mer du Nord ou en Manche, où le climat a toujours été tempéré-froid ou froid, qu'en Méditerranée occidentale où il a connu des phases plus tièdes et où certains micromilieus ont pu servir de refuges à des espèces subtropicales. D'autre part, si, implicitement, la proposition de SANDERS attribue la dominance numérique, plus ou moins nette, d'un certain nombre d'espèces dans la communauté à ce qu'elles ont plus ou moins bien réalisé ce que j'ai appelé l'accord de phases entre leur rythme endogène et les fluctuations ambiantes (notamment en ce qui concerne le recrutement), il faut ajouter que l'élément trophique joue un rôle non négligeable : une espèce ne peut atteindre un certain degré de dominance au sein de la communauté qu'autant que les conditions trophiques sont favorables au développement d'une population suffisamment importante (qu'il s'agisse de l'échelon secondaire ou de l'échelon tertiaire de la pyramide alimentaire) et la diversité (bien qu'à un moindre degré que la stabilité) peut dépendre du degré d'ouverture du système sur le plan trophique.

A ces deux propositions de caractère très général, SANDERS en ajoute deux autres ne concernant que les mers tempérées : – la compétition pour la nourriture disponible à un échelon quelconque de la pyramide alimentaire est plus forte en été qu'en hiver ; – la communauté est plus stable en été du fait de la diversification des niches. Si la première de ces propositions me paraît évidente, compte tenu de l'accroissement du métabolisme, donc de l'activité générale et des besoins alimentaires des diverses espèces quand la température croît, la seconde me paraît plus discutable, tout au moins sur le plan quantitatif, en raison même de l'évidence de la première proposition.

Enfin, il me paraît qu'on peut énoncer un autre principe de valeur générale : l'aptitude d'une communauté à se reconstituer lorsqu'elle a été endommagée ou détruite par un phénomène exceptionnel est inversement proportionnelle à son degré de stabilité. Ainsi le complexe récifal dont on connaît la

remarquable stabilité exige-t-il plusieurs décennies pour se reconstituer lorsqu'il est détruit, par exemple par un typhon ; au contraire, les milieux instables paraissent retrouver plus rapidement leur état "normal", quelles qu'en soient les fluctuations (qualitatives et quantitatives), lorsqu'ils sont frappés par une catastrophe exceptionnelle, par exemple, une vague de froid, d'une intensité anormale, ou une pollution massive mais de courte durée.

RECHERCHES SUR LES MERS PROFONDES

(78 à 81, 90, 92, 100, 101, 104 à 106, 109 à 112, 120, 123, 124, 126, 130 à 134, 140, 146, 149, 156, 158 à 160, 164, 167, 169, 170).

J'ai toujours été attiré par les mers profondes et si j'ai eu assez peu d'occasions d'y faire des prélèvements à partir des navires de surface, j'ai eu la chance, en revanche, de les visiter grâce aux bathyscaphes et à la soucoupe plongeante ; j'ai même eu l'occasion d'essayer le mésoscaphe d'Auguste PICCARD dans le Lac Léman.

Si les plongées que j'ai faites avec la soucoupe plongeante m'ont permis de décrire pour la première fois les peuplements de la pente supérieure du talus continental où je pressentais depuis longtemps, d'après certains dragages, l'existence de communautés tout à fait particulières, à dominance d'espèces sestonophages (cf. plus loin) c'est avec les deux bathyscaphes français, le FNRS 3, jusqu'en 1961 et l'Archimède, à partir de 1963, que j'ai pu réaliser le plus grand nombre d'observations. Ces expériences ont été fort enrichissantes et sont peut-être à l'origine de l'extension de mon intérêt pour l'Océanographie générale. Jusqu'en 1954, en effet, mon activité océanographique se bornait au domaine benthique ; mais quand on fait une plongée en bathyscaphe, opération coûteuse s'il en fût, on ne peut pas ne pas chercher à réaliser toutes les observations possibles, et c'est ainsi que j'ai dû m'intéresser au domaine pélagique et même à la géologie marine. C'est en Méditerranée que j'ai commencé à explorer *de visu* les profondeurs de l'Océan, parce que le bathyscaphe était basé à Toulon ; malheureusement les grandes profondeurs de la Méditerranée sont d'une désolante pauvreté, tant dans le domaine pélagique que dans le domaine benthique. Aussi mon insistance a-t-elle conduit le CNRS à organiser en 1956 la campagne dans les parages de Lisbonne et à autoriser en 1958, l'envoi du FNRS 3 au Japon. Après la mise au point de l'Archimède en 1962, mise au point qui n'alla pas sans problèmes, j'ai dirigé, encore que mes obligations ne m'eussent pas permis une présence permanente, la campagne à Puerto-Rico (1964), en Grèce (1965), à Madère (1966), au Japon (1967), aux Açores (1969), totalisant ainsi personnellement 23 plongées. Mes mémoires relatifs aux trois dernières campagnes (Madère, Japon, Açores) sont rédigés, mais n'ont pu être publiés jusqu'ici, en raison des diverses difficultés liées notamment, d'une part, au passage de l'Archimède de la tutelle du CNRS sous celle du CNEXO, d'autre part, à la difficulté que j'éprouve à obtenir la remise de leurs manuscrits par la plupart des chercheurs ayant effectué des plongées au cours de ces campagnes (une publication d'ensemble est pourtant indispensable).

En ce qui concerne les résultats scientifiques que j'ai obtenus, je ne résumerai et de la façon la plus brève, que ceux relatifs à la biologie et ferai, à leur sujet, quelques remarques préliminaires.

Tout d'abord, toutes les observations faites présentent un certain degré d'incertitude quant à la détermination des espèces pélagiques ou benthiques aperçues ; compte tenu des imperfections et de la difficulté d'emploi des appareils de collecte installés sur le bathyscaphe lui-même, en général, seuls des prélèvements effectués à la même station par un navire de surface permettent une identification certaine et ceci est le plus souvent difficile à réaliser, encore qu'on ait fait un effort dans ce sens lors des campagnes Madère et Açores. Ensuite, si les observations sur le benthos sont toujours possibles, celles concernant le pelagos ne peuvent se présenter sous la forme d'une coupe continue de la surface au fond que lorsque la profondeur totale ne dépasse pas 3 000 à 3 500 m ; en effet, pour observer les êtres

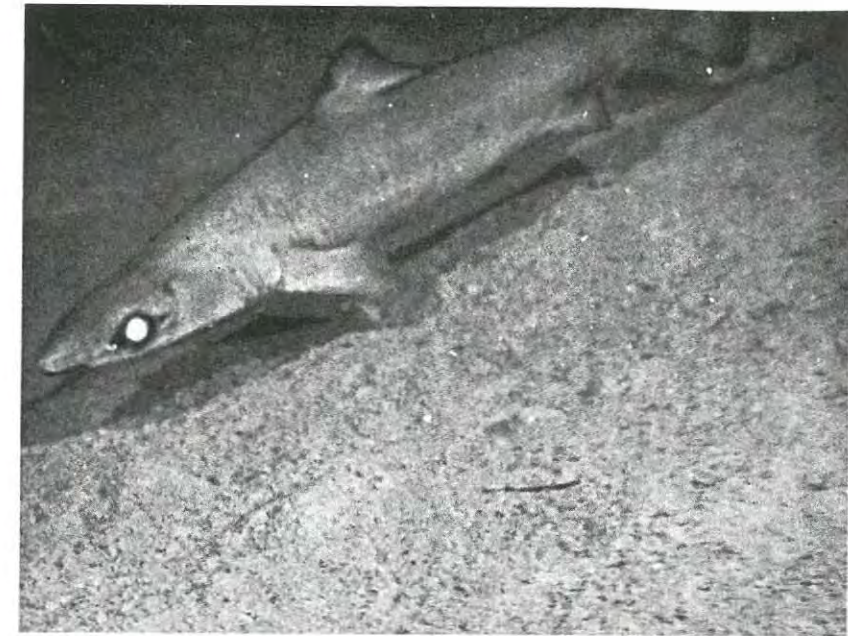


Fig. 4. —
En haut : *Centrophorus uyatus* à 1390 m dans le canyon du Cap Sicié (près Toulon).
En bas : gros terriers, d'origine inconnue, très communs vers 1340-1390 m lors de la même plongée (21/8/1957).

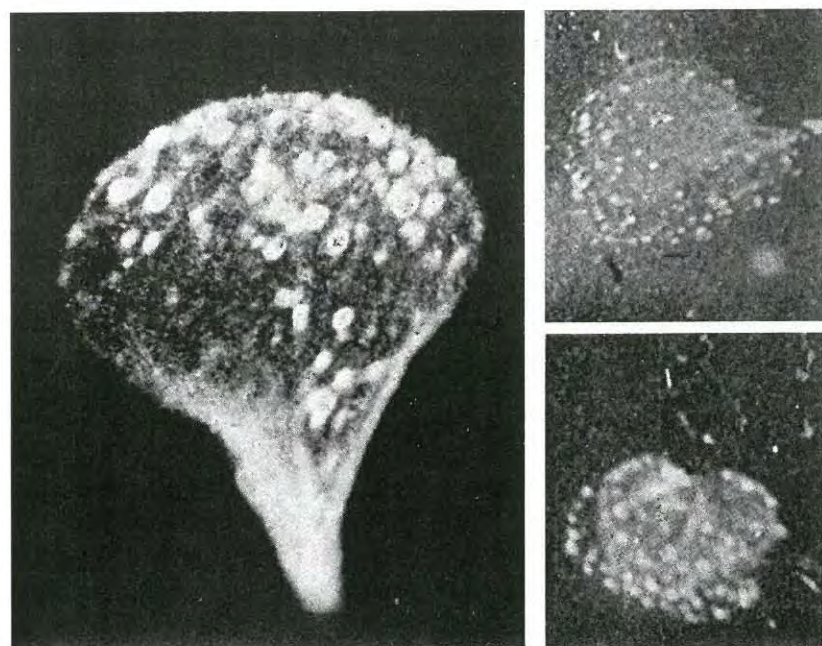
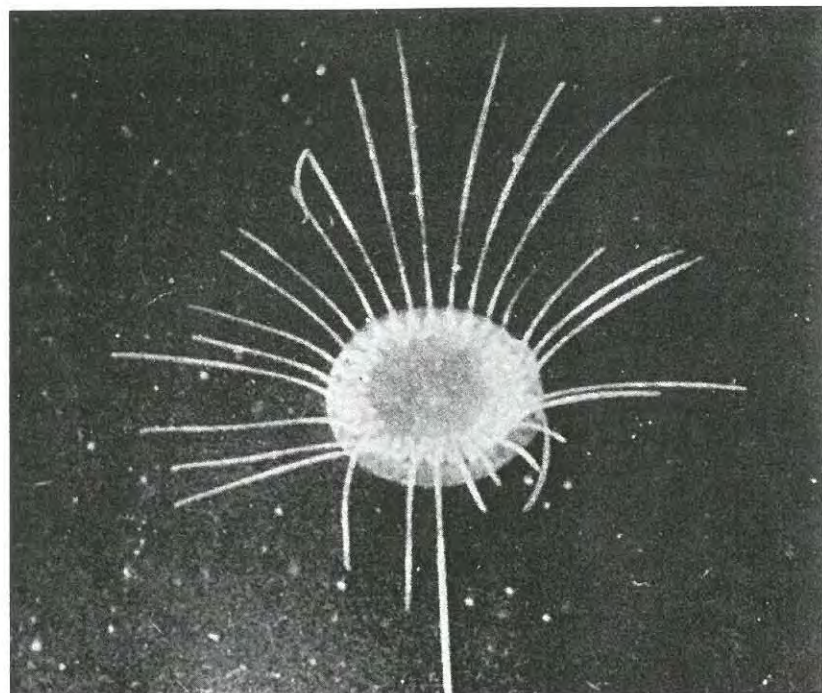


Fig. 5. — Campagne du bathyscaphe FNRS 3 au Japon. Organismes planctoniques. En haut : Narcoméduse du g. *Solmissus* 830-1 130 m ; en bas à gauche : organisme indéterminé, représentant sans doute une ponte, 570-1 280 m ; en bas à droite : restes de cadavres d'animaux pélagiques (1 360-1 440 m).



Fig. 6. — Campagne du bathyscaphe FNRS 3 au Japon.

En haut : au premier plan *Heliometra glacialis*, au second plan une Actinie fouisseuse (peut-être de la famille des *Halcampinae*, quoiqu'aucune espèce connue ne paraisse avoir une taille aussi grande) ; à droite excrément de Squalé (plongée à 1 650 m du 5/7/1958).

Au milieu à gauche : cette Leptoméduse vraisemblablement du g. *Aequorea* (photographiée lors d'une autre plongée) a été vue le 26/6/58 à 700 et 750 m sur fond de 1 000 m.

Au milieu à droite : Pycnogonide (*Colossendeis* ou *Nymphon*) photographié lors d'une plongée au large de Tokyo à 700 m. Ce cliché donne une bonne idée de la façon de nager de ces animaux, telle qu'elle a été observée notamment lors de certaines plongées au large du Portugal.

En bas : vue du fond à 700 m au large de Tokyo montrant des filaments sortant du sédiment et qui sont des bras d'Ophiurides du groupe des *Amphiuridae* (*Amphiura*, *Amphiodia*, *Amphioplus*), vivant enterrés et dont les bras piègent les particules alimentaires transportées au voisinage du fond par le courant.

pélagiques il faut que la vitesse descensionnelle soit inférieure à 0,2 m/sec, vitesse qu'il n'est pas possible de respecter quand la profondeur est, par exemple, de 7 000 ou 8 000 m, car le temps de la plongée excéderait alors les disponibilités d'énergie électrique et la résistance des hommes ; une durée totale d'une dizaine d'heures est un maximum difficile à dépasser si l'on veut conserver la tension d'esprit nécessaire à des observations et à des mesures qui doivent toujours être quasiment instantanées sans que la précision en souffre. Egalement, il ne faut pas oublier qu'une plongée en bathyscaphe, même lorsqu'il s'agit de l'"Archimède" dont la manœuvrabilité est relativement satisfaisante, ne représente qu'une station presque ponctuelle en regard de l'immensité des mers profondes. Enfin on doit tenir compte de l'élément perturbateur que représente la présence même de l'engin. Ainsi les mesures de faibles courants de fond, au voisinage d'un bathyscaphe posé sur le fond, sont-elles toujours sujettes à caution en raison des courants de convection qu'engendrent les différences de température entre l'essence emplissant le flotteur d'une part, et l'eau de mer, d'autre part. Egalement, contrairement à ce que j'avais suggéré après mes premières plongées, en 1954 et 1955 il est faux de dire que le bathyscaphe ne trouble pas le comportement des espèces ; en fait, les espèces que l'on observe sont seulement celles dont le comportement n'a pas été perturbé par le déplacement du bathyscaphe et l'éclairage apporté par celui-ci ; j'en ai fait la preuve en comparant ce que j'observais à partir de l'engin, d'une part, et ce qu'on voyait sur des films obtenus par traîneau sous-marin (engin beaucoup moins perturbateur du fait de ses dimensions plus faibles et de la brièveté comme de l'espacement des flashes électroniques permettant la prise de vues) ; une preuve plus évidente a été donnée lors de la campagne à Madère, dont un des buts accessoires était d'apporter quelques données sur la biologie du "peixe-espada" (*Aphanopus carbo*) poisson exploité par la pêche artisanale locale entre 500 et 1 500 m la nuit ; malgré une plongée faite au milieu même de la flottille de pêche, aucun individu n'a pu être aperçu, non plus d'ailleurs que les grands Décapodes (Pénéides et Sergestides en particulier) dont il consomme des quantités considérables.

Dans la présente notice je ne retiendrai pas les assez nombreuses observations de comportement que j'ai pu faire (et qui ne sont réalisables qu'à partir du bathyscaphe), pour me limiter à un aperçu très général des problèmes de distribution des peuplements.

Dans le domaine pélagique, en Méditerranée, il semble que la densité de l'épiplancton soit très irrégulière (essaims) quoique cette densité décroisse assez généralement de jour, à partir de 50-100 m, et jusqu'à 200-300 m ; de jour également on trouve entre 250-300 m et 800-900 m une couche de plancton plus dense, qui peut être considérée comme la couche de refuge diurne d'un certain nombre d'espèces qui, la nuit, remontent dans la couche épipélagique. Au delà de 1 000 m, le méso – et le macroplancton se raréfient fortement, lorsque le fond est proche, et cette raréfaction est plus marquée sur les côtes grecques où l'eau est pratiquement azoïque et cristalline au delà de 1 800 m. En Méditerranée occidentale, on observe généralement un certain accroissement (insensible dans le bassin oriental) de la densité du plancton et du micronecton dans les 100-200 m précédant le fond, mais ces espèces paraissent éviter la couche de 1-2 m d'épaisseur précédant immédiatement le fond.

En Atlantique les observations que j'ai pu faire ont été particulièrement limitées à Puerto-Rico où, cependant, lors d'une plongée à 7 300 m j'ai pu observer un riche plancton abyssal de 5 900 à 6 000 m, avec des essaims d'Euphausiacées et d'Amphipodes et un brusque appauvrissement vers 6 600 m correspondant au passage de la couche abyssopélagique à la couche hadopélagique ; l'hadoplancton ne subit pratiquement pas d'enrichissement dans les 100-200 m précédant le fond. Dans les trois autres aires de l'Atlantique (Portugal, Madère, Açores) où j'ai fait des plongées, j'ai relevé un fait intéressant : alors qu'au large de Lisbonne, la distribution des animaux pélagiques est très analogue à celle que j'ai indiquée ci-dessus pour la Méditerranée occidentale, c'est-à-dire avec un maximum de plancton visible et de micronecton entre 300 et 800 m, j'ai observé, de jour, ce même maximum entre 800 – 1 000 m et 1 600 m aux Açores et entre 900 et 1 700 m à Madère ; il se pourrait que cette différence fût en rapport avec l'existence, au large de la péninsule ibérique du courant d'eau intermédiaire méditerranéenne issu du détroit de Gibraltar, encore que cette eau méditerranéenne se situe plutôt, au large du Portugal entre 600 et 1 500 m de profondeur.

Dans le Pacifique, enfin, lors des plongées que j'ai effectuées en 1958 le long de la côte nord-orientale de l'île de Honshú, j'ai eu la chance de traverser une thermocline très brutale (10°C en 2-3 mètres) qui sépare les eaux tièdes du Kuroshio, à plancton relativement pauvre, des eaux froides

sous-jacentes de l'Oyashio, à plancton riche surtout en formes d'assez grande taille et assez uniformément distribuées dans le sens vertical, eu égard à la relative uniformité de la température de l'eau ; j'ai noté également que très peu de planctons des eaux froides étaient capables de traverser la thermocline, tout au moins de jour.

Il n'est pas inutile enfin de noter, toujours à propos du domaine pélagique, que je n'ai jamais pu observer de peuplements particuliers au niveau de la couche diffusante profonde (D.S.L.) ; j'attribue cet échec à l'action perturbatrice du bathyscaphe vis-à-vis des peuplements pélagiques ; des travaux récents d'un de mes élèves effectués à l'aide de la soucoupe plongeante permettent de penser que ce dernier engin, par ses dimensions plus restreintes et sa mobilité plus grande, est plus approprié à une étude *in situ* de la D.S.L.

En ce qui concerne le domaine benthique, il y aurait beaucoup à dire sur les problèmes que posent les terriers, tumuli, traces de toutes sortes dues à l'activité animale sur le fond ; ce n'est que très rarement (*Calocaris macandreae*, divers Echiurides, etc.) que j'ai pu imputer à une espèce connue ces divers accidents du fond (souvent décrits par les paléontologistes, ainsi que les coprolithes, parce que tous ces accidents peuvent être fossilisés dans diverses conditions) ; je me bornerai ici à préciser que si l'abondance des traces (*sensu lato*) est évidemment l'indice d'une certaine richesse du peuplement benthique, celle-ci n'est pas forcément contemporaine de l'observation ; dans les zones des grands fonds, très répandues, où la circulation des eaux est très lente et le taux de sédimentation faible, des accidents du fond d'origine biologique peuvent persister pendant des dizaines d'années en ne subissant qu'une très lente érosion ; j'ai pu apprécier dans une certaine mesure cette lenteur de l'érosion dans les fonds des Açores où certaines éruptions volcaniques de date connue ont saupoudré de cendres des tumuli encore bien constitués.

Un autre élément d'ordre général est la pauvreté accentuée des substrats rocheux (en place, ou sous forme de blocs d'origine volcanique) ; s'il est rare de pouvoir suivre, comme je l'ai fait en Grèce, une falaise subverticale de 2 320 m à 2 880 m, sans y noter la présence d'une seule espèce, il n'en reste pas moins que les roches sont généralement très pauvrement peuplées, principalement au delà de l'étage bathyal ; cette raréfaction de l'épifaune sessile et sédentaire dans les grands fonds n'a jamais reçu d'explication ; on ne peut guère invoquer que le facteur obscurité, ce que tendrait à confirmer l'observation faite par certains de mes collaborateurs, que les roches des portions totalement obscures des grottes sous-marines ont également un taux de couverture par l'épifaune assez faible (de l'ordre de 20 à 30 p. 100 de la surface totale), mais on ignore tout de la nature du lien qui peut exister entre l'obscurité et l'appauvrissement du peuplement.

Il ne saurait être question de décrire ici les nombreux peuplements benthiques que j'ai eu la chance d'examiner sur les boues des grands fonds, bien que les descriptions de ceux-ci soient toujours plus précises que celles des peuplements pélagiques, car l'identification générique ou spécifique est plus aisée (animaux généralement plus gros, souvent peu mobiles et dont il est beaucoup plus facile d'obtenir des photographies acceptables). D'un point de vue très général, il me paraît qu'on peut insister sur trois points. Tout d'abord les groupes zoologiques les plus communément observés et qui ne peuvent concerner que l'épifaune, sont, à abondance moyenne à peu près comparable, les Eponges, les Cnidaires, les Echinodermes ; les Crustacés Décapodes sont un peu plus rares ainsi que les Poissons. Toutefois en ce qui concerne ces derniers, il semble que le nombre des individus (et dans les profondeurs pas trop importantes, celui des espèces) dépende largement de l'importance, plus ou moins grande, de la base trophique de l'ensemble du peuplement ; ainsi j'ai observé de nombreux *Careproctus* (Liparididae) dans la fosse de Puerto-Rico de 7 300 à 8 100 m, c'est-à-dire bien au-delà de la profondeur maximale jusqu'ici connue pour les poissons, alors que, justement, le fond de cette fosse est extraordinairement riche en matière organique de toutes sortes issues des terres émergées et du plateau continental. Parmi les Echinodermes, les Holothuries sont dominantes et ceci d'autant plus qu'on va plus profondément ; en passant, je noterai que les Oursins mous du groupe des Echinothuridae, que tous les zoologistes ont vu dans les engins de récolte aplatis comme un petit béret basque, sont parfaitement turgescents à l'état naturel. Les Eponges et surtout les Hexactinelles sont d'une grande diversité et souvent de formes très caractéristiques, mais leur identification pose des problèmes difficilement solubles puisque les dragues et chaluts n'en ramènent jamais que des débris informes.

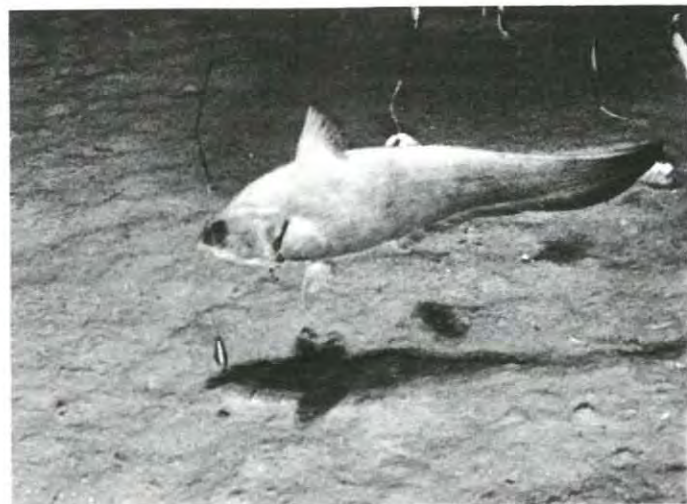


Fig. 7. — *Nematonurus*, poisson benthophage appartenant à la famille des Macruridés (Photo — Bathyscaphe Archimède — Madère — profondeur 4 000 m).



Fig. 9. — Biocoenose de La Roche au Large, dans le canyon de Cassis, sur fond rocheux recouvert d'une mince couche de sédiment.

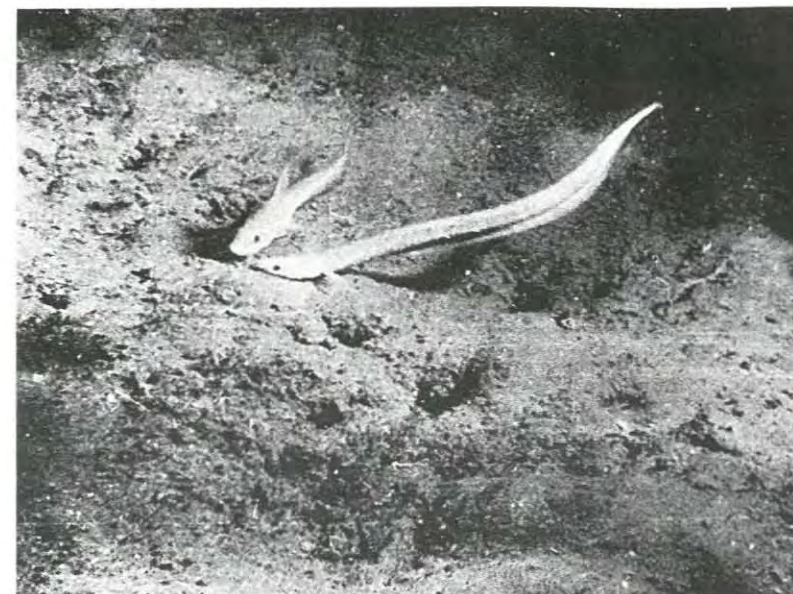


Fig. 8. — Campagne du bathyscaphe FNRS 3 au Japon.
En haut : l'Apode *Ophichthus* et un Macruridae du g. *Coelorhynchus* fouissent le sédiment à la recherche des invertébrés dont ils se nourrissent. **En bas :** *Ophichthus urolophus*. On notera l'aspect bouleversé du sédiment, indice d'un peuplement benthique dense, en dépit d'une profondeur déjà importante (1 000 m) ; la richesse du benthos est directement liée à celle, ici considérable, des eaux sus-jacentes.

Un second point intéressant est que, toutes les fois que j'ai pu, dans une même région, faire des plongées sur l'étage bathyal (c'est-à-dire sur le talus continental) d'une part, et sur l'étage abyssal d'autre part, j'ai toujours observé un renouvellement très net de la faune, même quand on prend en considération un groupe d'éthologie alimentaire relativement homogène comme les Holothuries Elaspodes.

Enfin, une troisième remarque, qui me paraît importante, est la constatation que j'ai faite que les peuplements profonds présentent pratiquement toujours une microdistribution ("patchiness") assez accentuée. Cette microdistribution existe évidemment quand le fond présente des irrégularités, par exemple des marches de boue consolidée séparant des étendues subhorizontales ; dans ce cas, les formes suspensivores tendent naturellement à se localiser au niveau des ruptures de pente, où la circulation de l'eau qui porte les particules en suspension est affectée d'une certaine turbulence, alors que les espèces réputées détritivores se trouvent dans les aires où le fond est plus uni. Mais il existe également, souvent, une microdistribution sur des étendues de fond très unies et où apparemment les conditions ambiantes sont homogènes.

En définitive, et sur la base d'une expérience qui, tout au moins en ce qui concerne le nombre des plongées, dépasse très largement tout ce qui a été fait jusqu'ici en France ou à l'étranger, j'estime que les engins autonomes de plongée profonde représentent un moyen d'investigation de grand intérêt, à la condition toutefois que le véhicule proprement dit soit équipé, hors les appareils photographiques, d'une gamme aussi complète que possible d'appareils de mesure de divers paramètres et d'engins de prélèvement ; cet équipement coûteux et délicat, compte tenu des conditions dans lesquelles il est mis en œuvre, a manqué cruellement au FNRS 3 et n'a été mis en place que tardivement sur l'Archimède, au fur et à mesure des disponibilités financières. Je reste persuadé aussi que la pratique simultanée d'opérations exécutées à partir d'un navire de surface est une condition indispensable pour obtenir un rendement optimal de la coûteuse exploitation scientifique des engins autonomes de plongée.

La soucoupe plongeante du Commandant COUSTEAU m'a permis d'observer pour la première fois une biocoenose benthique très particulière, située immédiatement en dessous de la rupture de pente du plateau continental. Cette biocoenose, dite de la "Roche du large" est remarquable par l'exceptionnelle richesse de son peuplement de Spongiaires ; elle semble exister à peu près partout dans le monde, à des profondeurs comparables et avec des peuplements d'une homologie assez remarquable. Sa composition faunistique, encore qu'elle comporte certaines espèces des peuplements sus-jacents ou sous-jacents, inclut un nombre suffisamment important d'espèces caractéristiques pour accréditer l'existence, que j'avais longtemps niée, d'un étage bathylittoral, situé entre le système phytal et le système aphytal, mais ayant sans doute davantage d'affinités avec le premier (163).

RECHERCHES SUR LES RÉCIFS DE CORAUX ET LES MILIEUX ENVIRONNANTS

(145-161-180)

J'ai peu publié personnellement jusqu'ici sur la bionomie des milieux récifaux dont j'ai commencé l'étude en 1961, lorsque m'ont été donnés les moyens de fonder la Station marine de Tuléar, sur la côte sud-ouest de Madagascar, puis, en 1964, une petite antenne à St Pierre de La Réunion. Si mes collaborateurs ont, depuis cette époque, publié plus d'une centaine de notes et mémoires, j'ai suivi de très près tous les travaux dont j'ai moi-même tracé et modifié graduellement le schéma et j'ai rédigé en 1970 un mémoire d'une centaine de pages sur les problèmes que pose l'écologie des milieux récifaux et périrécifaux ; ce mémoire, je ne l'ai pas encore publié pour une raison de langue. En effet, qu'on le veuille ou non, les sciences de la mer sont anglophones, de sorte que si je publie ce mémoire en français, il sera tenu pour nul et non avvenu par la plupart des spécialistes anglo-saxons ; l'adapter en anglais m'est relativement facile, mais ce faisant, j'ai le sentiment d'encourager une généralisation de l'anglophonie que je déplore.

L'origine de l'intérêt que je porte aux milieux récifaux réside dans une énigme qui m'a préoccupé depuis une vingtaine d'années et dont je commence à entrevoir la solution ; un récif de Coraux hermatypiques est un complexe de biocoenoses dont, dans l'ensemble, la production primaire est d'une très grande richesse ; or au sommet de la pyramide alimentaire, la production de poissons exploitables est d'une faiblesse insigne. Cette énigme a été à l'origine de mon souci de réaliser ces deux petits établissements en Océan Indien, établissements qui fonctionnent de façon satisfaisante malgré l'éloignement, grâce aux concours locaux, de l'Université de Tananarive pour Tuléar et du Centre d'Enseignement Supérieur de La Réunion pour Saint-Pierre, grâce aussi à l'aide substantielle que nous a accordée, depuis 1968, le Comité français du Programme biologique International.

Si j'ai choisi l'Océan Indien pour y établir ces deux antennes et quoique les récifs de Polynésie soient, dans l'ensemble, plus riches que ceux de l'Océan Indien, c'est pour des motifs à la fois scientifiques et d'économie. J'ai pensé d'abord que de jeunes chercheurs livrés à eux-mêmes dans des récifs à flore et à faune très diversifiées risquaient de succomber au découragement avec l'impression qu'ils ne parviendraient jamais à connaître les espèces et à comprendre les mécanismes ; l'argument d'ordre économique n'était pas moins impérieux puisqu'avec la même enveloppe budgétaire de missions, je pouvais envoyer 50 p. 100 de chercheurs de plus en Océan Indien qu'en Polynésie.

La chance a voulu que les récifs de la région de Tuléar fussent à un stade d'évolution tel qu'ils ont permis à J. PICARD d'établir un schéma général du complexe biocoenotique récifal, schéma dont j'ai montré, depuis, qu'il s'applique parfaitement à tous les édifices récifaux.

Quant à l'énigme de l'excessive pauvreté des échelons terminaux de la pyramide alimentaire qui me préoccupait, elle est en voie de solution et je lui reconnais trois causes au moins. La première réside dans l'abondance des organismes calcifiés dans les milieux récifaux ; si l'eau de mer fournit le calcium, la précipitation de celui-ci sous forme de CO_3Ca représente une dépense d'énergie, sans doute importante. La seconde cause réside dans un certain défaut d'accessibilité de l'échelon trophique secondaire représenté

par une riche faune d'invertébrés suspensivores, détritivores ou petits prédateurs ; ce véritable blocage se produit, d'une part au niveau des Herbiers de Phanérogames marines dont les frondaisons denses gênent la capture des invertébrés endogés de petite taille, tandis que les espèces plus grosses, donc plus accessibles ne peuvent être consommées que par des poissons assez gros qui ne s'aventurent pas dans ces faibles profondeurs, ou même sont absolument inutilisables par ceux-ci (grands Astéroïdes, gros Gastropodes, etc.) ; un autre blocage, au moins aussi important, correspond à la localisation d'une fraction très importante de l'échelon secondaire de la chaîne trophique dans le réseau cavitaire récifal, ce qui diminue fortement son accessibilité pour les prédateurs des échelons tertiaire et quaternaire. La troisième cause de ce déséquilibre du réseau trophique des milieux récifaux réside dans l'abondance des grands invertébrés prédateurs (Gastropodes, Crustacés Décapodes, Astéroïdes), à cycle court et à croissance rapide, qui détournent à leur profit et au détriment des poissons, une part importante de la production secondaire.

Il est possible enfin, qu'une quatrième cause puisse jouer un certain rôle, encore que l'état actuel des recherches ne permette pas de l'affirmer : on sait que la plupart des poissons d'intérêt économique appartiennent au moins à l'échelon tertiaire ; or les poissons hôtes permanents du récif sont surtout des herbivores, ou des mangeurs de Coraux, et ont des mœurs diurnes, tandis que les espèces prédatrices d'une certaine taille ne viennent sur les platiers récifaux qu'à la pleine mer de nuit, à un moment où les poissons du peuplement permanent leur sont peu accessibles parce qu'endormis dans les fissures ou sous les blocs coralliens.

Il y a encore beaucoup de travail à faire, mais les résultats obtenus en dix années permettent d'augurer très favorablement de l'avenir. S'il a fallu un certain temps pour débrouiller l'écheveau biocoenotique du complexe formé par les peuplements récifaux, l'interprétation que j'ai pu faire du réseau trophique est suffisamment avancée pour qu'on puisse concevoir certaines interventions visant à modifier ce réseau dans le sens d'une production utile à l'homme.

APPLICATIONS PRATIQUES DE L'OCÉANOGRAPHIE BIOLOGIQUE

L'Océanographie étant une "science chère" les pouvoirs publics s'efforcent, dans tous les pays, d'orienter les activités vers les applications pratiques. Or à mon sens, l'opposition si souvent développée entre recherche fondamentale et recherche appliquée ne peut se manifester que dans la conception que le chercheur lui-même a de son activité. La réalisation d'une application, quelle qu'elle soit, passe d'abord par une connaissance aussi approfondie que possible, non seulement du processus ou du phénomène dont on espère une application, mais de tous ceux qui lui sont connexes ; elle exige donc une recherche approfondie et de qualité, qui a des chances de fournir, non seulement le résultat particulier escompté, mais un certain nombre de retombées positives dans d'autres domaines d'application, en plus bien entendu, de données de caractère fondamental. Une recherche trop étroitement tendue vers un but limité et à court terme, n'a, le plus souvent, que des incidences pratiques également limitées et n'apporte généralement aucun accroissement des connaissances fondamentales.

Cette philosophie de la recherche dite "appliquée", issue d'assez nombreuses expériences en France, à l'étranger et dans les organismes internationaux, a toujours inspiré la façon dont j'ai cru devoir aborder les problèmes pratiques qui m'étaient posés ou dont l'étude était demandée à des groupes de recherche de la Station marine d'Endoume.

Hors ceux qui sont directement en rapport avec la rationalisation de l'exploitation des ressources naturelles des océans, c'est-à-dire des pêches, problèmes sur lesquels travaillent plusieurs groupes de recherche de la Station marine d'Endoume, les questions pratiques dont j'ai eu à m'occuper ou sur lesquelles j'ai dû diriger les recherches de certains de mes collaborateurs peuvent être classées en trois groupes : les salissures, la pollution, l'aquaculture.

On désigne sous le terme global de salissures l'ensemble des organismes marins, végétaux et animaux qui se fixent sur les surfaces artificielles : coques de navires, bouées, circuits de refroidissement utilisant l'eau de mer de diverses industries, etc. Quoique n'ayant jamais publié sur ce sujet, je m'en suis occupé depuis une quinzaine d'années à la demande de diverses collectivités publiques ou privées, presque exclusivement d'ailleurs, pour les problèmes posés par des implantations industrielles côtières. Si le développement des salissures représente en effet pour les navires un problème non négligeable du fait de l'effet de freinage qu'elles produisent sur la marche de ceux-ci, les recherches sur les peintures sous-marines sont essentiellement le fait de l'industrie elle-même et je n'ai pratiquement jamais eu à m'en occuper. En revanche, depuis plus de quinze ans, j'ai été appelé souvent à donner des consultations, d'abord sur des problèmes de salissures apparues dans des circuits de refroidissement, puis, à titre préventif, à l'occasion de la construction de raffineries, d'usines de pétrochimie, de centrales thermiques, et, plus récemment, d'une usine métallurgique ; des recherches, non publiées, ont été faites sous ma direction sur les procédés de chloration de l'eau et ont débouché sur une méthode qui a, jusqu'ici, produit d'excellents résultats, sans entraîner de pollution marine en aval de l'usine.

Les problèmes de pollution n'ont commencé à me préoccuper que vers 1968 et j'ai orienté vers ce type d'application un groupe de recherche de la Station marine, d'une demi-douzaine de personnes. J'ai personnellement, avec l'un de mes collaborateurs (181-188-189) étudié l'effet de divers types de

pollutions sur les peuplements benthiques méditerranéens et rédigé avec lui, à la demande de la FAO, pour le Symposium tenu à Rome en décembre 1970, un mémoire (sous presse, résumé seul paru) analysant l'influence des divers types de pollution sur la structure et la dynamique des communautés benthiques, à la fois d'après la littérature et d'après l'expérience acquise par l'équipe de travail de la Station marine d'Endoume, équipe dont l'activité porte essentiellement sur les détergents et, accessoirement, sur les pesticides et les hydrocarbures légers. Si je ne participe pas aux travaux expérimentaux de mes collaborateurs sur la toxicité à court terme ou à long terme de divers produits, en revanche je suis de près l'élaboration des cartes des peuplements indicateurs de pollution, cartes dont la réalisation a été subventionnée, pour certaines d'entre elles, par des services publics (Mission Régionale, Organisation d'Aménagement de l'aire métropolitaine) ou parapublics. Les progrès de la pollution sont tels, dans certains secteurs, que la cartographie doit être remise à jour tous les deux ans.

Encore que je n'aie fait aucune publication sur le sujet, ce qui est très compréhensible compte tenu des aspects passionnels qu'il avait revêtu sur le plan local, je dois dire également que j'ai été largement consulté au moment de la construction du tuyau de déversement dans le canyon de Cassis, à l'Est de Marseille, des "boues rouges", résidus de la fabrication de l'alumine à partir de la bauxite. La connaissance que j'avais de la topographie et des peuplements du canyon, grâce à mes plongées en soucoupe et en bathyscaphe, m'avait conduit, à l'époque de l'élaboration du projet, à prédire son innocuité totale. Les contrôles effectués régulièrement depuis par la Station Marine d'Endoume et les films et photographies pris en 1971, après trois années de déversement ont non seulement confirmé mon pronostic, mais révélé un enrichissement certain de l'ensemble du peuplement, imputable sans doute à une augmentation de la circulation locale des eaux.

En ce qui concerne l'aquaculture d'espèces marines, enfin (175, 182, 183, 184) mon intérêt procède de l'orientation vers des recherches de ce type décidées dès le milieu de l'année 1967 par le Centre National pour l'Exploitation des Océans, orientation qui m'a conduit à former deux groupes de recherche, l'un relatif aux élevages de Crustacés, l'autre concernant les poissons. Ces deux groupes travaillent dans le cadre d'un plan que j'ai établi et qui est très analogue pour ces deux groupes.

L'objectif fixé par le CNEXO est de parvenir à des élevages rentables sur le plan de l'économie. En principe, la réussite optimale devrait consister à maîtriser totalement le cycle biologique des espèces que l'on veut élever pour la consommation ; ceci est parfaitement possible à l'échelle du laboratoire pour d'assez nombreuses espèces de Crustacés et de Poissons et a déjà été réalisé, mais la rentabilité de telles opérations est discutable, au moins dans les pays à structures sociales évoluées.

Pour les poissons, en particulier, la fécondité élevée de nombreuses espèces est liée à un taux de mortalité extraordinairement important des alevins et des jeunes. Aussi, sans pour autant que fût tout à fait abandonnée l'étude des conditions artificielles de reproduction, l'obtention des résultats à court terme qui nous étaient demandés dans le cadre des contrats, m'a-t-elle conduit à orienter l'effort principal sur l'étude des conditions dans lesquelles on pourrait faire parvenir rapidement à la taille marchande de jeunes individus prélevés dans les conditions naturelles et qui seraient ainsi soustraits à la voracité des prédateurs. Ce procédé était déjà employé dans d'autres pays depuis une bonne vingtaine d'années, mais en utilisant de la nourriture fraîche (mollusques et poissons de faible valeur commerciale, préalablement hachés) ; compte tenu du prix de revient de la main-d'œuvre en France (comme dans tous les pays socialement évolués, d'ailleurs) et de la faiblesse relative des apports de la pêche et donc du "faux poisson" dans notre pays, nourrir de cette façon des élevages d'envergure m'a paru irréaliste et j'ai demandé aux chercheurs d'attaquer immédiatement l'étude d'aliments composés susceptibles d'être fabriqués industriellement. Mais, il fallait éviter de reproduire l'erreur qui avait été commise dans un passé récent, lorsque a commencé l'élevage industriel de certaines volailles ou d'autres animaux domestiques, erreur consistant à donner à peu près n'importe quelle provende pourvu qu'elle assurât un engraissement rapide ; cette erreur a été corrigée aujourd'hui mais ses effets se font encore sentir dans la désaffection des consommateurs pour certains produits des élevages industriels. Aussi ai-je prescrit à mes collaborateurs de commencer par déterminer les besoins biochimiques des diverses espèces grâce à des analyses très poussées du milieu intérieur, des muscles, du fonctionnement du foie, etc., et ceci chez des animaux d'âges divers. Ces données une fois acquises, il n'y avait plus, en apparence, qu'à chercher dans l'arsenal des "nutriments"

industriels de quoi réaliser les formules d'aliments ainsi dégrossies. En fait cela a été beaucoup plus compliqué, car il a fallu mettre au point, d'abord des liants pour assurer la cohésion des granulés et monter un petit atelier pilote de fabrication, car les quantités dont nous avions besoin (quelques dizaines de kilogrammes par jour) n'intéressaient pas les industriels provençaux. Il a fallu aussi, par des centaines d'expériences, déterminer le montant de l'indispensable fraction indigestible (ballast intestinal), la ration optimale par jour, le rythme de distribution, la densité de la population en élevage, etc. Si certaines espèces telle la Daurade (*Sparus auratus*) n'ont pas encore fourni de résultats intéressants, en revanche les élevages de Muges (g. *Mugil*) et de Bar ou Loup (*Dicentrarchus labrax*) permettent d'escompter des rendements respectifs de 5 tonnes et de 2 tonnes par hectare et par an, dans des bassins à ciel ouvert installés sur les côtes méditerranéennes.

Pour les Crustacés, la même voie de recherche a été suivie, avec le même support d'études biochimiques pour la mise au point d'aliments artificiels et avec un succès qui, s'il est moins évident que pour les poissons, n'en est pas moins encourageant. Quoique des recherches de physiologie et de biochimie aient été faites sur des Crustacés divers (Homards, Crabes, Crevettes), c'est seulement sur ces dernières qu'a porté l'effort d'aquaculture proprement dit. Encore l'ai-je limité à des espèces indigènes, car, si la technique est connue pour la Crevette japonaise, il paraît préférable pour des élevages "commerciaux", d'utiliser des espèces mieux adaptées à nos climats.

Quel que soit l'intérêt que j'ai porté, et continuerai de porter aux problèmes d'aquaculture de poissons et de Crustacés marins, je n'ai aucune tendance à méconnaître les limites de ces techniques, et je pense que le rôle qu'elles peuvent jouer dans une éventuelle solution du problème de la faim dans le monde sera relativement modeste. Si des opérations de type extensif peuvent, dans des pays du tiers-monde où l'espace côtier s'y prête et n'est pas suroccupé, résoudre des problèmes locaux d'insuffisance de protéines animales, dans les pays techniquement évolués, la place disponible sur les rivages sera le plus souvent affectée soit à des usages industriels (d'ailleurs générateurs de pollutions) soit aux activités liées à la civilisation des loisirs ; les entreprises d'aquaculture, forcément alors de type intensif, ne pourront être que de dimensions réduites et concerneront des espèces nobles.

RECHERCHES ZOOLOGIQUES

Antérieurement à la reconversion de la totalité de mon activité vers l'Océanographie biologique et la Biologie marine, puis vers des problèmes d'océanographie générale et appliquée, j'ai fait des recherches d'ordre zoologique sur des groupes relativement divers. Toutefois, c'est à la classe des Tuniciers que j'ai porté le plus d'intérêt, et ceci pendant plus de quinze années.

1. Recherches sur les Tuniciers.

(12 à 18, 21 à 23, 25 à 31, 34 à 38, 40 à 43, 45, 47 à 49, 52, 54, 55, 57, 62, 64, 65, 68 à 70, 74, 76, 82, 86 à 89, 97 à 99).

1.1. La "glande" neurale.

1.1.1. Anatomie. Histologie. Histophysiologie.

La "glande" neurale est un organe annexé au ganglion nerveux et communiquant avec le pharynx branchial au moyen d'un canal terminé par un pavillon cilié de forme variable. La glande neurale est ventrale chez les Aplousobranches et les Phlébobranches, dorsale chez les Stolidobranches.

Mes résultats relatifs aux organes neuraux (terme préférable à celui de "glande" neurale) peuvent être ainsi résumés : a) Les organes neuraux sont constitués par des formations d'aspect glandulaire, toujours annexées au système nerveux, avec d'ailleurs une position variable par rapport à celui-ci. b) La partie active de ces organes neuraux est constituée par un épithélium, en général cubique, susceptible de proliférer. Les cellules ainsi desquamées deviennent libres dans la lumière de l'organe. c) Cette desquamation est, d'une façon constante, mais plus ou moins générale suivant les espèces, accompagnée, précédée, ou immédiatement suivie d'une vacuolisation des cellules. Le caractère vacuolaire (et en général univacuolaire) des cellules de l'épithélium de l'organe neural ou des cellules qui en proviennent est très saillant et accompagné, dans beaucoup de cas, d'une phagocytose exercée par les cellules vacuolaires vis-à-vis d'éléments libres dans les lacunes de l'organe ou situés à l'extérieur de celui-ci. d) Le matériel cellulaire qui se trouve dans la lumière de l'organe neural est ensuite éliminé normalement dans la cavité branchiale (sauf chez *Phallusia mamillata*) par l'intermédiaire de l'entonnoir cilié. e) L'ensemble de ces phénomènes : prolifération, accumulation, élimination, se déroule suivant un rythme cyclique. f) Il peut y avoir pénétration, active ou passive, d'éléments sanguins à l'intérieur de l'organe ; ils suivent la même destinée que les cellules desquamées.

L'ensemble de ces faits ainsi que la diminution d'importance des phénomènes de phagocytose, et même du nombre des cellules vacuolaires à mesure qu'on s'élève dans l'échelle des Ascidiés, m'a conduit à admettre que la glande neurale des Ascidiés a dû avoir chez les Ascidiés ancestrales la signification d'un organe phagocytaire. Cette fonction phagocytaire s'est conservée avec quelque importance à l'heure actuelle chez les plus inférieures en organisation des Ascidiés, en particulier chez la Claveline, et chez les Phlébobranches. Chez les Ascidiés Stolidobranches cette fonction paraît très amoindrie surtout chez les

familles les plus évoluées de l'ordre. Elle paraît également amoindrie chez les Aplousobranches autres que la Claveline qui sont des formes coloniales.

J'ai émis l'hypothèse que la diminution d'importance du rôle de l'organe neural chez les *Polyclinidae* et surtout chez les *Didemnidae* était en rapport avec la présence chez ces deux familles d'une tunique commune qui joue le rôle d'un véritable "conjonctif physiologique" commun aux ascidiozoïdes d'un même cormus.

1.1.2. Régénération.

Au cours de mes recherches j'ai étudié la régénération du complexe neuroglandulaire de *Ciona intestinalis* et j'ai constaté que la glande neurale et le ganglion sont entièrement régénérés par des cellules mésoenchymateuses mobilisées par l'organisme pour la circonstance et non par une prolifération épidermique. Les troncs nerveux demeurés en place après l'extirpation du ganglion ne participent en rien à la régénération. Cette régénération est très rapide (à une température de 25°C, la glande et le ganglion sont redevenus normaux, à la taille près, 5 ou 6 jours après l'extirpation). Ayant essayé diverses méthodes d'inhibition de la régénération du complexe neuroglandulaire, j'ai constaté que celle-ci est fortement ralentie chez les animaux immatures par injection de sang de *Ciona* sexuellement mûre, alors qu'elle ne l'est pas par les injections d'extraits de complexe neuroglandulaire ou les injections d'histamine.

1.1.3. Physiologie

BACQ et FLORKIN croyaient avoir mis en évidence dans les extraits de complexe neuroglandulaire, l'existence d'un principe ocytocique et mélanophorodilatateur analogue à celui de l'hypophyse des Mammifères et HUUS en profitait pour faire de la glande neurale un organe endocrine assurant le synchronisme de l'émission des produits génitaux d'individus voisins.

Par toute une série d'expériences sur *Ciona intestinalis* j'ai : a) confirmé et précisé le rôle du rythme nyctéméral dans le déclenchement de la ponte ; b) démontré que les ocelles portées par les siphons n'ont aucun rôle dans la perception des sensations lumineuses influençant le rythme de ponte ; c) démontré que la présence ou l'absence du complexe neuroglandulaire n'influe pas sur le déclenchement de la ponte ; d) prouvé que les injections d'hormone posthypophysaire de Mammifères sont également sans action sur la ponte ; e) prouvé que la réception par le pavillon cilié d'excitations chimiques, en particulier de celles susceptibles de provenir de la présence dans le milieu de sperme ou d'œufs émis par d'autres individus, est peu vraisemblable et est en tout cas sans action sur le déclenchement de la ponte.

J'ai étudié, en utilisant comme réactif la contraction des fibres lisses de l'utérus des Mammifères, le pouvoir ocytocique, non seulement des extraits de complexe neuroglandulaire de *Ciona*, mais aussi de tous les tissus du même animal. J'ai ainsi constaté que le principe ocytocique n'est nullement caractéristique du complexe neuroglandulaire mais existe dans tous les tissus de *Ciona*.

Le recouplement de diverses méthodes d'extraction ainsi que de diverses expériences sur la stabilité du principe ocytocique dans différentes conditions physico-chimiques m'ont amené à penser que les propriétés pharmacodynamiques des extraits de tissus de *Ciona* pouvaient être dues à la présence de substances histaminiques. J'ai alors procédé à un fractionnement chimique des extraits qui m'a démontré l'absence de tout principe chimique comparable à celui du lobe postérieur de l'hypophyse des Mammifères et la présence indiscutable de substances histaminiques. J'ai complété la démonstration en effectuant la réaction de PAULY, caractéristique de l'histamine et en étudiant l'influence des extraits de tissus de *Ciona* sur les oxydations tissulaires "in vitro" influence qui s'est montrée de même sens que celle de l'histamine et diamétralement opposée à celle qu'eussent provoqué des produits analogues aux produits posthypophysaires.

1.2. La glande asymétrique.

Je désigne par ce vocable une glande que j'ai découverte au voisinage de la glande neurale, et à droite de celle-ci, chez des spécimens de *Ciona intestinalis* d'hiver et qui existe aussi en toutes saisons, mais d'une façon très fugitive, chez la très jeune *Ciona*, qui vient d'achever sa métamorphose. Cette glande, qui

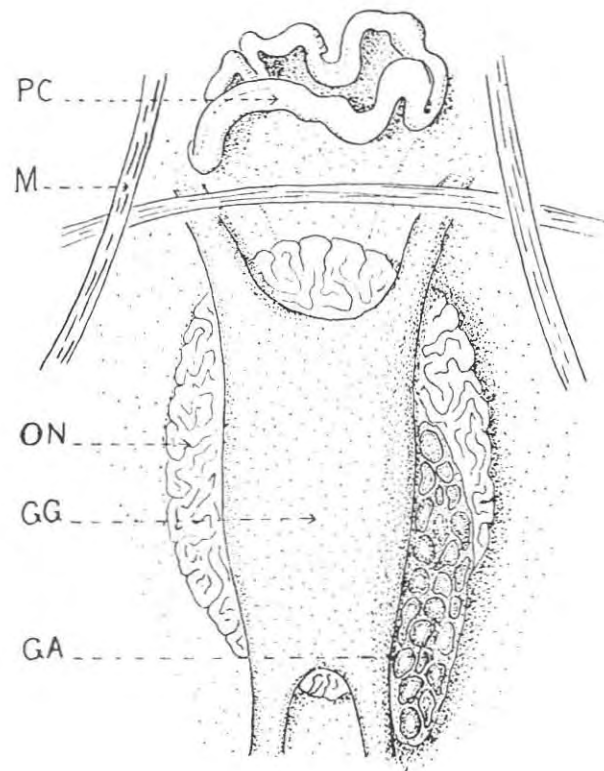


Fig. 10. — *Ciona intestinalis*. Glande asymétrique vue sur le frais. PC : pavillon cilié. M : muscles. ON : glande neurale. GG : ganglion nerveux. GA : glande asymétrique. (x 80).

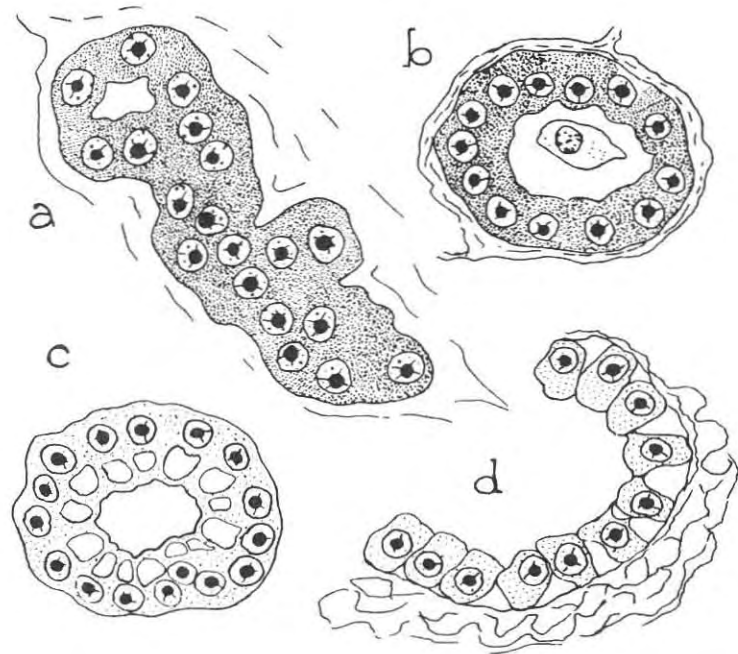


Fig. 11. — *Ciona intestinalis*. Glande asymétrique. a : stade compact ; b : début de la formation des tubes clos. c : stade de vacuolisation des cellules. d : phase d'éclatement. (x 900).

déroule son cycle de fonctionnement tout au long de l'hiver, présente tous les caractères morphologiques d'une glande à sécrétion interne. Elle a diverses particularités cytologiques intéressantes, en particulier en ce qui concerne son évolution et le mode de multiplication de ses cellules. Il est vraisemblable que cette glande joue un rôle dans la préparation de l'organisme à la vie sexuelle, aussi bien chez le jeune que chez l'adulte, auquel des circonstances spéciales de température et de salinité permettent de passer l'hiver, dont les premiers signes amènent normalement la mort de toutes les *Ciona*.

1.3. Recherches hématologiques.

L'importance du sang, ou pour mieux dire, de l'hémolymphe, est capitale dans la physiologie des Ascidiés. La mise en réserve de glucides, de protides, de lipides, l'excrétion, la pigmentogenèse, etc., sont le fait de cellules sanguines ou tout au moins de cellules mésenchymateuses libres.

J'ai étudié les éléments libres de l'hémolymphe d'une trentaine d'espèces d'Ascidiés par l'examen sur le frais, les colorations vitales, les coupes colorées sur matériel fixé et les méthodes histochimiques. Il m'est impossible de donner dans une notice aussi brève des détails sur ces résultats hématologiques. Les éléments libres de l'hémolymphe des Ascidiés sont extrêmement variés ; on en compte jusqu'à 14 ou 15 catégories pour une seule espèce.

Le problème le plus intéressant auquel m'a amené l'étude des éléments sanguins est celui de l'origine de ces éléments. Toutes les recherches dans cette voie effectuées depuis trois-quarts de siècle étaient restées vaines ; non seulement on n'avait pas décrit d'organes lymphogènes, mais on n'avait même pas reconnu l'existence de cellules sanguines primitives analogues à celles décrites dans divers phylums d'invertébrés.

Profitant de ma connaissance du sang, j'ai précisé et défini les caractères cytologiques des différents éléments sanguins peu évolués, amibocytes et lymphocytes, puis j'ai eu la chance de découvrir aussi les hémoblastes des Ascidiés simples qui méritent mieux d'ailleurs le nom d'hémohistioblastes, puisque j'ai montré qu'ils sont à l'origine non seulement des éléments sanguins vrais, mais aussi des cellules du tissu conjonctif.

J'ai constaté que ces hémohistioblastes, qui se multiplient principalement par amitose, sont très rares chez les Ascidiés simples, sauf chez de très jeunes individus récemment métamorphosés, où on les trouve au contraire, en grande abondance. Des recherches méthodiques et poussées m'ont convaincu qu'il n'existe pas chez les Ascidiés simples d'organe lymphogène constitué, et que tous les éléments sanguins et conjonctifs proviennent d'un stock de cellules issues du mésoblaste embryonnaire, dont les rares hémoblastes présents normalement dans le sang des ascidiés simples sont les derniers représentants libres. On peut cependant avancer que, en plus de ces hémoblastes libres, subsistent, au sein du tissu conjonctif des cellules incomplètement évoluées, de caractère mésenchymateux, qui sont capables, soit au printemps chez les Ascidiés pluriannuelles, soit dans le cas de régénération provoquée par une mutilation, de se remobiliser pour donner des hémohistioblastes libres.

Mes observations antérieures sur les *Pyrosomidae* avaient attiré mon attention sur l'existence chez ces Tuniciers pélagiques assez étroitement apparentés aux Ascidiés Aplousobranches, de deux catégories de cellules hémoblastiques, l'une identique aux hémohistioblastes des Ascidiés simples, l'autre caractérisée par un nucléole plus petit et un cytoplasme plus développé (pseudohémoblastes). J'ai retrouvé ces deux catégories de cellules souches chez les Ascidiés composées Aplousobranches *Polyclinidae* et *Didemnidae*. Pour établir valablement la séparation des deux catégories de cellules-souches entre elles et avec les autres éléments du mésenchyme, j'ai utilisé les méthodes biométriques, me basant surtout sur les surfaces de section du nucléole (n) et du noyau (Nt) qui sont à un coefficient constant près, comme les surfaces de contact nucléole-noyau et noyau-cytoplasme.

Entre autres conclusions, il ressort de l'étude comparée des polygones de variation relatifs à ces différentes catégories d'éléments que : a) les lymphocytes proviennent de la division d'hémoblastes vrais très jeunes ; b) les cellules du mésenchyme des zoïdes proviennent pour la plupart de pseudohémoblastes qui se sont immobilisés. c) Les grandes cellules tunicières dérivent exclusivement de pseudohémoblastes qui ont émigré, à travers l'épiderme, dans la tunique. La chute du rapport n/Nt au dessous d'une certaine

valeur paraît incompatible avec l'état libre d'un pseudohémoblaste donné qui passe alors à l'état fixé, soit dans le mésenchyme, soit dans la tunique. L'étude de la courbe de croissance du nucléole par rapport au noyau chez les hémoblastes vrais, et les mensurations effectuées sur les hémoblastes vrais en voie d'amiotose, montrent que le nucléole s'accroît plus vite que le noyau. Cette dysharmonie a pour résultat d'élever progressivement le rapport n/Nt . Quand celui-ci atteint une valeur voisine pour *A. pallidum*, de 0,15, la division amitotique survient et l'hémoblaste parvenu ainsi au terme de sa croissance donne deux nouveaux hémoblastes vrais très jeunes, qui peuvent évoluer ultérieurement de quatre façons différentes.

L'existence de deux catégories hémoblastiques indiscutablement démontrée pour les *Didemnidae*, et les *Polyclinidae*, j'ai pensé que, peut-être, les pseudohémoblastes existaient également chez les Ascidies simples et m'avaient échappé. Examinant des jeunes de *Ciona intestinalis*, *Ascidia aspersa* et *Molgula oculata*, j'ai appliqué aux cellules hémoblastiques de la dernière, qui me paraissait plus favorable, les méthodes caryométriques employées avec succès pour les Aplousobranches ; mais l'étude du polygone de variation du rapport n/Nt m'a prouvé que les pseudohémoblastes n'existent pas chez cette espèce et que ces Ascidies n'ont rien de ces hémoblastes vrais. Les pseudohémoblastes apparaissent donc comme caractéristiques des *Didemnidae*, *Polyclinidae* et *Pyrosomidae*. Ils remplacent dans une certaine mesure, les lymphocytes, en général rares dans l'hémolymphe des espèces de ces trois familles et sont à l'origine de nombreuses catégories d'éléments libres, cytoplasmiquement très variées, mais que leur noyau de type pseudohémoblastique éloigne des éléments sanguins vrais, dérivés des lymphocytes. Ces derniers existent seuls chez les Ascidies simples, tandis que chez les Aplousobranches composées, la plupart des éléments sont des éléments pseudo-sanguins qui constituent en somme un véritable mésenchyme non cohérent. Le point auquel j'ai arrêté ces recherches ne m'a pas permis de préciser si cette différence de nature des éléments libres est en rapport avec la présence de la tunique commune qui, peuplée par les éléments pseudo-sanguins venus de l'hémolymphe des zoïdes, constitue un véritable conjonctif physiologique périphérique commun aux zoïdes d'un même cormus.

Les méthodes caryométriques m'ont permis aussi d'élucider le problème de l'origine des cellules à réserve du postabdomen des *Polyclinidae* ; celles-ci prennent naissance à partir d'hémoblastes vrais qui colonisent le mésenchyme postabdominal et, sous forme d'énergides, y édifient leurs inclusions caractéristiques avant de se dégager de ce mésenchyme pour se réindividualiser en véritables cellules à réserve, qui seront utilisées lors de la strobilisation du postabdomen. J'ai pu montrer d'autre part qu'une source importante de ces hémohistioblastes destinés à former les cellules à réserve indispensables à la blastogénèse était l'épicarde qui apparaît ainsi comme le seul organe hémoblastogène connu chez les Ascidies ; encore cette fonction hémoblastogène n'est-elle vraisemblablement pas permanente mais limitée à la seule période où, pour préparer les cellules à réserve nécessaires à la blastogénèse, l'individu se trouve avoir besoin, en temps relativement bref, d'un nombre élevé d'hémoblastes vrais.

1.4. Recherches sur la tunique

1) Ascidies coloniales.

Mes recherches sur la tunique des Ascidies coloniales ont porté sur les *Botryllidae* et sur les Aplousobranches (*Didemnidae* et *Polyclinidae*).

J'ai étudié en détail chez une quinzaine d'espèces, la structure de la tunique et son peuplement par les cellules du mésenchyme, parmi lesquelles je reconnais, d'une part des cellules d'éléments sanguins ou pseudosanguins déjà différenciés dans l'hémolymphe des zoïdes, et, d'autre part des cellules proprement tunicières provenant des pseudohémoblastes. La tunique de ces animaux constitue l'équivalent physiologique d'un véritable tissu conjonctif commun aux ascidiozoïdes d'un même cormus, tissu à l'intérieur duquel évoluent la plupart des catégories d'éléments libres d'origine mésenchymateuse. Ce caractère est lié à une pauvreté extrême de l'organisme des zoïdes en véritable tissu conjonctif.

La structure de la tunique est tantôt dense (*Polyclinidae*), tantôt réticulée (*Didemnidae*). En ce qui concerne les *Didemnidae* j'ai pu fournir quelques précisions sur le lieu d'apparition des spicules et des lacunes du reticulum tunical. J'apporte de la formation de ces dernières deux explications basées sur des observations cytologiques et sur la comparaison avec le tissu conjonctif réticulé des Vertébrés. J'ai également précisé la structure et la formation des vésicules tunicales des *Polyclinidae*.

J'ai porté aussi mon attention sur le problème de la formation de la tunique et de la sécrétion de la tunicine. La structure de l'épiderme est très différente chez les deux familles d'Aplousobranches étudiées et varie notablement suivant les régions du corps. Il semble établi que chez les *Didemnidae*, et sans doute aussi chez les *Polyclinidae*, la sécrétion de la tunique est le fait non de toute la surface de l'épiderme, mais de certaines régions privilégiées de celui-ci. Chez les *Polyclinidae*, hormis un cas certain d'élaboration de la substance fondamentale par des cellules du mésenchyme libres dans la tunique, la sécrétion de cette substance paraît être le fait de l'activité propre des cellules épidermiques plutôt que d'un passage direct des substances formatrices entre les cellules de cet épiderme. La substance fondamentale apparaît sous la forme de granules ou de plaquettes sur la face apicale des cellules et forme des filaments qui s'agrègent et se fondent pour former la tunique commune. La réaction histochimique de la cellulose n'est jamais positive au sein des cellules épidermiques et il apparaît que la cellulose ne doit s'édifier qu'à l'extérieur, sans doute par condensation de glucides plus simples élaborés ou transmis par les cellules épidermiques.

Chez les *Didemnidae*, l'apparition de la substance fondamentale sous forme de granules ou de plaquettes sur la surface apicale des cellules épidermiques est beaucoup plus rare. Mais, j'ai, en revanche, observé dans certaines régions de l'épiderme qu'il n'y a pas de séparation nette entre le cytoplasme de la partie apicale des cellules et la substance fondamentale de la tunique. Il y a "tunicisation" progressive du cytoplasme des cellules épidermiques de ces zones privilégiées. On observe également une tunicisation progressive du cytoplasme des grandes cellules tunicières qui, à mesure qu'elles progressent vers les couches tunicales périphériques par suite de l'apparition au voisinage des zoïdes de nouvelles couches de substance fondamentale, se "fondent" dans la tunique commune. Cette tunicisation n'est pas liée à une dégénérescence des cellules tunicières, car le noyau reste normal, même dans ceux des éléments qui sont parvenus dans les couches les plus périphériques de la tunique et dont la presque totalité du cytoplasme a disparu.

J'ai étudié sur divers *Trididemnum* et *Polysyncraton* les organes latéraux thoraciques, naguère considérés comme producteurs des spicules et je suis arrivé aux conclusions suivantes : a) leur existence est transitoire et limitée au jeune âge ; b) ce sont des invaginations épidermiques au niveau desquelles l'épiderme conserve une structure proche de la structure embryonnaire ; c) les organes latéraux thoraciques sont des zones de "tunicisation" active du cytoplasme, mais il s'agit ici d'une tunicisation totale du cytoplasme des cellules épidermiques avec élimination des noyaux et disparition de l'invagination épidermique correspondant à l'organe latéral, et non d'une tunicisation limitée à l'apex des cellules épidermiques ; d) la tunicisation, c'est-à-dire la transformation du cytoplasme des cellules épidermiques en substance fondamentale tunicale (mélange de tunicine et de protides) représente évidemment une perturbation chimique importante (désamidation ?). L'apparition des spicules dans la cavité des organes latéraux est corollaire de cette perturbation celle-ci créant sans doute les conditions physico-chimiques favorables à la précipitation du calcaire.

Mais les spicules jeunes n'apparaissent pas exclusivement au niveau des organes latéraux. On trouve, en divers points de la tunique commune, des spicules aussi petits que ceux des organes latéraux. Ces très jeunes spicules que l'on trouve, dans la tunique commune, ailleurs que dans les organes latéraux, sont toujours au voisinage immédiat d'une cellule tunicière, en voie de tunicisation ce qui confirme mon hypothèse que la précipitation des sels de calcium est, au moins dans certains cas, liée au bouleversement chimique que représente la tunicisation du cytoplasme.

En somme les organes latéraux doivent être considérés comme permettant à un zoïde né par bourgeonnement au sein d'un cormus d'apporter sa quote-part à l'édification de la tunique commune de ce cormus ; une fois adulte il se bornera à "entretenir" en quelque sorte celle-ci grâce à la tunicisation partielle de quelques zones privilégiées du thorax.

2) Ascidies simples.

L'impossibilité de réussir à faire survivre des zoïdes d'Ascidies composées isolées de leur cormus, m'a obligé, pour étudier la genèse et la régénération de la tunique, à m'adresser à des Ascidies simples, *Clavelina lepadiformis*, *Ciona intestinalis*, *Ascidia aspersa*.

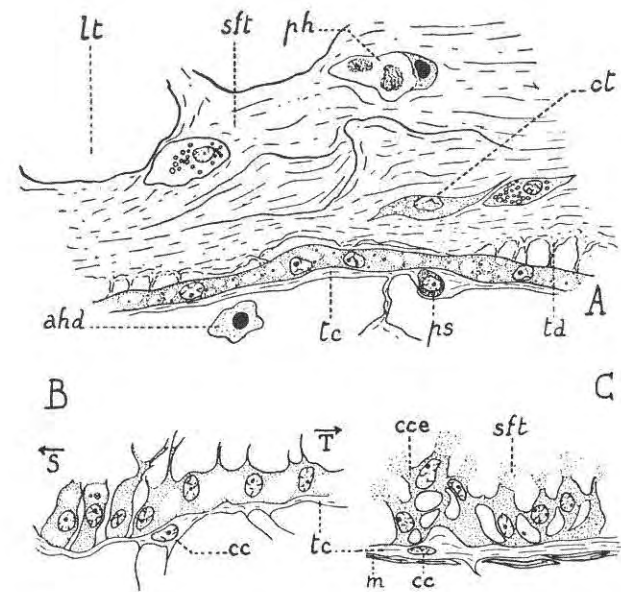


Fig. 12. — A et B : *Trididemnum tenerum*. A : épiderme abdominal. B : épiderme de la base du siphon buccal montrant la transition entre les cellules de la région des siphons et celles de la région thoracique (les flèches S et T indiquent respectivement les directions du siphon buccal et du thorax). C : *Didemnum fulgens*. Epiderme thoracique montrant la tunicisation du cytoplasme des cellules épidermiques. ahd : amibocyte hyalin en dégénérescence ; cc : noyaux des cellules conjonctives ; cce : cytoplasme des cellules épidermiques en voie de tunicisation ; ct : grande cellule tunicière ; m : fibres musculaires ; ps : pseudohémoblaste ; tc : tissu conjonctif ; td : tunique décollée de l'épiderme. (x 840).

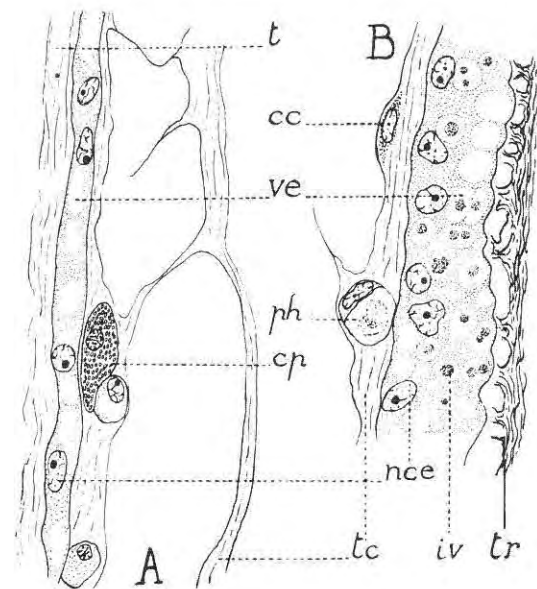


Fig. 13. — Coupes de l'épiderme thoracique dorsal postérieur de la Claveline. A : normal. B : après détunication et 24 heures de régénération. cc : cellule conjonctive ; cp : cellule purique ; iv : inclusion intravacuolaire ; nce : noyaux des cellules épidermiques ; ph : phagocyte ; t : tunique ; tc : tissu conjonctif ; tr : tunique régénérée. (x 960).

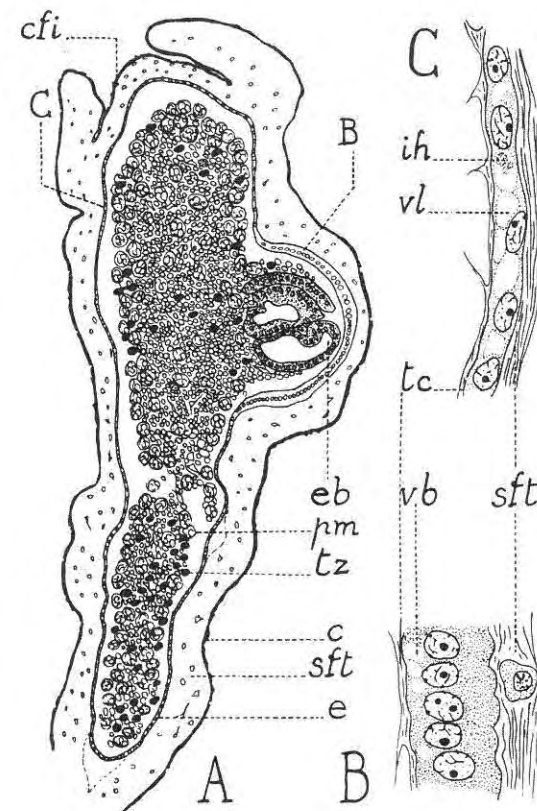


Fig. 14. — Claveline. Chambre bourgeonnante à un état plus avancé de la blastogénèse. A : vue d'ensemble. B et C : épiderme des régions indiquées respectivement par ces lettres sur la figure A. c : cuticule ; e : épiderme ; eb : ébauche de blastozoïde ; ih : inclusion ; pm et tz : cellules de l'hémolymphe ; sft : substance fondamentale de la tunique ; tc : tissu conjonctif ; vb : vacuole basale ; vl : vacuole latérale ; cfi : cuticule intratuniquale néoformée (x 960).

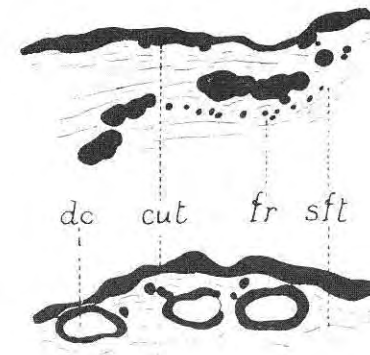


Fig. 15. — Claveline. Genèse de la cuticule aux dépens des cellules à vacuole réfringente dans une chambre bourgeonnante isolée. La cuticule et les portions des cellules où la réfringence est conservée sont en noir. cut : cuticule ; dc : dégénérescence centrifuge des *Tropfenzellen* ; fr : dégénérescence des *Tropfenzellen* avec fragmentation ; sft : substance fondamentale (x 960).

Le problème histophysiologique posé par la genèse et la régénération de la tunique supposait d'abord une connaissance cytochimique suffisante des constituants de celle-ci. A la tunicine sont mélangées des protéines dont j'ai pu établir que ce sont des glyco-protéides dont le groupement prosthétique est un ester sulfurique de polysaccharide. La cuticule tunicale superficielle est purement protéique mais ses protéines sont différentes de celles qui accompagnent la tunicine dans la tunique proprement dite.

Chez la Claveline, je suis arrivé aux conclusions suivantes : a) l'épiderme est le plus grand responsable de la sécrétion de la substance fondamentale ; il n'y a pas de passage intercellulaire de substances du tissu conjonctif ou de l'hémocèle vers la tunique ; l'apport de glucides par les cellules du mésenchyme immigrées dans la tunique est minime. b) la cuticule, en revanche (normale ou régénérée), est formée par dégénérescence de cellules mésenchymateuses spéciales qui renferment un complexe glycoprotéique dont elles abandonnent la partie glucidique au profit de la substance fondamentale avant d'aller se fondre dans la cuticule ; c) la genèse ou la régénération d'une tunique complète implique donc une mobilisation de protides et surtout de glucides ; d) les glucides dissous dans l'hémolymphe sont absorbés et polymérisés progressivement par les cellules épidermiques, mais le terme ultime de cette polymérisation, c'est-à-dire l'apparition de tunicine, ne se produit que sur la face apicale externe des cellules épidermiques ; e) la détunication expérimentale apporte peu de perturbations dans l'épiderme des formations stolonales où la tunicogénèse est toujours assez active dans les conditions normales ; en revanche, elle provoque, dans l'épiderme, apparemment au repos, d'un zoïde adulte, des modifications importantes liées à l'hyper-sécrétion anormalement demandée à celui-ci : élévation des cellules, vacuolisation, présence d'inclusions, etc., qui rappellent les caractères généraux des cellules épidermiques des formations stolonales.

Chez la *Ciona*, les phénomènes paraissent être, en gros, très comparables à ceux décrits chez la Claveline, mais ils sont plus simples puisqu'il n'y a pas d'interférence dans la mobilisation des réserves avec les besoins créés, chez la Claveline, par le bourgeonnement. Les tréphocytes sont différents de ceux de la Claveline et leur rôle dans l'élaboration de la tunique paraît, ici aussi, minime. Bien que la cuticule soit à peu près inexistante, il y a cependant, pendant les premières heures de la régénération après détunication, une émigration massive au travers de l'épiderme de cellules à vacuole réfringente, purement protéique, qui paraissent former une sorte de liseré protecteur discontinu. Les modifications des cellules épidermiques lors de la régénération rappellent d'assez près ce qu'on observe chez la Claveline lorsqu'on s'adresse à des portions d'épiderme en sécrétion active. Il y a des cellules épidermiques qui émigrent dans la tunique mais ce sont des cellules en dégénérescence et leur rôle paraît nul.

1.5. Recherches sur la biologie sexuelle de *Ciona intestinalis*

Il existe chez cette espèce, à Marseille, un cycle annuel d'activité de l'ovaire ; l'intercycle hivernal, bref (2 mois maximum) a pour conséquence une involution du testicule caractérisée par : — la diminution du volume des acini ; — l'arrêt des mitoses de multiplication et de maturation des éléments séminaux ; — la production par l'épithélium germinatif mâle de cellules sphéruleuses stériles, aptes à phagocyter certains éléments en dégénérescence de la lignée séminale ; — la formation par les cellules stériles ci-dessus mentionnées d'un "bouchon" obturant la base du spermiducte. La reprise du cycle ovarien a pour résultat la reprise de l'évolution normale de la gonade mâle. Cette dernière évolution est la plus rapide de sorte qu'il y a protérandrie.

L'ovariectomie n'est suivie d'une régénération ovarienne que si une portion, si petite soit-elle, de l'épithélium germinatif femelle a été laissée en continuité avec l'oviducte. Lorsque l'ovariectomie est totale, elle provoque une involution de la gonade mâle identique à l'involution annuelle normale mais se poursuivant beaucoup plus loin. L'arrêt des mitoses de maturation est immédiat ; les spermatocytes I poursuivent leur accroissement au-delà de leur taille normale. Les modalités de l'involution sont un peu différentes suivant l'état plus ou moins avancé de maturité du testicule au moment de l'ovariectomie.

L'ovariectomie partielle provoque un début d'involution testiculaire suivi d'un retour à l'évolution dès que le volume du régénérat ovarien est suffisant.

La greffe ovarienne à un individu ovariectomisé amène une reprise de l'évolution normale du testicule préalablement involué. L'injection périodique d'extraits aqueux d'ovaires de *Ciona* aux individus

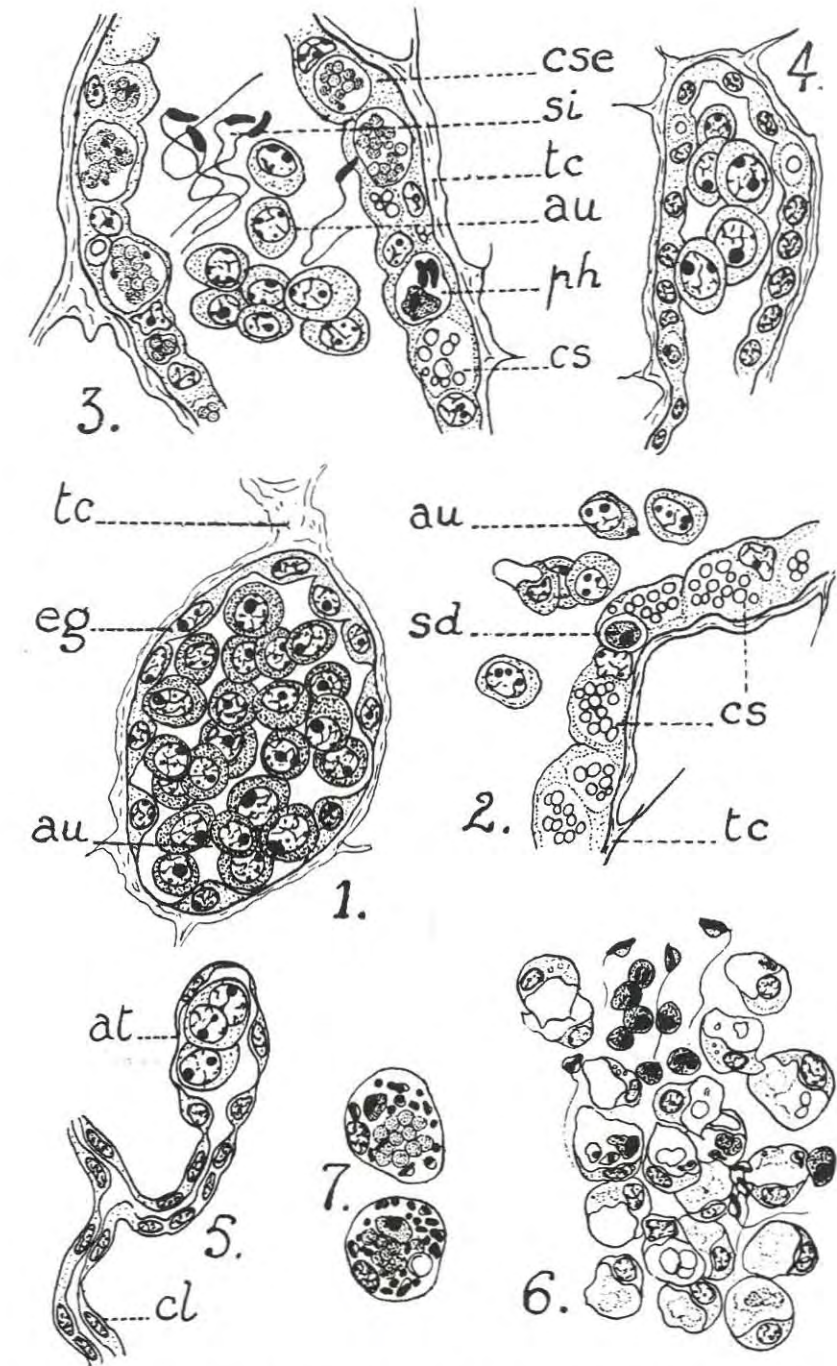


Fig. 16. — Dessin 1 : Coupe dans un acinus testiculaire au début de son évolution montrant l'épithélium germinatif normal. — Dessins 2 et 3 : Portions d'acini testiculaires en involution expérimentale (ovariectomie datant de 18 jours). — Dessins 4 et 5 : Acini testiculaires parvenus au terme de l'involution expérimentale (ovariectomie datant de 35 jours) avec spermatocytes I géants. — Dessin 6 : Fragment du bouchon obturant le spermiducte pendant l'involution normale au moment où le cycle ovarien reprend (même individu que la figure 1) ; remarquer que le contenu des cellules sphéruleuses ayant ou non exercé leur fonction phagocytaire est à peu près achromatique. — Dessin 7 : Deux cellules sphéruleuses du bouchon obturant le spermiducte en pleine période d'involution ; remarquer les sphérules devenues basophiles (à l'exception d'une seule dans une cellule) et les débris des spermatides et des spermatozoïdes phagocytés. at : acinus testiculaire ; au : spermatocytes I ; cl : canalicule testiculaire ; cs : cellules sphéruleuses peu évoluées à grains encore incolores et réfringents ; cse : cellules sphéruleuses évoluées à inclusions devenues basophiles et non réfringentes ; eg : épithélium germinatif ; ph : phagocytose d'un spermatide et de deux spermatozoïdes par une cellule encore incluse dans l'épithélium ; sd : phagocytose d'un spermatide par une cellule de l'épithélium ; si : spermatozoïdes ; tc : tissu conjonctif. (x 1 500).

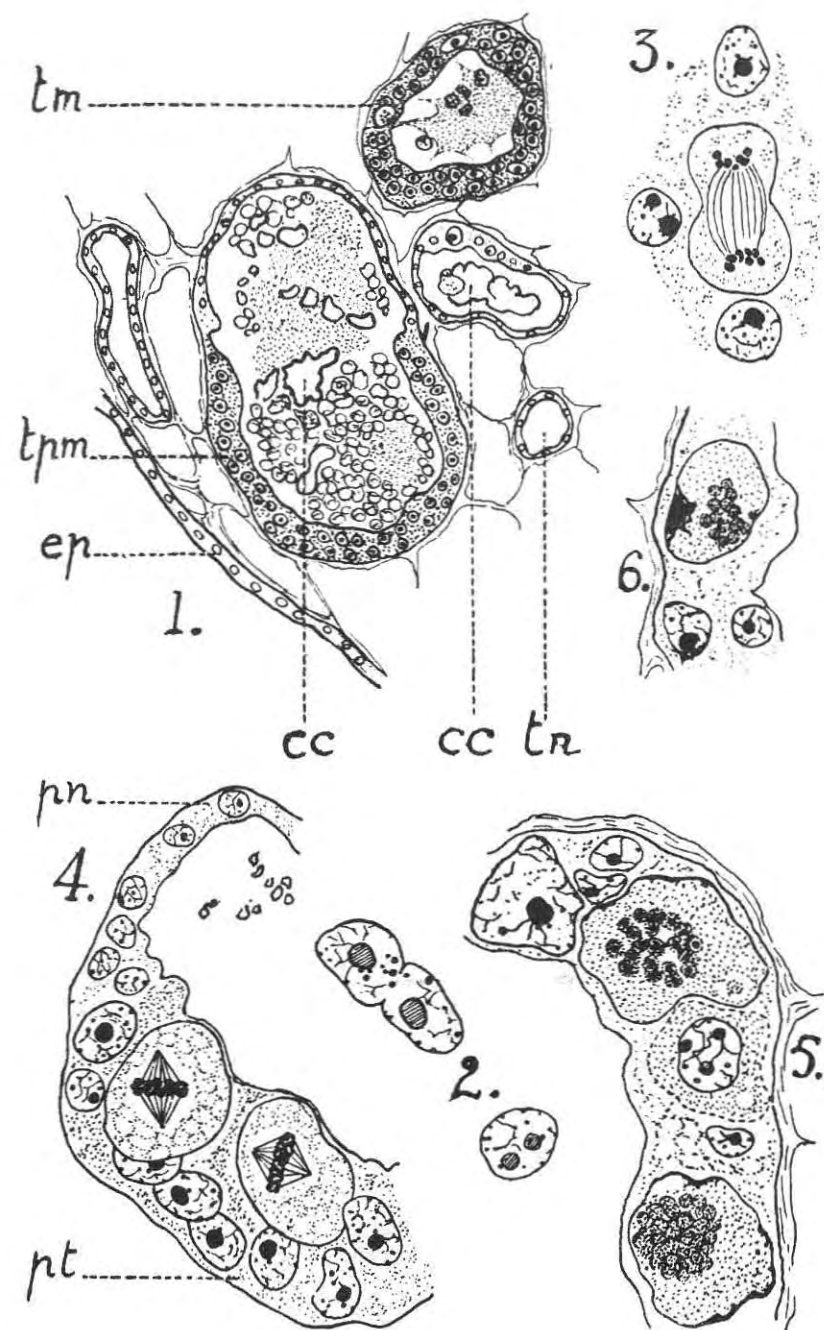


Fig. 17. — Dessin 1 : Coupe intéressant la région tumorale de la glande pylorique. *cc* : concrétion ; *ep* : épiderme ; *tn* : tubule pylorique normal ; *tm* : tubule pylorique néoplasique ; *tpm* : tubule pylorique partiellement néoplasique. (x 350). — Dessin 2 : Division nucléaire directe dans une tumeur de la glande pylorique. — Dessin 3 : Téliophase et noyaux anormaux (*Ibid.*). — Dessin 4 : Tubule pylorique montrant la différence entre la portion restée normale (*pn*) et la portion tumorale (*pt*). — Dessin 5 et 6 : Aspects de noyaux atypiques de la portion tumorale. (x 1 500 ; pour les dessins 2 à 6 inclus).

ovariectomisés retarde et atténue l'involution testiculaire. On observe en particulier des mitoses de maturation. L'extrait ovarien paraît donc posséder un pouvoir de stimulation des mitoses. Cette action mitogénétique des extraits ovariens semble être brève et suivre de peu l'injection.

L'observation au voisinage du point d'injection, chez un des individus en expérience, d'un néoplasme frappant la muqueuse intestinale et la glande pylorique confirme le caractère mitogénétique de l'extrait ovarien de *Ciona*.

On peut conclure de ce qui précède qu'il existe, très probablement, chez *Ciona intestinalis*, espèce hermaphrodite comme toutes les Ascidiacées, un lien humoral entre la gonade femelle et la gonade mâle, l'activité de la première conditionnant étroitement l'activité de la seconde.

1.6. Autres recherches sur les Tuniciers

En ce qui concerne les Ascidiacées, j'ai publié d'assez nombreux travaux de systématique et de biogéographie non seulement sur la faune méditerranéenne mais également sur les Ascidies de la Manche, de la côte occidentale d'Afrique, de la Mer Rouge, des îles australes françaises, etc., travaux sur lesquels je n'insisterai pas.

Je ne m'étendrai pas non plus sur mes recherches relatives aux Thaliacées, puisque celles-ci n'ont été qu'un complément, aussi bien dans le domaine hématologique que dans celui des organes neuraux, à celles concernant les Ascidies et que j'ai résumées ci-dessus.

2. Recherches sur les Polychètes

(44, 46-51, 60, 66, 75, 85)

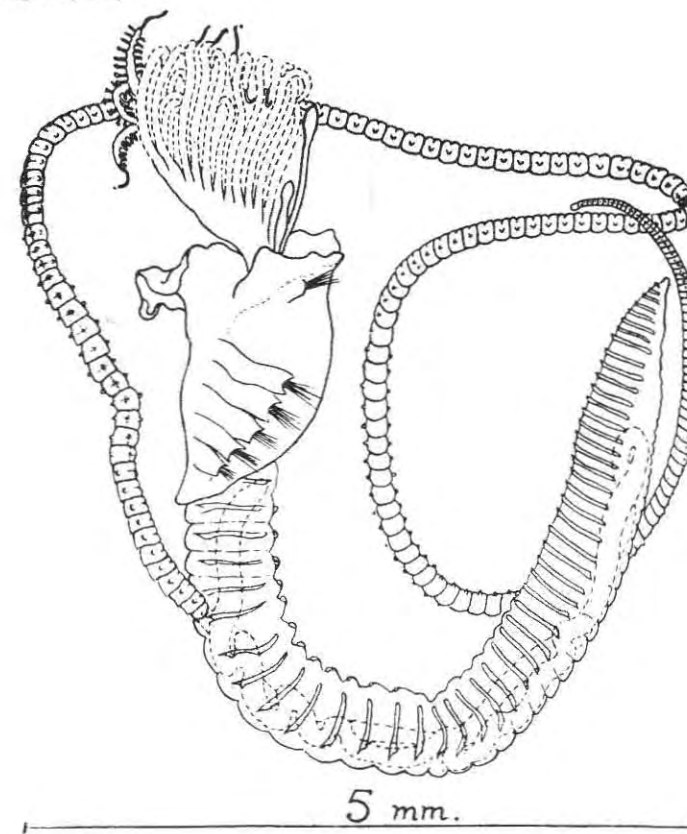


Fig. 18. — *Drilonereis sp. ind.* sur *Protula tubularia* (Montagu). Aspect général. La portion interne du parasite a été figurée en trait interrompu.

Hormis une note sur les particularités de la reproduction dans la région de Marseille de *Perinereis cultrifera* et une autre consacrée à une curieuse Eunicidae appartenant au g. *Drilonereis* et parasite de *Protula tubularia*, tous les travaux concernant la classe des Polychètes sont de faunistique et d'écologie et ne concernent que la Méditerranée. J'ai abandonné mes recherches sur ce groupe en 1956 lorsqu'un de mes collaborateurs a pu prendre la relève.

3. Recherches sur d'autres groupes

Je passerai rapidement sur mes autres publications, assez diverses : — étude histologique de la mésoglée des Alcyonaires ; — étude de la systématique et de la distribution des Notostracés du Maroc ; — étude de la biologie des Pélécy-podes marins commensaux appartenant au genre *Montacuta* ; — études systématiques et de distribution de divers Gastropodes d'eau douce (principalement le g. *Melanopsis*) ; études sur l'alimentation naturelle de la Truite au Maroc, et sur la "maladie des écailles" qui frappe divers poissons Labridae et Sparidae.

Je soulignerai cependant le mémoire (53) que j'ai consacré aux pédicellaires "venimeux" de l'Oursin *Sphaerechinus granularis* du double point de vue de l'histologie et de la physiologie. Le pédicellaire porte en fait deux sortes de glandes : — à venin, dans les mors de la pince, — à mucus, sur le pédoncule. Le rôle des deux types de glandes peut être ainsi schématisé : l'animal dont le contact a provoqué le fonctionnement du pédicellaire se trouve piqué par les mors des valves qui lui injectent le venin des glandes de la tête ; fréquemment, même, il y a autotomie de la tête du pédicellaire et l'appareil d'inoculation reste accroché à la "victime" ; d'autre part, et simultanément, les glandes de la tige émettent leur sécrétion muqueuse et celle-ci, qui devient très visqueuse au contact de l'eau, "englué" littéralement l'animal.

La facilité de l'autotomie de la tête du pédicellaire permet d'étudier la régénération. Celle-ci suit des voies très différentes suivant qu'elle affecte un pédicellaire court, c'est-à-dire chez lequel la tête est très proche des glandes de la tige ou au contraire un pédicellaire long, chez lequel la tige calcaire de soutien, plus développée, augmente la distance qui existe entre les glandes de la tige et les valves. Dans le premier cas l'autotomie est suivie d'une véritable régénération de la tête du pédicellaire avec ses valves munies de leurs pièces calcaires et leurs glandes à venin. Dans le second cas il y a simplement cicatrisation de la tige et on n'observe aucune régénération.

J'ai confirmé et précisé, en utilisant comme matériel d'expérience principalement des Crustacés, l'action paralysante du venin des pédicellaires ainsi que sa thermostabilité. J'ai établi la stabilité du pigment vis-à-vis du froid et des acides minéraux et montré que la précipitation, par divers agents, du pigment et protéines qui y sont liées, laisse intactes les propriétés pharmaco-dynamiques de l'extrait des glandes de la tête.

L'action de l'extrait des glandes de la tête sur la grenouille est faible mais non pas nulle, comme le prétendaient les anciens auteurs. J'ai constaté d'autre part que malgré l'analogie d'effet qui existe entre le venin des pédicellaires et l'actinotoxine des Cnidaires, la sensibilité des Pagures, qui sont immunisés contre cette dernière, reste entière vis-à-vis des extraits des glandes de la tête des pédicellaires.

Enfin, j'ai montré que, contrairement à l'opinion classique, les pédicellaires venimeux sont bien détenteurs d'un pouvoir paralysant propre, dont les pédicellaires non venimeux sont dépourvus. Des extraits préparés à partir de glandes de la tige des pédicellaires venimeux, de pédicellaires ophicéphales et tridactyles, de la glande brune, du liquide ambulacraire, du liquide coelomique, m'ont montré que si tous les tissus de *S. granularis* jouissent d'une certaine toxicité vis-à-vis des Crustacés utilisés comme animaux d'expérience, à poids sec égal, la toxicité de l'extrait des glandes de la tête est 5 à 6 fois plus importante.

TRAITÉS — OUVRAGES — ARTICLES

Mon regretté maître Louis FAGE m'avait demandé d'écrire un précis d'Océanographie Biologique et de Biologie Marine, dont je rédigeai en 1959 le premier volume, paru en 1961 (137), et en collaboration avec L. DEVEZE, le second en 1962, paru en 1963 (144). Compte tenu des progrès extraordinairement rapides de l'Océanographie biologique, cet ouvrage dont le principal mérite est d'être le seul existant en langue française, a beaucoup vieilli ; aussi ai-je dû en réécrire la plus grande partie pour une traduction faite en Yougoslavie et parue en septembre 1971. J'ai, à la demande des éditions Mc Millan de New-York, rédigé un traité très complet que j'ai achevé au milieu de 1970, mais dont la traduction primitivement prévue comme devant être très rapide, me donne actuellement les plus grandes inquiétudes quant au degré d'actualité de l'ouvrage lorsqu'il paraîtra.

A un niveau plus élémentaire, j'ai publié également aux Presses Universitaires de France, en 1965 deux volumes de la collection "Que sais-je ?" (150-151) dont le premier est épuisé et en cours de réédition après actualisation et aux Editions du Seuil un volume d'Océanographie biologique (153) qui a été traduit en espagnol (167) et, après remaniement, en russe (177). Le Professeur Pierre P. GRASSE a bien voulu me confier dans la nouvelle édition de "La vie des animaux", publiée par Larousse le chapitre consacré au peuplement des Océans, ce qui m'a familiarisé avec l'art difficile consistant à exposer de façon aussi attrayante que possible pour un public cultivé l'essentiel d'un sujet donné. Cet exercice salutaire m'a valu d'être sollicité pour de nombreux articles des grandes encyclopédies en cours d'édition dont quatre ont déjà paru (185, 186, 187, 190) et plusieurs autres sous presse ou déjà rédigés.

Je passerai sous silence les autres articles de synthèse que j'ai dû écrire, non de mon propre mouvement mais parce qu'ils m'avaient été demandés. Si j'ai été rebuté initialement par des besognes de cet ordre, j'ai été conduit peu à peu, à accepter celles qui me paraissaient être de ma compétence, car je me suis rendu compte que l'effort d'analyse et de synthèse qu'exigent des écrits de cet ordre comporte une part certaine d'enrichissement personnel.

L'ORGANISATION ET L'EXPANSION DE LA STATION MARINE D'ENDOUME

J'ai dit, dans l'avant propos de la présente notice, ma gratitude vis-à-vis des hommes et des organismes qui m'ont permis de faire de la Station marine d'Endoume un centre de recherche multidisciplinaire. Les activités de la Station marine d'Endoume couvrent l'ensemble des Sciences de la Mer, à l'exception de la dynamique *sensu stricto* et de la géophysique, et l'effectif global de chercheurs de cadres divers, qui dépasse la centaine, est réparti en douze groupes de recherche : – production pélagique ; – distribution pélagique ; – production benthique des fonds meubles ; – substrats rocheux, bioconstruction, biodégradation ; – récifs de coraux et milieux environnants ; – pollution et protection des milieux naturels ; – microbiologie et protophytes ; – biochimie marine ; – physiologie et aquaculture des poissons téléostéens ; – physiologie et aquaculture des crustacés ; – biologie marine générale ; – géologie et sédimentologie. Ces groupes sont implantés soit dans les locaux de la Station marine elle-même (dont la surface a été triplée entre 1958 et 1967), soit dans des locaux du campus universitaire de Marseille-Luminy ; de plus, trois antennes permanentes fonctionnent hors de Marseille, à La Rochelle, à Tuléar (Madagascar), à St. Pierre de La Réunion.

Il est évidemment hors de question de dresser même un bilan sommaire de vingt années d'une œuvre collective qui se traduit, dans l'état actuel par plus d'une centaine de notes et mémoires, chaque année, et qui a produit quelques dizaines de thèses de doctorat ès Sciences et plus de cent thèses de 3^e Cycle, sans compter les mémoires conduisant à d'autres grades ou diplômes.

La Station marine d'Endoume a acquis, grâce à cet effort collectif, une réputation nationale et internationale qui profite à chacun de ses membres, tant par la diffusion de ses publications, qui valent à notre bibliothèque de fructueux échanges, que par les visites de chercheurs étrangers et par les invitations qui sont adressées à nos propres chercheurs.

ACTIVITÉS DE CARACTÈRE INTERNATIONAL

Il est bien certain que je n'entends pas énumérer ici les nombreux congrès ou les nombreuses conférences internationales auxquels j'ai été appelé à participer comme délégué français ou expert de la délégation française, puisqu'il s'agit là d'un choix fait par les autorités françaises : Académie des Sciences, Ministère des Affaires Etrangères, Ministère de l'Education Nationale, etc., et qui se placent donc sur un plan strictement français.

En revanche, il semble qu'on puisse considérer comme du domaine des relations internationales les cas où ma mission a été demandée et très généralement subventionnée, totalement ou partiellement, par un pays étranger ou, et toujours alors totalement, par un organisme de la famille des Nations Unies.

J'ai été envoyé en mission par l'UNESCO (Commission océanographique intergouvernementale) en Tunisie (1962), en Algérie (1964), au Maroc (1966), soit pour participer à des réunions nationales sur l'organisation de la recherche océanographique, soit même pour fournir un plan complet d'organisation de celle-ci. J'ai effectué des missions analogues au Brésil (1960, 1964, 1971) et au Pérou (1967), sur la demande des gouvernements de ces pays.

La F.A.O. a fait appel à moi pour le Symposium sur l'exploitation des profondeurs de la Méditerranée (Rome, 1969), pour le "Working group" de cinq spécialistes consacré aux "Underwater vehicles and habitats" (Rome 1969 et 1970) et surtout pour le groupe restreint d'experts FAO-UNESCO-SCOR, qui a rédigé en 1969 le "Programme de la décennie internationale d'exploration de l'Océan" (Ponza, 1969). Tout récemment (février 1972) la F.A.O m'a demandé de présider le colloque organisé à Athènes sur l'aquaculture méditerranéenne. Au cours de ce colloque, qui a réuni plus de soixante-dix participants, le point des connaissances a été fait sur les problèmes d'aquaculture qui se posent aux pays riverains de la Méditerranée, problèmes qui sont d'un intérêt tout particulier, eu égard à la pauvreté générale des apports de la pêche de cette mer.

J'ai été appelé en 1969 par la Memorial University de St. Jean de Terre-Neuve, comme membre d'un "Expert Advisory group" chargé d'établir le programme de recherches du laboratoire maritime construit par cette Université, et en 1971, comme membre de la commission de cinq spécialistes cooptés par l'Université d'Oslo pour la désignation du titulaire de la chaire de Biologie marine.

J'ai donné des cours à Madagascar, au Brésil, en Israël, à l'Université américaine de Beyrouth et des conférences en Belgique, en Allemagne, en Italie, au Maroc, au Portugal, en Espagne, aux Etats-Unis, au Brésil, au Mexique, en Roumanie, en Bulgarie, en Yougoslavie et en Union Soviétique (sur invitation de l'Académie des Sciences de l'URSS), et ceci, bien entendu, sans préjudice des causeries que j'ai dû faire, à l'occasion de campagnes océanographiques touchant des pays étrangers.

Dix-sept années d'enseignement de l'Océanographie m'ont permis de recevoir de nombreux étudiants étrangers et de conserver avec ceux-ci des rapports suivis qui resserrent ceux que je pouvais avoir avec leurs maîtres et assureront aussi la continuité des liens de la Station marine d'Endoume avec de nombreux pays étrangers, pour le plus grand bien de nos propres chercheurs.

LISTE CHRONOLOGIQUE DES PUBLICATIONS

1937

- 1 – Sur quelques espèces du genre *Montacuta* (Kellyidae). *Bull. Stat. Biol. de Roscoff.*, 28, pp. 1, pl. 3, fig. (Dipl. d'Etudes Supérieures).

1938

- 2 – Sur quelques *Melanopsis* du Maroc. *Bull. Soc. Zool. de France*, t.LXIII, 127-134, pl.
 3 – Sur quelques problèmes de pisciculture marocaine. *C.R. Soc. Se. Nat. du Maroc*.
 4 – Sur une nouvelle espèce marocaine du genre *Anodonta*. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, T.X, N° 4, p. 425-428, 2 fig.
 5 – Compte rendu sommaire d'une mission au Maroc, *Ibidem*, T.X.4.
 6 – Aperçu sur les variations de quelques *Melanopsis* du Maroc. *Journ. de Conch.*, LXXVIII, 9 pp., pl., diagrammes.

1939

- 7 – Contribution à l'étude des *Melanopsis* du Maroc. *Ibidem*, p. 129-162, pl., tableau.
 8 – La Loche de rivière au Maroc. *C.R. Se. Soc. Nat. du Maroc*.
 9 – L'alimentation naturelle de la truite au Maroc. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, T.XI, N° 4, 383-387.
 10 – Contribution à la connaissance des Notostracés du Maroc. *Bull. Soc. Se. Nat. du Maroc.*, T.XIX, 23-32, pl., fig.
 11 – (En collaboration avec Ch. DEVILLERS). Note sur quelques gisements de coquilles fluviatiles du Sahara central. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, XI, N° 5, 4 pp., 3 fig.

1941

- 12 – Les cellules à pigment orangé de la *Ciona*. *C.R. Trav. Fac. Sci. de Marseille*, T.I, N° 4, 2 pp.

1942

- 13 – La tunique de *Halocynthia papillosa*. *Bull. Mus. Marseille*, II (1), p. 51-54, fig.
 14 – Note préliminaire sur un organe nouveau de *Ciona intestinalis*. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, N° 828, p. 1-6, fig.
 15 – Note préliminaire sur l'origine des éléments sanguins chez les Ascidies. *Bull. Mus. Marseille*, II (3), 191-195.

1943

- 16 – Recherches sur le sang et les organes neuraux des Tuniciers (Thèse Paris). *Ann. Inst. Oc.*, XXI, 132 pp., 60 fig.
 17 – Recherches sur *Rhopalea neapolitana*. *Bull. Inst. Oc. Monaco*, 844, 8 pp.

1944

- 18 – Notes anatomiques sur *Rhodosoma verecundum* (Ascidie Phlébobranche). *Ibid.* 857, 8 pp., fig.
 19 – La maladie des écailles chez les Téléostéens de l'Aquarium de Monaco. *Ibid.* 859, 8 pp., fig.

1945

- 20 – Contribution à l'étude des Unionidae de l'Afrique du Nord. *Bull. Muséum Nat. Hist. Nat.*, XVII, 1, 12 pp.
 21 – Remarques sur quelques Ascidies arctiques. *Bull. Inst. Oc. Monaco*, 880, 8 pp., fig.
 22 – Première contribution à l'étude du sang et de la tunique des Didemnidae. *Bull. Inst. Oc. Monaco*, 882, 18 pp., fig.
 23 – Recherches sur l'organe neural des Ascidies Aplousobranches. *Bull. Inst. Oc. Monaco*, 888, 12 pp., fig.

1946

- 24 – Contribution à l'étude du genre *Melanopsis*. *J. de Conch.*, LXXXVI, 109-176, 2 pl., 6 tabl.
 25 – L'organe neural des Polyclinidae. *Bull. Muséum Nat. Hist. Nat.*, XVIII, 69-79, 2 fig.
 26 – Notes de biométrie cellulaire sur le sang, le conjonctif et la tunique d'une Ascidie Aplousobranchie. *Bull. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 10 pp., fig. diagrammes.
 27 – Interdépendance du sang, du mésenchyme et de la tunique chez les Ascidies. *A.F.A. S Nice*, 3 pp.
 28 – Résultats d'une étude biométrique des cellules hémoblastiques des Ascidies. *C.R. Ac. Sc.*, 223, 644-646.
 29 – Etude biométrique de l'origine des cellules à réserve du postabdomen des Polyclinidae. *C.R. Ac. Sc.*, 223, p. 822.
 30 – Origine épocardique des hémohistioblastes chez les Polyclinidae. *C.R. Ac. Sc.*, 223, p. 865.
 31 – Remarques sur le polymorphisme des Ascidies. *C.R. Soc. Biogéog.*, 4 pp.

1947

- 32 – Cours d'Ornithologie à l'école des Gardes-Chasse, I, 50 pp., 6 pl.
 33 – Notes sur le genre *Trididemnum* dans la région de Dinard, accompagnées de remarques sur les organes latéraux thoraciques des Didemnidae. *Bull. Inst. Oc.* 914, 16 pp., fig.
 34 – Recherches sur le sang et la tunique commune des Ascidies composées. (I, Aplousobranchiata-Polyclinidae et Didemnidae). *Ann. Inst. Océan.*, XXIII, 345-473, fig.
 35 – Remarques sur le complexe neuroglandulaire de *Ciona intestinalis* et les propriétés de ses extraits. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, XXIX, 29-34.
 36 – A propos du complexe neuroglandulaire de *Ciona intestinalis*. *Experientia*, III, 8, 6 pp.
 37 – Remarques sur la tunique des Ascidies (résumé de 2 pp.). *Congrès Int. Jeunes Zool. Paris*.

1948

- 38 – (Avec A. TIXIER-DURIVAUULT). Les cellules étoilées de la mésogléa des Alcyonaires. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, XXX, p. 8-15, fig.
- 39 – Etude anatomique et biologique sommaire d'une Ascidie nouvelle de la Manche. *Ibid.*, XXX, p. 27-39, fig.
- 40 – Sur une collection d'Ascidies de la zone intercotidale de Dakar. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, XX, 8 pp., fig.
- 41 – Genèse et régénération de la tunique chez *Clavelina lepadiformis*. *C.R. Ac. Sc.*, 225, p. 1120-1122.
- 42 – Recherches sur la genèse et la régénération de la tunique chez *Clavelina lepadiformis*. *Arch. Anat. Micr. et Morph., Exp.* XXXVII, 30-60, fig., graphiques.
- 43 – (Avec P. RANCUREL). La ponte de *Perinereis cultrifera* dans le Golfe de Marseille. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXIII, 97-100.
- 44 – Recherches sur la genèse et la régénération de la tunique chez *Ciona intestinalis*. *Bull. Inst. Oc. Monaco*, 938, 12 pp., fig.

1949

- 45 – Sur un cas nouveau de parasitisme chez les Polychètes. *Bull. Inst. Oc. Monaco*, 945, 4 pp., fig.
- 46 – Notes sur deux espèces d'Ascidies du Golfe de Marseille. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille* VIII/2, 5 pp., fig.
- 47 – Note préliminaire sur le peuplement ascidiologique de la sous-région mauritanienne. *C.R. Soc. Biogéog.*, 223, p. 3-6.
- 48 – Contribution à l'étude des Ascidies de la côte occidentale d'Afrique. *Bull. Inst. Fr. Afrique Noire*. Nlle série, t.XI, 1-48, fig.
- 49 – (Avec J. PICARD). Notes sommaires sur le peuplement des grottes sous-marines du Golfe de Marseille. *C.R. Soc. Biogéog.*, t.227, 17-21.
- 50 – Annélides Polychètes récoltées en Méditerranée occidentale par le "Président Théodore Tissier" (Juin 1949). *Rev. Trav. Off. Sc. Techn. Pêches Marit.*, 4 pp.
- 51 – Ascidies récoltées en Méditerranée occidentale par le "Président Théodore Tissier". *Ibidem.*, 2 pp.

1950

- 52 – Recherches sur les pédicellaires venimeux de *Sphaerechinus granularis*. *Arch. Zool. Exp. et Gén.* (Notes et Revue). T.86, 118-136, fig.
- 53 – Expériences d'ovariotomie chez *Ciona intestinalis*. *C.R. Ac. Sciences*, 230, 1616-1617.
- 54 – Effets de l'ovariotomie sur la gonade mâle de *Ciona intestinalis*. *Ibidem.*, 230, 1796-1798.
- 55 – (Avec J. PICARD). Notes sur les fonds coralligènes de la région de Marseille. *Arch. Zool. N et R.*, 88, 14 pp., 1951.

1951

- 56 – Existence d'une corrélation humorale entre l'ovaire et le testicule de *Ciona intestinalis*. *C.R. Ac. Sc.*, 233, 274-275.
- 57 – Nos Herbiers (Vues sur l'évolution récente des Herbiers du Golfe de Marseille). *Marine* 51 (n° 9) 4 pp.
- 58 – Notes sur les fonds de Gravelle . . . etc. (journées d'Etudes Méditerranéennes – Banyuls Mai 1951). *Vie et Milieu*, Suppl. 1952, 8 pp.
- 59 – Notes sommaires sur la répartition des Annélides Polychètes dans la région de Marseille. *Idem. Ibidem.* 13 pp.

- 60 – (Avec J. PICARD). Nouvelle carte des fonds côtiers du Golfe de Marseille. *Idem. Ibidem.*, 7 pp. carte.
- 61 – Nouvelle contribution à l'étude des Ascidies de la Côte Occidentale d'Afrique. *Bull. I.F.A.N.*, XIII, 15 pp., fig.
- 62 – (Avec R. AMAR et J. PICARD). Compte-rendu préliminaire d'un voyage zoologique sur les côtes de Corse. *Bull. Inst. Océanog. Monaco*, 1007, 22 pp., carte.

1952

- 63 – Recherches sur le cycle sexuel de *Ciona intestinalis*. *Arch. Anat. Microscop. et Morph. Exp.*, 41, 2, 30 pp., pl.
- 64 – Sur quelques Ascidies récoltées aux Iles Kerguelen par le Dr. ARETAS. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, XXIV, 2, 6pp., fig.
- 65 – (Avec J. PICARD). Les Corniches calcaires d'origine biologique en Méditerranée Occidentale. 31 pp., fig. *Rec. Trav. St. Mari. d'Endoume*, 4 (1).
- 66 – Annélides Polychètes de la Roche Littorale de Corse. *Ibidem.*, 6 (2).
- 67 – Ascidies de la Roche Littorale de Corse. *Ibidem.*, 6 (2).

1953

- 68 – Note sur deux Ascidies nouvelles récoltées dans la zone intercotidale du Sénégal. *Bull. I.F.A.N.*, XV, 3, 1002-1011.
- 69 – Les formations détritiques infralittorales issues des Herbiers de Posidonies. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 9, 29-38.
- 70 – Remarques systématiques et biologiques sur deux espèces de Clavelinidae de la région de Marseille. *Ibid.*, 9, 67-72.
- 71 – Protection des Herbiers de Zosteracées de la Méditerranée. *Cons. Gen. Pêches. FAO. C.R. Ass. 1953*, 277-278.

1954

- 72 – (Avec J. PICARD). Bionomie en fonction de la géomorphologie dans la région de Cassis (B. du Rh.). *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 13 (8), 3-7.
- 73 – (Avec J. PICARD). Note sur les fonds détritiques à *Leptometra phalangium* et *Dentalium panormum*. *C.R. Ac. Sc.*, 238, 1252-1254.
- 74 – Considérations sur le fonctionnement ovarien chez *Ciona intestinalis*. *Arch. Anat. Micr. et Morph. Exp.*, 43, 1, 58-78.
- 75 – Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la Méditerranée occidentale. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 13 (8), 83-154.
- 76 – Contribution à l'étude des Ascidies de Tunisie. *Bull. St. Oceanogr. Salammbô*, 49, 20pp.
- 77 – (Avec A. BRIAN). Recherches récentes sur les invertébrés benthiques de la Méditerranée et de l'Adriatique. *Rapp. P.V. Comm. Int. Expl. Sc. M. Médit.*, XII, 143-162.

1955

- 78 – (Avec J. PICARD). Biotopes et biocoenoses de la Méditerranée occidentale comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique nord-oriental. *Arch. Zool. Exp. Gen.* 92, 1, 1-71.
- 79 – (Avec J. PICARD). Observations biologiques effectuées avec le bathyscaphe FNRS 3, *C.R. Ac. Sc.*, 240, 2255-2257.

- 80 – (Avec J. PICARD). Observations biologiques effectuées au large de Toulon avec le bathyscaphe FNRS 3 de la Marine Nationale. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 1061.
- 81 – (Avec J. PICARD). Aperçu préliminaire sur la campagne de recherches benthiques effectuées par la Calypso sur le seuil Siculo-Tunisien. *Rapp. P.V. Comm. Intern. Expl. Sc. M. Médit.* (Monaco), Vol. XI.
- 82 – Sur une Ascidie nouvelle récoltée dans la gravelle de Castiglione. *Bull. St. Centr. Aquic. et Pêche Castiglione*, NS. 7, 4 pp.

1956

- 83 – (Avec J. PICARD). Considérations sur l'étagement des formations benthiques. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 18 (11).
- 84 – (Avec J. PICARD). Recherches sur les peuplements benthiques du seuil Siculo-Tunisien. Result. Scient. Camp. Calypso II in *Ann. Inst. Oc.*, 32, 233-264.
- 85 – Etudes sur l'ilot du Grand Cougloué. 6. Annélides Polychètes. *Ibid.*, 227-230.
- 86 – Etudes sur l'ilot du Grand Cougloué. 7. Ascidies. *Ibid.*, 231-232.
- 87 – Etudes sur le seuil Siculo-Tunisien. 2. Ascidies. *Ibid.*, 265-304.
- 88 – Ascidies récoltées dans les parages des Baléares par le "Professeur Lacaze Duthiers". 1^e Partie Majorque à Minorque. 10 pp. in : *Vie et Milieu*, suppl. 1956.
- 89 – Origine et affinités du peuplement en Ascidies de la Méditerranée. *Rapp. P.V. Comm. Intern. Expl. Scient. M. Médit.*, (XIII) (6 pp.).
- 90 – Remarques sommaires sur l'emploi du bathyscaphe pour les investigations biologiques, d'après les résultats de 9 plongées en Méditerranée et en Atlantique. *Ibid.* (XIII, 5 pp.).
- 91 – (Avec A. BRIAN). Rapport du Comité Benthos. *Ibid.*, XIII, 101-114.
- 92 – (Avec J. PICARD). Nouvelles observations biologiques effectuées avec le bathyscaphe FNRS 3 et considérations sur le système aphotique de la Méditerranée. *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, 1075.
- 93 – (Avec J. PICARD). Note préliminaire sur les résultats de la campagne de recherches benthiques de la Calypso dans la Méditerranée nord-orientale. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 18 (11), 10 pp.
- 94 – (Avec J. PICARD). Considérations sur l'étagement des formations benthiques. *Ibid.*, 18 (11), 16 pp.

1957

- 95 – Le problème de l'étagement des formations benthiques. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 21 (12).
- 96 – Essai de classement des communautés marines benthiques du Globe. *Ibid.*, 22 (13).
- 97 – Ascidies récoltées sur les côtes méditerranéennes d'Israël. *Bull. Res. Council Israël*, Vol. 7 B, n° 3-4, 143-150.
- 98 – Ascidies récoltées dans la baie de Haïfa. *Bull. Res. Council Israël*, Vol. 7B, n° 3-4, 151-164.
- 99 – Ascidies récoltées dans les parages de Baléares par le "Professeur Lacaze-Duthiers". 2^e Partie : Iviza et San Antonio. *Vie et Milieu*, Suppl. n° 6.
- 100 – (Avec G. HOUOT). Science goes deep. *Sea frontiers (Bull. Intern. Oceanogr. Found)*. 3 – 2.
- 101 – (Avec J. PICARD et M. RUIVO). Résultats de la campagne de recherches du bathyscaphe FNRS 3 sur les côtes du Portugal. *Bull. Inst. Ocean. Monaco*, 1092.
- 102 – (Avec R. MOLINIER). Compte rendu du colloque tenu à Gênes par le Comité "Benthos" de la C.I.E.S.M.M. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 22 (13).
- 103 – (Avec J. PICARD). Faunes "froides" et faunes "chaudes" de la Méditerranée quaternaire. *Rapp. P.V. Comm. Int. Expl. Sc. M. Méditerranée*, XIV.

1958

- 104 – Nouvelles plongées du bathyscaphe FNRS 3. *Ann. Biol. Cons. perm. Intern. Expl. Mer* (Copenhague). XIII, 126 sq.
- 105 – Trois plongées dans le canyon du Cap Sicié effectuées avec le Bathyscaphe FNRS 3 de la Marine Nationale. *Bull. Inst. Ocean. Monaco*, 1115.
- 106 – Le benthos du système bathyal de la Méditerranée. Plongées en bathyscaphe et pêches profondes. *Colloque du Comité Belge d'Océanographie*, (février 1958), 175-186.
- 107 – Images de quelques communautés marines benthiques de la Méditerranée (Conférence). *Bull. Soc. Zool. Fr. février 1958*, LXXXIII, 4, 358-366.
- 108 – Les études de bionomie benthique méditerranéenne et leurs incidences générales. Symposium franco-belge sur l'Ecologie. Bruxelles – Mai 1958. *Bull. Soc. Roy. Zool. Belgique*, LXXXIX (1), 171-181.
- 109 – Plongées biologiques en Bathyscaphe. *XVth International Congress of Zoology*. Londres 1958.
- 110 – Remarques générales sur un ensemble de quinze plongées effectuées avec le bathyscaphe FNRS 3. *Ann. Inst. Océanogr.*, 35 (4), 259-286.
- 111 – Deux plongées biologiques dans l'Océan Pacifique avec le Bathyscaphe FNRS 3 *C.R. Ac. Sc.*, 247, 757-759.
- 112 – Résultats scientifiques de la campagne du N.R.P. "FAIAL" (1957) – fasc. I. Aperçu bionomique sur les communautés benthiques des côtes Sud du Portugal – p. 1-35 (Lisbonne – Gabinete de Estudos das Pescas).
- 113 – (Avec J. PICARD). Recherches sur les peuplements benthiques de la Méditerranée nord-orientale. (Résultats scientifiques Camp. Calypso t.III) in *Ann. Inst. Ocean.*, 34, 213-292.
- 114 – (Avec J. PICARD). Stoicheia Benthikès Thalassias Bionomias Tès Mesogeion. *Thalassina Phylla*. T. II. 4.
- 115 – (Avec J. PICARD). Manuel de Bionomie Benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 23 (14).
- 116 – Un précurseur de l'étude du benthos de la Méditerranée : Louis Ferdinand, comte de Marsilli (Cong. Inter. Hist. Oceanogr.). *Bull. Inst. Oc. Monaco*, N° Spécial 2, 259-276.
- 117 – Rapport du Comité "Benthos". *Rapp. P.V. Comm. Intern. Expl. M. Médit.*, XIV, 403-422.

1959

- 119 – Rapport sur les travaux récents concernant le benthos méditerranéen. *Rapp. P.V. Comm. Int. Expl. Scient. M. Médit.*, XVI, 375-424.
- 119 – Compte rendu sur la situation actuelle du projet d'étagement des formations benthiques, élaboré par le Comité "Benthos". *Ibid.*, XVI, 4 pp.
- 120 – Deux plongées au large du Japon avec le Bathyscaphe français FNRS 3., *Bull. Inst. Ocean. Monaco*, 1134, 18 pp., fig., pl.
- 121 – Note sur deux Ascidies des côtes de Provence, dont une nouvelle pour la Méditerranée et la faune de France. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 26 (16), 2 pp.
- 122 – Contribution à la connaissance des Polychètes benthiques des profondeurs de la Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume.*, 26 (16), 34 pp.
- 123 – Observations sur les sédiments à partir du bathyscaphe FNRS 3 ou par photographies profondes. *First Int. Oceanographie Congress. New-York.*, 480 (résumé).
- 124 – Le Bathyscaphe, instrument d'investigation biologique des mers profondes. *First Internat. Oceanographic Congress. New-York.*, 482 (résumé).

- 125 – Ascidies récoltées sur les côtes d'Algérie par le "Prof. Lacaze-Duthiers". *Vie et Milieu*, X, 2, 5 pp.
- 126 – Le Bathyscaphe français FNRS 3 à l'avant-garde de l'exploration directe des grands fonds sous-marins. *Rev. Gen. Sciences*, LXV, 9-10, (1958).
- 127 – V^e Campagne de recherches benthiques (Mer d'Alboran et Baie Ibéro-marocaine) – II Ascidies – *Result. Scient. Camp. "Calypso"*, T.IV (Ann. Inst. Ocean. -37, 295-314).
- 128 – (Avec J. PICARD). On the vertical distribution of benthic communities. *First Intern. Oceanographic Congress*, New-York, 349.
- 129 – (Avec J. PICARD). Origin, distribution and recent alterations in the Mediterranean benthic fauna. *First Intern. Oceanographic Congress*, New-York, 288, (abstract).
- 130 – (et al.). Coraux profonds et thanatocoenoses quaternaires en Méditerranée. Colloque CNRS (1958) "Topographie et géologie des profondeurs océaniques". p. 185-192.
- 1960**
- 131 – Observation en bathyscaphe de l'instabilité des vases bathyales méditerranéennes. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 29 (17).
- 132 – Le bathyscaphe instrument d'investigation biologique des mers profondes. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 32 (20), 17-24.
- 133 – Observations sur les sédiments à partir du bathyscaphe FNRS 3 ou par photographies profondes. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 32 (20), 25-28.
- 134 – La "Soucoupe Plongante" engin de prospection biologique sous-marine. *Deep sea research*, vol. 7, (1) : 208-214.
- 135 – Sur une collection d'Ascidies de la côte Israélienne de la Mer Rouge. *Bull. Sea Fish Res. Stat.*, Haïfa, (30) : 39-47.
- 136 – (Avec J. PICARD). Origine, distribution et modifications récentes du peuplement de la Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 32 (20) : 29-34.
- 1961**
- 137 – Océanographie biologique et biologie marine. T.I : La Vie Benthique. – Paris, Presses Universitaires de France, 1961, 541 p., 35 fig. (Collection Euclide).
- 138 – L'étagement des formations benthiques du système littoral. Colloque Intern. Ecologie de la zone littorale. Naples, juillet 1961. *Publ. Staz. Zool. Napoli*.
- 139 – (Avec E. NONATO). Observations sur quelques peuplements intertidaux de substrat dur dans la région d'Ubatuba (Etat de Sao Paulo). *Cahiers Biol. Mar.*, T.II.
- 140 – (et al.). Etude directe des fonds des parages de Marseille de 30 à 300 m avec la soucoupe plongeante Cousteau. *Bull. Inst. Oc. Monaco*, 1206, 16 pp.
- 1962**
- 141 – Rapport sur les travaux récents concernant le benthos de la Mer Méditerranée et de ses dépendances. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Int. Expl. Scient. Mer Médit.* (Monaco, 1960) Vol. XVI (paru 1962).
- 142 – (Avec J. PICARD). Aperçu sommaire sur les peuplements marins benthiques entourant l'île de Port Cros. *Colloque de la Soc. Nation. Protect. Nature*, Port Cros, 11-13 mai 1962.
- 1963**
- 143 – Rapport du Comité "Benthos". *Rapp. P.V. Cons. Intern. Expl. Scient. Mer Médit.*, (Monaco 1962). Vol. XVII, (2), 35-77.

- 144 – (Avec L. DEVEZE). Océanographie Biologique et Biologie Marine. T.II. La Vie Pélagique. Paris, Presses Universitaires de France. 514 pp.
- 145 – (Avec J. PICARD). Note préliminaire sur le benthos littoral de la région de Tuléar (Madagascar). *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, fasc. h.s. n° 1 (Trav. St. Mar. Tuléar) 146-152.
- 146 – (Avec J. PICARD et A. LABAN). La photographie sous-marine profonde et son exploitation scientifique. *Bull. Inst. Ocean. Monaco*, n° 1258.
- 1964**
- 147 – (Avec J. PICARD). Nouveau manuel de Bionomie Benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 47 (31) : 5-137.
- 148 – Réflexions sur les rapports entre l'écologie et la paléocéologie marines. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1 : 51-68.
- 149 – Les bathyscaphes dans l'exploration des mers profondes. *Sciences*, 29 : 34-40.
- 1965**
- 150 – La Vie dans les Mers. Coll. "Que sais-je ?". Paris, P.U.F. n° 72, 128 pp.
- 151 – La découverte des Mers. Coll. "Que sais-je ?". Paris, P.U.F. n° 299, 128 pp.
- 152 – Rapport du Comité "Benthos". *Rapp. P.V. Comm. Intern. Expl. Scient. M. Médit.*, XVIII (2) : 35-68.
- 1966**
- 153 – La Vie dans les Océans. Coll. "Rayon de la Science". Ed. du Seuil, 190 pp.
- 154 – Réflexions sur la structure des peuplements benthiques. *2nd Intern. Oceanogr. Congress Moscou*, 1966, (Résumé) p. 282.
- 155 – L'exploitation des ressources alimentaires des Océans : production et aquiculture des fonds marins. *Le Progrès scientifique*, n° 96, pp. 49-56.
- 156 – L'apport des bathyscaphes à l'exploration biologique des mers profondes. *Bull. Ass. Fr. Et. Grandes prof. Ocean.*, n° 4, p. 5-8.
- 157 – Politique française de l'Océanographie. *Atomes*, 237, 245-254.
- 158 – Techniques de l'Océanographie : le Mésoscaphe. *Science*, 41, 23-29.
- 159 – Aperçu sur les résultats de deux plongées effectuées dans le ravin de Puerto-Rico par le bathyscaphe "Archimède". *Deep Sea Research*, 12, 883-91.
- 160 – Le rôle de la prospection sous-marine autonome dans les recherches de biologie marine et d'Océanographie biologique. *Experientia*, 22, 417-424.
- 1967**
- 161 – Les biocoenoses benthiques dans le système phytal. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 58 (42) : 3-114.
- 162 – Benthonic zonation in *Encyclopaedia of Oceanography*. R. Fairbridge ed., 128-132.
- 163 – The Mediterranean benthos. *Oceanogr. & mar. biol.* (Ann. Rev.), 5 : 449-534.
- 164 – Tchelovek pod vodnoï. *Kultura i Zhizni* (Moscou), 9 : 33-35.
- 165 – Sokratit rasstojainja mezhdou naukami. *Priroda* (Moscou), 1967, 8, 23.
- 166 – Exploring by bathyscaph. *Science Journal*, 3, 4 : 74-78.

1968

- 167 – La première campagne combinée "Archimède" – "Jean-Charcot" dans les eaux de Madère. *Journal de l'année*. Ed. Larousse. 245-247.
- 168 – La Vida en el Oceano (trad. A. Ribera). Ed. Martinez Roca. Barcelona, 192 pp.
- 169 – Remarques sur les conditions des recherches scientifiques à bord du bathyscaphe Archimède. *Ann. Inst. Oc.*, XLVI, 1, p. 3-4.
- 170 – Observations effectuées à bord du bathyscaphe "Archimède" dans la fosse située au S.W. de l'île de Sapienza (Mer Ionienne). *Ibid.* XLVI, 1 : 41-46.
- 171 – Rapport du Comité "Benthos" in *Rapp. P.V. Comm. Intern. Expl. Scient. M. Médit.*, XIX (2) : 35-75.

1969

- 172 – Le peuplement des Océans. in : *La Vie des animaux*, sous la direction de P.P. Grassé, Vol. I, p. 339-400.
- 173 – L'Océanographie, espérance du XXI^e Siècle. *Rech. et Progrès Scient.*, 1968, p. 63-80.
- 174 – Rapport du Comité "Benthos". *Rapp. P.V. Comm. Intern. Expl. Scient. M. Médit.*, XIX (2) : 35-75.
- 175 – L'avenir de l'aquaculture marine. *Science et Vie*, n° h.s., 100-111.
- 176 – "Trottoirs" in *Encyclopaedia of Geomorphology*. Ed. R. Fairbridge, 1173-74.
- 177 – Zhizny v Okeana (Trad. Andrès et Streltova). *Gidrometeorologiticheskoié Izdatel'svo* (Leningrad). 288 pp.
- 178 – La recherche océanographique dans le monde moderne. *La Vie Médicale*, N° h.s., mai 1969, p. 7-9.
- 179 – K voprosu o strukture bentosyh soobchestchv. in *Osnovye problemy Okeanologii*. (Akad. Nauk SSSR. Inst. Okeanol), p. 157-163.
- 180 – Réflexions sur la structure trophique des édifices récifaux. *Marine Biology*. 3.3. 227-232.

1970

- 181 – (Avec G. BELLAN). Etat général des pollutions sur les côtes méditerranéennes de France. *Quaderni Civ. Staz. Biol. Milano*, 1 : 36-65.
- 182 – Production marine et exploitation de la matière vivante. *Bull. Soc. Ecol.*, 3, 5pp.
- 183 – Aperçu général sur l'exploitation de la matière vivante. *Journées d'Exploitation des Océans du Centre de perfectionnement technique* (Nantes 1969), 5pp.
- 184 – Réflexions sur l'aquaculture. *Journ. Marine Marchande*, n° spéc. Océanologie, 1970, 3 pp.
- 185 – "Vie Benthique" in *Encyclopaedia Universalis*, p. 161-165.

1971

- 186 – Courants marins. in *Encyclop. Intern. Sc. et Techn.*, 818-825.
- 187 – Ecosystèmes marins. *Ibid.*, 729-733.
- 188 – (Avec G. BELLAN). Aperçu sur l'influence des pollutions sur les peuplements benthiques. *Conf. Technique FAO. Pollution des Mers* (Rome, déc. 1970) (sous presse, 25 pp. environ).
- 189 – (Avec G. BELLAN). La pollution dans le bassin méditerranéen : quelques aspects en Méditerranée nord-occidentale et en Haute-Adriatique. *Ibid.* (sous presse, 7 pp).
- 190 – Article "Littoral" in *Encyclopaedia Universalis*, Vol. 10, p. 14-16.

- 191 – Considérations sur la dynamique des communautés benthiques. VIth European Symposium Marine Biology. Rovinj. september 1971 (sous presse, environ 40 pp).

1972

- 192 – Observations effectuées dans les parages de Madère au cours de deux plongées du bathyscaphe "Archimède". – 10 pp, 1 pl. *Publ. CNEXO, Sér. Rapp. Scient. & Technique*, 1972 (s.p.).
- 193 – (Campagne du bathyscaphe "Archimède" aux Açores, 1969). Observations faites au cours des plongées 12, 13, 14 (12 pp.). *Publ. CNEXO, sér. Rapp. Scient. et Techn.*, 1972 (s.p.).
- 194 – Clefs pour l'Océanographie. – Ed. Seghers, Paris, 1972, 222 pp.
- 195 – Oceans et Mers. – in *Encyclopaedia universalis*, p. 1067-1083.
- 196 – Considerações científicas e técnicas sobre o projeto Cabo Frio. *Publ. 057, Inst. Pesquisas da Marinha do Brasil*, 1972, p. 1-10.

IMPRIMERIE LOUIS-JEAN

Publications scientifiques et littéraires

TYPO - OFFSET

05 - GAP - Téléphone 14 23

Dépôt légal 215 - 1972