

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXV

ANNÉE 1975

FASCICULE 1-B

SOMMAIRE

Gertraud KRAPP-SCHICKEL & Franz KRAPP. Quelques traits de l'Ecologie d'Amphipodes et de Pycnogonides provenant d'un îlot Nord-Adriatique	1
F. LAFARGUE & A. TURSI. Contribution à la connaissance des Didemnidae (Ascidies Composées) des côtes des Pouilles (Mer Ionienne et Mer Adriatique)	33
Guy CAHET. Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Cas des sulfato-réducteurs. II. Relations syntrophiques avec diverses microflores ..	49
M. PANOUSE, G. JACQUES & C. RAZOULS. Données climatologiques et hydrologie de surface de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973	67
M. PANOUSE, G. JACQUES & J. NEVEUX. Hydrologie dans la zone néritique de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973	77
J. NEVEUX, M. FIALA, G. JACQUES & M. PANOUSE. Phytoplancton et matériel particulaire à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973	85
Claude RAZOULS. Estimation de la production globale des Copépodes planctoniques dans la province néritique du Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer. II. Variations annuelles de la biomasse et calcul de la production	99
Michel BHAUD. Rapports entre époque de reproduction, biogéographie et répartition verticale. — Un exemple particulier : <i>Spiochaetopterus costarum</i> (Annélide Polychète)	123
F. GADEL. Distribution de la matière organique sur le plateau continental catalan : le Carbone et l'Azote	141
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée occidentale. 13. Le genre <i>Mesocletodes</i> Sars (Cletodidae, T. Scott). Systématique, Ecologie	157

MASSON



Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel comprenant six fascicules, contient environ 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries : Série A : Biologie marine — Série B : Océanographie — Série C : Biologie terrestre.

Pour chaque toison, deux fascicules sont en principe réservés à chacune des trois séries. La succession des trois séries au cours de l'année peut être sujette à variations d'un tome au suivant. La Rédaction se réserve de modifier la répartition en trois sections suivant l'abondance relative des manuscrits acceptés pour chaque série.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur P. DRACH, Directeur de la Publication, ou M. J. SOYER, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C. BOCQUET (Paris, France), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), J. MAETZ (C.E.A., Villefranche-sur-Mer, France), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, France), O. TUZET (Montpellier, France), E. VIVIER (Lille, France).

Série B : Océanographie

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), J. BROUARDEL (Monaco), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOFF (Paris, France), L. LAUBIER (C.O.B., Brest, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France).

Série C : Biologie terrestre

A. ANGELIER (Toulouse, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT-GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France).

ABONNEMENTS 1975

France et zone franc (pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) 140,00 Francs
Règlement par mandat, chèque postal à MASSON & Cie (joindre les 3 volets) ou chèque bancaire.

Italie 32 000 Lires
Exclusivement par E.T.M.I., Via Settembrini, 27 20124 - Milano.

Autres pays 160,00 Francs
Montant également payable dans les autres monnaies au cours des règlements commerciaux du jour du paiement.

Les règlements peuvent être effectués par :

- chèque sur Paris, émis par une banque étrangère,
- transfert par banque provenant d'un compte étranger,
- mandat postal international.

MASSON & Cie S.A., Editeurs, 120, bd Saint-Germain, F 75280 - Paris Cedex 06.
Téléphone

Rédaction et Administration : 326-56-11, 633-85-21, 325-32-11, 033-77-84, 033-70-81.

Abonnements : 588-50-50, 588-14-66.

Changement d'adresse : Retourner l'étiquette modifiée, ou indiquer le numéro d'abonné.

Numéros séparés et Collections : S'adresser à MASSON & Cie Service, 15, rue de Savoie, 75006 - Paris, Tél. : 325-74-73, 325-74-95.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXV

ANNÉE 1975

FASCICULE 1-B

SOMMAIRE

Gertraud KRAPP-SCHICKEL & FRANZ KRAPP. Quelques traits de l'Ecologie d'Amphipodes et de Pycnogonides provenant d'un îlot Nord-Adriatique	1
F. LAFARGUE & A. TURSI. Contribution à la connaissance des Didemnidae (Ascidies Composées) des côtes des Pouilles (Mer Ionienne et Mer Adriatique)	33
Guy CAHET. Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Cas des sulfato-réducteurs. II. Relations syntrophiques avec diverses microflores ..	49
M. PANOUSE, G. JACQUES & C. RAZOULS. Données climatologiques et hydrologie de surface de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973	67
M. PANOUSE, G. JACQUES & J. NEVEUX. Hydrologie dans la zone néritique de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973	77
J. NEVEUX, M. FIALA, G. JACQUES & M. PANOUSE. Phytoplancton et matériel particulière à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973	85
Claude RAZOULS. Estimation de la production globale des Copépodes planctoniques dans la province néritique du Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer. II. Variations annuelles de la biomasse et calcul de la production	99
Michel BHAUD. Rapports entre époque de reproduction, biogéographie et répartition verticale. — Un exemple particulier : <i>Spiochaetopterus costarum</i> (Annélide Polychète)	123
F. GADEL. Distribution de la matière organique sur le plateau continental catalan : le Carbone et l'Azote	141
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée occidentale. 13. Le genre <i>Mesocletodes</i> Sars (Cletodidae, T. Scott). Systématique, Ecologie	157

MASSON



Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : Océanographie

PASCHELE I B

ANNÉE 1973

VOLUME XXV

SOMMAIRE

1. Étude de la dynamique sédimentaire dans les zones littorales de l'océan Atlantique Nord-Ouest. — J. PASCHELE I B
23. M. LACROIX & A. THERY. Contribution à la connaissance des littoraux littoraux (Côte de la Manche) des côtes des îles de la Manche et de la Bretagne. — M. LACROIX
49. Étude de la dynamique sédimentaire dans les zones littorales de l'océan Atlantique Nord-Ouest. — J. PASCHELE I B
63. M. LACROIX, G. LACROIX & G. LACROIX. Données climatologiques et hydrologiques de la zone littorale de la Côte de la Manche. — M. LACROIX
73. M. LACROIX, G. LACROIX & J. NEVILL. Hydrologie dans la zone littorale de la Côte de la Manche. — M. LACROIX
85. A. NEVILL, M. LACROIX, G. LACROIX & M. LACROIX. Particularités de la zone littorale de la Côte de la Manche. — M. LACROIX
99. Étude de la dynamique sédimentaire dans les zones littorales de l'océan Atlantique Nord-Ouest. — J. PASCHELE I B
129. Étude de la dynamique sédimentaire dans les zones littorales de l'océan Atlantique Nord-Ouest. — J. PASCHELE I B
141. Étude de la dynamique sédimentaire dans les zones littorales de l'océan Atlantique Nord-Ouest. — J. PASCHELE I B
157. Étude de la dynamique sédimentaire dans les zones littorales de l'océan Atlantique Nord-Ouest. — J. PASCHELE I B



Publié par Masson

MASSON

**QUELQUES TRAITS
DE L'ÉCOLOGIE D'AMPHIPODES
ET DE PYCNOGONIDES
PROVENANT D'UN ILOT NORD-ADRIATIQUE**

par Gertraud KRAPP-SCHICKEL et Franz KRAPP

*Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig Bonn,
République Fédérale Allemande*

ABSTRACT

In the littoral of the little islet of Banjole (Northern Adriatic) 5268 Amphipods (42 species from 32 samples) and 917 Pycnogonids (14 species from 41 samples) were collected. All came from the uppermost algal zones. In the W and NW, the island is exposed to the surf from the open sea (fig. 1), whereas its eastern and south-eastern coasts are protected as they face the mainland. Consequently, the ecological differences are considerable within a small area. The samples were taken in two areas of different coastal formations and autecological preferences in relation to water movement, contents of sediments, water depth, and some simple parameters of the substrate were noted in 7 species of Amphipods and 5 species of Pycnogonids. The hitherto unknown female of *Anoplodactylus robustus* (DOHRN, 1881) is described.

INTRODUCTION

Banjole (en italien Bagnole) est un îlot au large de la côte de la Péninsule d'Istrie au nord de l'Adriatique, à environ 2 km W-S-W de Rovinj (en italien Rovigno d'Istria). Cet îlot, pratiquement cir-

culaire, a un diamètre moyen d'environ 90 m, il atteint une altitude de 13 mètres. A l'est et au sud, la côte est exposée au ressac et entaillée par des incisions verticales, qui forment même une grotte dont le plafond est partiellement écroulé.

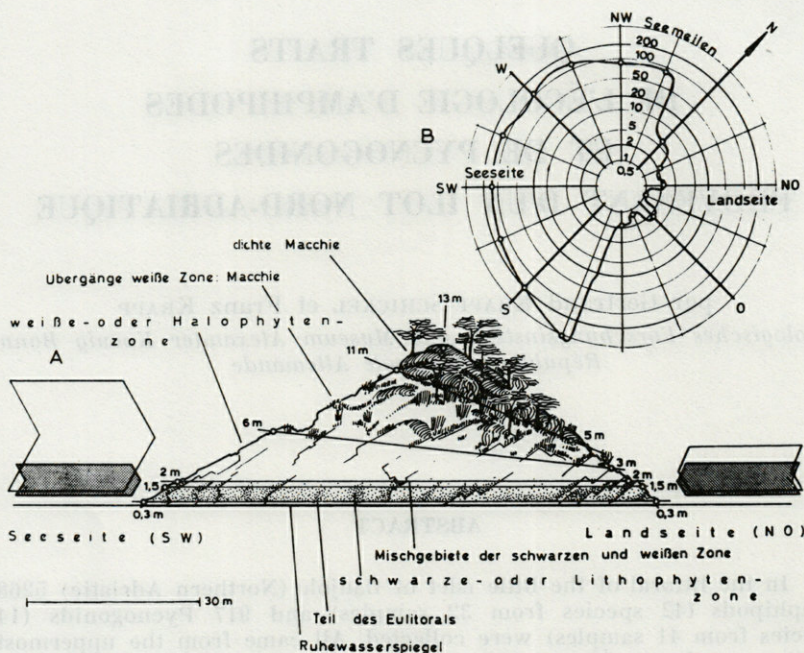


FIG. 1. — D'après RIEDL, 1964. Effet de l'hydrodynamisme sur la zonation de l'îlot de Banjole. A : l'île du sud-est, semischématisée. Côte de mode battu au sud-ouest, de mode calme au nord-est. B : forces d'assaut des vents venant du large, en milles nautiques.

La zone des Lithophytes encercle tout l'îlot jusqu'à 2 m et indique ainsi le niveau moyen du ressac, la zone des halophytes reflète plutôt ses maxima. Sur la face tournée vers la terre ferme, elle s'interrompt à 3 m au-dessus de la surface et est relayée par du maquis tandis qu'elle remonte jusqu'à 6 m sur la face sud-ouest exposée à la mer ouverte. Les vents les plus fréquents sont le mastral d'ouest et le sirocco du sud; parfois il y a de la bora de N-N-E (voir Fig. 1, cf. aussi RIEDL 1964, KLEPAL 1971).

L'idée de ce travail naquit en octobre 1967, quand l'un des auteurs (G.K.-S.) eut terminé ses récoltes d'Amphipodes autour de Rovinj (KRAPP-SCHICKEL, 1969b). Des différences nettes entre les zonations d'algues et leurs associations faunistiques à Banjole et sur la terre ferme

se manifestèrent. A Banjole, le disque de Secchi se voyait jusqu'à une profondeur de 17 m, l'eau était claire et pure, les zones algales denses, alors qu'aux alentours de Rovinj tout avait déjà disparu à l'époque. Actuellement, un visiteur de l'île ne constaterait nulle différence, la pollution de l'eau a détruit les zones algales à Banjole, également.

PROBLÈMES

I. — *L'autécologie des Amphipodes méditerranéens* fut le sujet de maintes études bien avant la fin du siècle passé. Ainsi, LORENZ (1863, p. 349) répertissait ses 12 espèces d'Amphipodes récoltés dans le Golfe du Kvarner (italien : Golfo di Quarnero) sur 6 zones qu'il distinguait soigneusement sur la base des zones d'algues présentes. Avec une plus ample connaissance de la systématique, les problèmes devenaient toujours plus complexes, ce qui incita de nombreux chercheurs à soumettre une seule espèce à des expériences pour en déduire sa niche écologique. Or, la question se pose en principe aujourd'hui comme au temps de LORENZ, et une multitude de chercheurs a poursuivi les observations directes en mer : DELLA VALLE 1893, CAULLERY 1926, KITCHING, MACAN & GILSON 1934, JONES 1948, DAHL 1948, ENEQUIST 1949, RUFFO & WIESER 1952, LEDOYER 1961, 1966 a, b, c, 1967, 1968, 1969 a, b, c, d, e, 1970, 1972, 1973, BELLAN-SANTINI 1961, 1962 a, b, 1969, 1971, 1972, 1974, DOMMASNES 1968, MYERS 1969 b, KRAPP-SCHICKEL 1969 a, b, 1971, 1972, 1974 a, b, CHARDY 1970 et SCHIECKE 1973. Tous observaient le mode de vie des Amphipodes trouvés dans le biotope et essayaient d'en déduire des règles de distribution. Plus variés sont les lieux de récolte, plus grandes sont les différences dans les préférences des diverses espèces rencontrées. Pour cela Banjole se prêtait particulièrement bien à une telle étude, puisqu'elle montre de grandes différences écologiques sur peu d'espace.

II. — *L'autécologie des Pycnogonides de la Méditerranée* est presque inconnue. Dans un nombre assez élevé de travaux surtout systématiques, on ne trouve que peu d'informations écologiques ; pourtant la nature du substrat, la profondeur et quelques autres préférences sont connues pour quelques espèces (KRAPP, 1973). En Adriatique, une étude écologique ne fut entreprise qu'une seule fois (ZAVODNIK 1968, premiers résultats dès 1965) dans les zones à *Cystoseira* ; il avait utilisé la vieille nomenclature de DOHRN (1881), ce travail fut revu et corrigé (ARNAUD, 1974). Cette étude a pour but de conclure sur les exigences écologiques d'échantillons prélevés. Auparavant, nous avions l'impression que la distribution des Pycnogonides était surtout fonction des organismes qu'ils peuvent manger. Ceci ne doit pas être le cas, comme le large spectre des proies des Pycnogonides des Iles Britanniques en témoigne (KING & CRAPP 1971). Les Pycnogonides semblent avoir leurs exigences propres vis-à-vis des facteurs abiotiques du milieu, comme l'hydrodynamisme et la pureté de l'eau, sa teneur en particules ou détritiques, sa profondeur, la nature et la forme du substrat.

LES ÉCHANTILLONS

Les premiers échantillons de l'île furent récoltés en septembre 1966. Un protocole détaillé des conditions édaphiques et des Amphipodes recueillis se trouve dans KRAPP-SCHICKEL (1969 b). Puisque les Pycnogonides sont traités ici pour la première fois, les indications suivantes sont répétées : numéro de l'échantillon, nom de l'algue ou des algues rencontrées, profondeur, parfois des remarques sur le mode d'exposition ou l'état physiologique du substrat.

- 107 *Peyssonelia squamaria*, 0,5 m, sur la pente ombragée de la grotte;
- 109 *Sargassum linifolium*, 3 m, côté nord de l'entrée de la grotte;
- 111 *Cystoseira abrotanifolia*, 0,5 m;
- 152 *Cystoseira adriatica*, 2,5 m, portion terminale seulement;
- 153 *Cystoseira adriatica*, 2,5 m, portion intermédiaire;
- 154 *Cystoseira adriatica*, 2,5 m, portion basale;
- 156 *Laurencia obtusa*, 3 m, avec éponge encroûtante;
- 157 *Dictyopteris membranacea*, 2 m, supporte *Peyssonelia squamaria*;
- 158 *Cystoseira adriatica*, 5 m;
- 164 *Cystoseira abrotanifolia*, 4 m;
- 165 *Sargassum linifolium*, 4 m, portion terminale;
- 167 *Wrangelia penicillata* sur vieille tige de *Cystoseira*, 3 m;
- 169 *Sargassum linifolium*, 2 m, portion terminale;
- 170 *Sargassum linifolium*, 2 m, portion basale;
- 171 *Sargassum linifolium*, 6 m, portion terminale;
- 172 *Sargassum linifolium*, 6 m, portion basale;
- 173 *Sargassum linifolium*, 8 m, portion terminale;
- 174 *Sargassum linifolium*, 8 m, portion basale.

Tous ces échantillons proviennent des alentours de l'entrée de la grotte, sur la côte ouest et nord-ouest, où l'eau est donc au moins moyennement agitée, et même, la plupart du temps extrêmement agitée.

Les échantillons portant des numéros supérieurs à 400 furent récoltés du 5 au 10 octobre 1967 dans le but particulier d'étudier les conditions sur Banjole. Nos remerciements cordiaux vont au Prof. G. GIACCONE (Trieste) ainsi qu'aux Dr. SCHWENKE et SCHRAMM (Kiel), pour leur aide pendant la récolte et pour la détermination des algues. On a noté ci-dessous les caractéristiques des échantillons dans l'ordre suivant : numéro, nom de l'algue ou des algues, orientation de la côte ou mode (agitation) des eaux, remarques éventuelles sur le substrat, sur l'état physiologique de l'algue, la profondeur.

- 401 *Sargassum linifolium*, côte ouest, près de la grotte, 2-3 m;
- 402 *Cystoseira discors* (? ssp. *tenuiramosa*), côte est, 2-3 m;

- 403 *Cystoseira corniculata*, ouest, près de l'entrée de la grotte; avec des algues rouges (Rhodophycées) et quelques Hydraires, sur de petites bosses et échancrures, grande densité en individus, à la surface;
- 404 *Cystoseira abrotanifolia*, ssp. *rosetta*, ouest, sans épiphytes; mais avec quelques Hydraires; sur des pentes verticales où battent les vagues en surface;
- 405 *Cystoseira abrotanifolia*, ssp. *pustulata*, avec des Rhodophycées formant des mèches fines, beaucoup d'Hydraires, à la surface;
- 409 *Sargassum linifolium*, est, extrêmement pauvre en Amphipodes Gammaridae, mais riche en Pycnogonides et Caprellidae; pente en surplomb, peu de détritits, 2-3 m;
- 410 *Sargassum linifolium*, extrémité distale seulement, ouest, beaucoup moins de détritits par rapport à 409, presque pur, quelques Hydraires y poussent, 2-3 m;
- 411 *Sargassum linifolium*, ouest, près de la grotte, riche en Amphipodes et Pycnogonides, 2-3 m;
- 412 *Cystoseira adriatica*, est, extrêmement riche en Hydraires, 2 m;
- 413 *Cystoseira crinita*, ouest, extrémité distale seulement, sans détritits, peu d'Hydraires;
- 414 *Cystoseira adriatica*, ouest, peu d'Hydraires, 2-3 m;
- 417 *Cystoseira abrotanifolia* ssp. *pustulata*, extrémité seulement; nord-ouest, quelques petites *Rissoa*, faune très pauvre, 1 m;
- 419 Rhodophycées épiphytes sur de vieilles tiges de *C. adriatica*, sud, 1 m;
- 420 *Cystoseira discors* (ssp. *tenuiramosa* ?), plus riche en détritits, des Hydraires, eau plus calme, beaucoup d'algues en régression, nord-ouest, petite baie près de la grotte, 2-3 m;
- 421 *Cystoseira* cf. *fucoïdes*, sud, thalles partiellement déchirés, surplomb, ombragé et abrité, avec des Rhodophycées filamenteuses, des Hydraires et des Lithophytes (= algues encroûtantes), 2 m;
- 422 *Cystoseira abrotanifolia* ssp. *pustulata*, sud, beaucoup de détritits, Hydraires et Rhodophycées formant un enchevêtrement dense, 1 m;
- 423 *Sargassum linifolium*, en régression, sud, 3 m;
- 424 *Cystoseira adriatica*, très courte et en régression, sud, riche en épiphytes et épizoaires; 2-3 m;
- 425 *Peyssonelia squamaria*, *Cutleria multifida*, nord-ouest, pente en surplomb dans l'ombre près de l'entrée de la grotte, 3 m;
- 426 *Peyssonelia squamaria*, *Cutleria multifida*, éponges et algues encroûtantes, pente en surplomb, ombragée, 3 m;
- 427 *Peyssonelia squamaria*, *Padina pavonia*, vieilles tiges de *Cystoseires* portant *Jania rubens*, pente ombragée, 3 m.

Au mois de juillet 1968, le Dr. Armin SVOBODA prenait 4 échantillons sur Banjole :

- 2 *Eudendrium rameum*, dans le bas de la grotte, 15 m;
- 7 *Eudendrium rameum*, dans la grotte, 6-8 m;
- 8 *Cystoseira* sp., avec *Aglaophenia* et *Obelia*, près de la grotte, 1 m;
- 9 *Cystoseira* sp., avec *Aglaophenia* et *Obelia*, près de la grotte, 5 m.

Entre le 19 et le 31 juillet 1972, le Dr. Waltraud KLEPAL, le Dr. Branko VELEMIROV et leur groupe, prélevaient des échantillons

aux sept stations suivantes, tous à la même profondeur de 3 m, et à plusieurs reprises.

Station I : pente raide, ombragée, à *Peyssonelia* et *Cutleria*, Porifères et algues encroûtantes.

Station II : assez semblable à la précédente, mais plus ensoleillée, *Peyssonelia* moins dense;

Station III : encore plus de lumière et moins abritée que la station II, *Peyssonelia* et *Cutleria*;

Station IV : pente moins raide, *Peyssonelia*, *Cutleria* et déjà quelques *Cystoseira*;

Station V : quelques *Padina pavonia*, résidus des tiges de *Sargassum*, quelques *Peyssonelia*;

Station VI : *Padina pavonia*, *Halopteris scoparia*, *Halimeda tuna*, vieilles tiges de *Cystoseira* portant des *Jania rubens* en épiphytes.

Station VII : revêtement végétal dense, renfermant entre autres des algues buissonnantes telles que *Cystoseira*, *Sargassum*, mais aussi *Padina pavonia*, *Corallina mediterranea*, *Halopteris scoparia*.

FAUNE ET ÉCOLOGIE

I. — AMPHIPODES.

5 268 individus se répartissant en 42 espèces, dans 32 échantillons; tous sont des habitants caractéristiques du phytal. Les familles les plus représentées sont les Isaeidae et Caprellidae chacune avec 6 espèces, les Amphithoidae avec 5 espèces, les Talitridae avec 3 espèces. Parmi les espèces, *Amphithoe ramondi* dominait numériquement avec 1 180 spécimens, suivie de *Hyale schmidti* comptant 870 animaux (pour information plus détaillée voir Tab. I).

Les échantillons pris en 1967 sont examinés sur la similitude de leur composition faunistique par la méthode de l'homogénéité selon RIEDL (1953) (cf. aussi KRAPP-SCHICKEL 1969 b et 1974 a). On calcule d'abord les pourcentages de chaque espèce représentée dans un échantillon (sa « dominance »), puis on compare les résultats d'un autre échantillon ou bien d'un groupe d'échantillons. La somme de tous les résultats donne l'homogénéité des échantillons comparés, qui peut avoir une valeur numérique comprise entre 0 et 100 %. Toutes ces valeurs peuvent être groupées dans une matrice, où elles sont regroupées en colonnes verticales et horizontales afin de rapprocher les valeurs similaires entre elles (Fig. 2). Ainsi, on obtient des groupes d'échantillons, qui sont séparés par des hiatus plus ou moins nets. Dans notre exemple, on distingue aisément un groupe de nombreux échantillons tous provenant des biotopes de mode agité, avec très peu de détritus

dans les algues. Ici dominant *Caprella liparotensis*, puis *Hyale schmidti*, *Stenothoe tergestina* et, en quatrième position, *Amphithoe ramondi*. *Caprella* et *Stenothoe* sont associés de préférence avec des Hydraires. Leurs appendices sont très préhensiles, ils nagent bien. Ce sont des prédateurs. *Hyale* et *Amphithoe* par contre sont des brouteurs d'algues. Au milieu de la matrice (Fig. 2) les valeurs de coïncidence sont devenues plus rares, on ne pourrait pas les réunir dans un groupe. On a affaire alors à une zone hétérogène où se mélangent les éléments d'une zone avec ceux d'une autre. Ici le contenu en détritux est plus riche, l'eau est moins agitée. Les deux groupes suivants se superposent partiellement, ils proviennent de biotopes abrités. Les algues buissonnantes comme *Cystoseira* ou *Sargassum* sont en régression ou bien même en décomposition, elles portent beaucoup d'épiphytes, qui peuvent retenir les détritux suspendus dans l'eau. Ici le tubicole *Amphithoe ramondi* est dominant, *Stenothoe tergestina* et *Hyale schmidti* régressent. Le dernier groupe (le triangle noir en bas de la Fig. 2) vient du surplomb dans l'ombre où il n'y a plus d'algues buissonnantes, mais plutôt *Padina pavonia*, *Peyssonelia squamaria*, *Cutleria multifida*, des algues encroûtantes et des Spongiaires. Les Isaeidae filtreurs y sont plus communs, *Stenothoe tergestina* est relayée par *St. dollfusi*, *Hyale schmidti* à son tour par *H. camptonyx*, des filtreurs comme *Erichthonius brasiliensis* (cf. SCHIECKE, 1973, p. 383), des formes vivant à l'extérieur des éponges ou d'ascidies comme *Leucothoe spinicarpa*, puis des carnivores tels que *Lysianassa pilicornis* y abondent.

Les répartitions relatives discutées plus haut fournissent l'occasion de donner un schéma de l'îlot Banjole (Fig. 3) où les relations faunistiques (les hautes valeurs d'homogénéité) sont marquées par des traits. La pente en surplomb au nord-ouest de l'île est figurée à gauche dans le schéma, les quatre points noirs correspondent à quatre stations près de la grotte. Les quatre points au milieu du schéma désignent les stations de la côte ouest, les trois à droite, la côte sud-est.

Sur une pente en surplomb, telle qu'on en trouve dans de petites anses et échancrures abritées et ombragées, poussent *Lithothamnium*, *Lithophyllum* et *Peyssonelia* près de la surface. Là où la luminosité s'accroît, des algues buissonnantes peuvent coloniser le substrat. Sur la côte ouest, très exposée, on trouve une *Cystoseira* très robuste et courte, *C. corniculata*, parfois associée avec *C. abrotanifolia* ssp. *rosetta*, en dessous de 0,5 - 1 m de profondeur, on trouve *C. abrotanifolia*, plus profond encore, une zone bien délimitée à *C. adriatica* et *C. crinita*; à partir de 3 m, des Sargasses commencent à apparaître et forment plus bas une large zone couverte exclusivement de *S. linifolium*.

TABLEAU I
Distribution des Amphipodes récoltés en échantillons et espèces

	409	414	404	412	405	401	413	403	419	420	417	402
<i>Amphilocheus neapol.</i>		1	1		5	19				6	3	12
<i>Amphitoe ramondi</i>	14	29	2	12	43	43	14	10	2	23	3	38
<i>Amphitoe spuria</i> n.sp.			1		1	25				9		3
<i>Amphitoe riedli</i>												
<i>Pleonexes bicuspis</i>			1		4	24		1				10
<i>Cymadusa crassicornis</i>						6						
<i>Gammaropsis erythrophthalma</i>	1				1	3			4			
<i>Lembos websteri</i>	2		3	2		5	2					2
<i>Leptocheirus guttatus</i>	1					2						
<i>Leptocheirus pect.</i> var. <i>fasc.</i>	2					6						
<i>Microdeutopus algicola</i>	2					3						
<i>Apherusa chiereghinii</i>		1		6	3	7	2			23	3	8
<i>Apherusa alacris</i>												
<i>Erichthonius brasiliensis</i>						11					3	2
<i>Dexamine spiniventris</i>						1			4			2
<i>Biancolina algicola</i>			2			1		7			9	1
<i>Eusiroides dellavallei</i>										1		5
<i>Elasmopus pocillimanus</i>												
<i>Jassa falcata</i>		33	28		1			195				
<i>Leucothoe spinicarpa</i>												
<i>Pereionotus testudo</i>										3		
<i>Podocerus variegatus</i>	2	16	64	30	3	35		15		48	6	5
<i>Stenothoe tergestina</i>	2	30	74	38	20	34	2	28	2	1	3	6
<i>Stenothoe dollfusi</i>												
<i>Hyale schmidtii</i>		54	290	34	30	94		92	36	1	21	42
<i>Hyale camptonyx</i>												
<i>Caprella acanthifera</i>						3		16		1		
<i>Caprella hirsuta</i>												
<i>Caprella liparotensis</i>		48	51	38	92	3	27	6		27	66	8
<i>Caprella penantis</i>												
<i>Phtisica marina</i>	20					2				20		
<i>Pseudoprotella phasma</i>	2			2	36	1						25
<i>Ampelisca rubella</i>						1						
<i>Ampelisca tenuicornis</i>												
<i>Tritaeta gibbosa</i>						1				1		1
<i>Micropythia carinata</i>												
<i>Lysianassa pilicornis</i>												
<i>Orchomene humilis</i>												
<i>Maera inaequipes</i>												
<i>Liljeborgia dellavallei</i>												
<i>Peltocoxa marioni</i>												
<i>Aora atlantidea</i>												
∑ 5268	48	212	517	162	239	330	47	370	48	164	117	170

411	424	410	422	423	421	425	426	427	2	7	8	9	I	II	III	IV	V	VI	VII
10	2	2	3	1	2								2		2				2
20	117	20	35	63	69	42	38	40					6	41	112	53	126	110	45
20		12	20	5	1										1	2	2		
						7	16	7							16	5	12	5	24
12						2		5								6	23	5	1
1					15	1	1	2							1	1			
2					2	1	2	2					1	3	10	9	8	12	20
4	1		1		3	6	4	12						5	11	17	35	25	18
1					3	2	7							1	2		3	5	3
2	1				2	2	3								1		5		
1				1	4	3		2									4		
8	6		12	1	6													1	2
						1									1				
6	2		1	3	9	10	13	7					2	13	6	1	11	4	3
	3		6	1											1		1		
	2		3	2	1												1		
	2		4	1		3							1	1	13	9	7	6	9
			2			2									3	8	2	5	
	19		6		4	1						20			2				
1						2	5	1						1	2	3	2	5	2
3					1														1
7	15		4	1	2	3		1							3		4	1	4
27	35	12	7	5	40							20					1		
			1	2	10								7	2	5	6	1	3	
48	48	8			11	15		7			1				30			2	5
									1									17	8
			3	3		3			2										
						1						4							
3	37		7								133	53							
					2					1						1	4		
2	2								97	60									
			1				14								14	1	1	11	4
			2	1											1		1	1	1
	3				2														
			2		2		7											4	2
						3	4	1					2	3	2	6	6	2	5
						1		2							1		6		
						1		2					1		3	1	4		5
						2		1								1	2		3
																			1
															4				9
178	285	54	120	89	185	115	106	102	101	60	174	83	24	102	229	151	273	237	176

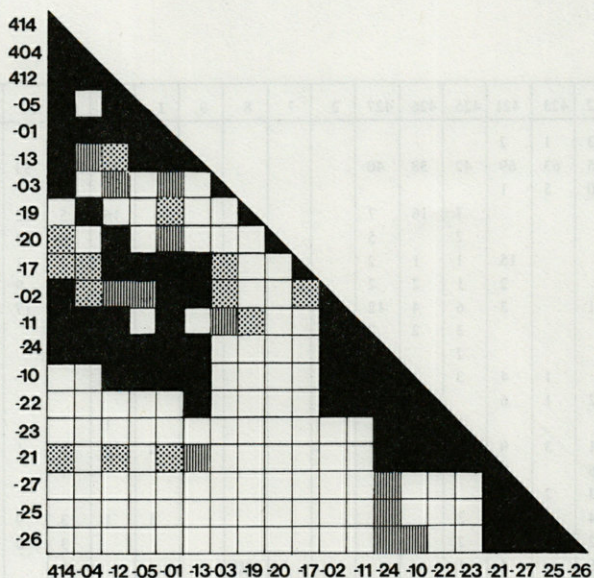


FIG. 2. — Schéma de l'homogénéité de la distribution des Amphipodes, matrice de 21 échantillons. Valeurs dépassant 40 % en noir, entre 35 et 40 % striées, entre 30 et 35 % en pointillé, au-dessous de 30 % en blanc.

Sur la face opposée à la terre ferme, au sud-est, la zone à *C. corniculata* manque tout à fait; de grands exemplaires de *C. abrotanifolia* atteignent la surface et sont déjà relayés à une profondeur moins grande par *C. crinita* et *C. adriatica*, qui sont remplacées à leur tour par *Sargassum linifolium* à 2 m.

Les lignes noires montrent les relations entre les stations ayant une homogénéité supérieure à 45 % quant à la composition de leurs faunes (un point noir ne correspond pas à un seul échantillon, il regroupe plutôt une série d'échantillons du même biotope). Les traits pointillés indiquent des homogénéités entre 30 et 45 %. Deux stations n'ont aucune relation avec d'autres, c'est *Cystoseira corniculata* de la côte ouest d'une part, *Sargassum linifolium* de la côte sud-est d'autre part. Leur composition faunistique est différente de toutes les autres associations : *C. corniculata* contient plus de 50 % de *Jassa falcata* et 25 % de *Hyale schmidti*. *Jassa* se trouve seulement dans 9 autres échantillons, mais toujours avec très peu d'individus, l'espèce est caractéristique des biotopes les plus exposés. Dans *Sargassum linifolium* des côtes sud-est et est, on trouve 42 % de *Phtisica marina* et 29 % d'*Amphithoe ramondi*; pour cette raison, cet échantillon ne montre aucune affinité dans le sens de l'homogénéité au-delà de 30 %. Il s'agit d'un biotope

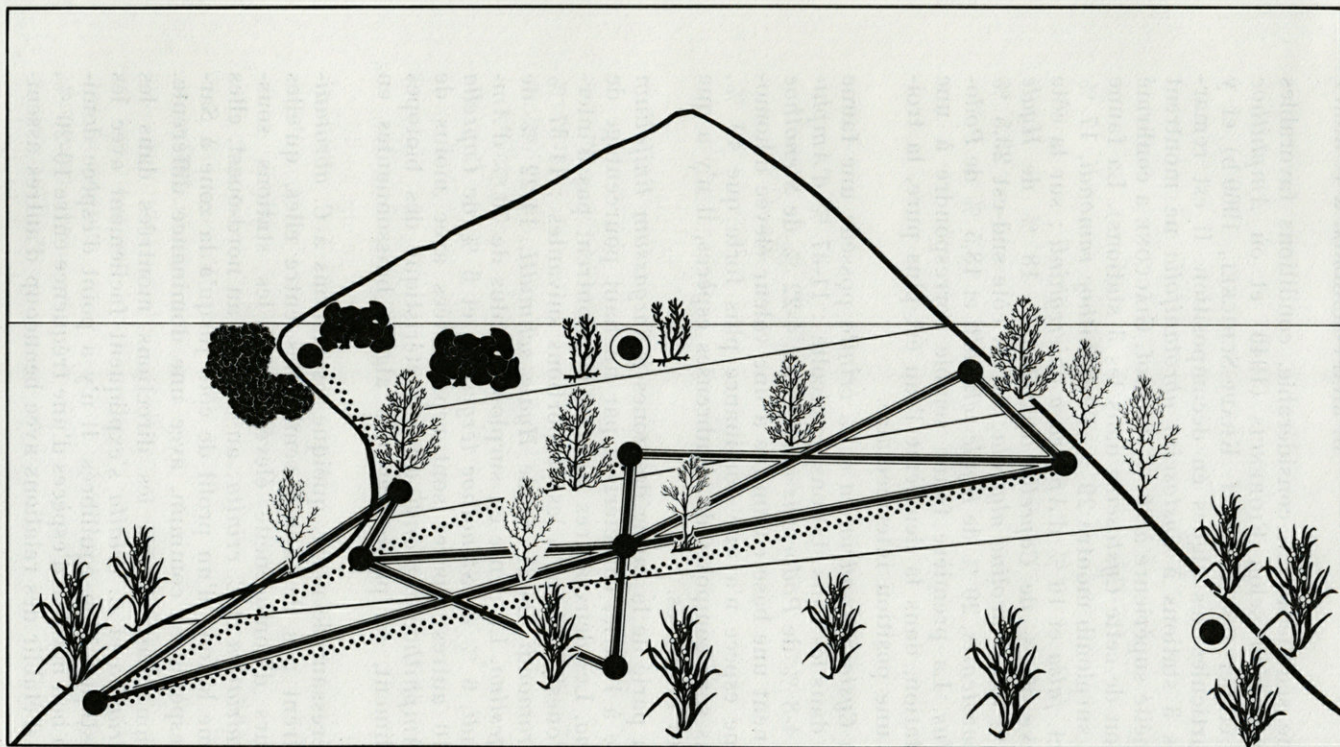


Fig. 3. — Succession schématique des zones d'algues à Banjole. A gauche, surplomb avec *Lithothamnium*, *Lithophyllum* et *Peyssonelia* en surface, au-dessous *Cystoseira abrotanifolia*, puis *Cystoseira adriatica*, à 3 m environ, *Sargassum linifolium*. Au centre de la figure, la côte ouest et nord-ouest fortement battue, à la surface exposée au déferlement : *Cystoseira corniculata* (algue basse et résistante), puis en dessous zone à *C. abrotanifolia*, puis *C. adriatica* entremêlée de *C. crinita*, enfin *Sargassum linifolium*. A droite côte dirigée vers la terre ferme, mode calme, manquent les Lithothamniées et *C. corniculata*; toute la gamme des autres zones se retrouve remontant altitudinalement. Les cercles noirs indiquent des lieux de collection, les traits pleins fournissent les valeurs d'homogénéité dépassant 40 %, les lignes en pointillé des valeurs entre 30 et 40 %. Les associations d'Amphipodes provenant de *Cystoseira corniculata* des côtes ouest et nord-ouest et des Sargasses de la côte est n'ont pas de valeur d'homogénéité dépassant 30 % avec aucun autre échantillon.

calme avec une sédimentation considérable, conditions favorables pour *Phtisica marina* selon FIORENCIS (1940) et où *Amphithoe ramondi* peut édifier ses tubes (cf. KRAPP-SCHICKEL, 1969 b) et y dévorer les particules des algues en décomposition. Il est remarquable que les 3 stations à *Cystoseira abrotanifolia* ne montrent pas d'homogénéité supérieure à 30 % (le Prof. GIACCONE a confirmé la détermination de cette *Cystoseira* dans les 3 stations). La faune de la pente en surplomb montre 29 % d'*Amphithoe ramondi*, 17 % d'*Amphithoe cf. falsa* et 10 % d'*Apherusa chierighinii*; sur la côte ouest on trouve 56 % de *Caprella liparotensis*, 18 % de *Hyale schmidti* et 8 % de *Biancolina algicola*; sur la côte sud-est 23,5 % de *Caprella liparotensis*, 20 % de *Hyale schmidti* et 18,5 % de *Podocerus variegatus*. La première faune semble correspondre à une forte sédimentation, dans la deuxième l'eau est plus pure, la troisième enfin a une position intermédiaire.

La zone à *Cystoseira adriatica* et *C. crinita* possède une faune très semblable dans les trois stations de récolte : 11-37 % d'*Amphithoe ramondi*, 4-8 % de *Podocerus variegatus*, 4-22 % de *Stenothoe tergestina* donnent une base commune à une valeur élevée d'homogénéité. Aucune espèce n'a une dominance plus forte que 40 %, les échantillons sont composés de nombreuses espèces, il n'y a que des dominances modérées.

On a déjà parlé de la faune des zones à *Sargassum linifolium* de la côte face à l'Istrie, caractérisée par un haut pourcentage de *Phtisica marina*. Les deux autres stations ne montrent pas d'interrelations : à l'ouest la faune a les proportions suivantes : 11-37 % d'*Amphithoe ramondi*, 26-27 % de *Hyale schmidti*, 14-22 % de *Stenothoe tergestina*. La pente en surplomb a plus de 70 % d'*Amphithoe ramondi*, 6 % de *Stenothoe tergestina* et 6 % de *Caprella liparotensis*, 10 autres espèces sont représentées avec moins de 5 individus. *Amphithoe ramondi* est caractéristique des biotopes riches en sédiment, en particulier des algues buissonnantes en décomposition.

Il est intéressant de noter, quoique les stations à *C. abrotanifolia* ne montrent pas de faunes semblables entre elles, qu'elles ont des valeurs d'homogénéité élevées avec les stations sous-jacentes à *C. adriatica* et *C. crinita*; au nord et au nord-ouest, elles possèdent même le long d'un profil de côte jusqu'à la zone à Sargasses 3 à 5 espèces en commun, avec une dominance différente.

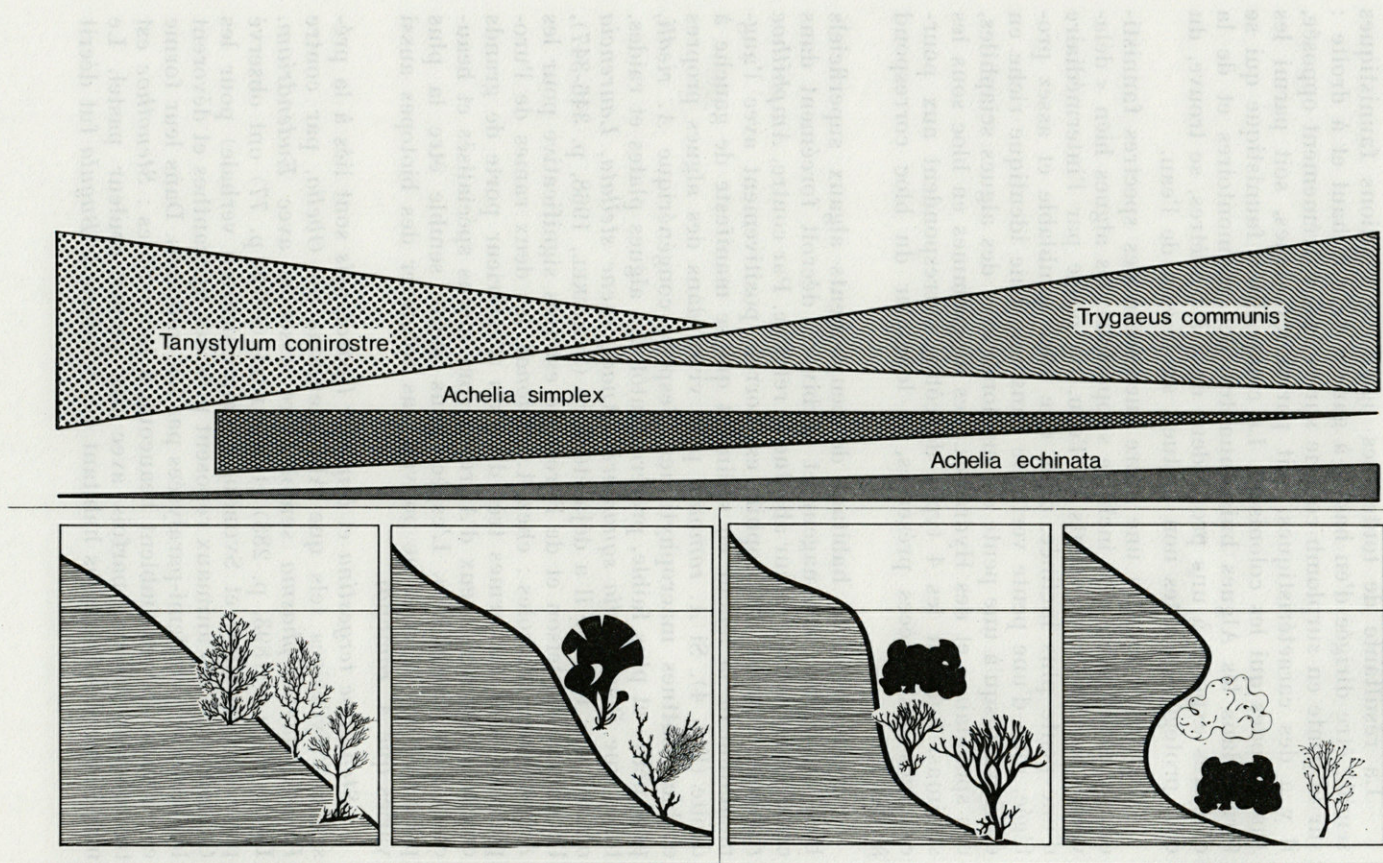
Les relations dans toutes les directions montrées dans les zones à *C. adriatica* et *C. crinita* s'expliquent facilement avec les spectres faunistiques bien équilibrés. Il n'y a point d'espèce dominante, mais un bon nombre d'espèces d'une fréquence entre 10-20 %, ce qui permet d'établir des relations avec beaucoup d'autres assemblages.

La résultante de toutes ces lignes de relations faunistiques semble être dirigée d'en bas et à gauche vers le haut et à droite : sur la pente en surplomb comme sur la face extrêmement opposée, il y a des caractéristiques, soit parmi les algues, soit parmi les Amphipodes qui les colonisent. La composition faunistique qui se forme dans les Algues buissonnantes, des promontoires et de la côte très exposée à une profondeur de 3 à 5 mètres, se trouve, du côté protégé des côtes non battues, au niveau de l'eau.

La Fig. 4 montre une autre succession des spectres faunistiques : d'une pente peu inclinée supportant des algues bien « délavées » par les mouvements de l'eau, on passe par l'intermédiaire d'une pente plus inclinée, dans une anse semblable et assez protégée, puis d'une pente verticale dans une baie identique riche en détritiques, jusqu'à une pente en surplomb avec des algues sciaphiles, des spongiaires et des Hydraires. Les diagrammes en bloc sous les schémas, figurant les 4 types de côtes, correspondent aux pourcentages des espèces présentes, la longueur du bloc correspond à 100 %.

Hyale schmidti, habitant de peuplements algaux superficiels bien ensoleillés, bon nageur et herbivore, décroît forcément dans cette succession en valeur absolue et relative. Par contre, *Amphithoe ramondi*, filtreur détritophile est corrélé positivement avec l'augmentation de la teneur en sédiment qui se manifeste de gauche à droite (Fig. 4). Si *A. ramondi* peut vivre dans des algues propres et bien battues macrophytiques, l'espèce congénérique *A. riedli*, plus petite et plus faible, préfère plutôt des algues plates et raides, telles que *Peyssonelia squamaria*, *Anadyomene stellata*, *Laurencia obtusa*, etc. Comme il a déjà été écrit (SCHICKEL, 1968, p. 346-347), l'armature du telson et de l'urosome est très significative pour les Amphipodes tubicoles : chez *A. ramondi*, les deux rames de l'uropode III sont de formes très diverses (l'extérieur porte de grands crochets robustes), ceux d'*A. riedli* sont moins spécialisés et beaucoup plus semblables. L'espèce plus petite semble être la plus primitive des deux et ne pouvait pas coloniser des biotopes aussi variés que *A. ramondi*.

Stenothoe tergestina et *Caprella liparotensis* sont liés à la présence d'Hydraires tels que Alaopheniidae ou *Obelia*, par contre *Pseudoprotella phasma* semble être associée avec *Eudendrium*. DELLA VALLE (1893, p. 288) et SCHIECKE (1973, p. 77) ont observé pour les *Stenothoe* et SVOBODA (communication verbale) pour les *Caprella*, que ces animaux reposent près des hydranthes et dévorent les proies déjà à demi-paralysées par les cnidomes. Dans leur forme et attitude, ils ressemblent beaucoup à leurs hôtes : *Stenothoe* est transparent laiteux, parfois avec des points couleure pastel. Le mimétisme des Caprelles habitant des colonies de *Bugula* fut décrit



par CAULLERY (1926) : selon les substrats, leurs points colorés sont plus ou moins denses. Nous avons nous-même observé chez *Caprella liparotensis* une coloration rouge foncée, sur *Pterocladia capillacea*, brun-rouge, ou bien verte sur des Cystoseires, et une transparence laiteuse sur des Hydriaires. SCHIECKE (1973) décrit chez *Stenothoe valida* la façon typique de s'accrocher pour un Amphipode : les 3^e et 4^e péréiopodes prennent l'hydrocaule par l'avant, les 5^e à 7^e par l'arrière, l'urosome est incliné en avant. Les gnathopodes ne jouent pas un grand rôle pendant l'accrochage, ils servent surtout à supporter la proie, les grands maxillipèdes les aidant. L'association de certaines espèces de *Stenothoe* avec des Hydriaires déterminés pourrait être fondée sur une immunisation contre des venins, en particulier.

Erichthonius brasiliensis est filtreur comme tous les Corophiidae dont on connaît le mode de vie. KRAPP-SCHICKEL (1969 b) rapportait l'avis de ZAVATTARI (1920), selon lequel *E. brasiliensis* était un prédateur. Ces deux auteurs ont remarqué un comportement agressif des mâles qui prenaient d'autres Amphipodes avec leurs deuxièmes gnathopodes spécialisés en organe préhensile et en pince. *E. brasiliensis* ne dévorait pas ces proies, comportement noté par ENEQUIST (1949, p. 381) pour *E. hunteri*. Le maintien d'*Erichthonius* en aquarium exige la présence d'une grande quantité de détritus. SCHIECKE (1973) met en évidence le fait que le prédateur *Stenothoe* possède des gnathopodes II montrant peu de dimorphisme sexuel, tandis que maintes autres espèces non prédatrices ont un dimorphisme sexuel très prononcé, comme par exemple *Erichthonius brasiliensis*, où les mâles seuls ont les gnathopodes II agrandis.

Leucothoe spinicarpa habite les canaux des Spongiaires et les branchies des Ascidies, parfois dans les anfractuosités dans les parties basales d'algues, ou entre les rhizomes de Posidonies, etc. Elle préfère les biotopes protégés avec un grand nombre de niches.

II. — PYCNOGONIDES.

917 individus provenant de 41 échantillons et se répartissant en 14 espèces sont examinés ici. A une exception près, elles sont caractéristiques des peuplements d'algues littorales.

Pour ce qui est de la nomenclature du genre *Callipallene*, nous employons ici une forme binaire : par exemple, au lieu de *C. emaciata spectrum*, nous écrivons seulement *Callipallene spectrum*, parce qu'il s'agit des espèces et non pas des sous-espèces. Pour les autres combinaisons courantes voir STOCK (1952 a, 1968).

Nous avons défini cinq zones d'associations algales.

La zone à Rhodophycées encroûtantes est assez agitée (à gauche dans la Fig. 3), malheureusement elle fut très peu prospectée sur Banjole. Seul l'échantillon 107 contient *Achelia simplex*, *Trygaeus communis*, *Tanystylum orbiculare* et *Callipallene emaciata*. *Trygaeus communis* et *Callipallene emaciata* semblent rechercher de l'eau peu agitée, il se peut qu'ils y trouvent des conditions favorables entre les couches de *Peyssonelia* qui se superposent. On ne peut rien dire au sujet de *T. orbiculare* dont un seul individu fut récolté. Le faciès à *Cystoseira corniculata* est représenté par l'échantillon 403 où *Callipallene emaciata* est, pour la seule fois, l'espèce dominante (accompagnée d'une femelle d'*Anoplodactylus pygmaeus* et d'un *Tanystylum* immature). Il n'est pas surprenant, d'autre part, de la trouver ici puisqu'il s'agit du représentant le plus trapu dans son genre, fait qui coïncide fort bien avec l'exposition aux vagues qui est ici la plus violente.

Les trois horizons suivants sont traités tous dans le même ordre : d'abord les échantillons des stations les plus abritées (à gauche de la Fig. 3), puis ceux des stations moyennement exposées (sur la face opposée à la péninsule d'Istrie, à droite dans le schéma de la Fig. 3) et finalement ceux des stations ouvertes au large, les plus exposées aux vagues (au milieu de la Fig. 3). Les espèces sont groupées selon leur importance numérique.

Zone à *Cystoseira abrotanifolia* : les algues protégées voisines à l'entrée de la grotte poussent partiellement en surplomb. Là vivent *Tanystylum conirostre* et *Callipallene tiberi*, ils sont peu abondants (8 individus). Par contre, le prélèvement 405 (mode moyennement agité) renferme *Tanystylum conirostre*, *Achelia simplex*, *Callipallene spectrum*, *C. phantoma*, *Anoplodactylus pygmaeus* (70 individus). Dans le prélèvement 417 (mode agité) seuls *Tanystylum conirostre* et *Achelia simplex* sont présents en densité faible ($n = 5$).

L'horizon à *C. adriatica* et *C. crinita*, à gauche dans le schéma (mode calme), *Achelia simplex* domine sur *Tanystylum conirostre* et *Callipallene spectrum* (échantillon 420 et 424 avec respectivement 8 et 10 individus). Dans les stations moyennement agitées (412) *Tanystylum conirostre* domine sur *Achelia echinata*; *Callipallene spectrum* est présente (37 individus). *Tanystylum conirostre* est dominant dans les deux prélèvements 413 et 414 (mode battu), *Achelia simplex* y est très peu abondante (Tab. II).

Horizon des Sargasses : 1) à gauche dans la Fig. 3 (échantillon 423) *T. conirostre* domine *C. spectrum* et *Endeis spinosa* est présente pour la première fois ; 2) à droite, (échantillon 409) *A. simplex* domine *A. echinata* et *T. conirostre*, en outre sont représentées *Callipallene phantoma* et *Endeis spinosa* ; 3) au milieu (échantillon 410, 411) *T. conirostre* domine de nouveau *A. echinata* et *C. spectrum*.

TABLEAU II

Distribution des Pycnogonides récoltés en échantillons et espèces

	107	109	111	152	153	154	156	157	158	164	165	169
<i>Achelia simplex</i>												
♂ (ov.)		1	2 (2)									
♀			1									
immat.												
chel.												
<i>Achelia echinata</i>												
♂ (ov.)					1		1	3 (3)	2			
♀								2				
immat.												
chel.												
<i>Trygaeus communis</i>												
♂ (ov.)		1										
♀												
immat.												
chel.												
<i>Tanystylum conirostre</i>												
♂ (ov.)		1	18 (16)	15 (10)	5 (3)	1 (1)				4 (3)	15 (11)	16 (12)
♀		1	15	10	4	4				2	10	21
immat.			4		1	7					10	
chel.			2			3	2				4	48
<i>Tanystylum orbiculare</i>												
♂ (ov.)		1										
♀												
immat.												
chel.												
<i>Ammothella appendiculata</i>												
♂ (ov.)												
♀												
immat.												
chel.												
<i>Callipallene emaciata</i> (s.str.)												
♂ (ov.)		1	1						2 (1)			
♀												
immat.												
chel.												
<i>Callipallene spectrum</i> (s.str.)												
♂ (ov.)		1										
♀		2										
immat.											1	
chel.											1	
<i>Callipallene tiberi</i> (s.str.)												
♂ (ov.)				1 (1)	1							
♀				2								
immat.						1						
chel.						2						
<i>Callipallene phantoma</i> (s.str.)												
♂ (ov.)												
♀												
immat.												
chel.												
<i>Endeis spinosa</i>												
♂ (ov.)												
♀												
immat.												
chel.												
<i>Endeis charybdae</i>												
♂ (ov.)												
♀												
immat.												
chel.												
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>												
♂ (ov.)			1									
♀												
immat.												
chel.												
<i>Anoplodactylus robustus</i>												
♂ (ov.)												
♀												
immat.												
chel.												
Σ 917	4	6	43	28	12	17	6	5	4	6	41	85

170	171	172	173	174	403	404	405	409	410	411	412	413	414	417	420	421	422
	18 (14) 18 6	20 (17) 16 4	11 (9) 9 2	1 3			12 9	17 14 1			7 2 1	5 1	1	1	1 1 0		
				1 1				1 1	1		4 4					1	
9 (5) 8 19					1 spec.		26 11 3 3	9 6 1 2	5 2 4 2	38 26 19 24	9 8 7 1	1 0 1 1	9 10 1 10	2 2	2 2 2		5 2
					2 (2) 2 1 2		2	1 3		2 1	1 1					4 1	
	1		1 2														1
			2				1	2 1									
								1									
			1														
	1	1 5	1	1	1		1									1	
36	45	46	29	7	9	2	70	56	14	118	37	9	31	5	8	7	8

	423	424	I	III	IV	V	VI	VII	2	8	9
<i>Achelia simplex</i>											
♂ (ov.)		2				1	1	4			
♀		1	1	1			1	7			
immat.										1	
chel.		1									
<i>Achelia echinata</i>											
♂ (ov.)				2				1			1
♀			1 (spec.)	1 (spec.)	2 (spec.)	1 (spec.)	1 (spec.)	2 (spec.)			6
immat.								2 (spec.)			
chel.								2 (spec.)			
<i>Trygaeus communis</i>											
♂ (ov.)		2				1	1				
♀			3	2			1				
immat.		1								5	
chel.											
<i>Tanystylum conirostre</i>											
♂ (ov.)	11	2						1			
♀	13	1					1	1			
immat.	3										
chel.	1	1									
<i>Tanystylum orbiculare</i>											
♂ (ov.)											
♀											
immat.											
chel.											
<i>Ammothella appendiculata</i>											
♂ (ov.)										1	
♀											
immat.											
chel.											
<i>Callipallene emaciata</i> (s.str.)											
♂ (ov.)											
♀											
immat.											
chel.											
<i>Callipallene spectrum</i> (s.str.)											
♂ (ov.)	1					1	1				
♀	3	1							1	1	
immat.		1									
chel.											
<i>Callipallene tiberi</i> (s.str.)											
♂ (ov.)											
♀											
immat.											
chel.											
<i>Callipallene phantoma</i> (s.str.)											
♂ (ov.)											6
♀											2
immat.											
chel.											
<i>Endeis spinosa</i>											
♂ (ov.)											
♀											
immat.		1									
chel.											
<i>Endeis charybdaea</i>											
♂ (ov.)											
♀											
immat.											
chel.											
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>											
♂ (ov.)						1		1			1
♀						1		3			
immat.										1	1
chel.											
<i>Anoplodactylus robustus</i>											
♂ (ov.)											
♀				1							
immat.											
chel.											
Σ 917	33	10	4	8	5	6	8	22	7	3	17

En conclusion, on peut déduire que les échantillons de mode moyennement battu renferment toujours le plus grand nombre d'espèces et, sauf dans les Sargasses, le plus grand nombre d'individus. Les échantillons 171 + 172 et 173 + 174 fournissent les mêmes dominances que 410 et 411, sauf que *Tanystylum conirostre* manque entièrement puisque cette espèce est superficielle. Les lieux de récolte peu exposés ont presque toujours une faune plus pauvre en individus (sauf dans la zone des *Cystoseira abrotanifolia*). Les stations sur la côte ouest, donc fortement battues, sont moins riches en espèces que les localités de mode calme ou moyennement battu. C'est dans les Sargasses en mode battu (prélèvement 411) que l'on rencontre le peuplement le plus riche ; cette richesse est due presque entièrement à la grande abondance de *Tanystylum conirostre*.

Le même phénomène est observé lorsqu'on analyse les lots I à VII : ils se succèdent de I à VII de l'entrée de la grotte (mode calme) vers une portion de côte battue. *Trygaeus communis* est présent de I à VI, en nombre décroissant. *Achelia echinata* au contraire manque dans I (et II), de III à VII son nombre augmente pour atteindre son maximum dans VII. *Tanystylum conirostre* est présent aux stations VI et VII, en concordance avec ses exigences vis-à-vis de la pureté de l'eau. Curieusement, la fréquence des *Anoplodactylus pygmaeus* va en croissant de V à VII : ceci étant probablement dû à la prolifération de leurs proies, les Hydraires s'accroissent avec la pureté de l'eau et l'absence de détritrus. Il est à noter que toute cette série fut récoltée à la même profondeur de 3 m.

En examinant attentivement les listes des espèces (Tab. II), quelques irrégularités sautent aux yeux : les échantillons 164-165 et 169-170 contiennent beaucoup de *Tanystylum conirostre* et quelques *Anoplodactylus pygmaeus*, tandis que le lot 152-154 contient également bon nombre de *Tanystylum conirostre*, mais quelques *Callipallene tiberi*. Ceci est très probablement dû au fait que les algues à ramification fine n'offrent pas les points d'accrochement nécessaires pour des animaux de la taille d'*Achelia simplex* (4 mm). *Tanystylum conirostre* est beaucoup plus petit (2 mm), et les deux autres espèces sont d'envergure très réduite. *Anoplodactylus pygmaeus*, en Méditerranée, est l'espèce la plus petite des associations végétales (1-1; 5 mm), *Callipallene tiberi* atteint à peine 2 mm. Le même phénomène s'observe dans les récoltes de 1972 : les échantillons 412-414, 417, 420 et 424 montrent l'association entre *Tanystylum conirostre* et *Achelia simplex*, typique dans un mode moyennement battu, 423 et 422 ne renferment aucune *A. simplex* : ces deux derniers prélèvements proviennent de la côte sud battue par les vagues.

Ces observations concordent avec celles effectuées sur les échantillons prélevés en 1966. On note, en particulier, l'absence d'*Achelia simplex*. La présence d'épiphytes filamenteuses sur les *Cystoseira abrotanifolia* ssp. *pustulata* du prélèvement 423 ne permet même pas à cette espèce de grande taille de s'accrocher, ceci en raison du mode trop battu et de la trop grande finesse des épiphytes. Dans l'échantillon 172, *Achelia simplex* domine et *Anoplodactylus pygmaeus* est présent : cette station de Sargasses à 6-8 m est assez exposée : la profondeur est trop importante pour *Tanystylum conirostre*.

L'association entre *Tanystylum conirostre* et *Callipallene tiberi* (152 et 154, dans 153 se trouve en plus une *Achelia echinata*) est caractéristique des conditions d'eau pure, ce qui est démontré de façon claire par le nombre plus élevé des Pycnogonides dans les terminaisons des Algues (152) par rapport aux parties intermédiaire (153) et basale (154) de la même algue. L'échantillon 174 avec 7 individus appartenant à trois espèces (*Achelia simplex*, *Achelia echinata* + *Anoplodactylus pygmaeus*) témoigne de conditions moyennement agitées.

Pour finir les prélèvements 2 et 9 de SVOBODA : 2 fut récolté dans une station calme et riche en sédiments, l'Hydraire *Eudendrium* en est le témoin, son prédateur correspondant est *Trygaeus communis*. Par contre à la station 9 de mode plus agité, les Hydriaires associés sont des Aglaopheniidae, leurs consommateurs *Achelia echinata*, *Callipallene phantoma* et *Anoplodactylus pygmaeus* (152 : *Cystoseira adriatica*, 2,5 m portion apicale).

Toutes les espèces rencontrées (Tab. II) habitent normalement des associations algales, sauf *Ammothella appendiculata*, dont le biotope habituel sont les prairies de Zostéracées (genre *Cymodocea* dans le cas du nord de l'Adriatique) et de Posidonies. *Ammothella appendiculata* supporte fort bien des conditions telles que sédimentation forte, teneur importante en détritit, elle peut même grimper sur les tiges et les feuilles des Potamogetonaceae marines.

Enfin, on peut résumer les 4 facteurs étudiés (agitation de l'eau, sa teneur en détritit, profondeur, structure générale du substrat) pour quelques espèces de Pycnogonides (Fig. 4). On peut déceler 2 couples d'espèces dans la famille des Ammotheidae, qui sont classées dans le même genre ou bien des genres tout proches. La première paire, formée des espèces *Trygaeus communis* et *Tanystylum conirostre* : la première est caractéristique d'un mode calme et disparaît dans des biotopes moyennement agités, elle supporte fort bien les détritit organiques et même une pollution considérable. On peut la trouver dans des milieux portuaires. Comme *Tanystylum conirostre*, elle est liée à la surface (dans les récoltes à Banjole la plus grande profondeur atteinte est 3 m, échan-

tillon I à VI). *Tanystylum conirostre*, tout au contraire, recherche des zones de déferlement, peuplées par les faciès des *Cystoseira*, *Sargassum* et Rhodophycées calcaires; il habite les « trottoirs » de la mer Tyrrhénienne. Dans ces biotopes la teneur en détritits et la pollution sont très faibles. La plus grande profondeur où on a trouvé des *Tanystylum conirostre* est à 4 m (échantillons 164, 165). La structure générale du substrat est commune pour les deux espèces. Il s'agit d'algues riches en épizoaires, de macrophytiques comme *Cystoseira* et *Sargassum*, d'algues encroûtantes telles que *Lithothamnium* et *Lithophyllum*. Tous deux habitent sur substrat dur et trouvent leurs optimums autour de — 2 m. La position écologique de *Tanystylum orbiculare*, espèce jumelle de *T. conirostre*, sera discutée dans un travail en préparation.

Les deux espèces infralittorales du genre *Achelia*, *A. echinata* et *A. simplex*, fournissent un autre exemple. *A. simplex* supporte mieux le mode agité semble-t-il, puisqu'elle supplante ici son congénère, mais l'espèce manque dans les stations les plus battues où *Tanystylum conirostre* peut subsister. Par rapport au détritits, *A. simplex* partage plus ou moins les exigences de *T. conirostre*, mais *A. echinata* n'est pas aussi indifférent que *Trygaeus communis* au détritits et à la pollution; elle manque normalement dans les ports. On ne peut préciser la profondeur maximale atteinte par ces deux espèces, des récoltes n'ayant pas été effectuées en dessous de — 5 m. Normalement, ces espèces sont remplacées vers 25 m par *Achelia vulgaris*. Les deux *Achelia*, *A. simplex* et *A. echinata* sont liées aux algues macrophytes du substrat dur. Elles ne peuvent pas survivre, ni sur les algues encroûtantes, ni sur des épiphytes à ramification fine, étant donné leur envergure relativement considérable.

Parmi les *Callipallene*, on peut attribuer une préférence déterminée à la seule *Callipallene emaciata*, ce représentant le plus trapu dans son genre, supporte fort bien les mouvements des algues.

SYSTÉMATIQUE

I. — AMPHIPODES.

Dans KRAPP-SCHICKEL (1969 b, 1971) et GELDIAY, KOCATAS & KRAPP-SCHICKEL (1971), l'un de nous (G.K.-S.) a donné un aperçu de la littérature la plus importante pour chaque espèce récoltée. Pour cette raison il est inutile de répéter la liste complète des espèces (que l'on peut trouver dans le Tab. I), les figures nécessaires à leur identification se trouvent dans la Faune de France par

CHEVREUX & FAGE (1925). Nous nous contentons de donner la liste des espèces dont la position systématique a été discutée ou modifiée dans des travaux récents.

Amphithoe riedli Schickel, 1968 (p. 337-347, fig. 1-4).

Gammaropsis erythrophthalma Lilljeborg, 1895 (sensu Schellenberg = *Eurystheus maculatus* sensu Chevreux; voir Stebbing 1906 p. 617 sous *E. maculatus*; une révision est en préparation).

Microdeutopus algicola Della Valle, 1893 (Myers 1969 a, p. 117-119, fig. 8, g, h; 9 b, d, f; 10 d, e; 20 f).

Apherusa chiereghinii Giordani-Soika, 1950 (Krapp-Schickel 1969 a, p. 420-421, fig. 1).

Apherusa alacris Krapp-Schickel 1969 a (p. 422-428, fig. 2).

Caprella penantis Leach, 1814 (McCain, 1968, p. 33-40; Krapp-Schickel, 1971, p. 383-384).

Micropythia carinata (Bate, 1862) (Krapp-Schickel, 1972, p. 177-189, fig. 4-5 sous *Pythia carinata*; Krapp-Schickel 1975 : nomen novum pour *Pythia* Krapp-Schickel, 1972).

Lysianassa pilicornis Heller, 1866 (Della Valle, 1893, p. 792, Tab. I, fig. 5; Tab. 25, fig. 16-21 sous *Lysianax bispinosus*; Krapp-Schickel 1974b établit la synonymie).

Aora atlantidea Reid, 1951 (Myers, 1973, p. 291-300, fig. 7-13).

La position systématique de l'espèce appelée *Amphithoe cf. falsa* (KRAPP-SCHICKEL, 1969 b, p. 331-333, Tab. VI, VII) sera discutée dans un travail en préparation.

II. — PYCNOGONIDES.

L'occasion se prête de figurer ici *Anoplodactylus robustus* (DOHRN, 1881). Même si je n'ai qu'un seul individu à ma disposition, j'en profite pour faire connaître la femelle de cette espèce. DOHRN avait uniquement des mâles à sa disposition, dont il nota la variabilité. A ma connaissance, on n'a jamais figuré la femelle d'*Anoplodactylus robustus*. Son intérêt n'est pas douteux, j'ai en effet hésité un moment à identifier cet exemplaire unique avec l'espèce de DOHRN.

Le fait le plus inattendu est la présence d'une suture nette entre le dernier et l'avant-dernier segment du tronc, les deux autres sutures sont également manifestes, même si elles sont moins prononcées. De surcroît, l'angle entre les processus latéraux 3 et 4 est beaucoup plus ouvert que dans les figures de DOHRN (1881). Seul GILTAY (1929) figura une patte de l'espèce en provenance de Banyuls. Si je me décidai à identifier le spécimen de Banjole avec la femelle inconnue d'*Anoplodactylus robustus*, c'est en me basant sur les caractères suivants : habituellement, le corps est fortement condensé, les processus latéraux se touchent, ceux des quatrièmes

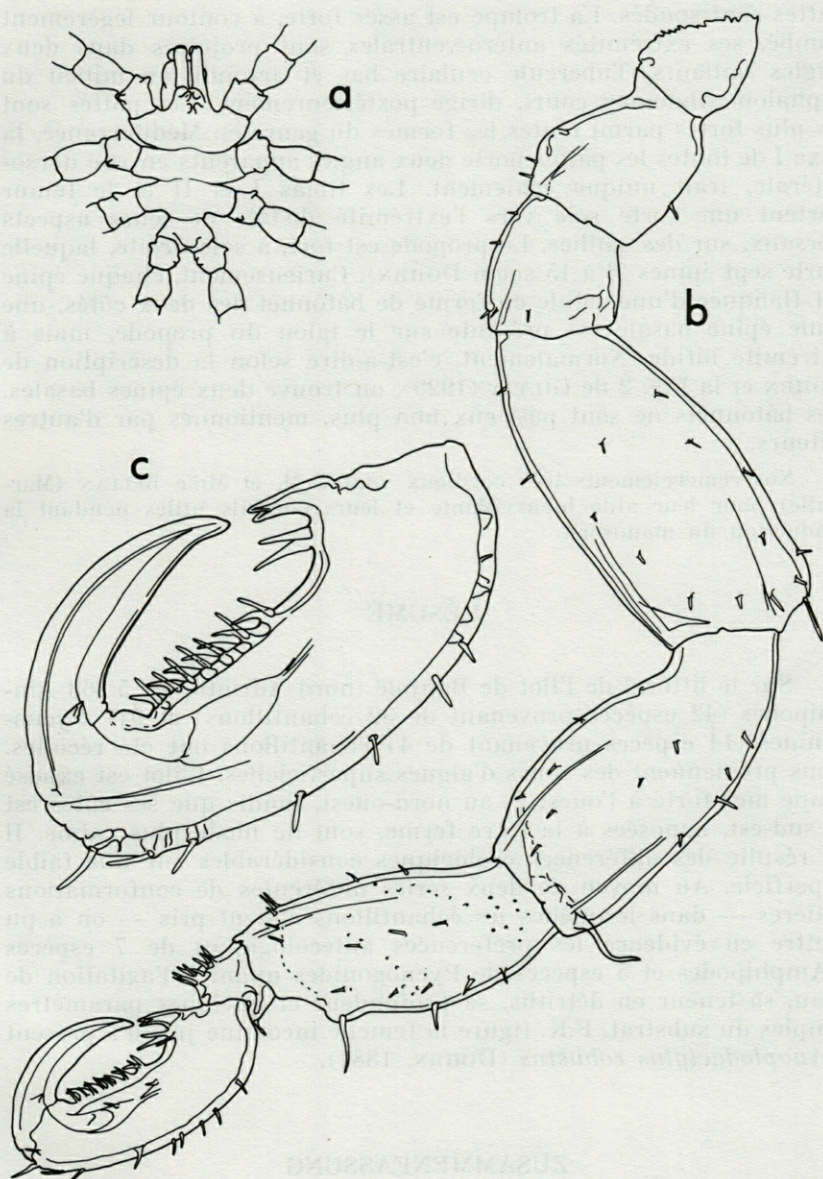


FIG. 5. — *Anoplodactylus robustus* DOHRN, 1881, femelle, a : habitus, tronc vu dorsalement; b : patte 3 gauche; c : propode de la même patte montrant les épines flanquées des soies spécialisées.

pattes sont soudés. La trompe est assez forte, à contour légèrement bombé, ses extrémités antéro-ventrales sont projetées dans deux angles saillants. Tubercule oculaire bas et arrondi, au milieu du céphalon. Abdomen court, dirigé postérieurement. Les pattes sont les plus fortes parmi toutes les formes du genre en Méditerranée, la coxa I de toutes les pattes porte deux angles apparents en vue dorso-latérale, trait unique également. Les tibias I et II et le fémur portent une forte soie vers l'extrémité distale de leurs aspects dorsaux, sur des saillies. Le propode est fort, à sole droite, laquelle porte sept épines (6 à 15 selon DOHRN). Curieusement, chaque épine est flanquée d'une sétule en forme de bâtonnet des deux côtés, une seule épine basale est présente sur le talon du propode, mais à extrémité bifide. Normalement, c'est-à-dire selon la description de DOHRN et la Fig. 2 de GILTAY (1929), on trouve deux épines basales. Les bâtonnets ne sont pas, eux non plus, mentionnés par d'autres auteurs.

Nos remerciements très cordiaux vont à M. et Mme BELLAN (Marseille) pour leur aide bienveillante et leurs conseils utiles pendant la traduction du manuscrit.

RÉSUMÉ

Sur le littoral de l'îlot de Banjole (nord Adriatique) 5 268 Amphipodes (42 espèces provenant de 32 échantillons) et 917 Pycnogonides (14 espèces provenant de 41 échantillons) ont été récoltés. Tous proviennent des zones d'algues superficielles. L'îlot est exposé à une mer forte à l'ouest et au nord-ouest, tandis que ses côtes est et sud-est, opposées à la terre ferme, sont de mode plus calme. Il en résulte des différences écologiques considérables sur une faible superficie. Au moyen de deux séries différentes de conformations côtières — dans lesquelles les échantillons étaient pris — on a pu mettre en évidence les préférences autécologiques de 7 espèces d'Amphipodes et 5 espèces de Pycnogonides quant à l'agitation de l'eau, sa teneur en détritux, sa profondeur et quelques paramètres simples du substrat. F.K. figure la femelle inconnue jusqu'à présent d'*Anoplodactylus robustus* (DOHRN, 1881).

ZUSAMMENFASSUNG

Im Litoral der Insel Banjole (Nord-Adria) wurden 5 268 Amphipoden (42 Arten aus 32 Proben) und 917 Pantopoden (14 Arten aus 41 Proben) aus den obersten Algengürteln gesammelt. Die Insel

ist im Westen und Nordwesten starkem Seegang ausgesetzt, während die dem Festland zugewandte Ost- und Südostküste wesentlich geringere Wasserbewegung zeigt. Es treten also auf geringem Raum grosse ökologische Unterschiede auf. Anhand von 2 Probenreihen von Küstenformen, in welche die gesammelten Proben eingepasst waren, konnten bei 7 Amphipoden - und 5 Pantopodenarten klare autökologische Präferenzen in bezug auf Wasserbewegung, Sedimentgehalt, Wassertiefe und einige grobe Parameter des Substrats ermittelt werden. F.K. bildet das bisher unbekannte Weibchen von *Anoplodactylus robustus* (DOHRN, 1881) ab.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNAUD, F., 1974. Les Pycnogonides du golfe de Gascogne (Atlantique Nord-Est). *Téthys*, **5** (1) : 147-154.
- BELLAN-SANTINI, D., 1961. Note préliminaire sur la faune et la flore du peuplement à *Petroglossum nicaeense* (Duby) Schotter et sur ses rapports avec le peuplement à *Cystoseira stricta* (Mont) Sauvageau. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **23** (37) : 19-30.
- BELLAN-SANTINI, D., 1962 a. Etude floristique et faunistique de quelques peuplements infralittoraux de substrat rocheux. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **26** (41) : 237-298.
- BELLAN-SANTINI, D., 1962 b. Etude du peuplement des « Dessous de blocs non ensablés » de la partie supérieure de l'étage infralittoral. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **27** (42) : 185-196.
- BELLAN-SANTINI, D., 1969. Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux sur substrat rocheux. Etude qualitative et quantitative de la frange supérieure. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **63** (47) : 1-294.
- BELLAN-SANTINI, D., 1971. Etude des Crustacés Amphipodes de la biocénose des Algues photophiles dans la région provençale. *Rapp. P.v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, **20** (3) : 221-223.
- BELLAN-SANTINI, D., 1972. Amphipodes des milieux portuaires. *Téthys*, **3** (2) : 225-263.
- BELLAN-SANTINI, D., 1974. Contributions à l'étude bionomique de la Méditerranée occidentale (Côte du Var et des Alpes maritimes - côte occidentale de Corse). *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, **71** (1427) : 1-20.
- CAULLERY, M., 1926. Aspect mimétique de *Caprella acanthifera* Leach sur les *Bugula*. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **40** (1) : 126-133.
- CHARDY, P., 1970. Ecologie des Crustacés Pécararides des fonds rocheux de Banyuls-sur-Mer. Amphipodes, Isopodes, Tanaïdacs, Cumacs, infra- et cirralittoraux. *Vie Milieu*, **21** (3 B) : 657-727.
- CHEVREUX, E. & L. FAGE, 1925. Amphipodes. *Faune Fr.*, **9**, 488 p. Lechevalier, Edit., Paris.

- DAHL, E., 1948. On the smaller Arthropoda of marine algae, especially in the polyhaline waters off the Swedish west-coast. Undersökningar över Øresund, **35** : 1-193. C.W.K. Gleerup, Edit. Lund.
- DELLA VALLE, A., 1893. Gammarini del Golfo di Napoli. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **20** : 1-948.
- DOHRN, A., 1881. Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschn. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **3** : 1-252.
- DOMMASNES, A., 1968. Variations in the meiofauna of *Corallina officinalis* L. with wave exposure. *Sarsia*, **34** : 117-124.
- ENEQUIST, P., 1949. Studies on the soft-bottom amphipods of the Skagerak. *Zool. Bidr. Upps.*, **28** : 299-492.
- FIORENCIS, A., 1940. I caprellidi del Mare Adriatico presso Rovigno. *Thalassia*, **4** (6) : 34.
- GELDIAY, R., A. KOCATAS & G. KRAPP-SCHICKEL, 1971. Some littoral amphipods from the Gulf of Izmir (Egean Sea, Turkey, Mediterranean). *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, **18** : 369-387.
- GILTAY, L., 1929. Quelques Pycnogonides des environs de Banyuls (France), *Bull. Anns Soc. r. ent. Belg.*, **69** (2/3) : 172-176.
- GIORDANI-SOIKA, A., 1950. Gli Anfipodi Gammarini della Laguna di Venezia. *Archo. Oceanogr. Limnol.*, **6** (2/3) : 165-212.
- JONES, N. S., 1948. The ecology of the Amphipoda of the south of the Isle of Man. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **27** (2) : 400-438.
- KING, P. E. & G. B. CRAPP, 1971. Littoral Pycnogonids of the British Isles. *Fld Stud.*, **3** (3) : 455-480.
- KITCHING, J. A., T. T. MACAN & H. C. GILSON, 1934. Studies in sublittoral ecology. - I. A submarine gully in Wembury Bay, South Devon. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **19** : 677-705.
- KLEPAL, W., 1971. *Chthamalus stellatus* (Poli) und *C. depressus* (Poli) in der Adria. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **7** (3) : 271-294.
- KRAPP, F., 1973. Pycnogonida from Pantelleria and Catania, Sicily. *Beaufortia*, **21** (277) : 55-74.
- KRAPP-SCHICKEL, G., 1969 a. Drei Vertreter der Gattung *Apherusa* an der Westküste Istriens (Crustacea-Amphipoda). *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, **16** : 419-440.
- KRAPP-SCHICKEL, G., 1969 b. Zur Ökologie der Amphipoden aus dem Phytal der Nordadria. *Zool. Jb., System.*, **96** : 265-448.
- KRAPP-SCHICKEL, G., 1971. Meeresamphipoden aus Taranto. *Memorie Mus. civ. Stor. nat., Verona*, **18** : 343-367.
- KRAPP-SCHICKEL, G., 1972. Rätselhafte *Hyale carinata*. *Memorie Mus. civ. Stor. nat., Verona*, **19** : 177-189.
- KRAPP-SCHICKEL, G., 1974 a. Different sensibilities in numerical methods of community-analysis. Manuscript as a base for further discussions. Meeresbiol. Inst. Wien, 61 p.
- KRAPP-SCHICKEL, G., 1974 b. Camill Hellers Sammlung adriatischer Amphipoden 1866 und heute. *Annl n naturh. Mus., Wien*, **78** : 319-379.
- KRAPP-SCHICKEL, G., 1975. Amphipods from Pantelleria and Catania (Sicily). *Beaufortia*, sous presse.

- LEDOYER, M., 1961. Relation entre l'accroissement nocturne massif de la faune vagile et les variations de la teneur en gaz dissous dans les herbiers de Posidonies superficiels. *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris, C*, **252** : 4207-4208.
- LEDOYER, M., 1966 a. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. — I. Introduction. Données analytiques sur les biotopes de substrat dur. *Revue de Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **40** (56) : 103-149.
- LEDOYER, M., 1966 b. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. — II. Données analytiques sur les herbiers de phanérogames XX. *Revue de Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **41** (57) : 135-164.
- LEDOYER, M., 1966 c. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. — III. Données analytiques sur les biotopes de substrat meuble. *Revue de Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **41** (57) : 165-186.
- LEDOYER, M., 1967. Aperçu sur la faune vagile de quelques biotopes de l'Archipel de Madère. Comparaison avec les biotopes méditerranéens homologues. *Archives Muséologiques, Bocage*, 2^e Sér., **1** (19) : 415-424.
- LEDOYER, M., 1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. IV. Synthèse de l'étude écologique. *Revue de Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **44** (60) : 125-295.
- LEDOYER, M., 1969 a. La faune vagile des sables fins de hauts niveaux (S.F.H.N.). Signification bionomique de ce biotope vue sous l'angle de la faune vagile. *Téthys*, **1** (2) : 275-280.
- LEDOYER, M., 1969 b. Aperçu sur la faune vagile de quelques biotopes de substrat dur de la Méditerranée orientale. Comparaison avec les mêmes biotopes en Méditerranée occidentale. *Téthys*, **1** (2) : 281-290.
- LEDOYER, M., 1969 c. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. V. Étude des phénomènes nycthémeraux. Les variations nycthémeraales des populations animales dans les biotopes. *Téthys*, **1** (2) : 291-308.
- LEDOYER, M., 1969 d. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. VI. Étude des phénomènes nycthémeraux. Les pêches à la lumière. *Téthys*, **1** (2) : 309-320.
- LEDOYER, M., 1969 e. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. VII. Étude des phénomènes nycthémeraux. Les variations nycthémeraales des gaz dissous au sein des biotopes. *Téthys*, **1** (2) : 321-340.
- LEDOYER, M., 1970. Les Amphipodes des vases profondes des côtes corses et monégasques. *Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco*, **69** (1406) : 1-32.
- LEDOYER, M., 1972. Amphipodes gammariens nouveaux ou peu connus de la région de Marseille. *Téthys*, **4** (4) : 881-898.
- LEDOYER, M., 1973. Étude systématique des Amphipodes recueillis à Tuléar (Madagascar) lors d'une petite série de pêches à la lumière. Comparaison avec les phénomènes observés en Méditerranée. *Téthys*, (suppl.) **5** : 36-50.

- LORENZ, J. R., 1863. Physicalische Verhältnisse und Vertheilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. K. k. Hof und Staatsdruckerei, Edit., Wien, 379 p.
- McCAIN, J. C., 1968. The Caprellidae (Crustacea Amphipoda) of the Western North Atlantic. *Bull. U.S. natn. Mus.*, **278**, VI + 147 p.
- MYERS, A. A., 1969 a. A revision of the amphipod genus *Microdeutopus* Costa (Gammaridae : Aoridae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, **17** (4) : 93-148.
- MYERS, A. A., 1969 b. The Ecology and Systematics of Gammaridean Amphipoda of the Islands of Khios. *Biol. Gallo-Hellenica*, **2** (1) : 19-34.
- MYERS, A. A., 1973. The genus *Aora* Krøyer 1845 (Amphipoda Gammaridea) in the Mediterranean. *Memorie Mus. civ. Stor. nat., Verona*, **20** : 283-301.
- RIEDL, R., 1953. Quantitativ ökologische Methoden mariner Turbellarien-forschung. *Östch. zool. Z.*, **4** : 108-145.
- RIEDL, R., 1963. Fauna und Flora der Adria. Ein systematischer Naturführer für Biologen und Naturfreunde. Paul Parey, Edit., Hamburg & Berlin. 640 p.
- RIEDL, R., 1964. Die Erscheinungen der Wasserbewegung und ihre Wirkung auf Sedentarien im mediterranen Felslitoral. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **10** : 155-186.
- RIEDL, R., 1966. Biologie der Meereshöhlen. Topographie, Faunistik und Ökologie eines unterseeischen Lebensraumes. Eine Monographie. Paul Parey, Edit., Hamburg & Berlin. 636 p.
- RIEDL, R., 1970. Fauna und Flora der Adria. Ein systematischer Meeresführer für Biologen und Naturfreunde. Zweite, neubearbeitete Auflage. Paul Parey, Edit. Hamburg & Berlin. 702 p.
- RUFFO, S. & W. WIESER, 1952. Untersuchungen über die algenbewohnende Mikrofauna mariner Hartböden. — II. Osservazioni sistematiche ed ecologiche su alcune Anfipodi delle coste mediterranee italiane. *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, **3** : 11-30.
- SALFI, M., 1938. Ricerche etologiche ed ecologiche sugli Anfipodi tubicoli del Canale delle Saline di Cagliari. *Archo zool. ital.*, **27** : 31-62.
- SCHICKEL, G., 1968. Über eine zweite mediterrane *Amphithoe* (Crustacea Amphipoda). *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, **15** : 337-347.
- SCHIECKE, U., 1973. Ein Beitrag zur Kenntnis der Systematik, Biologie und Autökologie mariner *Peracarida* (Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea) des Golfes von Neapel. Thèse Doctorat, Univ. Kiel).
- STEBBING, T. R. R., 1906. Amphipoda. — I. Gammaridea. In *Das Tierreich* **21**, Crustacea. Friedländer & Sohn, Edit., Berlin, 806 p.
- STOCK, J. H., 1952 a. Revision of the European representatives of the genus *Callipallene* Flynn, 1929. *Beaufortia*, **13** : 1-14.
- STOCK, J. H., 1952 b. The Pycnogonids of the Lagoon of Venice. *Boll. Soc. veneziana Stor. nat.*, **6** (2) : 179-186.
- STOCK, J. H., 1968. Pycnogonides. Faune marine des Pyrénées-Orientales, **6**. Suppl. à *Vie Milieu* **19** (1A), 38 p.

- ZAVATTARI, E., 1920. Osservazioni etologiche sopra l'Anfipode tubicolo *Erichthonius brasiliensis* (Dana). *Memorie R. Com. talassogr. ital.*, 77 : 1-22.
- ZAVODNIK, D., 1965. Prispevek k poznavanju naselja *Cystoseira barbata* (Good. & Wood.) C. Ag. v severnem jadrano. *Biol. Vest.*, 13 : 87-101.
- ZAVODNIK, D., 1968. Beitrag zur Kenntnis der Asselspinnen (Pantopoda) der Umgebung von Rovinj (Nördl. Adria). *Thalassia Jugoslavica*, 4 : 45-53.

Reçu le 10 juillet 1974.

CONTRIBUTION
A LA CONNAISSANCE DES DIDEMNIDAE
(ASCIDIES COMPOSÉES)
DES CÔTES DES POUILLES
(MER IONIENNE ET MER ADRIATIQUE)

par F. LAFARGUE et A. TURSI *

Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, France

* *Istituto di Zoologia ed Anatomia Comparata dell'Università di Bari, Italia.*

ABSTRACT

A list of 18 species of Didemnid Ascidiens from the "Puglia" Coast (Southern Italy) collected by S.C.U.B.A. diving and dredging, with ecological and biogeographical data is given.

It is the first contribution to the knowledge of this family in the Ionian sea.

INTRODUCTION

Cette étude systématique des Ascidies des côtes des Pouilles (Italie méridionale), s'inscrit dans le cadre d'une recherche biologique des peuplements des étages médio et infralittoraux de cette région. Ces côtes sont bordées à l'Ouest par la mer Ionienne et à l'Est par la mer Adriatique.

Le présent travail donne une liste des espèces appartenant à la famille des Didemnidae, qui ont été récoltées entre 1972 et 1974 au cours de différentes missions.

Les Ascidies de la mer Adriatique ont fait l'objet de nombreux travaux (HELLER, 1874 ; VON DRASCHE, 1883, 1884 ; HARTMEYER, 1911, 1913 ; VATOVA, 1928 ; SALFI, 1946 ; RIEDL, 1963 ; MONNIOT C. et F., 1970 ; LAFARGUE, 1971 ; TURSI, 1973).

Par contre, les Ascidies de la mer Ionienne sont mal connues (PARENZAN, 1959 ; TURSI, 1971 ; TURSI, PASTORE, PANETTA, 1974).

Toutefois, la connaissance de la faune adriatique est incomplète, car la plupart des travaux ont été effectués sur les côtes yougoslaves.

De plus, ces travaux présentent des lacunes sur le plan systématique, surtout chez les espèces d'Ascidies composées, dont l'étude se révèle particulièrement difficile sur le terrain. Souvent, en effet, de nombreuses espèces sont passées inaperçues pour avoir été confondues, tandis que d'autres sont séparées selon des critères dépourvus de valeur systématique.

Une révision taxonomique de la famille des Didemnidae ayant déjà été effectuée (LAFARGUE, 1973), nous nous bornerons à donner ici l'inventaire des espèces de cette famille récoltées en Italie et à signaler, éventuellement, leurs particularités morphologiques et écologiques.

TECHNIQUES D'ÉTUDE

Les échantillons ont été récoltés par dragages ou à l'aide du scaphandre autonome*.

Les échantillons après anesthésie par le menthol ont été fixés dans une solution neutre de formol à 5 % dans l'eau de mer. *Coloration et examen* : les échantillons ont été colorés par l'Hemalun acide de Masson, selon la méthode de MONNIOT, 1965.

Les zoïdes et les larves sont extraits de la colonie par dilacération de la tunique; le temps de coloration est de l'ordre de 2 à 3 minutes.

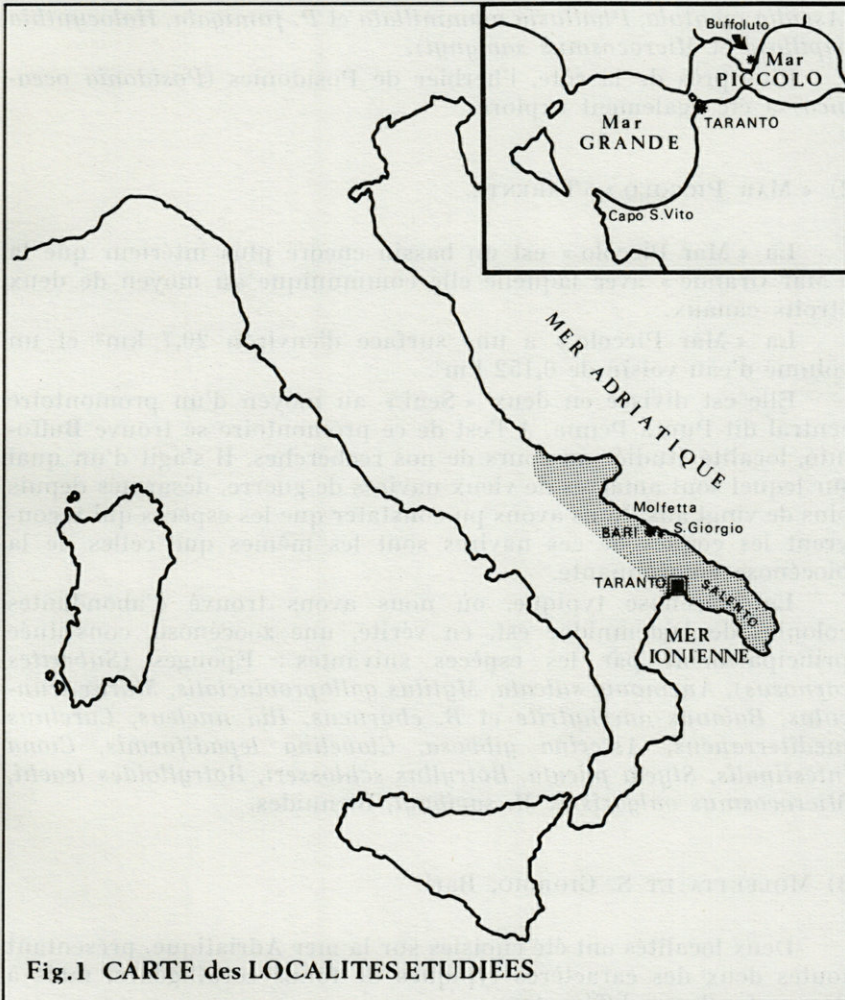
Les échantillons sont conservés dans la collection de l'Institut de Zoologie de l'Université de Bari (Italie).

(*) Nous remercions M^{me} C. QUIGUER, du Laboratoire Maritime de Concarneau pour son aide lors de la récolte des échantillons en plongée.

DESCRIPTION SOMMAIRE DES MILIEUX ENVISAGÉS

1) « MAR GRANDE », TARENTE.

La « Mar Grande » représente la partie la plus septentrionale du Golfe de Tarente (voir Fig. 1). Elle a une surface de 36,5 km² et



un volume de 0,541 km³, environ, et une forme presque circulaire. Deux îlots (S. Pietro et S. Paolo) ferment presque complètement la communication entre la « Mar Grande » et la mer Ionienne.

Les Didemnidae ont été récoltés sur la jetée du Capo S. Vito, formée de gros blocs cubiques de nature calcaire immergés artificiellement entre la « Mar Grande » et la mer Ionienne.

Ces blocs présentent toutes les catégories d'orientation (surfaces horizontales, verticales, surplombantes etc.). Sur ces rochers on trouve des moules (*Mytilus galloprovincialis*), Balânes, Astéroïdes (*Marthasterias glacialis*), Echinoïdes (*Arbacia lixula*) et Ascidies (*Ascidia mentula*, *Phallusia mammillata* et *P. fumigata*, *Halocynthia papillosa* et *Microcosmus savignyi*).

Plus près de la côte, l'herbier de Posidonies (*Posidonia oceanica*) a été également exploré.

2) « MAR PICCOLO », TARENTE.

La « Mar Piccolo » est un bassin encore plus intérieur que la « Mar Grande » avec laquelle elle communique au moyen de deux étroits canaux.

La « Mar Piccolo » a une surface d'environ 20,7 km² et un volume d'eau voisin de 0,152 km³.

Elle est divisée en deux « Seni » au moyen d'un promontoire central dit Punta Penna. A l'est de ce promontoire se trouve Buffoluto, localité étudiée au cours de nos recherches. Il s'agit d'un quai sur lequel sont amarrés de vieux navires de guerre, désarmés depuis plus de vingt ans. Nous avons pu constater que les espèces qui recouvrent les coques de ces navires sont les mêmes que celles de la biocénose environnante.

La biocénose typique, où nous avons trouvé d'abondantes colonies de Didemnidae est, en vérité, une zoocénose, constituée principalement par les espèces suivantes : Eponges (*Suberites carnosus*), *Anemonia sulcata*, *Mytilus galloprovincialis*, *Murex trunculus*, *Balanus amphytrite* et *B. eburneus*, *Ilia nucleus*, *Carcinus mediterraneus*, *Asterina gibbosa*, *Clavelina lepadiformis*, *Ciona intestinalis*, *Styela plicata*, *Botryllus schlosseri*, *Botrylloides leachi*, *Microcosmus vulgaris* et *M. savignyi*, Blennides.

3) MOLFETTA ET S. GIORGIO, Bari.

Deux localités ont été choisies sur la mer Adriatique, présentant toutes deux des caractères typiques de fonds coralligènes, mais à des profondeurs différentes.

Les fonds coralligènes ont d'ailleurs été bien étudiés par SARÁ (1967, 1968).

A Molfetta, vers 4-5 m de profondeur, la base des blocs rocheux est recouverte de *Cladocora coespitosa*, à proximité du sédiment. Les surfaces supérieures et verticales des blocs sont recouvertes d'Eponges, de Bryozoaires et de Didemnidae. Les algues sont abondantes : *Halymenia floresia* à proximité du sédiment, *Peyssonelia polymorpha* et surtout les corallinacées.

Vers 15 m nous trouvons à côté des espèces typiques du pré-coralligène (*Cladocora coespitosa*) des espèces de l'étage circalittoral qui vivent plus profondément en Méditerranée occidentale (vers 40 m) : Eponges, Hydraires, Cerianthes, *Aiptasia diaphana*, *Caryophyllia smithi*, Bryozoaires, *Bonellia viridis*, Nudibranches, Ophiures (dominant), *Halocynthia papillosa*.

4) Nous avons étudié en outre les Didemnidae récoltés par dragages par le Professeur PARENZAN qui a bien voulu nous les confier. Ces échantillons proviennent de la côte du « Salento » (Lecce) située au sud-ouest des Pouilles, sur le versant Ionien. PARENZAN est en train de rédiger l'étude complète des biocénoses de ces milieux.

LISTE DES ESPÈCES D'ASCIDIÉS DIDEMNIDAE RÉCOLTÉES

- Trididemnum cereum* (Giard, 1872).
- Trididemnum inarmatum* (Von Drasche, 1883).
- Didemnum pseudofulgens* Médioni, 1970.
- Didemnum lahillei* Hartmeyer, 1909.
- Didemnum granulatum* (Von Drasche, 1883).
- Didemnum coriaceum* (Von Drasche, 1883).
- Didemnum coccineum* (Von Drasche, 1883).
- Didemnum maculosum* (Milne-Edwards, 1841).
- Didemnum commune* (Della Valle, 1877).
- Didemnum fulgens* (Milne Edwards, 1841).
- Polysyncraton bilobatum* Lafargue, 1968.
- Polysyncraton lacazei* (Giard, 1872).
- Polysyncraton canetense* Brément, 1913.
- Lissoclinum perforatum* (Giard, 1872).
- Lissoclinum weigelei* Lafargue, 1968.
- Diplosoma listerianum* (Milne Edwards, 1841).
- Diplosoma spongiforme* (Giard, 1872).
- Diplosoma carnosum* (Von Drasche, 1883).

Le tableau I donne la distribution de ces espèces dans les différents milieux envisagés.

TABLEAU I
Distribution des espèces récoltées dans les milieux envisagés.

Liste des espèces	MER IONIENNE			MER ADRIATIQUE	
	Taranto Mar Grande	Taranto Mar Piccolo	Lecce Salento	Bari Molfetta	Bari S. Giorgio
<i>Trididemnum cereum</i>		+			
<i>Trididemnum inarmatum</i>	+				
<i>Didemnum pseudofulgens</i>			+		
<i>Didemnum lahillei</i>	+			+	
<i>Didemnum granulosum</i>	+	+	+		
<i>Didemnum coriaceum</i>	+		+		
<i>Didemnum maculosum</i>			+		
<i>Didemnum coccineum</i>			+		
<i>Didemnum commune</i>			+		
<i>Didemnum fulgens</i>	+		+	+	
<i>Polysyncraton bilobatum</i>			+		
<i>Polysyncraton lacazei</i>					+
<i>Polysyncraton canetense</i>			+	+	
<i>Lissoclinum perforatum</i>	+	+	+		
<i>Lissoclinum weigelei</i>		+			
<i>Diplosoma listerianum</i>	+	+			
<i>Diplosoma spongiforme</i>	+			+	
<i>Diplosoma carnosum</i>	+			+	

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Trididemnum cereum (Giard, 1872).

Loc. : Mar Piccolo, Buffoluto, Tarente, 20.VII.1974.

Sur une coque de bateau, au voisinage de la surface, face sud-est. Grande colonie noire, piquetée de blanc. La surface de la colonie présente des zones lisses plus blanches dans les microcavités et des zones hérissées d'aspérités plus pigmentées dans les parties supérieures exposées à la lumière. Zoïdes mûrs. Larves.

Trididemnum inarmatum (Von Drasche, 1883).

Loc. : « Mar Grande », Capo S. Vito, Tarente, 13.VII.1974.

Sur une paroi rocheuse verticale surplombante nord-est, à 6 m de profondeur et sur les blocs de la jetée en surplomb vers 1-2 m

de profondeur. Grandes colonies brunes plus ou moins orangées, d'aspect analogue à certaines formes de *Trididemnum cereum*. Larves.

Didemnum pseudofulgens Médioni, 1970.

Loc. : Côte du « Salento » (Lecce). N° 279.

Colonie enveloppant *Cladophora prolifera*; couleur rouge vif; zoïdes mûrs.

Didemnum lahillei Hartmeyer, 1909.

Loc. : « Mar Grande », Capo S. Vito, Tarente, 13.VII.1974.

Forme typique. A la surface inférieure des pierres, situées à 2 m de profondeur, sur la jetée artificielle. Zoïdes immatures.

Loc. : « Mar Grande », Capo S. Vito, herbier de Posidonies, Tarente 21.VII.1974.

Forme typique. A la surface inférieure des pierres. Zoïdes immatures.

Loc. : Molfetta, Bari, 15.VII.1974.

Forme typique. Sous les pierres, près de la surface.

Didemnum granulosum (Von Drasche, 1883).

Loc. : « Mar Grande », Capo S. Vito, herbier de Posidonies, Tarente, 21.VII.1974.

Forme blanche, présentant des systèmes de zoïdes comme chez *Didemnum coriaceum*. Sur les rhizomes de Posidonies, vers 6 m de profondeur. Zoïdes mûrs.

Loc. : « Mar Piccolo », Buffoluto, Tarente, 20.VII.1974.

L'espèce est très abondante et presque dominante dans les peuplements à faible profondeur. Elle se présente sous deux formes : forme typique, déjà décrite (LAFARGUE, 1972). Les colonies sont cependant beaucoup plus grandes qu'à Port-Cros et qu'en Yougoslavie, la couleur plus vive varie du gris au violet. La forme blanche ressemble aux colonies de *Lissoclinum perforatum*. Les deux espèces vivent côte à côte et leurs colonies sont souvent difficiles à distinguer.

Chez ces deux formes la nature de la surface est variable : elle peut être lisse ou granuleuse. Les systèmes de zoïdes sont apparents ou non suivant les échantillons.

Loc. : Côtes du « Salento » (Lecce). N^{os} 137, 251, 254.

137 : Colonie hérissée d'aspérités fixée sur *Cystoseira barbata*. Zoïdes mûrs. Larves.

251 : Sur *Vidalia volubilis* avec *Didemnum coriaceum* et *Lissoclinum perforatum*. Zoïdes mûrs.

254 : Colonie hérissée d'aspérités sur *Posidonia oceanica*. Zoïdes mûrs.

Didemnum coriaceum (Von Drasche, 1883).

Loc. : « Mar Grande », Capo S. Vito, Tarente, 13.VII.1974.

Forme atypique. Présente sur les surplombs de la jetée et à la face inférieure des pierres. Colonies minces de couleur jaune très pâle, presque blanches. La surface est plus ou moins granuleuse. Les systèmes de zoïdes sont invisibles, l'aspect de ces colonies est identique à celui de *Polysyncraton bilobatum*. Larves.

Loc. : « Mar Grande », S. Vito, herbier de Posidonie, Tarente, 21.VII.1974.

Nombreuses colonies sur les rhizomes de *Posidonia oceanica*. Forme atypique comme la précédente. Immature.

Loc. : Côte du « Salento » (Lecce). N^{os} 210, 251, 305.

210 : Colonie jaune pâle sur une Rhodophycée. Zoïdes immatures.

251 : Sur *Vidalia volubilis*. Zoïdes mûrs.

305 : Une colonie lisse, zoïdes immatures. Une colonie hérissée d'aspérités. Zoïdes mûrs.

Didemnum coccineum (Von Drasche, 1883).

Loc. : Côte du « Salento » (Lecce). N^{os} 158, 159.

158 : Une colonie sur le coralligène. Zoïdes mûrs. Larves.

159 : Sur les feuilles de *Posidonia oceanica*. Zoïdes mûrs.

Didemnum maculosum (Milne Edwards, 1841).

Loc. : Côte du « Salento » (Lecce). N^o 145.

145 : Colonie hérissée d'aspérités. Zoïdes immatures.

Didemnum commune (Della Valle, 1877).

Loc. : Côte du « Salento » (Lecce). N^{os} 5, 12, 70, 162, 172, 183, 204, 233, 251, 280, 365, 405.

- 5 : Forme typique. Une colonie fixée sur *Cystoseira*.
 12 : Colonie sur *Peyssonelia*. Zones à zoïdes mûrs et zones à zoïdes immatures.
 70 : Colonie hérissée d'aspérités sur *Ritiphloea tinctoria*. Zones à zoïdes mûrs et zones à zoïdes immatures.
 162 : Zoïdes mûrs. Larves.
 172 : Deux colonies pauvres en spicules. Larves.
 183 : Sur *Peyssonelia*. Larves.
 204 : Sur *Vidalia volubilis*. Zoïdes mûrs.
 233 : Zoïdes mûrs.
 251 : Zoïdes mûrs. Larves.
 280 : Forme typique. Trois colonies. Zoïdes immatures.
 365 : Zoïdes immatures.
 405 : Forme typique. Deux colonies sur *Peyssonelia* et coralligène. Zoïdes immatures.

Didemnum fulgens (Milne Edwards, 1841).

Loc. : « Mar Grande », Capo S. Vito, Tarente, 13.VII.1974.

Sur les parois rocheuses horizontales et verticales surplombantes à 6 m de profondeur. Zoïdes mûrs. Forme typique.

Loc. : Molfetta, Bari, 25.VII.1974.

Sur le coralligène, à 15 m de profondeur, colonie immature.

Loc. : Côte du « Salento » (Lecce). N^{os} 137, 206.

137 : 4 colonies. Zoïdes mûrs. Quelques larves.

206 : Zoïdes mûrs.

Polysyncraton bilobatum (Lafargue, 1968).

Loc. : Côte du « Salento » (Lecce). N^{os} 172, 231.

172 : Deux colonies sur le coralligène. Larves.

231 : Une colonie sur *Cystoseira barbata*. Zoïdes mûrs.

Polysyncraton lacazei (Giard, 1872).

Loc. : S. Giorgio, Bari, 11.VII.1974.

Sur des surplombs, à 2 m de profondeur. Forme rouge typique. Zoïdes mûrs. Larves.

Polysyncraton canetense (Brément, 1913).

Loc. : Molfetta, Bari, 25.VII.1974.

Dans les anfractuosités du coralligène, à 15 m de profondeur. Forme typique rose marbrée. Immature.

Loc. : Côte du « Salento » (Lecce). N° 206.

206 : Une colonie contenant des zoïdes mûrs.

Une colonie en voie de dégénérescence (forme de résistance).

Lissoclinum perforatum (Giard, 1872).

Loc. : « Mar Grande », Capo S. Vito, herbier de Posidonies, Tarente, 21.VII.1974.

Au voisinage de l'herbier de Posidonies, sous une grande pierre. Grande colonie de 15 cm de diamètre de couleur inhabituelle rose brique, avec des ouvertures cloacales communes cerclées de blanc. Zoïdes mûrs.

Loc. : « Mar Piccolo », Buffoluto, Tarente, 10.I.1974; 14.VII.1974; 20.VII.1974.

Colonies abondantes dans les deux premiers mètres de profondeur, sur les parois verticales (quais, coques de navires, etc.), associées à *Didemnum granulatum*. En épibiose du 2° degré sur les Moules, les Balanes et les Ascidies : *Clavelina lepadiformis* et *Styela plicata*.

Les colonies sont d'un blanc plus ou moins gris et plus ou moins riches en spicules. Toutes les colonies récoltées contenaient des zoïdes mûrs. Absence de larves seulement en janvier.

Loc. : Côte du « Salento » (Lecce). N° 251.

251 : Une petite colonie encroûtant *Vidalia volubilis*.

Lissoclinum weigelei (Lafargue, 1968).

Loc. : « Mar Piccolo », Buffoluto, Tarente, 14.VII.1974; 20.VII.1974.

Colonies bien développées (18 cm de diamètre environ). Plus abondantes sur les quais que sur les coques de navires. Dans les premiers mètres de profondeur; l'espèce est moins abondante que *Lissoclinum perforatum* et que *Didemnum granulatum*. Colonie de couleur typique blanche avec des points bruns. Zoïdes mûrs. Larves.

Diplosoma listerianum (Milne Edwards, 1841).

Loc. : « Mar Piccolo », Arsenal Militaire, Tarente, 7.III.1971.

En épibiose du 3^e degré sur le Bryozoaire *Bugula neretina* fixé à son tour sur *Ciona intestinalis*. Zoïdes mûrs. Jeunes embryons.

Loc. : « Mar Grande », Capo S. Vito, Tarente, 13.VII.1974.

A la face inférieure des pierres, vers deux mètres de profondeur.

Diplosoma spongiforme (Giard, 1872).

Loc. : « Mar Grande », Capo S. Vito, Tarente, 13.VII.1974.

Grandes colonies d'un quart de mètre carré sur les parois surplombantes des blocs de la jetée, à trois mètres de profondeur. Ce milieu est particulièrement favorable au développement des colonies qui atteignent une taille inhabituelle en Méditerranée, taille qui se rapproche de celle des échantillons trouvés en Atlantique dans l'Archipel de Glénan (LAFARGUE, 1968).

La colonie présente différentes zones dont les zoïdes sont soit mûrs avec des larves ou non, soit immatures.

Loc. : Molfetta, Bari, 15.VII.1974.

Sur les parois rocheuses verticales, plus ou moins surplombantes près de la surface. Nombreuses colonies de quelques centimètres de diamètre de couleur grise.

Diplosoma carnosum (Von Drasche, 1883).

Loc. : « Mar Grande », Capo S. Vito, herbier de Posidonies, Tarente, 21.VII.1974.

Colonie beige, à la surface inférieure des pierres. Zoïdes mûrs.

CONSIDÉRATIONS ÉCOLOGIQUES ET BIOGÉOGRAPHIQUES

Parmi les espèces étudiées ici, certaines appellent quelques commentaires. *Trididemnum inarmatum* et *T. cereum* sont deux espèces très voisines dont la répartition géographique est encore mal connue en raison des difficultés de leur identification. Les résultats que nous avons acquis jusqu'ici révèlent une différence dans leur distribution écologique et géographique.

Trididemnum cereum est une espèce caractéristique de la frange infralittorale tandis que *T. inarmatum* est une espèce carac-

téristique de milieux plus profonds (partie inférieure de l'étage infralittoral, étage circalittoral). Cependant, elle remonte dans la partie supérieure de l'étage infralittoral à la faveur des surplombs.

La distribution géographique de ces deux espèces est inverse. *Trididemnum cereum*, espèce « originaire » (1) de la Manche se raréfie en Méditerranée, d'Ouest en Est. A notre connaissance, elle n'avait jamais encore été signalée en mer Ionienne.

Trididemnum inarmatum, espèce d'« origine » adriatique, se raréfie en Méditerranée occidentale ; elle est absente en Manche et en Atlantique.

Didemnum granulosum est une espèce d'« origine » adriatique, caractéristique du mode abrité dans la frange infralittorale.

Dans la « Mar Piccolo » elle présente un développement tout à fait exceptionnel par la taille et l'abondance des colonies. Il s'agit d'une adaptation à un biotope particulièrement favorable.

En effet, jusqu'ici, cette espèce n'avait été rencontrée qu'à la face inférieure des pierres, la taille des colonies se trouvait limitée par la surface réduite du substrat. Dans la « Mar Piccolo », les parois verticales des quais et des coques de navires permettent une colonisation plus extensive. Là les colonies présentent un polymorphisme et un polychromatisme remarquables.

Il existe une forme blanche qui présente des analogies avec *Didemnum candidum* Savigny, 1816. Une étude plus détaillée de ces deux espèces dans la région permettra de décider de leur validité.

Didemnum coriaceum est une espèce d'« origine » adriatique très répandue dans tous les milieux en Méditerranée et un peu moins en Atlantique et en Manche. L'espèce se présente sous une multitude de formes. Dans la « Mar Grande » (Tarente) elle est représentée par une forme originale qui ressemble aux colonies de *Polysyncraton bilobatum*.

Le Lissoclinum perforatum est une espèce d'« origine » atlantique qui est très répandue en Méditerranée dans les hauts niveaux, dans les ports et sur les coques de bateaux. Il n'a pas été fait mention de cette espèce dans les catalogues de salissures marines (MILLAR, 1969 ; 1971). Nous avons trouvé cette espèce sur les coques de bateaux à Saint-Nazaire (Atlantique), à Banyuls-sur-Mer, Port-Vendres, Marseille (Méditerranée occidentale), Rovinj (Adriatique Nord), Tarente.

Lissoclinum weigelei est une espèce d'« origine » atlantique très abondante à Saint-Jean-de-Luz (côte basque), aux Açores et dans

(1) Les termes « originaire » et « origine » utilisés dans ce texte ont un sens bien particulier. Il s'agit de la localité-type de l'espèce considérée et non du centre de sa répartition qui est encore inconnu faute de données suffisantes.

certaines localités de la Méditerranée occidentale (Collioure, Golfe du Lion; Pomer, Yougoslavie). C'est la première fois que nous la trouvons sur les quais et sur les coques de bateaux.

Bien que *Diplosoma listerianum* soit une espèce caractéristique des milieux portuaires, elle est relativement rare dans la « Mar Piccolo » (Tarente) (TURSI et al., 1974).

Les localités de récolte nous permettent de supposer que l'espèce est en train de se propager à l'intérieur du bassin dans lequel elle est entrée grâce aux navires militaires (Arsenal).

Diplosoma spongiforme est une espèce « originaire » de la Manche. Dans l'Archipel de Glénan (Atlantique), les colonies atteignent un grand développement (1/4 m²). En Méditerranée occidentale dans la région de Banyuls-sur-Mer, la taille des colonies est beaucoup plus réduite (quelques cm²). Par contre dans la « Mar grande » (Tarente) les colonies ont la même taille qu'en Atlantique.

Diplosoma carnosum est « originaire » de l'Adriatique (Yougoslavie) où elle est abondante dans les fonds chalutables (LAFARGUE et VALENTINCIC, 1973). Dans la « Mar grande » nous avons retrouvé cette espèce à la face inférieure des pierres.

CONCLUSIONS

Dix-huit espèces d'Ascidies Didemnidae ont été répertoriées pour la première fois dans la région des Pouilles (Mer Adriatique et Mer Ionienne). L'intérêt principal de cette étude réside dans l'apport de données faunistiques nouvelles pour la connaissance de la Mer Ionienne, encore peu explorée. Six espèces sont méditerranéennes (*Trididemnum inarmatum*, *Didemnum pseudofulgens*, *Didemnum granulatum*, *Didemnum commune*, *Polysyncraton canestense* et *Diplosoma carnosum*).

Les autres sont atlanto-méditerranéennes. Il faut remarquer le développement spectaculaire de *Didemnum granulatum* dans la « Mar Piccolo » de Tarente, espèce qui, jusqu'à ce jour, n'avait été observée que sous une forme chétive.

RÉSUMÉ

Une étude des Didemnidae des côtes des Pouilles (Italie méridionale) a été effectuée. Dix-huit espèces ont été identifiées, dont

six sont méditerranéennes, les autres étant communes à l'Atlantique et à la Méditerranée. C'est la première contribution à la connaissance des Didemnidae de la mer Ionienne.

RIASSUNTO

Uno studio sulla famiglia dei Didemnidi sulle coste pugliesi (Bari, Taranto, Salento) è stato compiuto. Sono state rinvenute diciotto specie di cui sei mediterranee e le restanti comuni alla fauna atlantico-mediterranea. Per la prima volta vengono forniti dati precisi sui Didemnidi dello Ionio.

BIBLIOGRAPHIE

- DRASCHE, von, R., 1883. Die Synascidien der Bucht von Rovigno (Istrien). Wien.
- DRASCHE, von, R., 1884. Über einige Molguliden der Adria. *Verh. zool-bot. Ges. Wien*, 34 : 159-168.
- HARTMEYER, R., 1911. Revision von Heller's Ascidiën aus der Adria. *Berlin Sitz-Ber. Ges. natf. Freude*, 11 : 302-311.
- HARTMEYER, R., 1913. Revision von Heller's Ascidiën aus der Adria. II. Die Arten der Gattungen *Microcosmus*, *Cynthia*, *Styela*, *Polycarpa*, *Gymnocystis* und *Molgula*. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien math. Nat. Kl.*, 88 : 175-212.
- HELLER, C., 1874. Untersuchungen über die Tunicaten des Adriatischen Meeres. I, Wien.
- LAFARGUE, F., 1968. Les peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. II. Les Didemnidae. Systématique, Ecologie. *Vie Milieu*, 19 (2A) : 353-446.
- LAFARGUE, F., 1971. Note préliminaire concernant les Ascidies récoltées dans la région de Rovinj (Yougoslavie). *Thalassia jugos*, 7 (2) : 515-524.
- LAFARGUE, F., 1972. Didemnidae de Port Cros (Ascidies composées). Deux espèces nouvelles pour les côtes de France. *Annls Soc. Sci. nat. Toulon*, 24 : 120-140.
- LAFARGUE, F., 1973. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies composées). *Thèse Doc. Sci. Univ. Paris VI*, 300 p.
- LAFARGUE, F. & T. VALENTINCIC, 1973. *Diplosoma carnosum* von Drasche, 1883 (Ascidie composée, nord Adriatique) et essai de clé tabulaire des espèces européennes du genre *Diplosoma*. *Biol. Vest.*, (2^e sér.) 21 : 139-151.

- MILLAR, R. H., 1969. Ascidiens of European waters. Catalogue of marine fouling organisms. Organisation for Economic Cooperation and Development (O.C.D.E.), Paris, Vol 4.
- MILLAR, R. H., 1971. Les Ascidiens en tant que salissures du bois en milieu marin. Organisation de Coopération et de Développement Economique, Paris.
- MONNIOT, C., 1965. Etude systématique et évolutive de la famille des Pyuridae (Ascidiacea). *Thèse Doc. Sci. Univ. Paris*, 203 p.
- MONNIOT, C. & F. MONNIOT, 1970. Quelques Ascidiens de l'Adriatique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 42 (6) : 1189-1199.
- PARENZAN, P., 1959. Biocenologia bentonica : il fondo ad Ascidiens. *Thalassia Jonica*, 2 : 1-31.
- RIEDL, R., 1963. Fauna und Flora der Adria. Verlag P. Parey Edit.
- SALFI, M., 1946. Ascidiacei della Laguna Veneta. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 22 (1) : 5-7.
- SARÀ, M., 1967. Ricerche sul coralligeno di piattaforma pugliese. *Boll. Zool.*, 34 : 171.
- SARÀ, M., 1968. Un coralligeno di piattaforma lungo il litorale pugliese. *Archi Oceanogr. Limnol.*, 15 : 139-150.
- TURSI, A., 1971. Primo contributo allo studio delle Ascidiens del fondo a Cladophora di Porto Cesareo (Lecce). *Thalassia salentina*, 5 : 31-38.
- TURSI, A., 1973. Ascidiens delle Bocche di Cattaro : nota preliminare. *Thalassia salentina* (sous presse).
- TURSI, A., M. GHERARDI & E. LEPORE, 1974. Andamento stagionale di alcuni Ascidiacei del Mar Piccolo di Taranto : dati preliminari. *Memorie Biol. mar. Oceanogr.*, 4 (4-5-6) : 421-434.
- TURSI, A., M. PASTORE & P. PANETTA, 1974. Aspetti ecologici del Mar Piccolo di Taranto; Ascidiens, Crostacei Decapodi e Molluschi, in : Atti del IV Simposio Nazionale sulla Conservazione della Natura. Istituto di Zoologia ed Anatomia Comparata dell'Università, Bari. Cacucci, Edit., Bari, Vol. II : 93-117.
- VATOVA, A., 1928. Compendio della flora e della fauna del Mare Adriatico presso Rovigno. *Memorie R. Com. talassogr. ital.*, 143 : 6-614.

Reçu le 3 octobre 1974.

**TRANSFERT D'ÉNERGIE
EN MILIEU SÉDIMENTAIRE.
CAS DES SULFATORÉDUCTEURS.**

**II. RELATIONS SYNTROPHIQUES
AVEC DIVERSES MICROFLORES**

par Guy CAHET

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

This study considerably extends our knowledge of the range of organic acids that sulphate-reducing bacteria can use in a mixed culture. It seems that most fatty acids may serve as a basic substrate and that the sediments investigated here possess the necessary flora for elaborating the preferred substrate of these bacteria, namely lactate and hydrogen. The uptake of fatty materials by bacteria in the deposit and the remarkable fluctuations of these materials, previously noted, can now be better understood. The speed of recycling of one of the acids (AcOH) could not be estimated because of a technical difficulty.

Comme nous l'avons vu précédemment (CAHET, 1974), les deux phases fortement et faiblement liées des acides organiques accusent une augmentation très nette en automne-hiver; par contre, au printemps et en été, les quantités globales disponibles sont faibles ou nulles.

En outre, les composés préférentiels des microorganismes sulfatoréducteurs (lactate, pyruvate, etc.) figurent en très faible quantité ou sont le plus souvent absents dans les milieux sédimentaires.

Ces microflores ont, par contre, à leur disposition, divers acides organiques ou gras qu'elles n'utilisent pas ou de manière peu efficace en culture pure. Pour pallier ces déficiences, elles doivent donc présenter des mécanismes symbiotiques ou syntrophiques compensateurs (SENEZ, 1962).

Il existe dans la littérature de nombreux exemples de commensalisme, protocoopération ou métabiose au niveau microbien (ZAVARZIN, 1964; BRYANT et col., 1967 pour *Methanobacillus*; CLARK et SCHMIDT, 1966 pour *Nitrosomas*; KALINISKAYA, 1967; LAPORTE et POURRIOT, 1967; OKUDA et KOBAYASHI, 1961 pour les fixateurs d'azote; PARKER et BOLD, 1961). On rencontre très fréquemment pour les microflores anaérobies fermentatives ou dissimilatrices cet aspect associatif auquel n'échappent pas les sulfatoréducteurs.

On a relevé certaines formes d'association des bactéries sulfatoréductrices avec les bactéries cellulolytiques (RUBENTCHIK, 1928), les bactéries alginolytiques (BILLY, 1963) ou des bactéries aérobies (HATA, 1960; GUYNES et BENNET, 1959). Nous avons poursuivi cette étude à partir du plus abondant acide organique en C₂-C₂ *in situ* : l'acide acétique.

Dès 1930, BAARS avait trouvé que certaines espèces étaient capables d'utiliser l'acétate de Na et même le butyrate de Na aussi bien que le lactate de Na.

Plus récemment, SELWYN et POSTGATE (1959) montrent que cette utilisation n'est pas directe : les cultures n'étaient pas pures, ce qui permettait par syntrophie aux sulfatoréducteurs de pousser en présence d'acétate de Na et de butyrate de Na.

Enfin, SOROKIN (1966) en culture pure indique que les bactéries incorporent jusqu'à 70 % du carbone de AcONA en présence d'un donneur d'hydrogène (H₂, formiate ou éthanol).

A la même époque, nous avons entrepris une étude semblable (CAHET, 1966) qui fait apparaître l'utilisation de l'acétate en culture mixte aussi bien à des fins constitutives qu'énergétiques. Les résultats assez complets obtenus en culture pure par les chercheurs mentionnés, nous ont conduit à envisager certains aspects métabiotiques en culture mixte.

Notre étude a un double objectif :

— la mise en évidence de la symbiose chez des populations naturelles à partir de l'acétate et de la cellulose;

— la mise en évidence des produits organiques utilisés lors de la symbiose.

I. — SYMBIOSE NATURELLE DES MICROFLORES SULFATORÉDUCTRICES

I.1 TECHNIQUES D'ÉTUDE.

Nous avons procédé à une incubation des populations naturelles dans les milieux de base classiques auxquels nous avons ajouté soit de l'acétate de sodium, de la cellulose ou du lactate de sodium. Nous avons suivi dans le temps le comportement des flores sulfatoréductrices par un indice de sulfatoréduction (CAHET, 1970). Pour les manipulations d'identification des produits issus de la symbiose, nous ensemençons des quantités constantes de milieux (100cc) avec un inoculum constant d'une dilution 10^{-2} , 10^{-3} de sédiment. A intervalle de temps régulier, nous filtrons le milieu sur filtre Millipore HA ($0,45 \mu$). Le filtrat est ajusté à pH 1-2 avec H_2SO_4 5N et soumis à une extraction à l'éther en continu pendant 8 heures KAMATANI et MATSUDAIRA, 1966) dans un appareil de Jalade utilisé pour la séparation liquide-liquide. Dans le liquide de récupération se trouve un mélange éther-NaOH, les acides organiques étant retenus par la soude diluée.

Nous analysons les acides organiques ainsi récupérés par chromatographie en phase gazeuse et par chromatographie sur colonne.

Nous avons utilisé dans la comparaison des séries de mesure entre elles le test non paramétrique de Kendall. Ce coefficient tient compte de toutes les différences présentées par les deux séries de mesures. A chaque différence, on fait correspondre +1 si elle est positive et -1 si elle est négative. Nous obtenons par addition S. L'indice a pour valeur $2S/n(n-1)$ avec $-1 < \tau < +1$. La signification de ce test dans le cas de $n > 10$ s'exprime par $z = (S-1)/\sigma$ avec

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{48} n(n-1)(2n+S)}$$

Z est la valeur d'une variable normale réduite. La corrélation est significative à 5 % si $z > 1,96$ et à 1 % si $z > 2,58$.

I.2. ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DES FLORES SULFATORÉDUCTRICES EN FONCTION DU SUBSTRAT.

Dans un article antérieur (CAHET, 1970), nous avons évoqué la comparaison dans le temps des indices de sulfatoréduction relevés en présence de lactate, d'acétate et de cellulose. Les maximums des indices apparaissent simultanément pour les milieux lactate-acétate, avec un léger décalage pour le milieu cellulose. Il semble que la métabiose, en présence d'acétate, soit plus efficace qu'en présence

de cellulose. Le précipité de monosulfure noir survient rapidement et envahit souvent la totalité du tube en milieu acétate ou lactate classique. Par contre, il est élaboré plus lentement en milieu cellulose dysaérobie et rarement en aussi grande abondance. Cette observation est logique; les voies de l'assimilation sont plus courtes pour des molécules simples, type acétate que pour des molécules plus complexes, type cellulose.

Par conséquent, si elles ne peuvent utiliser directement l'acétate Na comme matériel énergétique, les bactéries sulfatoréductrices récupèrent en culture mixte d'autres composés élaborés par des microflore accompagnatrices. Pour que cette métabiose soit visible lors des numérations, il faut que la biomasse des microorganismes satellites soit au moins égale à celle des sulfatoréducteurs. Parfois, la similitude des résultats est telle qu'on serait tenté d'adopter indifféremment l'un ou l'autre des supports énergétiques (lactate-acétate) pour dénombrer ces microflore.

I.3. TRANSFERT D'ÉNERGIE DU CARBONE AU SOUFRE DANS LES SÉDIMENTS.

Parmi les étapes de la minéralisation du matériel organique dont nous nous sommes proposé l'étude, figure celle concernant la transformation du carbone lié et particulaire (C.L.P.) en carbone soluble ou faiblement lié. Nous n'envisagerons pas ici d'examiner *in toto* le processus; nous nous limiterons aux comparaisons dans le temps des distributions relatives aux fractions CLP (tableau annexe), aux acides organiques et glucides de l'extrait O (CAHET, 1974), l'évolution d'une flore importante en écosystème à dominance végétale (cellulolytique) et celle essentielle au transfert d'hydrogène du carbone au soufre (sulfatoréductrice).

I.3.1. Relations carbone lié - symbiose cellulolyse/sulfatoréduction.

Nous avons calculé, en fonction du temps, les indices d'activité de la microflore cellulolytique d'après la réponse symbiotique avec les bactéries sulfatoréductrices. La comparaison des fluctuations de cet indice et du carbone lié et particulaire permet de constater une correspondance assez étroite entre les deux séries de mesure pour la station B₁ ($\tau = + 0,243$). Par contre, cette relation positive disparaît aux stations C et D ($\tau_{C_1} = - 0,018$ et $\tau_{D_1} = - 0,119$).

L'examen plus détaillé des répartitions permet d'établir un double spectre ; *une partie de l'année, la corrélation est positive ; le reste de l'année, elle ne l'est pas*. Durant six mois (correspondant aux périodes 3/11 - 20/2 et 9/5 - 26/6) la station C présente une

corrélation très significative à 1 % près ($\tau = + 0,395$). On peut donc penser que l'apport organique durant ces périodes est de nature cellulosique ou propice au développement de la microflore cellulolytique.

En ce qui concerne la station D₁, seule la période 21/11 - 20/2 (donc trois mois seulement) laisse voir des distributions reliées positivement. En effet, nous obtenons pour les neuf mois restants une corrélation fortement négative ($\tau = - 0,300$) par rapport à l'ensemble de l'année ($\tau = - 0,119$).

On peut donc retirer de cet examen une information utile sur la nature de l'apport organique. Il semble, d'après ces considérations, que l'origine cellulosique ou son caractère propre à déclencher une symbiose « cellulolyse-sulfatoréduction » se manifeste durant trois mois pour D₁, six mois pour C₁ et sur l'ensemble de l'année pour B₁ ; elle permet dans ce dernier cas une symbiose durable avec les sulfatoréducteurs. Cette remarque s'applique aux 2-3 cm superficiels. Nous laissons donc à cette observation un caractère indicatif ; en effet, nous devons tenir compte de l'homogénéité des échantillons toujours difficile à obtenir.

1.3.2. Relations entre les périodes de manifestation métabiotique et l'apparition de composés simples.

Afin de compléter le rôle charnière de la microflore cellulolytique, nous avons recherché une autre information concernant l'apparition des glucides et ac. organiques (extrait O) et les indices de la symbiose « cellulolytiques-sulfatoréducteurs ».

Les taux de Kendall obtenus (tabl. I) entre les indices cellulolyse et les glucides indiquent une corrélation positive excellente (à 1 % près) pour les trois stations de référence.

Par contre, si on examine les taux calculés pour les deux séries d'indice symbiose cellulolyse - sulfatoréducteurs et symbiose acéto-lyse - sulfatoréducteurs et la répartition des acides organiques, la corrélation est convenable dans le premier cas et mauvaise dans le deuxième cas : c'est le signe d'une forte consommation de ces substrats par les flores réductrices. Seule la station B₁ offre une bonne corrélation, or son indice moyen annuel de sulfatoréduction est également plus faible que C₁ et D₁. Les fluctuations importantes relevées indiquent que les acides organiques semblent rapidement métabolisés ou encore sous une forte demande biologique dans les sédiments de surface comme dans les sédiments sous-jacents.

Dans les dépôts lagunaires où les microflores cellulolytiques et acétolytiques et bactéries sulfatoréductrices semblent très efficaces, la fraction « acide organique » diminue fortement au plus

TABLEAU I

Taux de Kendall entre la distribution des acides organiques, glucides (extrait 0) et celles des indices syntrophiques cellulolyse - sulfato-réduction et acétolyse-sulfatoréduction.

STATIONS	D ₁		C ₁		B ₁		D ₂	
	glucose	ac. org.	glucose	ac. org.	glucose	ac. org.	glucose	ac. org.
Indices Symb. cell-SR	+ 0,233	- 0,100	+ 0,252	+ 0,132	+ 0,640	+ 0,280	+ 0,362	+ 0,080
Nombre séries	25	25	26	26	22	23	24	24
Indices Symb. acet-SR	-	- 0,120	-	- 0,010	-	- 0,002	-	- 0,193
Nombre séries		25		25		24		24

fort de l'action sulfatoréductrice. Un épaissement partiel de cette fraction limite le développement de la flore SO₄-réductrice au profit de la microflore méthanifère qui doit normalement lui succéder; un épaissement complet stoppe les effets réducteurs.

Dans l'écosystème lagunaire, le rôle clé joué par la flore cellulolytique ressort pleinement. En compagnie d'autres hétérotrophes primaires (effectuant la transformation des grosses molécules organiques en molécules plus simples) les microorganismes cellulolytiques provoquent une accumulation périodique de substances de faible poids moléculaire.

Cet apport nutritif entraîne le démarrage ou le développement d'hétérotrophes secondaires dont l'action est déterminante dans l'évolution du système. Dénitrification, sulfatoréduction, fixation anaérobie de l'azote, méthanation constituent autant de fonctions hétérotrophes secondaires consommatrices d'énergie. Cette énergie est ensuite transférée à des molécules de faible poids moléculaire (H₂S - NH₃ - CH₄). Si les substances du type glucides ou acides organiques viennent à manquer, les phénomènes réducteurs, forts consommateurs, se limiteront d'eux-mêmes : c'est ce que nous observons dans les dépôts lagunaires durant certaines périodes printanière, estivale, voire même hivernale.

II. — IDENTIFICATION DES PRODUITS ISSUS DE LA SYMBIOSE NATURELLE

Dans l'étude précédente, nous n'avons pas pu réaliser l'estimation des indices de sulfatoréduction en anaérobiose stricte pour des raisons matérielles. Dans un deuxième temps, nous avons tenu compte de cette condition. Nous avons alors examiné deux cas, la microaérobiose (= dysaérobiose) obtenue en bouchant simplement des tubes de culture à S/V très bas et l'anaérobiose stricte en complétant par l'emploi de fixateurs d'oxygène (pyrogallol + carbonate de sodium en solution saturée).

Comme nous opérons en culture mixte, nous n'avons pas estimé la réponse microbienne au substrat par la quantité de microorganismes présents; nous avons suivi dans le temps le témoin oculaire constitué par le précipité de FeS dans le milieu de culture.

II.1. MILIEU CELLULOSE.

Nous constatons dans la figure 1 l'apparition tardive du FeS en microaérobiose (12^e jour). Par contre, le précipité noir est nettement visible au bout du 4^e jour et très abondant en anaérobiose stricte (fig. 2).

En microaérobiose, les acides C₁-C₄ apparaissent tardivement. Seuls les acides gras sont mis en évidence entre les 4^e et 8^e jours. Lorsque les acides C₁₂-C₁₈ s'estompent, on décèle l'acide lactique (LaOH). Conjointement, les sulfatoréducteurs élaborent H₂S en quantité telle que le précipité FeS envahit le milieu. La syntrophie cellulolyse - sulfatoréduction exige donc trois étapes : cellulose → ac. gras C₁₂-C₂₂ → ac. C₁-C₄.

Dans les conditions expérimentales présentes, cette transformation est réalisée en 8 jours; à partir du 8^e jour, LaOH apparaît régulièrement.

En anaérobiose, les acides en C₁-C₄ sont rares, bien qu'un précipité abondant soit visible au bout de 3-4 jours. Comme nous l'avons indiqué précédemment, LaOH et H₂ constituent les seules sources d'énergies naturelles des bactéries sulfato-réductrices. L'absence de LaOH décelable permet d'avancer deux hypothèses : ou bien l'hydrogène est le produit terminal consommé, ou bien LaOH est formé progressivement dans le milieu et réutilisé immédiatement. Cette dernière supposition révèle un trait marquant des cultures mixtes applicables au milieu naturel : le rôle écologique de

substrats organiques à l'état de trace. Ces substances non détectées par l'analyse permettent le maintien ou le développement de populations microbiennes au métabolisme exigeant.

Lors de la symbiose « bactéries cellulolytiques-sulfatoréductrices » les conditions microaérobies semblent donc meilleures pour la mise en évidence de LaOH.

II.2. MILIEU ACÉTATE.

Nous obtenons ici un résultat opposé au milieu cellulose. En microaérobiose, le précipité apparaît très tôt, tandis qu'en anaérobiose, nous décelons un léger précipité uniquement en fin d'expérience (fig. 2).

En microaérobiose, l'acétate de sodium ajouté initialement disparaît très rapidement. Cette substance se trouve remplacée dans les chromatogrammes par d'autres acides organiques (butyrique, propionique, formique). Les premiers dépôts de FeS noir issu de la sulfatoréduction sont visibles dès le troisième jour (fig. 1).

L'acide lactique, substrat préférentiel, n'apparaît qu'au moment où des quantités massives d'H₂S sont élaborées dans le milieu de culture (4^e jour). Cet acide est ensuite régulièrement fourni par la métabiose et décelé.

Nous remarquons que les chromatogrammes révèlent seulement les trois acides mentionnés et l'acide lactique; toutefois, des acides organiques en C₁₂-C₁₈ apparaissent progressivement avec le vieillissement de la culture.

En anaérobiose stricte, le développement de la flore réductrice paraît plus difficile. L'acétate de sodium est rapidement métabolisé. L'acide lactique n'est jamais mis en évidence. La flore sulfatoréductrice doit donc rechercher dans l'hydrogène, les acides gras ou dans les traces d'acide lactique, le support énergétique pour se maintenir.

A la suite de ces expériences, en particulier celles concernant la cellulose, nous devons nous rendre à l'évidence qu'une possibilité supplémentaire semble offerte aux sulfatoréducteurs par utilisation des acides gras en culture mixte.

Nous avons effectué des essais pour soutenir ou infirmer cette hypothèse. Pour cela nous avons ajouté isolément au milieu de base les acides gras régulièrement rencontrés dans nos sédiments, à savoir les acides acétique, arachidique, béhénique, myristique, oléique, palmitique, stéarique. Nous avons alors suivi dans le temps le développement du précipité noir.

TABLEAU II

Réponse des sulfatoréducteurs à l'addition de divers acides gras en microaérobiose et en anaérobiose (+, ++, ... = intensités du précipité FeS noir obtenu).

1ère expérience	Acétique		Arachidique		Béhénique		Myristique		Oléique		Palmitique		Stéarique	
	Miae	Anae	Miae	Anae	Miae	Anae	Miae	Anae	Miae	Anae	Miae	Anae	Miae	Anae
t = 4 jours	+	0	0	0	0	0	++	++	+	+	0	+	0	0
t = 7 jours	++	+	0	0	0	0	+++	+++	++	++	0	++	0	0
t = 11 jours	+++	+++	0	0	0	0	++++	++++	++	+++	0	++	0	0
2ème expérience														
Sédiments noirs														
t = 6 jours	++	++	0	+	0	+	+++	++	+++	+++	+++	+++	++	++
t = 18 jours	+++	+++	0	++	0	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
t = 45 jours	++	++	++	++	++	++	+++	++++	++++	++++	++++	++++	++	++

Les résultats (tabl. II) indiquent que les microflores du *sulfuretum* métabolisent un certain nombre d'acides gras libres conduisant à la formation de sulfures. Il y a, semble-t-il, un choix dans les espèces chimiques utilisées : les composés en C₁₄-C₁₆ semblent très facilement assimilés, leurs homologues supérieurs C₁₈-C₂₂ plus difficilement.

Ce choix est dicté par les difficultés d'assimilation de ces molécules par les microorganismes (JERUSALINSKI et SKRYABIN, 1966). Ces substances sont pratiquement insolubles dans l'eau entourant la cellule; de plus, elles n'appartiennent pas aux métabolites d'utilisation courante par les bactéries. Seuls les aérobies grams-négatifs des genres *Achromobacter*, *Pseudomonas* et *Flavobacterium* possèdent des capacités oxydantes vis-à-vis de ces substrats. En anaérobiose, seules les bactéries méthanifères présentent la possibilité de fermenter les acides gras en absence d'autres substrats organiques ou accepteurs d'hydrogène (McCARTY, 1964).

HEUKELEKIAN et MUELLER (1958) trouvent que cette hydrolyse survient toujours avant la fermentation du méthane dans les digesteurs artificiels. Ils indiquent que cette conversion peut être effectuée par les générateurs d'acides ou par les hétérotrophes primaires. Ils communiquent également que les insaturés sont hydrogénés en saturés avant le processus de fermentation. TEZUKA (1964, 1966) signale également l'utilisation du palmitate avec formation ultérieure d'acide acétique en culture mixte.

Il y a donc lieu de penser que les bactéries sulfatoréductrices se développent en cultures mixtes à partir de toutes formes d'acides organiques-gras en récupérant l'hydrogène ou l'acide lactique issus de la symbiose.

Ces essais élargissent donc la gamme des substrats énergétiques et constitutifs des flores sulfatoréductrices en culture mixte. Elles

expliquent, du même coup, l'utilisation progressive dans le temps des acides inférieurs puis celle des acides gras (C_{10} - C_{22}) *in situ* en automne et en hiver. Ce matériel n'est pas accumulé ou immobilisé, mais sert de support énergétique puissant aux processus réducteurs. Ces substrats ne sont pas utilisés en totalité car de nombreux facteurs d'adsorption diminuent leur disponibilité, en particulier le degré de fixation de ces molécules aux argiles.

L'observation faite à propos des acides C_{18} - C_{22} (tabl. II) laisse supposer que ces acides sont plus aisément métabolisés durant les périodes d'anaérobiose stricte en surface ou dans les sédiments réducteurs profonds. Or, on utilise souvent ces espèces chimiques comme traceur dans les chaînes trophiques (JEZYK et PENICNAK, 1966 ; BOTTINO, 1972) ou comme indicateur de faciès. Le remaniement du matériel organique dans les premiers centimètres superficiels semble si intense dans les milieux pré-euxiniques envisagés que la plupart des molécules ont très peu de chance d'échapper à l'utilisation biologique. Outre la transformation des acides gras insaturés en saturés durant la diagenèse précoce (CAHET et GADEL, 1970 ; RHEAD et coll., 1971 ; NISSENBAUM et coll., 1972), ces quelques observations de même que les travaux de JOHNSON et CALDER (1973) indiquent le rôle de l'activité microbienne comme facteur majeur de la redistribution de molécules organiques du type acide gras. Seule une forte fixation de ces molécules argileux permettra leur conservation avant les processus diagénétiques.

Dans la comparaison sédiments anciens et contemporains, l'extension de telles expériences à des biotopes différents, avec des microflores variables et des substrats plus complexes, mérite nous le pensons, d'être considérée. Elle aurait pour dessein une meilleure compréhension des changements chimiques intervenant dans la matière organique sédimentaire en fonction de l'activité biologique.

III. — AcOH COMME SUBSTANCE TEST DU POTENTIEL HÉTÉROTROPHIE

Plusieurs raisons permettent de se pencher plus attentivement sur ce composé en C_2 :

— il constitue le composé majeur des acides C_1 - C_3 en milieu sédimentaire ;

— il représente une des substances clés pour les microflores hétérotrophes, en particulier les hétérotrophes secondaires ;

— il disparaît très rapidement en culture mixte.

D'une part, cette molécule présente un éventail assez large d'utilisation. Elle est catabolisée oxydativement en CO_2 et H_2O

grâce à un ensemble de réactions constituant le cycle tricarboxylique. En anaérobiose, selon les organismes, du succinate, du butyrate, du méthane sont élaborés.

Lors du catabolisme des oses et des lipides, les fragments en C_2 n'apparaissent pas sous forme d'acétate libre mais à l'état d'acétate actif (acétyl-CO-enzyme A). A son tour, ce dernier composé peut servir à des fins anaboliques : biosynthèse des acides gras, des sterols, lors de l'acétylation de certains acides aminés.

D'autre part, AcOH se trouve très rapidement métabolisé dans les milieux naturels (sols). IVARSON et STEVENSON (1964) indiquent qu'au bout de 6 heures on retrouve la plus grande partie de AcOH- C^{14} marqué sous forme d'acide itaconique, composé typique du métabolisme oxydatif de l'acétate. De même, SOERENSEN et PAUL (1971) ont montré que l'acétate disparaît totalement après 6 jours d'incubation à 25°. Sa vie moyenne dans les sols est de 3 à 4 jours. Bien que le cheminement de ce composé par les voies biochimiques soit moins bien défini que le glucose, la vitesse avec laquelle AcOH est assimilé permet de l'employer dans les tests d'estimation du pouvoir hétérotrophe.

A condition d'agir à très basse concentration, PARSONS et STRICKLAND (1962) ont appliqué aux populations naturelles des eaux la relation de Michaelis-Menten de cinétique enzymatique

$$\left(v = \frac{V_{\max} + S}{K_s + S} \right)$$

Cette équation signifie que la vitesse d'assimilation v d'un substrat par une population atteint un plateau de saturation pour une concentration déterminée.

A partir de cette équation et de la relation classique d'assimilation d'éléments marqués, la vitesse maximum théorique et le temps de recyclage du glucose et de AcOH ont pu être calculés dans les eaux marines (TAKAHASHI et ICHIMURA, 1971) ou lacustres (HOBBIE et WRIGHT, 1968 ; ALLEN, 1969).

Dans les sédiments lacustres, HARRISON et coll. (1971) obtiennent des vitesses élevées de renouvellement. Toutefois, il ne suffit pas de considérer la seule quantité d'AcOH (C^{14}) absorbée pendant un laps de temps déterminé pour apprécier la vitesse d'assimilation. Il faut également tenir compte de la quantité de $C^{14}O_2$ émis pendant l'intervalle de temps (HOBBIE et CRAWFORD, 1969). Avec l'acétate, les manipulations deviennent complexes. Acétate et CO_2 présentent des poids moléculaires très rapprochés. Ils sont volatils et facilement déplacés par les acides. Il paraît donc difficile de les séparer. Des essais effectués sur des produits purs placés dans des conditions différentes (tabl. III) indiquent qu'il n'est pas possible d'obtenir une séparation parfaite par entraînement sous gaz purifié (N_2)

TABLEAU III

Fixation différentielle du $C^{14}O_2$ et de l'acétate marqué au C^{14} par l'alcool ou par une solution éthanolamine : éthylène glycolmonoéthylether.

Solvant de récupération	$C^{14}O_2$ HNa		AcOH C^{14}	
	1ère exp. cpm	2ème exp. cpm	1ère exp. cpm	2ème exp. cpm
éthanolamine :	681.934	581.227	69.309	80.323
éthylène glycol (1/7) alcool 95°	29.243	40.527	176.726	203.414

et récupération du matériel dans une solution éthanolamine : éthylène glycol (absorbant spécifique du CO_2) ou une solution d'alcool à 95°.

L'éthanolamine est meilleur absorbant pour CO_2 , l'éthanol seul meilleur capteur de AcOH, mais aucun d'eux ne semble spécifique. Nous trouvons là une explication aux résultats en excès obtenus par HARRISON et coll. (1971) sur un mélange éthanolamine-éthylène-glycol.

L'emploi de la technique utilisée par ANDERSON et SNYDER (1969) sur des milieux de culture préconise le travail à pH 6, pour lequel le CO_2 peut être entraîné mais pas l'acide AcOH. Cette technique appliquée aux sédiments paraît insuffisante car la décarbonation demande un pH nettement inférieur à 6 pour être complète.

A ce stade d'investigation, nous constatons donc que l'acétate peut difficilement être employé en milieu sédimentaire comme composé traceur des processus minéralisateurs; une barrière technique nous en empêche momentanément.

Toutefois, ce composé, essentiel par ses teneurs et ses vitesses d'absorption, peut servir de traceur du pouvoir hétérotrophe (tout comme dans les eaux : PEARL et GOLDMAN, 1972).

DISCUSSION

Les microorganismes les moins exigeants, ceux qui poussent le plus facilement et ceux qui sont capables d'exploiter plus efficacement les aliments en apport limité représentent les meilleurs compétiteurs vis-à-vis du matériel organique. Sous des conditions

de « stress nutritionnel », les plus rapides à pousser seront les compétiteurs les plus vigoureux.

Dans les sédiments, outre les facteurs physiques, il y a une intense concurrence pour les substances organiques, en particulier lorsque la demande dépasse l'apport. Dans l'espace confiné que représentent les sédiments, les occupants n'existent pas dans un état isolé mais comme partie d'une communauté complexe, l'écosystème présente donc une gamme d'effets associatifs ou antagonistes. Un équilibre microbien s'établit, résultat de la somme totale des réactions individuelles et des interactions cellulaires. Or, nous savons que les quantités disponibles sont faibles ou bien les composés fortement fixés par les particules inertes. Les organismes hétérotrophes doivent s'adapter à de telles variations quantitatives. Pour éviter l'effet de la concurrence, l'absence ou l'indisponibilité du substrat énergétique, de nombreuses microflores fermentatrices ou « dissimilatrices » du type sulfatoréducteur élargissent leur potentialité nutritive.

Les bactéries sulfatoréductrices doivent à la symbiose la possibilité d'étendre leur aire de répartition. Elles reçoivent ainsi un soutien efficace de la part de nombreuses microflores à deux niveaux :

— par la création d'un milieu exempt d'oxygène, consommé par les bactéries aérobies (ORENSKI, 1966, p. 8). C'est un processus largement répandu qui explique par exemple la présence active des flores sulfatoréductrices dans les quelques millimètres superficiels des sédiments;

— au niveau des supports énergétiques où certains aspects associatifs sont déterminants dans leur développement. Elles ont recours aux bactéries hétérotrophes primaires alginolytiques, cellulolytiques, pour assimiler des composés quasi absents de leur microenvironnement.

Notre étude étend cette relation syntrophique aux hétérotrophes secondaires (acétolytiques ou méthanifères) utilisateurs d'acide en C_2 ou d'acides gras (C_{12} - C_{22}). En microaérobiose, le développement paraît meilleur avec l'acide en C_2 . Par contre, l'anaérobiose stricte semble nécessaire pour un développement accru des sulfatoréducteurs avec les bactéries cellulolytiques anaérobies ou en présence de certains acides gras en C_{12} - C_{22} .

Evoquons également une possibilité supplémentaire avec l'utilisation de l'hydrogène gazeux, matériel fréquent des dégradations anaérobies. Pour cela il leur faut posséder dans leur stock biochimique une hydrogénase. SENEZ et VOLCANI (1951) ont indiqué que les souches provenant de biotopes saumâtres présentaient fréquemment cette aptitude : nous l'avons vérifié à différentes

époques de l'année, dans des milieux de culture anorganiques en atmosphère H_2 purifié, ce qui suggère un métabolisme lithotrophe strict.

La majorité des processus de décomposition dans les sédiments sont interdépendants; ils présentent des réactions où des groupes d'organismes utilisent les produits finaux élaborés par les flores précédant ou suivant le groupe fonctionnel.

Tout apport de matière organique à la surface des dépôts entraîne, de la part des membres de la communauté hétérotrophe, diverses adaptations. A ce titre, les bactéries sulfatoréductrices représentent un cas important de relation trophique, de transfert d'énergie en évitant au maximum tout gaspillage énergétique. En effet, elles exigent sur le plan métabolique, de fortes quantités de matière (180 g d'acide lactique pour élaborer 34 g d' H_2S). L'énergie se retrouve donc dans leurs sous-produits du métabolisme (acétate- H_2S).

A partir de la plupart des acides gras, ces bactéries peuvent se développer en faisant appel à plusieurs symbioses. L'exemple de la symbiose entre cellulolytiques et sulfatoréducteurs est la plus spectaculaire : grâce à deux fonctions métaboliques, un transfert d'énergie direct a lieu du carbone particulaire au soufre. Par ce procédé métabiotique, l'énergie d'apport est transférée de maillon en maillon d'un état lié à un état dissous, puis de l'état dissous à des composés appartenant à d'autres cycles (H_2S et composés soufrés).

Nous assistons à un appauvrissement organique au profit de l'énergie minérale du système. Ainsi dans la plupart des vases marines, l'hydrogène quitte les liaisons organiques pour se retrouver en grande partie lié aux formes minérales. Les composés réduits du soufre au même titre que ceux de l'azote et du carbone constituent une importante réserve énergétique liée à la matière minérale. Si les conditions deviennent favorables, cette énergie est reprise pour se retrouver dans les matériaux carbonés correspondant à une production « obscure » en milieu sédimentaire.

RÉSUMÉ

Cette étude nous a permis d'élargir amplement la gamme des acides organiques utilisables par les bactéries sulfatoréductrices en culture mixte. Il semble que la quasi totalité des acides gras puisse servir de substrat de base et que les sédiments examinés possèdent l'intégralité des flores nécessaires à l'élaboration des

substrats préférentiels des sulfatoréducteurs : lactate et hydrogène. On comprend mieux la reprise des matières grasses dans les dépôts et leurs fluctuations remarquables notées précédemment. L'estimation de la vitesse de recyclage de l'un des acides (AcOH) n'a pu être effectuée par suite d'un obstacle technique.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Untersuchung erlaubt uns eine beträchtliche Ausweitung des Angebots an organischen Säuren, die von sulfat-reduzierenden Bakterien in Mischkulturen genutzt werden können. Offenbar können nahezu alle Fettsäuren als Ausgangssubstrat dienen, und die untersuchten Sedimente scheinen die Gesamtheit der Floren aufzuweisen, die für die Bildung der von den sulfat-reduzierenden Bakterien bevorzugten Substrate notwendig sind: Laktat und Wasserstoff. Die Aufnahme von Fettstoffen in den Ablagerungen und die schon früher festgestellten beträchtlichen Schwankungen sind nun besser verständlich. Die Umsatzgeschwindigkeit einer der Säuren (AcOH) konnte wegen technischer Schwierigkeiten nicht abgeschätzt werden.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, H.L., 1969. Chemoorganotrophic utilization of dissolved organic compounds by planktonic algae and bacteria in a pond. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **54** : 1-33.
- ANDERSON, R.E. & F. SYNDER, 1969. Collection of C¹⁴ labelled CO₂ in the presence of labelled short-chain acids. *Analyt. Bioch.*, **27** (2) : 311-314.
- BAARS, J.K., 1930. Over sulfaatreductie door Bacterien. W.D. Meinema N.V., Edit, Delft, Holland.
- BILLY, C., 1963. Recherches sur l'algino-lyse bactérienne anaérobie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **257** : 3700-3701.
- BOTTINO, N.R., 1972. Fatty acid exchange among trophic levels of the Ross Sea : phytoplankton, copepods and euphausiids. *Antarct. J.U.S.*, **7** : 178-179.
- BRYANT, M.P., E.A. WOLIN & R.S. WOLFE, 1967. *Methanobacillus omelianskii*, a symbiotic association of the two species of bacteria. *Arch. Mikrobiol.*, **59** : 20-31.
- CAHET, G., 1966. Substrats énergétiques naturels des bactéries sulfato-réductrices. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **263** (8) : 691-692.

- CAHET, G., 1970. Aspects chemotrophiques en sédiments lagunaires. Cas du soufre. *Vie Milieu*, **21** (1 B) : 1-36.
- CAHET, G., 1974. Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Cas des sulfatoréducteurs. I. Les acides organiques en sédiments lagunaires et marins (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, **24** (2 B) : 235-256.
- CAHET, G. & F. GADEL, 1970. Dynamique saisonnière des acides gras et effets de la diagenèse dans des dépôts marins et lagunaires. *Cah. océanogr.*, **22** (10) : 1033-1066.
- CLARK, C. & E. L. SCHMIDT, 1966. Effect of mixed culture on *Nitrosomonas europaea* stimulated by uptake and utilization of pyruvate. *J. Bact.*, **91** (1) : 367-376.
- GUYNES, G.J. & E.O. BENNETT, 1959. Bacterial deterioration of emulsion oils. I. Relationships between aerobes and sulfate-reducing bacteria in deterioration. *Appl. Microbiol.*, **7** : 117-121.
- HARRISON, M.J., R.T. WRIGHT & R.Y. MORITA, 1971. Method for measuring mineralization in lake sediments. *Appl. Microbiol.*, **21** (4) : 698-702.
- HATA, Y., 1960. Relation between the activity of marine sulfate-reducing bacteria and the oxydation-reduction potential of the culture media. *J. Shimonoseki Coll. Fish.*, **10** (1) : 57-77.
- HEUKELEKIAN, H. & P. MUELLER, 1958. Transformation of some lipids in anaerobic sludge digestion. *Sewage ind. Wastes Engng*, **30** : 1108-1120.
- HOBBIE, J.E. & C.C. CRAWFORD, 1969. Respiration corrections for bacterial uptake of dissolved organic compounds in natural waters. *Limnol. Oceanogr.*, **14** (4) : 528-532.
- HOBBIE, J.E. & R. T. WRIGHT, 1968. A new method for the study of bacteria in lakes : description and results. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **14** : 64-71.
- IVARSON, K.C. & I.L. STEVENSON, 1964. The decomposition of radioactive acetate in soils. *Can. J. Microbiol.*, **10** (6) : 77-82.
- JERUSALINSKY, N.D. & E.K. SKRYABIN, 1966. The problem of microbiology of hydrocarbons. *Z. Allg. Microbiol.*, **6** : 23-26.
- JEZYK, P.F. & A.J. PENICNAK, 1966. Fatty acid relationships in an aquatic food chain. *Lipids*, **1** (6) : 427-429.
- JOHNSON, R.W. & J.A. CALDER, 1973. Early diagenesis of fatty acids and hydrocarbons in a salt marsh environment. *Geoch. cosmoch. Acta*, **37** (8) : 1943-1956.
- KALININSKAYA, T.A., 1967. Utilization of various carbon sources by nitrogen-fixing microbial associations. *Mikrobiologiya*, **36** (4) : 621-625.
- KAMATANI, A. & C. MATSUDAIRA, 1966. Extraction and determination methods of organic acids in sea water and marine sediment. *J. oceanogr. Soc. Japan*, **22** (3) : 87-92.
- LAPORTE, G.S. & R. POURRIOT, 1967. Fixation de l'azote atmosphérique par les algues Cyanophycées. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **4** (1) : 81-112.
- MCCARTY, P.L., 1964. The methane fermentation. *Principl. Appl. in Aquat. Microb.* J. Wiley and Sons, N.Y., 452 p.

- NISSEMBAUM, A., M.J. BAEDECKER & I.R. KAPLAN, 1972. Organic geochemistry of Dead Sea sediment. *Geoch. cosmoch. Acta*, **36** : 709-727.
- OKUDA, A. & M. KOBAYASHI, 1961. Nitrogen, fixing microorganisms in paddy soils. VII. Production of slime substance in mixed cultures of *Rhodospseudomonas capsulatus* and *Azotobacter vinelandii*. *Nature, Lond.*, **192** (4808) : 1207-1208.
- ORENSKI, S. W., 1966. Intermicrobial symbiosis. In *Symbiosis*. S.M. Henry, Edit., Acad. press, New York, London, **1** : 1-33.
- PARKER, B.C. & H.C. BOLD, 1961. Biotic relationships between soil algae and other microorganisms. *Am. J. Bot.*, **48** : 185-197.
- PARSONS, T.R. & J.D.H. STRICKLAND, 1962. On the production of particulate organic carbon by heterotrophic processes in sea water. *Deep Sea Res.*, **8** : 211-222.
- PEARL, H.W. & C.R. GOLDMAN, 1972. Heterotrophic assays in the detection of water masses at Lake Tahoe, California. *Limnol. Oceanogr.*, **17** (1) : 145-148.
- RHEAD, M.M., G. EGLINTON & G.H. DRAFFAN, 1971. Conversion of oleic acid to saturated fatty acids in Severn Estuary sediments. *Nature, Lond.*, **232** : 327-330.
- RUBENTSCHIK, 1928. Ueber Sulfatreduktion durch Bakterien bei Zellulosegärungsprodukten als Energiequelle. *Zentbl. Bakt. Parasitk-de*, **2** (73) : 483-496.
- SELWYN, S.C. & J.R. POSTGATE, 1959. A search for the « Rubentschikii » group of « Desulfovibrio ». *Ant. v. Leew.*, **25** : 465-472.
- SENEZ, J.C., 1962. Rôle écologique des bactéries sulfato-réductrices. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **32** : 327-441.
- SENEZ, J.C. & B.E. VOLCANI, 1951. Utilisation de l'hydrogène moléculaire par les souches pures de bactéries sulfato-réductrices marines. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **232** : 1035-1036.
- SOERENSEN, L.H. & E.A. PAUL, 1971. Transformation of acetate carbon into carbohydrate and aminoacid metabolites during decomposition in soil. *Soil Biol. Biochem.*, **3** (3) : 173-180.
- SOROKIN, Yu. I., 1966. Role of carbon dioxide and acetate in biosynthesis by sulphate-reducing bacteria. *Nature, Lond.*, **210** (5035) : 551-552.
- TAKAHASHI, M. & S. ICHIMURA, 1971. Glucose uptake in ocean profiles with special reference to temperature. *Mar. Biol.*, **11** : 206-213.
- TEZUKA, Y., 1964. Anaerobic decomposition of organic matter by the microflora of polluted river-waters. III. The formation of fatty acids from aminoacids, proteins and several other compounds. *Jap. J. Ecol.*, **14** (3) : 91-97.
- TEZUKA, Y., 1966. A commensalism between the sulfate reducing bacterium *Desulfovibrio desulfuricans* and other heterotrophic bacteria. *Bot. Mag., Tokio*, **79** : 174-178.
- ZAVARZIN, G.A., 1964. *Metallogenium symbioticum*. *Z. allg. Mikrobiol.*, **4** (5) : 390-395.

Reçu le 8 juillet 1974.

**DONNÉES CLIMATOLOGIQUES
ET HYDROLOGIE DE SURFACE
A BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION), 1973**

par M. PANOUSE, G. JACQUES et C. RAZOULS
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

1973 showed only small differences from previous years as far as air temperature, surface water temperature, wind, and solar irradiation are concerned.

On the other hand, freshwater influx both by precipitation and of terrestrial origin, was much reduced : the equivalent freshwater sheet over the Gulf of Lions was about 30 % thinner. This caused a raising of the mean salinity, especially during the autumn. Only local precipitations in June and December caused a surface dilution.

VENTS

En 1973, on remarque classiquement deux secteurs de vents privilégiés d'après les relevés du Cap Béar (Fig. 1 A et 1 C) : WNW à NNE et SE à SSW. Dans ces deux secteurs, les directions selon lesquelles le vent atteint, en moyenne, la plus grande vitesse sont 340° et 160° .

La Tramontane (NNW) présente (Fig. 1 D) une vitesse maximale :

— en février avec une vitesse moyenne supérieure à $17 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (vitesse maximale instantanée de $28 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$),

(*) Etude réalisée dans le cadre de la Convention CNEXO 73-938 et du contrat CNRS LA 117.

tence d'un régime de brise de mer sur la côte du Roussillon. Ce régime de brise s'efface devant une Tramontane forte et suffisamment prolongée.

L'année 1973 présente donc un cycle de vent avec deux saisons ventées, l'automne et l'hiver (moyenne mensuelle supérieure à $9 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) et deux saisons moins ventées (moyenne mensuelle inférieure à $7 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$). L'automne, saison habituelle de vents faibles, a été exceptionnel : avec une Tramontane très violente et presque ininterrompue entre le 15 octobre et le 18 décembre.

RAYONNEMENT SOLAIRE

L'énergie solaire R_G arrivant chaque jour au sol a été calculée à partir du nombre d'heures d'insolation h mesuré à Banyuls. Connaissant la durée astronomique H du jour et le coefficient énergétique I_{GA} défini pour le Roussillon, pour une époque déterminée

TABLEAU I

Moyennes mensuelles de l'insolation et de la température de l'air, total mensuel des précipitations à Banyuls en 1973, comparés aux valeurs moyennes correspondantes pour la période 1965-1970.

Mois	Insolation		Température de l'air		Précipitations	
	1973	M ₆₅₋₇₀	1973	M ₆₅₋₇₀	1973	M ₆₅₋₇₀
Janvier	148	122	9,01	9,24	5,6	13,7
Février	151	146	8,69	8,86	8,1	41,8
Mars	216	248	10,01	10,62	9,8	78,7
Avril	215	225	12,26	13,27	12,5	6,4
Mai	260	251	16,27	16,15	11,1	40,4
Juin	281	256	20,55	19,45	63,8	14,9
Juillet	310	268	23,38	22,35	11,7	40,4
Août	263	277	23,74	22,17	15,9	5,6
Septembre	216	215	20,22	19,97	11,8	78,8
Octobre	182	187	15,85	17,52	9,0	209,6
Novembre	143	148	12,92	12,96	12,8	27,1
Décembre	143	131	10,89	9,56	94,2	62,3
Moyenne	211	206	15,32	15,18		
Total					266,5	577,5

(CASANOBE, 1962), il est possible d'écrire :

$$R_G = I_{GA} (0,18 + 0,62 \text{ h/H})$$

Les moyennes hebdomadaires des valeurs de R_G , en $\text{cal.cm}^{-2}.\text{j}^{-1}$ sont portées sur la figure 2.

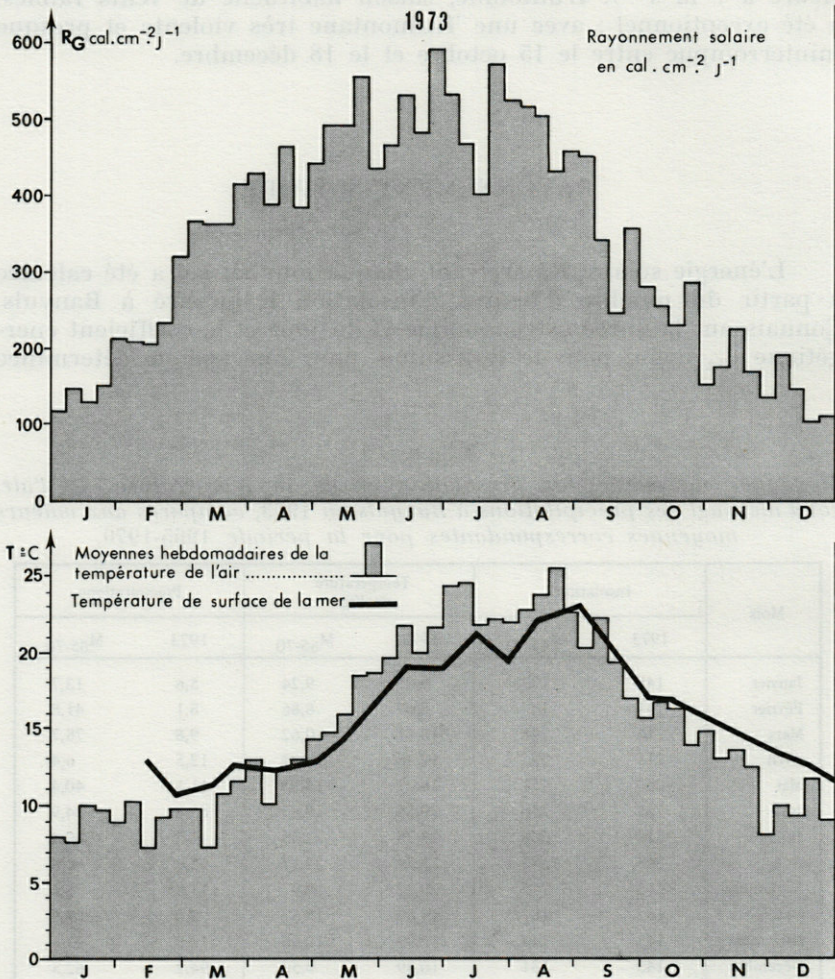


FIG. 2. — Rayonnement solaire global à Banyuls en 1973. Le rayonnement global R_G (voir texte) est calculé à partir des moyennes hebdomadaires d'insolation (haut).

FIG. 3. — Température de l'air au Cap Béar et température de l'eau de surface au point C en 1973 (bas).

Si l'on compare l'insolation en 1973 à la période 1965-1970 (Tabl. I) qui sera constamment prise comme référence tout au long de cette étude (RAZOULS, 1971), on constate que 1) la moyenne annuelle du nombre d'heures d'insolation mensuelle est, en 1973, tout à fait comparable à celle des années de référence (-2%), 2) un déficit dans l'ensoleillement apparaît surtout en janvier (-18%) et juillet (-14%), alors que le mois de mars est plus ensoleillé ($+15\%$).

TEMPÉRATURE DE L'AIR

L'évolution de la température de l'air (Fig. 3) relevée au Cap Béar est très voisine de celle de l'eau de surface du point C (coordonnées $42^{\circ} 28' N$ et $3^{\circ} 14' E$, fond de 92 m), avec un léger déphasage retard de la masse marine dû à son inertie thermique.

La température de l'air présente un maximum pendant la troisième semaine d'août (moyenne hebdomadaire = $25,26^{\circ}C$) et un minimum pendant la troisième semaine de février (moyenne = $7,17^{\circ}C$).

Comparée à la période de référence (Tabl. I), l'été 1973 apparaît plus chaud avec un écart maximum de $+1,57^{\circ}C$ ainsi que le mois de décembre ($\Delta_t = +1,33^{\circ}C$). Par contre la fin de l'hiver 1972-73 et surtout le mois d'octobre 1973 ($\Delta_t = -1,67^{\circ}C$) ont été plus froids. En moyenne annuelle, 1973 est tout à fait comparable à la référence ($\Delta_t = +0,14^{\circ}C$).

TEMPÉRATURE DE L'EAU DE SURFACE

Une comparaison de la température superficielle de l'eau au point C en 1973 avec des données équivalentes de la période 1965-1968 permet de noter que 1) le maximum annuel de température est atteint plus tard, en septembre au lieu du mois d'août, 2) le mois d'août est plus froid en 1973 (écart maximum $\Delta_t = -2,74^{\circ}C$) tandis que le mois de septembre est plus chaud ($\Delta_t = +2,48^{\circ}C$), 3) l'automne et le début de l'hiver ont été constamment plus froids ($\Delta_t = -1,25^{\circ}C$). La moyenne annuelle est, par contre, très voisine des années de référence ($\Delta_t = -0,26^{\circ}C$).

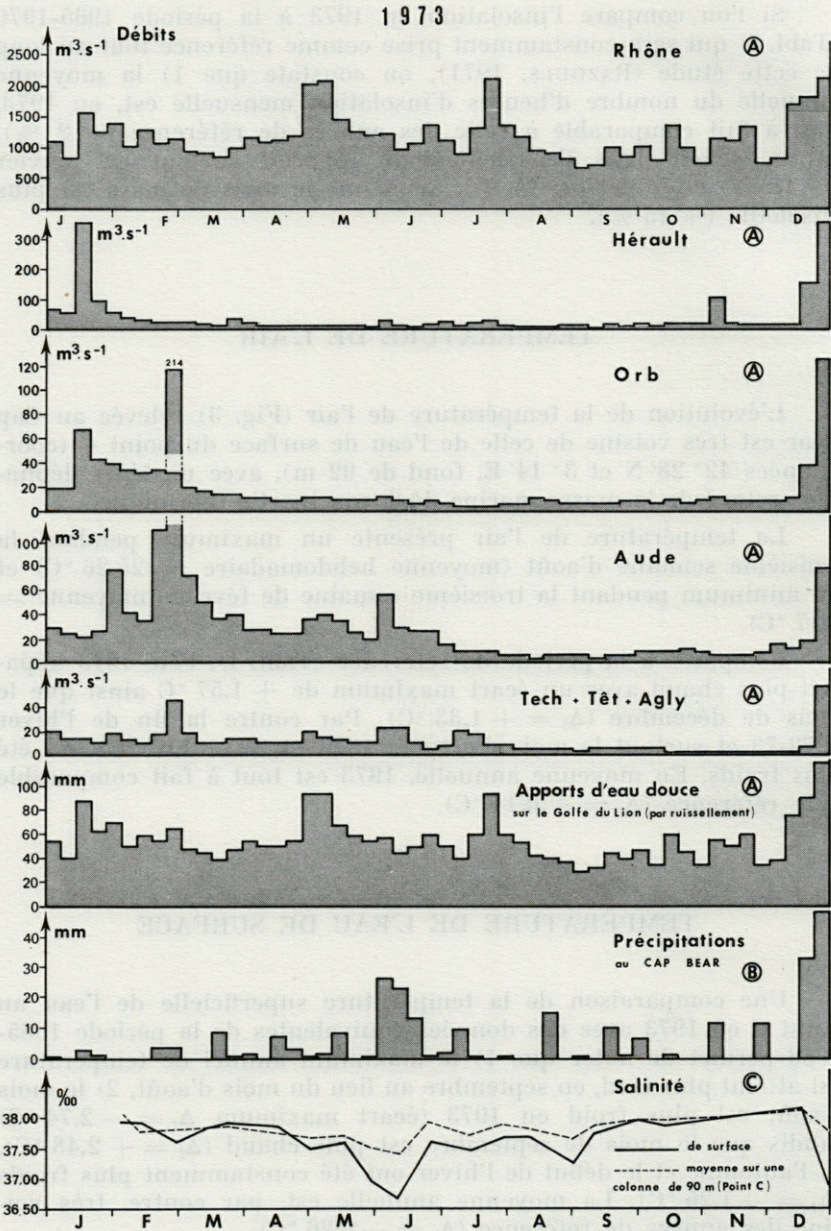


FIG. 4. — Débits des fleuves du Golfe du Lion (A), précipitations au Cap Béar (B) et salinité au point C (C) en 1973. Les stations de relevé du débit des fleuves sont : Amélie-les-Bains (Tech), Vinça (Têt), Rivesaltes (Agly), Moussoulens (Aude), Béziers-Tabarka (Orb), Montagnac (Hérault) et Beaucaire (Rhône).

PRÉCIPITATIONS ET APPORTS D'EAU DOUCE

Les précipitations ont eu lieu principalement au mois de juin (Fig. 4 B) et en décembre (du 19 au 26) : 144,6 mm sur un total de 266,3 mm soit 54,3 %.

Comparée aux années 1965-1970 (Tabl. I), on constate que l'année 1973 est une année très sèche avec un déficit de -54% ; elle est plus sèche que n'importe quelle année de référence. Les mois habituellement pluvieux, c'est-à-dire mars-avril et octobre présentent respectivement un déficit de -74% et -95% . Par contre, les précipitations de juin ($+328\%$) et de décembre ($+51\%$) ont été anormalement élevées.

On sait (JACQUES *et al.*, 1969) que l'on ne peut comprendre l'hydrologie locale sans prendre en considération non seulement les fleuves roussillonnais, mais également les autres fleuves se jetant dans le Golfe du Lion : Aude, Orb, Hérault et Rhône. Ces fleuves, excepté le Rhône, ont un régime torrentiel avec des crues aussi soudaines que passagères. D'une manière générale, les débits (Fig. 4 A) sont nettement inférieurs à ceux des années de référence (lesquels sont très variables en fonction de la station de relevé) : -21% pour le Rhône à -62% pour l'ensemble roussillonnais Têt + Tech + Agly.

L'étude du régime des fleuves permet également d'indiquer que les précipitations du mois de juin font partie d'un système pluvieux qui n'a affecté que les bassins versants des fleuves roussillonnais et de l'Aude, tandis qu'en décembre la zone pluvieuse était beaucoup plus étendue, l'ensemble des fleuves présentant alors de forts débits.

Ces eaux de ruissellement correspondent à une lame d'eau douce dont l'épaisseur peut être calculée pour l'ensemble du Golfe du Lion dont la superficie est de 14 000 km² (Fig. 4 A). La comparaison des débits du Rhône avec l'épaisseur de la lame d'eau équivalente fait bien ressortir le rôle primordial de ce fleuve dans le Golfe du Lion.

SALINITÉ SUPERFICIELLE

La salinité des eaux de surface du Golfe du Lion est sous la dépendance étroite des apports fluviaux. La faiblesse de ces apports en 1973 explique la valeur élevée de la salinité moyenne des eaux

de surface : 37,86 ‰ et les salinités anormalement fortes en automne. Seules les précipitations affectent cette salinité (Fig. 4 C).

REMERCIEMENTS

Les données météorologiques nous ont été aimablement communiquées par le personnel du Sémaphore du Cap Béar et les débits des fleuves par la Direction Départementale de l'Agriculture des Pyrénées-Orientales, la Direction de l'Équipement de l'Aude, la Circonscription Électrique Sud-Est et la Compagnie Nationale du Rhône.

RÉSUMÉ

L'année 1973 diffère peu des années précédentes en ce qui concerne la répartition des vents, l'ensoleillement, la température de l'air et la température des eaux de surface.

Par contre, elle présente un fort déficit en précipitations et en apports d'eau douce : la lame d'eau douce sur le Golfe du Lion est en déficit de près de 30 % ; il s'ensuit une élévation de la salinité moyenne, très nette en automne. Seules, les précipitations locales de juin et de décembre provoquent une dilution superficielle.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Jahr 1973 unterscheidet sich hinsichtlich Windverteilung, Sonneneinstrahlung, Lufttemperatur und Temperatur der oberen Wasserschichten wenig von den vorhergehenden Jahren.

Dagegen zeigt 1973 ein starkes Defizit an Niederschlägen und Süßwasserzufluss: die Süßwasserdecke des Golfe de Lion weist einen Ausfall von nahezu 30 % auf; daraus resultiert ein Anstieg der Salinität, der besonders deutlich im Herbst ist. Einzig die lokalen Niederschläge im Juni und Dezember bewirken eine oberflächliche Verdünnung.

BIBLIOGRAPHIE

- CASANOBE, G., 1962. Sécheresse estivale. *Annls climat. Perpignan Pyr. Or.* : 11-18.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1969. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1965-1968. *Vie Milieu*, **20** (2-B) : 279-316.
- RAZOULS, C., 1971. Données climatologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Année 1969-1970. *Vie Milieu*, **22** (3-B) : 425-435.

Reçu le 9 septembre 1974.

HYDROLOGIE DANS LA ZONE NÉRITIQUE DE BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION), 1973

par M. PANOUSE, G. JACQUES et J. NEVEUX
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

There was nothing unusual about the thermal cycle in 1973; the salinity regime, however, was exceptional and had the following characteristics :

1 — very few dilutions. The only marked one occurred in summer, above the thermocline, due to the Rhône;

2 — two periods of very high salinity. The first one corresponded to a "deep" (from a depth of 150 meters) summer upwelling under the thermocline. The cause of the second period was a high rate of evaporation due to strong and steady Tramontane winds from the beginning of November to the end of December : the salinity through the whole water column progressively increased, from 38.00 ‰ to 38.20 ‰ throughout the two months in question.

La structure verticale des caractéristiques hydrologiques, température, salinité et densité a été suivie bi-mensuellement au point C (coordonnées 42°28'N, 3°14'E), sur un fond de 92 m, en utilisant les techniques suivantes :

- prélèvement à l'aide de bouteilles NIO;
- mesure de la température par thermomètres à renversement (Yoshino et Richter & Wiese);
- dosage de la conductivité au salinomètre (Hytech modèle 6220).

(*) Etude réalisée dans le cadre de la Convention CNEXO 74-938 et du contrat CNRS LA 117.

Nous ne reviendrons pas ici sur les conditions météorologiques qui sont exposées, en même temps que les caractéristiques hydrologiques superficielles, dans un autre article (PANOUSE *et al.*, 1975).

En ce qui concerne la variation de la teneur en oxygène et de la concentration en éléments minéraux, on pourra consulter NEVEUX *et al.* (1975).

CYCLE THERMIQUE

En région néritique de Méditerranée, le cycle thermique comporte l'alternance d'une phase homotherme et d'une phase hétérotherme caractérisée par l'établissement d'une thermocline. Ces deux périodes sont séparées par deux phases intermédiaires où l'écart thermique entre eau de fond et eau de surface est compris entre 1 et 5 °C (JACQUES *et al.*, 1969). En 1973, les variations de la température ne présentent pas de traits originaux.

SITUATION HIVERNALE.

Le minimum thermique est atteint fin février-début mars (Fig. 1) aussi bien en surface que près du fond. L'eau froide de surface correspond à un léger apport fluvial (salinité = 37,63 ‰). Celle située au-delà de 50 m, avec un σ_t de 29,09 est très intéressante : il s'agit d'une eau précédemment refroidie en surface près de la côte qui amorce sa descente le long du plateau continental.

Le même phénomène se retrouve, plus précoce en saison, l'hiver suivant où, vers la mi-décembre, apparaît à 90 m une eau lourde ($\sigma_t = 29,17$), de température 11,61 °C, alors que la température dépasse 12 °C sur le reste de la colonne d'eau, atteignant 12,82 °C en surface.

SITUATION ESTIVALE.

La période du réchauffement printanier est classique : de 13 °C début mars à 19 °C à la mi-juin, date d'installation de la thermocline. Le maximum atteint à la mi-juillet, pour une valeur de surface de 21,3 °C, est relativement peu marqué puisque certaines années il dépasse 24,0 °C (juillet 1967).

La thermocline est très nette en juillet; elle correspond alors à un gradient de 6 °C en moins de 15 m. Elle a tendance à s'enfoncer progressivement, passant de 20 m à son installation à 35 m en septembre avant sa disparition.

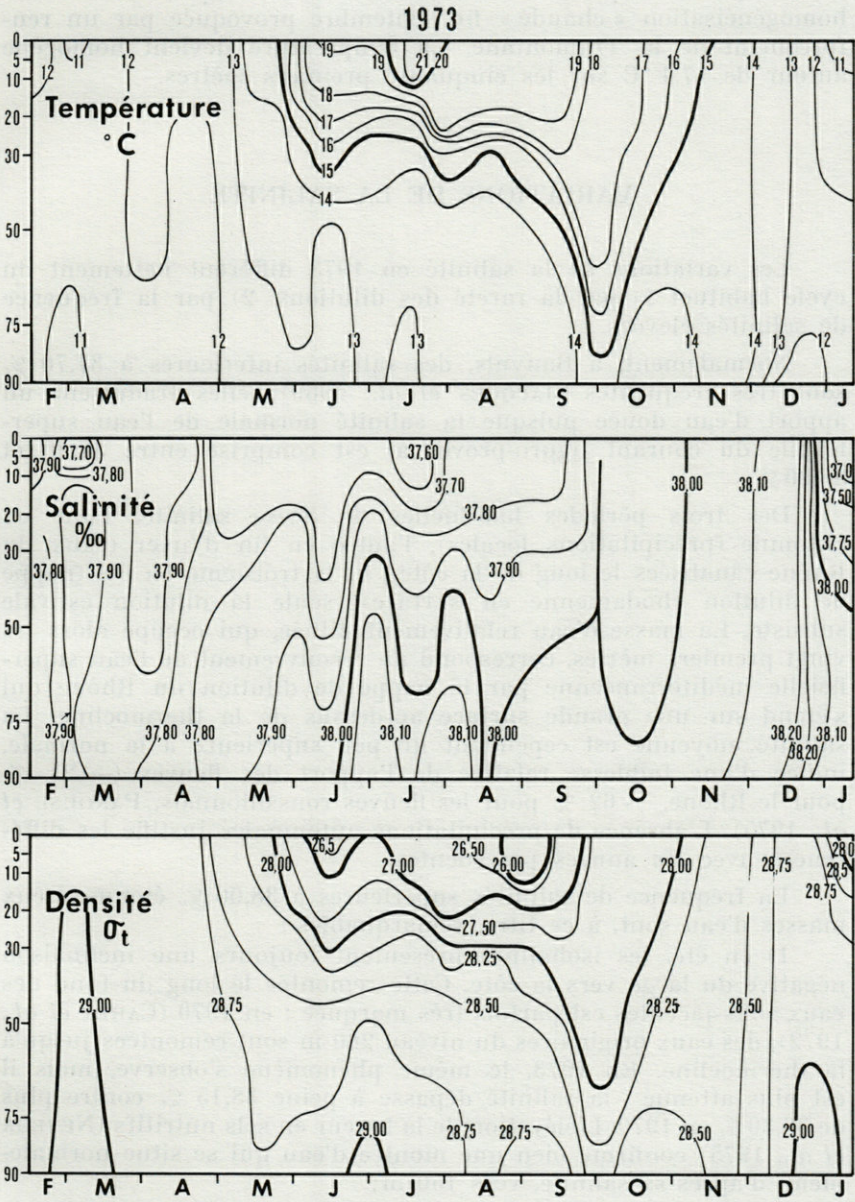


FIG. 1. — Température, salinité et σ_t au point C (Banyuls-sur-Mer) en 1973.

La fin de la période de stratification thermique est brutale : homogénéisation « chaude » fin septembre provoquée par un renforcement de la Tramontane. La température devient homogène autour de 17,4 °C sur les cinquante premiers mètres.

VARIATIONS DE LA SALINITÉ

Les variations de la salinité en 1973 diffèrent nettement du cycle habituel 1) par la rareté des dilutions, 2) par la fréquence de salinités élevées.

Normalement, à Banyuls, des salinités inférieures à 37,70 ‰ sont très fréquentes (JACQUES *et al.*, 1969); elles traduisent un apport d'eau douce puisque la salinité normale de l'eau superficielle du courant liguro-provençal est comprise entre 37,80 et 38,00 ‰.

Des trois périodes habituelles de basse salinité, l'une en automne (précipitations locales), l'autre en fin d'hiver (eaux du Rhône canalisées le long de la côte), et la troisième en été (nappe de dilution rhodanienne en surface), seule la dilution estivale subsiste. La masse d'eau relativement diluée, qui occupe alors les vingt premiers mètres, correspond au recouvrement de l'eau superficielle méditerranéenne par la nappe de dilution du Rhône qui s'étend sur une grande surface au-dessus de la thermocline. La salinité moyenne est cependant un peu supérieure à la normale, indice d'une faiblesse relative de l'apport des fleuves (— 21 ‰ pour le Rhône, — 62 ‰ pour les fleuves roussillonnais, PANOUSE *et al.*, 1975). L'absence de précipitations automnales justifie les différences avec les années précédentes.

La fréquence de salinités supérieures à 38,00 ‰ étonne. Deux masses d'eau sont, à ce titre, remarquables :

1) en été, les isohalines présentent toujours une inclinaison négative du large vers la côte. Cette remontée le long du fond des eaux sous-jacentes est parfois très marquée : en 1970 (CAHET *et al.*, 1972), des eaux originaires du niveau 200 m sont remontées jusqu'à la thermocline. En 1973, le même phénomène s'observe, mais il est plus atténué : la salinité dépasse à peine 38,15 ‰ contre plus de 38,30 ‰ en 1970. L'élévation de la teneur en sels nutritifs (NEVEUX *et al.*, 1975) confirme bien une montée d'eau qui se situe normalement, d'après sa salinité, vers 150 m ;

2) en automne, on assiste à une augmentation graduelle de la salinité sur l'ensemble de la colonne d'eau. Le mélange vertical du début novembre homogénéise l'eau autour de 38,00 ‰. Pendant

deux mois, fait remarquable, la masse d'eau reste homogène verticalement, en perdant régulièrement des calories tandis que sa salinité augmente progressivement pour dépasser 38,20 ‰ début janvier.

Aucune élévation parallèle de la teneur en éléments minéraux n'apparaissant, l'hypothèse d'un mélange turbulent avec des eaux profondes est à exclure. Il faut songer à l'action directe des facteurs climatiques locaux.

Pendant cette période, s'observe une continuité remarquable des vents de NW de forte intensité (Fig. 1 dans PANOUSE *et al.*, 1975), vents générateurs d'une forte évaporation (PERSON, 1973). Cette évaporation peut être calculée pour les deux périodes (du 15-10 au 19-11 et du 19-11 au 18-12) d'après la formule de BUDYKO (1963) que nous rappelons :

$$E = 0,134 (0,98 e_w - e_a) \bar{u} \text{ avec}$$

$$E = \text{évaporation en mm} \cdot \text{j}^{-1},$$

e_w = tension de vapeur saturante de l'eau à la température de surface,

e_a = tension de vapeur de l'air au-dessus de la surface de l'eau,

\bar{u} = vitesse moyenne du vent en $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$.

TABLEAU I

Evaporation moyenne et déficit aqueux total calculé pour deux périodes de l'année 1973, d'après la formule de BUDYKO (1963).

Période	Evaporation moyenne	Déficit aqueux total
15-10 au 19-11	6,7 mm.j ⁻¹	- 234 mm
19-11 au 18-12	10,8 mm.j ⁻¹	- 313 mm

A partir du déficit aqueux (tableau I), on peut calculer l'élévation théorique de la salinité due à l'évaporation, en considérant une colonne d'eau homogène de 90 m. Pour la première période, le ΔS est de + 0,098 ‰, ce qui conduit, en fin de période, à une salinité théorique de 38,04, ‰ pour une salinité observée de 38,05 ‰. De même, pour la seconde période, le ΔS est de + 0,133 ‰, soit une salinité théorique de 38,18 ‰ à comparer à la salinité observée : 38,21 ‰.

L'élévation de la salinité entre le 15 octobre et le 18 décembre est donc bien due à l'action de la Tramontane. L'isolement de la masse d'eau vis-à-vis d'apports extérieurs rend le phénomène particulièrement remarquable.

TABLEAU
Température, salinité et σ_t au point C en 1973.

Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t
14 février 1973				1er mars				16 mars				27 mars			
0	12,94	37,95	28,71	0	10,75	37,63	28,89	0	11,54	37,87	28,92	0	12,67	37,95	28,76
5	12,25	37,95	28,85	5	10,98	37,47	28,94	5	11,54	37,87	28,92	5	12,56	37,95	28,76
10	12,20	37,94	28,85	10	11,26	37,89	28,99	10	11,55	37,87	28,92	10	12,52	37,95	28,79
20	—	37,82	—	20	11,22	37,96	29,06	20	—	37,87	—	20	12,42	37,94	28,81
30	11,27	37,77	28,90	30	11,14	37,94	29,06	30	11,56	37,87	28,92	30	12,37	37,94	28,81
55	11,05	37,74	28,91	50	11,17	37,93	29,05	50	11,55	37,87	28,92	50	12,53	37,94	28,78
80	11,15	37,77	28,92	75	10,83	37,90	29,09	75	11,52	37,87	28,93	75	11,59	37,87	28,92
90	11,17	37,77	28,92	90	10,82	37,91	29,09	90	11,10	37,86	29,00	90	10,89	37,77	28,97
17 avril				2 mai				16 mai				1er juin			
0	12,50	37,91	28,77	0	12,99	37,55	28,39	0	14,52	37,62	28,12	0	—	36,96	—
5	12,46	37,91	28,78	5	12,87	37,55	28,42	5	14,36	37,62	28,15	5	16,79	36,98	27,10
10	12,45	37,91	28,78	10	12,87	37,55	28,42	10	14,33	37,63	28,16	10	16,52	37,31	27,42
20	11,71	37,83	28,86	20	12,80	37,58	28,45	20	13,60	37,72	28,39	20	15,84	37,81	27,96
30	11,35	37,79	28,90	30	12,29	37,78	28,71	30	13,55	37,81	28,48	30	14,17	37,82	28,35
50	11,36	37,78	28,90	50	12,26	37,82	28,75	50	13,28	37,86	28,57	50	13,36	37,90	28,58
75	11,21	37,77	28,91	75	—	37,80	—	75	12,58	37,89	28,73	75	12,37	37,89	28,78
90	11,26	37,77	28,91	84	12,02	37,79	28,77	90	12,53	37,91	28,76	90	12,37	37,94	28,82
13 juin				28 juin				16 juillet				30 juillet			
0	19,08	36,70	26,32	0	19,02	37,65	27,06	0	21,31	37,51	26,34	0	19,96	37,71	26,85
5	18,55	37,12	26,78	5	18,90	37,65	27,09	5	—	37,52	—	5	19,92	37,71	26,86
10	18,24	37,26	26,96	10	18,11	37,74	27,36	10	21,02	37,52	26,42	10	19,90	37,71	26,87
20	17,36	37,39	27,27	20	16,20	37,91	27,96	20	15,52	37,76	28,00	20	19,88	37,71	26,87
30	15,54	37,63	27,89	30	14,58	—	—	30	14,06	37,86	28,40	30	15,81	37,98	28,10
50	12,96	37,83	28,61	50	13,30	38,16	28,80	50	13,29	37,93	28,62	50	13,17	38,02	28,71
75	12,55	37,91	28,76	75	13,10	38,26	28,91	75	12,91	38,03	28,78	75	13,16	38,15	28,82
90	12,46	37,91	28,73	90	13,13	38,39	29,26	90	12,96	38,06	28,79	90	13,24	38,33	28,94
13 août				3 septembre				13 septembre				3 octobre			
0	22,09	37,73	26,28	0	23,15	37,29	25,65	0	21,09	37,77	26,59	0	17,42	38,00	27,73
5	21,66	37,75	26,42	5	23,13	37,30	25,66	5	21,01	37,77	26,61	5	17,45	38,00	27,73
10	20,44	37,74	26,75	10	23,12	37,37	25,71	10	20,70	37,77	26,70	10	17,42	38,00	27,73
20	18,46	37,80	27,32	20	18,72	37,94	27,36	20	19,23	37,86	27,16	20	17,40	38,00	27,74
30	14,48	37,86	28,31	30	15,49	37,84	28,07	30	17,92	37,91	27,54	30	17,41	38,00	27,73
55	13,57	37,92	28,55	50	13,70	37,96	28,56	50	14,41	38,00	28,43	50	17,37	38,00	27,74
80	13,26	37,96	28,65	75	13,01	38,03	28,75	70	13,55	38,04	28,65	75	15,94	38,05	28,12
90	13,17	37,96	28,67	90	13,11	38,11	28,88	85	13,45	38,05	28,68	88	14,75	38,09	28,43
15 octobre				19 novembre				9 décembre				18 décembre			
0	17,11	37,93	27,75	0	14,60	38,06	28,43	0	13,21	38,16	28,81	0	12,82	38,21	28,93
5	17,10	37,93	27,75	5	14,64	38,06	28,42	5	13,19	38,15	28,81	5	12,78	38,21	28,94
10	17,10	37,93	27,75	10	—	38,06	—	10	13,22	38,16	28,81	10	12,78	38,21	28,94
20	17,04	37,92	27,76	20	14,62	38,06	28,43	20	13,22	38,16	28,81	20	12,77	38,21	28,94
30	16,91	37,91	27,80	30	14,62	38,06	28,43	30	13,22	38,16	28,81	30	12,75	38,21	28,95
50	15,25	37,92	28,10	50	14,48	38,04	28,45	50	13,23	38,16	28,81	50	12,70	38,23	28,97
75	13,63	37,91	28,53	75	14,40	38,04	28,46	75	13,06	38,16	28,84	75	12,04	38,21	29,09
89	13,26	38,10	28,76	90	14,33	38,03	28,47	90	—	—	—	90	11,61	38,20	29,17
8 janvier 1974															
0	10,77	36,33	27,87												
5	10,98	36,93	28,30												
10	11,20	37,21	28,48												
20	11,51	37,59	28,71												
30	11,68	37,73	28,79												
50	12,34	38,05	28,90												
75	12,35	38,06	28,91												
90	12,32	38,06	28,92												

RÉSUMÉ

L'année 1973, si elle se présente de façon classique en ce qui concerne le cycle thermique, est très originale sur le plan de la salinité : 1) très peu de dessalures; seule, subsiste en été, une légère dilution due au Rhône au-dessus de la thermocline, 2) deux périodes de salinité très élevée. La première correspond à la remontée d'eaux « profondes » (origine 150 m) en été sous la thermocline. La seconde est due à une évaporation intense liée à un régime régulier de forte Tramontane du début novembre à la fin décembre : la salinité augmente alors graduellement sur toute la colonne d'eau, passant de 38,00 ‰ à 38,20 ‰ en deux mois.

ZUSAMMENFASSUNG

Hinsichtlich des Temperaturzyklus erwies sich das Jahr 1973 als « klassisch », bezüglich der Salinität zeigte es jedoch ausserordentliche Merkmale:

1. Sehr wenig Verdünnung; über der Sprungschicht im Sommer nur eine leichte Verdünnung durch das Rhone-Wasser.

2. Zwei Perioden hoher Salinität. Die erste entspricht dem Auftauchen von « Tiefenwasser » (aus 150 m) unter der Sprungschicht im Sommer. Die zweite ist auf starke Abdampfung im Zusammenhang mit andauerndem Nordwind von Anfang November bis Ende Dezember zurückzuführen: die Salinität steigt in der gesamten Wassersäule in zwei Monaten von 38,00 ‰ auf 38,20 ‰ an.

BIBLIOGRAPHIE

- BUDYKO, M.I., 1963. Atlas of the Heat Balance of Earth. Moscou, Globnaïa.
- CAHET, G., M. FIALA, G. JACQUES & M. PANOUSE, 1972. Production primaire au niveau de la thermocline en zone néritique de Méditerranée nord-occidentale. *Mar. Biol.*, **14** : 32-40.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1969. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1965-1968. *Vie Milieu*, **20** (2-B) : 279-316.
- NEVEUX, J., M. FIALA, G. JACQUES & M. PANOUSE, 1975. Phytoplancton et matériel particulaire à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973. *Vie Milieu*, **25** (1 B) : 85-98.

PANOUSE, M., G. JACQUES & C. RAZOULS, 1975. Données climatologiques et hydrologie de surface de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973. *Vie Milieu*, 25 (1 B) : 67-76.

PERSON, R., 1973. Contribution à l'étude thermique du Golfe du Lion. *Thèse Doc. Ing. Univ. Paris VI*, 147 p.

Reçu le 9 septembre 1974.

ZUSAMMENFASSUNG

Hinsichtlich des Temperaturzyklus erwies sich das Jahr 1973 als « klassisch », bezüglich der Saisonalität zeigte es jedoch ansonsten ordentliche Merkmale.

I. Sehr wenig Veränderung; über der Spüngericht im Sommer nur eine leichte Veränderung durch das Bräse-Wasser.

2. Zwei Perioden hoher Saisonalität. Die erste entspricht dem Aufbruch von « Tiefwasser » (mit 150 m unter der Spüngericht im Sommer. Die zweite ist auf starke Abkühlung im Zusammenhang mit andauerndem Nordwind von Anfang November bis Ende Dezember zurückzuführen; die Saisonalität steigt in der gesamten Wassertiefe in zwei Monaten von 52,00 °C auf 38,50 °C an.

BIBLIOGRAPHIE

- BRONK, M.I., 1963. Atlas of the light balance of Earth. Moscow, Mir.
- CARRÉ, G., M. FAYAL, G. JACQUES & M. PANOUSE, 1973. Production primaire au niveau de la thermocline en zone néotique de Méditerranée nord-occidentale. *Mar. Biol.* 14 : 33-40.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. TARDON, 1972. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion, 1965-1972). *Vie Milieu*, 20 (2-4) : 129-132.
- ZAROK, T., M. FAYAL, G. JACQUES & M. PANOUSE, 1975. Production et matière particulaire à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973. *Vie Milieu*, 23 (1 B) : 85-96.

PHYTOPLANKTON ET MATÉRIEL PARTICULAIRE A BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION), 1973

par J. NEVEUX, M. FIALA, G. JACQUES et M. PANOUSE
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

1) When compared to a typical year, 1973 showed strong oligotrophic characteristics. The P-PO₄ level reached 0.15 µg-at.l⁻¹ only twice : (1) under the summer thermocline, due to moderate upwelling, and (2) at the beginning of winter, due to mixing with offshore and/or fresh water.

2) The seasonal variation of phytoplankton was less marked than usual : there was no spring bloom of *Skeletonema costatum* or Cryptophyceae, and no autumnal bloom in surface waters.

3) Phytoplankton reached high values on three occasions : (1) in February with *Nitzschia pungens*, (2) under the summer thermocline, due to "deep" water upwelling when *Nitzschia delicatissima*, *N. pungens*, *N. closterium* and *Leptocylindres danicus* were the predominant diatoms, and (3) at the beginning of 1974 when the raising of nutrient levels allowed the phytoplankton biomass to reach unusual values of 3.5 mg.m⁻³.

4) The ATP cycle and the chlorophyll cycle were parallel, but the respective variations of particulate proteins and of particulate glucides were slightly divergent from them. P/Ca and G/Ca ratios showed a relative protein shortage : this probably indicates that the local phytoplankton stocks are fairly permanently in a bad physiological state.

(*) Etude réalisée dans le cadre de la convention CNEXO 73-938 et du contrat CNRS LA 117.

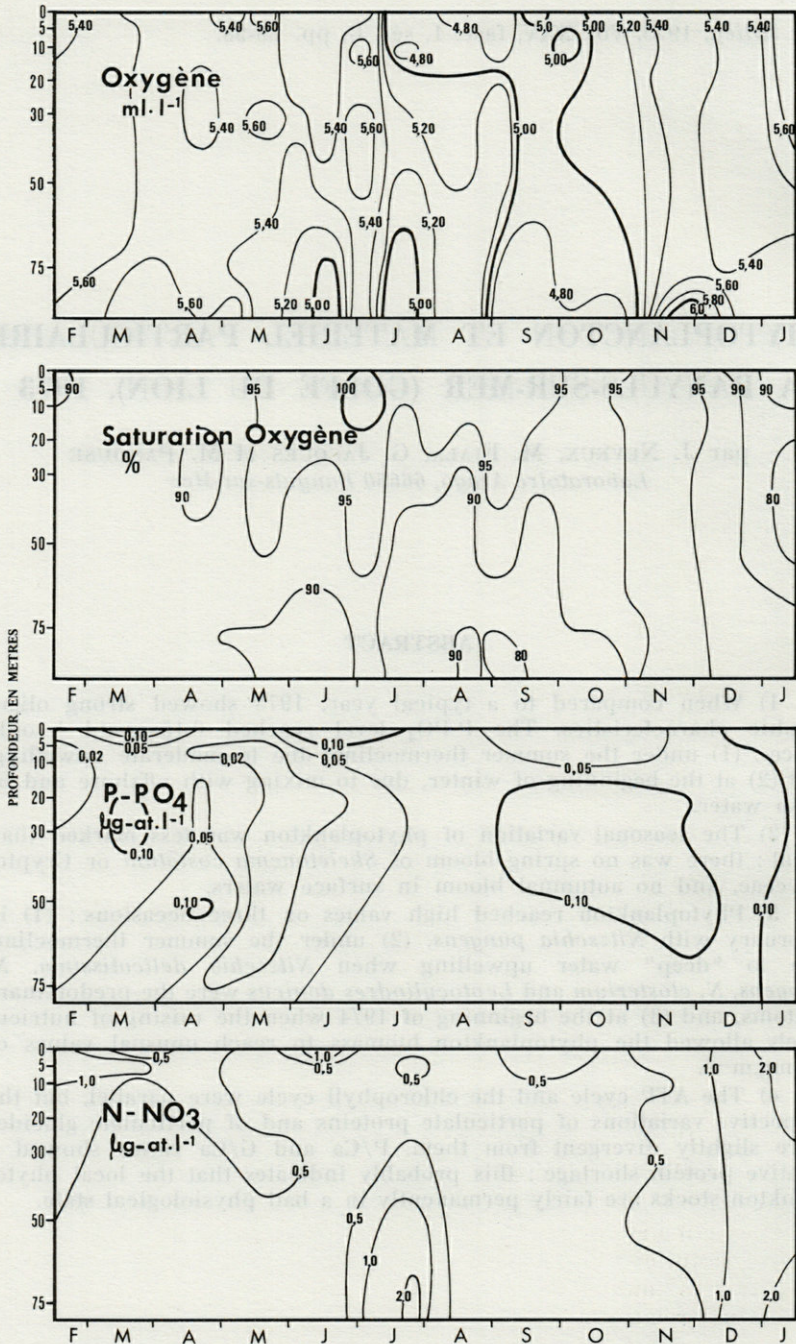


FIG. 1. — Oxygène, phosphates et nitrates dissous au point C (Banyuls-sur-Mer) en 1973.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La distribution verticale des sels nutritifs et du phytoplancton a été suivie mensuellement au point C (coordonnées 42°28'N, 3°14'E), sur un fond de 92 m, en utilisant les techniques suivantes :

- prélèvement par pompe immergée à palettes plastiques;
- dosage de P-PO₄ et de N-NO₃ à l'Autoanalyseur Technicon, suivant les méthodes décrites dans STRICKLAND et PARSONS (1968);
- mesure de la chlorophylle et de la phéophytine *a*, au fluorimètre Turner 111 (photomultiplicateur RCA 931A, filtres CS 5-60 et 2-64, lampe F4T5), suivant la technique de YENTSCH et MENZEL (1963) et les équations de LORENZEN (1966);
- mesure de l'ATP selon la méthode de HOLM-HANSEN et BOOTH (1966) et le processus technique mis au point par DAUMAS et FIALA (1969);
- numérations cellulaires, au microscope inversé, d'échantillons fixés au lugol;
- dosage des protéines selon la méthode de LOWRY *et al.* (1951) avec étalonnage par rapport à l'albumine;
- dosage des glucides suivant la méthode de DUBOIS *et al.* (1956) utilisant acide sulfurique et phénol avec, comme étalon, du glucose.

VARIATIONS DE LA TENEUR EN SELS MINÉRAUX

L'oligotrophie marque le cycle 1973 : la teneur en P-PO₄ n'atteint jamais 0,15 $\mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$; N-NO₃ ne dépasse qu'exceptionnellement la valeur de 2 $\mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$ (fig. 1).

Paradoxalement, le bouleversement du cycle de la salinité (PANOUSE *et al.*, 1975) n'influe pas sur la teneur en sels minéraux. Il est vrai que les dilutions, généralement fréquentes à Banyuls (JACQUES, 1970) ne provoquent pas d'élévation des teneurs en sels nutritifs qui sont très rapidement consommés dès leur déversement en mer.

Les teneurs les plus fortes en sels nutritifs sont associées aux hautes salinités et aux pourcentages de saturation en oxygène les plus faibles (moins de 90 %, fig. 1). Deux types d'eaux distincts sont ainsi relativement fertiles :

1) l'eau située en profondeur en été. Dès juin, apparaît, sous la thermocline, un horizon riche en nitrates qui correspond à une

remontée d'eau ; pour les phosphates, plus rapidement consommés, le phénomène n'apparaît pas. Le niveau d'origine de l'eau de remontée est moins profond que celui observé en 1970 (CAHET *et al.*, 1972), où la teneur en $P-PO_4$ dépassait $0,50 \mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$ au niveau 60 m, alors, qu'en 1973, elle n'atteint jamais $0,15 \mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$;

2) l'ensemble de la masse d'eau à partir de la mi-décembre. Les nitrates passent de $0,5 \mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$ fin octobre à plus de 1,0 au milieu du mois de décembre et atteignent 2,0 en janvier 1974. L'effet de la turbulence locale est certainement alors accentué par un mélange avec des eaux du large qui ont été elles-mêmes précédemment entraînées dans une turbulence verticale avec des eaux sous-jacentes plus fertiles. Un tel phénomène est assez fréquent en début d'hiver : entre 1965 et 1969, JACQUES (1970) a déjà noté l'envahissement du plateau continental par des eaux originaires d'une zone de mélange vertical.

VARIATIONS DE LA BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE

Comparé aux cycles précédents, celui de l'année 1973, apparaît moins mouvementé (fig. 2). Normalement, à Banyuls, l'effet des translations de masses d'eau (dilutions) surpasse les conséquences de l'évolution propre des communautés : ces caractères sont peu apparents en 1973 en raison du faible nombre des dilutions.

Ainsi l'apparition des eaux du Rhône et le développement parallèle du phytoplancton (Cryptophycées, *Skeletonema costatum*), toujours constatés précédemment en février n'existent pas en 1973. De même, la floraison habituellement déclenchée par les pluies automnales disparaît aussi. Ce n'est qu'au début 1974 que, conséquence d'une dilution qui affecte les 25 premiers mètres et fertilise les eaux ($P-PO_4$ supérieur à $0,10 \mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$, $N-NO_3$ supérieur à $2,0 \mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$), la biomasse chlorophyllienne atteint une teneur exceptionnelle de $3,50 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, jamais observée à Banyuls. Le très bon état des pigments (95 % de chlorophylle *a*) indique un développement récent des Diatomées *Skeletonema costatum* ($250\,000 \text{ cel}\cdot\text{l}^{-1}$) et *Thalassiosira decipiens* ($250\,000 \text{ cel}\cdot\text{l}^{-1}$, tableau annexe). La plupart du temps, ces eaux diluées hivernales transportent pourtant des communautés sénescentes (JACQUES, 1971). Cette divergence indique une origine récente de l'apport fertilisant.

En 1973, le phytoplancton n'est abondant qu'à deux époques :

1) de la mi-février à la mi-avril, sur l'ensemble de la colonne d'eau. La chlorophylle dépasse $1 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ et l'état des pigments est

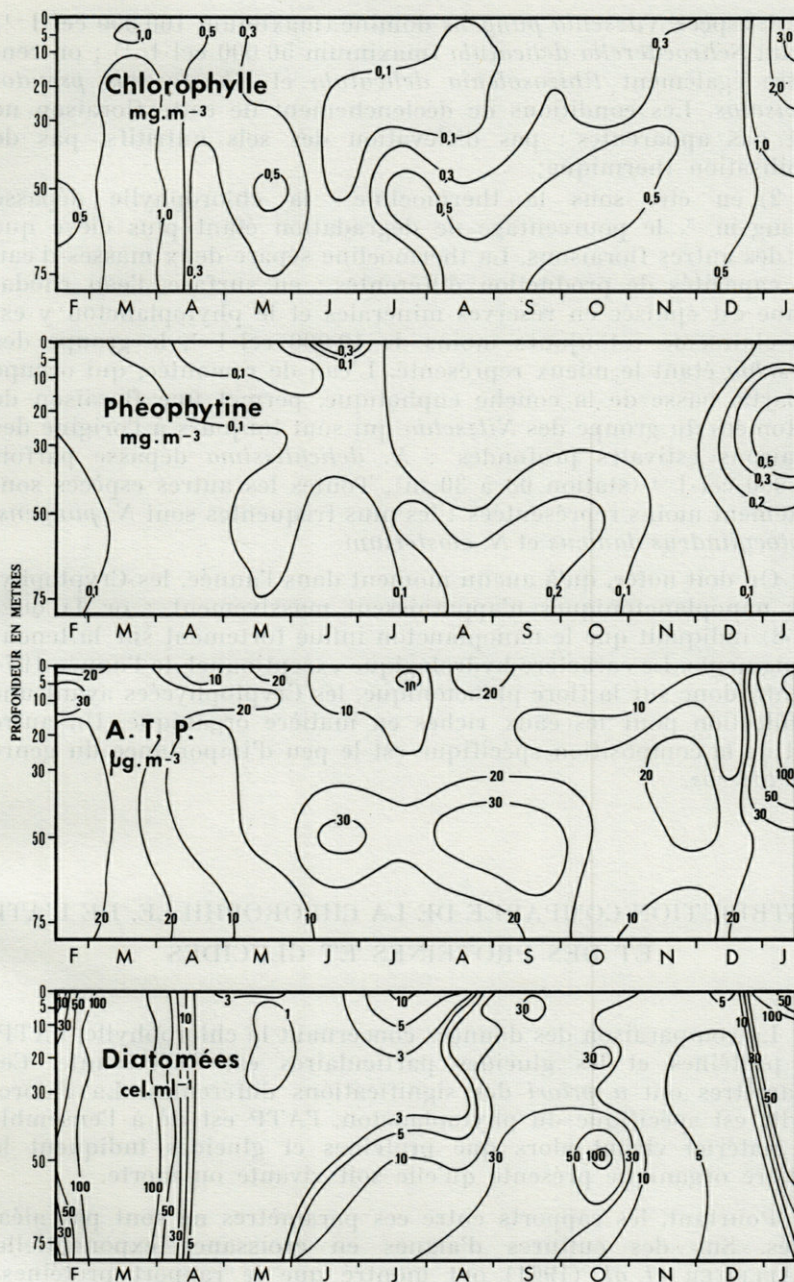


FIG. 2. — Chlorophyll et phéophytine a, ATP et Diatomées au point C (Banyuls-sur-Mer) en 1973.

bon. L'espèce *Nitzschia pungens* domine (maximum 160 000 cel·l⁻¹) devant *Schröderella delicatula* (maximum 50 000 cel·l⁻¹) ; on rencontre également *Rhizosolenia delicatula* et *Chaetoceros pseudocurvisetus*. Les conditions de déclenchement de cette floraison ne sont pas apparentes : pas d'élévation des sels nutritifs, pas de stabilisation thermique;

2) en été, sous la thermocline : la chlorophylle dépasse 0,5 mg·m⁻³, le pourcentage de dégradation étant plus élevé que lors des autres floraisons. La thermocline sépare deux masses d'eau aux capacités de production différentes : en surface, l'eau rhodanienne est épuisée en réserves minérales et le phytoplancton y est très clairsemé : toujours moins de 10 000 cel·l⁻¹, le groupe des *Nitzschia* étant le mieux représenté. L'eau de remontée, qui occupe la partie basse de la couche euphotique, permet une floraison de Diatomées du groupe des *Nitzschia* qui sont toujours à l'origine des floraisons estivales profondes : *N. delicatissima* dépasse parfois 100 000 cel·l⁻¹ (station 08 à 30 m). Toutes les autres espèces sont nettement moins représentées : les plus fréquentes sont *N. pungens*, *Leptocylindrus danicus* et *N. closterium*.

On doit noter, qu'à aucun moment dans l'année, les Cryptophycées nanoplanctoniques n'apparaissent massivement : or JACQUES (1968) indiquait que le nanoplancton influe fortement sur la teneur en pigments. Le caractère hydrologique exceptionnel de l'année 1974 retentit donc sur la flore planctonique, les Cryptophycées ayant une prédilection pour les eaux riches en matière organique. Un autre trait de la composition spécifique est le peu d'importance du genre *Chaetoceros*.

DISTRIBUTION COMPARÉE DE LA CHLOROPHILLE, DE L'ATP ET DES PROTÉINES ET GLUCIDES

La comparaison des données concernant la chlorophylle, l'ATP, les protéines et les glucides particuliers est intéressante. Ces paramètres ont *a priori* des significations différentes. La chlorophylle est spécifique du phytoplancton, l'ATP est lié à l'ensemble du matériel vivant alors que protéines et glucides indiquent la matière organique présente qu'elle soit vivante ou morte.

Pourtant, les rapports entre ces paramètres ne sont pas aléatoires. Sur des cultures d'algues en croissance exponentielle, MCALLISTER *et al.* (1961) ont montré que le rapport protéines/chlorophylle (ou P/Ca) ou glucides/chlorophylle (G/Ca) augmentait

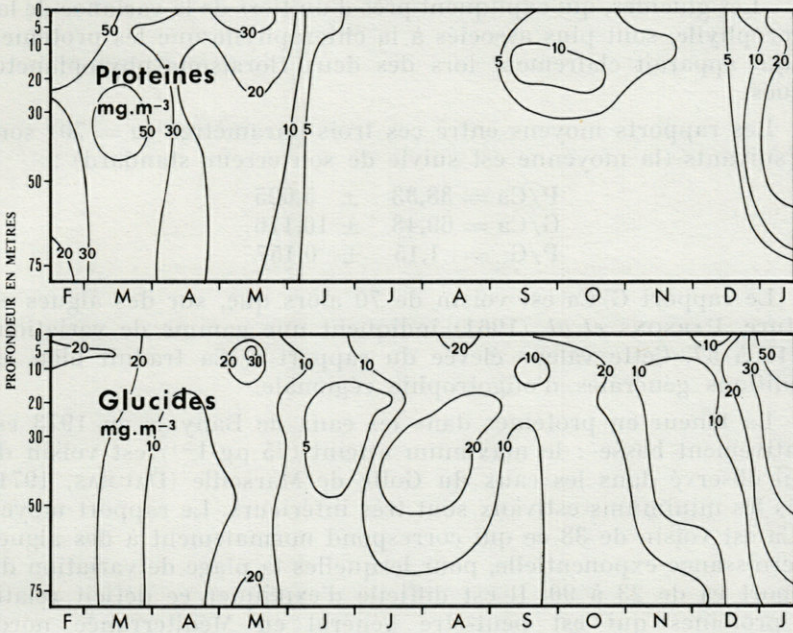


FIG. 3. — Protéines et glucides particulières au point C (Banyuls-sur-Mer) en 1973.

lorsque les conditions d'assimilation, sels nutritifs ou lumière, étaient défavorables. L'état nutritionnel joue plus que la composition spécifique (PARSONS, 1963).

Les graphiques de répartition (fig. 2 et 3) ne montrent des relations nettes entre ces quatre paramètres que lors de la floraison du début 1974 : le développement phytoplanctonique est alors tel que sa biomasse surpasse toute autre source de matière organique. Par contre, en été, aucune élévation des protéines et des glucides n'apparaît en profondeur alors que chlorophylle, nombre de cellules et ATP présentent un gradient vertical remarquable.

ATP et chlorophylle sont, comme nous l'avons montré en région d'upwelling (FIALA et JACQUES, 1974), fortement liés dans la couche euphotique. De même, les protéines et les glucides sont liés à la chlorophylle. Les coefficients de corrélation sont, en effet, hautement significatifs :

$$\begin{aligned}
 \text{ATP-Ca } r &= + 0,76 \\
 \text{P-Ca } r &= + 0,40 \\
 \text{G-Ca } r &= + 0,62
 \end{aligned}$$

Les glucides, qui expliquent près d'un tiers de la variance de la chlorophylle, sont plus associés à la chlorophylle que les protéines, ce qui apparaît clairement lors des deux floraisons phytoplanktoniques.

Les rapports moyens entre ces trois paramètres ($n = 70$) sont les suivants (la moyenne est suivie de son erreur standard) :

$$P/Ca = 38,33 \pm 5,025$$

$$G/Ca = 69,48 \pm 10,176$$

$$P/G = 1,15 \pm 0,157$$

Le rapport G/Ca est voisin de 70 alors que, sur des algues en culture, PARSONS *et al.* (1961) indiquent une gamme de variations de 10 à 57. Cette valeur élevée du rapport G/Ca traduit bien les conditions générales d'oligotrophie régionale.

La teneur en protéines dans les eaux de Banyuls en 1973 est relativement basse : le maximum atteint ($75 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) est voisin de celui observé dans les eaux du Golfe de Marseille (DAUMAS, 1971) mais les minimums estivaux sont très inférieurs. Le rapport moyen P/Ca est voisin de 38 ce qui correspond normalement à des algues en croissance exponentielle, pour lesquelles la plage de variation du rapport va de 23 à 90. Il est difficile d'expliquer ce déficit relatif en protéines qui est peut-être général en Méditerranée nord-occidentale. Les seules données que nous possédons dans cette région correspondent en effet à la divergence, à une époque particulière de l'année (NIVAL *et al.*, 1972-73); elles sont donc difficilement comparables aux nôtres. La dissolution des protéines étant plus rapide que celle des autres composés carbonés, ce déficit peut traduire le mauvais état physiologique quasi-permanent du plancton local (JACQUES, 1970).

RÉSUMÉ

1) Comparé au cycle-type, 1973 présente un caractère d'oligotrophie accentuée : la teneur en P- PO_4 n'atteint $0,15 \mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$ qu'en deux occasions : 1) sous la thermocline en été en raison d'une remontée d'eau, 2) au début de l'hiver 1974 par mélange avec des eaux du large et dilution.

2) Le cycle du phytoplancton est plus régulier qu'habituellement : il n'y a ni floraison printanière de *Skeletonema costatum* et des Cryptophycées, ni de développement superficiel automnal.

3) Le phytoplancton atteint de fortes valeurs en trois occasions : 1) en février, avec *Nitzschia pungens*, 2) en été, sous la thermocline, conséquence de l'arrivée d'eaux « profondes » : *N. delicatissima*, *N. pungens*, *N. closterium* et *Leptocylindrus danicus*

constituent alors les Diatomées dominantes 3) au début 1974 où l'élévation de la teneur en sels nutritifs permet à la biomasse du phytoplancton d'atteindre des valeurs exceptionnelles de $3,5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$.

4) Le cycle de l'ATP est voisin de celui de la chlorophylle, mais les variations des protéines et glucides particulières en sont plus éloignées. Les rapports P/Ca et G/Ca indiquent un déficit relatif en protéines, ce qui traduit sans doute l'état de vieillissement quasi-permanent du plancton local.

ZUSAMMENFASSUNG

1) Im Vergleich zum typischen Zyklus zeigt das Jahr 1973 Merkmale starker Oligotrophie : der P- PO_4 -Gehalt erreicht $0,15 \mu\text{g} \cdot \text{at} \cdot \text{l}^{-1}$ nur in zwei Perioden : 1) im Sommer unter der Sprungschicht im Zusammenhang mit dem Auftauchen von Tiefenwasser, 2) am Winteranfang 1974 infolge Vermischung mit Hochseewasser und Verdünnung.

2) Der Phytoplankton-Zyklus ist gleichmässiger als gewöhnlich : es sind weder eine Blüte von *Skeletonema costatum* und Cryptophyzeen im Frühling noch eine Blüte im Oberflächenwasser im Herbst festzustellen.

3) Das Phytoplankton erreicht hohe Werte in drei Perioden : 1) im Februar mit *Nitzschia pungens*, 2) im Sommer unter der Sprungschicht infolge Auftauchens von « Tiefenwasser » : *N. delicatissima*, *N. pungens*, *N. closterium* und *Leptocylindrus danicus* sind dann die vorherrschenden Diatomeen, 3) Anfang 1974, wo der Anstieg des Nährsalzgehalts zu ausserordentlichen Werten ($3,5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in der Phytoplankton-Biomasse führt.

4) Der ATP-Zyklus nähert sich dem des Chlorophyll, während die Unterschiede hinsichtlich Proteinen und partikulären Gluziden beträchtlich sind. Die Verhältnisse P/Ca und G/Ca weisen auf ein Proteinfizit hin, das zweifellos im Zusammenhang mit dem Stadium der nahezu ständigen Alterung des lokalen Plankton steht.

BIBLIOGRAPHIE

- CAHET, G., M. FIALA, G. JACQUES & M. PANOUSE, 1972. Production primaire au niveau de la thermocline en zone néritique de Méditerranée nord-occidentale. *Mar. Biol.*, 14 : 32-40.
- DAUMAS, R., 1971. Les acides aminés du plancton et de l'eau de mer. Leur rôle dans la formation des complexes organiques dissous. *Thèse n° CNRS AO 5952* : 1-327.

- DAUMAS, R. & M. FIALA, 1969. Evaluation de la matière organique vivante dans les eaux marines par la mesure de l'adénosine triphosphate. *Mar. Biol.*, **3** : 243-246.
- DUBOIS, M., K.A. GILLES, J.K. HAMILTON, J.K. REBERS & P.A. SMITH, 1966. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analyt. Chem.*, **28** : 350-356.
- FIALA, M. & G. JACQUES, 1974. Relations entre ATP, chlorophylle et production dans la couche euphotique d'une zone d'upwelling. Campagne Cineca-Charcot II, 14 mars - 30 avril 1971. *Tethys*, **6** : 261-268.
- HOLM-HANSEN, O. & C.R. BOOTH, 1966. The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.*, **11** : 510-519.
- JACQUES, G., 1968. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). II. Cycle des flagellés nanoplanctoniques (juin 1965 - juin 1967). *Vie Milieu*, **19** (1-B) : 17-33.
- JACQUES, G., 1970. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). IV. Biomasse et production, 1965-1969. *Vie Milieu*, **21** (1-B) : 37-102.
- JACQUES, G., 1971. Floraison printanière du phytoplancton à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) en 1968. *Rapp. P.-v. Réun. commn int. Explor. scient. Mer Mediterr.*, **20** (3) : 311-313.
- LORENZEN, C. J., 1966. A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. *Deep Sea Res.*, **13** : 343-346.
- LOWRY, O. H., N. J. ROSENBROUGH, A. L. FARR & R. J. RANDALL, 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, **193** : 265-275.
- McALLISTER, C. D., T. R. PARSONS, K. STEPHENS & J. D. H. STRICKLAND, 1961. Measurement of primary production in coastal sea water using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, **6** : 237-258.
- NIVAL, P., G. MALARA, R. CHARRA & D. BOUCHER, 1972-73. La matière organique particulaire en Méditerranée occidentale en mars 1970 (chlorophylle, protéines, glucides). Missions « Mediproduct II » du Jean-Charcot. *Annls Inst. océanogr., Paris*, **48** (2) : 141-156.
- PANOUSE, M., G. JACQUES & J. NEVEUX, 1975. Hydrologie dans la zone néritique de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973. *Vie Milieu*, **25** (1 B) : 77-84.
- PARSONS, T. R., 1963. Suspended organic matter in sea water. *Progr. Oceanogr.*, **1** : 203-239.
- PARSONS, T. R., K. STEPHENS & J. D. H. STRICKLAND, 1961. On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. *J. Fish. Res. Bd Canada*, **18** : 1001-1016.
- STRICKLAND, J. D. H. & T. R. PARSONS, 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Canada*, **167** : 1-311.
- YENTSCH, C. S. & D. W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.*, **10** : 221-231.

Reçu le 9 septembre 1974.

TABLEAU ANNEXE

Variations quantitatives (nombre de cellules pour 10 ml) des principales espèces de Diatomées et de l'ensemble des Dinoflagellés au point C (Banyuls-sur-Mer) en 1973

	St 01 - 14 février 1973							St 02 - 16 mars 1973							St 03 - 17 avril 1973							St 04 - 16 mai 1973											
	0	5	10	20	30	50	75	0	5	10	20	30	50	75	0	5	10	20	30	50	75	0	5	10	20	30	50	75					
<i>Bacteriastrium delicatulum</i>																																	
<i>Bacteriastrium hyalinum</i>																																	
<i>Chaetoceros affinis</i>		6				33	10					60				3																	
<i>Chaetoceros brevis</i>					25		10			65	30																						
<i>Chaetoceros costatus</i>		8			32	31	14				90																						
<i>Chaetoceros curvisetus</i>		11		22	47		12				40																						
<i>Chaetoceros didymus</i>												65	50																				
<i>Chaetoceros insignis</i>									70	30	95																						
<i>Chaetoceros pseudocurvisetus</i>	5	12		37	44		30	70	80	100	90		40																				
<i>Chaetoceros socialis</i>												35																					
<i>Dactyliosolen mediterraneus</i>	13				29	10																											
<i>Lauderia borealis</i>	7																				7				3								
<i>Leptocylindrus danicus</i>				17																	6												
<i>Melosira sulcata</i>															2																		
<i>Nitzschia closterium</i>																5						3	2	3									
<i>Nitzschia delicatissima</i>															4	3		3							2	4							
<i>Nitzschia pungens</i>	5	32	110	169	227	203	12	990	900	1620	870	1550	1400	1290	9		6	5	4	2	5	2		1									
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	11	21	42	82	67	40		40	60	35		55	60	30				5															
<i>Rhizosolenia shrubssolei</i>									20	25	45		35																				
<i>Scletonema costatum</i>																																	
<i>Schroederella delicatula</i>			16	13	30	38		490	460	420	190	240	350	420										2									
<i>Thalassiosira decipiens</i>							10																										
Autres	11	17	55	56	50			65	50	90	75	150	115	90	4	8	9	10	8	10	4	4	1	4	1	9				21			
TOTAL DIATOMÉES	52	96	244	359	525	547		1695	1630	2365	1535	2145	2060	1920	15	12	23	20	15	12	15	13	5	8	5	12	2	25					
TOTAL DINOFAGELLÉS	0	1	2	2	2	-		1	2	-	-	-	-	-	8	4	1	0	0	0	1	50	-	1	-	-	-	2					

	St 09 - 15 octobre 1973							St 10 - 19 novembre 1973							St 11 - 9 décembre 1973							St 12 - 8 janvier 1974						
	0	5	10	20	30	50	75	0	5	10	20	30	50	75	0	5	10	20	30	50	75	0	5	10	20	30	50	75
<i>Bacteriastrum delicatulum</i>		12				70																						
<i>Bacteriastrum hyalinum</i>																												
<i>Chaetoceros affinis</i>		12		24	12	35																						
<i>Chaetoceros brevis</i>										10																		
<i>Chaetoceros costatus</i>																												
<i>Chaetoceros curvisetus</i>																												
<i>Chaetoceros didymus</i>																												
<i>Chaetoceros insignis</i>										10																		
<i>Chaetoceros pseudocurvisetus</i>																												
<i>Chaetoceros socialis</i>																												
<i>Dactylosolen mediterraneus</i>																												
<i>Lauderia borealis</i>																						120		120				
<i>Leptocylindrus danicus</i>	87	102	23	84		695	39	15	18		10	10	15	32														
<i>Melosira sulcata</i>															8													
<i>Nitzschia closterium</i>	6					35	10	12	25			8	27	13	28	12	27	22	9	14	24							
<i>Nitzschia delicatissima</i>	53	93	35	120	57		24			10			13	10					3	4					250			
<i>Nitzschia pungens</i>							5																					
<i>Rhizosolenia delicatula</i>										6						6										360		
<i>Rhizosolenia shrubsolei</i>	5			9																					210	70	2	
<i>Sceletonema costatum</i>																						2340	2750	360		210	18	
<i>Schroederella delicatula</i>																												
<i>Thalassiosira decipiens</i>																						1920	2550	120		130	15	
Autres	30	41	35	72	24	275	7	23	18	31	18	6	18	28	8	30	26	4	4	6	8	210	800	120	190	5		
TOTAL DIATOMÉES	181	260	93	309	93	1110	95	50	67	61	28	24	73	83	36	50	59	26	16	24	32	5160	6350	720		600	40	
TOTAL DINOFLAGELLES	-	-	1	-	-	5	-	-	-	5	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

**ESTIMATION DE LA PRODUCTION GLOBALE
DES COPÉPODES PLANCTONIQUES
DANS LA PROVINCE NÉRITIQUE
DU GOLFE DU LION (BANYULS-SUR-MER).**

**II. VARIATIONS ANNUELLES DE LA BIOMASSE
ET CALCUL DE LA PRODUCTION**

par Claude RAZOULS
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The annual variation in the global biomass of copepods in the neritic zone of the Gulf of Lion has been estimated from vertical hauls with a Hensen net (0,160 mm mesh). The mean dry weight of 1 000 copepods was 4.773 mg (Cv : 39 %). The mean dry weight per haul over three years was 285.34 mg (i.e. for 20 m³ or for 0,41 m² surface) with extreme values of 46 and 1 249 mg. There was no relation between the quantitative variations of copepods and of phytoplankton.

The variations of the biomass within a month are generally much higher than the differences between months.

The net daily production was estimated at 39.12 mgC/m², the productivity was 14 % and the ecological yield from 11 to 13 %.

INTRODUCTION

Dans les régions tempérées la mesure de la production de quelques espèces dominantes ne peut rendre compte des transferts énergétiques globaux dans l'écosystème en raison du très grand nombre d'espèces qui constituent le peuplement.

Une approche de la connaissance de la production totale est indispensable pour caractériser le milieu et peut seule permettre de définir les rendements écologiques entre les divers maillons de la chaîne trophique. Quelques auteurs sont alors tentés de traiter l'ensemble des Copépodes comme une simple entité.

Pour CLARKE (1946) au Georges-Bank, sur la côte Est des Etats-Unis, la production maximale du zooplancton correspond au taux le plus élevé d'accroissement de la biomasse dans l'année, soit 44 mg C/m²/jour ou 5 % de la production primaire maximale.

HARVEY (1950) dans la Manche estime la biomasse moyenne à 750 mg C/m²/jour, en se basant sur le fait qu'une des espèces dominantes accroît son poids de 10 % par jour. Le taux de production nette étant appliqué à l'ensemble des Copépodes sur toute l'année on obtient une production journalière de 75 mgC/m². Connaissant par ailleurs la production nette du phytoplancton égal à 250 mgC/m²/jour pour une colonne d'eau de 50 m à la surface, le rendement écologique est de 30 %.

Pour STEELE (1958) le taux de croissance théorique ou production de la biomasse du zooplancton correspondrait à 10 % de la valeur moyenne de la biomasse du phytoplancton.

L'équation des fluctuations de la biomasse du zooplancton dans le temps traduit la différence entre la production et la mortalité, que ce dernier terme résulte de la mort naturelle des individus ou de leur prédation par les carnivores.

La formule de STEELE sous entend que le taux d'incorporation du carbone par unité de biomasse de zooplancton est inversement proportionnel à celle-ci, ce qui sera le cas par limitation de la nourriture disponible. Le taux de « mortalité » par unité de biomasse serait proportionnel à son augmentation.

Dans ces conditions STEELE trouve pour la mer du Nord une productivité de 5 % et une efficacité écologique de 58 %. Cette dernière valeur paraît bien forte, comparée aux 20 % estimés pour les communautés terrestres ou dulcaquicoles. Il convient de noter que toutes ces études reposent sur l'hypothèse que le rapport des productions pour des populations en état d'équilibre est analogue à l'efficacité de la chaîne nutritive. L'analogie n'est vraie que si nous pouvons définir les niveaux trophiques au nombre de deux : Phytoplancton-Copépodes.

Nous savons que cette simplification ne correspond pas à la réalité des interactions nutritionnelles infiniment plus complexes (STEELE, 1970). Pour MULLIN (1969) seule la mesure de la production à l'échelle d'une population monospécifique présente quelque valeur alors que la production globale ne peut être estimée que d'une manière très approximative.

Seul le point B, caractéristique de la province néritique défini dans un travail antérieur (RAZOULS, 1973) ainsi que les pêches réalisées à l'aide d'un filet du type Hensen-egg modifié (vide de maille de 0,160 mm) tiré verticalement du fond à la surface (55 m-surface) soit 20 m³ d'eau théoriquement filtrés ou 0,41 m² de surface, sont pris en considération pour l'estimation de la production.

A. — MESURES DE LA BIOMASSE AU POINT « B »

La connaissance du nombre d'individus des populations qui forment la communauté des Copépodes de l'écosystème néritique, ne rend compte que très imparfaitement de la quantité de matière disponible à l'échelon secondaire. Les tables d'équivalence ne peuvent être généralisées.

La biomasse représente une certaine quantité de matière organique constituée de protides, de glucides et de lipides en proportion variable selon les espèces qui forment la communauté, mais aussi en fonction du temps. Il existe plusieurs manières d'exprimer les mesures de biomasse en unités plus ou moins proportionnelles à la quantité de matière vivante :

— le poids brut, ou poids frais, correspond au poids des organismes débarrassés de l'eau retenue ailleurs que dans les tissus. Il introduit un certain nombre d'erreurs dues aux matériaux d'excrétions non éliminés et à la difficulté de « sécher » l'extérieur de l'animal (BOGOROV, 1934). Le terme de biomasse seul, est en principe, réservé pour ce type de mesure (CUSHING, 1957); il est d'usage courant dans les travaux russes.

Nous avons expérimenté cette méthode à partir des prélèvements réalisés sur la Bouée-Laboratoire dans la province océanique (RAZOULS, 1969); nous ne l'avons pas utilisée pour l'étude du cycle annuel au point B en raison des grandes variations quantitatives qui ne rendent pas les mesures comparables entre elles.

— Le poids sec, correspond au poids du plancton séché à l'étuve à 70 °C durant plusieurs heures. Nous avons suivi cette technique, étudiée en détail par LOVEGROVE (1961). OMORI (1968) montre que l'erreur commise par cette méthode provient essentiellement du mode de conservation de l'échantillon.

Nous avons échantillonné, selon la taille des Copépodes, de 500 à 1 000 individus prélevés au hasard dans la pêche formolée à 5 %. Ceux-ci sont alors placés à l'étuve à 70 °C pendant la nuit, refroidis après passage dans un dessiccateur, puis pesés sur une micro-balance précise à ± 1 microgramme.

Le tableau I résume les mesures de la biomasse exprimée en mg de poids sec, en fonction du temps. Les biomasses ainsi calculées sont sous-estimées par rapport à la réalité, du fait de la perte des stades naupliens et des premiers copépodites. La fraction de la biomasse perdue doit être cependant très faible.

TABLEAU I

Mesures de la biomasse au point B exprimée en poids sec.
N : nombre de Copépodes par pêche; B : poids sec en mg.

Date	N	B	Date	N	B
1966			1968		
15. 3	155.000	577	9. 1	33.000	64
4. 4	17.000	68	16. 1	31.000	156
18. 5	86.000	266	24. 1	58.000	289
15. 6	230.000	1249	29. 1	87.000	351
4. 7	97.000	162	5. 2	42.000	84
2. 8	20.000	308	13. 1	81.000	261
13. 9	168.000	706	20. 2	92.000	511
6.10	93.000	739	24. 2	59.000	307
9.11	12.000	191	15. 3	19.000	229
13.12	16.000	355	4. 4	31.000	145
			23. 4	15.000	109
1967			9. 5	25.000	125
10. 1	53.000	246	15. 5	50.000	399
23. 1	133.000	568	6. 6	25.000	73
27. 1	28.000	376	17. 6	45.000	131
23. 3	85.000	361	4. 7	86.000	114
10. 4	52.000	160	16. 7	106.000	200
26. 4	138.000	759	23. 7	99.000	208
9. 5	104.000	497	5. 8	57.000	149
7. 6	86.000	450	19. 8	35.000	121
15. 6	59.000	143	2. 9	24.000	46
3. 7	126.000	970	12. 9	97.000	150
24. 7	53.000	264	2.10	34.000	218
7. 8	27.000	102	15.10	223.000	370
30. 8	151.000	852	29.10	112.000	601
18. 9	18.000	99	7.11	63.000	207
2.10	90.000	150	20.11	51.000	106
19.10	110.000	448	4.12	82.000	239
3.11	55.000	118	17.12	17.000	325
24.11	24.000	90			
2.12	38.000	448	1969		
19.12	18.000	167	3. 2	45.000	95
			12. 3	64.000	160
			18. 3	53.000	145

Si nous ordonnons les mesures des biomasses pour 1 000 Copépodes selon les valeurs croissantes, nous observons trois classes qui dépendent de la composition qualitative des populations.

A : Populations à dominance d'espèces de petites dimensions ou à nombreux stades juvéniles;

B : Populations correspondant à un état d'équilibre dans l'écosystème considéré;

C : Populations d'origine exogène et temporaires dans le milieu.

Le tableau II résume les caractéristiques pondérales de ces trois états des populations.

TABLEAU II

Poids sec moyen en mg pour 1000 Copépodes et valeurs extrêmes de la classe. n : nombre de mesures.

	n	Moyenne	Écart-type	Cv %	Minimum	Maximum
A	26	2,411	0,114	24,4	1,550	3,460
B	24	4,785	0,141	14,6	3,720	6,430
C	12	12,512	1,404	38,9	7,300	22,170
M	60	4,773	0,423	68,8	1,550	15,950

Pour l'ensemble des mesures, la valeur de la biomasse moyenne (M) est proche de celle des populations du type B.

L'abaque de la figure 1 permet de déduire le poids sec à partir du nombre total de Copépodes. La précision est meilleure si l'on classe le type de pêche selon l'une des trois catégories qualitatives A, B ou C.

Un tel abaque n'est valable que pour la région considérée et avec la technique de pêche utilisée.

B. — VARIATIONS ANNUELLES DE LA BIOMASSE AU POINT B

La bonne corrélation établie entre le nombre d'individus dénombrés dans la pêche et la biomasse, a pour conséquence des variations cycliques semblables.

Les amplitudes et le cycle de la biomasse dans la province néritique pour les trois années : 1966, 1967 et 1968 sont représentés sur la figure 2.

Si nous ne tenons compte que des pesées réellement pratiquées, nous observons au cours de l'année 1966 que la biomasse varie entre un minimum de 68 mg le 4 avril et un maximum de 1 249 mg le 15 juin. En 1967-68, le nombre des mesures est plus important, le minimum est de 64 mg le 9 janvier et le maximum de 970 mg le 3 juillet. En 1968-69 le minimum est de 46 mg le 2 septembre et le maximum de 601 mg le 29 octobre.

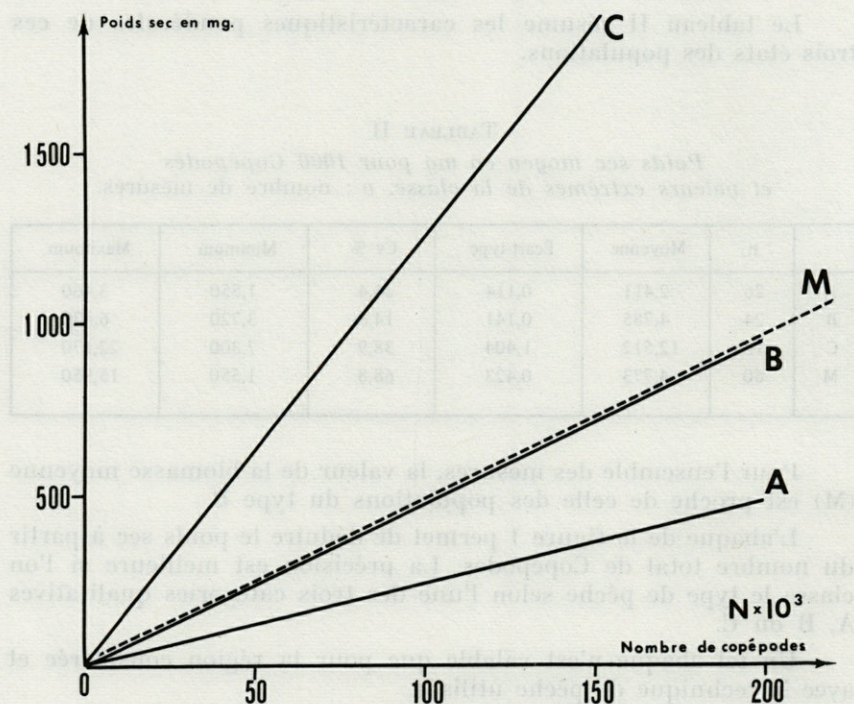


FIG. 1. — Abaque exprimant la valeur en poids sec d'un nombre quelconque de Copépodes.

La transformation du nombre de Copépodes en valeur pondérale à partir de l'abaque permet de calculer les bilans mensuels. Ceux-ci sont résumés dans le tableau III.

Les variations de la biomasse à l'intérieur d'un mois sont généralement supérieures aux différences entre mois. La valeur de la biomasse moyenne annuelle correspond à un état d'équilibre entre la production et la « mortalité » des populations dans l'écosystème néritique.

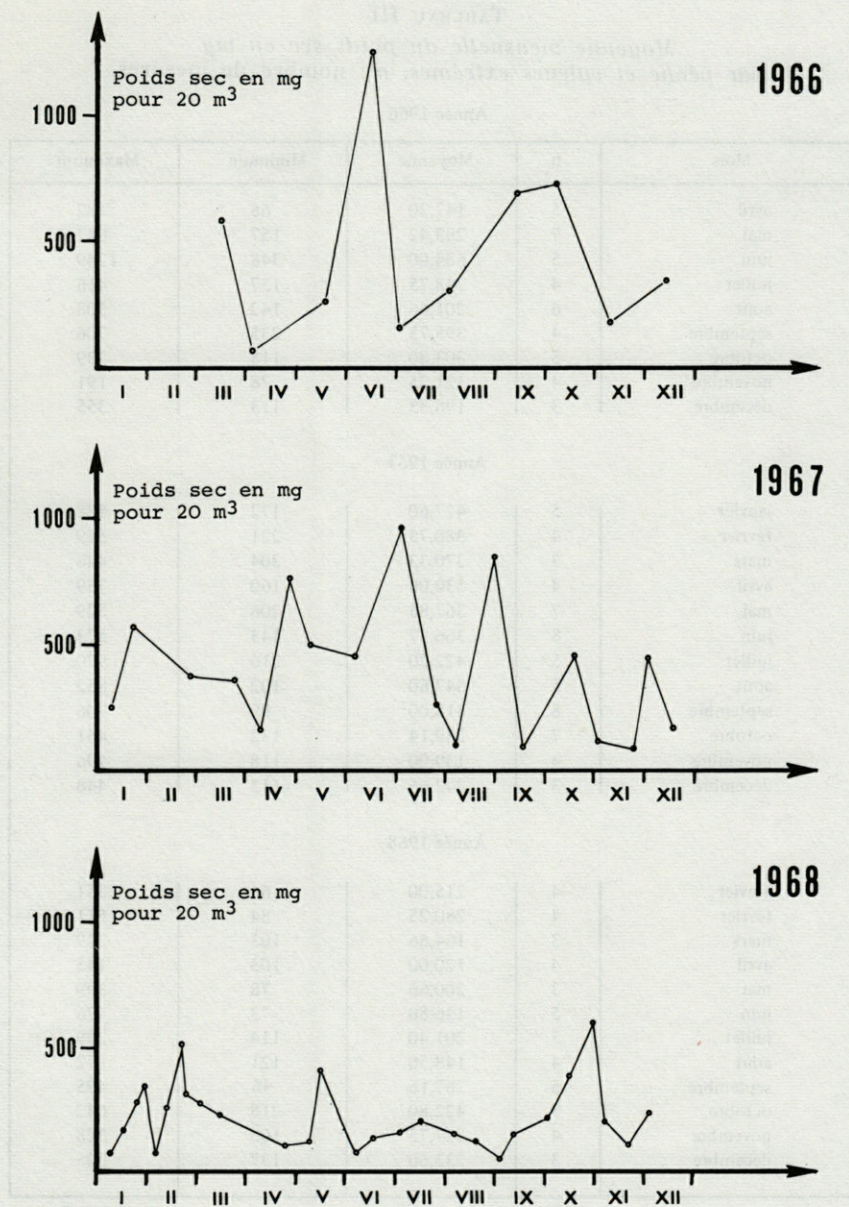


FIG. 2. — Variations de la biomasse en poids sec du nombre total de Copépodes au point « B ».

TABLEAU III

Moyenne mensuelle du poids sec en mg
par pêche et valeurs extrêmes. n : nombre de mesures.

Année 1966

Mois	n	Moyenne	Minimum	Maximum
avril	5	147,20	68	182
mai	7	293,42	157	642
juin	5	684,00	348	1249
juillet	4	243,75	137	416
août	6	201,66	142	308
septembre	4	395,75	235	706
octobre	5	303,80	118	739
novembre	4	121,25	78	191
décembre	3	198,33	113	355

Année 1967

janvier	5	427,60	172	588
février	4	380,75	221	519
mars	3	370,33	304	446
avril	4	530,00	160	759
mai	7	367,85	206	529
juin	8	366,37	143	573
juillet	5	422,20	216	970
août	5	347,60	102	852
septembre	8	318,00	99	706
octobre	7	289,14	132	461
novembre	4	139,00	118	196
décembre	3	242,66	113	448

Année 1968

janvier	4	215,00	64	351
février	4	280,25	84	511
mars	3	164,66	103	229
avril	4	120,00	103	145
mai	3	200,66	78	399
juin	5	136,80	73	176
juillet	5	201,40	114	299
août	4	148,50	121	172
septembre	6	267,16	46	495
octobre	5	422,80	218	642
novembre	4	227,75	106	328
décembre	3	233,66	137	325

Pour l'année 1966 la biomasse moyenne par pêche est de 287,68 mg (ou 14,384 mg par m³). En 1967 la biomasse est de 350,12 mg (ou 17,50 mg par m³). En 1968 la biomasse est de 218,22 mg (ou 10,91 mg par m³).

Si les bilans des deux années 1966 et 1967 sont proches, l'année 1968 révèle une production inférieure à celle des années précédentes ou un taux de mortalité naturelle ou par prédation plus élevé.

G. — RELATIONS ENTRE LES VARIATIONS DES POPULATIONS DE COPÉPODES ET QUELQUES FACTEURS DU MILIEU

Les variations quantitatives globales des populations de Copépodes présentent un aspect cyclique qui résulte de la dynamique des espèces pérennes et de la réussite quantitative de chacune des générations (RAZOULS, 1973). Les travaux relatifs à ce type de problèmes concernent le plus souvent une ou plusieurs espèces du biotope. L'étude des fluctuations de l'ensemble du niveau trophique secondaire et les corrélations avec les facteurs les plus importants de l'écosystème sont plus rarement envisagés.

En 1935 HARVEY et coll. décrivent le cycle annuel des Copépodes et des principaux facteurs hydrobiologiques à Plymouth.

MARSHALL (1949) suit les variations numériques des espèces dans le Loch Striven. Dans la Manche DIGBY (1950) a étudié le cycle saisonnier des principales espèces de Plymouth, une étude similaire a été réalisée à Roscoff (RAZOULS, 1965).

Sur les côtes Est-américaines, RILEY, CONOVER, DEEVEY et WHEATLAND (1956) décrivent les conditions hydrologiques et les variations du plancton de 1952 à 1954 à Long Island Sound. DEEVEY (1960) dans la baie de Delaware.

En Floride, WOODMANSEE (1958) montre que le cycle du zooplancton n'est pas lié à la température, comme c'est le cas à Long Island Sound, mais aux poussées phytoplanctoniques consécutives à l'apport des sels nutritifs dus aux fortes pluies automnales.

LACROIX et FILTEAU (1969) concluent de leurs études sur les fluctuations quantitatives du zooplancton de la Baie-des-Chaleurs (Golfe du Saint-Laurent) qu'il existe une relation définie entre les régimes saisonniers de production de zooplancton et les conditions hydroclimatiques.

En Angola, NETO et PAIVA (1966) relient l'abondance du zooplancton dans cette région à la période correspondant aux températures minimales et à une abondance maximale du phytoplancton. La fluctuation des espèces est interprétée en fonction des diagrammes T-S.

Les cycles quantitatifs annuels ont été étudiés pour diverses espèces en Méditerranée. Parmi les travaux les plus importants nous devons citer

ceux de VIVES (1966) à Castellon, GAUDY (1962) à Marseille, GILAT et coll. (1965) à Monaco, HURE et SCOTTO DI CARLO (1968) à Naples et près de Dubrovnik, DOWIDAR et EL MAGHRABY (1970) à Alexandrie. VUCETIC (1966) étudie durant plusieurs années (1951 à 1963) le cycle de *Calanus helgolandicus* en Adriatique.

Notre connaissance d'un cycle global à Alger est due à BERNARD (1955).

Ainsi, selon les divers secteurs géographiques, le facteur prédominant vis-à-vis des variations quantitatives des Copépodes peut être soit de nature hydrologique (essentiellement la température), soit de nature trophique (phytoplancton).

Généralement les espèces montrent des dominances saisonnières qui paraissent bien liées à la structure thermique et haline des masses d'eau (BARY, 1963, 1964; LANCE, 1964; REEVE, 1970; BERNARD, 1970; GAUDY, 1970). La température peut intervenir, sur les besoins métaboliques qu'elle modifie chez l'organisme, et la nourriture disponible pour les assurer (CONOVER, 1966).

La plupart des variations quantitatives des Copépodes sont interprétées en fonction du cycle du phytoplancton et de la dynamique des diverses espèces de Copépodes dans la communauté planctonique.

A partir des connaissances actuelles, HEINRICH (1963) conclut que les cycles comparés du phytoplancton et des Copépodes peuvent être ramenés à deux modèles :

— Les cycles présentent de fortes variations d'amplitude de la biomasse du phytoplancton et du zooplancton, traduisant une utilisation des végétaux par les herbivores qui ne coïncide pas avec les phases d'abondance du phytoplancton. Ce type de cycle considéré comme « non équilibré », n'implique pas obligatoirement un décalage de phase dans les variations respectives des biomasses du phytoplancton et du zooplancton. Les mers septentrionales présentent généralement ce type de mécanisme comme la plupart des zones néritiques.

— Les fluctuations saisonnières de la biomasse du phytoplancton demeurent de faible amplitude en raison de l'équilibre de la production du phytoplancton et de l'intensité du broutage. Ce type de cycle considéré comme « équilibré », traduit un meilleur rendement dans l'utilisation des végétaux par les Copépodes. Ce cas se rencontre dans les zones océaniques tropicales.

L'étude comparée des cycles du phytoplancton et des Copépodes permet de mesurer l'efficacité écologique de l'écosystème au niveau secondaire.

1. — FACTEURS HYDROLOGIQUES.

Les conditions hydroclimatiques ont été précisées durant les quatre années au cours desquelles le plancton de Banyuls a été analysé (BHAUD et coll., 1967; JACQUES et coll., 1968, 1969, 1971).

Les travaux antérieurs permettent de résumer les principales caractéristiques physiques du milieu.

— Le régime des températures ne montre pas dans l'ensemble de différence notable pour les quatre années étudiées. Cependant un examen plus détaillé des cycles thermiques révèle bien, à l'échelle de 15 jours ou du mois, certains écarts d'une année à l'autre pour la même période. Cependant la répercussion de ces différences sur l'ensemble des variations globales des Copépodes n'est pas décelable.

— Le régime des salinités très particulier dans la région de Banyuls, constitue un bon indicateur de l'arrivée de masses d'eau venant du Nord et Nord-Est du Golfe du Lion. Malgré les caractéristiques de ce cycle aucun effet n'est observé sur les populations de Copépodes.

2. — FACTEURS TROPHIQUES.

Dans le concept traditionnel de la chaîne alimentaire marine, les Copépodes sont considérés comme des consommateurs primaires se nourrissant exclusivement de phytoplancton. Les données dont nous disposons sur le régime alimentaire des Copépodes sont encore fragmentaires et concernent surtout les adultes.

Le type de nourriture consommée est déterminé par deux méthodes. L'une consiste dans l'examen des débris contenus dans le tube digestif ou les boulettes fécales. PETIPA (1959) a montré que 60 % de la ration alimentaire chez *Acartia clausi* est de nature animale. La deuxième méthode, expérimentale, a permis de démontrer l'adaptation des Copépodes vis-à-vis de diverses sources de nourriture, plus particulièrement d'origine animale, (ANRAKU, 1964; MULLIN, 1966; GAUDY, 1970). La critique que l'on peut formuler sur les conclusions de ces expériences porte essentiellement sur le fait que les conditions de nutrition devant lesquelles sont placés les Copépodes sont très éloignées de l'environnement trophique que connaît l'animal dans le milieu naturel. Une complication supplémentaire est introduite du fait des processus de sélectivité des éléments figurés disponibles (MULLIN, 1963; CONOVER, 1966). La question de savoir si les Copépodes sont capables ou non d'utiliser les substances organiques en voie de reminéralisation a été émise en 1909 par PUTTER. Ce problème très controversé a été évoqué par CORNER (1961) à l'occasion d'une étude sur la nutrition et le métabolisme de *Calanus*

helgolandicus. Cet auteur conclut que l'hypothèse de PUTTER n'est pas nécessaire pour interpréter les bilans qu'il obtient.

WHEELER (1967) considère que les carcasses des Copépodes morts dans les couches superficielles, constituent une source de nourriture non négligeable dans les couches d'eau profondes pour les Copépodes bathypélagiques.

KHAILOV et FINENKO (1970) notent l'inclusion des macromolécules dissoutes dans l'eau de mer dans la chaîne alimentaire par suite de leur adsorption sur des particules organiques détritiques. Ces agrégats transformés par l'action bactérienne seraient utilisés par les filtreurs dans la partie tropicale de l'Océan Atlantique et en mer Noire (FINENKO et ZAIKA, 1970).

Ces mêmes auteurs ont étudié le processus de décomposition des Copépodes morts, notamment *Acartia clausi*. Ils constatent une destruction rapide des tissus par l'action conjuguée des bactéries et des protozoaires.

A Banyuls nous avons observé un mode de dégradation du même type.

Cependant nous ignorons encore quelle est l'importance de ce recyclage de la matière par les Copépodes vivants. En mer Noire, PETIPA, PAVLOVA et MIRONOV (1970) estiment la consommation journalière des détritiques par l'épéiplancton filtreur (*Oikopleura* sp. et *Paracalanus* sp. principalement) à 20 % de la biomasse des organismes vivants.

MULLIN (1966) a tenté de définir un classement des régimes alimentaires en fonction de diverses familles. Nous savons par ailleurs que des Oithonidae sont en partie carnivores de même que les Corycaeidae. Cette dernière famille pourrait être assimilée à des nécrophages.

Ainsi à la conception primitive d'un niveau secondaire, constitué d'herbivores dont le groupe dominant est les populations de Copépodes, il convient de substituer un modèle d'échanges trophiques au sein de la communauté planctonique beaucoup plus complexe. Cette structure est définie sous la forme d'un réseau de relations de nutrition entre les divers éléments de la communauté.

L'évolution structurelle de la communauté dans le temps, qui résulte de la dynamique propre de chacune des espèces qui la constituent, modifie sans cesse ce réseau trophique.

Nous disposons à Banyuls des données simultanées de la biomasse et de la production du phytoplancton, et de la biomasse des Copépodes au point B (Annexe I). Afin de comparer les valeurs obtenues pour chacun de ces deux niveaux, une transformation a été nécessaire.

La biomasse du phytoplancton est mesurée par la quantité de chlorophylle présente à différentes immersions (JACQUES, 1970). Ces valeurs sont intégrées pour l'ensemble de la colonne d'eau et rapportées au m² de surface. La quantité de carbone en mg par m² est obtenue en utilisant le coefficient 60 (STRICKLAND, 1960) qui est le plus approprié pour la Méditerranée.

$$Q. C \text{ mg} = 60 \times Q. \text{ chl. } a.$$

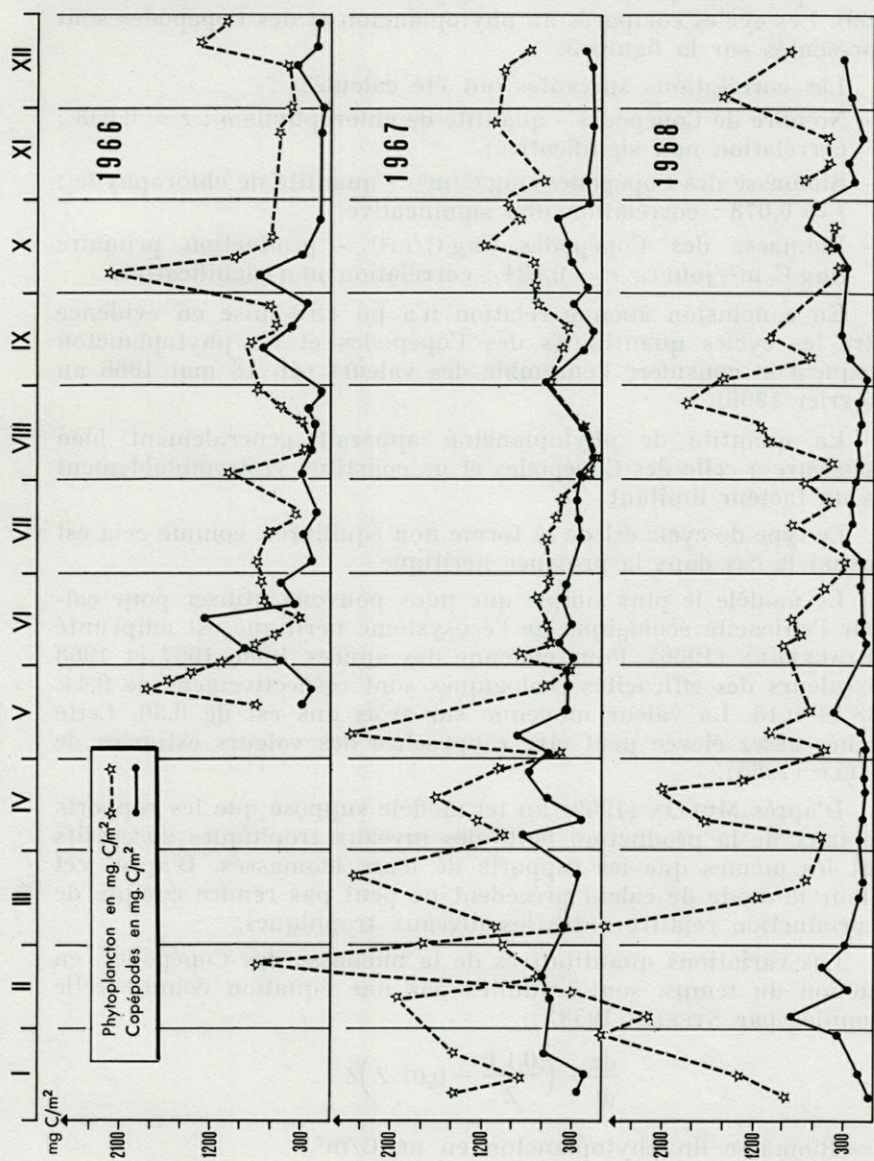


Fig. 3. — Cycle comparé du phytoplancton et des Copépodes.

Dans le cas du zooplancton nous obtenons la quantité de carbone à partir du poids sec en utilisant le coefficient 0,40 (MULLIN, 1969). Les cycles comparés du phytoplancton et des Copépodes sont représentés sur la figure 3.

Les corrélations suivantes ont été calculées :

- a - Nombre de Copépodes - quantité de chlorophylle a : $r = 0,058$: corrélation non significative;
- b - Biomasse des Copépodes (mg C/m^3) - quantité de chlorophylle : $r = 0,073$: corrélation non significative;
- c - Biomasse des Copépodes (mg C/m^2) - production primaire ($\text{mg C/m}^2/\text{jour}$) : $r = 0,024$: corrélation non significative.

En conclusion aucune relation n'a pu être mise en évidence entre les cycles quantitatifs des Copépodes et du phytoplancton lorsque l'on considère l'ensemble des valeurs (du 18 mai 1966 au 3 février 1969).

La quantité de phytoplancton apparaît généralement bien supérieure à celle des Copépodes et ne constitue vraisemblablement pas un facteur limitant.

Ce type de cycle est de la forme non équilibrée, comme cela est souvent le cas dans la province néritique.

Le modèle le plus simple que nous pouvons utiliser pour calculer l'efficacité écologique de l'écosystème néritique est emprunté à BLACKBURN (1966). Pour chacune des années 1966, 1967 et 1968 les valeurs des efficacités écologiques sont respectivement de 0,44, 0,38 et 0,18. La valeur moyenne sur trois ans est de 0,30. Cette donnée assez élevée peut être rapprochée des valeurs estimées de STEELE (1965).

D'après MULLIN (1969) un tel modèle suppose que les rapports des taux de la production nette des niveaux trophiques successifs sont les mêmes que les rapports de leurs biomasses. D'après cet auteur le mode de calcul précédent ne peut pas rendre compte de la production relative entre les niveaux trophiques.

Les variations quantitatives de la biomasse des Copépodes, en fonction du temps, sont traduites par une équation comme celle formulée par STEELE (1958) :

$$\frac{dz}{dt} = \left(\frac{0,1 P}{Z} - 0,01 Z \right) Z$$

P = Biomasse du phytoplancton en mg C/m^2 ,

Z = Biomasse du zooplancton en mg C/m^2 ,

$0,1 P$ est le taux de croissance théorique ou production de la biomasse du zooplancton et $0,01 Z$ le taux de mortalité.

Le taux de mortalité par unité de biomasse est proportionnel à celle-ci. La production des Copépodes pour les années 1966, 1967 et 1968 est respectivement :

— Année 1966 (du 18 mai au 27 décembre) :

P mg C/m²/jour : 727.

Z mg C/m²/jour : 326.

La production du zooplancton est de 72,7 mg C/m²/jour, la productivité journalière, soit le rapport production/biomasse : 0,22.

La production primaire nette est de 334,51 mg C/m²/jour.

Le rapport des productions, considéré comme mesure de l'efficacité écologique, est de 0,21.

— Année 1967 (du 10 janvier au 19 décembre) :

P mg C/m²/jour : 862.

Z mg C/m²/jour : 326,4.

La production du zooplancton est de 86,2 mg C/m²/jour, la productivité journalière de 0,26 et le rapport des productions de 0,25.

— Année 1968 (du 9 janvier au 17 décembre) :

P mg C/m²/jour : 1 211.

Z mg C/m²/jour : 220.

La production du zooplancton est estimée à : 121 mg C/m²/jour, la productivité journalière est de 0,55 et le rapport des productions de 0,36.

La moyenne établie sur ces trois ans donne une efficacité écologique de l'écosystème néritique voisin de 27 %. Ce résultat n'est pas très différent de la valeur obtenue en utilisant le modèle de BLACKBURN.

Nous ne connaissons pas l'action des prédateurs sur le cycle global des Copépodes. Le Golfe du Lion constitue une aire de ponte et de production importante de poissons planctonophages comme la Sardine et l'Anchois. L'effet des organismes planctoniques strictement carnivores sur la masse globale des Copépodes paraît limitée dans le temps et dans l'espace.

La prédation des Copépodes entre eux est plus difficile à déceler et nécessite des études expérimentales qui n'en sont qu'à leur début. GAUDY (1970) donne des exemples de cannibalisme chez *Temora stylifera*.

Connaissant la productivité à l'échelle spécifique (RAZOULS, 1973) soit 6 % obtenus chez *Centropages typicus* et *Temora stylifera* on peut être tenté de la transposer à l'ensemble des populations selon le calcul de HARVEY.

La moyenne annuelle de la biomasse des Copépodes est de

282,55 mg C/m²/jour, la production moyenne journalière est de 16,95 mg C/m² et l'efficacité écologique n'est plus alors que de 5,1 %.

La valeur de la production est assez éloignée des 70 mg calculés d'après l'équation de STEELE et elle est trop faible pour rendre compte des accroissements de la biomasse.

En utilisant cette valeur, ce n'est plus 1/10^e du stock de phytoplancton qui est utilisé, mais seulement 1/100^e, ce qui paraît également trop faible. La valeur réelle de la production moyenne, les valeurs absolues étant variables en fonction du temps, est sans doute comprise entre 20 et 70 mg C/m²/jour. En effet, si l'on envisage les périodes d'accroissement de la biomasse pendant lesquelles la production est supérieure à la « mortalité », la valeur moyenne de la production constatée est de 20,5 mg C/m²/jour si l'on tient compte de toutes les périodes d'augmentation ou de 25,55 pour les périodes où l'accroissement est supérieur à 6 mg C/m²/jour.

Connaissant le taux de mortalité moyen journalier (RAZOULS, 1974) soit 3 458 individus par pêche et le poids sec moyen de 1 000 individus : 4,773 mg, on obtient une disparition journalière de 16,12 mg C/m². La production nette journalière peut donc être estimée entre 36,6 et 41,65 mg C/m².

La productivité est de 13 à 15 % et le rendement écologique compris entre 10,9 et 12,5 %.

Les valeurs ainsi calculées doivent être les plus proches de la réalité.

CONCLUSION

Des pesées fréquentes de lots de 1 000 Copépodes tout au long de l'année, exprimées en poids sec, permettent de suivre les variations de la biomasse.

Un équilibre de la population globale s'établit autour de la valeur moyenne de 285,34 mg par pêche obtenue au moyen d'un filet du type Hensen egg de 0,160 mm de vide de maille.

En raison du filet utilisé, les valeurs de la biomasse sont sous-estimées du fait de la perte des très jeunes stades, mais la fraction ainsi perdue est faible.

Les relations entre les variations annuelles de la biomasse globale des Copépodes et les facteurs du milieu envisagés (température, phytoplancton) ne permettent pas d'obtenir un modèle annuel simple reliant les divers paramètres de l'écosystème envisagé.

L'estimation de la production nette est fondée, d'une part sur

les périodes d'accroissement de la biomasse, et sur le calcul du taux journalier de « mortalité ».

La production journalière nette est estimée à 39,12 mg C/m² et la productivité à 14 p. cent.

Le rendement écologique est compris entre 11 et 13 p. cent.

RÉSUMÉ

Les variations annuelles de la biomasse globale des Copépodes dans la province néritique du Golfe du Lion sont obtenues à partir de pêches verticales au moyen d'un filet type Hensen de 0,160 mm de vide de maille. Le poids sec moyen pour 1 000 Copépodes est de 4,773 mg (Cv = 39 %). Le poids sec moyen par pêche établi sur trois années est de 285,34 mg (soit pour 20 m³ ou pour 0,41 m² de surface) avec des valeurs extrêmes de 46 et 1 249 mg.

Aucune relation n'a pu être observée entre les variations quantitatives des Copépodes et du phytoplancton.

Les variations de la biomasse à l'intérieur d'un mois sont généralement très supérieures aux différences entre mois.

La production nette journalière est estimée à 39,12 mg C/m², la productivité à 14 % et le rendement écologique compris entre 11 et 13 %.

ZUSAMMENFASSUNG

Die jährlichen Schwankungen der globalen Biomasse der Copepoden im neritischen Bereich des Golfe du Lion wurden durch Vertikalzüge mit einem Hensen-Netz (0,160 mm Maschenweite) ermittelt. Für 1 000 Copepoden beträgt das mittlere Trockengewicht 4,773 mg (Cv = 39 %). Das mittlere Trockengewicht pro Fang, über drei Jahre, beträgt 285,34 mg (d.h. für 20 m³ oder für 0,41 m² Oberfläche), mit Extremwerten von 46 und 1 249 mg.

Es konnte keine Beziehung zwischen den quantitativen Schwankungen bei Copepoden und beim Phytoplankton festgestellt werden.

Die Schwankungen der Biomasse innerhalb eines Monats sind im allgemeinen weit grösser als die Unterschiede zwischen verschiedenen Monaten.

Die Netto-Tagesproduktion wird auf 39,12 mg C/m² geschätzt, die Produktivität auf 14 % und der oekologische Ertrag auf 11 bis 13 %.

BIBLIOGRAPHIE

- ANRAKU, M., 1964. Some technical problems encountered in quantitative studies of grazing and predation by marine planktonic copepods. *J. oceanogr. Soc. Japan*, **20** (5) : 19-29.
- BARY, B. M., 1963. Temperature, salinity and plankton in the Eastern-North Atlantic and coastal waters of Britain, 1957. III. — The distribution of zooplankton in relation to water bodies. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **20** (6) : 1519-1532.
- BARY, B. M., 1964. Temperature, salinity and plankton in the Eastern-North Atlantic and coastal waters of Britain, 1957. IV. — The species relationship to water body; its role in distribution and in selecting and using indicator species. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **21** (1) : 183-202.
- BERNARD, M., 1955. Etude préliminaire quantitative de la répartition saisonnière du zooplancton de la baie d'Alger. I. — Année 1950-1951 (C.L.O.E.C. n °25). *Bull. Inst. océanogr., Alger*, **1965** : 1-28.
- BERNARD, M., 1970. Quelques aspects de la biologie du Copépode pélagique *Temora stylifera* en Méditerranée. Essai d'écologie expérimentale. *Pelagos*, **11** : 1-196.
- BHAUD, M., G. JACQUES & C. RAZOULS, 1967. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Année 1965-1966 (Point côtier). *Vie Milieu*, **18** (1B) : 137-151.
- BLACKBURN, M., 1966. Relationships between standing crops at three successive trophic levels in the Eastern tropical Pacific. *Pacif. Sci.*, **20** (1) : 36-59.
- BOGOROV, B. G., 1934. Seasonal changes in biomass of *Calanus finmarchicus* in the Plymouth area. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **19** : 585-612.
- CLARKE, G. L., 1946. Dynamics of production in marine area. *Ecol. Monogr.*, **16** : 323-335.
- CONOVER, R. J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **11** (3) : 338-345.
- CORNER, E. D.S., 1961. On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. — Preliminary observations on the feeding of the marine Copepod, *Calanus helgolandicus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **41** : 5-16.
- CUSHING, D. H. & coll., 1957. Report of the committee on terms and equivalents. *Rapp. P.v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **144** : 15-16.
- DEEVEY, G. B., 1960 a. The zooplankton of the surface waters of the Delaware bay region. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **17** (2) : 5-53.
- DEEVEY, G. B., 1960 b. Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine Copepods in some Eastern American and Western European waters. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **2** : 54-86.
- DIGBY, P. S. B., 1950. The biology of the small planktonic Copepods of Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **29** : 393-438.

- DOWIDAR, N. M. & A. M. E. MAGHRABY, 1970. The neritic zooplankton of the South Eastern Mediterranean at Alexandria. I. — Distribution and ecology of the zooplankton organisms with special reference to Copepoda. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Cairo*, 1 : 226-273.
- FINENKO, Z. Z. & V. E. ZAIKA, 1970. Particulate organic matter and its role in the productivity of the sea. In *Marine Food Chains*, H. H. Steele, Edit., Edinburg.
- GAUDY, R., 1962. Biologie des Copépodes pélagiques du golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 27 (42) : 93-182.
- GAUDY, R., 1970. Contribution à la connaissance du cycle biologique et à la physiologie des Copépodes du golfe de Marseille. *Thèse Doc. Etat, Univ. Marseille Luminy*, 270 p.
- GILAT, E., J. E. KANE & J. C. MARTIN, 1965. Study of an ecosystem in the coastal waters of the Ligurian Sea. II. — Surface zooplankton. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, 65 (1353) : 1-56.
- HARVEY, H. W., 1950. On the production of living matter in the sea. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 29 : 97-136.
- HARVEY, H. W., L. H. N. COOPER, M. V. LEBOUR & F. S. RUSSEL, 1935. Plankton production and its control. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 20 : 407-442.
- HEINRICH, A. K., 1963. Les cycles des animaux planctoniques et les variations saisonnières des communautés planctoniques dans les océans. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 27 : 15-23.
- HURE, J. & B. SCOTTO DI CARLO, 1968. Comparazione tra lo zooplancton del Golfo di Napoli e del Adriatico meridionale presso Dubrovnik. I. — Copepoda. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 36 : 21-102.
- JACQUES, G., 1970. Aspects quantitatifs du phytoplancton de la région de Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion) 1965-1969. *Thèse Doc. Etat Université Paris*, 200 p.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1968. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Années 1966-1967. *Vie Milieu*, 19 (1 B) : 185-195.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1969 a. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. Années 1967-1968. *Vie Milieu*, 20 (1 B) : 63-73.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1969 b. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion) 1965-1968. *Vie Milieu*, 20 (2B) : 279-316.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1971. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer (Point côtier). Années 1968-1969. *Vie Milieu*, 22 (1B) : 61-74.
- KHAILOV, K. M. & Z. Z. FINENKO, 1970. Organic macromolecular compounds dissolved in sea water and their inclusion into food chains. In *Marine Food Chains*; J. H. Steele Edit., Edinburg.
- LACROIX, G. & G. FILTEAU, 1969. Les fluctuations quantitatives du zooplancton de la Baie-des-Chaleurs (golfe Saint-Laurent) I. — Conditions hydroclimatiques et analyse volumétrique. *Naturaliste can.*, 96 : 359-397.

- LANCE, J., 1964. The salinity tolerances of some estuarine planktonic Crustaceans. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **127** (1) : 108-118.
- LOVEGROVE, T., 1961. The effect of various factors on dry weight values. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **153** : 86-91.
- MARSHALL, S. M., 1949. On the biology of the small Copepods in Loch Striven. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **28** : 45-122.
- MULLIN, M. M., 1963. Some factors affecting the feeding of marine Copepods of the genus *Calanus*. *Limnol. Oceanogr.*, **8** (2) : 239-250.
- MULLIN, M. M., 1966. Selective feeding by Calanoid Copepods from the Indian Ocean. In *Some Contemporary Studies in Marine Science*, H. Barnes, Edit., 545-554.
- MULLIN, M. M., 1969. Production of zooplankton in the Ocean : the present status and problems. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **7** : 293-314.
- NETO, T. S. & I. DE PAIVA, 1966. Ciclo anual do zooplankton colhido na Baía Farta em 1960. *Notas mimeogr. Cent. Biol. aquat. trop.*, **6** : 61 p.
- OMORI, M. 1968. Variations of length, weight, respiratory rate, and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding. Symposium on marine food chains, Contribution n° 10 : 1-26.
- PETIPA, T. S., 1959. Alimentation d'*Acartia clausi* et *A. latisetosa* dans la mer Noire. *Trudy Sevastopol. biol. Sta.*, **12** : 130-152.
- PETIPA, T. S., E. V. PAVLOVA & G. N. MIRONOV, 1970. The food web structure, utilisation and transport of matter and energy by trophic levels in the plankton communities of the Black Sea. In : *Marine Food Chains*, J. H. Steele Edit., 142-167.
- PUTTER, A., 1909. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. J. Fisher Edit., Jena, 168 p.
- RAZOULS, C., 1965. Les Copépodes. In : *Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff*. *Cah. Biol. mar.*, **6** : 219-254.
- RAZOULS, C., 1969. Données sur la biomasse du zooplancton de Méditerranée occidentale. *Vie Milieu*, **20** (1B) : 76-90.
- RAZOULS, C., 1973. Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimations de la production. *Cah. Biol. mar.*, **14** : 361-390.
- RAZOULS, C., 1974. Estimation de la production globale des Copépodes planctoniques dans la province néritique du golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer). I. — Variations annuelles quantitatives. *Vie Milieu*, **24** (2 B) : 257-280.
- REEVE, M. R., 1970. Seasonal changes in the zooplankton of the South Biscayne Bay and some problems of assessing the effects on zooplankton of natural and artificial thermal and other fluctuations. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, **20** (4) : 894-921.
- RILEY, G. A., R. J. CONOVER, G. B. DEEVEY & S. B. WEATLAND, 1956. Oceanography of Long Island Sound 1952-1954. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **15** : 414 p.

- STEELE, J. H., 1958. Plant production in the northern North Sea. *Mar. Res.*, **7** : 1-36.
- STEELE, J. H., 1965. Some problems in the study of marine resources. *Spec. Pubs int. Comm. NW. Atlant. Fish.*, **6** : 463-476.
- STEELE, J. H., 1970. Marine Food Chains, J. H. Steele, Edit., Edinburgh.
- STRICKLAND, J. D. H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, **122** : 172 p.
- VIVES, F., 1966. Zooplancton neritico de las aguas de Castellon (Mediterraneo occidental). *Investigación pesq.*, **30** : 49-166.
- VUCETIC, T., 1966 a. Quantitative ecology investigations of the zooplankton during the fertilisation experiments in the bay Veliko Jezero (I. Mljet). *Acta Adriat.*, **6** (10) : 1-29.
- VUCETIC, T., 1966 b. On the biology of *Calanus helgolandicus* from the Veliko Jezero I. Mljet. *Acta Adriat.*, **6** (11) : 1-91 (en yougoslave).
- WHEELER, E. H., 1967. Copepod detritus in the Deep Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **12** (4) : 697-702.
- WOODMANSEE, R. A., 1958. The seasonal distribution of the zooplankton off Chicken Key in Biscayne Bay, Florida. *Ecology*, **39** : 247-262.

Reçu le 7 septembre 1973.

ANNEXE I

Mesures comparées de la biomasse des Copépodes et du phytoplancton au point « B » pour l'ensemble de la colonne d'eau de 50 mètres à la surface. La biomasse du phytoplancton est calculée à partir des mesures de chlorophylle a réalisées par G. JACQUES (comm. pers.). La production primaire est mesurée par la méthode du ^{14}C .

1 9 6 6

Date	Nombre de Copépodes/m ²	Poids sec/m ²	mg C/m ²	Q. chl a/m ²	mg C/m ²	Production primaire en mg C/m ² /jour
18- 5	215.000	665	266	12,94	776	—
23- 5	98.000	477	191	30,12	1.807	—
1- 6	245.000	1.200	480	17,80	1.068	—
6- 6	435.000	2.132	853	12,18	731	—
15- 6	575.000	3.122	1.249	4,96	297	—
20- 6	178.000	870	348	10,95	657	—
27- 6	250.000	1.225	490	11,01	661	—
4- 7	243.000	405	162	11,98	719	—
13- 7	133.000	650	260	10,08	605	—
20- 7	70.000	342	137	5,11	307	—
2- 8	50.000	770	308	8,85	531	—
9- 8	98.000	477	191	4,19	251	—
18- 8	73.000	355	142	4,00	240	—
23- 8	120.000	587	235	8,16	490	—
29- 8	33.000	160	64	9,95	597	—
13- 9	420.000	1.765	706	14,00	840	—
19- 9	205.000	1.005	402	8,62	517	—
26- 9	123.000	600	240	9,72	583	—
6-10	233.000	1.847	739	23,35	1.341	—
13-10	138.000	675	270	26,11	1.567	—
17-10	60.000	295	118	15,33	920	—
24-10	65.000	317	127	9,91	595	—
22-11	63.000	307	123	6,97	418	—
30-11	48.000	232	93	6,05	363	—
13-12	40.000	887	355	7,13	428	—
19-12	58.000	282	113	21,81	1.309	—
27-12	65.000	317	127	16,82	1.009	—

1 9 6 7

Date	Nombre de Copepodes/m ²	Poids sec/m ²	mg C/m ²	Q.Chl a/m ²	mg C/m ²	Production primaire en mgC/m ² /jour
10- 1	133.000	615	246	23,89	1.433	—
16- 1	88.000	430	172	13,77	826	—
23- 1	333.000	1.420	568	26,44	1.586	100
10- 2	265.000	1.297	519	33,89	2.033	—
17- 2	208.000	1.017	407	9,10	546	—
27- 2	73.000	940	376	17,83	1.070	493
6- 3	228.000	1.115	446	17,23	1.034	—
23- 3	215.000	902	361	40,61	2.437	—
5- 4	330.000	1.617	647	16,12	967	—
10- 4	130.000	400	160	19,39	1.163	265
17- 4	283.000	1.385	554	27,42	1.645	—
26- 4	345.000	1.897	759	18,12	1.087	—
2- 5	270.000	1.322	529	6,27	376	—
8- 5	260.000	1.242	497	40,27	2.416	—
16- 5	175.000	857	343	25,62	1.537	—
24- 5	175.000	857	343	9,22	553	—
29- 5	185.000	907	363	6,01	361	—
2- 6	153.000	747	299	13,49	809	170
7- 6	218.000	1.125	450	8,61	517	—
13- 6	148.000	722	289	8,63	518	—
22- 6	208.000	1.017	407	11,15	669	—
26- 6	185.000	907	363	8,71	523	93
12- 7	110.000	540	216	9,51	571	—
18- 7	123.000	600	240	7,02	421	—
24- 7	135.000	660	264	6,70	402	380
2- 8	118.000	575	230	2,11	127	—
7- 8	80.000	255	102	3,02	181	—
17- 8	113.000	552	221	6,01	361	—
1- 9	293.000	1.432	573	9,12	547	262
12- 9	90.000	440	176	6,50	390	—
18- 9	45.000	247	99	5,56	334	—
27- 9	128.000	625	250	11,13	668	216
2-10	225.000	375	150	10,86	652	—
11-10	160.000	785	314	11,22	673	—
16-10	170.000	832	333	16,85	1.011	—
25-10	235.000	1.152	461	13,59	815	364
30-10	68.000	330	132	16,14	968	—
6-11	78.000	380	152	6,24	374	—
24-11	63.000	225	90	17,63	1.058	38
14-12	58.000	282	113	16,03	962	—
19-12	45.000	417	167	21,00	720	169

1 9 6 8

Date	Nombre de Copépodes/m ²	Poids sec/m ²	mg C/m ²	Q. chl a/m ²	mg C/m ²	Production primaire en mg C/m ² /jour
9- 1	83.000	160	64	15,76	946	—
16- 1	78.000	390	156	20,15	1.210	252
29- 1	218.000	877	351	44,66	2.680	427
5- 2	105.000	210	84	38,31	2.299	—
13- 2	203.000	652	261	51,51	3.091	827
20- 2	230.000	1.277	511	102,72	6.163	743
29- 2	135.000	662	265	76,65	4.600	1.134
15- 3	48.000	572	229	19,54	1.172	162
20- 3	53.000	257	103	13,71	823	475
4- 4	78.000	362	149	8,56	513	—
10- 4	63.000	307	129	28,50	1.710	389
19- 4	53.000	257	103	34,85	2.091	—
23- 4	35.000	272	109	21,29	1.277	386
3- 5	40.000	195	78	7,51	451	—
9- 5	60.000	312	125	18,01	1.081	—
15- 5	128.000	997	399	11,60	696	547
7- 6	63.000	182	73	14,63	878	713
10- 6	88.000	430	172	12,50	750	—
14- 6	90.000	440	176	13,22	793	416
25- 6	68.000	330	132	8,02	481	546
4- 7	215.000	285	114	4,10	246	—
10- 7	153.000	747	299	4,16	250	246
16- 7	265.000	500	200	12,70	762	—
23- 7	248.000	520	208	7,92	475	344
30- 7	95.000	465	186	13,70	822	—
6- 8	113.000	372	149	6,46	388	159
13- 8	88.000	430	172	17,25	1.035	—
19- 8	88.000	302	121	18,00	1.080	442
26- 8	78.000	380	152	31,25	1.875	—
2- 9	60.000	115	46	25,65	1.539	385
9- 9	133.000	650	260	10,65	639	—
16- 9	205.000	1.005	402	17,88	1.073	202
9-10	140.000	685	274	5,35	321	299
15-10	558.000	947	379	6,50	390	98
22-10	328.000	1.605	642	6,73	404	236
29-10	280.000	1.502	601	9,01	541	—
6-11	158.000	517	207	11,56	694	205
12-11	138.000	675	270	7,20	432	—
20-11	128.000	265	106	7,80	468	166
4-12	205.000	597	239	26,82	1.609	122
17-12	45.000	812	325	15,07	904	196

1 9 6 9

13- 1	40.000	195	78	7,50	450	185
3- 2	112.500	235	94	22,50	1.350	194

RAPPORTS ENTRE ÉPOQUE DE REPRODUCTION, BIOGÉOGRAPHIE ET RÉPARTITION VERTICALE.

UN EXEMPLE PARTICULIER : *SPIOCHAETOPTERUS COSTARUM* (ANNELIDE POLYCHETE)

par Michel BHAUD
Laboratoire Arago, F. 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

1 — The determination of various characteristics of benthic adults namely Annelids breeding period, biogeography and bathymetric distribution, is illustrated by the example of *Spiochaetopterus costarum* (Chaetopteridae). These elements are shown to be linked. They are in fact dependant on the correlation between the thermal requirements of this species during vegetative life and the breeding period, and the maximum and minimum temperatures at any season.

2 — Consequently, certain predictions can be made concerning any of the following elements (geographical distribution, bathymetric range, or breeding period), and later compared with the available data. In this way, a comparison based on a review of the bibliographic data concerning the Mediterranean has allowed us to define more precisely the bathymetric distribution of the species. Furthermore, a precise morphological study induced the author to eliminate a few contradictions between the geographical distribution on one hand, and on the other hand the thermal limits compatible with the reproduction and the survival of the species.

INTRODUCTION

Les travaux de biologie benthique peuvent actuellement être répartis entre deux grands courants. Certaines recherches se rapportent à la description des peuplements, à la définition des communautés ou des niveaux bionomiques et sont souvent rapportées à l'océanographie biologique; d'autres recherches tendent à préciser les caractères plus intimes des individus ou des populations et relèvent habituellement de la biologie marine. Cette distinction n'est certainement pas justifiée, ne serait-ce que par le fait que beaucoup de problèmes de la première catégorie ne trouvent leur solution que par les méthodes de la seconde. De plus, un lien réel existe entre les différents aspects de ces recherches : c'est ce que la présente note tend à démontrer sur l'exemple particulier de *Spiochaetopterus costarum* (Claparède, 1868), Annélide Polychète, Chaetopteridae.

Malgré la pêche régulière depuis plusieurs années des larves de cette espèce dans le plancton néritique proche de la côte catalane française (BHAUD, 1966), la récolte des adultes benthiques est beaucoup plus rare. Aussi la récente signalisation, dans la même région, d'adultes en définitive plus fréquents que ce que l'on pouvait espérer, permet de tenter de préciser la répartition verticale de l'espèce. Ensuite, la confrontation des données concernant l'époque de reproduction fortement localisée dans l'année, pratiquement aux mois de juillet, août et septembre, avec celles se rapportant à la répartition bathymétrique, limitée à des fonds d'une vingtaine de mètres, permet 1) de confirmer le rôle joué par la variation thermique mensuelle du milieu de vie sur l'emplacement de la période de reproduction ainsi que sur la répartition verticale, et 2) d'établir des prévisions concernant la distribution géographique de l'espèce.

A. — TENTATIVE D'INTERPRÉTATION DE LA RÉPARTITION VERTICALE DE *SPIOCHAETOPTERUS COSTARUM*

Nous avons déjà attaché une grande importance aux modifications thermiques mensuelles pour interpréter l'emplacement dans l'année de l'époque larvaire de nombreuses espèces d'Annélides Polychètes (BHAUD, 1972). Au cours de ce paragraphe, nous voulons

montrer qu'il est aussi possible de rendre compte de la situation bathymétrique des adultes en partant de la structure thermique verticale du milieu marin et de son évolution au cours de l'année.

1) LA TEMPÉRATURE, FACTEUR DÉTERMINANT MAIS NON UNIQUE DE LA REPRODUCTION.

Bien que l'évolution annuelle de la température au niveau du fond permette de rendre compte de la variation des époques larvaires lorsque le lieu d'observation varie, il est cependant nécessaire de bien replacer les résultats obtenus dans leur contexte et de ne pas oublier l'existence de plusieurs catégories de facteurs à l'origine des cycles de reproduction et les rapports hiérarchiques qui existent nécessairement entre ces catégories.

L'enchaînement des mécanismes qui constituent l'ensemble des phénomènes de reproduction peut s'expliquer de trois façons : par un processus ne mettant en jeu que les paramètres internes propres à l'animal comme la durée de chacune des phases de maturation, les paramètres génétiques ou endocriniens; par l'influence de paramètres écologiques très variés; ou, enfin, par la combinaison des deux facteurs précédents. La possibilité que la première série de paramètres soit importante n'a pas été bien étudiée. Le fait de poser comme idée préconçue, à l'origine de toute expérimentation, une autonomie des phénomènes biologiques par rapport aux événements extérieurs, supprime la plus grande partie des motivations des écologistes qui, dans leur recherche, supposent toujours un rôle plus ou moins prononcé des paramètres extérieurs. De plus, une série d'arguments a toujours favorisé l'importance du rôle des facteurs extérieurs. D'une part si le cycle de reproduction est uniquement réglé à partir de facteurs endogènes, son apparition et sa durée, déterminées par le temps pris pour que chaque phase du cycle s'accomplisse, doivent pour une même espèce se produire selon une période constante, quel que soit le lieu géographique d'observation. La plupart des études montre qu'il n'en est pas ainsi. D'autre part, la mise en évidence pour une espèce donnée d'un nombre variable de cycles gamétogénétiques d'une année à l'autre en une seule région, ou d'une région à une autre au cours d'une même année, confirme l'importance des facteurs externes dans l'établissement du cycle de reproduction. Si la littérature donne des exemples très divers et apparemment contradictoires sur le rôle respectif des facteurs de la reproduction, il ne faut pas perdre de vue que l'ensemble des coordonnées de l'expérience détermine une situation particulière et les conclusions dégagées ne sont valables que pour la situation analysée. Ainsi les comparaisons de

cycles saisonniers à différentes latitudes et les résultats correspondants (décalage de 6 mois entre les cycles extrêmes) amènent à supprimer tous les gradients en particulier thermiques ou lumineux, parmi les facteurs susceptibles d'influencer la reproduction des Annélides Polychètes à larves planctoniques. Mais dans des conditions expérimentales, on peut cependant mettre en évidence, sur *Platynereis dumerilii*, le rôle de la lumière par une variation brusque de 12 à 24 heures de l'éclairement quotidien (HAUENSCHILD, 1955). De nombreux faits analogues peuvent être cités. Ce n'est pas le lieu pour en rendre compte et pour ce qui concerne les relations entre l'endocrinologie des Polychètes et la biologie de la reproduction nous renvoyons à la récente mise au point de CLARK et OLIVE (1973).

2) FLUCTUATIONS ANNUELLES DE LA TEMPÉRATURE SELON LA PROFONDEUR.

En Méditerranée occidentale, les variations thermiques annuelles sont caractérisées par l'alternance de deux phases d'inégale durée : l'une estivale avec une thermocline généralement prononcée et l'autre, correspondant au reste de l'année, avec une structure verticale homogène (LAUBIER, 1966; JACQUES, RAZOULS et THIRIOT, 1969; GUILLE et SOYER, 1970). En juillet et août, la thermocline est située aux environs de 20 à 25 m de profondeur, rarement plus bas. Certes, il est fréquent d'observer la thermocline à une profondeur plus grande, par exemple vers 50 m lors de l'apparition de la phase homogène verticale en octobre, mais le décalage thermique reste bref. Ainsi vers 50 m de profondeur, la variation annuelle ne dépasse pas 4°. On peut donc admettre que c'est dans les 20 premiers mètres que l'eau subit le plus fort réchauffement estival. A 20 m de profondeur, l'amplitude annuelle correspond approximativement à 7°C, la température hivernale, homogène sur toute la colonne d'eau, étant de 10 à 11°C et la température estivale proche de 17 à 18° à la même profondeur.

Très près de la côte, le cycle thermique des eaux proches du fond se rapproche de celui des eaux superficielles. Par ailleurs il est bien démontré que la profondeur de la thermocline ne varie pas lorsque l'on se rapproche de la côte. Il n'existe donc plus de gradient lorsque le niveau du fond remonte suffisamment pour dépasser la thermocline.

3) QUELQUES NOTIONS PRÉVISIONNELLES SUR LA DISTRIBUTION DE *S. costarum*.

Ayant à l'esprit le schéma de variation de la structure thermique verticale, on peut se rappeler qu'en se basant sur la présence des larves dans le plancton, l'époque de maturation correspond approximativement à une température du milieu supérieure à 15-16°C. De plus il est maintenant bien connu que *Spiochaetopterus costarum* appartient à un groupe d'espèces ayant une affinité biogéographique subtropicale, et les conditions thermiques en Méditerranée occidentale correspondent à la limite septentrionale de son aire de répartition. Il est alors possible de prévoir que la répartition bathymétrique des adultes, pour permettre leur reproduction, doit correspondre approximativement à une tranche verticale qui chaque année subit un réchauffement prononcé. Cette tranche est vraisemblablement limitée aux 20 premiers mètres. La limite inférieure de répartition n'est connue que de façon approximative, ne serait-ce qu'à cause de la difficulté plus grande de prospection des fonds importants; cette borne acquiert cependant une importance considérable en permettant d'évaluer la température limite inférieure au-dessous de laquelle le cycle biologique n'est plus possible.

Il semble que ce raisonnement s'appuie sur une hypothèse encore toute gratuite, à savoir que seules les variations de température gouvernent la maturation sexuelle. Il n'en est pas ainsi et de nombreux facteurs sont en cause : ils n'agissent pas de façon synchrone mais se succèdent dans le temps. Aussi, à un moment précis, le cycle biologique peut se trouver limité par un seul facteur. De plus, les comparaisons géographiques en zone tempérée, à la source de nos résultats de 1972, ne s'interprètent de façon satisfaisante qu'en faisant appel aux variations mensuelles de la température.

Les prévisions précédentes, qui s'accordent assez mal, il faut le reconnaître, avec les données classiques concernant la répartition bathymétrique des Spiochétoptères, ont cependant été vérifiées. Nous avons découvert (BHAUD et AMOUROUX, 1974) un important gisement d'adultes de l'espèce considérée, situé entre 2 et 7 m de profondeur en zone très abritée, à l'entrée du port de Port-Vendres, et par conséquent à proximité de la zone de pêche régulière du Laboratoire Arago située au large du Cap Béar. C'est la même prévision que nous formulons pour une autre espèce de Chaetoptéridae : *Mesochaetopterus minutus*, connue dans la région de Banyuls, uniquement par les stades larvaires planctoniques.

Il n'est pas inutile de confronter ces prévisions avec les données bionomiques et biogéographiques concernant de nombreuses espèces

qui, au point de vue de l'époque de reproduction, sont classées dans des contingents différents (BHAUD, 1972). En ce qui concerne les animaux du contingent tempéré, leur reproduction a lieu lors de la phase d'homothermie verticale, et l'on peut considérer que la valeur de 15 °C correspond à la limite thermique supérieure au-dessus de laquelle la maturation n'est plus possible. Or, les températures inférieures à cette limite, c'est-à-dire les températures compatibles avec la reproduction, se rencontrent sur une très grande échelle bathymétrique, à partir des niveaux les plus superficiels. Le niveau inférieur de répartition verticale est donc mal marqué, contrairement à ce qui a lieu pour les animaux du contingent subtropical. Cependant les animaux du contingent tempéré peuvent apparaître limités bathymétriquement vers le haut. Ainsi ceux qui ne peuvent supporter les plus hautes températures estivales sont absents des niveaux les plus superficiels. En fait, cette influence thermique peut difficilement être mise en évidence car il s'y superpose l'action des facteurs édaphiques. Ainsi la répartition du sédiment qui varie souvent avec la bathymétrie peut paraître contrôler la répartition verticale des animaux. Il est nécessaire, pour éviter cet inconvénient, de se placer dans une situation telle que chaque niveau permette l'observation des différentes catégories de sédiments. C'est précisément la situation décrite par GLEMAREC (1969) qui met en évidence la limitation par le haut de la répartition verticale d'animaux dont la distribution géographique permet de leur attribuer une affinité biogéographique tempérée ou boréale.

B. — PRÉCISIONS SUR LA RÉPARTITION VERTICALE ET LA DISTRIBUTION BIOGÉOGRAPHIQUE DE *S. COSTARUM*

Les déductions précédentes supposent que *S. costarum* ne peut être présent que dans les niveaux superficiels. Il est nécessaire alors d'expliquer pourquoi cette espèce est signalée dans l'étage bathyal. Pour cela il paraît utile d'effectuer un rapport critique sur les signalisations des différentes espèces de Chaetopteridae souvent confondues. De plus, les données bathymétriques doivent être complétées par les données géographiques, ces dernières résultant aussi de l'évolution particulière du facteur thermique. Enfin, il est nécessaire d'avoir la certitude que les différentes signalisations se rapportent toujours à la même espèce, aussi une étude morphologique attentive s'avère dans certains cas nécessaire.

1) RÉPARTITION BATHYMÉTRIQUE DES DIFFÉRENTES ESPÈCES DE CHAETOPTERIDAE ET PARTICULIÈREMENT DE *S. costarum*.

GUILLE et LAUBIER (1966) signalent *S. typicus* à partir de prélèvements effectués dans le rech Lacaze-Duthiers par 400 mètres de profondeur; mais le nombre d'individus n'est pas précisé et l'on ne sait pas s'il s'agit de tubes vides ou pleins. C'est BELLAN qui fournit, en ce qui concerne la Méditerranée, le plus d'indications. En 1963, il classe cette espèce dans les « Polychètes caractéristiques exclusives de l'étage bathyal » et indique que les trois espèces *Spiochaetopterus typicus*, *Phyllochaetopterus solitarius* et *P. major*, qui possèdent des tubes solitaires, sont difficilement déterminables, car les individus sont rares et le plus souvent en mauvais état. L'année suivante, en 1964, le même auteur précise les lieux de récolte de cinq espèces de Chaetopteridae. Sous la rubrique *Spiochaetopterus typicus* Sars, 1856, il signale que les tubes de cette espèce semblent bien voisins de ceux de *Phyllochaetopterus solitarius*. Il rapporte à l'espèce *S. typicus* « quelques rares individus recueillis dans une vase grise profonde du détroit Siculo-Tunisien ». Cependant, au cours du compte rendu de la campagne correspondante (BELLAN, 1961 a, p. 58) l'auteur « rapporte avec toutes les précautions d'usage à *P. solitarius* des tubes vides dragués dans une vase profonde », vers 200 m de fond par 36° 24' N et 11° 27' 20" E. A partir d'observations dans le Golfe de Gênes, le même auteur (BELLAN, 1961 b) signale ensuite dans deux stations de vase profonde, un certain nombre de tubes vides pouvant appartenir à *P. solitarius*. Au cours de la Troisième Campagne du N.O. « Président Théodore Tissier », il signale la présence de *P. solitarius* par « de nombreux tubes, malheureusement vides à l'exception de deux d'entre eux, pouvant se rapporter à cette espèce, recueillis sur fonds de vase à d'assez grandes profondeurs » (BELLAN, 1962). On peut supposer que les deux animaux récoltés sont dans un état de conservation tel qu'il ne permet pas, par l'observation certaine de l'absence ou de la présence de deux tentacules antérieurs supplémentaires, de les rapporter de façon définitive à *S. typicus* ou à *P. solitarius*. Plus tard, en 1964, l'auteur pense avoir confondu *P. solitarius* avec *S. typicus*.

En définitive, il apparaît, au moins pour la Méditerranée, que la signalisation de *S. typicus* et *P. solitarius* est fortement imprécise. Les tubes sont vides ou lorsqu'ils contiennent un animal, ne permettent pas de choisir entre deux genres de Chaetopteridae, pourtant bien caractérisés par l'absence ou la présence de deux petits tentacules antérieurs supplémentaires. Ces observations montrent que l'espèce *S. typicus* n'a pas encore été précisément observée en Méditerranée et son report dans l'inventaire de RULLIER (1963)

s'appuie vraisemblablement sur les travaux cités précédemment. En conséquence, la notation de cette espèce dans l'« Index des additions récentes à la faune des Polychètes méditerranéennes » (HAMILTON, 1970) repose sur une base inexacte. Cette signalisation est d'autant moins justifiée qu'une année auparavant, en 1969, GITAY effectue une révision du genre *Spiochaetopterus*. Selon cet auteur, ce genre est bien présent en Méditerranée avec l'espèce *S. costarum*. Corrélativement, le genre *Telepsavus* est supprimé. En fait, dès 1966, nous-même avons récolté, à Banyuls, de nombreuses larves d'un Chaetopteridae qui par élevage se transforment en individus composés de trois régions distinctes. Ces animaux ont été rapportés à l'espèce *S. typicus*. Ce sont les premiers animaux vivants et en bon état observés sous ce nom en Méditerranée. GITAY (1969) a cependant observé deux exemplaires napolitains appartenant au British Museum. Il précise « both appeared to lack their hind parts, though in one of them I managed to recognize a few finger-like notopodia from the posterior region ».

Pour démontrer définitivement qu'il n'existe pas de Chaetopteridae entier possédant deux catégories de sétigères, donc pour supprimer le genre *Telepsavus* il était nécessaire d'effectuer des prélèvements topotypiques, c'est-à-dire en région napolitaine. Ils ont été réalisés en 1969 et nous en avons rendu compte ultérieurement (BHAUD, 1973). Ce séjour à Naples a permis d'effectuer des pêches sur les lieux mêmes des récoltes de COSTA, 1861, CLAPAREDE, 1868 et LO BIANCO, 1893; nous avons montré que l'existence du genre *Telepsavus* n'était pas fondée et que les Spiochaetoptères vivaient, en baie de Naples, dans la zone littorale vers 3 et 4 m de profondeur.

L'opinion selon laquelle les *Telepsavus* de CLAPAREDE doivent correspondre à des animaux incomplets n'est pas dénuée de tout fondement. Plusieurs remarques confirment ce point de vue.

L'observation de EHLERS (1912) concernant *Telepsavus vitrarius* se rapporte à un animal composé d'une partie antérieure, courte, dite thoracique, et d'une partie postérieure plus longue, abdominale. Mais l'auteur précise ensuite que la partie abdominale n'est pas homogène et peut être divisée en deux zones. Bien qu'ancienne, cette description se rapporte déjà à un animal du genre *Telepsavus* mais dont le corps est composé de trois parties. Plus tard, OKUDA (1935) récolte des Chaetoptères possédant trois catégories de sétigères qu'il rapporte aussi à l'espèce *Telepsavus costarum*. Donc pour ces deux auteurs, l'existence de deux régions du corps n'est pas un critère très important.

FAUVEL (1962, p. 311) et BELLAN (1964, p. 116) avaient raison de supposer que les *Telepsavus* pourraient bien être des Spiochaet-

toptères ayant perdu leur région postérieure. Nous ne les suivrons pas cependant dans leur seconde supposition, à savoir que les *Spiochaetoptères* seraient des *Phyllochaetoptères* ayant perdu leur deuxième paire de tentacules. En acceptant cette hypothèse, on devrait donc avoir l'égalité : *Phyllochaetoptère* = *Telepsavus* + troisième catégorie de sétigères + seconde paire de tentacules antérieurs. La probabilité d'observer régulièrement des *Phyllochaetoptères* incomplets (sans région postérieure et sans seconde paire de tentacules) est véritablement trop faible pour accepter cette hypothèse. Nos observations de Naples et de Banyuls ne peuvent prêter, sur ce point, à aucun doute : le caractère systématique constitué par la présence ou l'absence de cette seconde paire de tentacules est fortement valable. Il s'en suit qu'il ne devrait y avoir aucune hésitation de détermination entre les genres *Spiochaetopterus* et *Phyllochaetopterus*. Lorsque le critère essentiel venant d'être défini ne peut être observé, la détermination n'est plus possible (1).

2) RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE *S. costarum*.

Très récemment, plusieurs observations ont étendu l'aire de répartition de *S. costarum* en Méditerranée. Sur la côte catalane française, il n'est pas inutile de rappeler qu'AMOUROUX (1972) récolte pour la première fois un unique exemplaire tubicole de cette espèce, provenant des peuplements infralittoraux de la région de Canet. Puis un important gisement de *S. costarum* est découvert à proximité de Port-Vendres (BHAUD et AMOUROUX, 1974) entre 2 et 7 mètres de profondeur. L'échelle bathymétrique de répartition s'étend encore légèrement : des individus adultes très irrégulièrement répartis et peu nombreux, associés aux *Nephtys hombergii*, sont récoltés jusqu'à 20 mètres de profondeur.

Sur le littoral de l'Atlantique, CAZAUX (1970, 1973) signale dans le bassin d'Arcachon de très nombreuses larves de *Spiochaetopterus typicus* entre les mois de juin et de décembre (2). Il est à remarquer que si l'on applique à la situation d'Arcachon la conclusion établie à Banyuls (température limite inférieure de la reproduction située vers 15-16°), l'époque larvaire déduite du cycle thermique correspond parfaitement à ce qui est observé.

LAGARDÈRE (1972) signale de nombreux *Spiochaetopterus* (très vraisemblablement *S. costarum*) entre 30 et 35 m sur la côte occi-

(1) En fait, des caractères secondaires tels que morphologie et nombre des soies spécialisées du 4^e sétigère peuvent aussi être utilisés.

(2) Nous avons eu l'occasion d'observer les adultes correspondants; il s'agit, en suivant la diagnose de GITAY (1969) de *S. costarum* (CLAPARÈDE, 1868); l'intégration des résultats de CAZAUX est donc possible.

dentale d'Oléron. Il est nécessaire de préciser que la situation topographique de cette récolte correspond au début de la présence de sédiments stabilisés. De plus, les données hydrographiques (VINCENT et KURG, 1969) permettent de préciser que le niveau de récolte est encore soumis à l'élévation estivale et automnale de la température, mais il est vraisemblable que cette localisation correspond à des conditions limites.

En dehors de la Méditerranée, *S. madeirensis* a été récoltée par LANGERHANS (1880) vers 49 à 50 mètres de profondeur, aux îles de Madère. En se référant à la description de LANGERHANS et à l'étude de GITAY, nous pensons que cette espèce est très proche de *S. costarum*, compte tenu en particulier du nombre de segments moyens. Plus près de nous, LONGHURST (1958) signale pour l'ouest Africain (Sénégal, Sierra Leone), *S. typicus* de 0 à 86 m dans les estuaires et la partie la plus relevée du plateau continental; DAY (1967) en Afrique du Sud met en synonymie *Spiochaetopterus costarum* et *Telepsavus costarum*. Il signale cette espèce uniquement en province néritique. Pour cet auteur, les espèces valables du genre sont : *S. typicus*, *S. vitrarius* et *S. costarum*, la différence étant basée sur le nombre de segments moyens. THOMASSIN (1969) semble adopter ce point de vue et, à Tulear (sud-ouest de Madagascar) il rapporte deux espèces : *S. costarum* et *S. typicus*. GIBBS (1971) signale pour les îles Salomon la sous-espèce *Spiochaetopterus costarum costarum* dans la zone littorale et enfin DAY (1973) à Ratnagiri, côte occidentale de l'Inde, récolte *S. costarum* dans la zone de balancement des marées. Il apparaît donc que les signalisations certaines des adultes de *S. costarum* sont relatives à des récoltes effectuées en zone littorale ou très peu profonde.

En considérant maintenant le stade larvaire, le lieu de récolte, au moins en Méditerranée, est localisé à la province néritique et si en Atlantique on signale de nombreuses larves de Chaetopteridae, en particulier de Spiochaetoptères, récoltées en province océanique, il est toujours supposé que ces larves sont originaires de la province néritique (SCHELTEMA, 1971, 1973).

Réciproquement, d'autres observations effectuées en grande profondeur ne signalent pas *Spiochaetopterus*, mais *Phyllochaetopterus*. Ainsi, HARTMAN (1965) à partir de 29 prélèvements benthiques profonds, ne signale en Atlantique, que le genre *Phyllochaetopterus* (dix exemplaires complets en quatre stations) entre 500 et 4 500 m. HARTMAN et FAUCHALD (1971) à partir de 67 prélèvements signalent de façon certaine le genre *Phyllochaetopterus* (20 exemplaires complets en six stations). Enfin FAUCHALD (1972) ne signale que *Phyllochaetopterus limicolus*.

Pour ce qui est de la Méditerranée, les observations dans l'étage bathyal (BELLAN, 1965; CARPINE, 1970) ne concernent ni le genre

Spiochaetopterus, ni le genre *Phyllochaetopterus*. Puis REYSS (1971) à la suite de l'étude des canyons sous-marins de la mer catalane, signale *Spiochaetopterus typicus* et *Phyllochaetopterus socialis* dans la vase profonde. Bien que la morphologie des animaux ne soit pas précisée, il s'agit vraisemblablement dans le premier cas de *S. costarum*.

A partir des pêches planctoniques, nous devons rappeler (BHAUD, 1966) la récolte d'une larve de *Phyllochaetopterus* sp. par trait planctonique vertical sur un fond d'une centaine de mètres, donc à la limite du plateau continental, ce qui confirme peut-être l'observation (GUILLE et LAUBIER, 1966) de l'espèce *P. socialis* dans le Rech du Cap par 220 m de profondeur. En réalité, depuis ces récoltes il a été possible d'observer et de décrire pour la première fois les larves de *Phyllochaetopterus socialis* (BHAUD, 1974). Elles sont bien différentes de celle rencontrée à la limite du plateau continental que l'on doit vraisemblablement rapporter à *Ph. gracilis*.

3) REMARQUES MORPHOLOGIQUES LIÉES A LA RÉPARTITION BIOGÉOGRAPHIQUE DE *S. costarum*.

De même que certaines observations sur la répartition verticale méritent d'être revues, les données relatives à la répartition géographique doivent aussi être vérifiées. Dans le cas de l'espèce *Spiochaetopterus costarum*, la répartition est localisée à la Méditerranée, l'Atlantique oriental, l'Océan Indien (GITAY, 1969; DAY, 1967). Il semble alors intéressant de noter la présence de *S. costarum* (Claparède) sous le nom de *Telepsavus costarum* Claparède dans la faune du Canada occidental (E. BERKELEY et C. BERKELEY, 1952), ainsi que sur la côte californienne (HARTMAN, 1961; REISH, 1968). En fait, on peut remarquer dans la description correspondante une forte différence portant sur la constitution des neuropodes postérieurs qui sur les exemplaires canadiens ne portent qu'un seul lobe uncinigère, alors qu'il en existe deux sur les exemplaires de Naples, Banyuls ou Arcachon. LIE (1968) notait déjà pour la région de Puget-Sound que les exemplaires récoltés ne pouvaient appartenir à *Spiochaetopterus costarum* (Claparède). Cette différence semble suffisante pour permettre à GITAY (1969) la création de sous-espèces : *S. costarum costarum* (Claparède, 1868) de Méditerranée et *S. costarum pottsi* (E. BERKELEY, 1927) des côtes canadiennes de l'Océan Pacifique.

CONCLUSIONS

En comparant des données basées sur différentes méthodes de prospection et concernant l'époque de présence des larves dans le plancton, le niveau de récolte des adultes benthiques, l'aire de répartition de l'espèce, puis en confrontant ces données aux facteurs climatiques (variations thermiques saisonnières, importance et niveau de la thermocline estivale) aux facteurs édaphiques et hydrodynamiques, une certaine unité apparaît qui permet de définir les exigences de l'espèce étudiée.

En ce qui concerne sa répartition géographique, *Spiochaetopterus costarum* est localisée : 1) à l'Atlantique oriental (la limite septentrionale étant vers 46° L. N. et la limite sud atteignant vraisemblablement la zone tropicale), 2) à la Méditerranée (Banyuls-sur-Mer, Naples) et 3) l'Océan Indien, bien que les exemplaires provenant de cette région nécessitent un examen supplémentaire détaillé.

A partir de ces données on peut considérer que la Méditerranée occidentale et plus particulièrement le Golfe du Lion permet de définir les conditions au pôle septentrional de l'aire de répartition. En dépassant cette limite, il se produit à la fois une baisse de la température estivale ainsi qu'une baisse du minimum hivernal. L'extension vers le nord est limitée soit par l'impossibilité de la reproduction provenant d'une température estivale insuffisamment élevée, soit par l'impossibilité de la vie végétative provenant d'une température hivernale trop faible, soit pour les deux raisons. Si l'on tient compte des conditions de vie à Arcachon avec une température hivernale de 6-7°, on peut conclure qu'en Méditerranée, la limite est estivale et se rapporte aux conditions de reproduction, ce que confirme par ailleurs l'époque de reproduction fortement limitée dans le temps. Il est aussi possible de préciser plusieurs caractères secondaires mis en évidence dans des cas particuliers. La répartition bathymétrique varie avec le lieu d'observation, mais ne dépasse pas les limites du plateau continental. Dans le détail, elle est fonction des conditions thermiques et hydrodynamiques au niveau du substratum. Les populations d'adultes les moins profondes sont localisées dans des zones calmes et abritées. La nature du sédiment s'étend des sables fins à faible proportion de vase aux vases sableuses. Enfin, ces animaux peuvent supporter une période d'émersion.

En définitive, les différentes observations certainement très hétérogènes dans leurs paramètres mettent cependant en évidence

une liaison entre les trois éléments suivants : époque de reproduction, répartition verticale, aire de présence (1). Cette liaison provient de la confrontation des différentes caractéristiques thermiques propres aux animaux, de façon plus précise les limites de vie végétative et celles de reproduction, avec la valeur des minimum et maximum thermiques saisonniers. La méthode de confrontation employée tente de relier les données de répartition (verticale ou horizontale) d'ordre descriptif à des caractères biologiques d'ordre explicatif. C'était bien l'intention initiale de notre travail.

RÉSUMÉ

1. Sur l'exemple précis de *Spiochaetopterus costarum*, l'auteur montre que différentes caractéristiques des individus adultes benthiques : époque de reproduction, appartenance biogéographique et situation bathymétrique ne sont pas des éléments isolés. Ils dépendent, en dernière analyse, de la confrontation des limites thermiques de la vie végétative et de la reproduction avec les minimum et maximum thermiques saisonniers.

2. En conséquence, certaines prévisions peuvent être effectuées concernant l'un des éléments suivants : distribution géographique ou répartition bathymétrique, époque de reproduction, puis confrontées avec les acquisitions antérieures. Ainsi, cette confrontation, par une revue des données bibliographiques en Méditerranée, permet de préciser et corriger la répartition bathymétrique de l'espèce. Par ailleurs, l'étude morphologique précise amène à supprimer quelques contradictions entre la répartition géographique d'une part, et d'autre part les limites thermiques compatibles avec la reproduction et la survie de l'espèce.

ZUSAMMENFASSUNG

Am Beispiel von *Spiochaetopterus costarum* (Chaetopteridae) zeigt der Autor, dass verschiedene Merkmale von benthischen Adulttieren wie Fortpflanzungsperiode, biogeographische Zugehörigkeit

(1) Cette liaison est présentement valable uniquement pour *Spiochaetopterus costarum*; nous nous réservons, dans une publication ultérieure, d'élargir à un nombre plus grand d'espèces ce type de relation.

und bathymetrische Verteilung der Anneliden nicht für sich allein stehen. In letzter Analyse hängen sie zusammen und hängen ab von den thermischen Bedürfnissen dieser Art während der vegetativen Phase, der Fortpflanzungsperiode, sowie von den minimalen und maximalen Temperaturen irgend einer Jahreszeit. Aus dieser Erkenntnis können gewisse Voraussagen gemacht werden in bezug auf irgend eines der folgenden Merkmale: Geographische oder bathymetrische Verteilung und Fortpflanzungsperiode. Diese lassen sich dann mit früheren Daten vergleichen. So ermöglicht ein solcher Vergleich mit der Bibliographie über das Mittelmeer die bathymetrische Verteilung dieser Art präziser zu erfassen. Im weiteren konnten aufgrund einer detaillierten morphologischen Studie einige bisherige Widersprüchlichkeiten zwischen geographischer Verteilung einerseits und den thermischen Grenzen, innerhalb derer Fortpflanzung und Ueberleben der Art möglich ist, andererseits ausgemerzt werden.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOUROUX, J. M., 1972. Données sur la structure et l'instabilité des peuplements infra-littoraux de la côte du Roussillon. *Thèse Doc. spéc., Univ. Paris*, 102 p.
- BELLAN, G., 1960. Résultats scientifiques de la Campagne du N.R.P. « Faial » (1957). 2 — Annélides Polychètes. Gabinete de Estudos das Peşcas, Lisboa : 1-31.
- BELLAN, G., 1961 a. Campagnes de la « Calypso » : seuil Siculo-Tunisien. 7 — Annélides Polychètes. *Annls Inst. oceanogr., Monaco*, 39 : 49-60.
- BELLAN, G., 1961 b. Campagnes de la « Calypso » dans le golfe de Gènes. 3 — Annélides Polychètes. *Annls Inst. oceanogr., Monaco*, 39 : 263-268.
- BELLAN, G., 1962. Troisième campagne méditerranéenne du N.O. « Président Théodore Tissier » de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches. Annélides Polychètes. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 25-39 : 23-37.
- BELLAN, G., 1963. Remarques au sujet de la faune annélienne bathyale de la Méditerranée. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 17 (2) : 261-265.
- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 49 (33) : 1-371.
- BELLAN, G., 1965. Contribution à l'étude des Polychètes profondes des passages de Monaco et des côtes de la Corse. *Bull. Inst. oceanogr., Monaco*, 65 (1345) : 1-24.

- BERKELEY, E., 1927. A new genus of chaetopteridae from the north-east Pacific : with some remarks on allied genera. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1927 (1^{er} P) : 441-445.
- BERKELEY, E. & C. BERKELEY, 1952. Canadian Pacific fauna. 9 : Annelida; 9 b (2) : Polychaeta sedentaria. Univ. Toronto Press.
- BHAUD, M., 1966. Etude du développement et de l'écologie de quelques larves de Chaetopteridae (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, 17 (3A) : 1087-1120.
- BHAUD, M., 1972. Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides Polychètes. *Mar. biol.*, 17 : 115-136.
- BHAUD, M., 1973. Contribution à l'étude systématique des Chaetopteridae : Annélides Polychètes. *Vie Milieu*, 23 (1A) : 141-156.
- BHAUD, M., 1974. La campagne Hydromed II du N.O. Jean Charcot. Première description de deux larves de Phyllochaetoptères (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, 24 (3A) : 453-470.
- BHAUD, M. & J.M. AMOUROUX, 1974. Sur la présence d'individus adultes de *Spiochaetopterus costarum* (Annélide Polychète) dans la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 23 (2A) : 371-373.
- CARPINE, C., 1970. Ecologie de l'étage bathyal dans la Méditerranée occidentale. *Mém. Inst. océanogr., Monaco*, 2 : 1-147.
- CAZAUX, C., 1970. Recherches sur l'écologie et le développement larvaires des Polychètes de la région d'Arcachon. *Thèse Doc. Fac. Sci. Univ. Bordeaux*, 355 p.
- CAZAUX, C., 1973. Cycle et distribution des larves de Polychètes; caractères du méroplancton des différents types de masses d'eaux du bassin d'Arcachon. *Bull. Ecol.*, 4 (4) : 257-275.
- CLAPARÈDE, E., 1868. Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, 20 (1) : 1-209.
- CLARK, R.B. & J.W. OLIVE, 1973. Recent advances in Polychaete endocrinology and reproductive biology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 11 : 175-222.
- COSTA, O.G., 1861. Di un nuovo genere di Anellidi dell'ordine dei tubicolarii e della famiglia dei Chetopterini, scoperto nel mare di Napoli (*Telepsavus*). Omaggio al Re d'Italia Vittorio Emanuele dell'Accademia Pontaniana, Napoli, 1 (2) : 53-62.
- DAY, J.H., 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2. Sedentaria. British Museum (Natural History) London, Edit., 459-878.
- DAY, J.H., 1973. Polychaeta collected by U.D. Gaidwad at Ratnagiri, south of Bombay. *J. Linn. Soc. ser. Zool.*, 52 (4) : 337-361.
- EHLERS, E., 1912. Die bodensässigen Anneliden aus den Sammlungen der deutschen Tiefsee-Expedition. *Deutsche Tiefsee-Expedition 1898-1899*, 16 : 1-168.
- FAUCHALD, K., 1972. Benthic Polychaetous Annelids from deep water off western Mexico and adjacent areas in the eastern Pacific Ocean. *All. Hanc. Monogr. Mar. Biol.*, 7 : 1-575.
- FAUVEL, P., 1926. Sur les Chetoptériens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 51 : 307-314.

- GIBBS, P.E., 1971. The Polychaete Fauna of the Solomon Islands. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, **21** (5) : 101-211.
- GITAY, A., 1969. A contribution to the revision of *Spiochaetopterus* (Chaetopteridae, Polychaeta). *Sarsia*, **37** : 9-20.
- GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental nord-Gascogne. *Thèse Doc. Fac. Sci. Univ. Paris*, 167 p.
- GUILLE, A. & L. LAUBIER, 1966. Additions à la faune des Annélides Polychètes de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **17** (1B) : 259-282.
- GUILLE, A. & J. SOYER, 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. I. Physiographie. *Vie Milieu*, **21** (1B) : 137-148.
- HAMILTON, D.H., 1970. Index des additions récentes à la faune des Polychètes méditerranéennes. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, **69** (1404) : 1-23.
- HARTMAN, O., 1961. Polychaetous Annelids from California. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, **25** : 1-226.
- HARTMAN, O., 1965. Deep-water benthic polychaetous Annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn*, **28** : 1-378.
- HARTMAN, O. & K. FAUCHALD, 1971. Deep-water benthic polychaetous Annelids off New England to Bermuda and other north-Atlantic areas. Part II. *All. Hanc. Monogr. Mar. Biol.*, **6** : 1-327.
- HAUENSCHILD, C., 1955. Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphose. Rhythmus bei dem Polychaeten *Platynereis dumerili*. *Z. Naturf.*, **10** (B) : 658-662.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1969. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1965-1968. *Vie Milieu*, **20** (2 B) : 279-316.
- LAUBIER, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **43** (2) : 1-316.
- LAGARDÈRE, F., 1972. Les Fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron. Cartographie bionomique. III — Les peuplements benthiques. *Tethys*, **3** (3) : 507-538.
- LANGERHANS, P., 1880. Die wurmfaua von Madeira. *Z. wiss. Zool.*, **34** : 87-146.
- LIE, U., 1968. A quantitative study of benthic infauna in Puget Sound, Washington, U.S.A., in 1963-1964. *FiskDir. Skr.*, **14** (5) : 229-556.
- LO BIANCO, S., 1893. Gli Anellidi tubicoli trovati nel Golfo di Napoli. *Atti. R. Accad. Sci. fis. mat. Nap.*, ser 2, **5** (11) : 1-97.
- LONGHURST, A. R., 1958. An ecological survey of the west african marine benthos. Colonial office : Fish. Publ. n° 11, London : 4-102.
- OKUDA, S., 1935. Chaetopterids from Japanese waters. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser VI, **4** (2) : 87-102.
- REISH, D. J., 1968. A biological survey of Bahia de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. II — Benthic Polychaetous Annelids. *Trans. S Diego Soc. nat. Hist.*, **15** (7) : 67-107.

- 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** (3B) : 529-613.
- RULLIER, F., 1963. Les Annélides Polychètes du Bosphore, de la mer de Marmara et de la mer Noire, en relation avec celles de la Méditerranée. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.* **17** (2) : 161-260.
- SARS, M., 1856. Fauna littoralis Norvegiae. 2. Nye Annelider, Bergen, Fr. D. Beyer Edit., 1-24.
- SHELTEMA, R. S., 1971. The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. Fourth European Marine Biology Symposium, D. J. Crisp Edit., Cambridge University Press, 7-28.
- SHELTEMA, R. S., 1973. Relationship of long-distance dispersal to geographical distribution and morphological variation in the Polychaete family Chaetopteridae. Conference on marine Invertebrate larvae, Rovinj. *Thalassia Jugos.* (sous presse).
- THOMASSIN, B., 1969. Peuplements de deux biotopes de sables coralliens sur le grand récif de Tuléar, sud-ouest de Madagascar. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, suppl. n° 9 : 59-133.
- VINCENT, A. & G. KURG, 1969. Hydrologie et variations saisonnières de la situation thermique du Golfe de Gascogne en 1967. *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **33** (1) : 79-96.

Reçu le 18 novembre 1974.

DISTRIBUTION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE SUR LE PLATEAU CONTINENTAL CATALAN : LE CARBONE ET L'AZOTE

par F. GADEL

*Centre de Recherches de Sédimentologie Marine de Perpignan,
Centre Universitaire, Avenue de Villeneuve, 66000 Perpignan*

ABSTRACT

The concentrations of organic carbon and of nitrogen in the sediments of the Catalan continental shelf are fairly low. These concentrations depend entirely on the active hydrodynamic conditions, peculiar to the Mediterranean marine climate, which regulate the degree of particle sorting and speed up the processes of mineralisation.

The low concentration of organic matter deposited is also in agreement with the low planktonic productivity of the Mediterranean waters.

The mineralogical nature of phyllites and their abundance, as well as the effect of the extreme dilution introduced by clay and carbonate mineral phases constitute as many agents of distribution of the organic fraction.

The hydrolysable carbon, more or less abundant according to its continental or marine origin, consists of extremely mobile organic compounds which can be easily assimilated by the organisms. On the Catalan continental shelf, this carbon fraction is reduced because of lignin-rich organic material of terrestrial origin.

The bound and particulate carbon, which represents most of the total organic matter, constitutes a material resistant to metabolic processes, corresponding to the accumulated organic fraction. The relatively high concentrations are due to the mainly continental origin of the organic matter.

The total nitrogen shows low concentrations in keeping with its great sensitivity to mineralising effects and to biochemical transformations as well as to the high proportion of lignin in the organic matter.

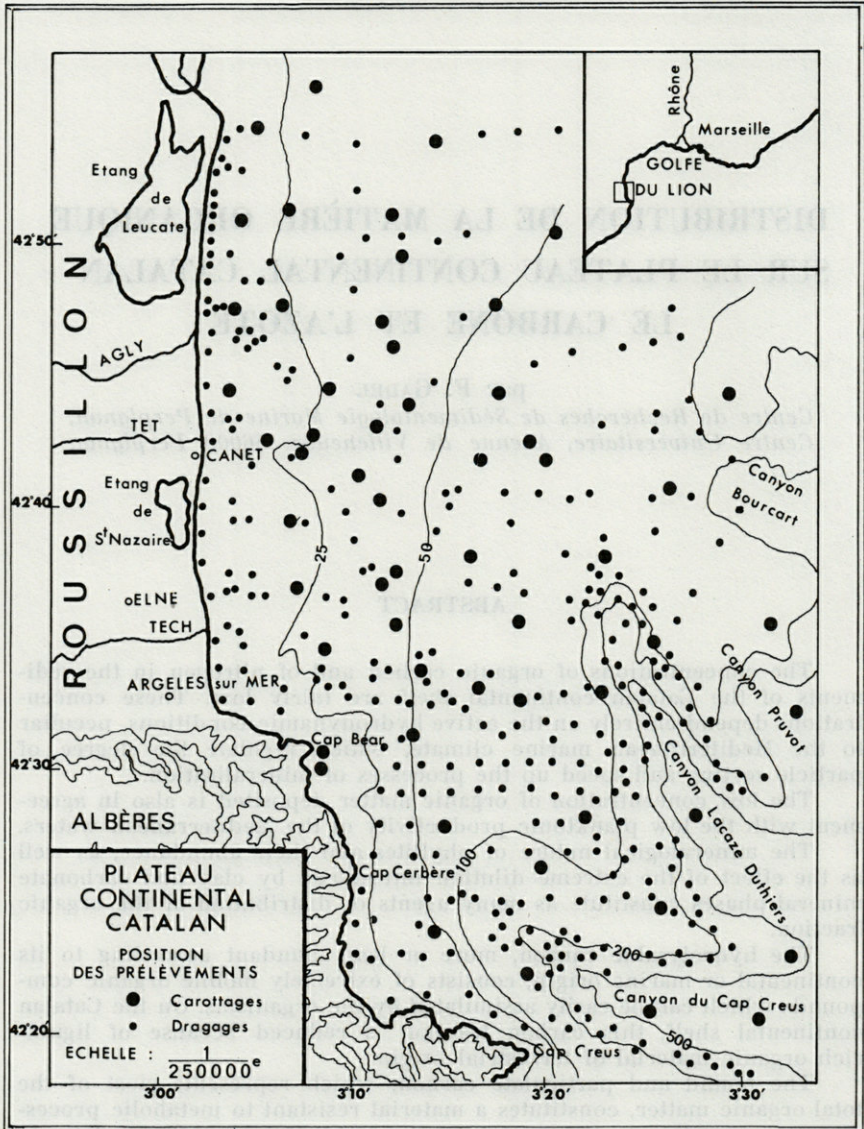


FIG. 1. — Situation de l'étude et position des prélèvements.

Nos connaissances sur la matière organique dans les milieux marins actuels résultent pour une part des travaux antérieurs s'intéressant aux facteurs climatiques, hydrodynamiques, biologiques et biochimiques qui conditionnent sa nature et sa distribution (DEBYSER, 1961; BORDOVSKIY, 1965; ROMANKEVICH, 1968; HULSE-MANN, 1971).

KREY (1970), dans une définition des zones les plus favorables à l'accumulation organique, souligne l'importance de la bathymétrie, de la température, associées à des facteurs locaux comme la largeur du plateau continental et la présence de courants ascensionnels riches en sels nutritifs. STEVENSON et CHENG (1972) associent à ces paramètres d'autres agents de distribution : la composition granulométrique, l'activité des organismes dans les couches de surface, la biomasse du benthos, ...

En Méditerranée occidentale les travaux portant sur la matière organique sont assez rares, citons les études de ROS (1966) sur les régions de Carthagène et de Villefranche, celles de LECLAIRE (1970) sur le plateau continental algérien et de CONNAN (1970) sur les dépôts du Golfe du Lion.

L'importance des travaux réalisés en sédimentologie (GOT *et al.*, 1968; MONACO, 1971; ALOISI *et al.*, 1972; GOT, 1973) et l'abondance des prélèvements nous ont permis d'établir des cartes de distribution des composants élémentaires majeurs de la matière organique au droit de la côte catalane (fig. 1).

Nous examinerons le paramètre chimique le plus représentatif de la matière organique, le carbone organique, et distinguerons deux fractions carbonées caractéristiques, le *carbone organique lié et particulaire* (CLP) et le *carbone hydrolysable* (CH).

● Le *carbonate lié et particulaire* correspond à un matériel, soit sous forme de débris, soit fortement associé au réseau argileux. Cette fraction non hydrolysable, relativement résistante aux processus métabolites, représente la part la plus grande des composants organiques.

● L'importance du *carbone hydrolysable* est évidente; il appartient, en effet, à des composés éminemment mobiles, facilement assimilables par les organismes (GORSHKOVA, 1955; BORDOVSKIY, 1965; Ros, 1966).

Nous nous sommes également intéressés à l'azote qui, particulièrement sensible au métabolisme, renseigne à la fois sur les sources de la matière organique et les changements physicochimiques qui l'affectent (STEVENSON, 1969).

1. — MÉTHODES D'ÉTUDES

1.1. ANALYSE DU CARBONE.

L'analyse du carbone s'effectue, après homogénéisation de l'échantillon, par combustion sèche et dosage par conductibilité thermique du CO_2 formé, après fixation des gaz parasites (procédé Leco).

● *Analyse du carbone organique total* : l'échantillon finement broyé (200 mg) est décarbonaté à l'acide orthophosphorique 1 M dans une nacelle en aluminium à chaud (80°). Après siccité complète, la nacelle et son contenu sont introduits dans un creuset; l'analyse s'effectue par combustion sèche.

● *Analyse du carbone organique lié et particulaire (CLP)* : l'échantillon finement divisé (3 g) est décarbonaté à l'acide chlorhydrique 2 N à chaud (80°). L'acide est ensuite lavé à l'eau distillée et éliminé par centrifugations successives. Le dosage du carbone organique s'effectue sur une aliquote du résidu insoluble sec, débarrassé des substances organiques hydrolysables. Les teneurs sont d'abord rapportées à la totalité du résidu, puis au poids de sédiment initial.

La teneur en *carbone hydrolysable* s'obtient par différence entre le taux de carbone organique total et le taux de carbone CLP.

1.2. ANALYSE DE L'AZOTE TOTAL.

L'azote total est dosé à l'aide d'un analyseur Coleman. L'échantillon est brûlé sous courant de CO_2 pur. Les oxydes d'azote formés sont ensuite réduits en azote moléculaire gazeux (N_2). Après élimination de divers composés parasites produits par la combustion, le gaz carbonique est lui-même fixé par une solution concentrée de potasse; l'azote purifié est dosé par volumétrie.

2. — DONNÉES ANALYTIQUES - INTERPRÉTATION

Le carbone et l'azote présentent des répartitions géographiques assez voisines en rapport avec la distribution granulométrique des dépôts. Toutefois, la fraction azotée, par sa sensibilité plus grande

aux processus de dégradation, est plus facilement éliminée; sa distribution s'en trouve affectée.

2.1. DISTRIBUTION DU CARBONE ORGANIQUE.

Les *processus hydrodynamiques* et la *répartition granulométrique* qui en résulte constituent les agents de distribution primordiaux du matériel organique.

Les substances organiques subissent les mêmes effets de classement que les particules minérales, compte tenu des différences de densité (STEVENSON et CHENG, 1972). Nous retrouvons des mécanismes de distribution similaires au large de la côte basse du Roussillon et de la côte rocheuse des Albères (fig. 2).

— Les sables du cordon littoral roussillonnais, zone de déferlement des houles et de classement poussé des particules, sont appauvris en matière organique (de 0,15 à 0,25 % C org). Par effet de tri, seuls se déposent les débris organiques dont les dimensions compensent la faible densité. Toutefois, au niveau des embouchures des cours d'eau et au débouché des graus reliant les lagunes à la mer, des enrichissements locaux interviennent.

A partir d'une vingtaine de mètres de profondeur, les transferts sédimentaires s'atténuent progressivement et les phénomènes de floculation s'amplifient. La sédimentation fine qui s'établit alors amène un accroissement corrélatif des teneurs en carbone (de 0,60 à 0,85 %). Il s'agit de la zone d'extension des vases flandriennes dans le secteur médian du plateau continental (MONACO, 1971).

Vers le talus, les dépôts sont considérablement réduits; les particules fines, entraînées par les courants de fond, s'accumulent dans des secteurs plus profonds à la base des canyons. Ces processus ne favorisent guère la concentration en matériel organique en ces lieux; elle se trouve considérablement diminuée, d'autant que le brassage par les eaux oxygénées accentue les effets de minéralisation (moyenne de 0,35 %).

— Dans la région méridionale, la teneur en carbone reste subordonnée à la nature des dépôts (fig. 2). Un enrichissement maximum se manifeste au niveau de la bande de vases flandriennes d'extension très réduite. Vers le large, les courants de fond éliminent les fractions fines enrichies en matières organiques.

Il existe généralement une étroite corrélation entre le taux de carbone, la médiane granulométrique (courbes cumulatives) et la

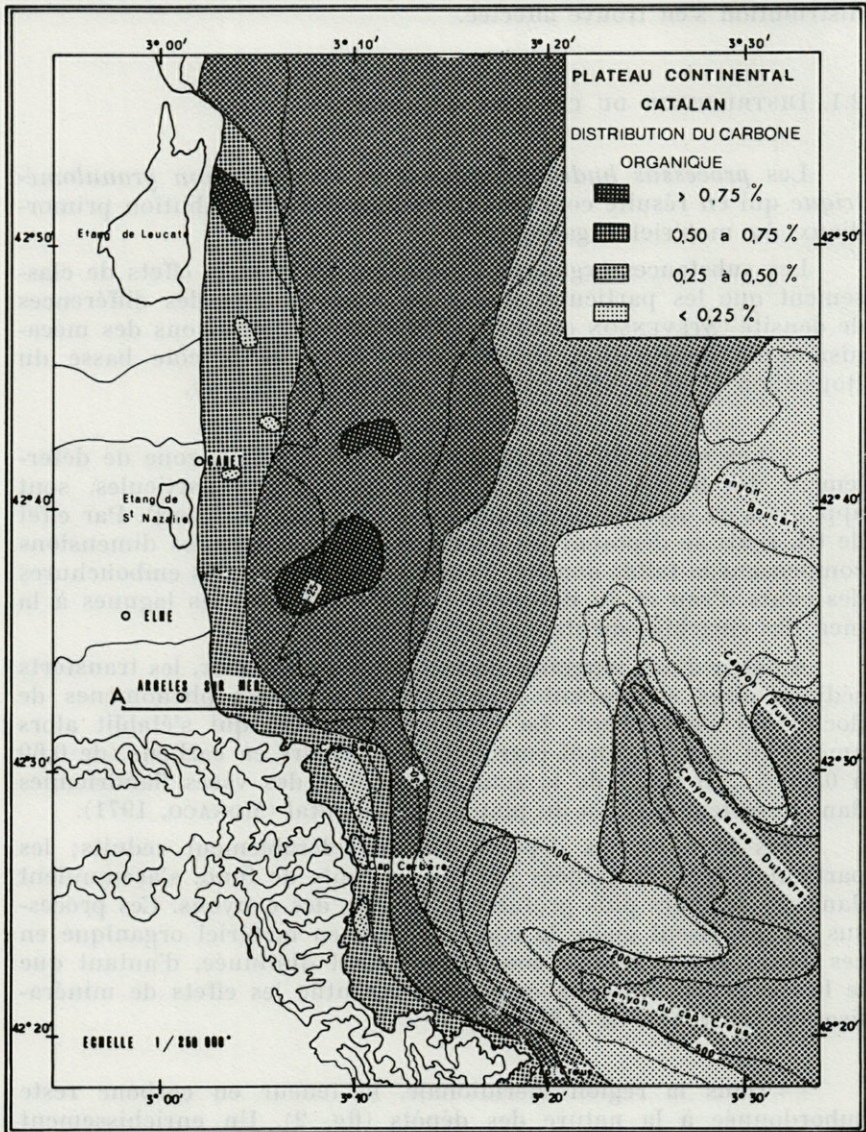


FIG. 2. — Distribution du carbone organique dans les dépôts du plateau continental catalan.

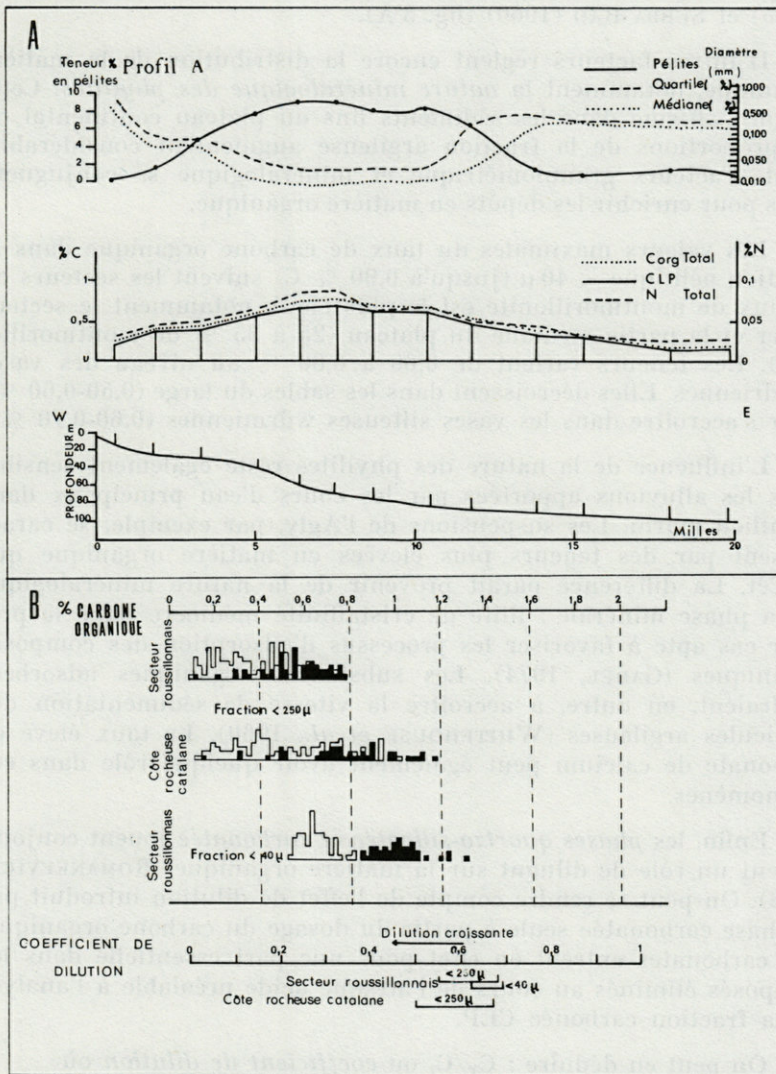


FIG. 3. — A : Relation entre les teneurs en carbone organique et en azote et la granulométrie des dépôts suivant le profil A (voir fig. 2). B : Teneurs en carbone organique dans le sédiment total et le résidu insoluble acide. Valeurs du coefficient de dilution.

teneur en pélites, comme l'ont montré en d'autres régions KATO (1955) et SUBBA RAO (1960) (fig. 3 A).

D'autres facteurs règlent encore la distribution de la matière organique, notamment la *nature minéralogique des phyllites*. Cette action s'affirme dans les sédiments fins du plateau continental où les proportions de la fraction argileuse augmentent considérablement. Facteurs granulométrique et minéralogique se conjuguent alors pour enrichir les dépôts en matière organique.

Les valeurs maximales du taux de carbone organique dans la fraction pélitique $< 40 \mu$ (jusqu'à 0,90 % C) suivent les secteurs où le taux de montmorillonite est le plus élevé, notamment le secteur côtier et la partie médiane du plateau (25 à 35 % de montmorillonite). Les teneurs varient de 0,60 à 0,80 % au niveau des vases flamandaises. Elles décroissent dans les sables du large (0,50-0,60 %) pour s'accroître dans les vases silteuses würmiennes (0,60-0,70 %).

L'influence de la nature des phyllites reste également sensible dans les alluvions apportées par les cours d'eau principaux dans le milieu marin. Les suspensions de l'Agly, par exemple, se caractérisent par des teneurs plus élevées en matière organique que la Têt. La différence paraît provenir de la nature minéralogique de la phase minérale : illite de cristallinité médiocre dans le premier cas apte à favoriser les processus d'adsorption des composés organiques (GADEL, 1974). Les substances organiques adsorbées tendraient, en outre, à accroître la vitesse de sédimentation des particules argileuses (WHITEHOUSE *et al.*, 1960). Le taux élevé de carbonate de calcium peut également avoir quelque rôle dans ces phénomènes.

Enfin, les *phases quartzo-silicatée et carbonatée* jouent conjointement un rôle de diluant sur la matière organique (ROMANKEVICH, 1968). On peut se rendre compte de l'effet de dilution introduit par la phase carbonatée seule à partir du dosage du carbone organique. Les carbonates entrent en effet pour une part essentielle dans les composés éliminés au cours de l'attaque acide préalable à l'analyse de la fraction carbonée CLP.

On peut en déduire : C_T/C_I ou *coefficient de dilution* où

C_T représente le pourcentage de carbone organique dans le sédiment brut,

C_I la teneur en carbone organique dans le résidu débarrassé de ses carbonates.

Les variations de C_T en fonction de C_I s'ordonnent suivant une droite dont la pente est proportionnelle au taux de carbonates.

La relation est de la forme :

$$\frac{C_T}{C_I} = \frac{100 - S}{100}$$

S : % fraction soluble dans l'acide.

S'il n'existait pas de composants solubles dans l'acide, cas limite jamais atteint, la droite coïnciderait avec la bissectrice de l'angle. Dans la nature, pour un milieu donné, S reste relativement constant. Il en résulte une inclinaison variable de la droite, caractéristique d'un domaine sédimentaire donné. Le coefficient de dilution acquiert alors une constance relative, spécifique du milieu.

Sur le plateau continental roussillonnais, les valeurs de ce coefficient varient de 0,55 à 0,70 (fig. 3 B). Dans la région septentrionale, l'enrichissement en matériel détritique carbonaté issu des formations mésozoïques des Corbières s'accompagne d'une nette diminution du rapport.

La fraction granulométrique qui comprend la part la plus grande des carbonates joue un rôle prépondérant sur les valeurs de ce coefficient. Il est en effet plus élevé et plus constant dans la fraction < 40 μ que dans le sédiment total (en moyenne 0,65 contre 0,60). Les pélites sont en effet appauvries en carbonates comparativement à la fraction plus grossière (GOT, 1973).

Par suite, ce coefficient de dilution rend compte de l'effet diluant des carbonates sur la quantité de matière organique et associe par là-même ces deux constituants fondamentaux des fonds marins.

2.1.1. *Le carbone lié et particulaire (CLP).*

Dans notre secteur d'étude, le carbone lié et particulaire représente la part la plus grande de la matière organique, compte tenu de la forte participation de matériel d'origine continentale riche en lignine. Les valeurs élevées sont liées aux faibles teneurs en carbone hydrolysable (jusqu'à 0,80 %). Aussi la distribution du CLP suit-elle sensiblement celle du carbone organique total.

On note un accroissement des teneurs au niveau des vases flamandaises et une diminution de part et d'autre dans les sables côtiers et les sédiments du large.

Par ailleurs, la présence de matériel ancien hérité, de nature charbonneuse, aussi bien qu'actuel d'origine industrielle, augmente considérablement les teneurs relatives en carbone organique CLP (GADEL, 1974).

2.1.2. *Le carbone hydrolysable (CH).*

La quantité de carbone hydrolysable dépend de plusieurs facteurs :

— la plus ou moins grande abondance de composés azotés et de produits directement assimilables (BORDOVSKIY, 1965), liée en partie à la productivité, généralement faible, des eaux méditerranéennes;

— l'accumulation de matériel végétal algaire qui intervient localement dans les fonds de baies abritées;

— l'intensité des actions hydrodynamiques qui provoquent une mobilité des fonds favorables à l'élimination des composés solubles et qui, en outre, favorisent les processus de minéralisation.

Ces agents peuvent se conjuguer dans le domaine marin catalan où suivant le secteur, l'un d'eux peut prédominer.

— Dans la région septentrionale du plateau continental roussillonnais, un enrichissement en CH se manifeste, corrélatif de l'accroissement du taux d'azote et de la baisse du rapport C/N (jusqu'à 0,30 %). Le coefficient d'hydrolyse, rapport du CH au carbone organique total est de 0,20 en moyenne contrairement à la plupart des dépôts où il se situe autour de 0,10.

— Au droit de la côte rocheuse catalane, des accumulations algaires locales surviennent dans les fonds de baie entraînant un accroissement du carbone hydrolysable (coefficient de 0,25). Des effets comparables se retrouvent dans les zones lagunaires à fort peuplement d'Ulves et dans certains fjords des îles Kerguelen où les valeurs du coefficient d'hydrolyse peuvent atteindre et même dépasser 0,50 (GADEL, 1974).

— En bordure des canyons, par contre, l'élimination des particules fines et des composés solubles par lessivage explique la diminution des teneurs en CH (0,05 % en moyenne).

Dans la fraction granulométrique $< 40 \mu$, la teneur en carbone hydrolysable est réduite (moyenne 0,05 %); elle peut atteindre 0,20 %. Le coefficient d'hydrolyse reste en moyenne de 0,08.

Au cours du tamisage permettant la séparation de cette fraction granulométrique, il est possible qu'une partie des substances solubles soit éliminée.

2.2. DISTRIBUTION DE L'AZOTE.

L'azote total, directement lié à la quantité de matière organique, comprend également certains composés inorganiques comme les ions NH_4^+ , fixés dans les feuillets argileux des minéraux silicatés, et les nitrates (STEVENSON, 1969). Toutefois, ces produits

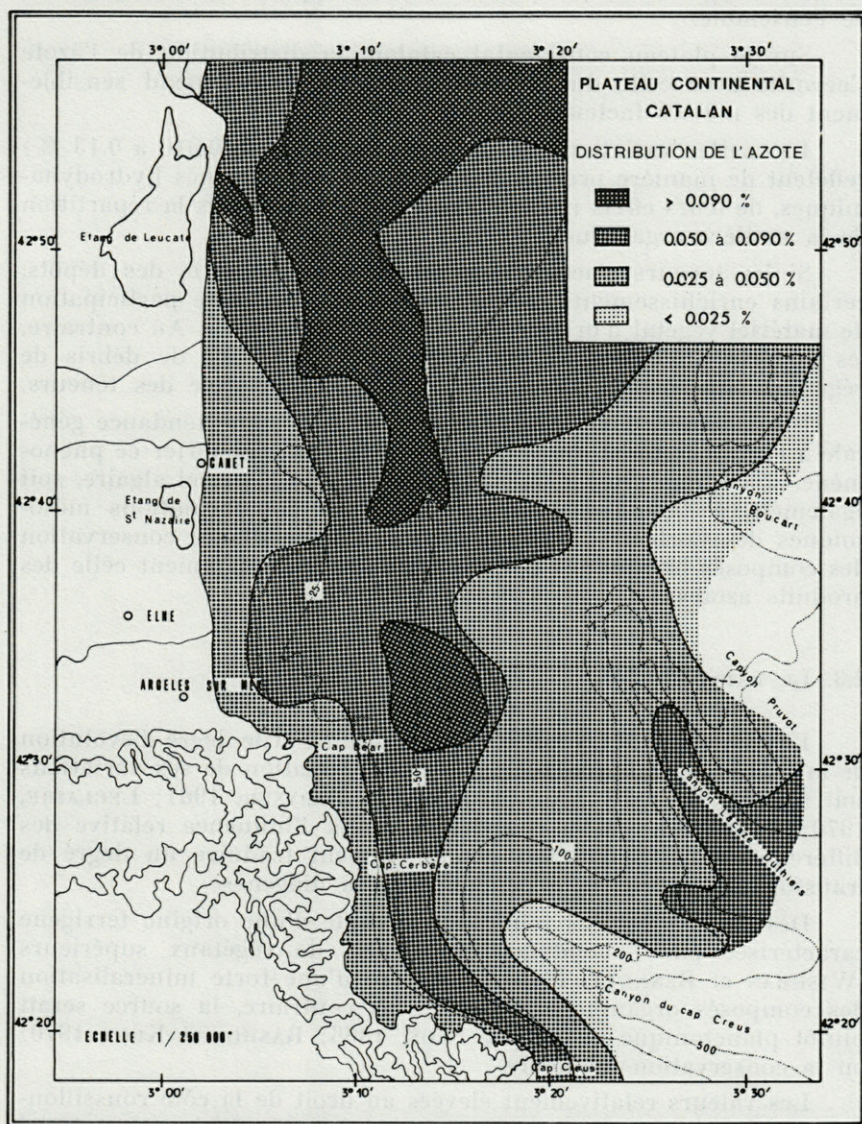


Fig. 4. — Distribution de l'azote dans les dépôts du plateau continental catalan.

minéraux ne constituent qu'une fraction apparemment négligeable de l'ensemble.

Sur le plateau continental catalan, la distribution de l'azote s'accorde avec celle du carbone organique; elle dépend sensiblement des mêmes facteurs (fig. 4).

Les nettes variations des teneurs en azote (de 0,010 à 0,13 %) reflètent de manière précise l'ampleur des phénomènes hydrodynamiques, de leurs effets minéralisants et leur rôle dans la répartition de la matière organique.

Si les teneurs s'accordent avec la granulométrie des dépôts, certains enrichissements locaux traduisent une forte participation de matériel végétal d'origine marine enrichi en azote. Au contraire, les apports fluviaux, caractérisés par l'abondance de débris de végétaux supérieurs, introduisent une baisse relative des teneurs.

Il faut noter, dans le secteur septentrional, une tendance générale à l'accroissement du taux d'azote. On peut rapporter ce phénomène, soit à une plus grande participation de matériel algair, soit également à l'abondance du calcium, issu des formations mésozoïques des Corbières, qui permettrait une meilleure conservation des composés organiques par insolubilisation, notamment celle des produits azotés.

2.3. LE RAPPORT C/N.

Le rapport C/N traduit à la fois l'origine et le degré d'évolution de la matière organique, bien que l'interprétation de ses variations soit souvent délicate (ARRHENIUS, 1950; DEBYSER, 1961; LECLAIRE, 1970; HARTMANN, 1971). Il reflète en effet l'influence relative des différentes sources d'apport comme il peut traduire un degré de transformation sous la dépendance de la diagenèse.

Des valeurs élevées rendraient compte d'une origine terrigène caractérisée par l'abondance des débris de végétaux supérieurs (WISEMAN et BENNETT, 1940) ou encore d'une forte minéralisation des composés organiques. Dans le cas contraire, la source serait plutôt planctonique ou algair (ROS, 1966; RASHID et KING, 1970) ou la conservation meilleure.

Les valeurs relativement élevées au droit de la côte roussillonnaise traduisent de forts apports terrigènes enrichis en matériel végétal amenés par les cours d'eau locaux (C/N de 8 à 15). Les résultats plus modestes observés à la fois dans les régions septentrionales et méridionales proviennent de la participation de substances plus marines, plancton ou algues par exemple, ou encore d'une meilleure conservation du matériel azoté (C/N de 4 à 8).

L'abondance relative en composés azotés semble souvent accompagner une teneur élevée en carbonate de calcium. La région septentrionale illustre cette corrélation qui s'observe également dans certains sols hydromorphes (DUCHAUFOR et JACQUIN, 1963). La formation de composés organiques calciques permettrait une meilleure conservation des substances azotées.

Le caractère plus grossier des dépôts intervient aussi en facilitant l'action des agents biologiques. La fraction acides aminés, dégradée plus rapidement que les autres composants organiques, entraîne un accroissement du rapport C/N.

ARRHENIUS (1950) souligne l'absence de corrélation entre le carbone et l'azote pour des teneurs respectives inférieures à 1 et à 0,1 %. Les relations les meilleures s'observeraient dans les dépôts riches en matière organique planctonique, les plus mauvaises dans les apports terrigènes aux abords des zones côtières.

Les coefficients de corrélation établis entre les teneurs en carbone organique et les teneurs en azote total dans les dépôts du plateau continental catalan dénotent une liaison effective entre ces deux variables. L'amplitude des variations des valeurs de r suivant les secteurs (de 0,60 à 0,95) rend compte de l'interaction de processus complexes liés à différents facteurs :

- apports terrigènes enrichis en carbone (lignine) et quelquefois en matériel de nature charbonneuse, particulièrement appauvri en azote;
- dépôts organiques marins riches en azote, de nature algaire ou planctonique;
- effets diagénétiques qui favorisent la minéralisation plus ou moins rapide des composés azotés.

REMERCIEMENTS

Les analyses géochimiques ont pu être menées à bien grâce à la collaboration technique de Monsieur Alain Gor.

RÉSUMÉ

Les teneurs en carbone organique et en azote dans les dépôts du plateau continental catalan sont relativement réduites. Elles restent sous la dépendance des conditions hydrodynamiques actives propres au régime méditerranéen qui régissent le classement des particules et accentuent les processus de minéralisation.

Le faible taux de matière organique déposé est également en rapport avec la faible productivité planctonique des eaux méditerranéennes.

La nature minéralogique des phyllites, leur abondance, comme l'effet de dilution extrême introduit par les phases minérales argileuse et carbonatée constituent autant d'agents de distribution de la fraction organique.

Le carbone hydrolysable, plus ou moins abondant suivant sa source, continentale ou marine, représente des composés organiques éminemment mobiles, facilement assimilables par les organismes. Sur le plateau continental catalan, cette fraction carbonée est réduite par suite de la forte participation de matériel organique d'origine terrestre riche en lignine.

Le carbone lié et particulaire, qui représente le mieux la matière organique totale, constitue un matériel résistant aux processus métabolites, correspondant à la fraction organique stockée. Les teneurs relativement élevées sont dues à l'origine principalement continentale de la matière organique.

L'azote total présente de faibles teneurs en rapport avec sa grande sensibilité aux effets minéralisants et aux transformations biochimiques, et également avec la richesse en lignine de la matière organique.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Gehalt an organischer Kohle und an Stickstoff in den Ablagerungen des katalanischen Kontinentalschildes ist verhältnismässig gering. Er ist abhängig von den aktiven hydrodynamischen, typisch mediterranen Gegebenheiten, die die Partikel aussortieren und die Mineralisationsprozesse kennzeichnen.

Der geringe Anteil an abgelagerter organischer Materie steht ebenfalls in Beziehung zur schwachen Plankton-Produktivität der mediterranen Gewässer.

Die mineralogische Natur der Phyllite, ihre Häufigkeit, als Folge ausgeprägter Verdünnung, bedingt durch die ton- und kohlehaltigen mineralischen Phasen sind ebenso wirksame Faktoren bei der Aufteilung der organischen Fraktion.

Die lösliche Kohle, mehr oder weniger häufig je nach kontinentaler oder mariner Herkunft, charakterisiert die überaus mobilen organischen Bestandteile, die von den Organismen leicht aufgenommen werden können. Auf dem katalanischen Kontinentalschild ist die Kohlefraktion gering infolge des hohen Anteils an organi-

schem Material von terrestrischer Herkunft, welches reich ist an Lignin.

Die gebundene und die in Form von Partikeln vorliegende Kohle, die die organische Materie am besten charakterisiert, stellt ein Material dar, welches gegenüber Stoffwechselprozessen widerstandsfähig ist, entsprechend der abgelagerten organischen Fraktion. Die verhältnismässig hohen Anteile sind durch die hauptsächlich kontinentale Herkunft der organischen Materie bedingt.

Der Gesamtanteil des Stickstoffs ist gering aufgrund seiner hohen Anfälligkeit für mineralisierende Wirkungen und biochemische Umbildungen wie auch aufgrund des hohen Anteils an Lignin in der organischen Materie.

BIBLIOGRAPHIE

- ALOISI J. C., H. GOT & A. MONACO, 1972. Carte géologique du précontinent pyrénéo-languedocien au 1/25 000^e. *Revue Hydrogr. int.*, **59** : 2.
- ARRHENIUS G. O. S., 1950. Carbon and nitrogen in subaquatic sediments. *Geochim. cosmochim. Acta.*, **1** (1) : 15-21.
- BORDOVSKIY O. K., 1965. Accumulation and transformation of organic substances in marine sediments. Special issue : Organic matter in marine sediments. *Mar. Geol.*, **3** : 3-114.
- CONNAN J., 1970. Contribution à la connaissance de la matière organique de quelques sédiments marins et lacustres. *Thèse Doct. ès Sciences Université Strasbourg*, 75 p.
- DEBYSER J., 1961. Contribution à l'étude géochimique des vases marines. Inst. Fr. Pétrole Technip Ed., 6005, 249 p. *Thèse Doct. Univ. Paris*.
- DUCHAUFOUR Ph. & F. JACQUIN, 1963. Recherche d'une méthode d'extraction et de fractionnement des composés humiques contrôlée par électrophorèse. *Annls Agron.*, **14** : 885-918.
- GADEL F., 1974. La matière organique et la sédimentation récente dans le Golfe du Lion : Distribution, nature et évolution. *Thèse Doct. ès Sciences. Université Paris VI*, 263 p.
- GORSHKOVA T. I., 1955. Organic matter in the Sea of Azov and Taganrog Bay. *Trudy vses nauchno-issled. Inst. morsk. rjyb. Khoz. Okeanogr.*, **31**, 1.
- GOT H., 1973. Etude des corrélations tectonique-sédimentation au cours de l'histoire quaternaire du précontinent pyrénéo-catalan. *Thèse Doct. ès Sciences. Université Montpellier*, 294 p.
- GOT H., A. GUILLE, A. MONACO & J. SOYER, 1968. Carte sédimentologique du plateau continental au large de la côte française des Albères. *Vie Milieu*, **19** (2 B) : 273-290.
- HARTMANN M., 1971. C/N ratios, an attempted interpretation for Persian Gulf sediments. 8th Intern. Sedimentol. Congr., Heidelberg.

- HULSEMAN J., 1971. Organic matter in sediments of the Atlantic continental margin of the United States. 8 th Intern. Sedimentol. Congr., Heidelberg.
- KATO K., 1955. Sedimentological examination on the influences of oceanographic environments upon marine humus distribution. *Rec. oceanogr. Wks Japan*, 2 (3) : 53-62.
- KREY J., 1970. Akkumulation organischer Substanz in küstennahen Meeresgebieten. *Erdöl Kohle Erdgas Petrochem.*, 23, 11 : 711-716.
- LECLAIRE L., 1970. La sédimentation holocène sur le versant méridional du bassin algéro-arabe (Précontinent algérien). *Thèse Doct. ès Sciences, Université Paris*, 394 p.
- MONACO A., 1971. Contribution à l'étude géologique et sédimentologique du plateau continental du Roussillon (Golfe du Lion). *Thèse Doct. ès Sciences, Université Montpellier*, 294 p.
- RASHID M. A. & L. H. KING 1970. Major oxygen-containing functional groups present in humic and fulvic acid fractions isolated from contrasting marine environments. *Geochim. cosmochim. Acta*, 34 : 193-201.
- ROMANKEVICH E. A., 1968. Organic carbon and nitrogen deposits in Recent and Quaternary sediments of the Pacific Ocean. *Oceanology*, 8 (5) : 658-671.
- ROS J. V., 1966. Contribucion al estudio de la materia organica en los sedimentos marinos de la cuenca occidental del Mediterraneo. *Boln. Inst. esp. Oceanogr.*, 127 : 3-31.
- STEVENSON F. J., 1969. Pedohumus : accumulation and diagenesis during the Quaternary. *Soil Sci.*, 107 : 470-479.
- STEVENSON F. J. & C. N. CHENG, 1972. Organic geochemistry of the Argentine Basin sediments : carbon-nitrogen relationship and Quaternary correlations. *Geochim. cosmochim. Acta*, 36 (6) : 653-672.
- SUBBA RAO M., 1960. Organic matter in marine sediments off East Coast of India. *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, 44 (10) : 1705-1713.
- WHITEHOUSE V. G., L. M. JEFFREY & J. D. DEBBRECHT, 1960. Differential settling tendencies of clay minerals in saline waters. *Clays Clay Min.* 7 th Nat. Conf. 1958 : 1-79.
- WISEMAN J. D. H. & H. BENNETT, 1940. The distribution of organic carbon and nitrogen in sediments from the Arabian Sea. *John Murray Exped.*, 3 : 193-221.

Reçu le 4 mars 1975.

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DES COPÉPODES HARPACTICOIDES
DE MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE
13. LE GENRE *MESOCLETODES* SARS
(CLETODIDAE, T. SCOTT)
SYSTÉMATIQUE, ÉCOLOGIE

par Jacques SOYER
Laboratoire Arago, 66650 — Banyuls-sur-Mer (France)

ABSTRACT

Systematic investigations of the soft bottoms of the continental shelf of the French Catalan coast have revealed five species belonging to the genus *Mesocletodes* Sars.

Three of them, new to science, are described.

The genus *Mesocletodes*, known up to now from the mediterranean bathyal level, seems well diversified in the deep parts of the continental shelf.

Des prospections déjà anciennes sur les pentes des principaux canyons de la côte catalane française nous avaient permis de signaler la présence en Méditerranée de quatre espèces appartenant au genre *Mesocletodes* Sars, *M. irrasus* (T. et A. Scott), *M. katherinae* Soyer, *M. guillei* Soyer et *M. boutierei* Soyer (SOYER, 1964, 1965). Trois d'entre elles, inédites, étaient décrites. La même année,

POR (1964 a) relevait la présence de deux espèces du genre dans les vases bathyales des côtes d'Israël, dont l'une, *M. bathybia*, se révélait très proche sinon identique à notre espèce *M. boutierei*.

L'étude systématique de la faunule harpacticoidienne des substrats meubles du plateau continental de la côte catalane française (SOYER, 1970) devait nous fournir une abondante collection de Cletodidae; sur les 45 formes rencontrées, six se rattachent au genre *Mesocletodes*. Parmi celles-ci, trois sont inédites et décrites dans la présente note. Quelques indications sur la distribution de ces formes à Banyuls sont également données.

ESPÈCES RÉCOLTÉES.

- *M. monensis* (I.C. Thompson),
- *M. irrasus* (T. et A. Scott),
- *M. katharinae* Soyer,
- *M. carpinei* n. sp.
- *M. bodini* n. sp.
- *M. ameliae* n. sp.

MESOCLETODES CARPINEI n. sp.

Matériel examiné : 5 femelles récoltées sur les vases du large par 88 m (DB4) et 90 m de fond (DB10). 1 femelle recueillie sur les sables du large par 115 m (DB117).

La présente description est fondée sur la dissection complète d'une femelle ovigère (longueur : 740 μ , DB 4) désignée comme holotype. Les caractères originaux ont été reconnus sur les autres exemplaires. L'ensemble du matériel étudié est conservé dans la collection personnelle de l'auteur.

Cette espèce est très amicalement dédiée à mon Collègue C. CARPINE, auteur de nombreux travaux sur l'étage bathyal en Méditerranée occidentale.

DESCRIPTION.

Taille comprise entre 725 et 835 μ . Morphologie générale des représentants du groupe « *inermis* ». Corps vermiforme, sans rétrécissement au niveau de l'urosome. Absence de denticulations chitineuses au bord postérieur des segments du métasome et de l'uro-

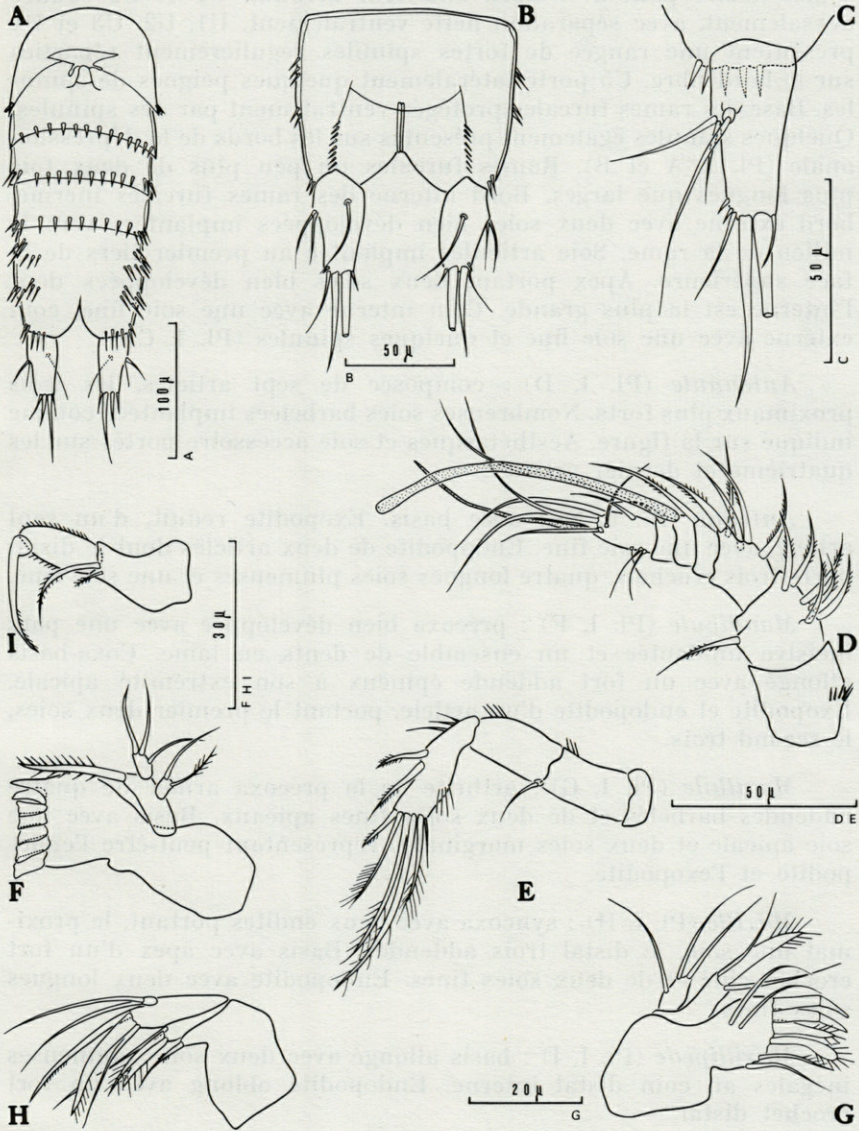


PLANCHE I

M. carpinei n. sp. A : urosome (vue ventrale). B : dernier segment abdominal.
 C : rame furcale. D : antennule. E : antenne. F : mandibule. G : maxillule.
 H : maxille. I : maxillipède.

some. Rostre petit avec bord antérieur arrondi. U1 et U2 soudés dorsalement, avec séparation nette ventralement. U1, U2, U3 et U4 présentent une rangée de fortes spinules régulièrement réparties sur le bord libre. U5 porte latéralement quelques peignes de spinules. Base des rames furcales protégée ventralement par des spinules. Quelques spinules également présentes sur les bords de la dépression anale (Pl. I, A et B). Rames furcales un peu plus de deux fois plus longues que larges. Bord interne des rames furcales inerme, bord externe avec deux soies bien développées implantées vers le milieu de la rame. Soie articulée implantée au premier tiers de la face supérieure. Apex portant deux soies bien développées dont l'interne est la plus grande. Coin interne avec une soie fine, coin externe avec une soie fine et quelques spinules (Pl. I, C).

Antennule (Pl. I, D) : composée de sept articles, les trois proximaux plus forts. Nombreuses soies barbelées implantées comme indiqué sur la figure. Aesthétaques et soie accessoire portés sur les quatrième et dernier articles.

Antenne (Pl. I, E) : avec basis. Exopodite réduit, d'un seul article, avec une soie fine. Endopodite de deux articles dont le distal porte trois crochets, quatre longues soies plumeuses et une soie fine.

Mandibule (Pl. I, F) : précoxa bien développée avec une pars incisiva unidentée et un ensemble de dents en lame. Coxa-basis allongé avec un fort addende épineux à son extrémité apicale. Exopodite et endopodite d'un article, portant le premier deux soies, le second trois.

Maxillule (Pl. I, G) : arthrite de la précoxa armée de quatre addendes barbelés et de deux soies fines apicaux. Basis avec une soie apicale et deux soies marginales représentant peut-être l'endopodite et l'exopodite.

Maxille (Pl. I, H) : syncoxa avec deux endites portant, le proximal une soie, le distal trois addendes. Basis avec apex d'un fort crochet cilié et de deux soies fines. Endopodite avec deux longues soies fines.

Maxillipède (Pl. I, I) : basis allongé avec deux soies plumeuses inégales au coin distal interne. Endopodite oblong avec un fort crochet distal.

P1-P4 (Pl. II, A, B, C, D) : basis de P1 avec une épine barbelée aux coins interne et externe. Exopodite de trois articles; le distal est armé de quatre addendes. Endopodite de deux articles, ne dépassant pas l'extrémité du second article de l'exopodite. Article distal portant deux forts addendes. P2-P4 avec un exopodite de trois articles et un

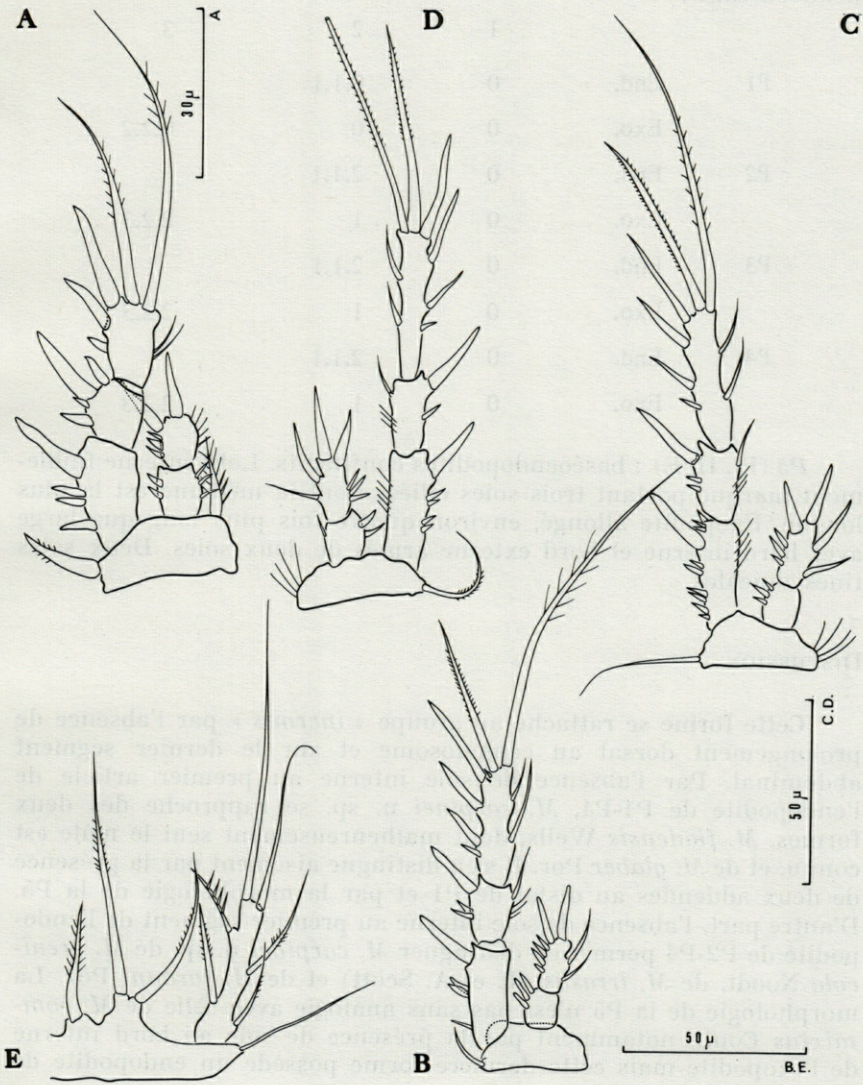


PLANCHE II

M. carpinei n. sp. A : P1. B : P2. C : P3. D : P4. E : P5.

endopodite de deux articles. La chétotaxie est résumée dans le tableau suivant :

		1	2	3
P1	End.	0	0.1.1	
	Exo.	0	0	0.2.2
P2	End.	0	2.1.1	
	Exo.	0	1	2.2.3
P3	End.	0	2.1.1	
	Exo.	0	1	2.2.3
P4	End.	0	2.1.1	
	Exo.	0	1	2.2.3

P5 (Pl. II, E) : baséoendopodites confluent. Lobe interne faiblement marqué portant trois soies ciliées dont la médiane est la plus longue. Exopodite allongé, environ quatre fois plus long que large avec bord interne et bord externe armés de deux soies. Deux soies fines apicales.

DISCUSSION

Cette forme se rattache au groupe « *inermis* » par l'absence de prolongement dorsal au céphalosome et sur le dernier segment abdominal. Par l'absence de soie interne au premier article de l'endopodite de P1-P4, *M. carpinei* n. sp. se rapproche des deux formes, *M. fladensis* Wells, dont malheureusement seul le mâle est connu, et de *M. glaber* Por. Il s'en distingue aisément par la présence de deux addendes au distal de P1 et par la morphologie de la P5. D'autre part, l'absence de soie interne au premier segment de l'endopodite de P2-P4 permet de distinguer *M. carpinei* n. sp. de *M. arenicola* Noodt, de *M. irrasus* (T. et A. Scott) et de *M. farauni* Por. La morphologie de la P5 n'est pas sans analogie avec celle de *M. commixtus* Coull, notamment par la présence de soie au bord interne de l'exopodite mais cette dernière forme possède un endopodite de P3-P4 d'un seul article.

MESOCLETODES BODINI n. sp.

Matériel examiné : 5 femelles récoltées sur les sables du large par 108 m de fond (DB 36). 1 femelle recueillie sur les vases du large par 88 m de fond (DB 4).

La présente description est fondée sur la dissection complète de deux femelles (longueur : 665 μ , DB 36; longueur : 680 μ , DB 4). Les caractères originaux ont été reconnus sur les quatre autres exemplaires. L'ensemble du matériel étudié est conservé dans la collection de l'auteur.

C'est très amicalement que je dédie cette nouvelle forme à mon camarade Ph. BODIN.

DESCRIPTION

Taille comprise entre 650 et 725 μ . Morphologie générale des représentants du groupe « *inermis* ». Corps vermiforme, sans rétrécissement marqué au niveau de l'urosome. Bords postérieurs des segments du métasome et de l'urosome présentant une série de denticules chitineux. Rostre petit, triangulaire, arrondi à son apex. U5 avec une pilosité marquée et une fine spinulation sur les bords de la dépression anale et sur les bords de l'opercule (Pl. III, B). Rames furcales allongées, environ sept fois plus longues que larges, portant à leur apex deux soies fines dont l'interne est la plus développée. Bord interne avec une soie fine et quelques spinules implantées un peu au-dessus du milieu. Bord externe avec une soie fine. Face supérieure avec une longue soie articulée située près de l'apex.

Antennule (Pl. III, C) : composée de sept articles, dont les trois premiers sont forts. Soies barbelées nombreuses situées comme indiqué sur la figure. Aesthéasques et soie accessoire portés par le 3^e et le 7^e article.

Antenne (Pl. III, D) : avec basis. Coxa réduite. Exopodite d'un seul article avec deux soies fines. Endopodite de deux articles dont le premier présente une série de fines spinules. Article terminal avec trois longs crochets fins, quatre longues soies géniculées et une soie courte distales.

Mandibule (Pl. III, E) : précoxa bien développée, avec pars incisiva unidentée et un ensemble de trois dents. Le processus masticateur paraît donc simplifié par rapport à ce que l'on rencontre chez la plupart des autres espèces du genre. Coxa-basis allongé avec une longue et forte épine plumeuse à l'apex. Exopodite porteur de trois soies, endopodite bien développé avec quatre soies fines.

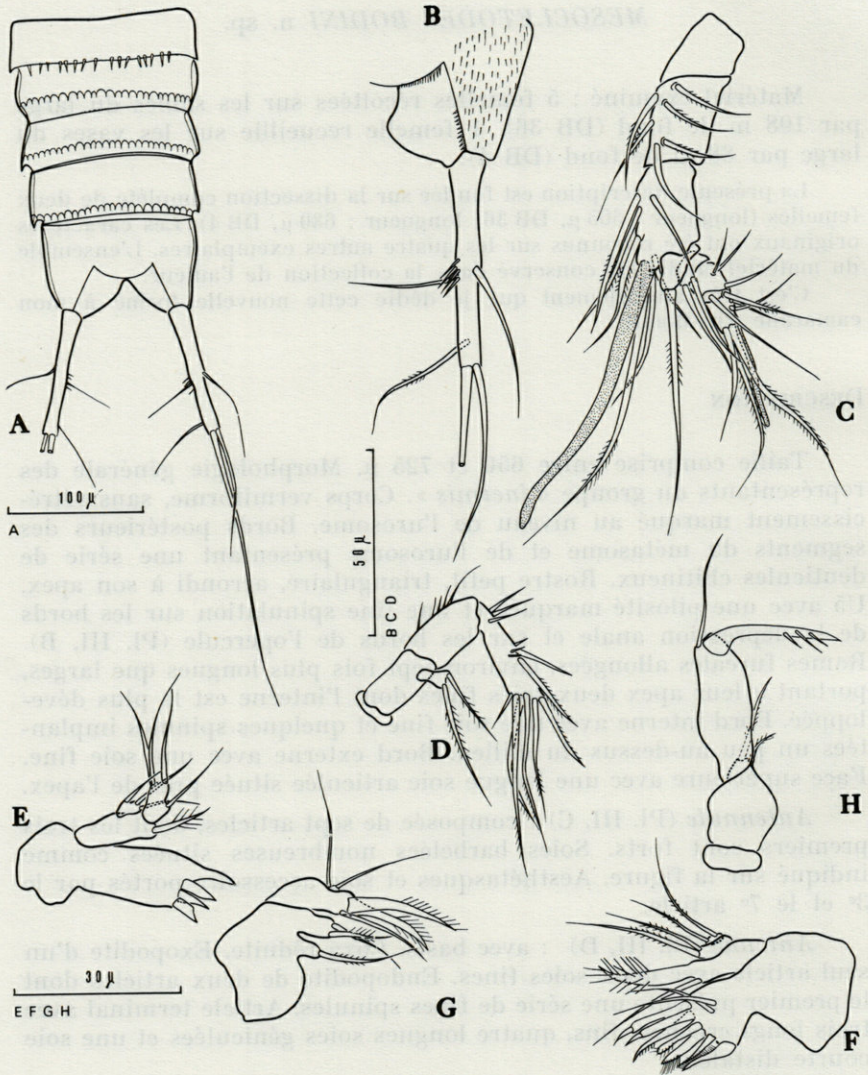


PLANCHE III

M. bodini n. sp. A : urosome (vue dorsale). B : rame furcale. C : antennule.
 D : antenne. E : mandibule. F : maxillule. G : maxille. H : maxillipède.

Maxillule (Pl. III, F) : arthrite de la précoxa portant deux soies de surface et armée de sept addendes de formes variées, tous barbelés. Coxa allongée, avec un fort crochet et une soie fine. Basis avec deux soies apicales. Exopodite absent. Endopodite d'un seul article, avec deux soies fines.

Maxille (Pl. III, G) : syncoxa avec deux endites portant, le proximal une soie, le distal deux soies. Basis avec deux forts crochets barbelés et une longue soie fine. Endopodite d'un seul article avec deux soies.

Maxillipède (Pl. III, H) : coxa courte. Basis allongé avec deux soies inégales plumeuses au coin distal interne. Endopodite avec un très fort crochet barbelé et une soie fine à sa partie distale.

P1-P4 (Pl. IV, A, B, C, D) : présentent un très grand allongement, avec une structure identique : exopodite de trois articles, endopodite de deux articles. La chétotaxie est résumée dans le tableau suivant :

		1	2	3
P1	End.	1	1.2.1	
	Exo.	0	0	0.2.2
P2	End.	1	2.2.1	
	Exo.	0	1	3.2.2
P3	End.	1	2.2.1	
	Exo.	0	1	3.2.2
P4	End.	1	2.2.1	
	Exo.	0	1	3.2.2

P5 (Pl. IV, E) : baséoendopodites confluents. Lobe interne bien marqué, dépassant le premier tiers de l'exopodite et portant trois soies bien développées. Exopodite environ dix fois plus long que large, armé de quatre soies : une première soie fine implantée au premier tiers du bord externe, deux apicales dont l'interne est la plus longue et une courte soie fine implantée au dernier tiers du bord interne.

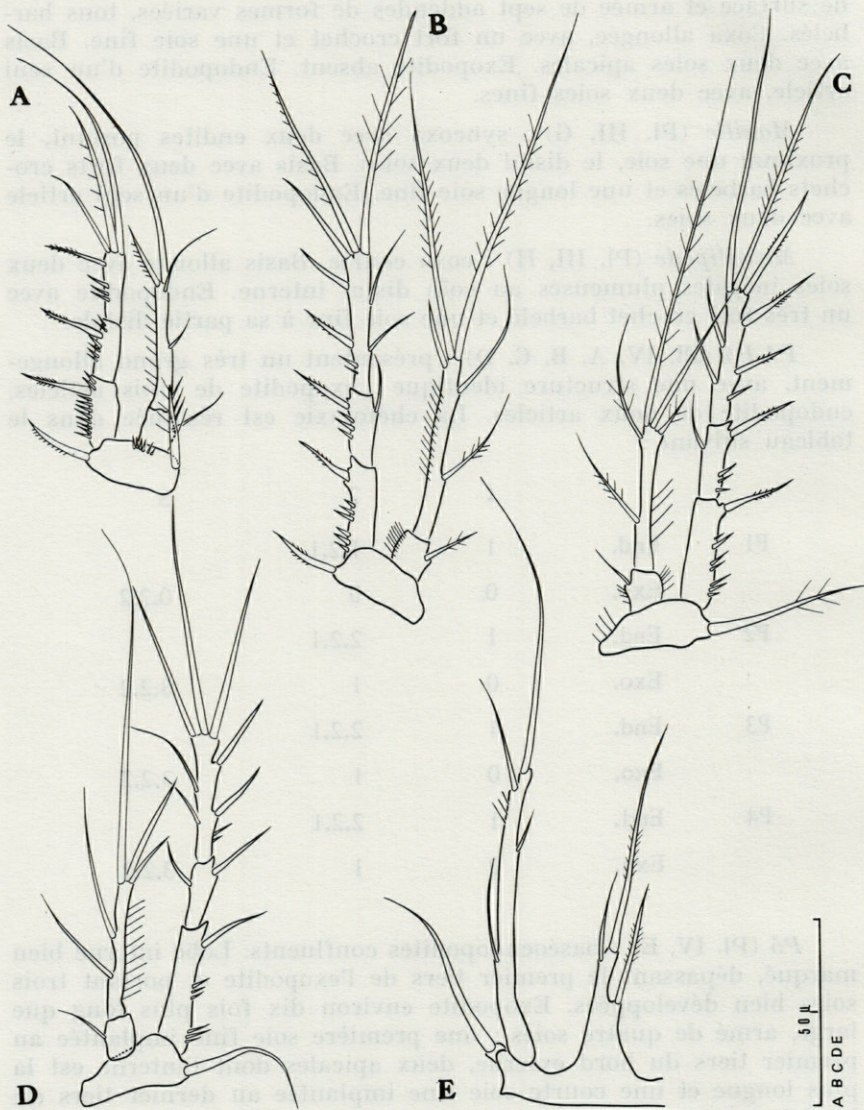


PLANCHE IV

M. bodini n. sp. A : P1. B : P2. C : P3. D : P4. E : P5.

DISCUSSION

Par l'absence d'éperon au bord distal du céphalosome et au dernier segment de l'urosome, cette forme se rattache au groupe « *inermis* » et se rapproche plus particulièrement, par l'allongement de ses exopodites de P2-P4, de *M. langi* Smirnov et de *M. glaber* Por. Mais *M. bodini* n. sp. présente des endopodites de P1-P4 de deux articles, avec une soie interne sur le premier article comme *M. arenicola* Noodt, *M. irrasus* (T. et A. Scott) ou *M. farauni* Por; notre nouvelle espèce se distingue très aisément de ces trois formes par les dimensions des rames furcales, par la morphologie et la chéto-taxie de P1-P4 et par la P5.

MESOCLETODES AMELIAE n. sp.

Matériel examiné : 2 femelles dans les sables du large, par 104 m de fond (DB 37). 1 femelle sur le même type de substrat, par 91 m de fond (DB 143).

La présente description est fondée sur la dissection complète d'une femelle ovigère (longueur : 780 μ , DB 37) désignée comme holotype. Les caractères originaux ont été reconnus sur les autres exemplaires. L'ensemble du matériel étudié est conservé dans la collection personnelle de l'auteur.

Cette forme est respectueusement dédiée à Madame A. MARCUS, de Bucarest, qui effectue de très intéressants travaux sur les Harpacticoides de mer Noire.

DESCRIPTION

Taille comprise entre 760 et 810 μ . Morphologie générale conforme à celle que l'on observe dans le groupe « *inermis* », sans éperon sur le céphalosome ou sur le dernier segment abdominal. Prolongement rostral réduit, arrondi à son apex. Bord postérieur des segments du métasome et de l'urosome sans denticules. U1 et U2 imparfaitement soudés dorsalement, avec deux peignes latéraux de spinules. U3 et U4 avec bord postérieur garni de spinules, ventralement et dorsalement. U5 avec quelques spinules ventrales et latérales à la base des rames furcales. Opercule anal et bord de la dépression anale avec une très fine spinulation (Pl. V, A). Rames furcales allongées, légèrement coniques, plus de trois fois et demie

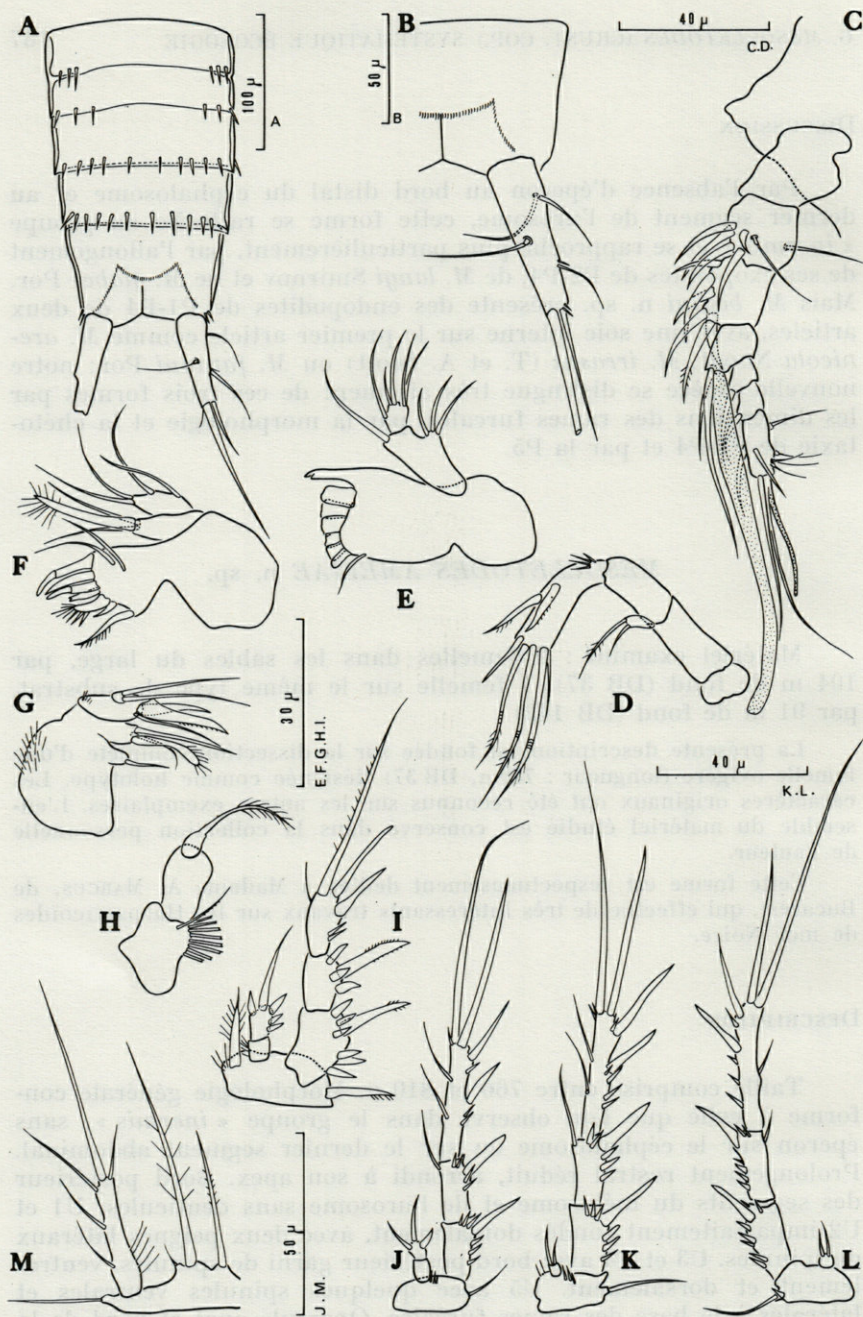


PLANCHE V

M. ameliae n. sp. A : urosome (vue dorsale). B : rame furcale. C : antennule.
 D : antenne. E : mandibule. F : maxillule. G : maxille. H : maxillipède.
 I : P1. J : P2. K : P3. L : P4. M : P5.

plus longues que larges. Soies apicales bien développées, l'externe plus courte, avec quelques rares spinules près de la base. Bord externe avec une soie fine implantée au milieu de la longueur. Face dorsale avec une soie articulée implantée au milieu de la longueur. Face ventrale avec soie articulée implantée au premier quart (Pl. V, B).

Antennule (Pl. V, C) : composée de sept articles dont les trois premiers réunis sont légèrement plus longs que les derniers. La plupart des soies portées par les antennules sont pectinées. Aesthetasques et soie accompagnatrice portés par les quatrième et dernier articles.

Antenne (Pl. V, D) : avec basis. Coxa courte. Exopodite d'un seul article armé de deux soies. Premier article de l'endopodite inerme. Second article de l'endopodite armé de trois crochets, de trois soies géniculées et d'une courte soie fine.

Mandibule (Pl. V, E) : présente une structure classique pour le genre avec une pars incisiva avec une dent bifide, une sorte de meule composée de six dents imbriquées les unes dans les autres et une soie fine. Coxa-basis allongé avec une longue soie apicale. Endopodite articulé armé de cinq soies. Exopodite réduit à un lobe du coxa-basis, avec trois soies.

Maxillule (Pl. V, F) : arthrite de la précoxa armé de sept addendes dont la plupart sont barbelés, portant deux soies de surface. Coxa allongée avec un fort addende barbelé et deux soies fines. Basis avec deux soies apicales et deux soies marginales représentant peut-être l'endopodite et l'exopodite.

Maxille (Pl. V, G) : syncoxa à deux endites dont le premier porte une soie et le second trois addendes dont un spatulé et cilié. Basis bien développé avec deux très forts crochets apicaux et une soie fine. Endopodite d'un seul article armé de deux longues soies fines.

Maxillipède (Pl. V, H) : basis court, robuste, avec une soie implantée à l'angle distal interne, et un peigne de curieuses spinules au bord interne. Endopodite court, avec un très fort crochet plumeux dans sa partie terminale.

P1-P4 (Pl. V, I, J, K, L) : basis de P1 armé aux coins interne et externe d'une forte épine barbelée. Exopodite triarticulé, sans soie interne aux deux premiers articles, avec quatre addendes au distal, dont l'interne est rudimentaire. Le distal de l'endopodite ne semble porter qu'une soie, bien que de très fortes spinules puissent être considérées comme des addendes classiques. P2 avec exopodite triarticulé et endopodite de deux articles, P3 et P4 avec

exopodite triarticulé et endopodite d'un seul article. La chétotaxie est résumée dans le tableau suivant :

		1	2	3
P1	End.	0	0.1.0	
	Exo.	0	0	1.2.1
P2	End.	0	1.1.1	
	Exo.	0	1	2.2.2
P3	End.	0.2.0		
	Exo.	0	1	2.2.2
P4	End.	0.2.0		
	Exo.	0	1	1.2.2

P5 (Pl. V, M) : baséoendopodites confluent avec lobe interne peu marqué portant trois soies inégales; l'externe est rudimentaire. Endopodite quatre fois plus long que large avec deux soies au bord externe et trois soies apicales.

DISCUSSION

Cette forme, qui se rattache au groupe « *inermis* », présente la même structure d'endopodite que *M. commixtus* Coull, ainsi qu'une chétotaxie de P1-P4 très proche. La structure des pièces buccales présente certaines analogies. *M. ameliae* n. sp. diffère de *M. commixtus* par la forme, le rapport longueur-largeur et l'implantation des soies des rames furcales et par sa P5, qui ne présente pas de soie au bord interne comme on en observe chez *M. commixtus*.

RÉPARTITION

Le genre *Mesocletodes* est généralement considéré comme un genre bathyal ou abyssal. En Méditerranée en particulier, les signalisations antérieures (POR, SOYER, 1964, 1965) concernent toutes des profondeurs inférieures à 150 m. Nos prospections montrent que le genre est également bien représenté dans les parties profondes du plateau continental de la côte catalane française, situées en dessous de la limite atteinte par la thermocline, donc dans une zone relativement sténotherme. Bien que diversifié, le genre n'est que très rarement représenté par un très grand nombre d'individus.

M. irrasus (T. et A. Scott), malgré une répartition bathymétrique plus étalée que les autres espèces du genre, présente une distribution caractéristique. Apparaissant en nombre relativement important à partir de 40 m, il montre ses densités les plus fortes entre 50 et 80 m sur des sédiments à granulométrie hétérogène, dans lesquels cependant le taux de pélites ne descend que rarement en dessous de 40 % (sous-communauté à *Enhydrosoma curvirostre*).

Dans la zone boréale, l'espèce a été récoltée entre 30 et 40 m sur de la vase ou de la vase sableuse. Parmi les citations récentes, POR (1964 b) recueille *M. irrasus* dans le Skagerak (vase ou vase sableuse, 100 à 200 m) et au large de Bergen (POR, 1965; vase, 400 m), et WELLS (1965) dans les lochs écossais (vase, 146 m). Dans la région de Banyuls, *M. irrasus*, dont nous avons déjà signalé la présence, est donc fréquent sur le plateau continental, mais également dans la plupart de nos stations profondes de 150 à 700 m de profondeur.

M. carpinei apparaît à partir de 50 m, mais sa densité est à son maximum entre 80 et 90 m, sur les vases circalittorales. Quelques exemplaires ont été récoltés dans les stations les plus envasées des sables du large. Nous l'avons également recueilli dans quatre de nos stations profondes, entre 160 et 450 m.

M. bodini apparaît également vers 50 m mais sa densité augmente à partir de 80 m dans les vases circalittorales, à forte proportion de pélites. L'espèce est également présente en quantité non négligeable sur les sables du large, notamment dans les stations les plus envasées. Par contre, nous ne l'avons pas rencontrée dans nos stations profondes.

M. monensis (I.C. Thompson), dont c'est la première signalisation sur les côtes françaises, a été rencontré en très petit nombre entre 70 et 80 m, sur des fonds situés entre les fonds détritiques envasés (sous-communauté à *E. curvirostre*) et les vases du large (sous-communauté à *E. oblongus*). L'espèce n'était pas représentée dans nos prélèvements les plus profonds.

Dans la zone boréale, *M. monensis* fréquente les fonds de vase ou de vase sableuse, entre 30 et 75 m, mais POR (1964 b) le signale dans les vases bathyales du Skagerak, par 200 m de fond. En Méditerranée, le même auteur récolte cette forme dans les vases bathyales des côtes d'Israël, par 120 et 100 m de fond (POR, 1964 a).

M. katharinae, que nous avons récolté pour la première fois dans une de nos stations profondes, était présent sur le plateau continental entre 50 et 90 m. Sa densité maximale correspond aux sédiments les plus fins entre 80 et 90 m. Depuis sa découverte, quelques exemplaires ont également été recueillis dans trois de nos stations profondes, entre 390 et 550 m.

M. ameliae est localisé en faible nombre, entre 80 et 110 m, et il n'est pas possible, actuellement, d'en définir les préférences écologiques.

RÉSUMÉ

Les prospections systématiques sur les substrats meubles du plateau continental de la côte catalane française ont permis la découverte de cinq formes appartenant au genre *Mesocletodes* Sars. Trois d'entre elles, inédites, sont décrites.

Le genre *Mesocletodes*, connu jusqu'ici dans l'étage bathyal méditerranéen, paraît bien diversifié dans les parties profondes du plateau continental.

ZUSAMMENFASSUNG

Die systematische Untersuchung der Weichböden auf dem Kontinentalschelf der französisch-katalanischen Küste hat zur Entdeckung von fünf Arten der Gattung *Mesocletodes* Sars geführt. Drei sind neu; sie werden hier beschrieben.

Die Gattung *Mesocletodes*, die bisher aus dem Bathyal des Mittelmeers bekannt ist, scheint in den tieferen Teilen des Schelfs stark diversifiziert zu sein.

BIBLIOGRAPHIE

- POR, F. D., 1964 a. A study of the Levantine and Pontic Harpacticoida (Copepoda Crustacea). *Zool. Verh. Leiden*, **64** : 1-128.
- POR, F. D., 1964 b. Les Harpacticoides (Copepoda Crustacea) des fonds meubles du Skagerak. *Cah. Biol. mar.*, **3** : 233-270.
- POR, F. D., 1965. Harpacticoida (Copepoda Crustacea) from muddy bottoms near Bergen. *Sarsia*, **21** : 1-16.
- SOYER, J., 1964. Copépodes harpacticoides de l'étage bathyal de la région de Banyuls-sur-Mer. V. Cletodidae T. Scott. *Vie Milieu*, **15** (3) : 573-643.
- SOYER, J., 1965. Sur la famille des Cletodidae T. Scott (Copepoda Harpacticoida) dans l'étage bathyal de Banyuls-sur-Mer. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, **18** (2) : 163-166.

SOYER, J., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea). *Vie Milieu*, **21** (2B) : 337-511.

WELLS, J. B. J., 1965. Copepoda (Crustacea) from the Meiobenthos of some Scottish marine sub-littoral muds. *Proc. R. Soc. Edinb.*, B, **69** (1-1) : 1-33.

Reçu le 2 mai 1975.

SUTER, J. 1970. Biologie des plantes. In: Les plantes de la zone
 alpine française. III. Les peuplements de Coprosma
 codon (France). In: *Annales de l'Institut de Botanique*
 de l'Université de Strasbourg, tome 16, fascicule 1, p. 1-33.

Reçu le 2 mai 1975

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des feuilles numérotées ne doivent pas excéder 20 pages, et seront présentés, en double exemplaire, sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Un sommaire en anglais doit figurer en début du texte, et deux résumés, l'un en français, l'autre en allemand à la fin du texte. Dans le cas d'un article en langue étrangère, un résumé sera dans la langue de l'article, l'autre en français. Ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177). Un titre courant (45 signes et espaces), pour haut de page doit être fourni.

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. & L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163.

PRUVOT, G., 1895 a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, 3 (3) : 629-658.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales.

2) ILLUSTRATIONS.

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le nombre des Tableaux et Figures doit être réduit au maximum.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART.

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs qui doivent retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

Cinquante tirés à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXV

YEAR 1975

PART 1-B

CONTENTS

Gertraud KRAPP-SCHICKEL & Franz KRAPP. Some features of the ecology of Amphipods and Pycnogonids from an island in the North Adriatic.	1
F. LAFARGUE & A. TURSÌ. Contribution to the knowledge of the Didemnidae (Compound Ascidiaceans) of the coasts of Puglia (Ionian sea and Adriatic)	33
Guy CAHET. Energy transfer in the sedimentary environment. The case of sulphate-reducers. II. Syntrophic relations between different types of microflora	49
M. PANOUSE, G. JACQUES & C. RAZOULS. Climatological data and surface hydrology at Banyuls-sur-Mer (Gulf of Lion), 1973	67
M. PANOUSE, G. JACQUES & J. NEVEUX. The hydrology in the neritic area of Banyuls-sur-Mer (Gulf of Lion), 1973	77
J. NEVEUX, M. FIALA, G. JACQUES & M. PANOUSE. The phytoplankton and the particulate material at Banyuls-sur-Mer (Gulf of Lion), 1973	85
Claude RAZOULS. Estimation of the total production of planktonic copepods in the neritic area of the Gulf of Lion (Banyuls-sur-Mer); annual variations of the biomass and calculation of the rate of production	99
Michel BHAUD. Relation between time of reproduction, biogeography and vertical distribution. — A peculiar example: <i>Spiochaetopterus costarum</i> (Polychaetous Annelid)	123
F. GADEL. Distribution of the organic matter of the catalan continental shelf: Carbon and Nitrogen	141
Jacques SOYER. Contribution to the study of the Harpacticoid copepods of the Western Mediterranean. 13. The genus <i>Mesocletodes</i> Sars (Cletodidae, T. Scott). Systematics, Ecology	157

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly