

A. T. Zichew
A. M. c
A

Vie Milieu, 1972-73, Vol. XXIII, fasc. 1, sér. B, pp. 101-142.

LES CANYONS SOUS-MARINS
DE LA MER CATALANE
LE RECH DU CAP
ET LE RECH LACAZE-DUTHIERS
IV — ÉTUDE SYNÉCOLOGIQUE DES PEUPEMENTS
DE MACROFAUNE BENTHIQUE

par D. REYSS

Centre Océanologique de Bretagne, 29 N - Brest
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-mer

SOMMAIRE

L'auteur étudie les relations entre les différents peuplements de macrofaune benthique existant dans deux vallées sous-marines de la mer catalane. En replaçant ces peuplements dans un système d'étagement benthique, l'auteur insiste plus particulièrement sur le niveau de transition entre le système phytal et le système aphytal et propose la création d'une *marge de contact bathylittorale* définie selon des critères faunistiques.

INTRODUCTION

Dans trois publications antérieures, nous avons exposé successivement : la topographie et la bathymétrie des rechs, ces deux vallées sous-marines qui entaillent le plateau continental de la mer catalane (REYSS, 1969*b*), la sédimentologie (GOT, MONACO et REYSS, 1969) et la description des peuplements de macrofaune benthique (REYSS, 1971). Le présent travail est l'étude synécologique de ces peuplements à partir des résultats déjà publiés, descriptions des phénomènes et des faunes présentes dans ces canyons.

MÉTHODES

Si de nombreux travaux d'écologie benthique ont été faits à ce jour, et en de nombreux points du globe, nous avons choisi comme études de référence et de comparaison, les travaux de trois auteurs : PICARD (1965) dont l'étude sur les biocénoses benthiques de la région de Marseille couvre le plateau continental et en partie le talus bathyal, GLEMAREC (1969) dont le travail couvre le plateau continental du Golfe de Gascogne ce qui permet une comparaison utile avec l'Atlantique proche, et GUILLE qui a spécialement étudié les Communautés benthiques du plateau continental catalan que les rechs bordent à l'Est.

En plus de raisons géographiques, nous avons retenu ces auteurs (et en particulier les deux premiers) pour des raisons techniques : leur travail comme le nôtre ayant été réalisé au moyen de dragages, ainsi qu'une partie de celui de GUILLE, l'essentiel des prélèvements de cet auteur ayant été faits à la benne.

Nous avons utilisé, dans la description des peuplements les coefficients suivants :

— *Fréquence* : pourcentage des prélèvements où une espèce a été récoltée par rapport au nombre total de prélèvements faits sur un peuplement donné.

— *Dominance moyenne* : somme des dominances d'une espèce donnée divisée par le nombre de prélèvements où cette espèce a été récoltée.

Ces coefficients sont ceux qu'a utilisés GLEMAREC et diffèrent de ceux qu'utilise PICARD qui sont :

— *l'Abondance* : nombre d'individus vivants d'une espèce dans un volume donné de sédiment.

— *la Dominance moyenne* : dominance calculée à partir de 10 prélèvements d'un volume donné ou ramenés à un volume particulier dit *volume minimum*.

— Ce volume minimum est « la plus petite quantité de sédiment qu'il est nécessaire de trier pour obtenir la quasi totalité des espèces vivant *normalement* dans le biotope » (PICARD, 1965, p. 10). Ce volume minimum étant atteint « à partir du moment où la continuation du tri d'une plus grande quantité de sédiment n'apporte plus que loin en loin des espèces non encore présentes dans le début du tri » (ibid).

Enfin ces prélèvements de 10 « volumes minimum » doivent être faits, selon la méthode de PICARD, à l'intérieur d'un *volume homogène apparent*, notion qui ne nous a pas semblé coïncider avec une réalité dans les peuplements des rechs (mis à part peut-être la vase profonde).

Enfin les faunes profondes sont souvent caractérisées par un nombre assez élevé d'espèces représentées par un petit nombre d'individus.

L'adoption du « volume minimum » de PICARD (50 dm³) nous aurait alors conduit :

— soit à ne pas trouver une grande partie des espèces qui vivent

normalement sur un fond, mais en petit nombre et qui ne participent pas à la définition théorique de PICARD;

— soit, et en raison de cette particularité des faunes profondes, à adopter un volume minimum beaucoup plus important que les 50 dm³ de PICARD.

Le travail de PICARD avait l'avantage de s'appuyer sur une longue tradition de l'Ecole d'Endoume, sur des fonds dont l'auteur connaissait de longue date l'inventaire, alors que notre étude s'est faite sur un terrain encore mal connu et dont le seul inventaire faunistique remontait à 1895 par PRUVOT.

Pour passer de l'échelle d'un peuplement à celle de l'ensemble des peuplements nous avons continué à utiliser des coefficients identiques à ceux de GLEMAREC (1964).

La présence P : coefficient qui permet de comparer les fréquences d'une même espèce dans différents peuplements quand les nombres des prélèvements sur chaque milieu sont très différents. Ce coefficient P revient, en fait, à distribuer 100 individus d'une espèce dans les différents peuplements en fonction de l'affinité de l'espèce pour chacun d'entre eux.

Pour une espèce A, dans un peuplement 1, la présence PA1 est le rapport de la fréquence FA1 à la somme des fréquences de A dans les peuplements 1, 2, 3,... n, où elle est présente :

$$PA1 = \frac{FA1}{FA1 + FA2 + FA3 + \dots + FAn}$$

La dominance moyenne : somme des dominances d'une espèce, divisée par le nombre de prélèvements où cette espèce a été récoltée dans ce milieu. Cette dominance moyenne, différente donc de celle de PICARD, permet dans une certaine mesure de compenser les inégalités de travail d'une drague.

Enfin le produit DP (dominance \times présence) qui montre pour chaque espèce l'importance réelle qu'elle a dans un peuplement.

Nous avons choisi, dans chaque peuplement, pour faire l'étude de synthèse écologique, les espèces dont les dominances cumulées représentaient 50 % de l'ensemble du peuplement, en les classant par ordre de dominance décroissante.

Enfin nous avons classé ces espèces, selon un système voisin de celui de PICARD, en :

— *espèces caractéristiques exclusives* : pratiquement limitées à un peuplement, elles sont, quand on les rencontre, accidentelles dans les autres peuplements avec une dominance inférieure à l'unité.

— *espèces préférentielles* : ont une dominance moyenne dans un peuplement au moins double de la valeur qu'elles ont dans les autres peuplements, où elles sont alors *accompagnatrices*.

Ces dernières étant à leur tour classées en certaines catégories indiquant que leur présence est intimement liée à un facteur édaphique, essentiellement la granulométrie : vasicoles, mixticoles, sabulicoles, etc.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

L'interprétation des résultats, c'est-à-dire, l'analyse des tableaux de coefficients, le classement des espèces selon des critères de fidélité ou dimensionnels, l'analyse du sédiment et de sa granulométrie, la variation de profondeur, conduisent les différents auteurs à définir un certain nombre d'entités.

a) Pour PICARD : « il devient possible (à ce stade) d'envisager la description et la délimitation *qualitative* précise de la *biocénose* telle qu'elle fut définie par MOBIUS, précisément d'après un groupement d'espèces marines benthiques », — et l'auteur cite la définition de MOBIUS (1877) : « Groupement d'êtres vivants correspondant par sa composition, par le nombre des espèces et des individus, à certaines conditions moyennes du milieu, groupement d'êtres qui sont liés par une dépendance réciproque, et se maintenant en se reproduisant dans un certain endroit de façon permanente ».

b) GLEMAREC isole un certain nombre « d'unités de peuplement » et cherchant à situer ces « unités » par rapport aux notions de biocénose ou de communauté il adopte les définitions suivantes : « Une communauté est un ensemble de populations diverses entremêlées (donc un mélange d'individus d'espèces différentes) rassemblées sur une surface donnée à un moment donné ».

« La biocénose est un ensemble de phytocénose, zoocénose, micro-biocénose et mycocénose colonisant un endroit déterminé » selon DUVI-GNAUD (LAMOTTE et BOURLIÈRE), 1957.

Et GLEMAREC dit alors : « les unités de peuplement décrites ne peuvent donc être que des *communautés* ».

GUILLE enfin isole aussi des communautés, adoptant la définition de BODENHEIMER (1958) : « a combination of animals, recurring in an approximately similar composition, with regard to the dominant and characteristic species at least, whenever similar ecological conditions exist within the same zoogeographical region ».

Pour GUILLE cette notion ; « a le mérite de correspondre aux méthodes d'étude et d'expression des résultats. Elle introduit l'idée d'une certaine structure qualitative et quantitative du groupement animal et précise la dépendance de celui-ci vis-à-vis du milieu ».

Pour ces trois auteurs, les termes de biocénose et de communauté recouvrent sensiblement le même concept. La notion de biocénose mettant en avant une idée d'interdépendance entre les espèces, est un concept « idéal » difficile à atteindre, alors que la communauté dans la définition de laquelle entrent des critères quantitatifs statistiques est plus facilement matérialisable. Certes les *biocénoses* de PICARD, les *Unités de peuplement* de GLEMAREC et les *Communautés* de GUILLE correspondent à un même concept. Mais elles sont des descriptions de peuplements délimités par un certain nombre de critères qualitatifs ou quantitatifs, dans un endroit donné à un moment donné.

Nous sommes loin de la notion de biocénose de MOBIUS, ou de celle de communauté de PETERSEN (1913-1918). Et si THORSON (1957) pose la question : « Are the PETERSEN communities nothing more than descriptive statistical units or are they also to be regarded as ecological units, i.e. biocenoses ? », c'est qu'il voit dans ces communautés de PETERSEN une notion *dynamique* de transformation de la matière vivante, de transfert d'énergie dans l'espace et le temps au sein de la communauté, loin de la seule description *statique* d'unités statistiques, notion qui est aussi incluse dans la définition de MOBIUS : « êtres vivants liés par une *dépendance* réciproque, et se maintenant en se reproduisant... » (le but de PETERSEN était essentiellement de définir la quantité de matière vivante disponible donc consommable), c'est dépasser la notion de *biomasse* pour atteindre celle de *production*.

Et THORSON le sait bien, qui utilise l'étude de l'écologie larvaire pour compléter la délimitation de ses communautés.

Ces communautés de PETERSEN ou de THORSON, ces Biocénoses de MOBIUS correspondent à une tranche horizontale (la macrofaune benthique) du grand ensemble de la « communauté biotique marine » (ODUM, 1959) ensemble vertical qui va de la surface au fond en englobant toute la colonne d'eau, ensemble défini par sa structure trophique et par le transfert d'énergie à travers lui (FAGER, 1963, mais aussi HEDGPETH, 1957; MARE, 1942). Cet ensemble théorique étant trop difficile à étudier, il a été divisé en tranches par les écologistes marins (phytoplancton, zooplancton, poissons bathypélagiques, macrofaune benthique, méiofaune benthique, etc.) dans toutes ces tranches se retrouve la notion de transfert d'énergie au sein de la structure trophique, notion inséparable de celle de communauté ou de biocénose.

Certains auteurs ont voulu faire une opposition *biocénose* contre *biotope* et décrire des « communautés » à partir des seuls critères d'environnement : LINDROTH (1935) et N.S. JONES (1950) les critères animaux étant uniquement statistiques et secondaires. Mais comme le disent PÈRÈS et PICARD (1964) : « la notion de biocénose est inséparable de celle de biotope ». C'est aussi la position de BODENHEIMER, et de G.F. JONES, 1969.

En conclusion : 1) les communautés de PETERSEN et les biocénoses de MOBIUS recouvrent bien un même concept; 2) les biocénoses de PICARD, communautés de GUILLE et unités de peuplement de GLEMAREC recouvrent bien un même concept.

Mais les concepts 1 et 2 sont différents.

MOBIUS et PETERSEN parlent d'entités dynamiques.

GLEMAREC, GUILLE et PICARD décrivent des faits statiques.

(GUILLE, par l'étude des biomasses est sans doute celui qui s'approche le plus de la notion première de communauté, notion très éloignée de la définition de DUVIGNAUD qui décrit en fait assez bien ce que sont les biocénoses de PICARD ou les communautés de GLEMAREC).

Notre démarche d'étude, proche de celle de GLEMAREC, devrait donc nous conduire à délimiter et définir des communautés selon DUVIGNAUD et GLEMAREC.

Pour ce fait, nous désignerons nos peuplements sous le terme d'« unités de peuplement » étant admis que de telles unités ne sont *qu'un aspect donné à un moment donné de la macrofaune benthique*. Ces unités ne peuvent donc être ni des biocénoses selon MOBIUS ni des communautés selon PETERSEN. Elles n'en sont qu'un aspect statique.

Si ces unités sont des communautés selon DUVIGNAUD, nous ne voulons pas les désigner ainsi puisque, pour nous, les communautés ne sont pas ce qu'en fait cet auteur.

Devant la complexité croissante du langage écologique il nous semble nécessaire de n'utiliser, dans une discussion, les termes de biocénose ou de communauté que suivis du nom de l'auteur auquel on se réfère : on pourra alors distinguer une communauté (PETERSEN), d'une communauté (JONES) ou d'une communauté (DUVIGNAUD) sans confusion possible.

Mais il nous semble nécessaire de conserver à ces termes leur sens original c'est pourquoi nous ne décrirons ni biocénose (MOBIUS) ni communauté (PETERSEN) étant donné que notre travail ne recouvre qu'une partie de ces concepts.

Par contre nos « unités de peuplement » étant à notre sens identiques aux biocénoses de PICARD, aux communautés de GUILLE ou de GLEMAREC, la comparaison avec ces auteurs devient possible, même si les démarches qu'ils ont suivies pour les définir sont différentes.

CHAPITRE I

LES UNITÉS DE PEUPEMENT DANS LES RECHS

Définir et délimiter des *unités de peuplement* dans les rechs, c'est passer de l'échelle des divers peuplements décrits, pris séparément à l'ensemble de ces peuplements.

C'est donc en étudiant les rapports et les différences, c'est en voir les inter-relations.

Pour cette étude synécologique nous avons retenu un certain nombre d'espèces « leaders » dans chaque peuplement.

Ces espèces sont les dominantes d'un peuplement, telles que la somme de leurs dominances représentent 50 % au moins des dominances moyennes cumulées de toutes les espèces du peuplement (ce choix rejoint en fait la méthode de PICARD et de ses *volumes minimum* puisque de tels volumes reviennent à retenir les espèces à plus fortes dominances).

Nous donnons ici la liste de ces espèces avec quelques remarques écologiques et en particulier leur position dans les biocénoses de PICARD dans la région de Marseille (notes entre parenthèses).

LISTE DES ESPÈCES LEADERS

Melinna cristata, espèce connue depuis peu en Méditerranée (signalée à Alboran) (BELLAN, 1959) avant d'être trouvée en grande quantité dans les rechs. Sans doute nouvellement venue dans notre mer, n'aurait colonisé que l'ouest du Golfe du Lion et ne semble pas encore avoir atteint la région de Marseille. Caractéristique de l'étage bathyal dans les rechs, jamais trouvée sur le plateau, elle est largement mixticole, la nature de son tube variant en fonction de la quantité de petits graviers présents. A défaut de fins graviers son tube muqueux est enrobé de vase agglomérant du sable fin; en présence de graviers ce tube prend une allure caractéristique en pile d'assiettes (REYSS, 1961).

Marphysa bellii : présente dans les rechs uniquement sur la vase profonde, se trouve également sur les sables vaseux du plateau continental entre 50 et 90 m. Elle est donc minuticole sale, exigeant du sable fin et une importante fraction de pélites.

Dentalium agile : caractéristique exclusive de la VP (PICARD) supporte des taux de pélites descendant jusqu'à 50 %. Bathyale.

Branchiomaldane sp. : caractérisée par un tube formé de sable fin aggloméré, dominante en VP, peut être accompagnatrice dans des milieux où il existe un pourcentage élevé de pélites et de sables fins. Bathyale.

Apporhais serresianus : (excl. VP) accompagnatrice en vase sableuse. Bathyale.

Fusus vaginatus : (excl. VP). Bathyale.

Prionospio ehlersi : vasicole stricte; a été trouvée dans la mer catalane, dans la vase du Troc (35 m) aux caractéristiques granulométriques semblables à celles de la vase profonde.

Abra longicallus : (excl. VP. PICARD), présente dans la vase et la vase sableuse profonde. Bathyale.

Dasybranchus gajolae : (mixticole PICARD), domine dans la VP, accompagnatrice dans les milieux hétérogènes.

Callocaris macandreae : (excl. VP. PICARD), présente aussi sur vase sableuse. Bathyale.

Eunice oerstedii : mixticole, fréquente dans les débris de Coraux blancs. Sa présence dans la vase profonde est accidentelle et sans doute due à des apports par éboulements. Bathyale.

Spiochaetopterus typicus : espèce de profondeur, Atlantique, Arctique (excl. VP). Bathyale.

Anseropoda membranacea : (excl. DC, PICARD). Cette espèce se rencontre sur à peu près tous les milieux des rechs, mais surtout sur les milieux détritiques, quoique présente dans la vase profonde. Semble rechercher les zones abritées du courant.

Lumbrineris fragilis : (vasicole stricte pour PICARD), domine ici dans la vase sableuse, où elle est préférentielle, accompagnatrice ou accidentelle ailleurs.

Asychis biceps : vasicole stricte, comme *Prionospio* existe dans la vase du Troc, à 35 m.

Leanira tetragona : (excl. VP). Bathyale.

Eusirus longipes : VP. Bathyale.

Apeudes grossimanus : vasicole profonde stricte. Bathyale.

Glycera rouxii : (vase tol. PICARD), n'a été trouvée qu'en vase profonde dans les rechs.

Phyllochaetopterus socialis : trouvée dans la vase profonde et aussi dans les Coraux blancs. Trouvée rarement dans le coralligène.

Rhodine loveni : excl. VP non encore signalée en Méditerranée. Bathyale dans cette mer.

Alphaeus macrocheles : excl. VP.

Arca tetragona : espèce se fixant sur des débris de grosses coquilles ou des galets. Aussi sur les Coraux blancs. Bathyale.

Praxilella gracilis : préférentielle de la vase sableuse. Bathyale.

Tellina balaustina : mixticole, maërl, détritique du large.

Pinna pectinata : (*pernula* de PICARD DC) fréquente sur le plateau continental, descend fréquemment dans les fonds détritiques des rechs.

Cidaris cidaris : (caractéristique de la roche du large, PÉRÈS) espèce descendue, est aussi fréquente dans les rechs sur les fonds rocheux que sur les fonds détritiques où elle s'aventure à la recherche de nourriture. Apparaît vers 120 m dans notre région. Un petit exemplaire récolté dans le coralligène (LAUBIER).

Venus casina : (caractéristique des sables grossiers sous l'influence de courants de fonds). Situation identique ici.

Haploops dellavallei : (DL PICARD) domine dans les sables vaseux des rechs, accidentelle sur vase profonde.

Maldane glebifex : (vasicole stricte de PICARD) semble rechercher ici des fonds ayant moins de 80 % de pérites et même moins de 50 %, et détritiques.

Panthalis oerstedii : (excl. VP PICARD) en fait préférentielle des sables vaseux bathyaux.

Phaseolosoma elongatum : sabulicole tolérante. Littorale et profonde.

Ophiothrix fragilis : (sspr, PICARD). Préférentielle sur le détritique envasé profond.

Ophiacantha setosa : (mixticole PICARD). Préférentielle sur le détritico envasé, existe aussi sur tous fonds durs profonds, graviers et roches.

Anapagurus laevis : (caractéristique du détritico côtier).

Onuphis conchylega : (espèce mixticole PICARD) justifiée ici.

Spatangus purpureus : (selon PICARD, gravellicole et indicatrice de courants). Cette espèce est effectivement gravellicole dans les rechs, toutefois semble n'apprécier qu'un courant faible et disparaît des secteurs très exposés. On la trouve aussi, plus rarement sur la vase profonde.

Phascolion strombi : espèce à large répartition écologique.

Pycnodonta cochlear : comme *Arca* espèce fixée sur des coquilles ou des galets. Présente également sur les roches. Bathyale.

Echinus acutus : (caractéristique du détritique côtier). En fait large répartition sur les fonds détritiques côtiers ou profonds.

Microcosmus vulgaris : (excl. DC PICARD). Dans la mer catalane surtout à partir des fonds de 100 m, circalittoral profond (MONNIOT).

Astarte sulcata : (excl. DL PICARD). Domine effectivement entre 95 et 120 m (MARS) mais existe aussi dans l'étage bathyal.

Asychis gotoi : (vasicole stricte selon PICARD) dans les rechs domine sur les fonds détritiques envasés.

Eunice pennata : espèce de fonds rocheux et détritiques, du coralligène à l'étage bathyal.

Caryophyllia clavus : mixticole, caractéristique de l'étage circalittoral profond.

Sarcodyctyon catenata : (excl. DC, selon PICARD). N'a été trouvé ici que dans les rechs, sur coquilles et galets ou roches.

Hyalinoecia tubicola : (mixt. préférentielle DC PICARD).

Turritella communis : (préférentielle VTC).

Eupolymnia nebulosa : de l'infralittoral à la vase profonde.

Ces 50 espèces peuvent se distribuer en trois stocks distincts :

1) *Un stock bathyal* : il comprend, pour la plupart, des espèces bathyales vasicoles strictes mais aussi des espèces mixticoles ou gravellicoles : (*Melinna*, *Eunice oerstedii*, *Arca*, *Pycnodonta*).

2) *Un stock d'espèces eurybathes* : ces espèces sont, soit des espèces indicatrices dimensionnelles, vasicoles (*Marphysa bellii*, *Dasybranchus gajolae*, *Prionospio ehlersi*, *Lumbrineris fragilis*, *Glycera rouxii*) ou mixticole (*Onuphis conchylega*, *Caryophyllia clavus*) : soit des espèces à large répartition écologique (*Ophiothrix*, *Phascolion*, *Echinus*, *Eunice pennata*, *Calcinus ornatus*) soit enfin des espèces pour le moment sans signification écologique précisée (*Asychis biceps*, *Pinna*, *Phascolosoma elongatum*, *Ophiacantha*, *Asychis gotoi*).

3) *Un stock d'espèces caractéristiques d'autres « biocénoses »* (PICARD).

— Détritique côtier : *Anseropoda membranacea*, *Anapagurus laevis*, *Microcosmus vulgaris*, *Sarcodyctyon catenata*, *Hyalinoecia tubicola*.

— Détritique du large : *Astarte sulcata*, *Haploops dellavallei*.

— Sables grossiers sous influence de courants de fonds : *Telina balaustina*, *Venus casina*, *Spatangus purpureus*.

— Vase terrigène côtière : *Maldane glebifex* et *Turritella communis*.

Pour représenter l'importance relative de ces trois stocks, nous avons dressé le diagramme triangulaire suivant (fig. 1) où sont portées, en pourcentages, les dominances cumulées des espèces de ces différents stocks pour chaque peuplement (dominances supérieures à l'unité pour éliminer les espèces accidentelles dans un peuplement).

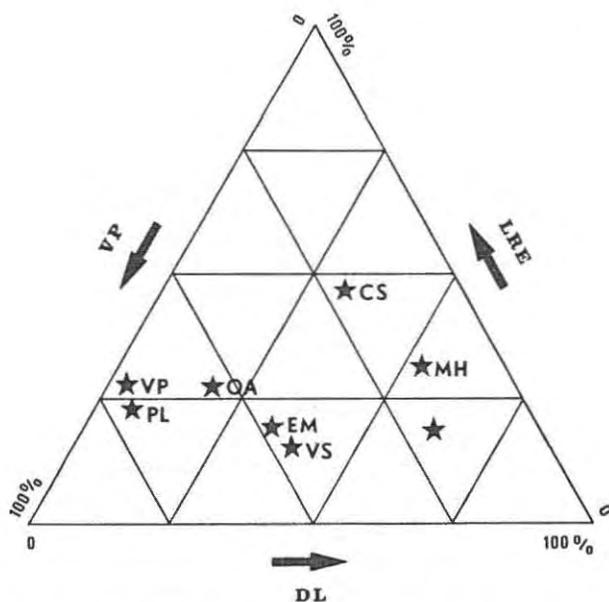


FIG. 1. — Position des peuplements par rapport aux stocks : bathyal (VP), circalittoral (DL) et eurybathe (LRE).

Un tel diagramme n'a qu'une valeur très relative, il permet cependant de situer les peuplements les uns par rapport aux autres.

Mais il ne porte que sur un trop faible nombre d'espèces pour n'avoir une valeur autre qu'indicative.

Ces espèces ont alors été réunies dans des tableaux indiquant pour tous les peuplements :

- Les dominances moyennes de ces espèces D : tableau I;
- Leurs coefficients de présence P : tableau II;
- Les produits DP : tableau III.

TABLEAU I

Dominance	V. P.	P. L.	M. H.	O. A.	V. S.	E. M.	C. S.	H. V.
<i>Meinna cristata</i>	10.77	11.66		10.91	7.44	3.78	1.58	1.76
<i>Marphysa bellii</i>	6.26							
<i>Dentalium agile</i>	5.66	1.25			0.79			
<i>Branchiomaldane sp.</i>	4.95			1.72	0.79		1.05	
<i>Aporrhais serresianus</i>	4.84	1.66						
<i>Fusus vaginatus</i>	2.99							
<i>Prionospio ehlersi</i>	2.77							
<i>Abra longicallus</i>	2.72	2.50						
<i>Dasybranchus gajolae</i>	2.72	0.41			0.26			
<i>Callocaris macandreae</i>	2.55	0.41						
<i>Eunice oerstedii</i>	2.28	0.41			1.59	0.34	0.52	
<i>Spiochaetopterus typicus</i>	2.28				0.26			
<i>Anseropoda membranacea</i>	2.23			2.29	2.39	2.06	0.52	2.35
<i>Lumbrineris fragilis</i>	1.85	7.08	3.50		2.39	0.34	1.58	0.58
<i>Asychis biceps</i>	1.79	1.25						
<i>Leanira tetragona</i>	1.19							
<i>Eusirus longipes</i>	1.14							
<i>Apeudes grossimanus</i>	1.08	0.83		0.57				
<i>Glycera rouxii</i>	1.08							
<i>Phyllochaetopterus socialis</i>	1.03							
<i>Rhodine loventi</i>	1.03							
<i>Alpheus macrocheles</i>	1.03							
<i>Arca tetragona</i>	0.05	17.50	1.70	4.02	19.94	31.61	9.52	8.23
<i>Praxillella gracilis</i>	0.70	5.83						
<i>Tellina balaustina</i>		2.91		0.57	3.45	5.15	0.52	
<i>Pinna pectinata</i>	0.05	2.50	1.70		2.39	0.34	1.58	
<i>Cidaris cidaris</i>	0.16	2.50	1.70	1.72	2.12	2.06	4.76	1.76
<i>Maldane glebifex</i>			8.09		1.32	0.68	4.23	
<i>Haploops dellavallei</i>	0.70		8.09		0.79	0.34		
<i>Panthalis oerstedii</i>	0.05	2.08	5.30		1.06			
<i>Phascolosoma elongatum</i>	0.38		5.30	0.57			1.58	
<i>Ophiothrix fragilis</i>		0.41	1.70	20.11	0.79	2.74	7.40	1.76
<i>Ophiacantha setosa</i>		1.25		13.21		0.68	1.58	
<i>Anapagurus laevis</i>				6.32	0.53			
<i>Onuphis quadricuspis</i>				3.44	0.53		1.06	
<i>Spatangus purpureus</i>				2.87	7.44	2.74	1.58	
<i>Venus casina</i>		1.25	21.40		7.97	3.45	0.52	10.00
<i>Echinus acutus</i>			1.70		0.79	7.90	1.58	1.17
<i>Microcosmus vulgaris</i>						6.52	2.64	1.76
<i>Astarte sulcata</i>					1.86	3.09	2.11	3.52
<i>Asychis gotoi</i>						3.09	0.52	
<i>Phascolion strombi</i>		0.83	7.10		2.65		4.76	
<i>Pycnodonta cochlear</i>			5.30		2.39	2.06	5.82	
<i>Eunice pennata</i>	1.41				2.39	1.03	5.29	1.17
<i>Caryophyllia clavus</i>							5.29	1.76
<i>Sarcodictyon catenata</i>							4.76	
<i>Calcinus ornatus</i>			1.70		0.26	1.03	3.17	
<i>Hyalinoecia tubicola</i>		0.83			0.79	1.03	0.52	
<i>Turritella communis</i>					0.26			2.35
<i>Eupolymnia nebulosa</i>		1.25		0.57	0.53		1.05	1.76

TABLEAU II

Présence	V. P.	P. L.	M. H.	O. A.	V. S.	E. M.	C. S.	H. V.
<i>Melinna cristata</i>	16	16	0	23	15	6	5	16
<i>Marphysa bellii</i>	100							
<i>Dentalium agile</i>	50	23			27			
<i>Branchiomaldane sp.</i>	18			53	5		23	
<i>Aporrhais serresianus</i>	83	36						
<i>Fusus vaginatus</i>	100							
<i>Prionospio ehlersi</i>	100							
<i>Abra longicallus</i>	84	16						
<i>Dasybranchus gajolae</i>	54	19			17			
<i>Callocais macandreae</i>	83	27						
<i>Eunice oerstedii</i>	31	10			27	12	18	
<i>Spiochaetopterus typicus</i>	82				18			
<i>Anseropoda membranacea</i>	12			26	12	10	4	35
<i>Lumbrineris fragilis</i>	9	20	25		20	5	8	10
<i>Asychis biceps</i>	50	50						
<i>Leanira tetragona</i>	100							
<i>Eustrius longipes</i>	100							
<i>Apeudes grossimanus</i>	27	33		40				
<i>Glycera rouxii</i>	100							
<i>Phyllochaetopterus socialis</i>	100							
<i>Rhodine loveni</i>	100							
<i>Alphaeus macrocheles</i>	100							
<i>Arca tetragona</i>	1	14	1	28	7	22	14	12
<i>Praxillella gracilis</i>	35	65						
<i>Tellina balaustina</i>		44		18	11	15	12	
<i>Pinna pectinata</i>	1	24	40		25	9	1	
<i>Cidaris cidaris</i>	1	11	11	18	9	13	20	16
<i>Maldane gieblifex</i>			63		10	6	20	
<i>Haploops dellavallei</i>	10		14		54	23		
<i>Panthalis oerstedii</i>	1	28	47		22			
<i>Phascolosoma elongatum</i>	21		19	47			14	
<i>Ophiothrix fragilis</i>		3	1	35	6	11	12	32
<i>Ophiacantha setosa</i>		11		72		6	10	
<i>Anapagurus laevis</i>				66	34			
<i>Onuphis quadricuspis</i>				69	24		7	
<i>Spatangus purpureus</i>				48	27	12	12	
<i>Venus casina</i>		8	20		23	5	6	38
<i>Echinus acutus</i>			24		6	18	13	38
<i>Microcosmus vulgaris</i>						49	31	19
<i>Astarte sulcata</i>					31	23	20	25
<i>Asychis gotoi</i>						28	72	
<i>Phascolion strombi</i>		25	2		31		41	
<i>Pycnodonta cochlear</i>			41		15	14	30	
<i>Eunice pennata</i>	11				24	19	19	25
<i>Caryophyllia clavus</i>							47	53
<i>Sarcodyctyon catenata</i>							100	
<i>Calcinus ornatus</i>			15		19	49	17	
<i>Hyalinoecia tubicola</i>		10			8	17	9	55
<i>Turritella communis</i>					44			56
<i>Eupolymnia nebulosa</i>		41		20	22		6	10

TABLEAU III

D. P.	V. P.	P. L.	M. H.	O. A.	V. S.	E. M.	C. S.	H. V.
<i>Melinna cristata</i>	172	186		250	111	23	8	28
<i>Marphysa bellii</i>	626							
<i>Dentalium agile</i>	283	28			21			
<i>Branchiomaldane sp.</i>	89			91	3		24	
<i>Aporrhais serresianus</i>	401	54						
<i>Fusus vaginatus</i>	299							
<i>Prionospio ehlersi</i>	277							
<i>Abra longicallus</i>	228	40						
<i>Dasybranchus gajolae</i>	146	7			4			
<i>Callocaris macandreae</i>	211	11						
<i>Eunice oerstedii</i>	70	4			42	4	9	
<i>Spiochaetopterus typicus</i>	186				4			
<i>Anseropoda membranacea</i>	26			59	28	21	2	82
<i>Lumbrineris fragilis</i>	16	141	87		47	2	13	6
<i>Asychis biceps</i>	89	62						
<i>Leanira tetragona</i>	119							
<i>Eusirus longipes</i>	114							
<i>Apeudes grossimanus</i>	29	27		22				
<i>Glycera rouxii</i>	108							
<i>Phyllochaetopterus socialis</i>	103							
<i>Rhodine loveni</i>	103							
<i>Alpheus macrocheles</i>	103							
<i>Arca tetragona</i>	1	245	1	112	139	695	133	99
<i>Praxillella gracilis</i>	24	378						
<i>Tellina balaustina</i>		128		10	37	77	6	
<i>Pinna pectinata</i>	1	60	68		59	3	2	
<i>Cidaris cidaris</i>	1	27	18	30	19	27	95	28
<i>Maldane glebifex</i>			509		15	4	84	
<i>Haploops dellavallei</i>	7		113		42	8		
<i>Panthalis oerstedii</i>	1	58	249		23			
<i>Phascolosoma elongatum</i>	7		100	26			22	
<i>Ophiothrix fragilis</i>		1	1	703	5	30	89	56
<i>Ophiacantha setosa</i>		13		951		4	16	
<i>Anapagurus laevis</i>				417	18			
<i>Onuphys quadricuspis</i>				237	13		7	
<i>Spatangus purpureus</i>				137	200	33	19	
<i>Venus casina</i>		10	42		183	17	3	380
<i>Echinus acutus</i>			40		5	142	20	44
<i>Microcosmus vulgaris</i>						320	82	33
<i>Astarte sulcata</i>					58	71	42	88
<i>Asychis gotoi</i>						87	37	
<i>Phascolion strombi</i>		20	14		82		195	
<i>Pycnodonta cochlear</i>			217		36	29	174	
<i>Eunice pennata</i>	15				57	20	100	29
<i>Caryophyllia clavus</i>							248	93
<i>Sarcodyctyon catenata</i>							476	
<i>Calcinus ornatus</i>			25		5	50	54	
<i>Hyalinoecia tubicola</i>		8			6	18	5	711
<i>Turritella communis</i>					12			131
<i>Eupolymnia nebulosa</i>		51		11	12		6	150

La lecture de ces tableaux, et dans une certaine mesure du diagramme triangulaire précédent, montre l'existence d'un certain nombre d'unités de peuplement, correspondant aux peuplements déjà décrits.

Une unité de peuplement sur la *vase profonde* peut être clairement et nettement définie par des critères spécifiques exclusifs. Cette unité correspond à la biocénose de la vase profonde de PICARD.

Les autres unités ne peuvent pas être caractérisées par des espèces exclusives mais seulement par un certain nombre de « leaders ». Ces unités ont cependant un certain nombre de caractères propres donnés par la distribution de ces leaders : nous conserverons pour désigner l'unité de peuplement correspondant aux fonds à *Funiculina* et *Kophobelemnon* le terme de « vase profonde » pour marquer son identité avec la biocénose de même nom de PICARD : VP.

- PL : 1) Unité de peuplement à *Praxilella gracilis* et *Lumbrineris fragilis* sur vase sableuse : fonds à *Leptometra*.
- MH : 2) Unité de peuplement à *Maldane glebifex* et *Haploops della-vallei*; sur sables vaseux : fonds à Salmacines.
- OA : 3) Unité de peuplement à *Ophiacantha setosa* et *Anapagurus laevis*; sur détritique très envasé; fonds à *Ophiacantha* et *Ophiothrix*.
- VS : 4) Unité de peuplement à *Venus casina* et *Spatangus purpureus*; sur détritique envasé : fonds à *Brisingella*.
- EM : 5) Unité de peuplement à *Echinus acutus* et *Microcosmus vulgaris*; sur détritique peu envasé : fonds à Microcosmes.
- CS : 6) Unité de peuplement à *Caryophyllia clavus* et *Sarcodyctyon catenata* : sur graviers envasés.
- HV : 7) Unité de peuplement à *Hyalinoecia tubicola* et *Venus casina* sur graviers propres.

Ces leaders choisis pour désigner les différentes unités sont de stocks différents : stock bathyal (*Praxilella*), stock circalittoral (*Microcosmus*, *Hyalinoecia*), eurybathes (*Lumbrineris*, *Caryophyllia*). Enfin certains de ces leaders sont communs à deux unités : *Venus* par exemple.

Cette liste de 8 unités de peuplement montre combien ce milieu des rechs est hétérogène comme sa composition granulométrique pouvait le laisser supposer.

Mais surtout, la présence d'espèces leaders de provenances diverses montre que ces unités de peuplement forment une transition entre le plateau continental et la vase profonde bathyale.

L'influence considérable des faunes circalittorales sur la com-

position de ces unités nous conduit tout naturellement à les comparer avec les unités connues de ce plateau.

Nous nous trouvons en effet à la charnière de deux systèmes phytal et aphytal, de deux étages bathyal et circalittoral, donc à un niveau d'inter-relations étroites. Ce sont ces inter-relations que nous allons maintenant étudier avant de voir quelles conclusions en tirer.

CHAPITRE II

LES RELATIONS AVEC LES « COMMUNAUTÉS » (1) CIRCALITTORALES

Si les relations des différents peuplements (entre eux) et avec la vase profonde est aisée à l'intérieur de cette étude, nous devons faire appel, pour les relations avec les biocénoses du plateau continental à plusieurs sources.

La première, et évidemment la plus importante est le travail de GUILLE (1969) sur les « communautés » de fonds meubles de la région de Banyuls. Nous disposons, grâce à cette étude très détaillée, de renseignements riches et précis sur ces communautés. En particulier, GUILLE a pu faire une étude quantitative à partir de prélèvements ponctuels à la benne et calculer les biomasses présentes dans ces communautés. Il est regrettable que les difficultés techniques et le relief tourmenté des rechs ne nous aient pas permis de prolonger vers le bas une telle étude.

GUILLE a délimité une vaste communauté à *Amphiura filiformis* qui recouvre la plus grande partie du plateau continental de la mer catalane, entre la côte et le rech Lacaze-Duthiers. Dans cette communauté il distingue 4 peuplements, avec en particulier en bordure du rech, la sous-communauté à *Auchenoplax crinita* qui nous servira de référence. Cette sous-communauté, comme le souligne GUILLE, a de très grandes affinités avec la « biocénose du détritique du large de PÉRÈS et PICARD », mais on y trouve aussi, en raison de la grande hétérogénéité de ces fonds entre 80 et 125 m et de l'envasement parfois important, des espèces caractéristiques exclusives d'autres « biocénoses » selon PICARD : en effet, si ces biocénoses recoupent en gros les divisions faites par GUILLE à l'intérieur de la vaste communauté à *Amphiura filiformis*, les parallélismes ne sont

(1) Ce terme de Communauté est utilisé dans le sens de GUILLE.

jamais absolus d'autant plus que les divisions (qu'elles soient entre biocénoses pour les uns ou entre communautés pour les autres) sont sous la dépendance de facteurs secondaires liés aux circonstances locales. Ainsi, dans cette sous-communauté à *Auchenoplax*, qui correspond donc à la « biocénose du détritique du large », on trouve des espèces caractéristiques de la « vase terrigène côtière » ou du « détritique envasé », DL., VTC., DE.

Nous aurons donc à tenir compte dans notre comparaison de préférence des travaux de GUILLE, mais aussi dans une moindre mesure des travaux de PICARD.

Nous utiliserons pour faire ces comparaisons une méthode inspirée de celle de PICARD et de celle de GUILLE, méthodes basées sur les « coefficients de transition ».

La méthode de PICARD permet de comparer une station à deux ou plusieurs biocénoses limitrophes en calculant le pourcentage dans cette station d'individus appartenant à des espèces caractéristiques exclusives, des différentes biocénoses en présence.

GUILLE a modifié cette méthode de calcul pour étudier les stations de transition entre ses communautés en tenant compte non seulement des espèces caractéristiques de chaque communauté (exclusives de PICARD) mais aussi des espèces que ces communautés n'ont pas en commun entre elles mais qu'elles peuvent avoir chacune séparément en commun avec la station à étudier.

Le mécanisme des calculs est alors le suivant :

soit NA la somme des dominances moyennes des espèces caractéristiques de la communauté A et des espèces absentes de la communauté B;

soit NB la somme des dominances moyennes des espèces caractéristiques de la communauté B et des espèces absentes de la communauté A;

soit nA la somme des dominances moyennes dans la station étudiée existant en A et absentes en B;

soit nB la somme des dominances moyennes des espèces de la station étudiée existant en B et absentes en A.

Le coefficient de correction résultant de la représentation respective des espèces en A et en B est établi comme suit :

$$CA = \frac{NA \times 100}{NA + NB} \quad \text{et} \quad CB = \frac{NB \times 100}{NA + NB}$$

L'affinité de la station considérée avec les communautés A et B est alors :

$$\begin{aligned} \text{affinité par rapport à A} &= nA \times CB \\ \text{affinité par rapport à B} &= nB \times CA \end{aligned}$$

Nous avons appliqué ce type de calcul, non plus à l'étude des affinités d'une station, mais d'un ensemble de stations soit d'une unité de peuplement. Ces affinités sont calculées pour nos unités de peuplement d'une part par rapport à la *vase profonde* (qui correspond à la biocénose de PICARD) d'autre part par rapport à la « sous-communauté à *Auchenoplax* » de GUILLE dont les calculs de dominances sont semblables aux nôtres.

En effet la vase profonde correspond, nous l'avons vu, à une unité de peuplement bien définie par de nombreuses espèces caractéristiques exclusives et forme avec la sous-communauté de GUILLE les limites du domaine de transition.

Soit A, l'unité de peuplement « vase profonde »,
soit B, la sous-communauté à *Auchenoplax*

$$NA = 75,54, \quad NB = 41,43$$

et

$$CA = 64,58, \quad CB = 35,41$$

L'affinité des unités de peuplement avec A et B sont les suivantes :

TABLEAU IV

Unités	Affinité avec A (VP)	Affinité avec B (sous comm. à <i>Auchenoplax</i>)
PL	83.62	16.37
MH	53.39	46.60
OA	65.46	34.53
VS	77.11	22.88
EM	69.47	30.52
CS	41.93	58.06
HV	52.73	47.26

Ces résultats sont représentés sur la figure (2).

Ainsi, mis à part le peuplement à *Caryophyllia-Sarcodyctyon* (CS) tous les autres peuplements ont une affinité avec la vase profonde supérieure à 50 %. L'influence de cette unité bathyale est donc très nette et tient à deux facteurs essentiels :

- la teneur en pérites plus élevée dans tous les peuplements que dans la sous-communauté à *Auchenoplax*;
- la profondeur.

C'est le peuplement à *Praxilella* et *Lumbrineris* (PL) qui a la plus forte affinité avec la vase profonde.

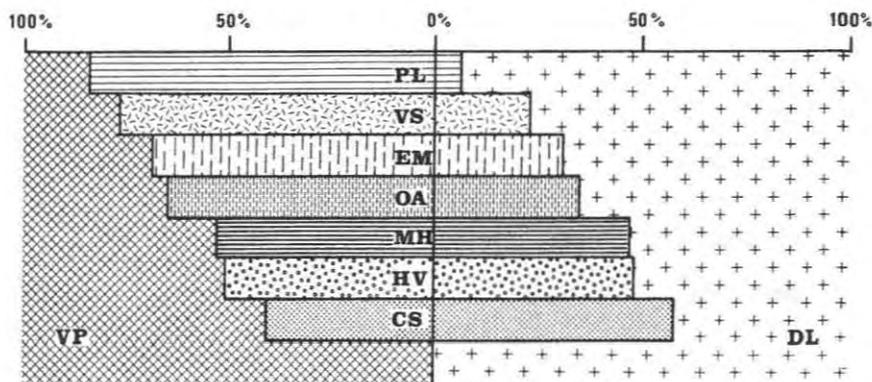


FIG. 2. — Affinités des peuplements (en pourcentages) pour la vase profonde (VP) et les communautés du plateau continental (DL).

Il en représente un faciès un peu moins vaseux, puisque le pourcentage de pélites est compris entre 50 et 80 % (plus de 80 % pour la vase profonde) avec une fraction de sables fins importante (médiane 100μ) dépassant 60 % de la fraction supérieure à 40μ .

Nous trouvons ensuite trois peuplements sur des sédiments comparables où seule la teneur en pélites varie, la fraction grossière étant formée par un mélange de sables hétérométriques, fins et grossiers de dimensions comprises entre 40 et 500μ . Des sédiments donc voisins des précédents mais où, à la fraction de sables fins ($40\text{-}200\mu$), s'ajoutent des sables grossiers ($200\text{-}500\mu$) et quelques débris de coquilles et graviers.

a) Pour une teneur en pélites supérieure à 50 % et inférieure à 80 %, le peuplement à *Venus-Spatangus* (VS), d'affinité élevée avec la VP (77,11 %).

b) Le peuplement à *Echinus-Microcosmus* (EM) avec une teneur en pélites comprise entre 20 et 50 % d'affinité avec la VP de 69,47 %.

c) Et, en dépit d'une teneur en pélites supérieure à 80 %, le peuplement à *Ophiacantha-Anapagurus* (OA) d'affinité avec la VP de 65,46 %.

Paradoxalement ce dernier peuplement, pourtant profond et à la teneur en pélites semblable à celle de la VP, est cependant celui des trois dont l'affinité avec cette dernière est la moins marquée. Il semble cependant que le petit nombre de prélèvements effectués sur ce peuplement soit en partie responsable de ceci. Enfin la présence d'espèces dominantes telles que les *Ophiacantha*, espèces vagiles masquant l'endofaune, fausse un peu la valeur de ce relativement faible degré d'affinité avec la VP.

Enfin les trois derniers peuplements à l'affinité plus marquée pour les communautés du plateau :

a) sur sables vaseux, correspondant aux sables du large de PRUVOT, le peuplement à *Maldane-Haploops* (53,39 % VP);

b) sur les graviers propres du flanc est du rech Lacaze, le peuplement à *Hyalinoecia-Venus* (52,73 % VP);

c) et les graviers au voisinage des roches, le peuplement à *Caryophyllia-Sarcodyctyon*, le plus affine avec la sous-communauté à *Auchenoplax* (58,06 %).

Si ces peuplements de transition sont ainsi bien répartis de façon à ce que leurs degrés d'affinité entre les deux biocénoses limitrophes varient régulièrement de 58.06 % pour *SC. Auchenoplax* à 83.62 % VP, cela ne signifie absolument pas qu'ils soient ainsi répartis dans l'espace. Le but de cette étude des coefficients de transition est de montrer quels sont les coefficients de chaque peuplement par rapport aux biocénoses limitrophes et non les rapports de ces peuplements entre eux, et de tels coefficients ne permettent pas de comparer les peuplements ni de les situer les uns par rapport aux autres. En effet le calcul des coefficients de transition ne fait appel qu'aux espèces communes, à un peuplement déterminé, et aux deux biocénoses qui l'entourent, et non aux espèces communes aux différents peuplements. Et le diagramme établi situe ces peuplements par rapport d'une part à la vase profonde et d'autre part à la sous-communauté à *Auchenoplax*, sans que l'on puisse tirer la moindre conclusion sur les positions relatives des peuplements entre eux.

Il eût été tentant d'établir pour ces différents peuplements les coefficients de transition semblables aux précédents. Mais la méthode de PICARD, modifiée par GUILLE est faite pour comparer des stations de transition entre deux biocénoses (PICARD) ou deux communautés (GUILLE) qui sont des entités bien définies par un certain nombre de critères spécifiques, numériques et qualitatifs.

Mais de même que pour définir nos coefficients nous avons étendu à un ensemble de stations une méthode définie pour une station, de même pour comparer nos différents peuplements entre eux, où, rappelons-le, il n'existe pas d'espèces exclusives à un peuplement, nous pouvons utiliser la méthode des *diagrammes treillis* de SANDERS (1960) qui permet de calculer le degré d'affinité entre deux prélèvements, en étendant cette méthode de comparaison de prélèvements à la comparaison de peuplements ou si l'on préfère, de prélèvements moyens puisque les dominances que nous exprimons sont les dominances moyennes des espèces pour un peuplement.

Cette méthode utilisée par SANDERS (1960) et WIESER (1960) puis reprise par GUILLE et SOYER (1968), consiste d'abord à comparer les peuplements deux à deux, chaque espèce commune aux deux peuplements se voyant affectée d'une dominance égale à la dominance la plus faible qu'elle a dans l'un ou l'autre peuplement.

Le degré d'affinité entre les deux peuplements est alors obtenu par addition des valeurs de ces dominances minimales de toutes les espèces communes. Ce degré d'affinité est donc exprimé en pourcentage.

Une fois calculés les degrés d'affinité entre tous les peuplements et pour connaître leur affinité, non plus deux à deux, mais par rapport à l'ensemble, on utilise alors une matrice : le *diagramme-treillis* où les peuplements sont rangés dans le même ordre en abscisse et en ordonnée, la valeur du degré d'affinité étant portée au point d'intersection des peuplements pris deux à deux.

Cette méthode soulève certaines critiques. En effet toutes les espèces communes aux deux peuplements interviennent quelle que soit leur valeur biocénotique, en particulier les espèces ubiquistes sont mélangées aux espèces plus caractéristiques et peuvent ainsi constituer un apport important à la valeur du degré d'affinité.

D'autre part, cette comparaison d'ordre à la fois qualitatif et quantitatif de la composition faunistique de deux peuplements peut donner un degré d'affinité peu conforme à la réalité : ainsi, deux peuplements ayant la même composition qualitative, mais très différente en représentation numérique de chaque espèce, se traduit par un faible degré d'affinité. Il est donc indispensable de tenir compte de ces défauts dans l'utilisation de tels diagrammes.

En fait, ici, comme dans toutes les représentations chiffrées de peuplements, l'appréciation du chercheur garde une place importante et l'on doit faire confiance au « good judgement of the investigator » (McGINNIE, 1939) qui reste en dernier lieu la meilleure méthode d'analyse et d'appréciation.

Degrés d'affinité entre peuplements :

TABLEAU V

X	PL	VS	EM	OA	MH	HV	CS
PL		47	32	27	15	22	28
VS	XXX		53	24	35	31	39
EM	XXX	XXX		24	12	34	38
OA	XX	XX	XX		05	13	27
MH	X	XXX	X	X		15	29
HV	XX	XXX	XXX	X	X		32
CS	XX	XXX	XXX	XX	XX	XXX	

De ces tableaux de degrés d'affinité entre peuplements et de coefficients de transition entre ces peuplements et les milieux limi-trophes nous allons pouvoir tirer quelques conclusions :

Rôle de la teneur en pélites.

Cette teneur en pélites a un rôle plus ou moins important selon la nature de la fraction grossière du sédiment : sur les fonds où cette fraction est composée de mélanges hétérométriques de sables fins et grossiers (médiane 250μ), la teneur en pélites qui peut varier de moins de 50 % (EM) à plus de 80 % (OA) semble avoir une importance assez faible : il y a en effet de grandes affinités entre ces peuplements autour du peuplement médian (AS) qui forme le noyau de transition.

Ces peuplements de sables hétérométriques sont de plus sous une forte influence de la vase profonde.

A l'opposé, les peuplements de graviers (médiane supérieure à 500μ) CS et HV qui sont sous l'influence plus grande des communautés du plateau (influence qui peut dépasser 50 %) sont peu influencés par la teneur en pélites qui toutefois n'y dépasse pas 80 %. Il y a une affinité certaine entre CS et HV (32).

Donc, pour les peuplements vivant sur des sédiments ayant une fraction grossière telle que la médiane y est supérieure à 200μ , la teneur en pélites intervient peu, ces peuplements étant

soit sous une influence profonde (médiane $250\ \mu$) soit sous une influence circalittorale (médiane $500\ \mu$) (les médianes indiquées sont celles des fractions grossières et non de l'ensemble du sédiment).

Par contre, pour les peuplements de sable vaseux (MH) ou de vase sableuse (PL), la teneur en pélites forme une barrière quand elle atteint 50 %. Les sables vaseux sont très proches des « sables du large » de PRUVOT, et ont un degré d'affinité faible avec les autres peuplements.

Rôle de la teneur en pélites sur des sédiments à fraction grossière. Nous venons de voir que la teneur en pélites intervenait peu pour les sédiments soit de sables hétérométriques, soit de graviers.

Mais nous pouvons avoir, pour une même teneur en pélites des peuplements voisins dont les fractions grossières diffèrent :

— pour des pourcentages de vase *inférieurs à 50 %*, les peuplements détritiques (HV et EM) ont un assez fort degré d'affinité (34) alors qu'ils n'ont qu'un degré faible avec les sables vaseux (MH).

— pour des teneurs en pélites *comprises entre 50 et 80 %*, les affinités entre peuplements détritiques ou de sables fins sont grandes.

A partir de ces données nous allons définir les modes de transition entre les communautés du plateau et la *vase profonde*. En effet, hormis cette dernière qui représente un milieu typiquement bathyal bien défini par sa composition faunistique et ses caractères écologiques, l'ensemble des unités de peuplement que nous venons de voir forme une vaste « marge de contact » entre les communautés circalittorales et l'étage bathyal.

CHAPITRE III

LA MARGE DE CONTACT

A. — Le passage du plateau à la pente bathyale.

Comme nous venons de le voir, l'ensemble des unités de peuplement que nous avons définies, forme une marge de contact entre les communautés du plateau continental et la « vase profonde » bathyale, cette unité de peuplement de la vase profonde,

étant en tous points comparable à la biocénose de la vase profonde de PICARD.

Sur le plateau continental, en bordure des rechs, existent des peuplements variés : essentiellement la « sous-communauté à *Auchenoplax* » de GUILLE qui borde le flanc ouest du rech Lacaze-Duthiers.

Mais cette sous-communauté ne correspond pas entièrement à une biocénose de PICARD ; on y trouve des éléments de deux de ses biocénoses : le détritique envasé et le détritique du large.

D'autre part le travail de GUILLE n'aborde qu'en partie le secteur que nous avons couvert et il n'y a continuité entre nos deux secteurs que sur le flanc ouest du rech Lacaze-Duthiers.

Cependant, à partir du travail ancien mais détaillé de PRUVOT sur le plateau de la mer catalane, à partir aussi des données de PICARD sur les « biocénoses » de la région de Marseille, biocénoses dont on retrouve des répliques en mer catalane, et en utilisant les rapprochements possibles entre ces biocénoses et les communautés de GUILLE, il est possible de se faire une idée de ce que sont les peuplements autour des rechs d'après les données de quelques dragages personnels.

Dans cette extrapolation nous avons été conduits à indiquer pour ces fonds une « tendance » vers les biocénoses de PICARD, tendance définie d'après la présence d'un certain nombre d'espèces classées par cet auteur dans son système. Ces espèces peuvent nous être connues soit par les travaux de PRUVOT, soit par ceux de GUILLE, soit par nos propres observations.

En fait, il existe à peu près tout autour des rechs une ceinture circalittorale de « *détritique du large* » coupée en certains points par des bandes de ce que PRUVOT désignait sous le nom de « *sables du large* ». Ces sables du large se trouvent en particulier sur la pointe du plateau Roland et le long d'un petit secteur sur le flanc ouest du rech Lacaze-Duthiers ; ils correspondent à un détritique du large selon PICARD où la fraction grossière serait surtout composée de sables fins.

On trouve enfin, sur le flanc est du rech Lacaze-Duthiers, deux bandes de détritique à tendance « détritique envasé » au contact des fonds de graviers des rechs (ce sont les graviers du large de PRUVOT).

Notre marge de contact représente donc l'ensemble des peuplements compris entre ces fonds détritiques circalittoraux et la vase profonde. La transition peut se faire de différentes façons par l'intermédiaire d'une suite de peuplements de transitions dépendant de la nature des fonds.

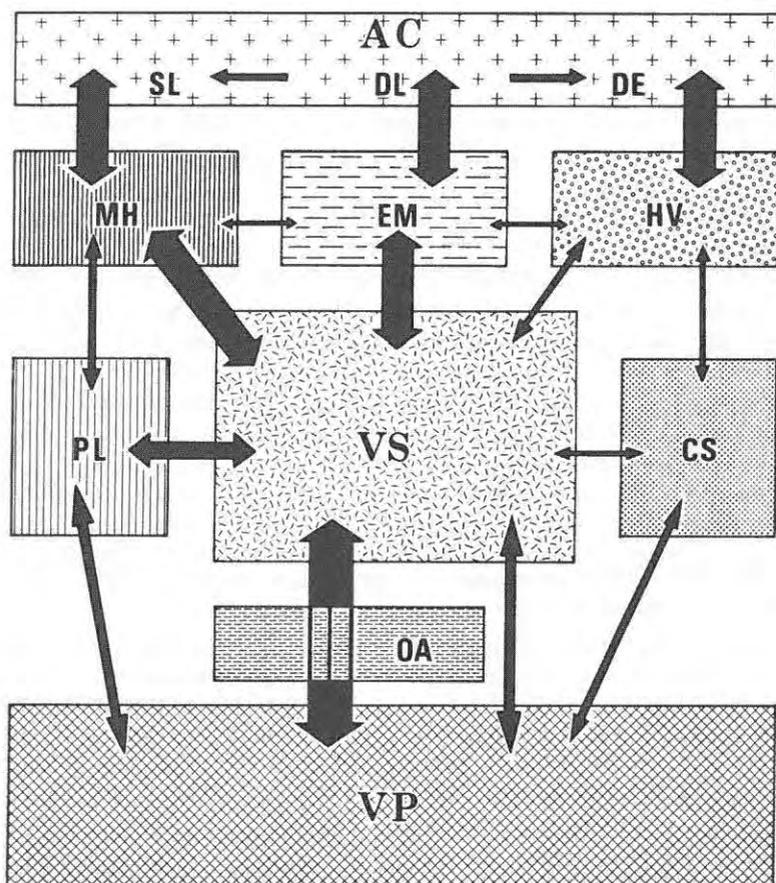


FIG. 3. — Représentation schématique des transitions entre les différents peuplements.

1) La transition par les fonds détritiques.

C'est la transition entre le détritique du large (ou du moins une tendance DL de la sous-communauté à *Auchenoplax*) et la vase profonde.

C'est une série évolutive progressive sur des fonds détritiques de plus en plus envasés.

Au contact du DL du plateau, au sommet de la pente se trouve le peuplement à *Echinus acutus* et *Microcosmus vulgaris* EM (teneur en pélites de 20 à 50 %). C'est un peuplement où l'influence bathyale est déjà nette puisque les coefficients sont : pour DL, affinité 32 % ; pour VP : affinité 68 %.

La coupure DL/EM est franche mais il est à remarquer que les deux leaders de ce peuplement sont deux espèces caractéristiques ou même exclusives selon PICARD des fonds détritiques circalittoraux.

Il y a ensuite transition vers le bas, avec le peuplement à *Venus* et *Spatangus* VS (teneur en pélites de 50 à 80 %) où nous trouvons encore un mélange faunistique d'espèces vasicoles, sabulicoles et gravellicoles. Ce mélange est particulièrement net si l'on regarde les coefficients DP des espèces présentes : en particulier les deux leaders y sont affectés d'un DP plus bas que n'importe quel leader d'un autre peuplement.

C'est un « noyau » écologique, ce qui correspond bien à sa place dans les diagrammes sédimentologiques : ce détritique envasé se trouve aussi au centre du diagramme, noyau sédimentologique et même noyau topographique.

A partir de ce noyau il peut y avoir passage :

— soit vers des peuplements où la teneur en pélites est identique, c'est-à-dire vers les vases sableuses à *Praxilella* et *Lumbrineris* PL, d'éléments sabulicoles sales ou vasicoles tolérantes. En effet de telles espèces trouvent en PL comme en VS les mêmes sables fins, même si dans ce dernier cas ces sables sont mêlés à des éléments plus grossiers.

— soit vers des peuplements où la teneur en pélites augmente et dépasse 80 % mais où la fraction de sables grossiers et de graviers existe, même noyée dans la vase : c'est le passage vers les fonds détritiques très envasés à *Ophiacantha-Anapagurus* OA d'espèces minuticoles ou sabulicoles sales, puisque tous ces fonds détritiques sont caractérisés par la présence d'un mélange en proportion variable de sables fins, de sables grossiers et de graviers composant la fraction supérieure à 40 μ ;

— soit directement vers la vase profonde.

De même il y a ensuite passage vers la vase profonde des peuplements OA et PL, ces trois passages vers la vase profonde étant le fait d'éléments vasicoles.

Au sein de cette série nous pouvons trouver des inclusions de fonds de graviers envasés au voisinage des affleurements rocheux ; ces fonds à *Caryophyllia-Sarcodyctyon* CS sont à forte affinité circalittorale (58 %) : ils sont hétérogènes, avec des petites cuvettes plus ou moins envasées au sein de graviers qui forment des fonds durs voisins de la « roche du large » de PÉRÈS et PICARD.

En effet, beaucoup des espèces qui s'y trouvent sont caractéristiques de cette roche du large : ce sont des espèces circalittorales profondes. Nous trouvons ici le même phénomène que pour les fonds rocheux proprement dits, la présence, dans l'étage bathyal, d'espèces circalittorales de fonds durs, phénomène que nous avons expliqué dans le chapitre consacré aux substrats rocheux des rechs.

En plus de ces espèces de substrat dur il existe dans ce peuplement CS un certain nombre d'espèces gravellicoles ou sabulicoles sales et il y a plus d'affinités entre CS et VS (même pourcentage de pélites) qu'entre CS et HV (peuplement à *Hyalinoecia* et *Venus*) où l'on trouve cependant les mêmes graviers mais une teneur en pélites différente (moins de 50 % pour HV). La teneur en pélites forme une barrière pour les espèces gravellicoles propres ; nous retrouverons ce phénomène dans le cas des fonds de sables fins plus ou moins envasés.

2) La transition par les fonds sableux.

C'est la transition entre les sables du large de PRUVOT et la vase profonde, série évolutive progressive sur des fonds de sables fins de plus en plus envasés.

Cette transition se fait d'abord par le peuplement à *Haploops-Maldane* MH : ce peuplement est une extension vers le bas des sables du large de PRUVOT, les éléments bathyaux (53 %) venant peu à peu remplacer les éléments circalittoraux profonds.

Lorsque la teneur en pélites atteint 50 % et que l'on passe aux peuplements à *Praxillella-Lumbrineris* PL nous nous trouvons devant une barrière pour les espèces sabulicoles : ces espèces que l'augmentation de la teneur en pélites entre SL et MH (20 %) n'empêchait pas de passer sont arrêtées quand cette teneur atteint 50 %.

Le passage (1) MH-PL-VP est limité aux espèces sabulicoles sales qui admettent les fortes teneurs en pélites de PL et VP; *Branchiomaldane*, *Melinna*, ou à des espèces de l'épifaune comme *Leptometra* qui existe dans les sables du large mais atteint son maximum de développement dans le peuplement PL. Il semble que les *Leptometra* trouvent, dans les conditions de courants relativement faibles qui existent au niveau de PL, un milieu plus favorable que sur SL ou MH : c'est-à-dire un courant suffisant pour leur apporter de la nourriture et assez faible pour permettre leur fixation.

Cette barrière est mise en évidence par les coefficients de transition :

- affinité de MH pour SL : 52 % - pour VP : 48 %

- affinité PL pour SL : 16 % - pour VP : 84 %

et le diagramme treillis montre que l'affinité PL-MH est faible : 15. Par contre MH a une affinité forte pour VS : 35.

En effet si le passage MH-PL est limité à un petit nombre d'espèces, il existe une transition beaucoup plus nette entre MH et VS, ce noyau que nous retrouvons ici encore.

Pour un pourcentage de pélites identiques (VS et PL de 50 à 80 %) la transition se fait plus facilement des sables vaseux aux fonds détritiques envasés que des sables vaseux à la vase sableuse.

Dans ce cas de transition sur des fonds de sables fins plus ou moins envasés, la série évolutive sera : SL-MH-VS et la suite VS-OA ou VS-VP, ou la suite plus rare SL-MH-PL-VP.

3) Transition par les fonds de graviers.

Limitée à deux secteurs du flanc est du rech Lacaze-Duthiers, c'est une transition entre des fonds de graviers vaseux du plateau du Balan-

(1) Par *passage* nous voulons dire non pas *déplacement* d'une espèce d'un peuplement à l'autre, mais possibilité pour cette espèce de vivre sur l'un et l'autre peuplement : un individu donné ne va pas passer, migrer d'un peuplement à l'autre, mais deux individus d'une même espèce pourront trouver des conditions écologiques favorables sur chacun des peuplements.

drau vers la vase profonde à travers une série de fonds de graviers de plus en plus vaseux.

Ces fonds de graviers du Balandrau nous sont encore assez mal connus. Ils sont relativement éloignés de la côte, et en sont séparés par le rech à l'ouest, ou par une grande largeur du plateau continental au nord. Ils se trouvent à près de 40 nautiques au sud d'Agde et à 20 nautiques de la côte du Roussillon, de l'autre côté du rech.

Les quelques dragages qui y ont été effectués nous permettent, au vu de l'analyse de la faune, de les assimiler dans une certaine mesure au détritique envasé de PICARD, en dépit de la présence de graviers.

Cependant nos connaissances étant trop fragmentaires, nous ferons commencer la série aux fonds à *Hyalinoecia-Venus* HV qui sont topographiquement partie intégrante des rechs et où l'influence bathyale est supérieure à 54 %.

Ce peuplement HV sur un fond où la teneur en pélites est inférieure à 50 % est essentiellement en contact avec les fonds détritiques à EM ou VS et c'est par leur intermédiaire que se fait la transition. Il n'y a pas ou peu de contact avec les graviers envasés à CS et quand ce contact existe nous avons vu que l'affinité est faible, la teneur en pélites (50 %-80 %) de ces graviers CS faisant office de barrière écologique.

Ainsi toutes ces unités de peuplement forment une vaste marge de contact, une zone de transition entre deux unités nettement définies par des critères faunistiques, la vase profonde, et la sous-communauté à *Auchenoplax* de GUILLE.

B. — Nous allons voir quelle en est la signification par rapport aux données fournies par PICARD.

Plusieurs remarques s'imposent :

1) Aucune des unités de peuplement décrites (mise à part l'unité vase profonde) ne peut être assimilée à une biocénose selon PICARD : aucune en effet ne possède d'espèces caractéristiques exclusives et les critères qualitatifs ou quantitatifs montrent bien que nous avons à faire chaque fois à un mélange hétéroclite de peu de signification biocénotique. Aucune de ces unités ne peut même être assimilée à un « faciès » d'une quelconque biocénose (faciès : lorsque la prédominance locale de certains facteurs écologiques entraîne l'exubérance d'une ou d'un petit nombre d'espèces, PÉRÈS, 1961).

Si l'on prend une station quelconque d'une de nos unités, elle correspond tout à fait aux « stations de transition correspondant à des peuplements hétérogènes dus au mélange de deux ou trois biocénoses » de PICARD. L'étude que cet auteur fait des « fonds meubles instables » est particulièrement significative à ce sujet; et quand il écrit : « d'une part ce tableau (abondance domi-

nance d'espèces récoltées sur ces fonds meubles instables) est hétérogène et ne peut correspondre à une entité biocénotique, et d'autre part le fractionnement de ce tableau n'aboutirait qu'à isoler plusieurs types de peuplements eux-mêmes hétérogènes » c'est qu'il se trouve devant une situation semblable à la nôtre devant notre marge de contact.

C'est pourquoi, comme lui, nous n'avons voulu isoler comme entité biocénotique que la vase profonde qui correspond seule à cette entité que PICARD appelle biocénose, ou GUILLE communauté.

C'est pourquoi, aussi, nous ne faisons de l'ensemble des autres unités qu'une vaste marge de contact.

Mais peut-on assimiler nos peuplements au peuplement hétérogène instable que PICARD donne en exemple ? (peuplement situé en bordure du plateau continental, caractérisé par la présence en particulier de *Venus casina* mais aussi par l'absence de *Leptometra phalangium* qui pour des raisons de courants serait alors plus profonde ou dans des secteurs plus calmes).

Il y a, à première vue, un parallélisme frappant.

Cependant une deuxième remarque s'impose :

2) Le travail de PICARD qui couvre le plateau continental de la région de Marseille ne fait qu'aborder le milieu bathyal. D'autre part il existe une solution de continuité dans ses prélèvements due essentiellement au souci de cet auteur de pratiquer une série de 10 dragages dans « un volume homogène apparent » c'est-à-dire dans le noyau d'une biocénose.

Cette solution de continuité est comprise entre 114 m, profondeur maximum atteinte sur le DL, et 295 m début des prélèvements sur VP.

Or ce secteur compris entre 114 et 295 m correspond à la plus grande partie des profondeurs de nos unités.

La station des fonds meubles instables ne représenterait alors que la frange tout à fait supérieure de notre marge de contact, frange encore circalittorale dans laquelle les éléments du stock bathyal n'apparaissent pas encore.

3) Enfin, le raisonnement de PICARD s'appuie sur l'examen d'un tableau de 10 prélèvements : il est alors normal qu'il ne souhaite pas fractionner un tel tableau. Mais en plus des prélèvements sur la vase profonde, c'est près d'une centaine de prélèvements qui nous ont servi à construire nos tableaux et à fractionner les peuplements, et d'autre part, nous nous sommes servi, pour ce fractionnement, de données granulométriques mettant en évidence la profonde hétérogénéité des sédiments présents.

Enfin, la présence dans nos unités d'éléments faunistiques appartenant à deux systèmes aussi séparés que les systèmes phytal et aphytal faisait que nous ne pouvions pas considérer ces unités comme de simples stations de transition à l'image des fonds meubles instables. Nous reviendrons sur cette séparation des deux systèmes, mais il faut préciser tout de suite que nous ne pensons pas à la limite photique (profondeur à laquelle il n'y a plus assez de lumière pour permettre la croissance d'algues uni- ou pluricellulaires) puisque, dans des peuplements où domine l'endofaune, le bilan d'éclairement n'a pas de signification, mais à une séparation topographique (opposition plateau-pente, ce qui se fait en quelques dizaines de mètres) et surtout, ici, sédimentologique (augmentation très importante de la teneur en pélites).

Nous nous trouvons donc bien en présence d'une vaste marge de contact, dans laquelle nous avons pu mettre en évidence l'existence d'un certain nombre de peuplements définis par des leaders et non par des espèces exclusives.

Ces peuplements correspondent à autant de types de granulométrie.

L'individualité de chacun (liée à ces leaders et à la granulométrie) est moins nette que l'individualité des biocénoses de PICARD, ceci pour plusieurs raisons :

a) *La méthode des volumes homogènes apparents* qui isole nettement les biocénoses, sans doute plus qu'elles ne le sont en réalité et qui permet en n'analysant que le *noyau* de concevoir des coupures plus franches.

b) Le facteur profondeur et topographie qui englobe toutes nos unités.

c) La haute teneur en pélites de ces unités, toujours supérieure à 20 % et le plus souvent à 50 %, ce qui crée une certaine unité au sein de fonds dont seule la fraction grossière varie.

d) La présence dans tous nos peuplements d'éléments bathyaux, corollaire des raisons deux et trois.

Ces trois derniers facteurs permettent donc de faire de la marge de contact un ensemble au sein duquel nous avons été conduit à faire des divisions.

C. — Comparaison avec l'Atlantique : Golfe de Gascogne.

Nos connaissances sur les faunes bathyales atlantiques sont essentiellement le fait des travaux de LE DANOIS.

Comme pour les fonds rocheux, une comparaison est difficile à établir, elle ne peut se faire qu'en comparant des listes faunistiques, sans notions de coefficients de dominance et donc de degrés d'affinité.

De plus, dans l'état actuel, et en l'absence d'un travail semblable au nôtre sur l'étage bathyal atlantique, une telle comparaison n'apporterait rien de plus que ne le fait l'ouvrage de PÉRÈS : « Océanographie biologique et Biologie marine », qui traite longuement de ce problème.

Par contre, au niveau de la marge de contact, c'est-à-dire au niveau du passage du plateau au talus, GLEMAREC (1969b) apporte de nombreux points de comparaison.

La bordure continentale (grande Vasière) forme « une véritable mosaïque de faciès envasés pavés de bancs rocheux ». GLEMAREC distingue deux grands ensembles : la Grande Vasière proprement dite (circalittoral du large) avec sa bordure vers le large de « fonds durs ».

Les « sables roux à pointes d'alènes » qui forment une transition entre la Grande Vasière et les vases bathyales.

Et GLEMAREC dit à leur sujet : « c'est à juste titre que l'on pourrait donner à ces sables le qualificatif de *bathylittoraux* sans que cela implique nécessairement une notion d'étage. Ce terme de bathylittoral est employé dans un sens purement topographique ».

Il existe une analogie certaine entre ces peuplements Nord-Gascogne et les nôtres; ils forment chacun une marge de contact. Mais ils diffèrent par un certain nombre de points que nous allons d'abord citer.

1) *Profondeur* : Le talus continental commence en Atlantique à une profondeur plus importante qu'en mer catalane : 160-200 m.

L'ensemble Grande Vasière-sables roux appartient donc au plateau continental, alors que les peuplements que nous avons étudiés sont situés sur la pente bathyale. Ceci fait qu'en Atlantique l'influence bathyale sur cette marge de contact est limitée. De plus, GLEMAREC précise que les connaissances sur la pente sont encore trop fragmentaires pour pouvoir dire si les « sables roux à pointes d'alènes » sont différents des peuplements bathyaux.

2) *Granulométrie* : Les « sables roux », frange la plus profonde de la marge, ont une teneur en pélites inférieure à 20 % (parfois même 10 %).

Nous trouvons donc à une profondeur, où, en mer catalane la pente bathyale a déjà commencé, l'équivalent des sables du large

de PRUVOT. Cette plus grande profondeur en Atlantique aurait pu permettre une remontée d'espèces bathyales si la granulométrie ne faisait pas office de barrière. En fait, c'est essentiellement au niveau du stock circalittoral des rechs que la comparaison est possible avec les peuplements de GLEMAREC.

En dépit de l'absence de connaissances sur les peuplements plus profonds en Atlantique il est fort probable que la marge de contact qui débute avec les sables roux se prolonge plus bas avant les vases bathyales, la partie étudiée par GLEMAREC ne représentant que le niveau supérieur de cette marge.

Dans la Grande Vasière, deux peuplements sont comparables aux nôtres : ils ont des granulométries semblables, mais se trouvent à des profondeurs différentes : les peuplements de GLEMAREC étant sur le plateau, seule la fraction circalittorale de nos peuplements peut être prise en considération.

Les vases à *Ninoe* peuvent se comparer au peuplement à *Praxillella* et *Lumbrineris* : *Ninoe* étant remplacée par un autre Lumbrineridae : *Lumbrineris fragilis*. On trouve, entre autre, sur ces vases : *Brissopsis lyrifera*, *Glycera rouxii*, *Spiophanes kroyeri* (*Sp. k. reyssi* en mer catalane), *Alpheus macrocheles*.

Les vases sableuses à *Nucula sulcata* proches du peuplement à *Maldane-Haploops* (*H. tubicola* en Atlantique opposé à *H. della-vallei*).

Notons que si GLEMAREC désigne ces fonds sous le nom de vases sableuses et nous le peuplement MH sous le nom de sables vaseux, alors qu'ils ont une granulométrie semblable, c'est par rapport aux autres types de fonds que nous trouvons l'un et l'autre dans nos secteurs, ce sont des appellations locales.

Sur les « fonds durs » qui existent dans ces vases sableuses, citons :

Tellina balaustina, *Pitar rudis*, *Astarte sulcata*, *Nucula nucleus*, *Venus ovata*, *Pista cristata*, *Eunice vittata* et une épifaune sur les galets et coquilles avec : *Pycnodonta cochlear*, *Pteria hirundo*, *Monia glauca* donc un peuplement voisin du peuplement à *Maldane-Haploops*, en particulier du flanc ouest du rech Lacaze-Duthiers caractérisé par la même épifaune.

Par contre les sables envasés à *Terrebellides* de GLEMAREC sont assimilables à la sous-communauté à *Auchenoplax* de GUILLE.

Les « fonds durs » qui bordent la grande Vasière vers le large, où la teneur en pélites peut descendre à 5 % ont un peuplement qui comprend entre autres : *Tellina balaustina*, *Venus ovata*, *Marphysa bellii*, *Lumbrineris fragilis*, *Lanice conchilega* et *Spatangus purpureus*. Quand le taux de pélites atteint 10 % la faune

y est dominée par *Dasybranchus gajolae* et sur les affleurements rocheux on trouve : *Phakelia ventilabrum*, *Dendrophyllia cornigera*, *Arca lactea*, *Muehlfeldtia truncata*, *Pycnodonta cochlear*, *Cidaris cidaris* et *Echinus melo*.

Ceci montre à quel point ces fonds durs sont comparables à nos peuplements à *Venus-Spatangus* (VS) pourtant plus vaseux et aux fonds à CS et HV sur les graviers des rechs.

Les sables roux à pointes d'alènes ont une composition granulométrique assez voisine de celle des fonds à *Microcosmus-Echinus* avec cependant une teneur en pélites moins élevée.

Ainsi, avec une granulométrie différente (moins de pélites) et une profondeur plus grande pour le plateau continental atlantique, nous trouvons, dans les deux cas, une même marge de contact au moins son début dans le Golfe de Gascogne, marge qui est alors caractérisée par l'absence d'espèces bathyales (notons que si GLEMAREC trouve des espèces comme *Aporrhais serresianus* ou *Pycnodonta cochlear*, c'est que ces espèces sont sténothermes froides et vivent normalement sur le plateau continental atlantique alors qu'elles sont bathyales en Méditerranée, s'étant réfugiées dans cet étage pour des raisons de température).

L'existence de ce début de marge de contact en Atlantique, de ce peuplement de fonds meubles instables décrit de la région de Marseille venant s'ajouter à nos observations vont nous conduire à reconsidérer les problèmes d'étagement benthique.

CHAPITRE IV

LA MARGE DE CONTACT ET L'ÉTAGEMENT BENTHIQUE

La limite entre le système phytal et le système aphytal est définie comme étant le niveau où il n'y a plus assez de lumière pour permettre la croissance d'Algues pluri- ou unicellulaires.

Cette limite est difficile à mettre en évidence et on admet généralement que le système phytal s'arrête avec le plateau continental, le système aphytal commençant avec la pente du talus continental.

Si une telle limite topographique est évidente, elle ne semble pas toujours correspondre à une limite faunistique à défaut d'une limite floristique qui n'a été que rarement recherchée, et plus rarement encore trouvée.

En rassemblant diverses observations ce point peut apparaître sous un nouveau jour : GLEMAREC, nous l'avons dit, au vu des « sables roux à pointes d'alènes » et de leur peuplement, envisage la possibilité de leur donner le qualificatif de *bathylittoraux* sans que cela implique une notion d'étage, mais avec un sens purement topographique. Sur les côtes de Provence, CARPINE et VAISSIERE (1964) font un certain nombre de remarques lors d'une étude en soucoupe plongeante SP 300. Citant d'abord PÉRÈS et PICARD : « L'absence d'une biocénose propre aux vases bathylittorales, jointe au fait que pour les deux autres peuplements (à *Dendrophyllia* et à grands Brachiopodes et *Dorocidaris*) il n'y a pratiquement pas d'espèces caractéristiques mais seulement des espèces qui y ont leur maximum d'abondance, confère à l'ensemble de l'étage bathylittoral une certaine incertitude » (1958, p. 97).

Et CARPINE et VAISSIERE ajoutent : « cette sensation d'incertitude est la nôtre. Cependant cet espace situé entre 150 et 250 m est dans la plupart des cas caractérisé par des populations importantes de *Cidaris cidaris* accompagnés de grands Brachiopodes » (1964, p. 9).

Ils rappellent aussi que PÉRÈS et PICARD (1960, p. 14) sont arrivés plus tard à la conclusion qu'il n'y avait pas d'étage bathylittoral.

Mais à la suite d'observations directes, CARPINE et VAISSIERE sont conduits à ajouter : « elles (ces plongées) représentent un apport précieux confirmant les résultats obtenus antérieurement et nous conduisant, compte tenu de nos observations précédentes, à penser que la région de transition au début du système aphytal pourrait être de nouveau définie, soit en rétablissant l'étage bathylittoral, soit en la considérant comme le premier degré bathyal en précisant un sous-étage épibathyal ».

Ainsi, ces auteurs, confrontés avec les problèmes de mélanges de stocks faunistiques, d'hétérogénéité des sédiments (problèmes qui furent nôtres tout au long de ce travail) sont les uns et les autres conduits à repenser à l'éventualité de l'existence d'un étage bathylittoral.

Ils estiment aussi, et nous pensons de même, qu'un tel étage, s'il devait être à nouveau défini, ne pourrait l'être selon les critères que son « inventeur » avait fixés : étage caractérisé par la présence d'Algues unicellulaires à l'exclusion d'Algues pluricellulaires (ERCEGOVIC, 1957), GLEMAREC pensant à des limites topographiques et CARPINE et VAISSIERE à des limites faunistiques.

Ces observations sont faites essentiellement sur des substrats durs, parfois même rocheux.

Mais c'est surtout la présence sur un même fond d'espèces circalittorales (*Dendrophyllia*) et d'espèces bathyales, *Cidaris* et grands Brachiopodes (peuplement qui doit être interprété comme un faciès sablo-vaseux de la biocénose des vases profondes bathyales, PÉRÈS et PICARD, 1964) qui conduit ces auteurs à penser à l'existence d'un étage bathylittoral.

S'il peut y avoir encore un doute quant à l'appartenance véritable des *Cidaris* et des grands Brachiopodes à un système ou à un autre (ce peuplement a été longtemps considéré comme circalittoral profond), la présence en mer catalane d'espèces indiscutablement bathyales comme les Coraux blancs mélangées aux *Dendrophyllia* montre que ce mélange de deux stocks existe.

1) *Cet étage bathylittoral existe-t-il en substrat dur ?*

Si l'on considère les *Cidaris* et les grands Brachiopodes non pas comme un peuplement de faciès sablo-vaseux bathyal, mais comme un peuplement de fonds sablo-vaseux (et même durs) situés au-dessus de la vase bathyale (de tels fonds sont en effet habituellement moins profonds) et que ce peuplement soit aussi caractérisé par les *Dendrophyllia*, on pourrait alors admettre que ce peuplement correspond à un étage bathylittoral.

A ce moment, l'absence d'un tel peuplement individualisé en mer catalane parce que toujours mélangé au peuplement à Coraux blancs nous conduirait à dire qu'en raison des conditions écologiques dans les rechs, cet étage n'y existerait pas par suite du « télescope » du circalittoral profond et du bathyal (REYSS, 1964).

Donc :

a) l'étage bathylittoral tel qu'il a été défini par ERCEGOVIC ne correspond pas à une réalité (dans l'état actuel de nos connaissances sur la flore unicellulaire).

b) la présence simultanée d'un certain nombre d'espèces (*Dendrophyllia*, *Cidaris* et grands Brachiopodes) pourrait cependant nous conduire à envisager un nouvel étage bathylittoral défini selon d'autres critères que ceux d'ERCEGOVIC.

c) cet étage qui existerait alors en divers points de Méditerranée ou même d'Atlantique serait absent dans les rechs par suite du télescope des étages.

La question de son existence posée par CARPINE et VAISSIERE de même que par GLEMAREC reste entière en ce qui concerne les peuplements de substrats durs.

2) *Sur les fonds meubles (détritique, sables, vases).*

Nous connaissons deux peuplements clairement définis :

— l'un circalittoral sous-communauté à *Auchenoplax* de la grande communauté à *Amphiura filiformis* de GUILLE.

— l'autre bathyal : la vase profonde.

Entre les deux se trouve cette vaste marge de contact caractérisée par le mélange intime d'éléments appartenant aux deux stocks précédents. Cette marge de contact pourrait-elle être assimilée à l'étage bathylittoral ? Si oui, il faut faire abstraction des critères classiques de délimitation des étages :

— *Eclairement* : d'une part le bilan d'éclairement est mal connu, d'autre part son action ne se ferait sentir que sur la flore et l'épifaune. Il ne nous serait alors pas possible de le définir à partir de peuplements qui sont essentiellement connus par l'endo-faune.

— *Topographie* : les divisions classiques du système aphytal : talus, plaine et fosses correspondant aux étages bathyal, abyssal et hadal laissent peu à peu la place à des divisions basées sur des phénomènes biologiques : en particulier l'étage bathyal serait alors l'étage où existent encore des espèces circalittorales eurybathes, l'étage abyssal correspondant alors à un renouvellement assez radical des peuplements (VINOGRADOVA, 1958) et la division abyssal-hadal (ou ultra-abyssal des auteurs Russes et Anglo-saxons) étant pour le moment plus ou moins contestée.

Si l'on fait appel à de tels critères faunistiques : bathyal = présence d'espèces circalittorales eurybathes, on peut alors proposer une définition d'un éventuel étage bathylittoral : l'étage bathylittoral serait caractérisé par un mélange d'espèces *caractéristiques* tel que sa limite supérieure serait le niveau le *moins profond* pouvant être atteint par les espèces *caractéristiques* de l'étage bathyal, et sa limite inférieure le niveau le *plus profond* pouvant être atteint par des espèces *caractéristiques* de l'étage circalittoral.

Ce serait donc un étage où il y aurait recouvrement de deux stocks d'espèces caractéristiques.

Cependant, dans les systèmes de classification des étages d'après des critères faunistiques, on fait appel à des notions de présence et d'absence d'un certain nombre d'espèces caractéristiques; or, dans le cas des unités de peuplement des rechs, le recouvrement de deux stocks d'espèces fait que nous nous trouvons devant une notion de présence-présence (mélange de deux stocks) et non plus présence-absence.

Pour ces raisons, il serait souhaitable de ne voir pour l'instant et tant que nos connaissances sur la flore et le bilan d'éclairement

seront aussi fragmentaires, non pas un étage mais une *marge de contact bathylittorale*.

Cette marge, plus ou moins étendue selon la topographie, la température, la profondeur et la granulométrie des fonds formerait alors la frontière entre les deux systèmes et permettrait un passage progressif d'un système à l'autre ce qui est sans doute plus réel qu'une limite nette.

Elle correspond alors au « transitional horizon » des auteurs russes (Diagramme de zonation verticale de l'Océan Pacifique, admis par l'Institut d'Océanologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., in ZENKEVITCH, p. 714). Mais le terme d'horizon ayant dans le langage écologique français une autre signification (PÉRÈS, 1961) il est préférable de conserver le terme de marge.

Il existe aussi une autre marge de transition entre les étages bathyal et abyssal (toujours selon ZENKEVITCH) mais son existence en Méditerranée reste à démontrer.

Il devient alors possible de placer les faunes des fonds rocheux dans une telle marge de contact bathylittorale : en effet, la définition de cette marge faisant appel non plus à des espèces *caractéristiques* exclusives mais au contraire au *mélange* d'espèces de stocks circalittoraux et bathyaux, la présence simultanée d'espèces comme les Coraux blancs et les Coraux jaunes n'a plus le caractère négatif que nous pouvions lui donner dans le cas où cette marge n'était pas reconnue.

On peut alors admettre que dans certaines conditions exceptionnelles de turbidité, les Coraux blancs ont la possibilité de remonter dans cette marge de contact bathylittorale et de se trouver ainsi en contact avec des espèces circalittorales descendues comme les Coraux jaunes.

Et si une telle remontée de Coraux blancs reste exceptionnelle (et limitée à notre connaissance aux rechs catalans) nous trouvons habituellement dans cette marge de contact bathylittorale des espèces de deux stocks : *Dendrophyllia cornigera*, les Eponges dressées (*Poecillastra*), *Antipathes fragilis* par exemple pour le stock circalittoral et pour le stock bathyal *Cidaris cidaris*, les Grands Brachiopodes.

Sur les substrats meubles nous aurons aussi, pour le stock circalittoral, *Spatangus purpureus*, *Anapagurus laevis*, *Echinus acutus* etc, et pour le stock bathyal : *Mellina cristata*, *Tellina balaustina*, *Collocaris macandreae*.

CONCLUSION

L'ensemble des unités de peuplement situées entre le plateau continental et la vase profonde forme, dans les rechs, une vaste marge de contact bathyllittorale.

Il convient, nous l'avons dit, de parler de marge et non d'étage; de plus, pour éviter de créer de telles marges, définies par des mélanges de stocks faunistiques, entre tous les étages ce qui reviendrait en fait à créer ou à multiplier les étages, il faut insister sur le fait que cette marge de contact bathyllittorale ne sépare pas deux étages mais fait la liaison entre deux *systèmes*, profondément différents et sans frontières bien nettes.

Cette marge permet aussi de tenir compte, dans un système d'étagement benthique, de phénomènes qui comme les unités de peuplements des rechs ont une amplitude de profondeur, une superficie et une nature telles qu'il serait difficile de les passer sous silence ou de les inclure dans le système précédent.

Ainsi cette marge de contact bathyllittorale (qui correspond au « transitional horizon » des auteurs russes) a donc pour limites :

— Niveau supérieur : le niveau le moins profond pouvant être atteint par des espèces *caractéristiques* de l'étage bathyal, premier étage du système aphytal.

— Niveau inférieur : niveau le plus profond pouvant être atteint par des espèces *caractéristiques* de l'étage circalittoral, dernier étage du système phytal, la frontière floristique ou topographique entre les deux systèmes pouvant se situer à un niveau quelconque entre les deux limites ou même correspondre à l'une d'entre elles.

Si nous avons pu mettre en évidence l'existence d'une telle marge de contact bathyllittorale dans les rechs catalans, il reste à prouver, comme le laissent supposer les observations d'autres chercheurs qu'elle existe en d'autres points de l'océan et qu'elle ne reste pas un phénomène local.

Enfin, ce travail devra être complété par l'étude des peuplements situés au niveau du raccordement du talus et de la plaine abyssale, c'est-à-dire entre les étages bathyal et abyssal pour savoir s'il existe là aussi une telle marge de contact.

Il est fort probable que ce problème se posera de façon différente en océan ouvert et en Méditerranée et reste lié à la connaissance des faunes profondes de cette mer, et l'on peut se demander,

connaissant l'histoire et la topographie de la Méditerranée s'il existe ou non un renouvellement ou un changement entre ses faunes bathyales profondes et abyssales comme c'est le cas en mer ouverte.

RÉSUMÉ

L'auteur étudie les relations existant, d'une part entre les différents peuplements de macrofaune benthique de deux vallées sous-marines (les rechs) et d'autre part entre ces peuplements et les peuplements circalittoraux du plateau continental. Les peuplements des rechs constituent une transition entre les faunes du plateau et les faunes bathyales et le mode de transition est fonction de la nature sédimentologique des fonds. En particulier la teneur en pélites peut former, pour certaines valeurs, une véritable frontière faunistique, indépendamment des teneurs en autres fractions granulométriques. Ces différents peuplements forment une « marge de contact » entre le plateau continental et la vase bathyale et cette marge est caractérisée par le mélange intime d'éléments typiquement circalittoraux et bathyaux.

Comme cette marge se situe à la limite des deux systèmes, phytal et aphytal, l'auteur est conduit à en étudier la place dans un système d'étagement benthique : l'absence d'espèces que l'on puisse considérer comme caractéristiques exclusives de cette marge fait qu'il ne peut être question d'en faire un étage, mais l'auteur propose d'en faire une marge de contact bathylittorale définie par le mélange de deux stocks caractéristiques et qui correspondrait au « transitional horizon » des auteurs russes dans le Pacifique.

SUMMARY

The author studies the connections between the different populations of the benthic macrofauna of two submarine canyons (the rechs), and between these populations and the circalittoral populations of the continental shelf. The populations of the rechs constitute a transition between the fauna of the continental shelf and the bathyal fauna. The mode of transition is function of the nature of the bottom sediments. Particularly the amount of pelites may

form, for certain values a real faunal border, independent of the amount in other granulometric fractions. These different populations form a "contact margin" between the continental shelf and the bathyal mud and this margin is characterized by the intimate mixing of typically circalittoral and bathyal elements.

Since this margin is situated at the limit of two systems, phytal and aphytal, the author is led to study its placement in a system of ranked benthic tiers : the lack of species which could be considered characteristic exclusive of this margin eliminates the possibility to make a level out of it, but the author proposes to make it a bathy littoral margin of contact defined by the mixing of two characteristic stocks which would correspond to the « transitional horizon » of the russian authors in the Pacific.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor beschreibt die Beziehungen einerseits zwischen verschiedenen Beständen benthischer Makrofauna zweier Unterwassercanyons (der rechts) und andererseits zwischen diesen Beständen und zirkalitoralen Beständen des Kontinentalschelfs. Die Bestände der « rechts » bilden einen Uebergang zwischen der Fauna des Kontinentalschelfs und der des Bathyal. Der Uebergangsmodus ist von der Art des Sediments abhängig. Besonders der Anteil an Peliten kann von bestimmten Werten an eine wirkliche faunistische Barriere bilden, unabhängig vom Anteil anderer Korngrössefraktionen.

Diese verschiedenen Bestände bilden eine Kontaktzone zwischen Kontinentalschelf und Bathyalschlamm, und diese Zone ist charakterisiert durch die intensive Durchmischung von typischen zirkalitoralen und bathyalen Elementen.

Da diese Zone zwei Systeme abgrenzt, das phytale und das aphytale, untersucht der Autor ihre Stellung im Stufensystem des Benthos : das Fehlen von eigenen, in dieser Zone exklusiven Arten erlaubt es nicht, sie zu einer gesonderten Stufe zu erklären. Der Autor schlägt vor, sie als bathylitorale Kontaktzone zu benennen, die durch die Durchmischung zweier charakteristischer Bestände definiert ist und dem « transitional horizon », wie er von russischen Autoren im Pazifik beschrieben worden ist, entspreche.

BIBLIOGRAPHIE

- BELLAN, G., 1959. Résultats scientifiques des Campagnes de la « Calypso ». IV-Annélides Polychètes. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, 37 : 315-342.
- BODENHEIMER, F.S., 1958. Animal ecology to day. *Monographiae Biologicae*, 6 : 277 p.
- CARPINE, C. et R. VAISSIERE, 1964. Compte rendu de plongées en soucoupe plongeante SP 300 (région Al). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 63 : 1314, 36 p.
- ERCEGOVIC, A., 1957. Principes et essai d'un classement des étages benthiques. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 22 (13).
- FAGER, E.W., 1963. Communities of Organisms. In *The sea*, M.N. Hill, édit. New York : 415-437.
- FREDJ, G. et R. VAISSIERE, 1964. Etude photographique préliminaire de l'étage bathyal dans la région de Saint-Tropez (ensemble A). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 64 (1323) : 70 p.
- GILSEN, T., 1930. Epibioses of the Gullmar Fjord, I-II. *Kristinebergs Zool. Stat.*, 1877-1927, 2 : 1-123, 4 : 1-380.
- GLEMAREC, M., 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Cah. Biol. mar.*, 5 (1) : 33-96.
- GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse Fac. Sci. Paris*.
- GLEMAREC, M., 1969. Le plateau continental Nord-Gascogne et la Grande Vasière. Etude bionomique. *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, 33 (3) : 301-310.
- GOT, A., A. MONACO et D. REYSS, 1969. Les canyons sous-marins de la mer catalane : le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. II-Topographie de détail et carte sédimentologique. *Vie Milieu*, 20 (2B) : 257-278.
- GUILLE, A., 1969. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. *Thèse Fac. Sci. Paris*.
- GUILLE, A. et J. SOYER, 1968. Contribution à l'étude comparée des biomasses du macrobenthos et du microbenthos des substrats meubles au large de Banyuls-sur-Mer. 3^e *symposium européen de Biologie marine. Arcachon. Vie Milieu*, suppl. 22 : 15-29.
- HEDGPETH, J.W., 1957. Concepts of Marine Ecology. In *Treatise on Marine Ecology and Paleocology*. National Research Council, Vol. 1 : Ecology. *Mem. geol. Soc. Am.*, 67 : 29-52.
- JONES, G.F., 1969. The Benthic Macrofauna of the Mainland shelf of Southern California. *Allan Hancock Monographs in Marine Biology*, 4 : 219 p.
- JONES, N.S., 1952. The bottom fauna and the flood of flatfish off the Cumberland coast. *J. Anim. Ecol.*, 21 : 182-205.

- KERNEIS, A., 1960. Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de Posidonies de la région de Banyuls. *Vie Milieu*, **11** (2) : 145-187.
- KULCZYNSKI, S.M., 1927. Die Pflanzenassociation der Pienen. *Bull. int. Acad. pol. Sci. Lett.*, **2** : 27-204.
- LAMOTTE, M. et F. BOURLIÈRE, 1967. Problèmes de productivité biologique. Masson et C^{ie}, édit., Paris : 246 p.
- LAUBIER, L., 1961. *Acanthicolepis cousteau* n. sp., un Aphroditien de profondeur récolté par la soucoupe plongeante. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **1221** : 12 p.
- LAUBIER, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, **43** (2) : 316 p.
- LAUBIER, L. et D. REYSS, 1965. Hydrographie de la zone côtière de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **15** (2) : 487-490.
- LE DANOIS, E., 1948. Les profondeurs de la mer. Payot édit. Paris : 303 p.
- LEDOYER, M., 1966. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. Données analytiques sur les biotopes de substrat dur. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **40** (56) : 103-149.
- LINDROTH, A., 1935. Die Assoziation der marinen Welchböden- eine Kritik auf Grund von Untersuchungen im Gullmars Fjord, Vestschweden. *Zool. Bidr. Upps.*, **15** : 331-363.
- MARE, M.F., 1942. A study of a Marine Benthic Community with special reference to the micro-organisms. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, n.s., **25** : 517-554.
- REYSS, D., 1966. Présence de l'Annélide Polychète *Rhodine loveni* Malmgren, 1865, dans le rech Lacaze-Duthiers. *Vie Milieu*, **17** (2A) : 1066-1068.
- REYSS, D., 1968. Présence en Méditerranée du genre *Macellicephala*, Polychète Aphroditidae. *Vie Milieu*, **19** (2A) : 323-328.
- REYSS, D., 1969. Les canyons sous-marins de la mer catalane : le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. I. Bathymétrie et topographie. *Vie Milieu*, **20** (1B) : 13-36.
- REYSS, D., 1971. Les canyons sous-marins de la mer catalane : le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. III. Les peuplements de macrofaune benthique. *Vie Milieu*, **22** (3 B) : 529-613.
- REYSS, D. et J. SOYER, 1965 a. Etude de deux vallées sous-marines de la mer catalane : le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers en « soucoupe plongeante ». Note préliminaire. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, **18** (2) : 75-81.
- REYSS, D. et J. SOYER, 1965 b. Etude de deux vallées sous-marines de la mer catalane. (Compte rendu de plongées en soucoupe plongeante SP 300). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **65** (1356) : 27 p.
- REYSS, D. et J. SOYER, 1966. Cumacés recueillis lors de la campagne de la « Calypso » à Port-Vendres en août-septembre 1964. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **66** (1372) : 11 p.

- RIEDL, R., 1966. Biologie des Meereshöhlen. Topographie Faunistik und Oekologie eines unterseeischen Lebensraumes. Eine Monographie. Paul Parey édit., Hamburg.
- SANDERS, H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.* 3 (3) : 245-258.
- SANDERS, H.L., 1960. Benthic studies in Buzzards bay. III. The structure of the soft bottom community. *Limnol. Oceanogr.* 5 (2) : 138-153.
- SANDERS, H.L. and R. HESSLER, 1967. Faunal diversity in the deep sea. *Deep-sea Res.*, 14 (1) : 65-78.
- SANDERS, H.L. and R. HESSLER, 1969. Ecology of the deep-sea benthos. *Science*, 163 : 1419-1424.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr Kommn Havunders, sér. Plankton*, K : 1-523.
- THORSON, G., 1955. Modern aspects of marine level-bottom animal communities. *J. mar. Res.*, 14 : 387-397.
- THORSON, G., 1957. Bottom communities (Sublittoral or shallow shelf). *Mem. geol. Soc. Am.*, 67 (1) : 461-534.
- THORSON, G., 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Neth. Jnl Sea Res.*, 3 (2) : 267-293.
- VINOGRADOVA, N.G., 1956. Quelques principes de la répartition verticale de la faune abyssale du Pacifique (en russe). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 110, 4.
- VINOGRADOVA, N.G., 1959. The zoogeographical distribution of the deep-water bottom fauna in the abyssal zone of the ocean. *Deep Sea Res.*, 5 (3) : 205-208.
- WIESER, W., 1960. Benthic in Buzzards bay. II. The meiofauna. *Limn. Oceanogr.*, 5 (2) : 121-137.
- WEGENER, A., 1924. The origin of Continents and Oceans. (English translation from German 3rd edit.) E.P. Dutton and Co, New York, 212 p.
- ZENKEVITCH, L.A., 1963. Biology of the seas of the U.S.S.R. Interscience Publ., New York, 955 p.

Reçu le 29 août 1970.