

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXV

ANNÉE 1975

FASCICULE 2 - B

SOMMAIRE

M. AMANIEU, B. BALEUX, O. GUELORGET et P. MICHEL. Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (malaigue) dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault)	175
Guy CAHET. Processus d'oxydation du soufre dans quelques sédiments du I. Hydrologie, sels nutritifs, chlorophylle	205
P. NIVAL, G. MALARA et R. CHARRA. Evolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971). Golfe du Lion. Conséquences biogéochimiques	231
Michel BHAUD. La campagne Hydromed II du N.O. Jean Charcot. Larves d'Annélides polychètes et problèmes océanographiques connexes	261
J. LE RUYET-PERSON, C. RAZOULS et S. RAZOULS. Biologie comparée entre espèces vicariantes et communes de Copépodes dans un écosystème néritique en Méditerranée et en Manche	283
Jean-Yves BODIOU. Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea) des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. I. Description de la communauté.	313
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée occidentale. 14. Le genre <i>Paranannopus</i> Lang (Cletodidae, T. Scott). Systématique, écologie	331
J.M. AMOUROUX, M. REVAULT D'ALLONNES et C. ROUAULT. Sur la mesure directe du débit de filtration chez les Mollusques lamelibranches.	339
<i>Analyse d'ouvrage</i>	347

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.L., 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 2 - B

SOMMAIRE

M. AMANIEU, B. BALEUX, O. GUELORGET et P. MICHEL. Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (malaigue) dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault)	175
Guy CAHET. Processus d'oxydation du soufre dans quelques sédiments du I. Hydrologie, sels nutritifs, chlorophylle	205
P. NIVAL, G. MALARA et R. CHARRA. Evolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971). Golfe du Lion. Conséquences biogéochimiques	231
Michel BHAUD. La campagne Hydromed II du N.O. Jean Charcot. Larves d'Annélides polychètes et problèmes océanographiques connexes	261
J. LE RUYET-PERSON, C. RAZOULS et S. RAZOULS. Biologie comparée entre espèces vicariantes et communes de Copépodes dans un écosystème néritique en Méditerranée et en Manche	283
Jean-Yves BODIU. Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea) des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. I. Description de la communauté. 313	
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée occidentale. 14. Le genre <i>Paranannopus</i> Lang (Cletodidae, T. Scott). Systématique, écologie	331
J.M. AMOUROUX, M. REVAULT D'ALLONNES et C. ROUAULT. Sur la mesure directe du débit de filtration chez les Mollusques lamellibranches. 339	
<i>Analyse d'ouvrage</i>	347

MASSON



Publication bimestrielle

**ÉTUDE BIOLOGIQUE ET HYDROLOGIQUE
D'UNE CRISE DYSTROPHIQUE (MALAIGUE)
DANS L'ÉTANG DU PRÉVOST
A PALAVAS (HÉRAULT)**

par M. AMANIEU, B. BALEUX, O. GUELORGET & P. MICHEL

*Laboratoire d'Hydrobiologie
Université des Sciences et Techniques du Languedoc
Place Eugène-Bataillon
34060 Montpellier Cedex - France*

ABSTRACT

The Prévost, a small littoral pond of the type closest to the sea, situated to the south of Montpellier, has an area of about 380 ha. A "grau" connects it to the sea, a canal to the ponds next closest to the sea and also a small side canal to the Lez, a small coastal river which carries waste water from Montpellier. The pond is about 1 m deep; its north-western bank is muddy sand and its south-east bank is sand. The currents are weak, especially in the summer, and are caused by winds rather than by tides.

During August 1974, several dystrophic crises or "malaigues" were observed and studied from hydrological as well as bacteriological points of view. Each crisis is accompanied by an increase in temperature, in salinity and bicarbonate, as well as by fall in pH and dissolved oxygen tension. From a bacteriological view point, despite the difficulties of interpretations due to heterogenous distributions, there is an increase in bacterial density preceding the crisis which is followed by a marked fall.

INTRODUCTION

La présente étude a été entreprise en vue d'analyser les événements séquentiels, d'ordre hydrologique et microbiologique, qui précèdent puis accompagnent les crises dystrophiques graves, généralement estivales, connues sous le nom de « malaïgues » (mauvaises eaux), que l'on observe fréquemment dans les étangs littoraux péri-méditerranéens.

Nous l'articulerons en trois parties, la première décrivant l'étang, la seconde le suivi hydrologique réalisé pendant l'été et notamment pendant les malaïgues d'août, la troisième enfin donnant l'évolution, au cours de la même époque, des densités de bactéries hétérotrophes aérobies et des germes témoins de pollution fécale, *Escherichia coli* et coliformes, streptocoques fécaux et *Clostridium sulfitoréducteurs*.

I. — L'ÉTANG DU PRÉVOST

1.1. SITUATION.

L'étang du Prévost est un petit étang méditerranéen de première ligne situé entre la ville de Palavas-les-Flots à l'est et le site de Maguelone à l'ouest. Il est entouré :

- au NE par l'étang du Grec dont il est séparé par le Lez canalisé;
- au NW par l'étang de l'Arnel dont il est séparé par le canal du Rhône à Sète;
- au SW par l'étang de Pierre Blanche dont il est séparé par l'îlot de Maguelone;
- au S par la Méditerranée dont il est séparé par le cordon littoral;

Il communique :

- directement avec la Méditerranée par le grau du Prévost,
- avec l'Arnel par l'intermédiaire du canal du Rhône à Sète au niveau des « Pontils » ou pont de l'Arnel, presque vis-à-vis du grau,
- avec le Lez par une « canalette » peu profonde sur le flanc ouest de Palavas.

De forme grossièrement rectangulaire, large au plus de 2 km, et long au plus de 4,5 km, envahi sur son flanc sud par des sansouires émergées, son plan d'eau couvre environ 380 hectares.

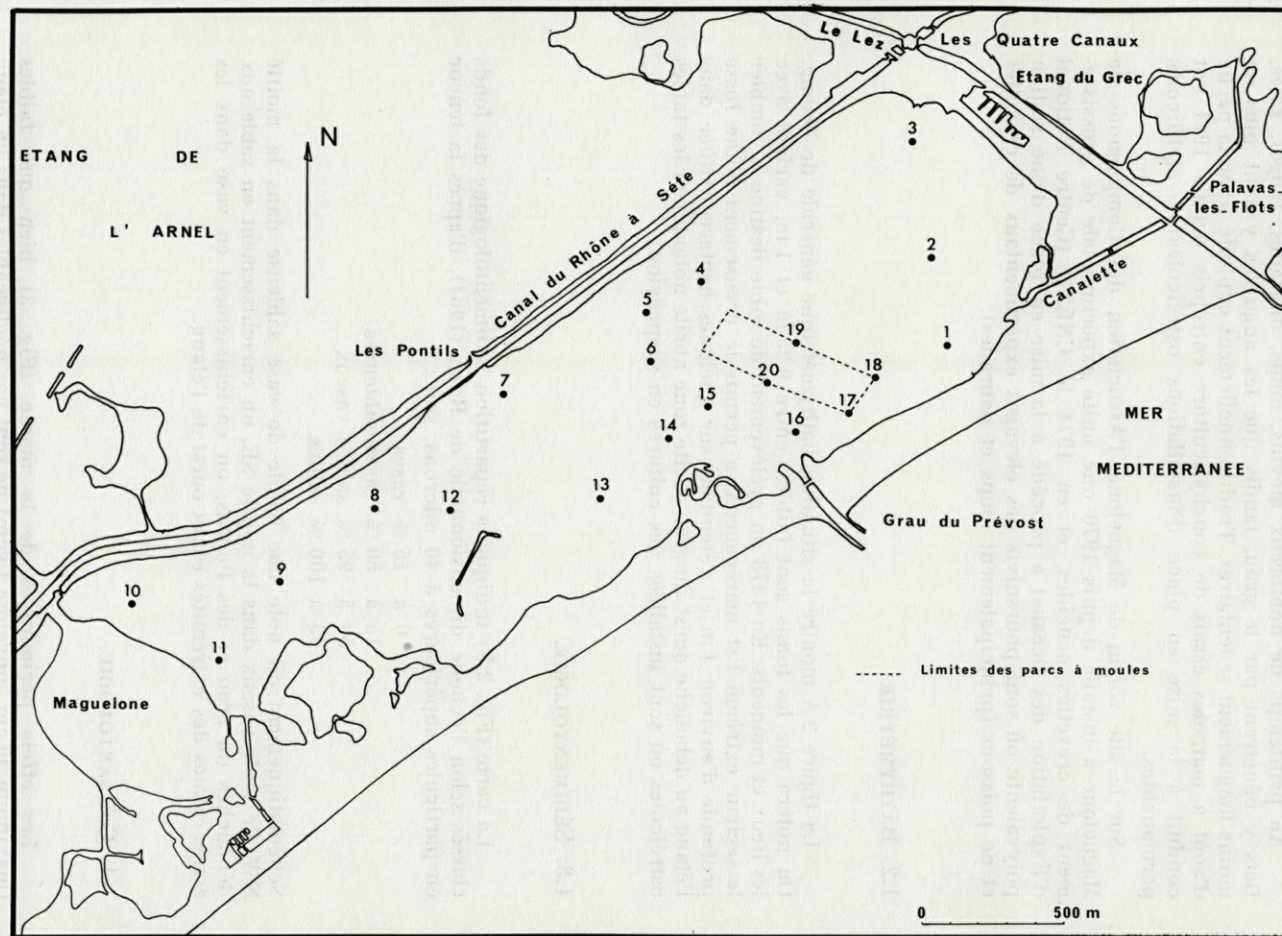


FIG. 1. — Etang du Prévost : répartition des stations d'étude.

Au printemps de nombreux alevins, lousps, daurades, muges, soles, flets y pénètrent par le grau, tandis que les anguilles y sont plus ou moins longuement sédentaires. Traditionnellement exploité pour la pêche d'août à mai, des essais de conchyliculture entrepris depuis 1971 ont conduit à la mise en place d'installations ostréicoles et mytilicoles permanentes.

Sur le site voisin de Maguelone, l'Association des Compagnons de Maguelone a installé depuis 1970 une unité expérimentale de grossissement de crevettes pénéides, et en 1974 le CNEXO (Centre National d'Exploitation des Océans) a procédé à la mise en place d'une station polyvalente où sont poursuivis des élevages expérimentaux de crevettes et de poissons (principalement lousps et daurades).

1.2. BATHYMÉTRIE.

La figure 2 A montre la situation bathymétrique générale de l'étang. On notera que les fonds sont faibles, entre 0,25 m et 1 m, variant avec les lieux et moments. En 1973 un prélèvement de sable destiné à combler le secteur extrême Est marécageux, a permis le creusement d'une fosse profonde d'environ 4 m et s'étendant sur quelques hectares, située dans l'étang au débouché ouest du grau. Cette zone abrite notamment les tables ostréicoles où sont installées des cultures en suspension.

1.3. SÉDIMENTOLOGIE.

La carte (Fig. 2 B) indique la répartition sédimentologique des fonds classés selon l'échelle dimensionnelle de Roux (1964), d'après la teneur en particules supérieures à 40 microns, soit :

- 0 à 15 % vases
- 15 à 50 % vases sableuses
- 50 à 95 % sables vaseux
- 95 à 100 % sables.

Schématiquement on note une bande de vase sableuse dans la moitié NW, de sable vaseux dans la moitié SE, un enrichissement en sable aux débouchés du grau et des Pontils, un enrichissement en vase dans les zones calmes des extrémités est et ouest de l'étang.

1.4. COURANTOLOGIE.

Les effets périodiques de la marée (Fig. 3) bien que faibles (maximum 30 cm, moyenne 15 cm) ne sont pas négligeables dans un étang

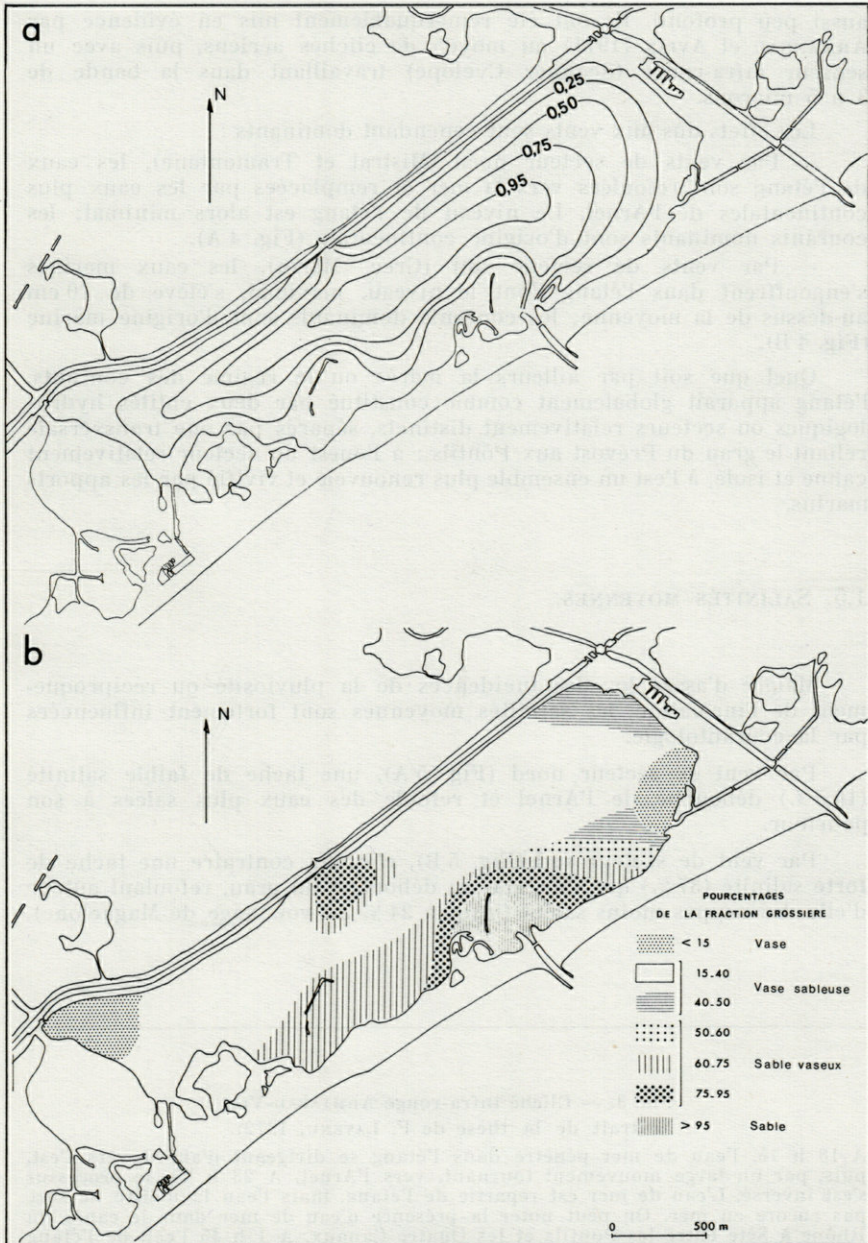


FIG. 2. — A : carte bathymétrique (isobathes exprimées en mètres);
 B : répartition des sédiments.

aussi peu profond. Ils ont été remarquablement mis en évidence par ARMANGAU et AVIAS (1971) au moyen de clichés aériens, puis avec un senseur infra-rouge (Scanner Cyclope) travaillant dans la bande de 3 à 5 microns.

Les effets dûs aux vents sont cependant dominants :

— Par vents de secteur nord (Mistral et Tramontane), les eaux de l'étang sont refoulées vers la mer et remplacées par les eaux plus continentales de l'Arnel. Le niveau de l'étang est alors minimal; les courants dominants sont d'origine continentale (Fig. 4 A).

— Par vents de secteur sud (Grec, Marin), les eaux marines s'engouffrent dans l'étang dont le niveau, maximal, s'élève de 40 cm au-dessus de la moyenne; les courants dominants sont d'origine marine (Fig. 4 B).

Quel que soit par ailleurs la marée ou le régime des courants, l'étang apparaît globalement comme constitué par deux entités hydrologiques ou secteurs relativement distincts, séparés par une transversale reliant le grau du Prévost aux Pontils : à l'ouest un secteur relativement calme et isolé, à l'est un ensemble plus renouvelé et vivifié par les apports marins.

1.5. SALINITÉS MOYENNES.

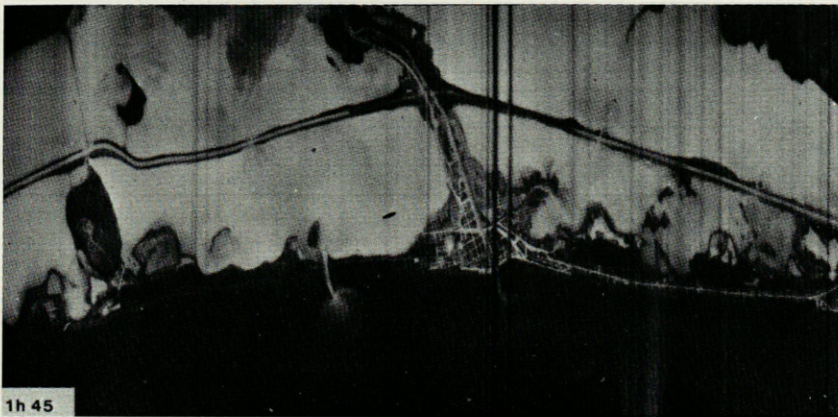
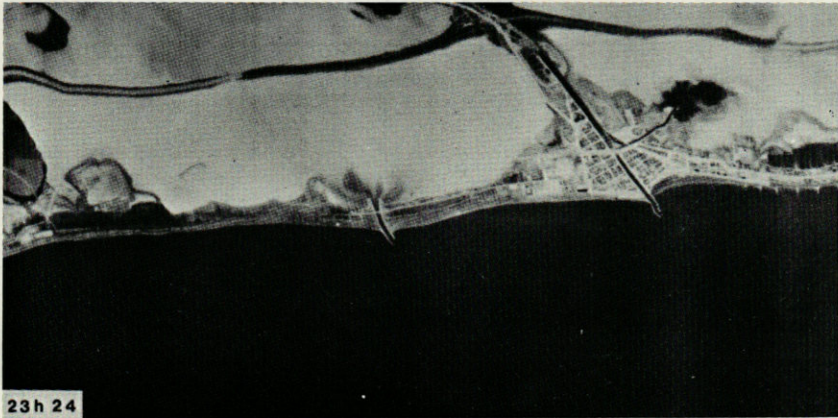
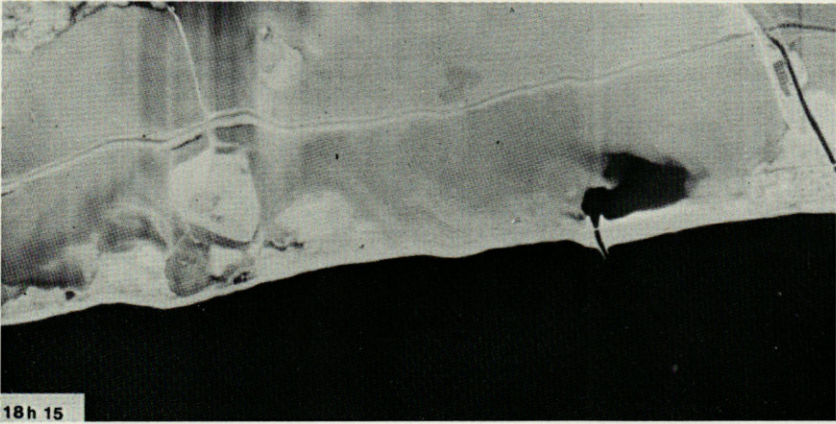
Malgré d'assez lourdes incidences de la pluviosité ou réciproquement de l'insolation, les salinités moyennes sont fortement influencées par la courantologie.

Par vent de secteur nord (Fig. 5 A), une tache de faible salinité (16,5 ‰) débouche de l'Arnel et refoule des eaux plus salées à son pourtour.

Par vent de secteur sud (Fig. 5 B), c'est au contraire une tache de forte salinité (37 ‰) qui s'installe au débouché du grau, refoulant autour d'elle des nappes moins salées (jusqu'à 24 ‰ au voisinage de Maguelone).

FIG. 3. — Cliché infra-rouge ARMANGAU-VIAS
(extrait de la thèse de F. LAVENU, 1972).

A 18 h 15, l'eau de mer pénètre dans l'étang se dirigeant d'abord vers l'est, puis, par un large mouvement tournant, vers l'Arnel. A 23 h 24, le processus s'est inversé. L'eau de mer est repartie de l'étang, mais l'eau lagunaire ne sort pas encore en mer. On peut noter la présence d'eau de mer dans le canal du Rhône à Sète entre les Pontils et les Quatre Canaux. A 1 h 45 l'eau de l'étang sort en mer et l'eau de l'Arnel coule dans le Prévost. Dans l'Arnel, on note l'arrivée des eaux douces issues des ruisseaux de la côte nord. L'écoulement de ces eaux est bloqué lors du flux de marée.



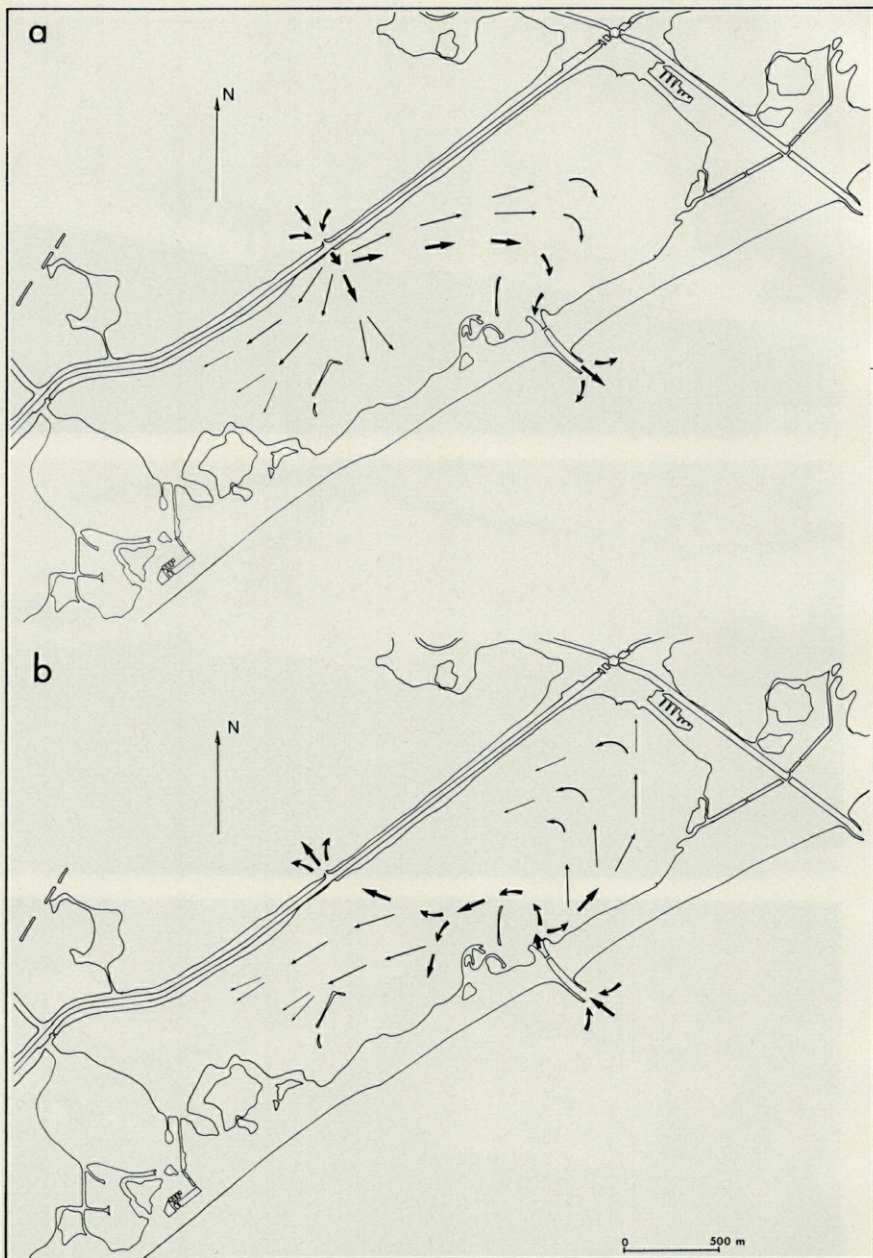


FIG. 4. — A : trajet des courants d'origine continentale; B : trajet des courants d'origine marine (l'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'intensité du courant).

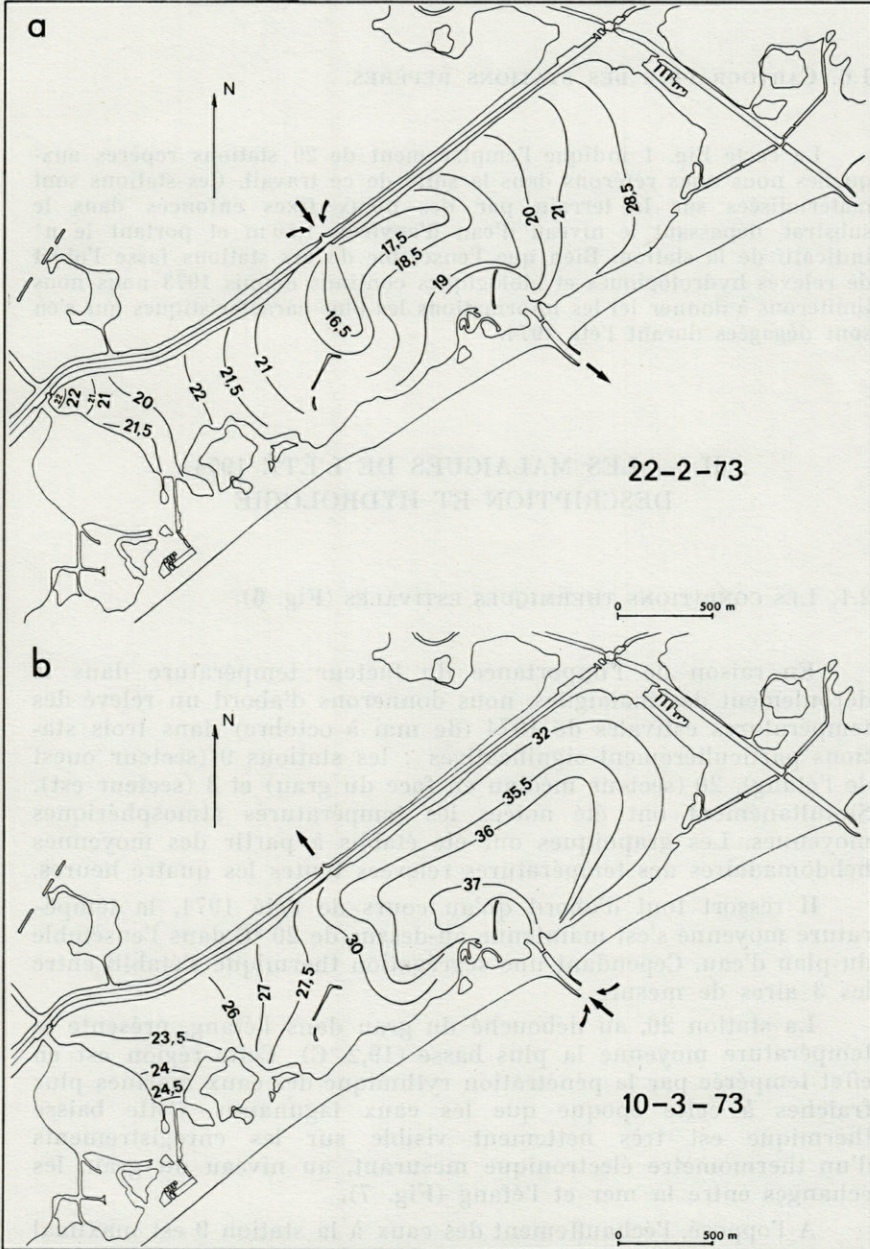


FIG. 5. — A : répartition des isohalines par vent de secteur nord (salinités exprimées en ‰); B : répartition des isohalines lors du flux et par vent de secteur sud.

1.6. CARTOGRAPHIE DES STATIONS REPÈRES.

La carte Fig. 1 indique l'emplacement de 20 stations repères auxquelles nous nous référons dans la suite de ce travail. Ces stations sont matérialisées sur le terrain par des pieux fixes enfoncés dans le substrat, dépassant le niveau d'eau d'environ 1,50 m et portant le n° indicatif de la station. Bien que l'ensemble de ces stations fasse l'objet de relevés hydrologiques et biologiques continus depuis 1973 nous nous limiterons à donner ici les informations les plus caractéristiques qui s'en sont dégagées durant l'été 1974.

II. — LES MALAIGUES DE L'ÉTÉ 1974. DESCRIPTION ET HYDROLOGIE

2.1. LES CONDITIONS THERMIQUES ESTIVALES (Fig. 6).

En raison de l'importance du facteur température dans le déroulement des malaïgues, nous donnerons d'abord un relevé des températures estivales de 1974 (de mai à octobre) dans trois stations particulièrement significatives : les stations 9 (secteur ouest de l'étang), 20 (secteur médian en face du grau) et 3 (secteur est). Simultanément ont été notées les températures atmosphériques moyennes. Les graphiques ont été établis à partir des moyennes hebdomadaires des températures relevées toutes les quatre heures.

Il ressort tout d'abord qu'au cours de l'été 1974, la température moyenne s'est maintenue au-dessus de 20 °C dans l'ensemble du plan d'eau. Cependant une ségrégation thermique s'établit entre les 3 aires de mesure.

La station 20, au débouché du grau dans l'étang, présente la température moyenne la plus basse (19,2 °C). Cette région est en effet tempérée par la pénétration rythmique des eaux marines plus fraîches à cette époque que les eaux lagunaires. Cette baisse thermique est très nettement visible sur les enregistrements d'un thermomètre électronique mesurant, au niveau du grau, les échanges entre la mer et l'étang (Fig. 7).

A l'opposé, l'échauffement des eaux à la station 9 est maximal avec une température moyenne de 22,3 °C. Cette zone, à l'abri de tout mouvement, est occupée par des eaux plus ou moins stagnantes.

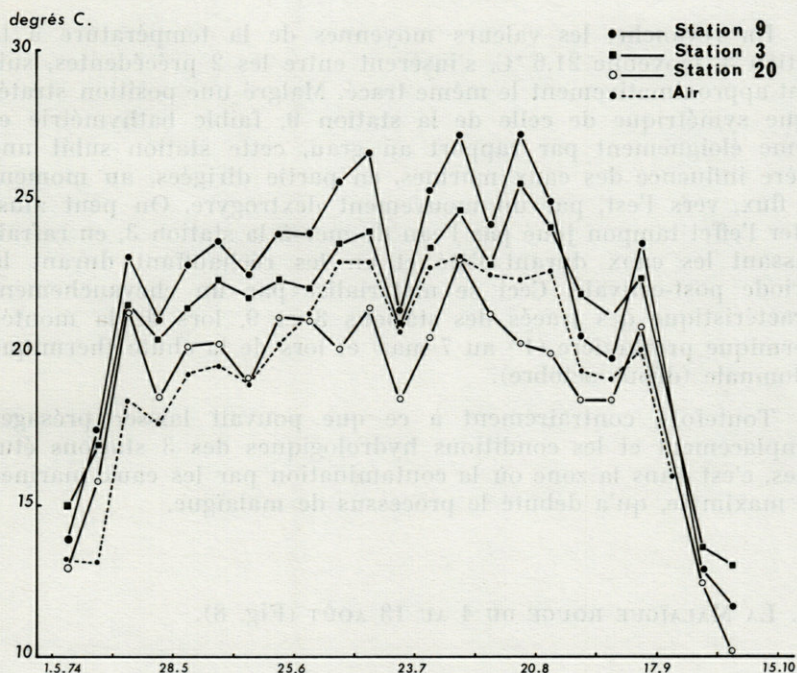


FIG. 6. — Etang du Prévost, été 1974. Températures moyennes des eaux de surface aux stations 3, 9 et 20. Comparaison avec la température atmosphérique.

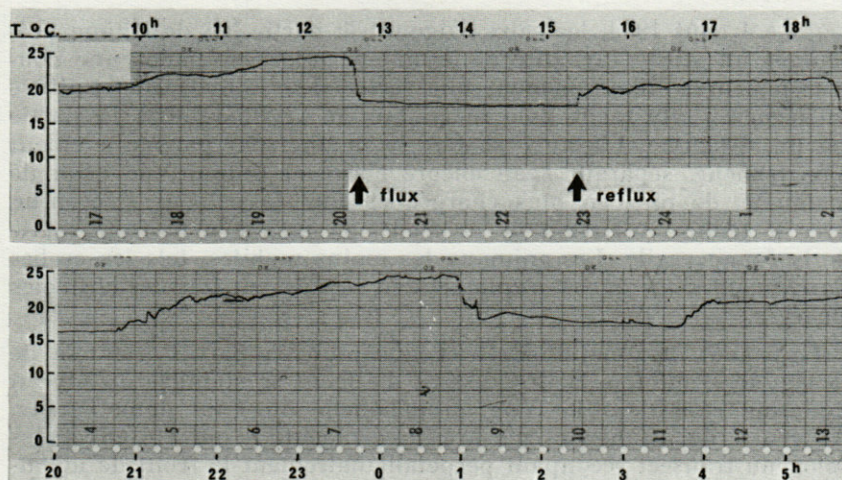


FIG. 7. — Etang du Prévost, 19 mai 1974. Enregistrement des températures des eaux superficielles au débouché du grau de l'étang. Noter le refroidissement brusque lors du flux de la marée, le réchauffement lors du jusant (thermomètre électronique à sonde de platine).

En revanche, les valeurs moyennes de la température à la station 3, moyenne 21,6 °C, s'insèrent entre les 2 précédentes, suivant approximativement le même tracé. Malgré une position stratégique symétrique de celle de la station 9, faible bathymétrie et même éloignement par rapport au grau, cette station subit une légère influence des eaux marines, en partie dirigées, au moment du flux, vers l'est, par un mouvement dextrogyre. On peut ainsi noter l'effet tampon joué par l'eau de mer à la station 3, en rafraîchissant les eaux durant l'été et en les réchauffant durant la période post-estivale. Ceci se matérialise par un chevauchement caractéristique des tracés des stations 3 et 9, lors de la montée thermique printanière (1^{er} au 7 mai) et lors de la chute thermique automnale (début octobre).

Toutefois, contrairement à ce que pouvait laisser présager l'emplacement et les conditions hydrologiques des 3 stations étudiées, c'est dans la zone où la contamination par les eaux marines est maximale, qu'a débuté le processus de malaïgue.

2.2. LA MALAÏGUE ROUGE DU 4 AU 13 AOÛT (Fig. 8).

2.2.1. Naissance du phénomène.

Le 4 août 1974, les eaux baignant la partie NE de l'étang présentent une forte turbidité et prennent progressivement une couleur pourpre. Simultanément une forte odeur d'hydrogène sulfuré se dégage. Cette tache colorée contamine régulièrement la partie est de la lagune. L'avance se fait selon un front particulièrement bien tranché, séparant l'eau encore claire et limpide, de l'eau de malaïgue, de plus en plus chargée et dont la couleur s'accroît avec le temps. A l'avant de ce front, on assiste à la fuite totale de la faune vagile. Les animaux les moins mobiles, tels les crabes *Carcinus mediterraneus*, s'amassent en surface sur tous les obstacles émergés.

Le 5 août, la zone sinistrée occupe toute la partie orientale de la lagune. Toutefois la progression du front se stabilise au niveau du grau, épargnant la zone au débouché du grau dans l'étang. Au centre de l'étang des mesures hydrologiques ont été effectuées selon un transect recoupant perpendiculairement le front de malaïgue. Les résultats font ressortir une augmentation très nette de la salinité et de la température et une chute concomitante du pH et de la teneur en oxygène dissous dans l'aire polluée (Fig. 9).

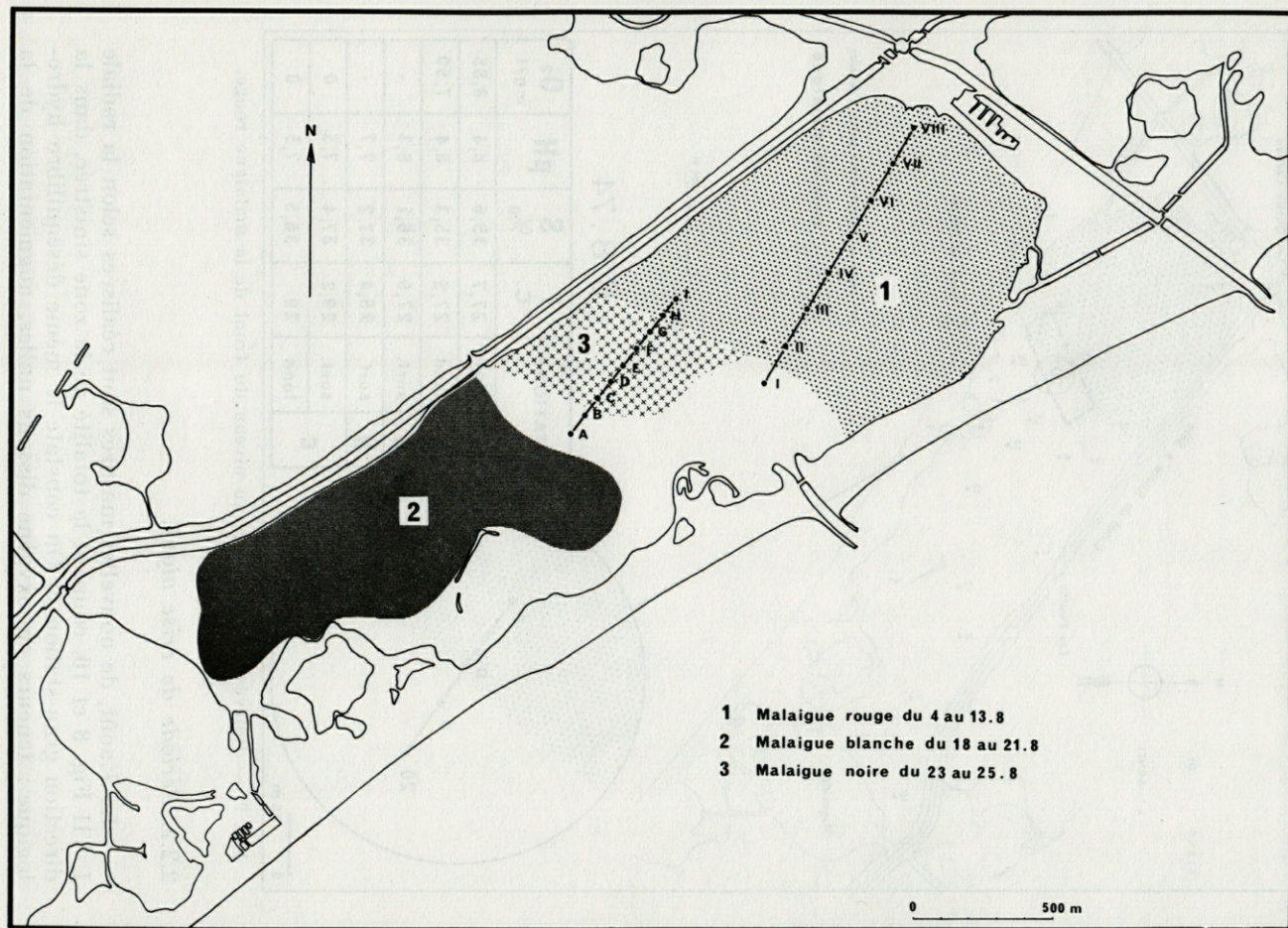


FIG. 8. — Carte des malaïgues au cours de l'été 1974.

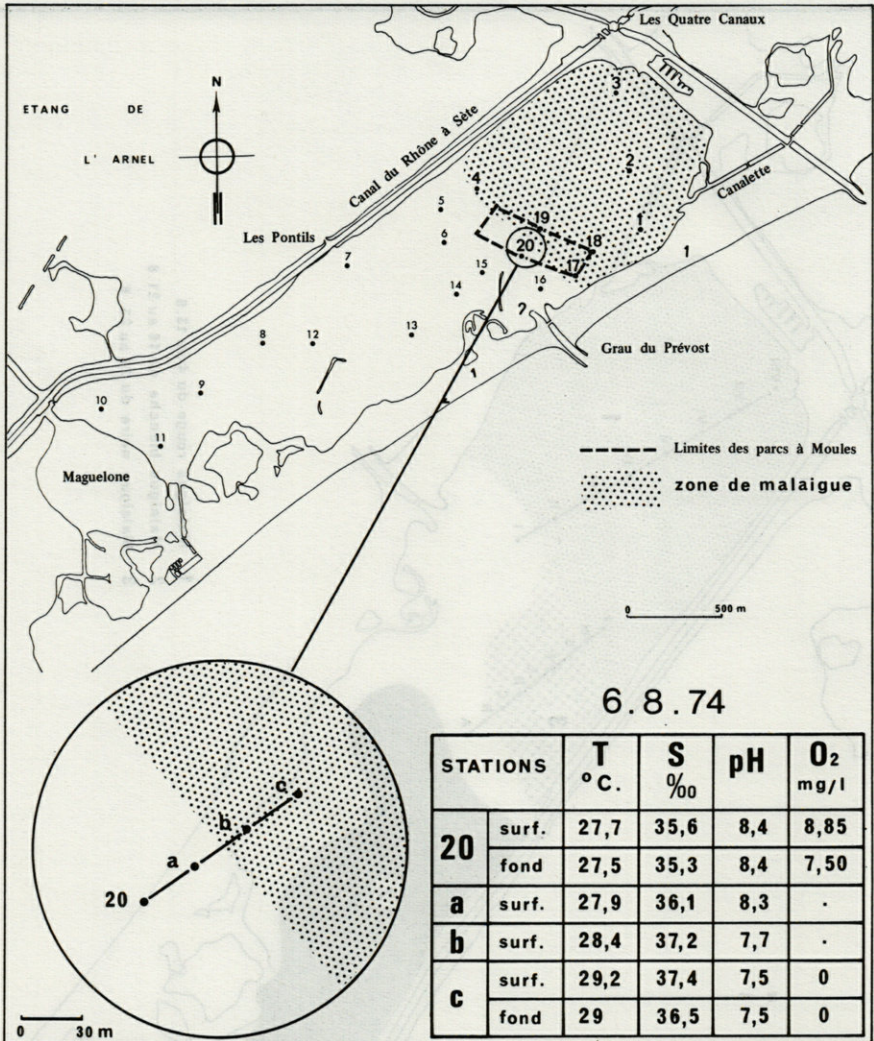


Fig. 9. — Relevés hydrologiques au niveau du front de la malaïque rouge.

2.2.2. Période de crise aiguë.

Le 7 août, de nouvelles mesures sont réalisées selon la radiale I, VII Fig. 8 et 10, coupant la totalité de la zone sinistrée, dans la direction grau-station 3. On constate le même déséquilibre hydrologique : teneurs en oxygène dissous nulles, augmentation de la

salinité et de la température, diminution graduelle du pH, lorsque l'on s'éloigne de la périphérie vers le centre de la zone de malaïgue. Une aire restreinte, aux abords de la station 3, présente une salinité maximale (38 ‰) et un pH minimal 7,18, ce qui peut la définir comme l'épicentre de la malaïgue.

A cette période, la phase dystrophique semble parvenue à son paroxysme.

2.2.3. *Evolution du phénomène.*

Le 11 août (Fig. 10), une dernière série de mesures selon la même radiale, montre une légère amélioration de la situation. Cependant le pH reste bas, atteignant encore la valeur de 7,3 au noeud de malaïgue, qui s'est un peu déplacée vers l'ouest. Parallèlement, la teneur en bicarbonates augmente régulièrement de la périphérie vers l'épicentre où elle atteint la valeur maximale de 4,50 meq.

A l'extrême ouest de la lagune, au voisinage de la station 3, la reprise des conditions normales semble s'amorcer, puisque le pH tend à remonter jusqu'à 7,7. Simultanément, on observe une légère remise en mouvement des masses d'eau au centre de la zone polluée. Ce courant en provenance des Pontils, se traduit par une baisse de salinité de 1 ‰ et un relèvement du pH. Dès lors la reprise des courants entraîne les eaux polluées qui sont progressivement évacuées en mer par le grau.

2.2.4. *Dissipation du phénomène.*

Le 13 août au matin (Fig. 10), l'apparition d'un mistral (18 m/s) achève l'évacuation des eaux rouges. Ce lessivage provoque un éclaircissement des eaux, laissant apparaître un fond rendu noirâtre par la décomposition sur place des macrophytes.

Le retour à des conditions subnormales se précise alors. La valeur minimale du pH, remonté à 7,6, se déplace progressivement vers le grau, coïncidant avec l'écoulement vers la mer des eaux polluées, mises en mouvement sous l'action du mistral.

2.3. LA MALAÏGUE BLANCHE DU 18 AU 21 AOÛT 1974 (Fig. 8 et Fig. 11 A et B, à 13).

Dès la dissipation totale des eaux rouges, une nouvelle malaïgue s'amorce au voisinage de la station 12. A l'opposé du phéno-

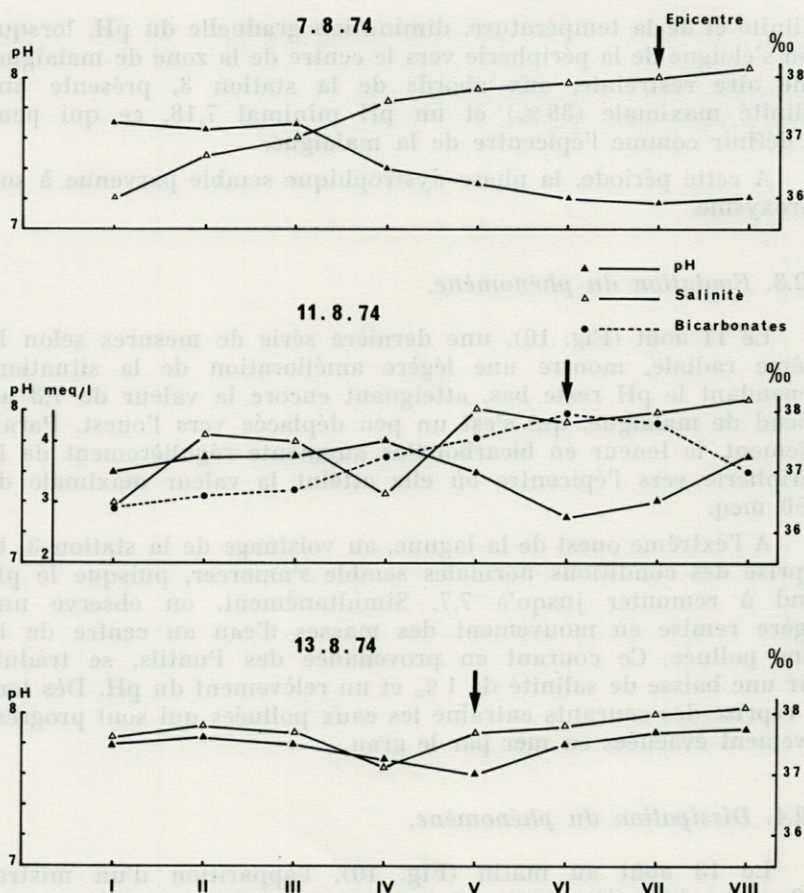


FIG. 10. — Malaïgue rouge. Relevés hydrologiques du 7 au 13 août.

mène précédent, les eaux prennent ici une couleur laiteuse. S'étendant de proche en proche à la totalité de la partie ouest de l'étang, les eaux blanches se stabilisent, à l'est, à la verticale des Pontils, selon une limite très tranchée qui les sépare des eaux orientales. Celles-ci prennent alors à cette époque une couleur verte très prononcée, laissant présager une charge phytoplanctonique élevée. Ce bloom estival résulte de la reminéralisation des éléments organiques provenant de la décomposition bactérienne des biomasses végétales et animales à la suite de la malaïgue rouge.

Des séries de mesures hydrologiques réparties sur l'ensemble du plan d'eau permettent là encore d'individualiser plus préci-

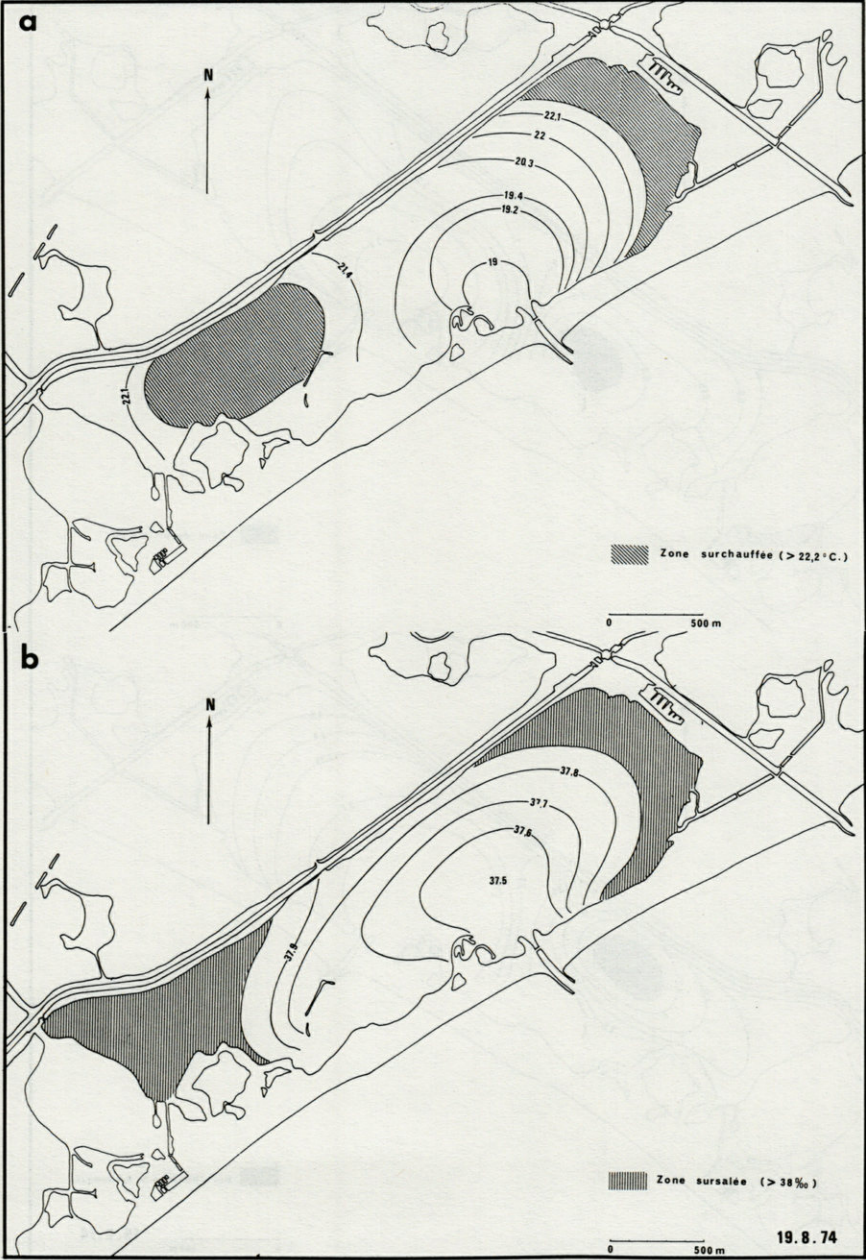


FIG. 11. — A : température en degrés Centigrades; B : salinité en ‰.

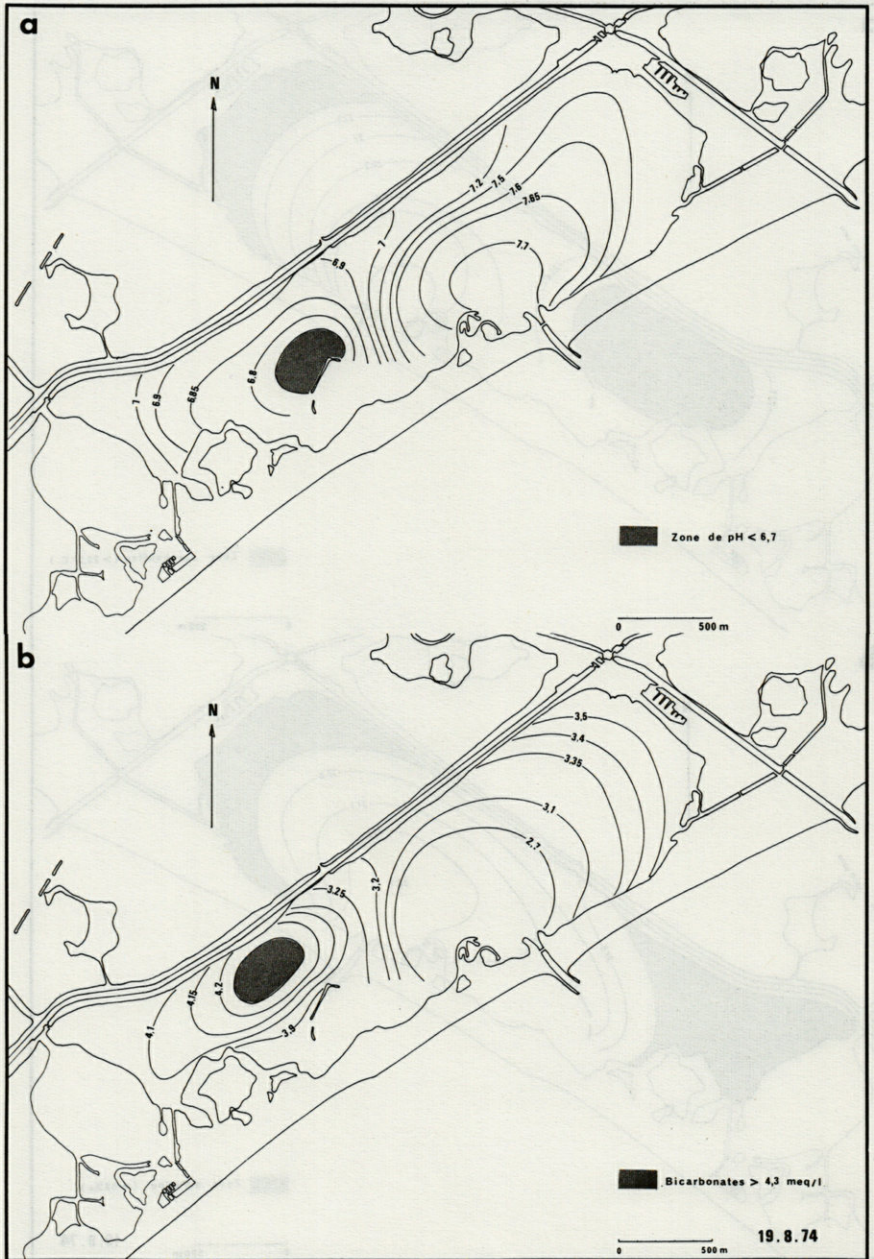


FIG. 12. — A : pH; B : bicarbonate en meq/l.

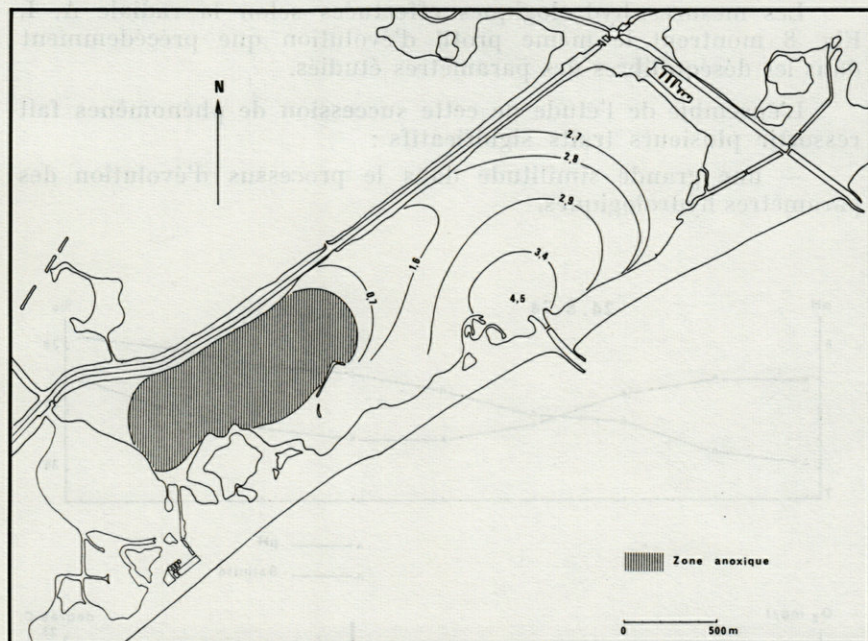


FIG. 13. — Oxygène dissous en mg/l, le 19 août 1975.

sément le point de départ de cette nouvelle crise dystrophique. La zone englobant la station 12 apparaît comme l'aire originelle de cette malaïgue, caractérisée par une température (Fig. 11 A) et une salinité (Fig. 11 B) élevées, un pH bas (Fig. 12 A), un taux de bicarbonate élevé (Fig. 12 B) et un taux d'oxygène dissous nul (Fig. 13).

Comme précédemment, le vent, ici une forte tramontane, a été le facteur de dissipation du phénomène, repoussant les eaux malades vers la mer.

2.4. LA MALAÏGUE NOIRE DU 23 AU 25 AOÛT (Fig. 8 et 14).

Enfin, dès le 23 août, la partie encore indemne à l'aplomb nord du grau, est à son tour atteinte par la malaïgue (Fig. 8). Cette nouvelle et dernière crise dystrophique de l'été 1974 se caractérise par la teinte noirâtre que prennent alors les eaux.

Les mesures hydrologiques effectuées selon la radiale A, I, Fig. 8 montrent le même profil d'évolution que précédemment dans les déséquilibres des paramètres étudiés.

L'ensemble de l'étude de cette succession de phénomènes fait ressortir plusieurs traits significatifs :

— une grande similitude dans le processus d'évolution des paramètres hydrologiques,

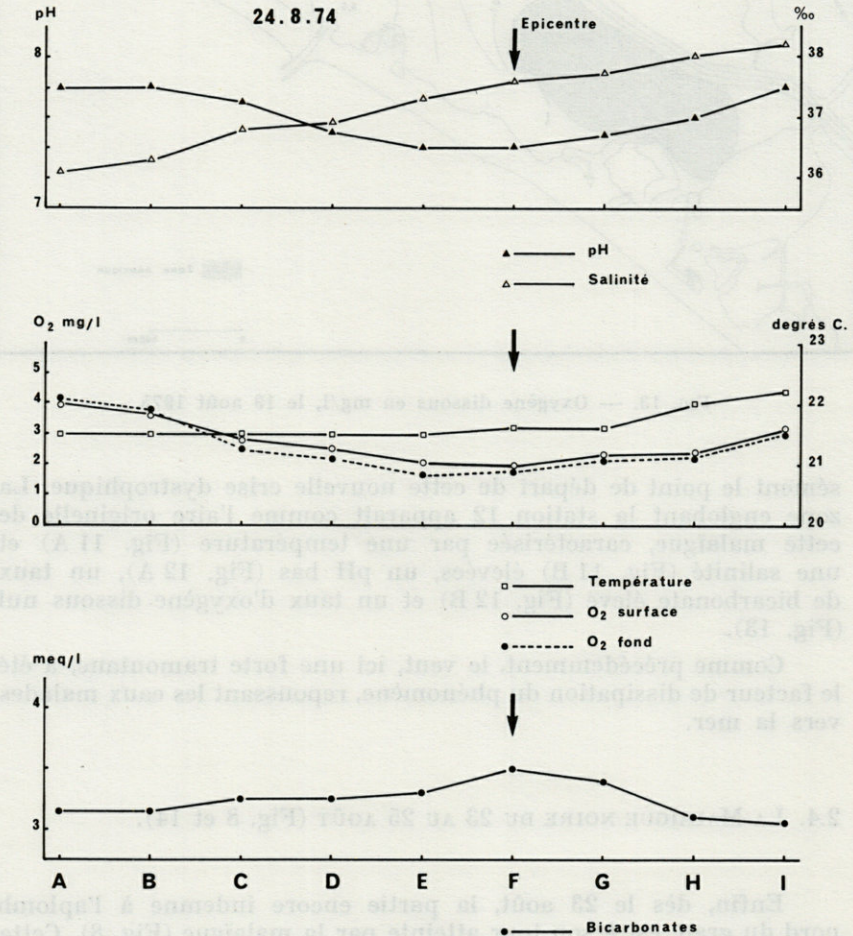


FIG. 14. — Relevés hydrologiques lors de la malaïgue noire.

— une chute thermique liée à un facteur météorologique tel que le vent, dans les trois cas considérés, enrayer les malaïgues,

— une zone atteinte par une malaïgue au cours d'un même été, semble immunisée contre une éventuelle rechute. En effet les trois aires successivement touchées sont limitrophes et ne se superposent pas,

— dans les trois cas les conséquences biologiques sont évidemment désastreuses. La partie des parcs installée à l'est de la lagune, en eau peu profonde, a subi cet été de sévères pertes représentant 40 % environ du stock d'huîtres et de moules élevées en culture horizontale.

Par ailleurs, l'évaluation quantitative des peuplements benthiques en cours d'étude, montre une disparition quasi complète de la macrofaune endogée et épigée en plein été (cas des stations 3, 11 et 15). Les populations de Cardiidés et de Vénéridés, ces derniers exploitables commercialement, ont été fortement décimées.

2.5. CONCLUSIONS.

Le cycle métabolique d'un étang côtier, tel l'étang du Prévost, passe par une période estivale caractérisée par une phase eutrophique, puis éventuellement dystrophique.

En période préestivale, l'apport de sels minéraux est complété par d'importantes quantités de matières organiques terrigènes, véhiculées par les eaux usées des villes. Ces dernières, dans le cas de la lagune considérée, proviennent de Montpellier et trouvent, par l'intermédiaire du Lez canalisé, un aboutissement naturel dans l'étang du Prévost grâce à deux émissaires périphériques : les Pontils au nord et la canalette de Palavas à l'est.

Les conditions régnant alors dans un tel milieu sont particulièrement favorables au développement prolifique des masses phytoplanctoniques mais surtout des Chlorophycées macrophytiques qui prennent une extension considérable.

Cette efflorescence massive, entretenue par des conditions météorologiques exceptionnelles (température élevée et stagnation des eaux) conduit rapidement en période estivale à une saturation biologique du milieu, qui mène à brève échéance à l'anéantissement complet de la faune et de la flore.

La décomposition de cette masse algale par les systèmes bactériens qui se développent entraîne rapidement une chute d'oxygène.

Dans une première approche, le présent travail analyse les modifications des paramètres hydrologiques lors de l'établissement et durant les périodes de malaïgues. Celles-ci consistent essentiellement en une diminution du pH et une chute graduelle du taux en oxygène dissous jusqu'à l'anoxie. La turbidité du milieu augmente ainsi que la concentration en bicarbonates.

Dans l'évolution des phénomènes dystrophiques, un rôle important semble échoir à la température. La malaïgue s'est en effet déclarée lors du maximum thermique annuel (28 °C). La sensibilité des espèces à la température s'accroît au fur et à mesure que celle-ci s'approche de la valeur maximale annuelle correspondant aux conditions naturelles et a fortiori lorsqu'elle la dépasse. Les effets nocifs sont donc plus grands en été qu'en hiver et certaines espèces présentes en hiver disparaissent en période estivale.

Enfin la température, à partir d'un certain seuil, peut avoir un rôle indirect en catalysant certaines réactions bactériennes.

Dans le cas considéré, la présence du grau autorisant la vivification marine n'a pas suffi à éviter la malaïgue ou du moins à en réduire les risques. Par contre l'aire de l'étang adjacente au grau a été épargnée : les stocks de moules et d'huîtres élevées dans cette zone en culture verticale sur tables, ont été ainsi préservés.

III. — ÉVOLUTION DES POPULATIONS BACTÉRIENNES

Nous avons entrepris une étude bactériologique en vue de déterminer si les populations bactériennes hétérotrophes aérobies présentes dans l'eau d'une lagune saumâtre comme le Prévost subissent des fluctuations en rapport avec les malaïgues. Les bactéries étudiées dans ce travail constituent l'ensemble des bactéries aérobies hétérotrophes que l'on rencontre dans les eaux d'une manière non définie, ainsi que les bactéries de contamination fécale : *Escherichia coli* et coliformes, streptocoques fécaux et *Clostridium* sulfito-réducteurs. L'emploi, pour l'isolement, de milieux de culture non ou très peu salés, ne nous a pas permis, par définition, d'isoler les bactéries halophiles strictes; cependant d'après F. DENIS (1971) le pourcentage des halophiles stricts est très faible.

3.1. LES TECHNIQUES.

3.1.1. *Les prélèvements d'eau.*

Les prélèvements d'eau ont été faits en 7 des stations fixes précédemment décrites (Fig. 1) portant les numéros 2, 3, 4, 7, 12, 15, 20; nous soulignons en particulier que la station 7 est implantée au niveau de la communication Arnel-Prévoist-Canal du Rhône à Sète, et la station 2 au débouché de la canalette. L'eau est prélevée à 10 cm sous la surface dans des tubes stériles. Les tubes sont ramenés le plus rapidement possible au laboratoire en vue de l'étude bactériologique et, si le temps avant traitement dépasse 3 h, les tubes sont conservés en chambre froide à 4 °C.

Les prélèvements ont été faits sans rythme défini, en général tous les 10 à 15 jours, en période normale; par contre, dès l'apparition des signes de malaïgue, les prélèvements ont été rapprochés à un intervalle de 2 à 3 jours seulement.

3.1.2. *Les milieux de culture.*

- Gélose nutritive Heart Infusion Agar (40 g/) Difco.
- Gélose lactosée à l'éosine et au bleu de méthylène (Milieu de Teague Levine), Institut Pasteur Production. Milieu d'isolement des enterobactéries pour la recherche d'*Escherichia coli* et des coliformes.
- Gélose au désoxycholate, Institut Pasteur Production, pour le dénombrement des coliformes.
- Milieu de Litsky à l'éthyl violet pour la recherche des streptocoques fécaux.
- Gélose viande-foie (gélose V.F. solide pour sulfito-réducteurs à laquelle on ajoute, au moment de l'emploi après régénération, du sulfite de sodium et de l'alun de fer).

3.1.3. *Ensemencement.*

Pour la numération de l'ensemble des bactéries hétérotrophes aérobies présentes dans les eaux, nous procédons par la technique dite des dilutions. L'eau du prélèvement est diluée par dilutions successives jusqu'au 1/10.000^e dans de l'eau distillée stérile, et 0,1 ml. des dilutions au 1/100, 1/1 000, 1/10 000 est porté sur une gélose nutritive coulée en boîte de Pétri et étalé à la surface de la gélose. Les boîtes ainsi ensemencées sont incubées à la température de 25 °C. Le comptage des colonies se fait après 24 h d'incubation au minimum et 8 jours au maximum. A partir des résultats de 5 boîtes de Pétri, on établit une moyenne de germes au millilitre.

La recherche des bactéries témoins d'une pollution fécale se fait sans dilution, par ensemencement direct de l'eau prélevée, soit sur milieu solide E.M.B. et milieu au désoxycholate, en boîte de Pétri, pour *E. coli* et coliformes, soit en milieu liquide (Litsky) pour les streptocoques fécaux, soit en milieu solide en tube de verre pour la recherche des *Clostridium* sulfito-réducteurs. Les différents milieux pour la recherche des bactéries témoins d'une pollution fécale sont incubés à l'étuve à 37 °C pendant 48 h.

Dans la présente étude, nous n'avons pas compté les colonies cultivant sur le milieu E.M.B. et sur le milieu au désoxycholate. Nous n'avons apprécié que la présence ou l'absence d'*E. coli* (colonies violet très foncé avec anneau à reflets métalliques) ou de coliformes (entérobactéries lactose +, ou colonies rouges sur désoxycholate). De même nous parlons de présence ou d'absence de streptocoques fécaux suivant qu'il y a eu ou non culture dans le milieu de Litsky. Enfin l'apparition de colonies entourées d'un halo noir au sein de la gélose V.F. nous indique la présence de *Clostridium* sulfito-réducteurs.

3.2. LES RÉSULTATS ET LEUR INTERPRÉTATION.

Nous avons regroupé les résultats que nous avons obtenus par comptage des colonies de l'ensemble des bactéries hétérotrophes aérobies sur un graphique (Fig. 15) et un tableau (Tabl. I). Graphique et tableau donnent le nombre de bactéries (0 à 10⁸) par millilitre d'eau analysée, suivant le lieu et la date du prélèvement. Le tableau II signale la présence ou l'absence, dans les mêmes conditions, des bactéries témoins de contamination fécale.

TABLEAU I

Nombre de germes totaux par millilitre

Stations	2	3	4	7	12	15	20
12-06-74	20	20	20	6.10 ⁴	2.10 ³	2.10 ³	8.10 ³
02-07-74	1.10 ²	1.10 ²	20	1.10 ⁴	1.10 ⁴	1.10 ⁴	1.10 ⁴
12-07-74	2.10 ⁵	3.10 ³	1.10 ²	1.10 ⁸	1.10 ⁶	1.10 ²	2.10 ⁵
25-07-74	1.10 ⁵	1.10 ⁵	3.10 ⁵	1.10 ⁴	2.10 ²	3.10 ²	1.10 ⁴
03-08-74	2.10 ⁴	1.10 ⁴	3.10 ²	4.10 ⁴	1.10 ²	2.10 ³	1.10 ³
07-08-74	6.10 ³	2.10 ⁴	3.10 ⁴	3.10 ⁴	—	1.10 ⁴	1.10 ³
21-08-74	1.10 ²	5.10 ²	20	1.10 ²	5.10 ²	1.10 ²	4.10 ²
24-08-74	1.10 ³	1.10 ²	2.10 ²	2.10 ³	—	—	—
01-09-74	—	1.10 ³	3.10 ³	1.10 ⁴	2.10 ³	1.10 ⁵	2.10 ⁵

TABLEAU II

Etude qualitative des germes témoins de contamination fécale

Co : Coliformes. S : Streptocoques fécaux. Cl : Clostridium sulfito-réducteur + : présence. — : absence.

	2			3			4			7			12			15			20		
	Co	S	Cl	Co	S	Cl	Co	S	Cl	Co	S	Cl	Co	S	Cl	Co	S	Cl	Co	S	Cl
12-06-74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
02-07-74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	+
12-07-74	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-
25-07-74	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-
03-08-74	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
07-08-74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21-08-74	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
24-08-74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
01-09-74	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-

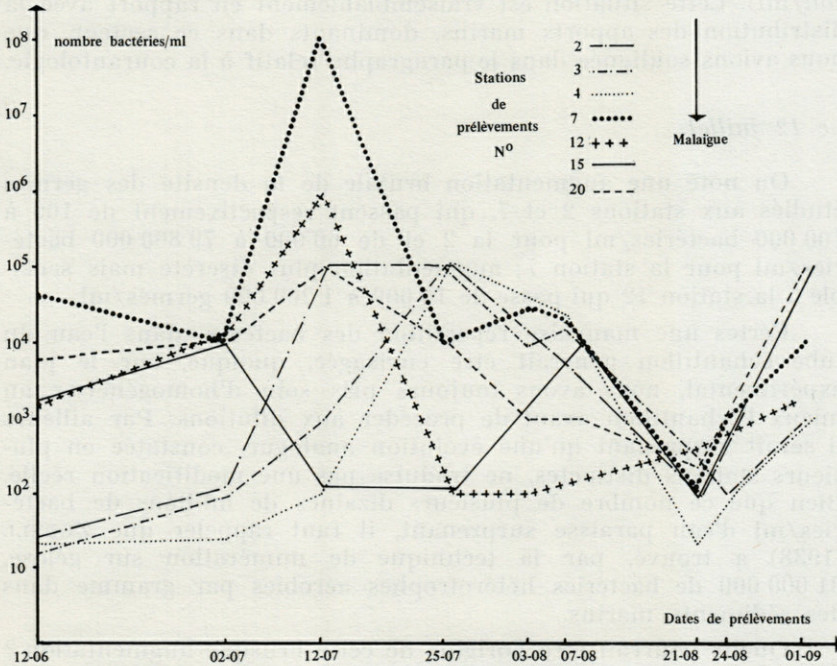


Fig. 15. — Evolution des populations bactériennes hétérotrophes aérobies de l'eau de l'étang du Prévost en fonction du temps (12-06-74 au 1-9-1974).

Du 12 juin au 2 juillet.

L'ensemble de l'étang apparaît globalement comme hétérogène quant à la répartition des densités des germes étudiés. On distingue :

- un secteur est, stations 2, 3, 4, où le nombre des bactéries hétérotrophes aérobies est relativement bas, de l'ordre de 20/ml,
- un secteur ouest, stations 7, 12, 15, 20, où la densité est beaucoup plus forte, de l'ordre de 10.000 bactéries/ml.

Pendant la même période, les bactéries témoins de contamination fécale et principalement *Escherichia coli*, coliformes et streptocoques fécaux, sont absents des prélèvements; seuls quelques rares *Clostridium* sulfito-réducteurs sont isolés aux stations 7, 12, 15 et 20.

Ces résultats semblent caractéristiques de la situation « moyenne » de l'étang en dehors des périodes dystrophiques. Ils sont à rapprocher d'une étude poursuivie de novembre 1972 à avril 1973 par l'ISTPM (Station de Sète), sous la direction de Y. FAUVEL, et portant sur la numération d'*E. coli*, qui conduisit à classer la partie est de l'étang comme zone non polluée (moins de 10 *E. coli*/ml). Cette situation est vraisemblablement en rapport avec la distribution des apports marins, dominants dans ce secteur, que nous avons soulignée dans le paragraphe relatif à la courantologie.

Le 12 juillet.

On note une augmentation brutale de la densité des germes étudiés aux stations 2 et 7, qui passent respectivement de 100 à 100 000 bactéries/ml pour la 2 et de 60 000 à 79 800 000 bactéries/ml pour la station 7; augmentation plus discrète mais sensible à la station 12 qui passe de 10 000 à 1 200 000 germes/ml.

Certes une mauvaise répartition des bactéries dans l'eau du tube échantillon pourrait être envisagée, quoique, sur le plan expérimental, nous avons toujours pris soin d'homogénéiser au mieux l'échantillon avant de procéder aux dilutions. Par ailleurs il serait surprenant qu'une évolution analogue, constatée en plusieurs stations distinctes, ne traduise pas une modification réelle. Bien que ce nombre de plusieurs dizaines de millions de bactéries/ml d'eau paraisse surprenant, il faut rappeler que ZOBELL (1938) a trouvé, par la technique de numération sur gélose, 31 000 000 de bactéries hétérotrophes aérobies par gramme dans des sédiments marins.

Quelle pourrait être l'origine de cette brusque augmentation ? Seules des hypothèses nous sont permises. Par suite de la sécheresse importante qui sévit à cette période, le faible débit des petits fleuves

côtiers, le Lez et la Mosson et le canal du Rhône à Sète, s'accompagne d'une concentration des bactéries hétérotrophes aérobies d'origine continentale charriées vers le Prévost. En faveur de cette hypothèse, on notera le fait que l'augmentation est plus importante au niveau de la station 7, au débouché des Pontils, et de la station 2, en face de la canalette qui conduit au Lez.

Parallèlement à cette forte augmentation de l'ensemble des bactéries hétérotrophes aérobies, les prélèvements en vue de l'étude des coliformes, *Escherichia coli* et streptocoques fécaux, et *Clostridium* sulfitoréducteurs, révèlent l'abondance de ces germes.

Le 25 juillet.

Les densités aux stations 7 et 12 s'effondrent, la station 20 diminue, la 2 reste stable, tandis que c'est au tour des stations 3 et 4 de présenter une augmentation brutale. La seule interprétation qui vienne à l'esprit est qu'il y a eu, à partir des apports fluviaux précédents, une contamination générale de l'étang qui gagne de proche en proche même les secteurs précédemment épargnés.

Du 3 août au 7 août.

Durant le début août, on note un regroupement de toutes les stations vers une valeur moyenne, exception faite pour la station 12 qui semble relativement indemne. Pendant cette période, les germes de contamination fécale sont pratiquement absents.

Les 21 août et 24 août.

On assiste à un effondrement brutal et généralisé des densités bactériennes qui marque la période d'extension principale des malaïgues. Cet effondrement touche non seulement l'ensemble des bactéries hétérotrophes aérobies mais aussi les germes témoins de contamination fécale.

3.3. RÉSUMÉ ET REMARQUES.

Sur une période estivale de 3 mois, juin à septembre 1974, les populations bactériennes hétérotrophes aérobies d'un étang littoral subissent d'importantes fluctuations de densité.

Au début de la période considérée, l'étang se partage naturellement en deux secteurs; un secteur à faible densité bactérienne, 20 bactéries/ml., correspondant à la partie est de l'étang, bien

vivifiée par les apports marins, un secteur où les densités bactériennes atteignent 20 000 bactéries par ml correspondant à la partie ouest, où les eaux sont moins renouvelées. Dans les deux secteurs, les résultats expérimentaux témoignent de l'absence de bactéries témoins de pollution fécale, si ce n'est çà et là, quelques indications de présence de *Clostridium* sulfito-réducteurs.

A la mi-juillet, on assiste à une forte contamination en tache d'huile par les populations bactériennes, qu'il s'agisse de l'ensemble des bactéries hétérotrophes aérobies ou des bactéries témoins de contamination fécale. Nous formulons l'hypothèse que cette augmentation a pour origine un apport bactérien par l'eau fluviale, apport particulièrement élevé en période estivale.

A l'issue des crises dystrophiques correspondant aux « malaïgues », on note un effondrement spectaculaire et généralisé des densités bactériennes, tant des germes hétérotrophes aérobies que des bactéries témoins de contamination fécale.

Si les malaïgues ont une répercussion certaine sur les populations bactériennes analysées, il ne semble pas en revanche que les bactéries hétérotrophes aérobies soient un élément déterminant de l'apparition de ces crises dystrophiques. Tout au plus peut-on penser que la forte augmentation bactérienne notée à la mi-juillet constitue un adjuvant dans le déclenchement de la malaïgue. Dans une étude bactériologique sur le Canet J. SENEZ (1951) montre que, lors de la malaïgue, on assiste à une forte augmentation des populations bactériennes sulfito-réductrices et thio-oxydantes. Il est certain que ces bactéries autotrophes anaérobies ont un rôle prépondérant dans l'évolution de la crise mais leur origine, et le facteur initiateur bactérien, s'il existe, reste obscur.

Sur un plan pratique, un contrôle de routine, visant à estimer périodiquement les fluctuations de densité de l'ensemble des bactéries hétérotrophes aérobies et des bactéries témoins de contamination fécale, paraît susceptible de permettre de prévoir une quinzaine de jours à l'avance, les circonstances favorables à l'apparition des malaïgues.

Signalons enfin que la reconstitution des populations de bactéries hétérotrophes aérobies après le passage de la malaïgue est très rapide.

RÉSUMÉ

L'étang du Prévost est un petit étang littoral de première ligne d'environ 380 ha, situé au sud de Montpellier. Il communique

avec la mer par un grau, avec les étangs de seconde ligne par un canal mais aussi, par une « canalette » latérale, avec le Lez, petit fleuve côtier qui charrie les eaux usées de Montpellier. De faible profondeur, environ 1 m, sa rive Nord-Ouest est sablo-vaseuse et sa rive Sud-Est est sableuse. Les courants, liés plus aux vents qu'à la marée, sont faibles, surtout en période estivale.

Durant le mois d'août 1974, plusieurs crises dystrophiques ou « malaïgues » ont été observées et sont étudiées sur les plans hydrologique et bactériologique (bactéries hétérotrophes aérobies). Les malaïgues s'accompagnent d'une augmentation de la température, de la salinité et du taux de bicarbonates, d'une chute du pH et de la teneur en oxygène dissous. Du point de vue bactérien on note, malgré des difficultés d'interprétation liées à l'hétérogénéité des distributions, que l'augmentation des densités bactériennes précède les malaïgues, tandis qu'un effondrement brutal les suit.

ZUSAMMENFASSUNG

Der mit seinen 380 ha kleine Etang von Prévost liegt in unmittelbarer Nähe des Meeres, südlich von Montpellier. Er steht mit dem Meer durch einen Kanal und mit den vom Meer weiter entfernten Etangs durch einen Kanal in Verbindung. Er hängt durch ein Seitenkanälchen aber auch mit dem kleinen Küstenflüßchen Lez zusammen, das die Abwässer von Montpellier mitführt. Seine Tiefe ist gering, etwa 1 m; sein Nord-West-Ufer ist sandig-schlammig und sein Süd-Ost-Ufer sandig. Die Strömung, eher vom Wind denn von den Gezeiten abhängig, ist, ganz besonders im Sommer, schwach.

Im August 1974 wurden mehrere kritische Dystrophien, sogenannte « malaïgues » beobachtet und sowohl vom hydrologischen als auch vom bakteriologischen Blickpunkt her untersucht. Die Malaïgues sind begleitet von einer Temperatur- und Salinitäts-erhöhung, einer Erhöhung des Gehaltes an Bicarbonaten sowie von einem Abfall des pH und des Sauerstoffgehaltes des Wassers. Hinsichtlich der Bakterienverteilung fällt, trotz der Schwierigkeit ihre Heterogenität zu interpretieren, auf, dass den Malaïgues eine Zunahme der Bakteriendichte vorangeht, während sie dann von einem rapiden Abfall gefolgt sind.

BIBLIOGRAPHIE

- ARMANGAU, C. & J. AVIAS, 1971. Note préliminaire sur l'étude de l'hydrodynamique, de la salinité, de la température et de la pollution des eaux des étangs côtiers du Languedoc-Roussillon par télédétection au moyen de senseurs infra-rouges. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **273** : 1910-1913.
- DENIS, F., 1971. Contribution à l'étude des bactéries hétérotrophes du milieu marin : Inventaire de 2 700 souches. *Thèse Doc. Sci. Nat., Poitiers*, 9 juin 1971. N° CNRS : AO 5720.
- ROUX, R. M., 1964. Les sédiments de l'étang de Berre. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **35** (51) : 275-285.
- SENEZ, J., 1951. Problèmes écologiques concernant les bactéries des sédiments marins. *Vie Milieu*, **II**, (1) : 5-43.
- ZOBELL, C. E., 1938. Studies on the bacteria flora of marine bottom sediments. *J. Sedim. Petrol.*, **8** : 10-18.

Reçu le 11 avril 1975

**PROCESSUS D'OXYDATION DU SOUFRE
DANS QUELQUES SÉDIMENTS
DU GOLFE DU LION.
CONSÉQUENCES BIOGÉOCHIMIQUES**

par Guy CAHET

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The factors accounting for the oxidation of sulphur in sediments from the Gulf of Lion are examined.

The proportions of the various forms of sulphur appear to be indicators of reactions in the sediment to microbial hydrogen sulphide, and provide useful data for studies on "sulfur biomes", e.g. S°/H_2S , mob. $S/pyr.S$, resid. $S/S^{\circ} + H_2S$, pyr. $S/S^{\circ} + H_2S$. From a geochemical point of view, two diagenetic models appear in a lagoon (Bages-Sigean) depending on the sulphate reduction capacity and the reaction in the deposit of the evolved hydrogen sulphate.

Toutes les formes réduites (NH_3 — CH_4 — H_2S) élaborées biochimiquement dans les dépôts peuvent être perdues au profit de l'eau surnageante. L' H_2S présente toutefois la possibilité d'être stocké. La perte ou le stockage dépendent des conditions propres à l'environnement (proximité des échanges avec l'atmosphère, effets hydrodynamiques) et des conditions propres au micro-système (réactivité et disponibilité des éléments métalliques, teneur globale en éléments oxydants).

L'H₂S est précipité sous forme de sulfures; nous avons indiqué que son accumulation, dans les sédiments étudiés, ne dépasse jamais une quantité limite caractéristique du dépôt : en sédiments lagunaires méditerranéens 3380 µg/gVS (moyenne) 5740 µg/gVS (max.), en sédiments marins méditerranéens 305 µg/gVS (moyenne) 890 µg/gVS (maximum) (Fig. 1).

Par comparaison nous avons obtenu 990 µg/gVS de monosulfures (moyenne) et 2090 µg/gVS (maximum) pour les sédiments d'un fjord des Iles Kerguelen.

Selon la capacité oxydante du milieu, diverses réactions chimiques et biologiques interviennent dans la fixation et la transformation de H₂S :

— réactions chimiques : autoxydation en présence d'ions métalliques (LA RIVIÈRE, 1967) ou autres composés oxydants;

— transformation biologique : de nombreuses microflores autotrophes ou hétérotrophes sont susceptibles d'oxyder les monosulfures.

Les résultats obtenus par SOROKIN pour les eaux de lacs méromictiques (1970) ou celles de la Mer Noire (1971) laissent apparaître que la première phase (transformation S⁻² en S⁺²) serait chimique, la seconde phase (S⁺² en S⁺⁶) biologique.

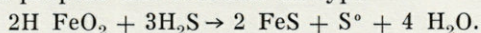
Les travaux de STANLEY et NICHOLAS (1969) montrent qu'une espèce du type *Thiobacillus concretivorus* est capable d'effectuer la totalité de l'oxydation avec passage par des polysulfures liés à des protéines. Ceux-ci sont ensuite transformés en S⁰, S₂O₃⁻⁻, et SO₃⁻⁻, puis en SO₄⁻⁻. Certains organismes ont donc le bagage enzymatique pour effectuer la transformation mais ils subissent dans la nature une forte concurrence de la part des processus d'oxydation chimique.

La séparation en milieu sédimentaire paraît plus délicate.

En effet, l'étude détaillée des formes du soufre nécessite un fractionnement chimique poussé. Or, il existe des relations étroites entre les monosulfures, le soufre élémentaire, la pyrite.

Ainsi, les sédiments riches en monosulfures présentent souvent une teneur moyenne élevée en soufre élémentaire (CAHET, 1970, 1971).

Lorsque l'eau surnageante libre est oxygénée des oxydations partielles permettent l'élaboration du soufre S⁰ à la surface des dépôts. BERNER (1962) a proposé une réaction du type =



— D'autre part ce soufre élémentaire participe à la transformation des monosulfures en disulfures (passage FeS + S⁰ → Fe S₂) (RICKARD 1969 a et b). Le soufre élémentaire de même que les thiosulfates et les polysulfures (BOULEGUE, 1972) représentent un faible pourcentage de la fraction totale. Nous avons relevé 0,1 — 0,2 % et 0,2 — 3 % du soufre total en dépôt marin et 0,5 — 0,7 % et 0,3 — 3 % du S total en dépôt marin, respectivement pour les thiosulfates et le soufre S⁰.

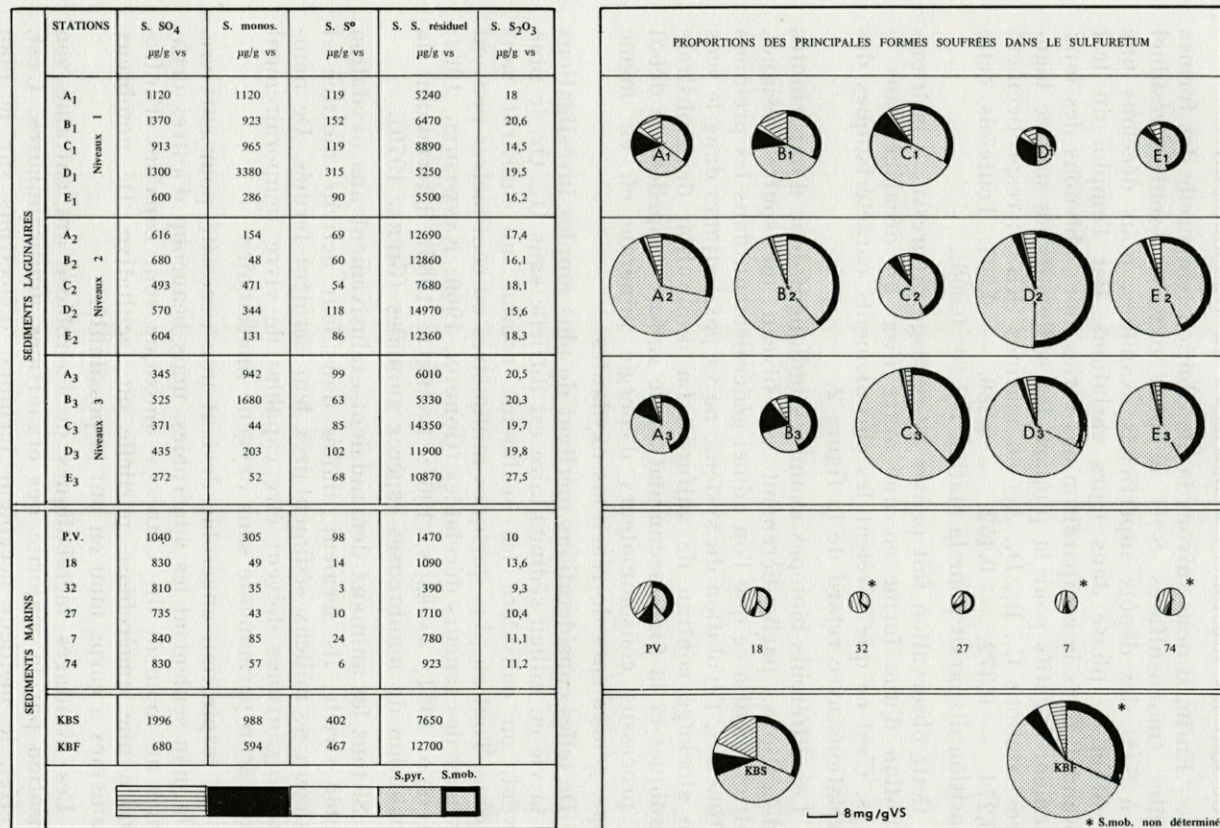


FIG. 1. — Teneurs moyennes des différentes formes sulfurées en sédiments lagunaires et marins.

Ce sont les substances « motrices » du système soufre.

— Enfin, si nous suivons la distribution temporelle des formes réduites (monosulfures S^{-2}) et plus oxydées (soufre résiduel S^{-1} à S^{+6}) des dépôts superficiels examinés, nous décelons une opposition de phase dans leurs variations. Par l'emploi du test de Kendall dans la comparaison des séries, nous obtenons des taux fortement négatifs pour la plupart des sédiments de surface lagunaires (stations C_1 , B_1 , D_1 , A_1) ou marines (KBS) : respectivement $-0,274$, $-0,372$, $-0,452$, $-0,286$, $-0,367$. Toutefois cette opposition disparaît pour la station PV ($+0,268$).

Cette observation fait penser au passage progressif, à la transformation d'une forme en une autre avec un décalage dans le temps. C'est ce que révèlent les enroulements caractéristiques des corrélations avec retard de la figure 2.

Les différents biotopes examinés indiquent donc d'importantes modifications, particulièrement au niveau du soufre résiduel. Contrairement à ce que l'on admet généralement, dans les premiers centimètres, l'évolution du système ne va pas toujours dans le sens d'un stockage continu de sulfures. La diminution des substrats organiques et la forte accumulation de sulfures appellent le début des processus consommateurs d'énergie minérale et, en même temps, générateurs de réactions oxydantes.

De telles considérations méritent de plus amples investigations car, la vie en milieu sédimentaire est difficile sans O_2 . Or, le plus souvent, on considère les sédiments comme un substrat sans oxygène. Tout au plus quelques millimètres ou centimètres peuvent présenter des teneurs décelables (GORDON, 1960; KANWISHER, 1962; BRAFIELD, 1964; JANSSON, 1967; ENCKELL, 1968) déterminant la distribution de nombreuses espèces animales (GIERE, 1970).

Si tous les animaux demandaient exclusivement une oxydation aérobie stricte, ils seraient limités dans leur activité motrice et beaucoup de milieux sédimentaires leur seraient fermés. De nombreux organismes doivent être capables de vivre temporairement ou de façon permanente sans oxygène moléculaire.

La respiration anaérobie devient une nécessité pour survivre. De là, non seulement les anaérobies, mais beaucoup d'autres organismes au moment du « stress » anoxique sont capables d'entreprendre une anaérobiose partielle ou facultative. De nombreux organismes à corps mou en ont la possibilité.

Les avantages métaboliques de l'aérobiose ont entraîné son utilisation par la majorité des organismes multicellulaires. C'est, en effet, le meilleur accepteur terminal d'électrons sur le plan calorique. La vie sans oxygène est toutefois possible si des sources non oxydatives d'énergie sont disponibles.

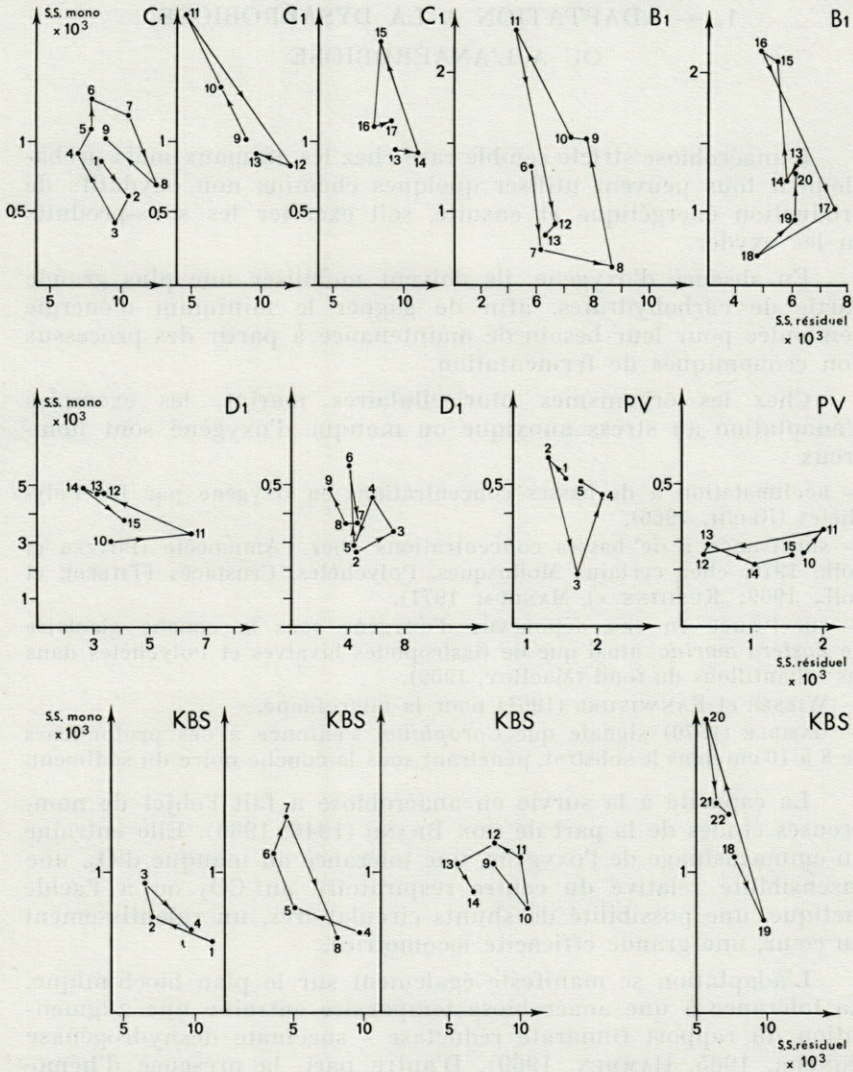


FIG. 2. — Quelques exemples d'enroulement des courbes dans la corrélation avec retard entre monosulfures et soufre résiduel (stations D, B, C, lagunaires; stations PV, KBS, marines).

1. — ADAPTATION A LA DYSAÉROBIOSE OU A L'ANAÉROBIOSE

L'anaérobiose stricte semble rare chez les animaux mais probablement tous peuvent utiliser quelques chemins non oxydatifs de production énergétique et ensuite, soit excréter les sous-produits ou les oxyder.

En absence d'oxygène, ils doivent mobiliser une plus grande partie de carbohydrates, afin de gagner le minimum d'énergie demandée pour leur besoin de maintenance à partir des processus non économiques de fermentation.

Chez les organismes pluricellulaires marins, les exemples d'adaptation au stress anoxique ou manque d'oxygène sont nombreux :

- acclimatation à de basses concentrations en oxygène par les Polychètes (REISH, 1966),
- survivance à de basses concentrations chez l'Ammocète (POTTER et coll., 1970, chez certains Mollusques, Polychètes, Crustacés (THEEDE et coll., 1969; KUSHINS et MANGUM 1971),
- survivance en eau dépourvue d'oxygène sous la couche glaciaire de *Zostera marina*, ainsi que de Gastropodes bivalves et Polychètes dans les échantillons du fond (MacROY, 1969),
- WIESER et KANWISHER (1961) pour la microfaune.
- GAMBLE (1970) signale que *Corophium* s'enfonce à des profondeurs de 8 à 10 cm dans le substrat, pénétrant sous la couche noire du sédiment.

La capacité à la survie en anaérobiose a fait l'objet de nombreuses études de la part de VON BRAND (1946, 1966). Elle entraîne un emmagasinage de l'oxygène, une tolérance au manque d'O₂, une insensibilité relative du centre respiratoire au CO₂ ou à l'acide lactique, une possibilité de shunts circulatoires, un ralentissement du cœur, une grande efficacité locomotrice.

L'adaptation se manifeste également sur le plan biochimique. La tolérance à une anaérobiose temporaire entraîne une augmentation du rapport fumarate réductase - succinate deshydrogénase (SINGER, 1965, HAMMEN, 1969). D'autre part, la présence d'hémoglobine chez les invertébrés semble liée à l'habitation dans des milieux pauvres en O₂ (FOX, 1955; POLUHOWICH, 1970).

Certains animaux supportent des conditions anaérobies, probablement en réduisant la demande métabolique (BEADLE, 1957; DALES, 1958; BARNES et coll., 1963; TEAL et CAREY, 1967; MOON et PRICHARD,

1970), de sorte que GAMBLE (1970) a pu conclure que la capacité à la survie en anaérobiose de deux espèces proches est plutôt due à des différences dans la vitesse métabolique qu'à la quantité de métabolite emmagasiné.

En outre, les basses températures favorisent la vie anaérobie en ralentissant le métabolisme (LINDEMAN, 1942; BEADLE, 1961).

Au niveau des microorganismes, l'adaptation à l'anaérobiose est plus aisée, en particulier chez les bactéries facultatives qui peuvent :
— ajuster leur teneur en cytochromes transporteurs d'électrons (GRIFFIN, 1968);

— pousser avec une variété d'accepteurs terminaux d'électrons (WIMPENNY et COLE, 1967);

— adopter le système fermentatif qui utilise des molécules organiques ou le CO_2 comme accepteur d'électrons.

La coexistence, dans les sols ou sédiments, de bactéries aussi différentes que des nitrifiants, des oxydants du soufre dans les aires où les sulfatoréducteurs sont actifs (MEAKHTIEVA, 1963, GENOVESE et coll., 1966; LAPORTE et POURRIOT, 1968; KAWAI et coll., 1968; FIALA, 1969; CAHET, 1970; FUJITA et ZENITANI, 1971), laissent supposer que des mécanismes d'adaptation sont nécessaires pour les diverses microflores du *sulfuretum*.

D'autres espèces inconnues sont peut-être concernées, nous citerons de JANNASCH (1970) à propos de la Mer Noire : « a puzzle is, why these bacteria could also be found in the deep anoxic waters. If they are representatives of the known sulfide-oxidizing type, they are not expected to survive for long in this hostile environment. But, isolated and studied in pure cultures, they do not exactly fit that well known type, and we may have found a new metabolic form of marine bacteria. The extreme conditions of the Black Sea present a particular "environmental stress" that may have produced still more strange and highly interesting forms of life ».

2. — ACTIONS OXYDANTES EN MILIEU SÉDIMENTAIRE

Les premiers résultats obtenus (CAHET et MOUNEIMNE en préparation) sur le potentiel chemosynthétique en sédiments lagunaires et marins laissent apparaître une chemosynthèse éventuelle; elle n'est toutefois pas en rapport avec les mouvements de matière soufrée. Il faut donc nécessairement penser à une double cause dans l'oxydation possible en milieu sédimentaire : chimique et biologique.

2.1. LES VOIES BIOLOGIQUES DE L'OXYDATION DU SOUFRE.

Sur le plan biologique, on considère que l'oxydation des sulfures dans la nature est essentiellement l'œuvre de quelques espèces microbiennes amplement étudiées en laboratoire : les thiobacilles autotrophes. Ils ont besoin pour la plupart d'un support oxydant, en général l'oxygène de l'air. Cependant, de nombreux travaux récents viennent appuyer une possibilité différente d'oxygénation du soufre dans les sols ou sédiments :

— parmi les bactéries photosynthétiques en milieu anaérobie ou en microaérophilie, on a indiqué la possibilité de métabolisme organotrophe à l'abri de la lumière (UFFEN et WOLFE, 1970).

— Parmi les chemolithotrophes, on a isolé et étudié les propriétés d'un spirille oxydant du soufre qui coexiste avec les thiobacilles dans les vases marines (KUENEN et WEDKAMP, 1970).

— Parmi les hétérotrophes, on a isolé récemment des thiobacilles qui présentent des propriétés hétérotrophes.

Si *Thiobacillus intermedius* est un autotrophe facultatif, *Thiobacillus perometabolis* porte le terme d'hétérotrophe (MATIN et RITTENBERG, 1970). De plus, TAYLOR et HOARE (1969) ont isolé un nouveau thiobacille Ta_2 qui ne peut pousser autotrophiquement sous des conditions anaérobies mais peut pousser hétérotrophiquement. Ce thiobacille peut être facilement transféré d'un milieu hétérotrophe en milieu autotrophe. Ces thiobacilles viennent ainsi rejoindre le *T. novellus* hétérotrophe et le *T. denitrificans* autotrophe vivant sans O_2 mais en présence de nitrate.

La gamme se complète donc peu à peu chez les thiobacilles entre l'autotrophie (*T. thiooxydans*) et l'hétérotrophie stricte.

On considère que toutes ces flores oxydent les composés du soufre et dérivent leur énergie de ces oxydations.

Dans la transformation du soufre réduit interviennent d'autres hétérotrophes. SWABY et VITOLINS (1968), dans une étude complète sur l'oxydation du soufre dans le sol, indiquent que si en milieu non tamponné le *T. thiooxydans* est le meilleur oxydant, en milieu neutre et alcalin les hétérotrophes sont les principaux oxydants. Parmi les germes les plus fréquemment rencontrés ces chercheurs citent *Arthrobacter aurescens*.

Cette étude rejoint les observations et les études faites par DEMOLON (1921), GUITTONNEAU (1925, 1927), GUITTONNEAU et KEILING (1932), TRUDINGER (1967). Ces chercheurs ont isolé des germes à fort pouvoir oxydant; parmi eux, figurent de nombreux bacilles

ammonifiants. Cette propriété oxydante n'est donc pas spécifique, de nombreuses microflores peuvent intervenir dans la reprise des composés réduits du soufre et certains chercheurs attribuent aux hétérotrophes le rôle dominant dans les oxydations des composés du soufre dans les sols (VISHNIAC et SANTER, 1957; VITOLINS et SWABY, 1969). Cette observation concerne également les hétérotrophes de la nitrification (ODU et ADEOYE, 1970; VERSTRAETE, 1971).

Dans leur action, ces germes peuvent bénéficier :

— d'une part de l'aide de réactions non biochimiques du type autooxydation de l' H_2S au contact des ions métalliques (LA RIVIÈRE, 1967).

De même GAVAUDAN et POUSSEL (1967) avancent... « des défauts de structure auraient provoqué aussi l'apparition de régions à excédents de charges positives ou négatives. Il en serait alors résulté une production de radicaux H^+ et OH^- sur chacune des deux faces opposées du cristallite. Ce phénomène correspond à la production simultanée et localisée en des zones différentes d'un réducteur et d'un oxydant. Un tel mécanisme aurait constitué une source d'énergie universellement présente et inépuisable sous forme de radicaux oxydants et réducteurs, rendant possible de nombreuses réactions chimiques ».

Enfin VLASSAK (1970) fait allusion à de nombreuses réactions non enzymatiques dans la transformation de l'azote.

— D'autre part du soutien de caractère synthrophique par association microbienne (GUITTONNEAU, 1925; SWABY et VITOLINS, 1968).

Ces observations rejoignent celles faites par KEILLING (1966) citant une phrase de WINOGRADSKÝ (1949) : « Quand on réfléchit bien et que l'on compare ce qui se passe dans le sol et dans nos laboratoires, on finit par se demander si ce que nous faisons dans ceux-ci correspond bien à ce qui se passe dans le sol. Ne vaudrait-il pas mieux aborder le problème en disant : c'est l'écologie générale qui commande les multiplications microbiennes et ce sont les foules microbiennes en action qui interviennent avec des intensités diverses dans tous ces phénomènes ? ».

KEILLING poursuit : « si à partir d'un sol où du soufre est en train de s'oxyder par fermentation, on isole des germes, sur 100 germes isolés, 20 hétérotrophes, non spécifiques, attaquent le soufre et le solubilisent avec des intensités diverses. Pas un n'est spécialisé dans cette fonction ».

Il y a donc deux mécanismes possibles dans l'oxydation biologique : l'un relevant du microorganisme spécifique en faible nombre mais efficace et l'autre du microorganisme polyvalent, mais en quantité supérieure, qui s'adapte aux circonstances et peut solubiliser et oxyder le soufre. L'un et l'autre peuvent ainsi coopérer dans l'oxydation des sulfures. La part apportée à chaque activité auto- et hétérotrophe est délicate, voire impossible, d'autant que TAGA et SEKI (1965) constatent dans certains sédiments marins une bio-

masse importante de thiobacilles autotrophes facultatifs. Toutefois, SHATTUCK et ALEXANDER (1963) ont pu apprécier le rôle de la production hétérotrophe dans le sol par l'utilisation de 2 chloro-6 (trichlorométhyl) pyridine; malheureusement le produit s'avère inefficace pour les bactéries autotrophes oxydantes du soufre. La recherche de tels produits demeure une voie possible dans la séparation des deux mécanismes.

2.2. RÔLE DES MICROFLORES SULFOXYDANTES DANS LES DÉPÔTS DE LA LAGUNE DE BAGES-SIGEAN.

Devant les transformations qui affectent le soufre, il nous a semblé utile de suivre l'évolution des microflores du soufre dans le temps par leur réponse à des tests exposés précédemment (CAHET, 1970). Nous avons employé deux milieux différents, l'un plus spécifiquement autotrophe, l'autre hétérotrophe (renfermant 1 g/l AcONa).

Nous avons observé (CAHET, 1970) les indices de sulfoxydation biologique les plus élevés durant la période anabolique printanière et estivale sur l'ensemble de l'étang. En toute logique, nous constatons que les indices hétérotrophes sont plus forts que les indices autotrophes durant la période catabolique (fin été-automne).

Sur une année nous obtenons des indices moyens très proches entre les sulfoxydations autotrophe et hétérotrophe. Ces indices moyens augmentent aux niveaux intermédiaires; cette observation ne signifie pas que les flores y soient actives mais témoigne de processus d'oxydation possible dès que les conditions sont favorables.

La coexistence de germes nitrificateurs, sulfatoréducteurs et sulfoxydants est signalée par MEKHTIEVA (1963), KAISER et LAURENT (1964) dans les vases limniques, PITTS (1972) dans les rizières, KAWAI et coll. (1968), GENOVESE et coll. (1966) dans les dépôts lagunaires et marins. D'autre part, FIALA (1969) constate pour les niveaux profonds des stations A, B, C, D, E, choisies, des variations importantes des teneurs en $N-NO_3^-$ dans les eaux interstitielles = les valeurs doublent ou triplent au début de l'automne.

Nous ne possédons pas de preuve irréfutable concernant l'action des flores oxydantes au sein des dépôts, mais la comparaison dans le temps des indices laissent apparaître une succession régulière des flores sulfatoréductrices et sulfoxydantes tout au long de l'année (CAHET, 1970). Les exemples de succession dans le temps (HAQUE et coll., 1969) ou dans l'espace (TUTTLE et coll., 1969 a et b), les exemples d'état d'équilibre (Mac LAREN, 1969 a et 1969 b, pour

la nitrification) sont rares dans la nature. Nous signalons ici une succession temporelle entre les microflores sulfatoréductrices et sulfoxydantes, possible au moins dans les couches superficielles. Nous assistons donc à la prédominance passagère de l'un des processus, mais non à sa suppression.

Cette remarque vient s'ajouter aux observations faites sur l'évolution dans le temps des formes chimiques du soufre (mono-sulfure et soufre résiduel) et du redox (CAHET, 1970). Elle renforce la notion de tendance oxydante, aussi bien pour les dépôts superficiels que sous-jacents.

Dans l'hypothèse d'une efficacité plus grande de la part des chemolithotrophes la source d'oxygène mérite des considérations plus approfondies.

La quantité d'oxygène nécessaire au métabolisme des chemolithotrophes oxydants est faible : GUNDERSEN et coll. (1966) soulignent le caractère microaérophile de ces bactéries.

En fait, il y a une discrimination dans l'utilisation de l'oxygène : chez *Nitrobacter agilis*, l'oxygène de l'eau apparaît dans les nitrates et l'oxygène de l'air apparaît dans l'eau.

ADAIR et UMBREIT (1965), ALEEM et coll. (1965) ont même indiqué que la conversion de S^0 en SO_4^{--} avait lieu en absence complète d'oxygène atmosphérique qui sert uniquement d'accepteur terminal d'électrons (de même PUCH et UMBREIT (1966) pour *Hydrogenomonas* et *Ferrobacillus*).

L'activité de certaines microflores oxydantes en aérobiose modérée semble donc possible.

Si ce raisonnement peut s'appliquer aisément aux sédiments superficiels, il n'en est pas de même pour les couches plus profondes. Il faut rechercher la possibilité d'une action de la part de ces microflores à deux niveaux :

— la présence dans certains dépôts lagunaires de macrophytes aux racines pivotantes (*Potamogeton*) permet, par un jeu syntrophique, l'activité printanière et estivale de microflores oxydantes.

En effet, diverses études effectuées sur des genres différents montrent que de nombreuses plantes de milieux saprobiques sont susceptibles d'excréter de l'oxygène par leurs racines en milieu anaérobie (CONWAY, 1937; SCHOLANDER et coll., 1955; BARBER et coll., 1962; VAN DER HEIDE et coll., 1963; ARMSTRONG, 1964). Très récemment PITTS (1972) a démontré l'exsudation de catalase par les racines de riz. Elle est à la base de la survie de bactéries aérobies du type *Beggiatoa* qui détoxifient l' H_2S du milieu. On peut attribuer aux *Potamogeton* des propriétés semblables qui seraient essentielles aux phases oxydantes de ces sédiments lagunaires.

— D'autres actions de nature chimique peuvent exister dans les systèmes actuels rappelant certaines réflexions faites sur les

systèmes primitifs de notre planète (GAVAUDAN et POUSSEL, 1967, p. 142) : « ... la libération de radicaux OH oxydants et même de petites quantités d'oxygène libre provenant éventuellement de la décomposition du peroxyde d'hydrogène, aurait pu fournir à certains systèmes primitifs un appoint oxydant ».

Ces divers processus biogéochimiques expliquent que nous n'ayons pas un blocage du soufre au niveau des sulfures et que nous assistions à une oxydation de ces derniers.

La plupart des sédiments fins sont peuplés d'êtres vivants à la limite de l'aérobiose et de l'anaérobiose. On a montré, qu'en état symbiotique, les sulfatoréducteurs, bien que qualifiés d'anaérobies stricts, affectionnent plutôt une anaérobiose modérée (GORLENKO et KUZNETSOVA, 1966). Nos résultats sur l'aspect symbiotique confirment cette opinion. Un comportement équivalent s'observe chez *Clostridium perfringens* (TABATABAI et WALKER, 1970).

Nous avons signalé, inversement, la possibilité, pour les oxydants, de vivre à des teneurs en oxygène basses.

Ces organismes impriment au milieu une certaine dynamique, un balancement entre les fonctions oxydante et réductrice, selon la quantité de matière organique disponible. Par ce jeu, les micro-organismes permettent une survie ou une adaptation de la part des micro-, méio- et macrofaunes.

Ceci permet une certaine richesse en substances oxygénées minérales ou organiques, rendant le milieu propice au déplacement de la macrofaune annélidienne ou de la microfaune sur une couche épaisse de sédiments lagunaires. En retour, ces organismes provoquent par leur mobilité de nombreuses réactions oxydantes. Leur mouillabilité, d'une part, et leur déplacement d'autre part, entraînent un film d'eau chargé en oxygène. Par de telles adaptations et un tel mécanisme d'équilibre oxydoréducteur, une intense activité biologique est maintenue; elle demeure la plus sûre garantie d'empêcher la pollution organique en milieu sédimentaire. Les phases réductrices éliminent l'excédent organique, les phases oxydantes rétablissent l'équilibre au profit d'une vie plus active.

3. — CONSÉQUENCES AU NIVEAU DU *SULFURETUM*. RAPPORTS CHIMIQUES CARACTÉRISTIQUES

La frange côtière méditerranéenne présente divers aspects concernant les transformations du carbone et du soufre (CAHET et GADEL, 1976), (CAHET, 1970); ces modifications sont permanentes en

lagunes, plus rares dans les dépôts marins. La résultante de ces actions est une succession entre phases réductrices et oxydantes.

Malgré la fréquence et la régularité des prélèvements, malgré la mise en évidence d'une action sulfatoréductrice, souvent la forme la plus réduite du soufre n'apparaît pas. Ceci est dû à la nature instable des monosulfures. Nous relevons un cas extrême avec les stations marines plus profondes où le stade S^{-2} n'existe pas.

Une notion d'efficacité intervient dans la formation et la transformation de ces composés. Nous pouvons distinguer :

1) dans le cas d'une capacité oxydante du système convenable ou élevée, nous ne décelons pas l'élaboration d' H_2S ; l'accumulation soufrée n'est visible que dans la phase mobile du soufre résiduel (CAHET, en préparation);

2) dans le cas d'une capacité réductrice du dépôt élevée (stations lagunaires D_1 , A_1) l'action sulfatoréductrice provoque une forte concentration en monosulfures : les mouvements dans la phase mobile du soufre sont modérés.

Ces observations se justifient en partie car ce soufre mobile renferme des formes chimiques présentant divers degrés d'oxydation (autres que l'état -2 des monosulfures) : toute oxydation d' H_2S vient enrichir logiquement cette fraction.

3.1. DEGRÉS DE PYRITISATION ET DE SULFOXYDATION.

Nous avons effectué une comparaison entre les teneurs de monosulfures, du soufre résiduel et de ses fractions mobiles (soufre à liaison organique et soufre pyriteux, CAHET en préparation). Si nous considérons les teneurs moyennes de la fraction stable pyritique et celles des monosulfures en sédiments lagunaires, nous obtenons un instantané du processus à long terme de la pyritisation. Selon les données de VAN STRAATEN (1954), BERNER (1964), KAPLAN et coll. (1963), les sédiments sous-jacents s'enrichissent régulièrement en fraction pyriteuse. C'est une constatation classique en géochimie que nous avons également faite. Nous avons évoqué un lien étroit entre les trois formes minérales du soufre, pyrite, monosulfures et soufre élémentaire. Nous proposons par le rapport $S_{\text{pyr}}/S_{\text{moteur}}$ ($S_{\text{moteur}} = S_{\text{élémentaire}} + S_{\text{monosulf.}} = S^0 + SH_2$) d'estimer le degré de pyritisation du dépôt (Tableau). Ainsi, certains niveaux profonds lagunaires (A_3 et B_3) indiquent, comme les sédiments superficiels, un faible pouvoir par opposition aux autres niveaux intermédiaires ou profonds.

*Valeurs des rapports des formes chimiques soufrées exprimées
à partir des moyennes annuelles*

	VALEURS				RAPPORTS			
	S.résid.	S.pyr.	S.mobile	S.moteur (So+SH ₂)	$\frac{So}{SH_2}$	$\frac{S.mob.}{S.pyr.}$	$\frac{\% \text{ sulfoxyd.}}{S.moteur}$ $\frac{S.résid.}{S.moteur}$	$\frac{\% \text{ pyritis.}}{S.moteur}$ $\frac{S.pyr.}{S.moteur}$
A ₁	5240	2510	2730	1239	0,10	1,09	4,2	2,0
A ₂	12690	8670	4020	223	0,44	0,47	56,9	38,9
A ₃	6010	2700	3310	1041	0,10	1,22	5,8	2,6
B ₁	6470	3470	3000	1075	0,16	0,86	6,0	3,2
B ₂	12860	7540	5320	108	1,25	0,68	113,7	69,8
B ₃	5330	1880	3450	1743	0,03	1,83	3,1	1,1
C ₁	8890	5200	3690	1084	0,12	0,70	8,20	4,8
C ₂	7680	3800	3880	525	0,11	1,02	14,6	7,2
C ₃	14350	8720	5630	129	1,96	0,65	111,2	67,6
D ₁	5250	1730	3520	3695	0,09	2,0	1,4	0,5
D ₂	14970	6850	8120	462	0,34	1,18	32,4	14,8
D ₃	11900	7700	4200	305	0,50	0,53	39,0	25,2
E ₁	5500	2500	3000	376	0,31	1,20	14,6	6,6
E ₂	12360	6580	5780	217	0,65	0,88	57,0	30,3
E ₃	10870	6300	4770	120	1,31	0,76	90,6	52,5
PV	1470	300	1170	403	0,32	3,9	3,6	0,7
18	1090	320	-	63	0,28	-	17,3	5,1
27	1710	350	-	53	0,23	-	32,2	6,6
32	390	-	-	38	0,85	-	10,3	-
7	780	-	-	109	0,28	-	7,1	-
74	923	-	-	63	0,10	-	14,6	-
KBS	7650	4020	3630	1390	0,41	0,90	5,5	2,9
KBF	12700	-	-	1061	0,76	-	12,0	-

En milieu marin, si nous écartons les valeurs dues à l'apport allochtone dans l'évaluation du degré (CAHET, 1972), nous nous apercevons que le pouvoir de pyritisation est fort, bien que les teneurs en pyrite soient faibles.

Cette analyse du processus, essentielle en géochimie, l'est peut-être moins en biologie. L'estimation des sous-fractions du soufre résiduel oblige à de longues et délicates manipulations. Nous suggérons, par simplification, de tenir compte des seules moyennes du soufre résiduel, sachant que la fraction pyritique peut quelquefois bénéficier d'un enrichissement allochtone.

Si nous considérons les teneurs moyennes du soufre résiduel global et des monosulfures, nous obtenons (Fig. 3) une dispersion

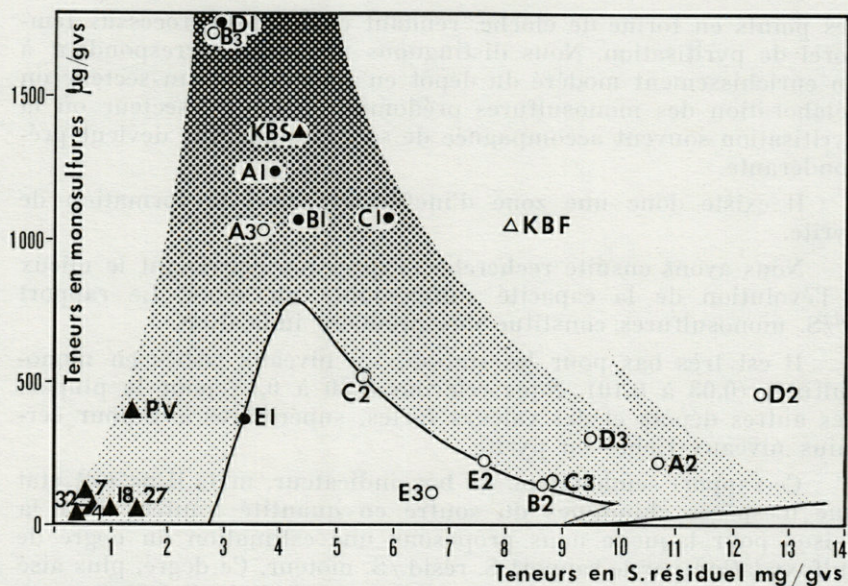


Fig. 3. — Diagramme monosulfures - soufre résiduel pour l'ensemble des sédiments lagunaires et marins. Δ sédiments marins sous-jacents; \blacktriangle sédiments marins superficiels; \circ sédiments lagunaires sous-jacents; \bullet sédiments lagunaires superficiels.

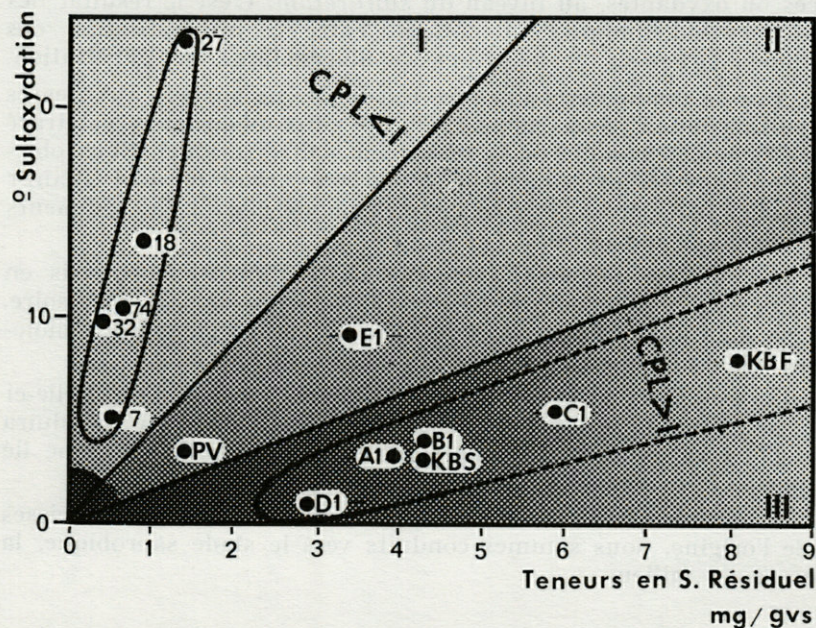


Fig. 4. — Diagramme degré de sulfoxydation - soufre résiduel pour les sédiments superficiels.

des points en forme de cloche, rendant compte du processus temporel de pyritisation. Nous distinguons une zone correspondant à un enrichissement modéré du dépôt en soufre, puis un secteur où l'élaboration des monosulfures prédomine, enfin un secteur où la pyritisation souvent accompagnée de soufre organique devient prépondérante.

Il existe donc une zone d'inefficacité dans la formation de pyrite.

Nous avons ensuite recherché l'expression convenant le mieux à l'évolution de la capacité sulfoxydante du dépôt. Le rapport S^0/S . monosulfures constitue une première indication.

Il est très bas pour les stations ou niveaux riches en monosulfures (0,03 à 0,10). Nous relevons 0,30 à 0,65 pour la plupart des autres dépôts et des valeurs fortes, supérieures à 1 pour certains niveaux riches en pyrite.

Ce rapport semble donc un bon indicateur, mais il ne fait état que d'espèces chimiques du soufre en quantité limitée. C'est la raison pour laquelle nous proposons une estimation du degré de sulfoxydation par le rapport S . résid./ S . moteur. Ce degré, plus aisé à estimer sur le plan technique, tient compte de l'oxydation du soufre à court terme (S . mobile) et à long terme (S . pyriteux). Il représente un cliché des actions réciproques ou successives, réductrices ou oxydantes, au niveau du *sulfuretum*. C'est le résultat des échanges thiochimiques intervenant entre la minéralisation des matières carbonées et le processus diagénétique de pyritisation.

Afin de distinguer entre eux les dépôts de surface aux degrés de sulfoxydation assez rapprochés, un autre diagramme est tracé (Fig. 4), tenant compte de la teneur en soufre résiduel. Nous obtenons en considérant la quantité de carbone organique CLP (CAHET et GADEL, 1976) trois secteurs permettant de classer les sédiments superficiels à *sulfuretum*.

En effet, le secteur I concerne des sédiments appauvris en carbone organique pour lesquels le *sulfuretum* semble accessoire. S'il se manifeste c'est à la suite d'une rupture d'équilibre biologique ou d'un apport organique de l'eau surnageante.

Le secteur II se rapporte aux sédiments en évolution. Celle-ci peut se faire par un apport carboné plus conséquent qui conduira le dépôt vers un stade III où les valeurs moyennes de carbone lié et particulaire sont toujours supérieures à 1 %.

A mesure que nous nous rapprochons de l'axe des abscisses et de l'origine, nous sommes conduits vers le stade saprobique, la nécrose du milieu.

DISCUSSION : MODÈLES BIOGÉOCHIMIQUES

D'un point de vue géochimique, SUGDEN (1963) a avancé l'hypothèse de la déshydrogénation de la matière organique au profit de l'oxydation du soufre et de l'élaboration de pyrite. Les dépôts présentent donc divers états entre les deux pôles extrêmes constitués par un enrichissement exagéré en matière organique et un milieu totalement appauvri.

Selon les conditions de dépôt, l'importance du transfert carbone-soufre (CAHET, en préparation) et le caractère oxydant ou réducteur, nous avons décelé trois réactions de la part du sédiment :

a) les sédiments riches en matière organique présentent généralement une capacité sulfatoréductrice élevée. Le plus souvent ce type de sédiments s'observe en surface dans nos milieux d'étude.

L' H_2S élaboré subit diverses transformations. La fixation par les éléments métalliques représente la forme la plus courante de stockage. Le taux en monosulfures noirs est élevé mais ne dépasse pas une valeur maximum caractéristique du dépôt; malgré la richesse en éléments réduits, des phases oxydantes ont lieu; elles viennent enrichir la fraction mobile du soufre résiduel.

b) Les sédiments riches en matière organique à activité sulfatoréductrice modérée.

L' H_2S est fixé par les métaux disponibles, mais son taux dépasse rarement $500 \mu\text{g/gVS}$. Il se trouve plus fréquemment fixé dans la trame organique du dépôt à la suite d'une oxydation partielle ou totale par voie chimique (réserve oxydante importante) ou par voie biologique.

Dans le cas d'une oxydation biologique du soufre, nous avons décelé des flores efficaces dans la transformation du soufre élémentaire. Elles peuvent devenir actives *in situ* à la faveur de l'effet mécanique et chimique des macroorganismes présents (galeries et mouvements des animaux, rhizomes de végétaux).

c) Lorsque le sédiment s'appauvrit en carbone organique des transferts C-S ont lieu également, mais ils sont très fugaces. Ils ne peuvent être détectés que par certains mouvements de la fraction soufrée (sulfates ou soufre résiduel) ou par la mise en valeur du potentiel chemotrophe.

Ces réactions différentes entraînent des réponses variables des dépôts lagunaires en diagenèse précoce. Sur le plan géochimique nous pouvons considérer deux transpositions possibles des phéno-

mènes actuels aux paléophénomènes : un *premier cas* où l'épuisement en matière organique progressif avec l'enfouissement aboutit à une diminution régulière et logique du carbone.

Dans ce cas le diagramme considérant la capacité sulfatoréductrice (CAHET, 1970) et les teneurs en monosulfures (Fig. 5) indique des points rapprochés pour les milieux superficiels et profonds (stations A et B).

Nous devons distinguer plus généralement :

1) en milieu anoxique (sédiments situés sous une eau surnageante riche en H_2S : Mer Noire, fjords norvégiens, lagunes italiennes profondes), seuls les processus réducteurs s'accomplissent; les sources oxydantes sont faibles ou nulles. La teneur en monosulfures élevée traduit la coloration noire visible sur une tranche épaisse de sédiments. Nous n'avons pas rencontré ce cas typique, car tous nos sédiments furent choisis pour leur caractère biotique. Par contre nous avons relevé ce cas dans un sédiment à macrofaune quasi nulle (étang sursalé de Saint-Paul, près de Peyriac-sur-Mer).

2) Un cas intermédiaire concerne les dépôts des stations A et B. Une faible biomasse benthique occupe ces stations pauvres en carbone organique. La présence d'oxygène à la surface a permis, par les mouvements des animaux ou par réaction biogéochimique, une oxydation des niveaux intermédiaires. Le résultat est la présence d'une couche médiane à pyritisation élevée, encadrée par deux couches à monosulfures.

Un *deuxième modèle* apparaît sur de nombreux sédiments (Fig. 5) où des conditions favorables à l'oxygénation sont réalisées au point que les monosulfures n'apparaissent qu'en surface (même

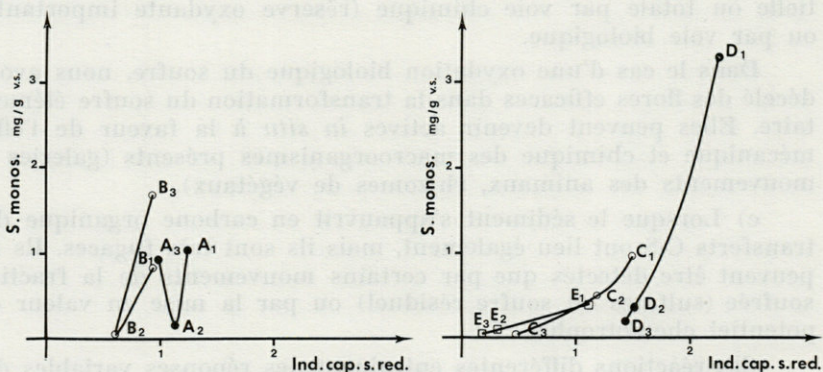


Fig. 5. — Diagrammes monosulfures - indices de capacité sulfatoréductrice : gradients diagénétiques obtenus en sédiments lagunaires.

si ceux-ci ont une teneur élevée : niveau D₁). L'activité réductrice n'est pas dominante devant le réservoir oxydant de ces niveaux. Les indices de sulfatoréduction tout en restant notables décroissent régulièrement avec la profondeur d'enfoncement (stations C, D, E aux niveaux 1, 2, 3). Par une manipulation simple, nous pouvons avancer que c'est le manque de substrat organique de faible poids moléculaire qui limite l'action sulfatoréductrice et par là le taux en monosulfures. Si nous plaçons des sédiments de niveaux intermédiaires lagunaires en anaérobiose, rien ne se passe durant deux mois. Si nous ajoutons un substrat organique (lactate) plus du fer, en quelques jours le sédiment devient noir. Par addition du lactate seul, le milieu met plus longtemps à se noircir; en présence de fer seul, il n'y a pas d'action. La réserve en fer semble suffisante. La réserve organique en petites molécules ne l'est pas : l'action des hétérotrophes primaires (décomposeurs de grosses molécules) y est moins fréquente et intense que dans les niveaux superficiels.

Le rôle des sulfatoréducteurs paraît donc en profondeur sous la dépendance de ses symbiotes ou d'un apport organique providentiel (rhizome de *Potamogeton* par exemple).

En conséquence toute élaboration d'H₂S prend un caractère fugace. Nous sommes là dans des conditions de bonne conservation du matériel organique (niveaux C₃, E₃, CAHET et GADEL, 1976), propices à des liaisons carbone-soufre organique.

Si la pyritisation semble efficace actuellement dans le deuxième modèle, on peut penser qu'ultérieurement les monosulfures des niveaux A₃ et B₃ s'oxyderont par diagenèse. Les teneurs en S total seront proches dans les deux cas mais les teneurs en carbone organique bien différentes.

Les conditions oxydoréductrices contribuent à la conservation de certains composés organiques spécifiques. Ainsi avons nous indiqué que plusieurs acides gras (behenique, arachidique, stéarique) semblent plus facilement repris en anaérobiose.

Ces constatations s'ajoutent aux recherches effectuées sur les substances indicatrices du *sulfuretum* au niveau des séries géologiques.

RÉSUMÉ

Les facteurs responsables de l'oxydation du soufre en milieu sédimentaire ont été examinés (sédiments du Golfe du Lion). Plusieurs rapports entre les formes du soufre se sont révélés être

indicateurs des réactions sédimentaires à l' H_2S microbien; ils constituent des données utiles dans l'étude des « biomes sulfurés ». Citons : S^0/SH_2 , S. mob./s. pyr. , $\text{S. résid./SO}+\text{SH}_2$, $\text{S. pyr./SO}+\text{SH}_2$. D'un point de vue géochimique, deux modèles diagénétiques apparaissent dans une lagune (Bages-Sigean) selon la capacité de sulfatoréduction et la réaction du dépôt à l' H_2S élaboré.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Faktoren, die für die Schwefeloxidation in den Sedimenten des Golfe du Lion verantwortlich sind, wurden untersucht. Das jeweilige Verhältnis verschiedener Formen des Schwefels hat sich als Indikator der Sedimentreaktionen gegenüber mikrobiellem H_2S erwiesen; es liefert wertvolle Hinweise bei der Untersuchung der « Schwefelbiome ». Genannt seien : S^0/SH_2 , S. mob./s. pyr. , $\text{S. res./SO}+\text{SH}_2$, $\text{S. pyr./SO}+\text{SH}_2$. In geochemischer Hinsicht zeigen sich zwei Diagenesemodelle in einer Lagune (Bages-Sigean), entsprechend der Sulfat-Reduktion und der Reaktion der Ablagerungen gegenüber gebildetem H_2S .

BIBLIOGRAPHIE

- ADAIR, F. W. & W. W. UMBREIT, 1965. Anaerobic oxydation of sulfur by *Thiobacillus thioparus*. *Bact. Proc.*, **65** : 84.
- ALEEM, M. I. H., G. E. HOCH & J. E. VARNER, 1965. Water as the source of oxidant and reductant in bacterial chemosynthesis. *Proc. natn. Acad. Sci., U.S.A.*, **54** : 869-873.
- ARMSTRONG, W., 1964. Oxygen diffusion from the roots of some British big plants. *Nature, Lond.*, **204** (4960) : 801-802.
- BARNES, H., D. M. FINLAYSON & J. PIATIGORSKY, 1963. The effect of dessication and anaerobic conditions on the behaviour, survival and general metabolism of three common cirripedes. *J. Anim. Ecol.*, **32** : 233-252.
- BARBER, D. A., M. EBERT & N. T. S. EVANS, 1962. The movement of $^{15}\text{O}_2$ through barley and rice plants. *J. exp. Bot.*, **13** : 397-403.
- BEADLE, L. C., 1957. Adaptations of some aquatic animals to low oxygen levels and to anaerobic conditions. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **15** : 120-131.

- BERNER, R. A., 1962. Experimental studies of the formation of sedimentary iron sulfides. *Bioch. sulf. isot. Proc. Nat. Sci. Found. Symp.*, Jensen ed. : 107-120.
- BERNER, R. A., 1964. Distribution and diagenesis of sulfur in some sediments from the Gulf of California. *Mar. Geol.*, **1** (2) : 117-140.
- BOULEGUE, J., 1972. Mise en évidence et dosage des polysulfures au cours de l'oxydation de l'hydrogène sulfuré dans l'eau de mer. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, C.*, **275** : 1335-1336.
- BRAFIELD, A. E., 1964. The oxygen content of interstitial water in sandy shores. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 97-116.
- BRAND, T., von, 1946. Anaerobiosis in Invertebrates. *Biodynamica Monographs* n° 4., Missouri 1966, 328 p.
- BRAND, T., von, 1966. Respiration in biochemistry of parasites. *Acad. Press, Lond., N. Y.*
- CAHET, G., 1970. Aspects chemotrophiques en sédiments lagunaires. Cas du soufre. *Vie Milieu*, **21** (1 B) : 1-36.
- CAHET, G., 1971. Relations carbone-soufre dans les sédiments marins de la région de Banyuls-sur-Mer (Pyr.-Or.). *Vie Milieu*, **22** (1 B) : 39-60.
- CAHET, G. & F. GADEL., 1976. Bilan du carbone dans des sédiments lagunaires et marins méditerranéens. Effets des processus biologiques saisonniers et diagenétiques. *Arch. Hydrobol.*, **77** (1) : 109-138.
- CONWAY, V. M., 1937. Studies in the autecology of *Cladium mariscus*. R. Br. III. The aeration of the subterranean parts of the plant. *New Phytol.*, **36** : 64-96.
- DALES, R. P., 1958. Survival of anaerobic periods by two intertidal polychaetes, *Arenicola marina* L. and *Owenia fusiformis* delle Chiaje. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **37** : 521-529.
- DEMOLON, A., 1921. Sur le pouvoir sulfoxydant des sols. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **173** : 1408-1410.
- ENCKELL, P. H., 1968. Oxygen availability and microdistribution of interstitial mesofauna in swedish fresh-water sandy beaches. *Oikos*, **19** (2) : 271-291.
- FIALA, M., 1969. Etudes physicochimiques et microbiologiques du complexe lagunaire de Bages-Sigean. *Thèse 3^e cycle, Fac. Sci. Univ. Paris*, 108 p.
- FOX, H. M., 1955. Effect of oxygen on the concentration of heme in invertebrates. *Proc. R. Soc., B*, **143** : 203-214.
- FUJITA, Y. & B. ZENITANI, 1971. Microbiological studies on shallow marine areas. VI. Thiosulfate oxidizing bacteria isolated from shallow bay. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, **31** : 77-83.
- GAMBLE, J. C., 1970. Anaerobic survival of the crustaceous *Corophium volutator*, *C. arenarium* and *Tanasis chevreuxi*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **50** : 657-671.
- GAVAUDAN, P. & H. POUSSEL, 1967. Les concepts d'hétérotrophie et d'autotrophie, l'évolution de la composition de l'atmosphère et de l'oxygène de la vie. *In* : Biogenèse, Colloque sur les Systèmes biologiques élémentaires et la Biogenèse. Masson & Cie, ed. 131-149.

- GENOVESE, S., G. MACRI & G. SCAVUZZO, 1966. Contribution alla studio della nitrificazione nell' ambiente salmastro. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **21** (2) : 273-286.
- GIERE, O., 1970. Untersuchungen zur Mikrozonierung und Ökologie mariner Oligochaeten im Sylter Watt. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **12** : 491-529.
- GORDON, M. S., 1960. Anaerobiosis in marine sandy beaches. *Science*, **132** : 616-617.
- GORLENKO, V.M. & V.A. KUZNETSOVA, 1966. Bacterial reduction during combined cultivation of *Desulfovibrio desulfuricans* and hydrocarbon oxidizing bacteria on mineral medium with oil. *Prikl. Biokhim. Mikrobiol.*, **2** (3) : 264-270.
- GRIFFIN, D.M., 1968. A theoretical study relating the concentration and diffusion of oxygen to the biology of organisms in soil. *New Phytol.*, **67** : 561-577.
- GUITTONNEAU, G., 1925. Sur la transformation du soufre en sulfate par voie d'association microbienne. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **181** : 261-262.
- GUITTONNEAU, G., 1927. Sur l'oxydation microbienne du soufre au cours de l'ammonisation. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **D, 184** : 45-46.
- GUITTONNEAU, G. & J. KEILLING, 1932. L'évolution et la solubilisation du soufre élémentaire en terre arable. *Annls agron. N. S.*, **2** : 690-725.
- GUNDERSEN, K., A. F. CARLUCCI & K. BOSTROM, 1966. Growth of some chemoautotrophic bacteria at different oxygen tensions. *Experientia*, **22** (4) : 229-230.
- HAMMEN, C. S., 1969. Lactate and succinate oxido-reductases in marine invertebrates. *Mar. Biol.*, **4** : 233-238.
- HAQUE, M. Z., M. KOBAYASHI, K. FUJII & E. TAKAHASHI, 1969. Seasonal changes of photosynthetic bacteria and their products. *Soil Pl. Fd. Tokyo*, **15** (2) : 51-55.
- HEIDE, H. van der, B. M. BOER-BOLT, & M. H. van de RAALTE, 1963. The effects of low oxygen content of the medium on the roots of barley seedlings. *Ann. Botn. Neerl.*, **12** (2) : 231-247.
- JANNASCH, H. W., 1970. A microbiologist's view. *Oceanus*, **15** (4) : 39.
- JANSSON, B. O., 1967. The availability of oxygen for the interstitial fauna of sandy beaches. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **1** : 123-143.
- KAISER, P. & M. LAURENT, 1964. Evaluation des groupements fonctionnels dans cinq sédiments humiques d'eau douce. *Annls Inst. Pasteur, Paris*, **107** : 152-167 (suppl. 3).
- KANWISHER, J., 1962. Gas exchange of shallow marine sediments. Narragansett Mar. Lab. : 13-19. Symposium on Marine Sediments.
- KAPLAN, I. R. & S. C. RITTENBERG, 1963. Basin sedimentation and diagenesis. The earth beneath the sea, history. The sea, Vol. 3 Hill, ed., Wiley and Sons, publ., 583-608.
- KAWAI, A., Y. YOSHIDA & M. KIMATA, 1968. Nitrifying bacteria in the coastal environments. Proc. U. S. Japan Seminar Mar. Microbiol. *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst., Kyoto Univ.*, **12** : 181-194.

- KEILLING, J. 1966. Biologie des sols. Données et perspectives nouvelles. *Sci. Techq.*, **11** : 39-44.
- KUENEN, J. G. & H. WEDKAMP, 1970. Isolation and properties of a chemolithotrophic sulfur oxidizing spirillum. *Antonie van Leeuwenhoek*, **36** (1) : 186.
- KUSHINS, L. J. & C. P. MANGUM, 1971. Responses to low oxygen conditions in two species of the mud snail *Nassarius*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **39** (A) : 421-435.
- LAPORTE, G. S. & R. POURRIOT, 1967. Fixation de l'azote atmosphérique par les algues Cyanophycées. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **4** (1) : 81-112.
- LA RIVIÈRE, J. W. M., 1967. The microbial sulfur cycle and some of its implications for the geochemistry of sulfur isotopes. *Geol. Rdsch.*, **65** (3) : 568-582.
- LINDEMAN, R. L., 1942. Experimental simulation of winter anaerobiosis in a senescent lake. *Ecology*, **23** : 1-13.
- Mac LAREN, A. D., 1969 a. Steady state studies of nitrification in soil : theoretical considerations. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **33** (2) : 273-276.
- Mac LAREN, A. D., 1969 b. Nitrification in soil : systems approaching a steady state. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **34** (4) : 551-556.
- Mac ROY, C. P., 1969. Eelgrass under Arctic winter ice. *Nature, Lond.*, **224** : 818-819.
- MEKHTEVA, V. L., 1963. Distribution of microflora in recent deposits of lake Bol' shoi Sevan., *Mikrobiologiya*, **32** (1) : 113-120.
- MATIN, A. & S. C. RITTENBERG, 1970. Utilization of glucose in heterotrophic media by *Thiobacillus intermedius*. *J. Bact.*, **104** (1) : 234-238.
- MOON, T. W. & A. W. PRICHARD, 1970. Metabolic adaptation in vertically separated populations of *Mytilus californicus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **5** : 35-46.
- ODU, C. I. T. & K. B. ADEOYE, 1970. Heterotrophic nitrification in soils. A preliminary investigation. *Soil Biol. Biochem.*, **2** : 41-45.
- PITTS, G., 1972. Beggiatoa : occurrence in the rice rhizosphere. *Science*, **178** (4064) : 990-991.
- POLUHOWICH, J. J., 1970. Oxygen consumption and the respiratory pigment in the fresh water nemertean, *Prostoma rubrum*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **36** : 817-821.
- POTTER, I. C., B. J. HILL & S. GENTLEMAN, 1970. Survival and behaviour of ammocoetes at low oxygen tensions. *J. exp. Biol.*, **83** : 59-73.
- PUGH, L. H. & W. W. UMBREIT, 1966. Anaerobic CO₂ fixation by autotrophic bacteria *Hydrogenomonas* and *Ferrobacillus*. *Archs Biochem. Biophys.*, **115** : 122-128.
- REISH, D. J., 1966. Relationships of polychaetes to varying dissolved oxygen concentrations. Third Conference, Water Pollution Research, **10** : 199-216.
- RICKARD, D. T., 1969 a. The microbial formation of iron sulphides. *Stokh. Contr. Geol.*, **20** : 49-66.

- RICKARD, D. T., 1969 b. The chemistry of iron sulphide formation at low temperatures. *Stockh. Contr. Geol.*, **20** : 67-95.
- SCHOLANDER, P. F., L. VAN DAM & S. I. SCHOLANDER, 1955. Gas exchange in the roots of mangroves. *Am. J. Bot.*, **42** : 92-98.
- SHATTUCK, G. E. Jr. & M. ALEXANDER, 1963. A differential inhibitor of nitrifying microorganisms. *Soil. Sc. Soc. Amer. Proc.*, **27** : 600-601.
- SINGER, T. P., 1965. Comparative biochemistry of succinate dehydrogenase : forms and functions. In *oxydase and related redox systems*. Vol. 1 : 448-471. Zing, T. E., H. E. Mason & M. Morrison, ed.
- SOROKIN, Yu. I., 1970. Interrelations between sulfur and carbon turnover in meromictic lakes. *Arch. Hydrobiol.*, **66** (4) : 391-446.
- SOROKIN, Yu. I., 1971. Experimental data on the oxidation rate of hydrogen sulfide in the Black Sea. *Okeanologija*, **11** : 352-360.
- STANLEY, P. E. & D. J. D. NICHOLAS, 1969. Uses of isotopes in metabolic studies with soil microorganisms. *Atom. Energy, Sydney*, **12** (3) : 11-20.
- SWABY, R. J. & M. I. VITOLINS, 1968. Sulfur oxidation in Australian soils. 9th Int. Congr. Soil Sci., Adelaide, **4** : 673-679.
- TABATABAI, L. M. & H. W. WALKER, 1970. Oxidation-reduction potential and growth of *Clostridium perfringens* and *Pseudomonas fluorescens*. *Appl. Microbiol.*, **20** (3) : 441-446.
- TAGA, N. & H. SEKI, 1965. Preliminary bacteriological analysis of marine sediment core collected from abyssal region of the Pacific Ocean. *Bull. natn. Sci. Mus., Tokyo*, **8** (2) : 179-183.
- TAYLOR, B. F. & D. S. HOARE, 1969. New facultative *Thiobacillus* and a reevaluation of the heterotrophic potential of *Thiobacillus novellus*. *J. Bact.*, **100** (1) : 487-497.
- TEAL, J. M. & F. G. CAREY, 1967. The metabolism of marsh crabs under conditions of reduced oxygen pressure. *Physiol. Zool.*, **40** (1) : 83-91.
- THEEDE, H., A. PONAT, K. HIROKI & C. SCHIERPER, 1969. Studies on the resistance of marine bottom invertebrates to oxygen deficiency and hydrogen sulfide. *Mar. Biol.*, **2** (4) : 325-337.
- TRUDINGER, P. A., 1967. Metabolism of thiosulfate and tetrathionate by heterotrophic bacteria from soil. *J. Bact.*, **93** (2) : 550-559.
- TUTTLE, J. H., P. R. DUGAN, C. B. MAC MILLAN & C. I. RANGLES, 1969 a. Microbial dissimilatory sulfur cycle in acid mine water. *J. Bact.*, **97** (2) : 594-602.
- TUTTLE, J. H., P. R. DUGAN & C. I. RANGLES, 1969 b. Microbial sulfate reduction and its potential utility as an acid mine water pollution abatement procedure. *Appl. Microbiol.*, **17** (2) : 297-302.
- UFFEN, L. & R. S. WOLFE, 1970. Anaerobic growth of purple non sulfur bacteria under dark conditions. *J. Bact.*, **104** (1) : 462-472.
- VAN STRATTEN, L. M. J. U., 1954. Composition and structure of recent marine sediments in the Netherlands. *Leid. geol. Meded.*, **19** : 110 p.
- VERSTRAETE, W. H., 1971. Heterotrophic nitrification by *Arthrobacter* sp. *Diss. Abstr.*, **32** (4) : 1953.

- VISHNIAC, W. & M. SANTER, 1957. The Thiobacilli. *Bact. Rev.*, **21** : 195-213.
- VITOLINS, M. I. & R. J. SWABY, 1969. Activity of sulfur-oxidizing microorganisms in some australian soils. *Aust. J. Soil. Res.*, **7** : 171-183.
- VLISSAK, K., 1970. Total soil nitrogen and nitrogen mineralization. *Pl. Soil*, **32** (1) : 27-32.
- WIESER, W. & J. KANWISHER, 1961. Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole. *Limnol. Oceanogr.*, **6** : 262-270.
- WIMPENMY, J. W. & J. A. COLE, 1967. The regulation of metabolism in facultative bacteria. *Biochim. biophys. Acta*, **148** (1) : 233-242.
- WINOGRADSKI, S., 1949. *Microbiologie du sol*. Masson & Cie, ed., p. 839.

Reçu le 20 juin 1975

**ÉVOLUTION DU PLANCTON
DANS LA BAIE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER
A LA FIN DU PRINTEMPS (MAI ET JUIN 1971)
I. — HYDROLOGIE, SELS NUTRITIFS, CHLOROPHYLLE**

par P. NIVAL, G. MALARA & R. CHARRA
Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer

ABSTRACT

The northern part of the coastal waters of Villefranche, the most sheltered from the wind, is characterized by a mass of superficial warm water, overlain by freshwater inflows. Within it develops vertical stratification. Impulses related to the west wind (Mistral) tend to push the mass offshore and replace it with underlying water. After each pulse the warm water is reconstituted by rewarming and the piling up of the superficial layer, the latter effect being increased by strong easterly winds.

The stable phases between the perturbations benefit the phytoplankton. In this basin, which is characterized by the superficial inflow of nutrients from urban sewage into a water that is practically depauperate at this time of year, any phenomenon which destroys the stability is unfavourable to the phytoplankton.

The evolution of the superficial water mass is thus regulated by two competing processes : vertical stabilization and homogenization.

Nous tenons à remercier tous ceux qui ont rendu possible ce travail, en particulier : les équipages du *Korotneff* et de la *Sagitta*, pour les facilités de travail à la mer qu'ils nous ont procurées, de jour comme de nuit; M. BETHOUX, pour ses précieux renseignements sur l'énergie solaire; MM. BOUGIS et GOSTAN pour leurs critiques constructives; MM^{mes} ONTENIENTE et GIOVAGNOLI pour la typographie et l'iconographie.

INTRODUCTION

La rade de Villefranche-sur-Mer est située sur la bordure nord de la mer Ligure. Son axe est approximativement Nord-Sud. Sa profondeur est de 150 m à son entrée, au sud, proche de fonds de 1 000 m, et diminue vers le nord jusqu'à un seuil de 15 m qui isole un bassin de 20 m de fond où nous avons situé les points de prélèvements. Elle est soumise à l'influence du courant cyclonique de la mer Ligure, qui circule d'est en ouest devant la Côte d'Azur.

Cette zone relativement fermée se présente comme un bassin pilote qui permet à la fois l'étude des phénomènes de production planctonique et celle des effets de rejets en zone littorale.

BOUGIS & *al.* (1967) et NIVAL & CORRE (1976) ont montré qu'en régime d'été la répartition de la température et de la chlorophylle à la surface de la rade est hétérogène. On observe généralement à cette époque une forte abondance de phytoplancton dans la partie nord, contrastant avec les eaux situées au sud, dont la pauvreté est comparable à celle des eaux côtières de la mer Ligure.

Cette hétérogénéité semble liée à l'isolement relatif de l'eau du nord de la rade, enrichie par les eaux usées de la ville. Dans cette zone, l'évolution des biomasses de plancton dans le temps montre une forte variabilité.

Pour tenter de comprendre la détermination de ce phénomène, nous avons réalisé tous les deux jours, du 17 mai au 16 juin 1971, une série de mesures en trois points de cette zone (Fig. 1) renseignant sur la situation hydrologique (bathythermogramme, température, salinité), les sels nutritifs (phosphates, nitrates, silicates, ammoniacque), l'abondance du phytoplancton (chlorophylle, protéines et glucides particuliers) et celle du zooplancton (poids sec, protéines, glucides, dénombrement des copépodes, œufs et copépodites, des thaliacés, appendiculaires, chaetognathes, larves et œufs de poissons). Ces mesures de l'état statique de la masse d'eau et de ses constituants étaient complétées par des mesures de vitesse d'évolution : production primaire (méthode du ^{14}C) et respiration du zooplancton. Nous nous bornerons à présenter ici la situation météorologique et hydrologique pendant la période d'étude ainsi que l'évolution des sels nutritifs et de la chlorophylle. L'analyse des autres facteurs fera l'objet d'autres articles.

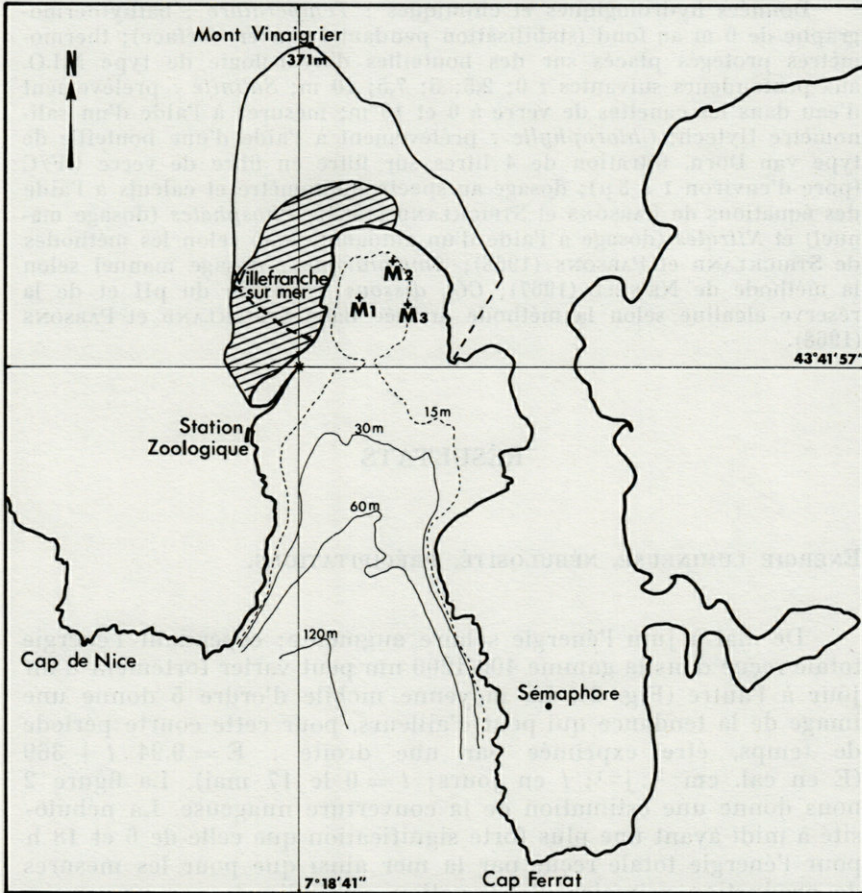


FIG. 1. — Position des stations de mesure dans la rade de Villefranche, avec indication du bassin versant (entre le Mont Vinaigrier et la mer) dans cette partie de la baie.

MÉTHODES

Données météorologiques : observations du sémaphore du cap Ferrat pour les vents et les précipitations (tableaux climatologiques mensuels); mesures de l'énergie solaire à l'aide d'un pyrhanomètre à l'aéroport de Nice.

Données hydrologiques et chimiques : *Température* : bathythermographe de 0 m au fond (stabilisation pendant 1 mn en surface); thermomètres protégés placés sur des bouteilles d'hydrologie de type N.I.O. aux profondeurs suivantes : 0; 2,5; 5; 7,5; 10 m; *Salinité* : prélèvement d'eau dans les canettes de verre à 0 et 10 m; mesures à l'aide d'un salinomètre Hytech; *Chlorophylle* : prélèvement à l'aide d'une bouteille de type van Dorn, filtration de 4 litres sur filtre en fibre de verre GF/C (pore d'environ 1 à 3 μ); dosage au spectrophotomètre et calculs à l'aide des équations de PARSONS et STRICKLAND (1963); *Phosphates* (dosage manuel) et *Nitrates* (dosage à l'aide d'un autoanalyseur) selon les méthodes de STRICKLAND et PARSONS (1968); *Ammoniaque* : dosage manuel selon la méthode de NEWELL (1967); *CO₂ dissous* : mesure du pH et de la réserve alcaline selon la méthode donnée dans STRICKLAND et PARSONS (1968).

RÉSULTATS

ENERGIE LUMINEUSE, NÉBULOSITÉ, PRÉCIPITATIONS.

De mai à juin l'énergie solaire augmente; cependant l'énergie totale reçue dans la gamme 400-1200 nm peut varier fortement d'un jour à l'autre (Fig. 2). La moyenne mobile d'ordre 5 donne une image de la tendance qui peut d'ailleurs, pour cette courte période de temps, être exprimée par une droite : $E = 9.94 \cdot t + 369$ (E en cal. $\text{cm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$; t en jours; t=0 le 17 mai). La figure 2 nous donne une estimation de la couverture nuageuse. La nébulosité à midi ayant une plus forte signification que celle de 6 et 18 h pour l'énergie totale reçue par la mer ainsi que pour les mesures de production primaire, l'observation est indiquée par une croix. Elle est relativement faible entre les sorties 7 à 11 et 12 à 15. La nébulosité aussi bien que l'énergie solaire nous permettent de diviser cette période en deux parties : une période initiale d'instabilité des conditions d'éclairement, associée à une forte nébulosité : 17 au 27 mai, puis une phase d'oscillation ample de la nébulosité associée à un éclaircissement plus régulier (27 mai au 16 juin). La seule période de forte nébulosité se situe entre les sorties 11 et 12.

Les précipitations sont fréquentes pendant la première période et beaucoup plus rares ensuite, bien qu'elles puissent atteindre une intensité comparable (hauteurs d'eau maximales : 36 mm le 6 mai, 32 mm le 9 juin).

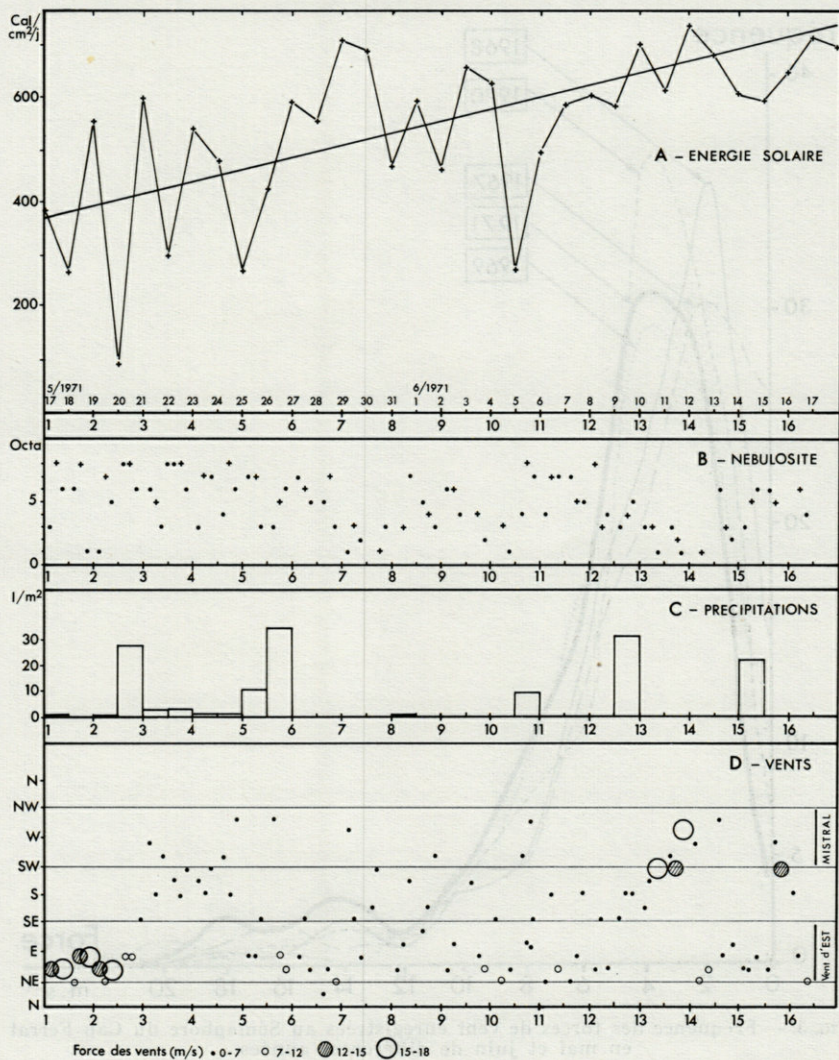


FIG. 2. — Evolution des paramètres météorologiques pendant la période d'été.

VENTS.

La répartition des fréquences de la force du vent en mai et juin garde en 1971 la même allure que celle des années antérieures (Fig. 3). Pour cette période de l'année, la figure 4 montre la répar-

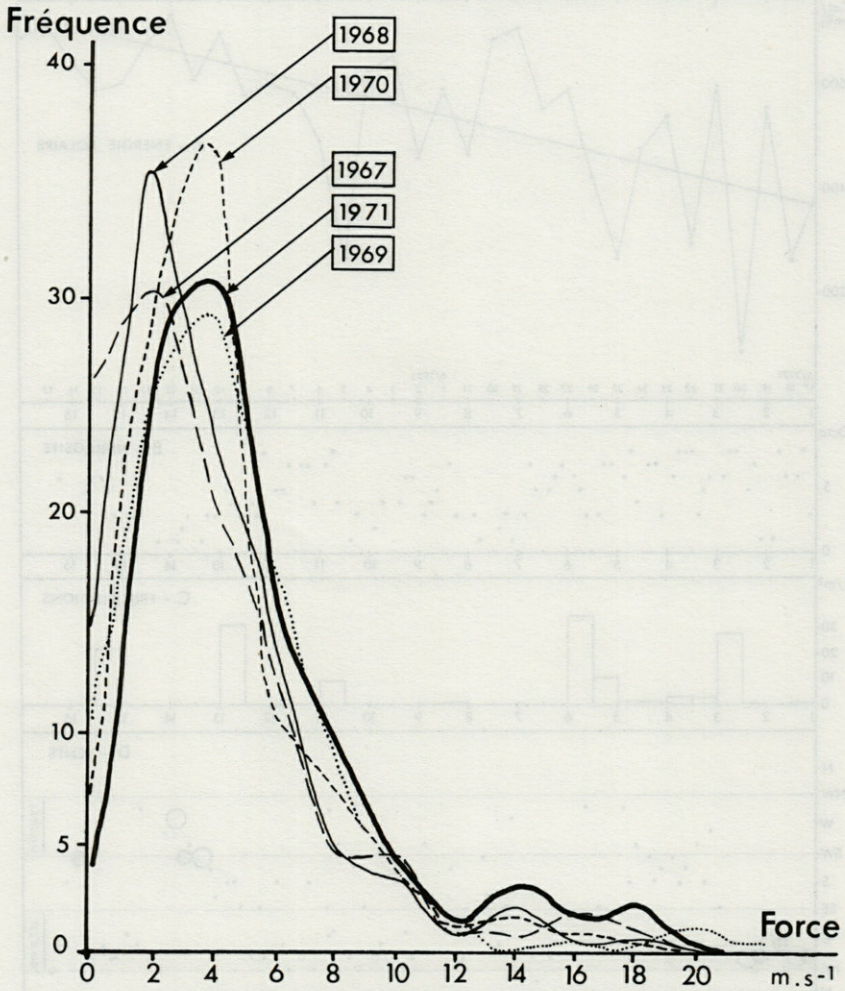


FIG. 3. — Fréquence des forces de vent enregistrées au Sémaphore du Cap Ferrat en mai et juin de différentes années.

tition dans le temps des observations de vent de plus de $7 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ de 1965 à 1971. Les périodes de vent fort sont de durée très variable, allant de l'impulsion isolée à plusieurs jours. La durée des périodes de vent faible (inférieure à 7 m/s) varie de 4 à 28 jours, mais est le plus fréquemment de 7 à 10 jours. De ce point de vue l'année 1971 se distingue par sa régularité.

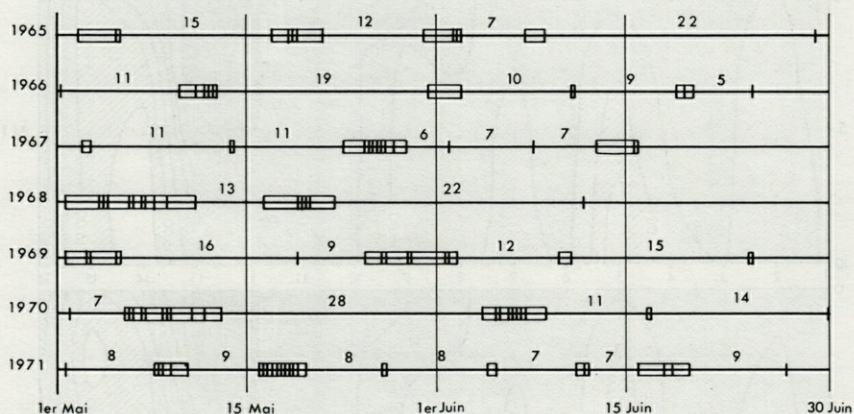


FIG. 4. — Position temporelle des périodes de vent de force supérieure à $7 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ (rectangles : chaque enregistrement de vent fort est indiqué par un segment vertical) et indication de la durée en jours entre les centres de gravité des périodes de vent fort.

TEMPÉRATURE DE L'EAU.

La figure 5 permet deux remarques : d'abord on constate que la température évolue de façon identique aux trois points, donc que la masse d'eau qu'ils représentent reste de ce point de vue relativement homogène. Ensuite, on peut remarquer que lorsqu'une perturbation se produit, la colonne d'eau n'est pas changée brutalement; mais au contraire, que l'eau profonde, plus froide, remplace progressivement celle existante (sorties 4-5 et 11 à 14).

On a représenté sur la figure 6 la position de la thermocline à chaque sortie, en notant la profondeur approximative du plus fort gradient (supérieur à $0.3 \text{ } ^\circ\text{C}$ par 5 m) situé entre deux couches relativement homogènes, sur les bathythermogrammes. On a d'autre part indiqué par des pointillés les couches dans lesquelles la température décroît régulièrement (variation inférieure ou égale à $0.3 \text{ } ^\circ\text{C}$ par 10 m). On rencontre fréquemment une thermocline vers 15 m , sauf en période d'advection verticale d'eau profonde (sorties 5 et 12 à 14) et à la sortie 9. Nous verrons plus loin les particularités de la période qui avoisine cette sortie. La thermocline peut être accompagnée d'une seconde moins profonde, comme dans les lacs après une période de fort ensoleillement (HUTCHINSON, 1967). Il est vraisemblable que la plupart du temps l'eau située au-dessous de 15 m ne participe pas à l'évolution de la couche 0 à 10 m .

Les mesures faites à cette époque de l'année en 1964 et 1965 montrent bien l'isolement de la partie nord (Fig. 7). La tempéra-

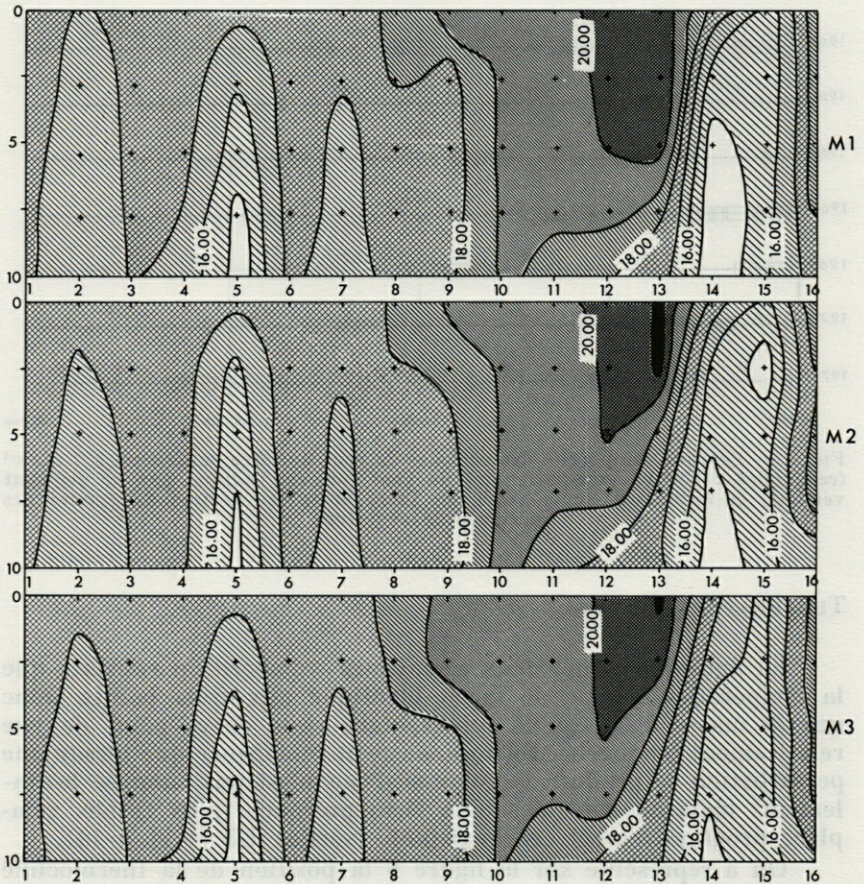


FIG. 5. — Evolution de la température aux trois stations pendant la période d'été.

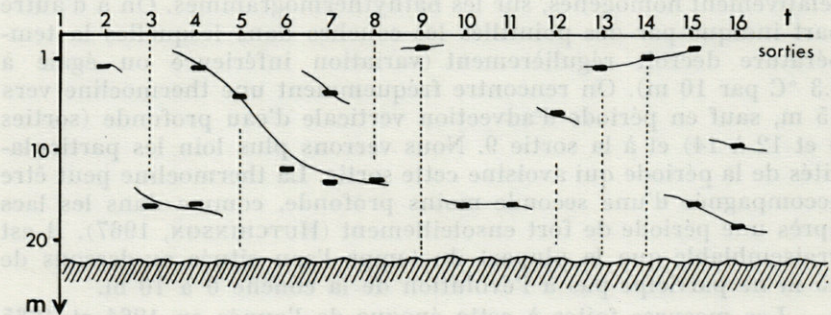


FIG. 6. — Position de la thermocline durant la période d'été, d'après des bathythermogrammes. En ordonnées : profondeur en m; les lignes indiquent des gradients supérieurs à $0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ par 5 m; le pointillé indique une homogénéité ou un gradient inférieur à $0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ par 10 m.

ture (T) peut y atteindre des valeurs élevées, alors qu'au sud l'eau superficielle, davantage mélangée par le vent avec l'eau sous-jacente, a toujours à cette époque une température inférieure. La répartition de la salinité (S) met en évidence au nord de la rade un apport d'eau douce qui favorise à cette époque l'isolement hydrologique de cette région en augmentant la stabilité verticale. La structure superficielle peut varier d'une année à l'autre : en 1965 les différences entre les zones de la rade sont moins importantes qu'en 1964. La masse d'eau du nord ne se distingue de celle du sud que par sa plus faible salinité. On peut encore remarquer que lorsque la température est basse dans la région nord, l'eau de surface de la rade est relativement homogène. Mais on a montré que l'hétérogénéité horizontale croît avec la température moyenne jusqu'au moment du maximum d'apport calorifique, fin juin (NIVAL et CORRE, 1976).

En adoptant les hypothèses faites par RILEY, STOMMEL et BUMPUS (1949), RILEY (1951), on peut obtenir comme MARGALEF et ANDREU (1958) pour la ria de Vigo, un ordre de grandeur du coefficient de conductibilité turbulente à partir des variations de température (tableau I). On doit être prudent dans son interprétation

TABLEAU I

Variation de la température mesurée à 5 m (ΔT_m), variation moyenne de la température due à l'absorption de l'énergie solaire (ΔT_s), et valeur estimée du coefficient de diffusion turbulente (A), dans l'intervalle entre deux sorties (2 jours).

Intervalle (sorties)	ΔT_m (°C)	ΔT_s (°C)	A (g.cm ⁻¹ .m ⁻¹)
1 - 2	- 0,73	0,20	- 8,96
2 - 3	+ 0,48	0,20	7,18
3 - 4	- 0,05	0,41	- 0,22
4 - 5	- 1,69	0,47	- 6,22
5 - 6	+ 2,07	0,23	10,53
6 - 7	+ 0,17	0,59	- 7,09
7 - 8	+ 0,09	0,80	8,87
8 - 9	- 0,06	0,53	- 1,63
9 - 10	+ 1,31	0,57	8,01
10 - 11	+ 0,03	0,40	- 3,91
11 - 12	+ 0,96	0,55	- 2,81
12 - 13	- 0,58	0,63	- 1,02
13 - 14	- 3,82	0,73	- 4,77
14 - 15	- 0,11	0,81	6,48
15 - 16	+ 2,68	0,64	167,42

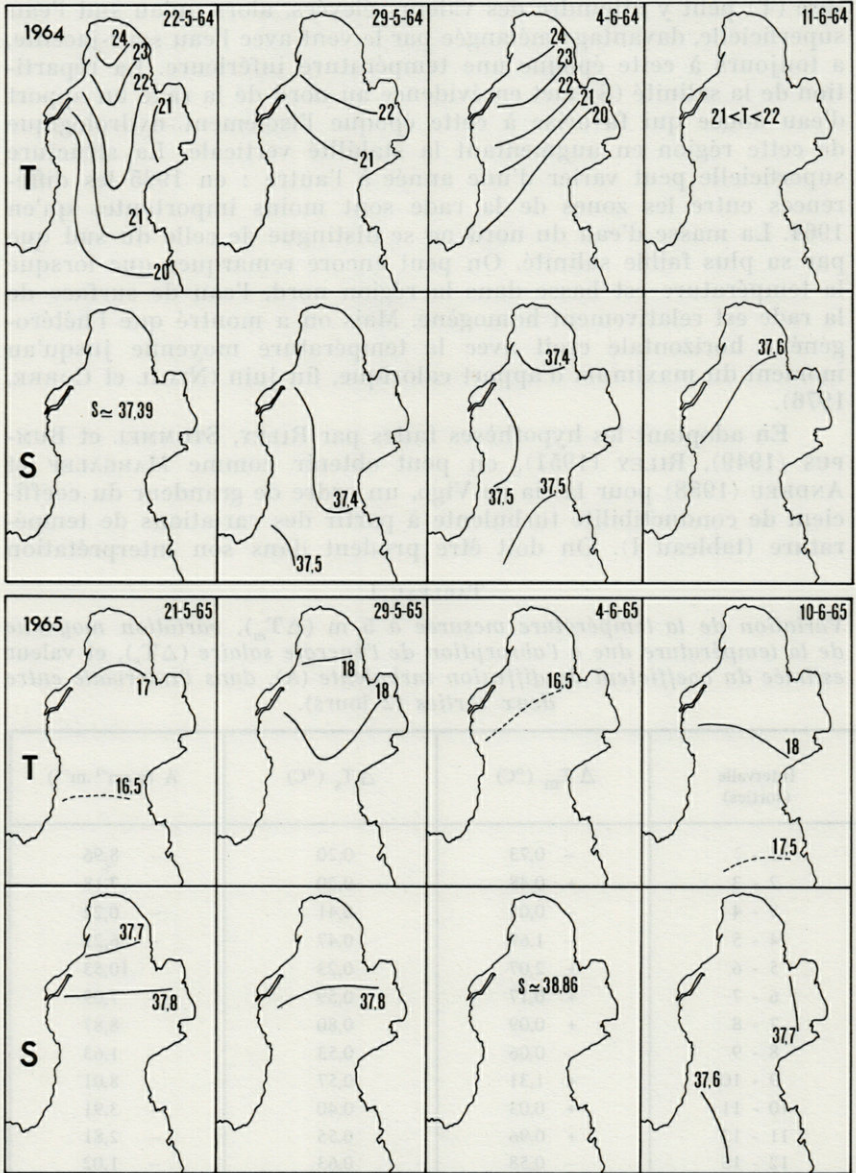


FIG. 7. — Répartition de la température et de la salinité à la surface de la rade en mai et juin 1964 et 1965.

étant donné que toutes les conditions d'application de la méthode ne sont pas réunies. On peut comparer les valeurs positives à celles obtenues par SAINT-GUILY (1961) à 0 m dans l'eau côtière devant Monaco : de l'ordre de $8 \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ en mai et $3 \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ en juin. La présence de valeurs négatives ou très élevées montre que l'advection n'est certainement pas négligeable dans cette zone. A la suite de MARGALEF et ANDREU (1958) on peut interpréter les valeurs négatives comme des indices d'un transport vertical vers le haut, tandis que les valeurs élevées traduisent une descente de l'eau.

STABILITÉ VERTICALE.

La stabilité de la couche, mesurée par la différence entre les densités à 0 et 10 m, varie dans la gamme de 100 à $1\,500 \cdot 10^{-4}$ (Fig. 8 A). En général sa variation est comparable aux trois points; mais on note trois exceptions : sorties 3, 4, 16. On peut considérer que la couche est relativement homogène (stabilité moyenne voisine de $100 \cdot 10^{-4}$) pour 4 sorties : 1, 6, 10, 15, auxquelles on peut constater l'absence de thermocline dans les 10 premiers mètres (Fig. 6), et qu'elle est stable lorsque l'indice est supérieur ou égal à $400 \cdot 10^{-4}$, ce qui se produit aux périodes suivantes : sorties 4 à 5, 9, 12 à 14, 16. Il faut noter que l'homogénéisation qu'on observe ici n'est pas aussi forte que celle qu'on enregistre en hiver (stabilité de l'ordre de 0 à $10 \cdot 10^{-4}$).

SALINITÉ.

La figure 7 nous montre que l'évolution de la salinité dans le bassin nord n'est pas complètement indépendante de l'évolution globale dans la rade. Après une période d'oscillation entre les sorties 1 à 7, la salinité de surface (Fig. 8 B) décroît régulièrement jusqu'à la sortie 12, puis montre à nouveau une période d'oscillations importantes. La salinité à 10 m suit une évolution comparable pendant la plupart de la deuxième période puis, avant la fin de celle-ci, (sorties 11 à 13) diverge. Comme la température, la salinité à 10 m montre l'effet de l'arrivée d'eau profonde.

Les variations de salinité de la couche superficielle dépendent de la conjonction de plusieurs facteurs : d'une part de l'intensité et du sens du courant profond dans la baie, d'autre part des pluies et de la stabilité. Les apports d'eau douce affectent d'autant plus

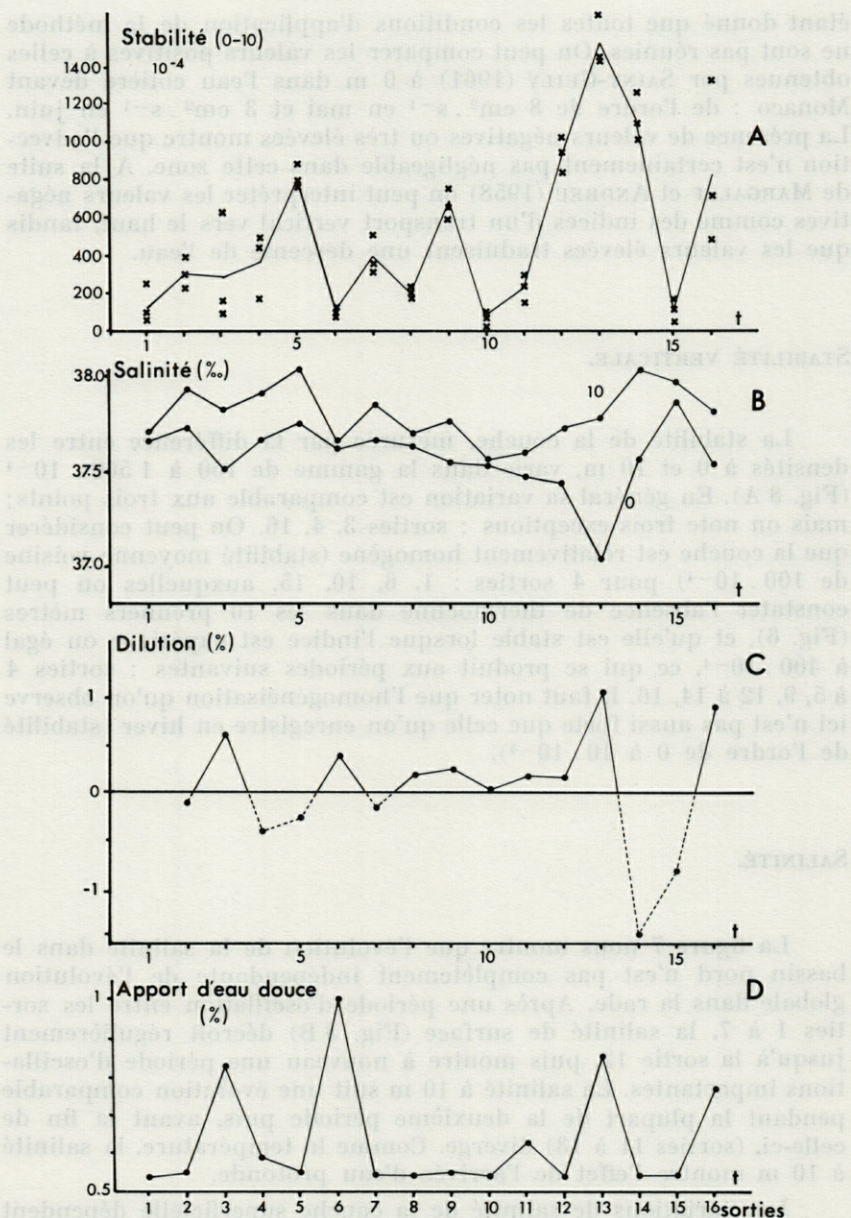


FIG. 8. — A : variation de la stabilité exprimée par $(\sigma_t(0\text{ m}) - \sigma_t(10\text{ m}))/10$; B : évolution de la salinité à 0 et 10 m; C : pourcentage de dilution nécessaire pour expliquer les variations; D : pourcentage d'eau douce apportée par les effluents urbains et les pluies dans la partie nord de la baie (couche de 5 m).

la salinité de surface que la stabilité de la colonne est forte. On peut constater que parmi les fortes pluies (plus de 15 l.m^{-2}) la troisième, qui a lieu en période de stabilité (sortie 13), diminue plus efficacement la salinité de surface que les deux précédentes (sortie 6). On peut obtenir une estimation de la dilution introduite par les apports d'eau douce par deux voies différentes : d'abord en calculant la proportion d'eau douce nécessaire pour expliquer la variation de salinité de surface entre deux sorties consécutives (Fig. 8 C). Les valeurs négatives indiquées expriment que l'apport d'eau salée est supérieur à l'effet d'une éventuelle dilution. La période entre les sorties 7 et 12 est marquée par un taux de dilution relativement constant. On peut ensuite estimer le volume (Fig. 3) à sa surface ($456\,800 \text{ m}^2$) (1), et par les effluents urbains qui sont d'ailleurs concentrés dans cette partie de la baie ($1\,050 \text{ m}^3 \cdot \text{j}^{-1}$) (2). En supposant que cette eau douce se dilue dans la couche des 5 premiers mètres, on obtient une estimation du pourcentage de dilution entre les deux sorties (Fig. 8 D). Les deux évaluations sont comparables. On peut constater en comparant les résultats des deux méthodes que la diminution de salinité observée entre les sorties 7 à 12 est essentiellement due aux effluents urbains. On ne peut pas attacher une trop grande importance à la différence entre les valeurs absolues des deux estimations de la dilution puisqu'elles dépendent essentiellement pour la première de la différence entre les flux d'eau douce et d'eau salée et pour la deuxième de l'épaisseur de la couche dans laquelle se fait la dilution.

DIAGRAMME T-S.

Tous les points représentatifs des eaux de surface (Fig. 9) sont alignés sur une droite dont les caractéristiques aux extrémités sont approximativement $21^\circ, 37.2\text{‰}$: A1 et $16^\circ, 37.9\text{‰}$: A2. Ce cas correspond au mélange de deux masses d'eau. A1 est une masse d'eau fictive qui se constitue par échauffement et apport d'eau douce. Les caractéristiques de A2 observées à la sortie 15 en surface se retrouvent en profondeur à la même époque au point B situé à l'entrée de la rade (Fig. 1). Nous retrouvons là des exemples de

(1) Il est difficile d'estimer l'effet du ruissellement sur le bassin versant correspondant à cette partie de la côte. En effet on ne peut pas facilement déterminer le pourcentage d'eau de pluie qui ruisselle et retourne rapidement à la mer et le pourcentage d'eau qui s'infiltré dans le terrain calcaire dont le pendage des couches est d'ailleurs opposé à la surface versante.

(2) En l'absence de mesure de la consommation d'eau de l'agglomération de Villefranche, on a utilisé l'estimation de $150 \text{ litres/j}^{-1} \cdot \text{habitant}^{-1}$, et une population de 7 000 personnes.

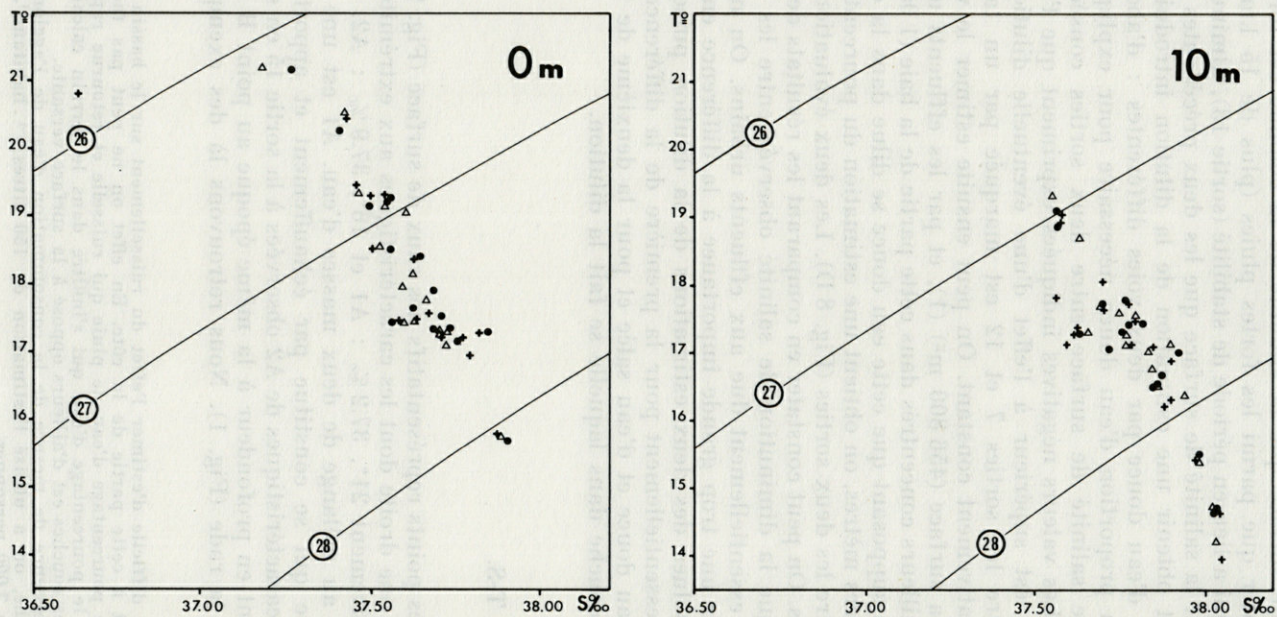


FIG. 9. — Diagramme T-S (Température-Salinité) pour 0 m et 10 m; croix : M₁; triangles : M₂; cercles : M₃.

remontée d'eau subsuperficielle (50-100 m, BOUGIS, 1968) qui peuvent influencer la couche des 10 premiers mètres dans la partie nord de la rade. Remarquons que du point de vue des sels nutritifs cette remontée n'a pas sur le phytoplancton les effets bénéfiques de certaines remontées côtières, puisqu'elle n'intéresse que des couches pratiquement dépourvues de sels nutritifs ($0.1 \mu\text{g at. P} \cdot \text{l}^{-1}$ à 175 m à un mille de la côte) de la mer Ligure (GOSTAN et NIVAL, 1967) et est d'une durée trop courte.

Le diagramme de la figure 10 intéresse seulement les sorties 11 à 16 au point M1. On peut suivre l'effet d'un coup de vent d'ouest fort sur les couches d'eau, en particulier le refroidissement progressif de l'eau à 10 m. On peut cependant constater qu'en surface l'eau se réchauffe pendant ce temps, d'autant plus que la stabilité augmente. Cette évolution opposée se poursuit jusqu'à la

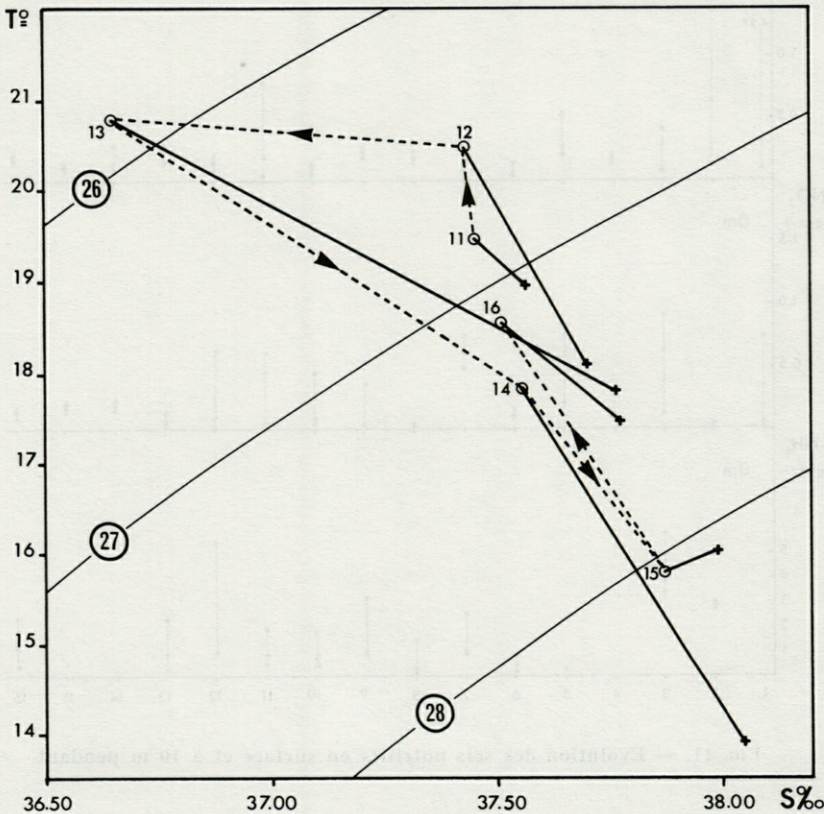


FIG. 10. — Détail de l'effet d'une impulsion de vent d'est (entre les sorties 11 et 16) sur la masse d'eau.

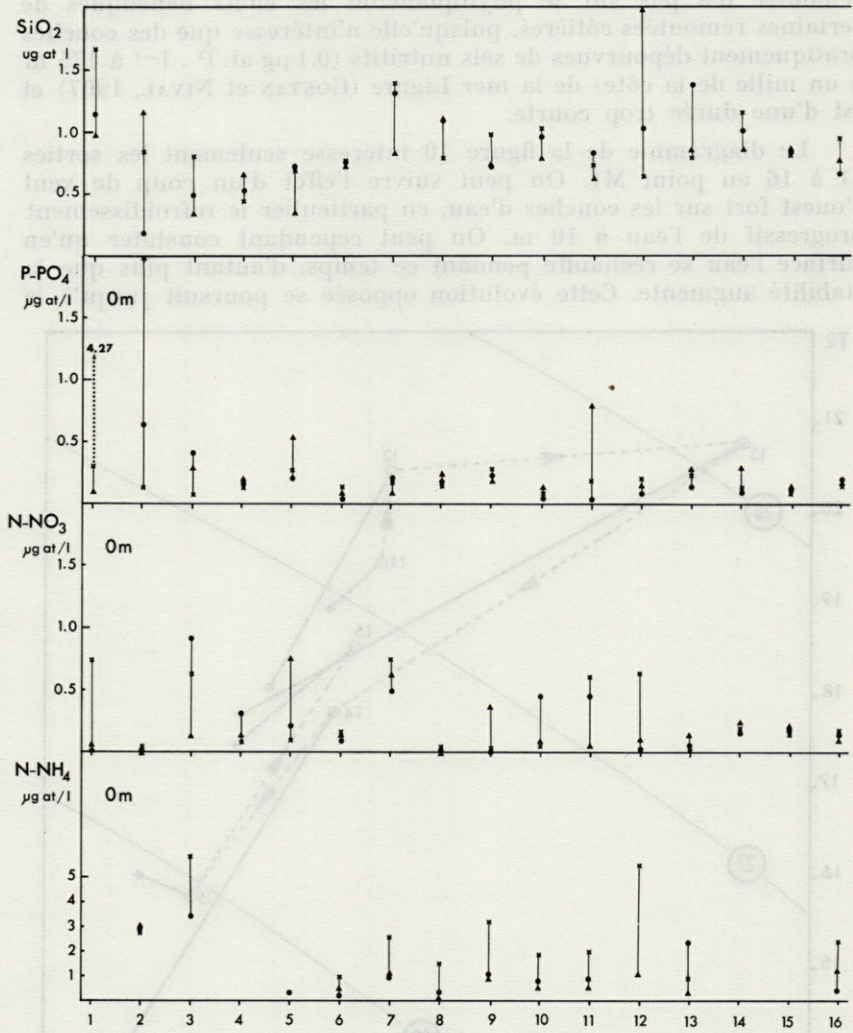
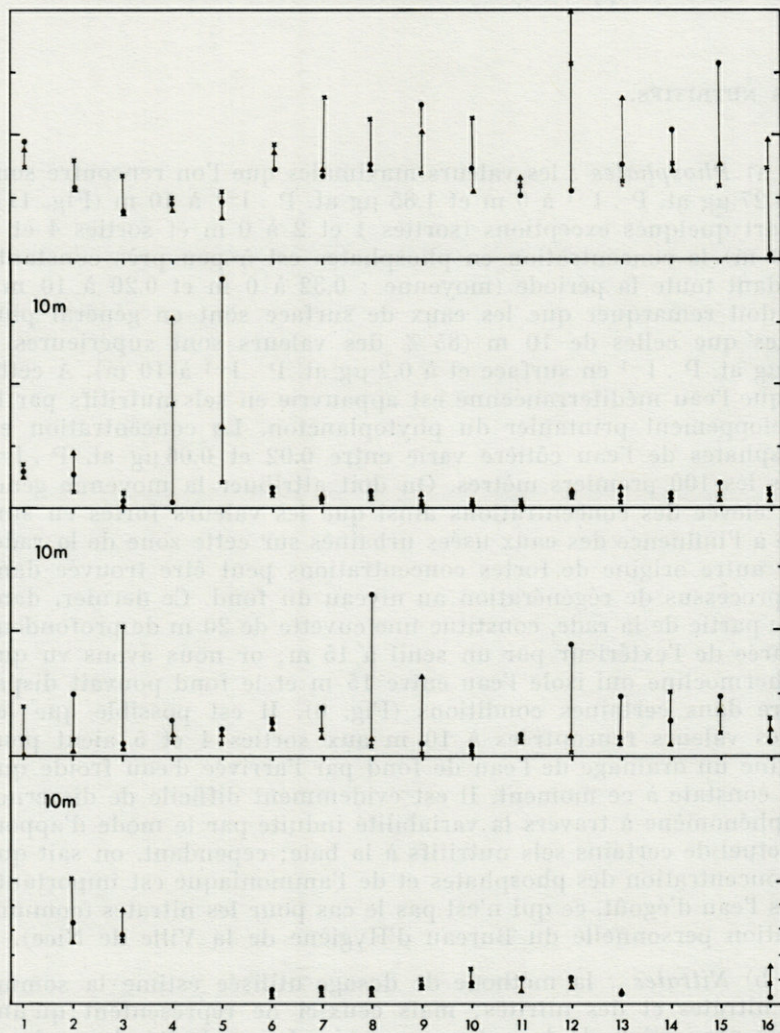


FIG. 11. — Evolution des sels nutritifs en surface et à 10 m pendant



la période d'étude; croix : M_1 ; triangles : M_2 ; cercles : M_8 .

sortie 14. A ce moment l'eau profonde influence fortement les deux niveaux puis après l'homogénéisation que l'on constate à la sortie 15 on retrouve approximativement les conditions initiales.

SELS NUTRITIFS.

a) *Phosphates* : les valeurs maximales que l'on rencontre sont de $4.27 \mu\text{g at. P} \cdot \text{l}^{-1}$ à 0 m et $1.85 \mu\text{g at. P} \cdot \text{l}^{-1}$ à 10 m (Fig. 11). A part quelques exceptions (sorties 1 et 2 à 0 m et sorties 4 et 5 à 10 m) la concentration en phosphates est à peu près constante pendant toute la période (moyenne : 0.32 à 0 m et 0.20 à 10 m). On doit remarquer que les eaux de surface sont en général plus riches que celles de 10 m (85 % des valeurs sont supérieures à $0.3 \mu\text{g at. P} \cdot \text{l}^{-1}$ en surface et à $0.2 \mu\text{g at. P} \cdot \text{l}^{-1}$ à 10 m). A cette époque l'eau méditerranéenne est appauvrie en sels nutritifs par le développement printanier du phytoplancton. La concentration en phosphates de l'eau côtière varie entre 0.02 et $0.06 \mu\text{g at. P} \cdot \text{l}^{-1}$ dans les 100 premiers mètres. On doit attribuer la moyenne générale élevée des concentrations ainsi que les valeurs fortes en surface à l'influence des eaux usées urbaines sur cette zone de la rade. Une autre origine de fortes concentrations peut être trouvée dans les processus de régénération au niveau du fond. Ce dernier, dans cette partie de la rade, constitue une cuvette de 20 m de profondeur séparée de l'extérieur par un seuil à 15 m; or nous avons vu que la thermocline qui isole l'eau entre 15 m et le fond pouvait disparaître dans certaines conditions (Fig. 6). Il est possible que les fortes valeurs rencontrées à 10 m aux sorties 4 et 5 aient pour origine un drainage de l'eau de fond par l'arrivée d'eau froide que l'on constate à ce moment. Il est évidemment difficile de discerner un phénomène à travers la variabilité induite par le mode d'apport ponctuel de certains sels nutritifs à la baie; cependant, on sait que la concentration des phosphates et de l'ammoniaque est importante dans l'eau d'égoût, ce qui n'est pas le cas pour les nitrates (communication personnelle du Bureau d'Hygiène de la Ville de Nice).

b) *Nitrates* : la méthode de dosage utilisée estime la somme des nitrates et des nitrites; mais ceux-ci ne représentent qu'une faible proportion de la valeur mesurée. La majorité des valeurs (plus de 65 %) se situe dans la gamme 0 à $0.2 \mu\text{g at. N} \cdot \text{l}^{-1}$, les valeurs maximales trouvées étant de 0.9 en surface et $1.3 \mu\text{g at. N} \cdot \text{l}^{-1}$ à 10 m (Fig. 11). A 10 m, si on excepte quelques valeurs élevées en un des trois points (sorties 3, 8, 12), on peut considérer que la concentration moyenne reste constante pendant la période d'étude (moyenne 0.27 à 0 m, 0.27 à 10 m). Elle est à peine supé-

rieure à la concentration de l'eau extérieure à la rade, qui à cette époque est comprise entre 0.1 et 0.15 $\mu\text{g at. N} \cdot \text{l}^{-1}$ dans les 75 premiers mètres.

c) *Ammoniaque* : les concentrations en N-NH_4 (Fig. 11) sont comparables en M2 et M3 aux deux profondeurs, tandis qu'elles sont presque toujours supérieures en M1. Cela est essentiellement dû à la proximité du point M1 d'un important effluent d'eaux usées de Villefranche. Les concentrations varient peu entre 0 et 1 $\mu\text{g at. l}^{-1}$ (moyenne : 1.67 à 0 m et 1.17 à 10 m). Malgré la dispersion des valeurs on peut distinguer une légère augmentation entre les sorties 5 et 12.

L'absence de liaison nette entre les périodes d'apport d'eau profonde (50-75 m), qui est pauvre à cette époque, et l'évolution des concentrations à 10 m montre que les mouvements d'eau s'accompagnent d'une certaine turbulence. On peut constater que l'effet des effluents urbains domine largement l'évolution de ces sels nutritifs. Une conséquence de l'apport superficiel de ces sels nutritifs est la plus grande dispersion des points en surface qu'à 10 m.

d) *Silicates* : les valeurs oscillent entre 0.2 et 2.18 $\mu\text{g at. Si} \cdot \text{l}^{-1}$ à 0 m et 0.04 et 2.18 $\mu\text{g at. Si} \cdot \text{l}^{-1}$ à 10 m. Les valeurs moyennes pendant cette période sont 0.95 en surface et 0.85 $\mu\text{g at. Si} \cdot \text{l}^{-1}$ à 10 m. Contrairement à ce qu'on a vu précédemment, les silicates montrent, malgré la dispersion des points, un cycle dont les valeurs minimales se situent aux sorties 4, 9, 11 et 13. A part la sortie 11, on constate qu'elles correspondent à des époques de fort développement de phytoplancton (voir Fig. 13). On peut d'autre part constater que les concentrations sont de l'ordre de celles des eaux côtières estivales (de 0.7 à 1.23 entre 0 et 75 m, MEDIPROD III).

On peut donc faire l'hypothèse que la concentration des silicates dans la couche superficielle dépend des apports d'eau extérieure (superficielle ou profonde) et que ses variations sont en relation avec une consommation par le phytoplancton.

CO₂ DISSOUS.

Dans une zone où l'apport d'eau douce n'est pas négligeable et en général dans toutes les zones marines fermées on peut s'attendre à une variation de la quantité de CO₂ dissous. On sait cependant que dans la Méditerranée cette quantité est relativement stable, ce qui permet d'adopter une valeur constante. BROUARDEL & RINCK (1963) ont montré sa faible variation dans les eaux du large de Villefranche (moyenne : 98.3 ± 7). Dans la partie nord

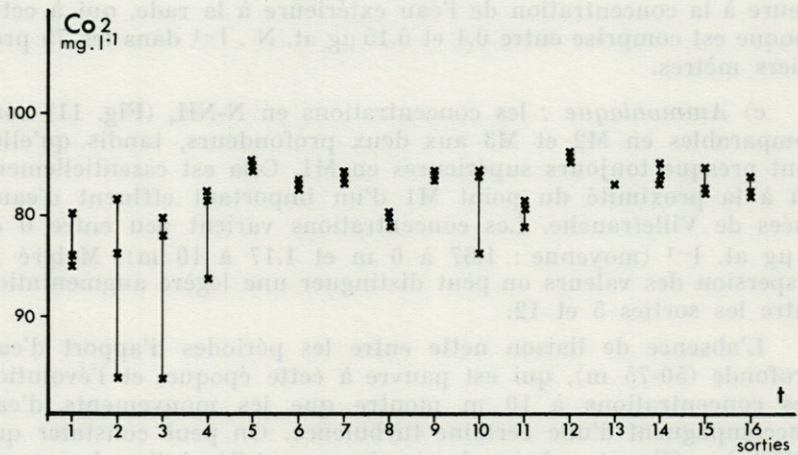


FIG. 12. — Variation de la quantité de gaz carbonique dissous.

de la baie, pendant la période d'étude, on observe quelques oscillations qui dépendent probablement de la méthode de prélèvement et de mesure (Fig. 12). On peut aussi considérer que la quantité de CO₂ y est constante (moyenne : 93.5 mg CO₂ . l⁻¹) mais légèrement inférieure à la valeur 100 adoptée par les auteurs.

CHLOROPHYLLE.

L'évolution de la chlorophylle en surface (Fig. 13 A) permet de diviser la période d'étude en trois cycles comprenant chacun une phase de croissance de la biomasse et une période plus brève de décroissance. La concentration varie de 0.2 à 2.2 mg Chl . m⁻³. On peut constater que les maxima sont associés à des périodes de stratification tandis que les minima sont liés aux périodes de basse stabilité (sauf sortie 2) qui suivent les perturbations hydrologiques (arrivée d'eau subsuperficielle, homogénéisation de la couche).

La concentration de chlorophylle à 10 m est relativement constante (NIVAL *et al.*, à paraître), aussi le gradient de chlorophylle dans la couche varie parallèlement à la concentration en surface (Fig. 13 B). Cette évolution que l'on peut rapprocher de celle de la stabilité (Fig. 8 A) montre que la production de phytoplancton se fait surtout dans l'eau superficielle. Il semble donc que l'évolution du phytoplancton est davantage contrôlée par les événements hydrologiques que par les facteurs biologiques.

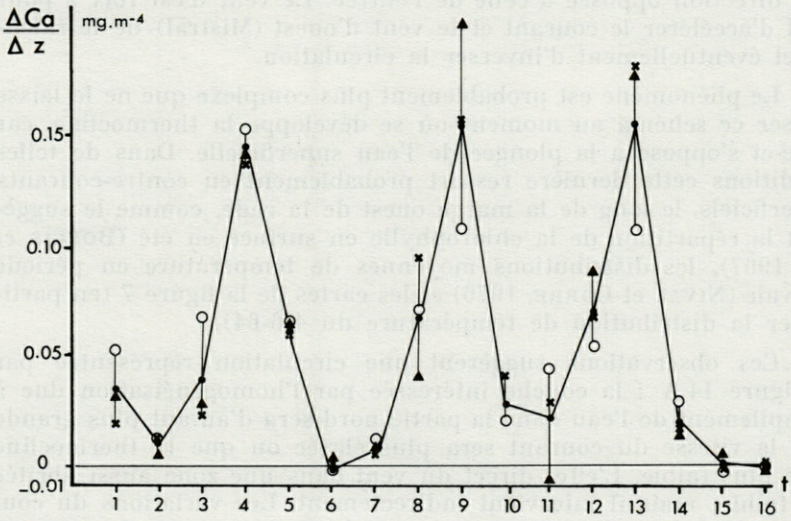
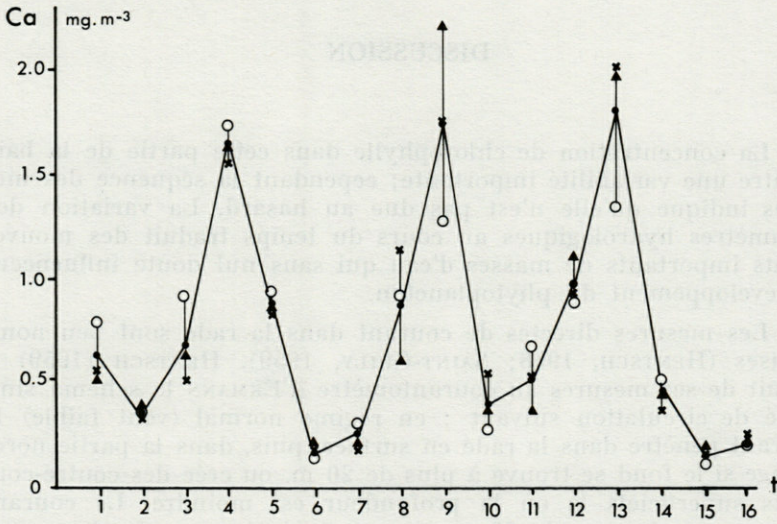


FIG. 13. — A : évolution de la concentration en chlorophylle (Ca); B : évolution du gradient de chlorophylle ($\Delta Ca/\Delta z$) entre 0 et 10 m; croix : M₁; triangles : M₂; cercles : M₃.

DISCUSSION

La concentration de chlorophylle dans cette partie de la baie montre une variabilité importante; cependant la séquence des mesures indique qu'elle n'est pas due au hasard. La variation des paramètres hydrologiques au cours du temps traduit des mouvements importants de masses d'eau qui sans nul doute influencent le développement du phytoplancton.

Les mesures directes de courant dans la rade sont peu nombreuses (HENTSCH, 1958; SAINT-GUILY, 1959). HENTSCH (1959) a déduit de ses mesures au courantomètre d'EKMAN le schéma simplifié de circulation suivant : en régime normal (vent faible) le courant pénètre dans la rade en surface, puis, dans la partie nord, plonge si le fond se trouve à plus de 20 m, ou crée des contre-courants superficiels là où la profondeur est moindre. Le courant s'inverse au-dessous de 30 m et ressort ainsi en profondeur avec une direction opposée à celle de l'entrée. Le vent d'est fort a pour effet d'accélérer le courant et le vent d'ouest (Mistral) de le ralentir et éventuellement d'inverser la circulation.

Le phénomène est probablement plus complexe que ne le laisse penser ce schéma au moment où se développe la thermocline, car celle-ci s'oppose à la plongée de l'eau superficielle. Dans de telles conditions cette dernière ressort probablement en contre-courants superficiels, le long de la marge ouest de la rade, comme le suggèrent la répartition de la chlorophylle en surface en été (BOUGIS *et al.*, 1967), les distributions moyennes de température en période estivale (NIVAL et CORRE, 1976) et les cartes de la figure 7 (en particulier la distribution de température du 4-6-64).

Ces observations suggèrent une circulation représentée par la figure 14 A : la couche intéressée par l'homogénéisation due à l'empilement de l'eau dans la partie nord sera d'autant plus grande que la vitesse du courant sera plus élevée ou que la thermocline sera plus faible. L'effet direct du vent dans une zone aussi abritée est faible; mais il intervient indirectement. Les variations du courant qui suivent les impulsions météorologiques sur les masses d'eau extérieure à la rade entravent l'établissement d'un équilibre de la circulation. On aura une succession d'états transitoires (SAINT-GUILY, 1959).

IDRAC (1934), puis ROMANOVSKY (1950) ont noté qu'un refroidissement de l'eau intéresse d'abord l'eau profonde puis gagne les

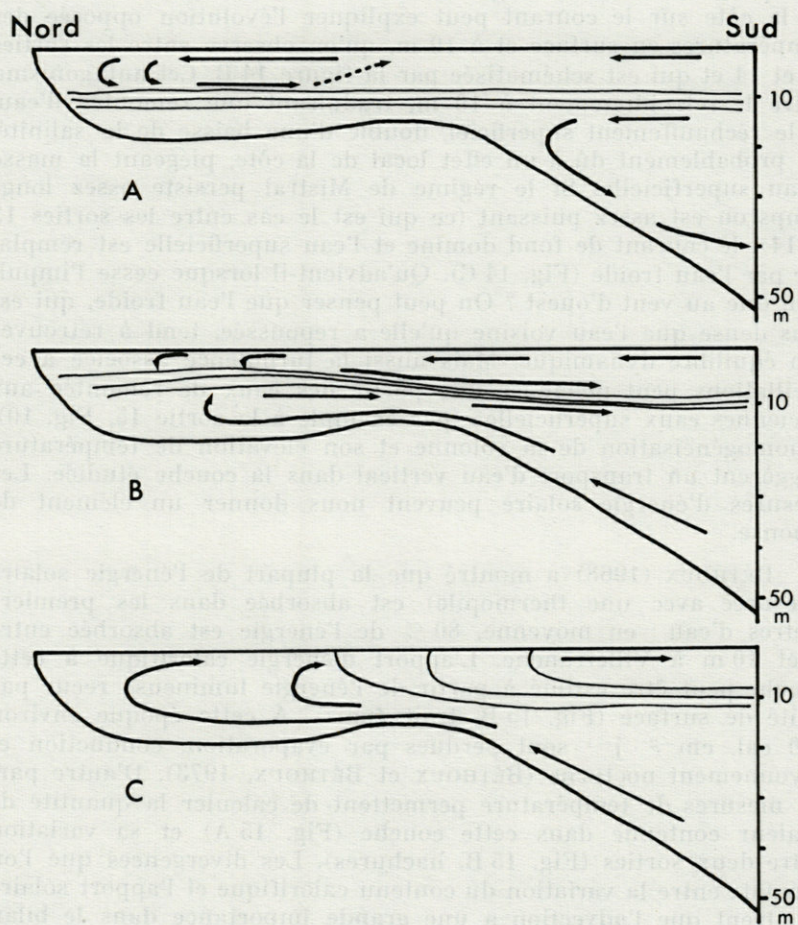


FIG. 14. — Schématisation de la circulation dans la baie de Villefranche; A : par temps calme (vent d'est faible); B : pendant une impulsion faible de vent d'ouest; C : au cours d'une forte impulsion de vent d'ouest.

eaux de surface. HENTSCH (1959) démontre qu'il est dû à l'inversion du courant profond par régime de Mistral. Une telle inversion peut apparaître sans qu'un vent d'ouest se manifeste à Villefranche et dépend de la situation générale dans la mer Ligure. L'influence de la côte sur le courant peut expliquer l'évolution opposée des températures en surface et à 10 m, qu'on observe entre les sorties 12 et 14 et qui est schématisée par la figure 14 B. Cet antagonisme entre le refroidissement à 10 m, traduisant une remontée d'eau, et le réchauffement superficiel, doublé d'une baisse de la salinité, est probablement dû à un effet local de la côte, piégeant la masse d'eau superficielle. Si le régime de Mistral persiste assez longtemps ou est assez puissant (ce qui est le cas entre les sorties 13 et 14), le courant de fond domine et l'eau superficielle est remplacée par l'eau froide (Fig. 14 C). Qu'advient-il lorsque cesse l'impulsion due au vent d'ouest ? On peut penser que l'eau froide, qui est plus dense que l'eau voisine qu'elle a repoussée, tend à retrouver son équilibre dynamique. Mais aussi la turbulence associée à ces oscillations peut mélanger une partie des eaux de remontée aux anciennes eaux superficielles (par exemple à la sortie 15, Fig. 10). L'homogénéisation de la colonne et son élévation de température suggèrent un transport d'eau vertical dans la couche étudiée. Les mesures d'énergie solaire peuvent nous donner un élément de réponse.

BÉTHOUX (1968) a montré que la plupart de l'énergie solaire (mesurée avec une thermopile) est absorbée dans les premiers mètres d'eau : en moyenne, 80 % de l'énergie est absorbée entre 0 et 10 m à Villefranche. L'apport d'énergie calorifique à cette couche peut être estimé à partir de l'énergie lumineuse reçue par unité de surface (Fig. 15 B, trait épais). A cette époque environ $200 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ sont perdues par évaporation, conduction et rayonnement nocturne (BÉTHOUX et BÉTHOUX, 1973). D'autre part les mesures de température permettent de calculer la quantité de chaleur contenue dans cette couche (Fig. 15 A) et sa variation entre deux sorties (Fig. 15 B, hachures). Les divergences que l'on constate entre la variation du contenu calorifique et l'apport solaire montrent que l'advection a une grande importance dans le bilan thermique de cette zone. Dans plusieurs cas, et spécialement après une apparition d'eau froide à 10 m, l'accroissement de la quantité de chaleur dans la couche 0—10 m est supérieur à l'énergie solaire reçue pendant le même temps, ce qui est un argument appuyant l'hypothèse d'un empilement dans cette zone de la baie de la couche superficielle exposée au soleil sur une plus grande surface. Bien que l'on remarque nettement des périodes d'empilement entre les sorties 7 et 12 (7 à 8 et 9 à 10), celles-ci sont compensées par des périodes de poussées d'eau profonde à 10 m et

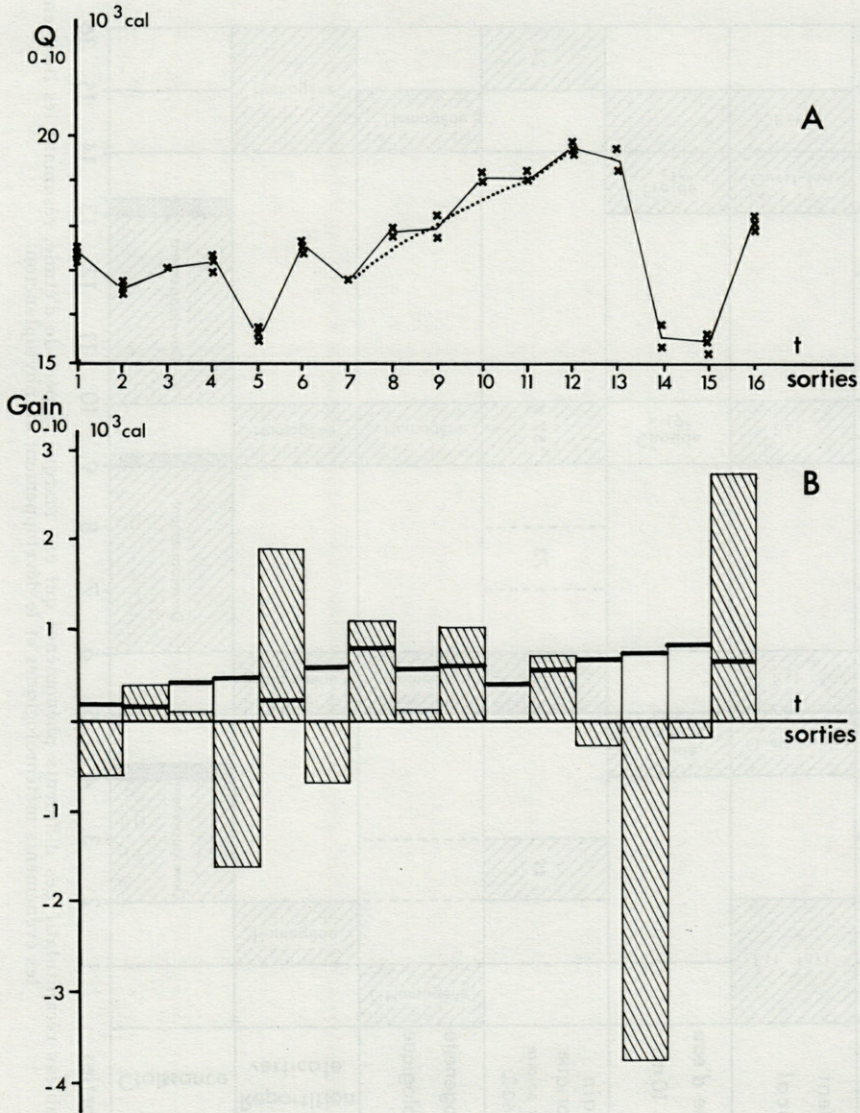


FIG. 15. — A : variation de la quantité de chaleur dans la couche 0-10 m (en pointillé, évolution calculée d'après la somme des apports solaires entre les sorties 7 et 12); B : évolution du gain de chaleur de la couche 0-10 m entre deux sorties (hachures) et de l'apport solaire (trait épais).

Dates		Mai				Juin											
		17	19	21	23	25	27	29	31	2	4	6	8	10	12	14	16
Vent local		Est fort			Ouest faible		Est			Est				Ouest fort		Est	
Type d'eau à 10m					Froide < 16°					Chaud > 19°				Froide < 16°			
Gain calorique apport solaire < 60 %			49			12		73		57							24
Homogénéité hydrologique		Homogène				Homogène				Homogène					Homogène		
Phytoplancton	Repartition verticale		Homogène			Homogène				Homogène					Homogène		
	Croissance		Developpement				Developpement				Developpement						
N° sorties		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16

FIG. 16. — Tableau récapitulatif des différents phénomènes qui ont marqué la période d'étude, résumant les liens entre les événements météorologiques et le développement du phytoplancton.

l'augmentation globale de contenu calorique de la couche à la fin de cette période est égale à l'énergie solaire absorbée (Fig. 15 A, trait pointillé).

Les différents mouvements de masse d'eau que l'on observe (remontées d'eau, empilement d'eau superficielle) ont le même effet sur la population de phytoplancton qui se développe en surface. A cette époque, à l'extérieur de la rade, l'eau de surface et l'eau subsuperficielle ont des concentrations en sels nutritifs et en chlorophylle faibles. Les deux phénomènes ont donc pour effet l'entraînement ou la dilution par la turbulence de la population en place.

On peut résumer l'influence des facteurs météorologiques et hydrologiques sur le développement du phytoplancton par la figure 16. Elle individualise les trois séquences de développement puis de disparition des fortes concentrations de phytoplancton à la surface de la rade. Ces trois phases sont séparées par des périodes de vent d'est (force sup. à 7 m.s^{-1}) ou de vent d'ouest dont on peut résumer les effets ainsi : pendant la période de vent d'ouest apparaît en profondeur de l'eau froide qui tend à éliminer la masse d'eau superficielle vers l'extérieur. Pendant les périodes de vent d'est ou immédiatement après elles, l'accélération du courant entrant a pour effet l'empilement dans la zone nord de la pellicule superficielle; la couche d'eau s'homogénéise et l'augmentation de quantité de chaleur dans la colonne dépasse alors l'apport solaire, pendant le même temps. Le mélange turbulent entraîne l'homogénéisation des concentrations de chlorophylle. L'absence de gradient de ce paramètre entre 0 et 10 m peut se produire immédiatement après l'homogénéisation de la température et durer plus longtemps qu'elle, probablement en fonction des capacités de développement des cellules de phytoplancton qui se trouvent en surface au moment où cesse l'effet de l'impulsion météorologique.

Le développement du phytoplancton peut se faire pendant les périodes relativement calmes à la faveur de la forte concentration en sels nutritifs. Dans de telles conditions les phénomènes physiques maîtrisent l'évolution des concentrations de chlorophylle en surface, ce qui est à rapprocher des conclusions de PLATT (1972).

CONCLUSION

Les bassins de petites dimensions et de profondeur importante, tels que le nord de la rade, sont précieux pour étudier les populations planctoniques car on peut espérer y rencontrer une

certaine stabilité. Nous avons vu qu'elle y existe, mais qu'elle est de courte durée, cette dernière étant conditionnée par les impulsions météorologiques.

RÉSUMÉ

Dans la partie nord de la rade, la plus abritée des vents, une masse d'eau superficielle chaude peut s'individualiser, grâce à un apport d'eau douce qui favorise la stratification verticale. Des impulsions liées au vent d'ouest tendent à la repousser vers le large et à la remplacer par de l'eau sous-jacente; après chacune de ces impulsions la masse d'eau chaude se reconstitue par réchauffement et empilement de la couche superficielle, ce dernier phénomène étant accentué par vent d'est fort. Les phases de stabilité entre les perturbations ont des effets bénéfiques sur le phytoplancton.

Dans ce bassin qui se caractérise par des apports superficiels de sels nutritifs d'origine urbaine, dans une eau qui en est pratiquement dépourvue à cette époque, tout phénomène qui rompt la stabilité est défavorable au phytoplancton. Deux groupes de mécanismes concurrents régissent ainsi l'évolution de la masse d'eau superficielle : ceux de stabilisation verticale et ceux d'homogénéisation.

ZUSAMMENFASSUNG

Im nördlichen, windgeschützten Teil der Reede von Villefranche kann sich, dank des Süßwasserzuflusses, der die Vertikalschichtung begünstigt, eine warme Oberflächenschicht ausbilden. Unter dem Einfluss des Westwindes kann diese seewärts verlagert und durch die unteren Wasserschichten ersetzt werden. Nach jeder dieser Verlagerungen bildet sich wieder eine warme Wassermasse durch Aufwärmung und Ueberschichtung; der letztere Prozess wird durch Ostwind verstärkt. Die stabilen Phasen zwischen den Störungen wirken sich günstig auf das Phytoplankton aus. In diesem Becken, das durch oberflächliche Anreicherung mit Nährsalzen aus dem städtischen Abwasser gekennzeichnet ist, hat jeder Zusammenbruch dieser Stabilität nachteilige Wirkung auf das Phytoplankton, da das Wasser im Frühjahr praktisch keine natürlichen Nährsalze erhält. Die Entwicklung der oberflächlichen

Wassermasse wird so durch zwei ineinanderwirkende Mechanismen gesteuert : durch Vertikalstabilisierung und Homogenisation.

BIBLIOGRAPHIE

- BETHOUX, J. P., 1968. Adaptation d'une thermopile à la mesure de l'éclairage sous-marin. *Thèse, Faculté des Sciences de Paris*, 55 p.
- BETHOUX, J. P. & N. BETHOUX, 1973. Contribution à l'étude des échanges thermiques en Méditerranée. *Bull. U.O.F.*, 5 (4) : 18-23.
- BOUGIS, P., 1968. Le problème des remontées d'eaux profondes à Villefranche-sur-Mer. *Cah. océanogr.*, 20 : 597-603.
- BOUGIS, P., P. NIVAL & S. NIVAL, 1967. Distribution quantitative comparée du phytoplancton et des copépodes dans les eaux superficielles de la rade de Villefranche. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2 : 239-251.
- BROUARDEL, J. & E. RINK, 1963. Mesure de la production primaire organique en Méditerranée dans les parages de Monaco, à l'aide du ^{14}C . *Annls. Inst. océanogr. Paris*, 40 (2) : 109-164.
- GOSTAN, J. & P. NIVAL, 1967. Relations entre la distribution des phosphates minéraux dissous et la répartition des pigments dans les eaux superficielles du Golfe du Lion. *Cah. océanogr.*, 19 : 41-52.
- HENTSCH, J. M., 1959. Etude des courants de la Baie de Villefranche. D.E.S. manuscrit, Université de Paris, 40 p.
- HUTCHINSON, G. E., 1967. A treatise on Limnology. Vol. 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1115 p.
- IDRAC, P., 1934. Recherches sur les mouvements et fluctuations de température des eaux sous-marines en Méditerranée. *Annls. Inst. océanogr., Paris*, 14 : 21-35.
- MARGALEF, R. & B. ANDREU, 1958. Componente vertical de los movimientos del agua en la ría de Vigo y su posible relación con la entrada de sardina. *Investigación pesq.*, 11 : 105-126.
- NEWELL, B. S., 1967. The determination of ammonia in sea water. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 47 : 271-280.
- NIVAL, P. & M. C. CORRE, 1976. Variation des caractéristiques hydrologiques de surface dans la rade de Villefranche-sur-Mer. A paraître aux *Annls Inst. océanogr. Paris*.
- NIVAL, P., J. GOSTAN, G. MALARA & R. CHARRA, 1975. Evolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps. II. Biomasse du phytoplancton, production primaire. *Vie et Milieu*, 26 (1 B) : sous presse.
- PARSONS, T. R. & J. D. H. STRICKLAND, 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophyll and carotenoids. *J. mar. Res.*, 21 : 155-163.

- PLATT, T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep. Sea Res.*, **19** : 183-187.
- RILEY, G. A., 1951. Oxygen, phosphate and nitrate in the Atlantic Ocean. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **13** (1) : 1-126.
- RILEY, G. A., H. STOMMEL & D. F. BUMPUS, 1949. Quantitative ecology of the plankton of the Western North-Atlantic. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **12** (3) : 1-169.
- ROMANOVSKY, V., 1950. Les remontées des eaux profondes dans la baie de Villefranche-sur-Mer. *Cah. C.R.E.O.*, **2** : 1-7.
- SAINT-GUILY, B., 1959. Mesures de courant à l'ouvert de la baie de Villefranche. *Cah. océanogr.*, **8** : 602-604.
- SAINT-GUILY, B., 1961. Sur la diffusion turbulente verticale devant Monaco. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **1193** : 1-6.
- STRICKLAND, J. D. H. & T. R. PARSONS, 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, **167**, 1-131.

Reçu le 11 juin 1975

**LA CAMPAGNE HYDROMED II
DU N. O. JEAN CHARCOT.
LARVES D'ANNÉLIDES POLYCHÈTES
ET PROBLÈMES OCÉANOGRAPHIQUES CONNEXES**

par Michel BHAUD

Laboratoire Arago, F 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

1) The plankton samples of the Hydromed II cruise in the areas around Sardinia, Sicily and Tunisia have been studied.

2) Nineteen categories of planktonic polychaete larvae of benthic adults have been identified. Two of these were hitherto unknown : the larvae of *Phyllochaetopterus socialis* and *Ph. solitarius* (Chaetopteridae).

3) The information concerning breeding season of several categories of larvae differs from what is known for the northern Mediterranean (Golfe du Lion). This seeming discrepancy is related to the widening of the range of breeding periods on the southern shores of the Mediterranean.

4) In spite of their presence in off shore waters, the majority of the larvae are very probably of neritic origin.

5) The presence of the larvae at a great distance from the shore is related to a long period of planktonic life. This long life is the result and not the cause of the presence of the larvae far from the neritic province.

INTRODUCTION

La campagne Hydromed II du N.O. Jean Charcot s'est déroulée dans le secteur Sardaigne-Tunisie-Sicile. Deux prélève-

ments verticaux de zooplancton sont réalisés à chacune des 105 stations. Le second prélèvement de chaque paire est destiné à l'étude systématique et fait l'objet de ce travail. Les pêches sont effectuées à l'aide d'un filet Juday-Bogorov par traits verticaux partant de 200 m de profondeur jusqu'à la surface. La partie filtrante du filet est constituée d'une soie ayant 160μ de vide de maille.

Les principaux travaux relatifs à cette campagne ont eu d'abord pour objet la distribution superficielle des taux de production organique primaire (COSTE, MINAS et NIVAL, 1969) et la distribution verticale des sels minéraux (COSTE, 1971). Puis RAZOULS et THIRIOT (1973) indiquent la distribution des biomasses zooplanctoniques mesurées en poids secs. Enfin, dans une récente note (BHAUD, 1974) nous avons rendu compte de cette campagne en donnant la description originale de deux types larvaires appartenant à la famille des Chaetopteridae. Nous développons maintenant les données quantitatives se rapportant aux différentes catégories de larves d'Annélides Polychètes.

A. — DONNÉES NUMÉRIQUES

Le tableau I indique, pour les 19 catégories larvaires, la distribution numérique des larves aux différentes stations de la figure 1. Ces catégories ne sont pas équivalentes. Certaines, qui appartiennent par exemple à la famille des Chaetopteridae, ont une valeur spécifique précise; d'autres regroupent vraisemblablement plusieurs espèces, ainsi les catégories « Prionospio » ou « Aphroditidae ». Enfin un troisième groupe comme la famille des Oweniidae comprend des larves bien caractérisées par leur morphologie ce qui permet de les isoler, mais leur identité n'est pas encore précisément établie.

Nous avons précisé la distribution spatiale de quatre catégories de larves de Chaetopteridae (Fig. 2) ainsi que celle des larves Rostraria (Fig. 3). La répartition globale des larves d'Annélides est donnée sur la figure 4. Les stations les plus riches sont localisées dans le détroit de Sardaigne et correspondent aux stations les plus méridionales à l'ouest du détroit, tandis que vers l'est les stations riches sont plus éloignées de la Tunisie.

La recherche d'une corrélation entre, d'une part l'abondance des larves d'Annélides et, d'autre part la distribution des paramètres physico-chimiques et biologiques des eaux se révèle négative. Ce résultat ne doit pas surprendre pour plusieurs raisons. La nature

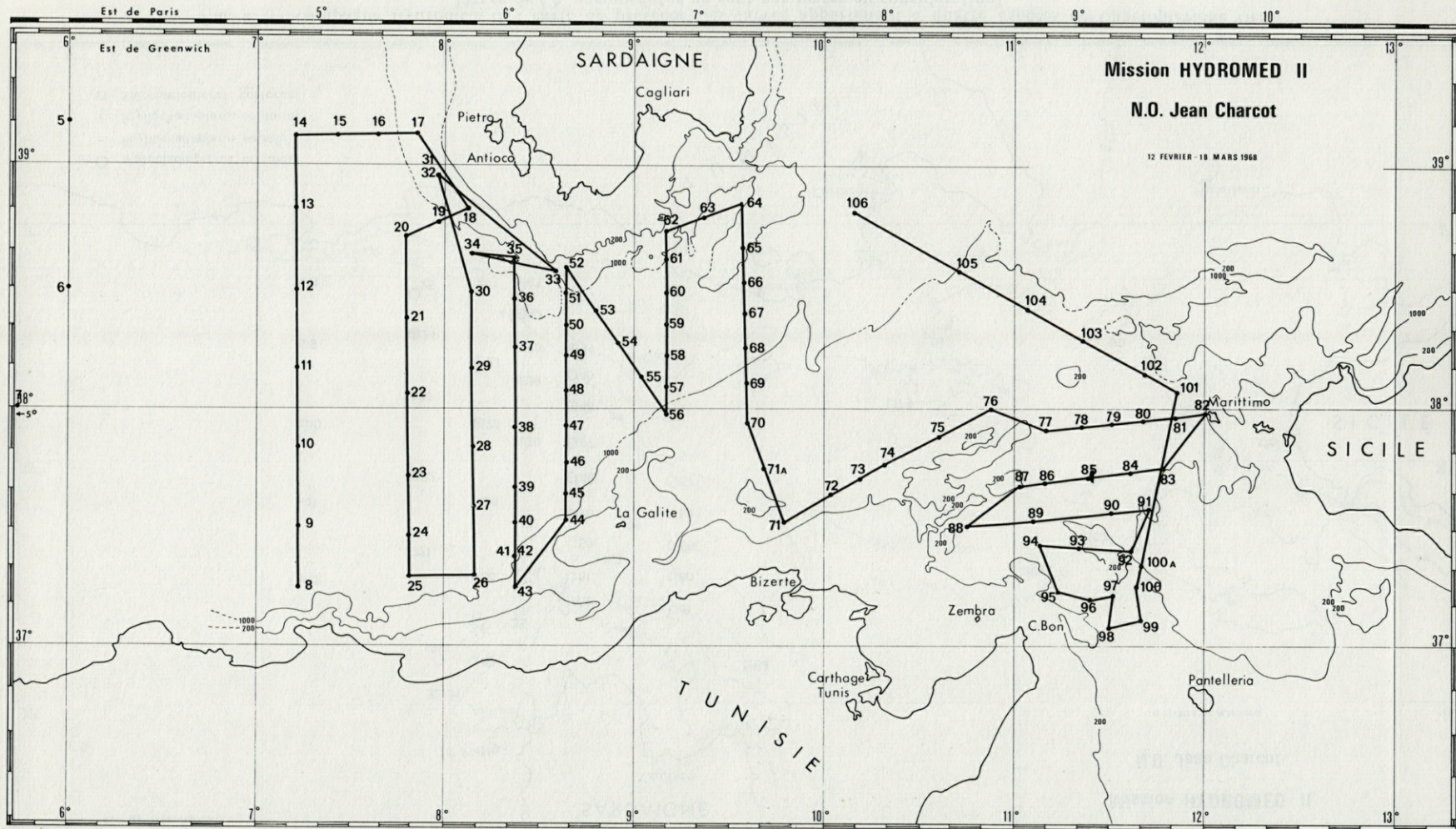


Fig. 1. — Localisation des stations occupées au cours de la campagne Hydromed II.

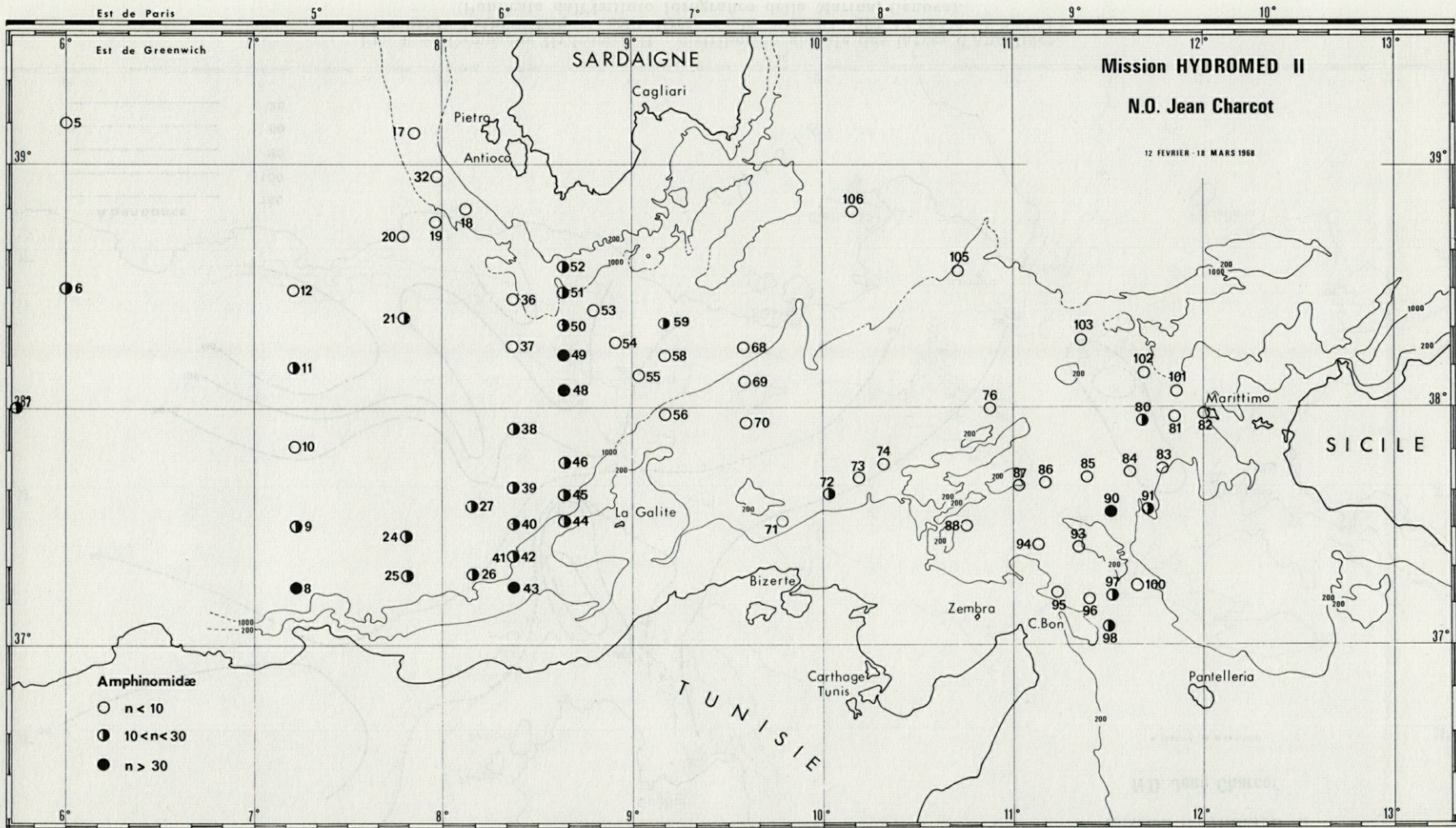


FIG. 3. — Campagne Hydromed II : carte de présence des larves *Rostraria*, famille des Amphinomidae.

particulière du groupe biologique étudié constitue un facteur d'explication essentiel. Ces larves pélagiques sont originaires du benthos et par conséquent la relation recherchée précédemment intègre l'action intermédiaire de la biologie benthique et se trouve nécessairement très peu marquée. De façon plus précise, on remarque que beaucoup d'animaux consignés dans le tableau I correspondent à des adultes benthiques se nourrissant de particules en suspension, et l'on connaît (LEVINTON, 1972) le lien entre l'abondance des adultes, donc des larves, et la quantité de matières trophiques en suspension; mais de tels animaux représentent dans la chaîne alimentaire un élément situé en position avale donc éloigné des éléments primordiaux avec lesquels la corrélation est recherchée.

Il est possible cependant de remarquer plusieurs faits indiquant que l'hétérogénéité de distribution n'est pas due au hasard. Les prélèvements effectués dans le canal de Sicile sont beaucoup plus pauvres que ceux du canal de Sardaigne, bien que la profondeur du premier soit relativement faible. On sait que de l'eau provenant de Méditerranée orientale s'écoule sur ce seuil, et plus précisément de l'eau intermédiaire ainsi caractérisée (COSTE, 1971) : $S\text{‰} > 38,6$; $t\text{ °C} \approx 14$; $O_2\text{ (ml/l)} \approx 5$; nitrates ($\mu\text{atg/l}$) < 3 . La situation est bien différente dans le canal de Sardaigne. Les eaux à salinité supérieure à 38,60 ‰ occupent dans la zone la plus orientale du canal toute la partie inférieure de la colonne d'eau; puis elles disparaissent plus à l'ouest. Il est vraisemblable qu'au niveau du canal de Sardaigne l'hétérogénéité numérique traduise la confrontation d'eaux d'origines différentes ainsi que la richesse différente des fonds respectivement balayés.

On peut donc prévoir que la qualité des eaux n'est pas étrangère à la richesse des fonds en animaux se nourrissant de particules en suspension, ce qui suppose que la quantité de nourriture disponible contrôlé, dans une mesure encore mal définie, le nombre d'animaux adultes et leur capacité de reproduction. Ce point de vue qui met en cause l'énergie disponible et son utilisation à l'échelle de l'individu, a été récemment développé sur l'exemple précis de *Scoelepis fuliginosa* par GUÉRIN (1973).

B. — COMPARAISON DES RÉSULTATS AVEC LES DONNÉES ANTÉRIEURES

Les prélèvements de la campagne Hydromed II permettent d'observer cinq types larvaires correspondant chacun à une espèce

TABLEAU I

Distribution numérique des larves d'Annélides aux différentes stations de la figure 1.
Une carte de répartition particulière correspond aux espèces inscrites dans le grisé.

Catégories	Stations	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Phyllodocidae			2	3	18	5	8	3	2		1			2		2	2	11	15	12	12	6	5	6	25
Owenidae 1 (<i>O. fusiformis</i>)													1												
Owenidae 2 (<i>Myriochele</i> sp.)		2	7	2	25	16	4	13	2	4	2	4		13	4	4	1	5	5		15	3	7	9	10
Owenidae 3 : ?		16	13	7	10	48	17	18	12	7	3	2	15	14	6	3	1	8	6	2	4	2		7	
Amphinomidae		8	17	11	40	10	8	10	5					6	2	8	7	28			15	19	25	21	
<i>Polydora</i> sp.		2	1		1	18	4	6	3							2				1					2
<i>Prionospio</i> sp.		3		4		15	18	1	7		1		12	8	3	3	8	2	9	5		2	9	8	2
<i>Lanice conchilega</i>				1	2	10	4	4						2		2			5	3	12	4	7		3
<i>Chaetopterus variopedatus</i>			2	12	40	8			12					4			2		2	3	17		2		22
<i>Mesochaetopterus minutus</i>																			2		2	3		2	4
<i>Phyllochaetopterus socialis</i>								6											1		1		1	3	
<i>Phyllochaetopterus solitarius</i>					4	8	2		6											5	4		3	6	4
<i>Spiochaetopterus costarum</i>		2		5	3	3	14		3						3	2			13	12	14	34	23		20
<i>Lygdamis muratus</i>				5	8	4	4	2	2								4		2	3	4	5		18	6
<i>Spionidae incertae sedis</i>				3	7	8	7	9	3			3			3			1	5	7	2		7	5	6
<i>Nerine</i> + <i>Nerinides</i>		2	3		5	9		3	4					4	4	2		7	6	2	8	13	12	8	14
Aphroditidae					6	1		1	1					1		3		1					3		
Pæcilochaetidae						2	2						2	4											
Glyceridae							2		3																
TOTAL		35	45	53	171	165	94	76	65	13	7	9	30	58	25	31	25	76	70	57	130	80	81	90	121

Catégories	Stations	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56		
Phyllodocidae		8	3	7		3		5			6	7		8	5	3	12	10		8	7	2	5	6	8	2	3				
Owenidae 1 (<i>O. fusiformis</i>)																									1						
Owenidae 2 (<i>Myriochele</i> sp.)		10		18	12	13	5				3	35	16	18	7	15	3	12	6	9		15	28	36	6	19	6	17			
Owenidae 3 : ?		7	8	18	2		8	10	15	12	18	1		5	7	7	16	3	3						8	13	15		4		
Amphinomidae					4				2	4	15	12	14	15	30	90	22	14	18		52	36	16	18	17	6	7	5	3		
<i>Polydora</i> sp.			1		1		2					2												3		1					
<i>Prionospio</i> sp.		8	12	8	14	11	3	1	1	5	2	3	6	7	2	3	4	2	7	12					2	3		5			
<i>Lanice conchilega</i>		1				2						7	5	7	5	5	8		3	2				4	5	3	4			5	
<i>Chaetopterus variopedatus</i>		8	2	3	1	2					1			20	15		6	33	10	3	24	14	3	14	5		1				
<i>Mesochaetopterus minutus</i>														2	3		4	4	2	1	4	2									
<i>Phyllochaetopterus socialis</i>		1	2			3			2	1		3	2	2	3	2	3		3	2	2	1					1	4			
<i>Phyllochaetopterus solitarius</i>			1	1	3			1	1		1	1		2	8	3	2	4	1												
<i>Spiochaetopterus costarum</i>		6					5	3			3	9	6	18	6	13	14	15	20	12	14	9	12	7	13	21					
<i>Lygdamis muratus</i>						4					3	2		10	8	8	6	1		2	2	3				2					
Spionidae incertae sedis		2			13	3			2	1	1	3	14	10	15	14	6	13	2		17	6	22	12	8		2				
<i>Nerine + Nerinides</i>		6	2	1	4	13	3	2		4	3		13		11	3	13	3	8	7	5		8	7	7	15	8	3	9		
Aphroditidae			1				1			1		2						2						5	1		1				
Poecilochaetidae																1															
Glyceridae				1																											
TOTAL		56	22	57	54	50	31	22	23	28	53	86	80	114	127	167	121	111	84	56	127	90	106	108	80	83	52	25	21		

Catégories	Stations	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	
Phyllodocidae				1		1					3			1	3	2	3		1	3		1	1	3	4			
Owenidae 1 (<i>O. fustiformis</i>)																												
Owenidae 2 (<i>Myriochele</i> sp.)			4	7	4	4	3	2	3	1	4	7	5	5	15	14	6		4	4		2			1	8	3	
Owenidae 3 : ?		12	5	23	10	11	11	5	5	2	7	5	7	13	3	12	14	10	8	2	5	4	10	1		7		
Amphinomidae			2	17									1	2	2	8	11	6	5		4					12	8	4
<i>Polydora</i> sp.		1		2	2	2				1			2	1		2											1	
<i>Prionospio</i> sp.			3				7	4		4		2			4			1						5	2		3	
<i>Lanice conchylega</i>				1									1			3	2				1		3					
<i>Chaetopterus variopedatus</i>		1	1		1	2		2	1	4			1	2			2	2	1	3	3	1		1	1	2		
<i>Mesochaetopterus minutus</i>		2																										
<i>Phyllochaetopterus socialis</i>																												
<i>Phyllochaetopterus solitarius</i>																												
<i>Spirochaetopterus costarum</i>			6	3	2	2				2									1									
<i>Lygdamis muratus</i>						2				1				1		1	1				2	2						
Spionidae incertae sedis		5	2		1	1	1				1			1		4	5	2		2	2	2	1			3		2
<i>Nerine</i> + <i>Nerinides</i>		3	3		1	2	2		5	2	1			2		2	3	1		1								2
Aphroditidae					3			1	1						2	1	3											
Poecilochaetidae																1				1								
Glyceridae																												
TOTAL		24	26	54	24	27	24	14	17	15	16	14	17	28	29	56	50	22	22	18	17	9	14	10	23	26	14	

Catégories	Stations	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106
Phyllocidae			1		3				3		4								1		5	3		1	1
Owenidae 1 (<i>O. fusiformis</i>)																									
Owenidae 2 (<i>Myriochele</i> sp.)			5		1		5	2	2		3	5		1		1		3						2	1
Owenidae 3 : ?			3		2	3		2			2									2				2	1
Amphinomidae		4	2	5	3	4	5		35	12		8	4	2	3	13	14		8	5	4	3		5	8
<i>Polydora</i> sp.																						2	1	1	1
<i>Prionospio</i> sp.			2	3	5	2		3				4	2		1		1	3	2	2			2		1
<i>Lanice conchylega</i>				3		1		3	2			4	2		2	2		2			5			2	3
<i>Chetopterus varipedatus</i>			1				1	2	5		2	2	4		1	1	1		2	3		2			
<i>Mesochaetopterus minutus</i>									2												1				
<i>Phyllochaetopterus socialis</i>																							3		
<i>Phyllochaetopterus solitarius</i>																									
<i>Spiochaetopterus costarum</i>																						3			
<i>Lygdamiis muratus</i>																									
Spionidae <i>incertae sedis</i>		3	2	2		5	7		7				2	1	2	1	2	2	3	1		3		2	1
<i>Nerine</i> + <i>Nerinides</i>		3	4			1	3		4			3	2		3	1		1	4	1	3			2	
Aphroditidae						1																			
Poecilochaetidae			2		2											1	1				3				
Glyceridae																									
TOTAL		10	22	13	16	17	21	12	60	12	11	26	16	4	12	20	19	11	20	17	18	16	6	15	15

de Chaetopteridae. La récolte des larves de *Mesochaetopterus minutus* et de *Spiochaetopterus costarum* durant le mois de mars semble très fortement en contradiction avec ce qui est connu de la biologie de ces espèces dans d'autres parties de la Méditerranée et particulièrement du Golfe du Lion. Rappelons que ces deux espèces, dans la région de Banyuls-sur-Mer, mais aussi de Naples, ont une époque de reproduction localisée à la saison d'été (BHAUD, 1972 a, b). Deux hypothèses peuvent être avancées afin d'expliquer pourquoi les larves de *M. minutus* et celles de *S. costarum* sont récoltées en période hivernale dans les eaux du secteur Tunisie-Sardaigne-Sicile (Fig. 5).

a) Le maximum de l'époque de reproduction est situé à la même saison quelle que soit la région considérée de la Méditerranée; cette époque se trouve étirée sur toute l'année dans la région tunisienne alors qu'elle est fortement limitée dans le golfe du Lion. L'apparente contradiction provient alors de l'absence de pêches durant l'été.

b) Entre le golfe du Lion et le détroit de Sardaigne il existe effectivement un décalage au cours de l'année de l'époque larvaire des deux espèces considérées. Il va sans dire que cette hypothèse est peu probable compte tenu de l'échelle latitudinale réduite. Il est nécessaire cependant de rappeler (BHAUD, 1972 b) que ce décalage est vraisemblable dans l'hypothèse d'un changement du facteur limitant; par exemple l'abondance de nourriture pouvant se superposer aux variations mensuelles de la température et modifier l'époque de récolte des larves. Ainsi entre les rives septentrionale et méridionale de Méditerranée, l'emplacement de l'époque de reproduction obéirait à des paramètres écologiques différents.

c) Pour choisir entre les deux hypothèses, il serait nécessaire de disposer de prélèvements effectués durant l'été dans les détroits de Sardaigne et Sicile. Or, la plupart des campagnes océanographiques méditerranéennes se sont déroulées en hiver (1). Une seule campagne estivale est à notre disposition : Mediplanct 1972 (BOURDILLON et coll., 1974; BHAUD et col., 1974). Cette campagne s'est déroulée du 11 au 31 juillet 1972. Elle intéresse deux secteurs de récolte. Le secteur n° 1 est situé à égale distance de la Sardaigne et des Baléares; le secteur n° 2 est localisé à une centaine de milles au sud-est de la Sardaigne. Si le premier secteur constitue un point de comparaison intéressant avec la présente zone de récolte du

(1) On met à part la campagne Polymède du N.O. Jean-Charcot effectuée en mai et juin 1970 dans différents secteurs de Méditerranée occidentale (BOUCHER et THIRIOT, 1972). Cette campagne n'est pas nettement caractéristique de la période estivale; de plus les prélèvements effectués par échantillonneurs rapides sont difficilement comparables à ceux dont il est question ici.

fait de la proximité relative, il est nécessaire cependant de préciser que les récoltes de la campagne Médiplanct acquièrent une signification claire dans la mesure où les larves éventuellement présentes dans l'un des deux secteurs, proviennent exclusivement des rivages méridionaux de Méditerranée. Un tri préliminaire des prélèvements horizontaux aux niveaux 0 m et 100 m a permis de constater la présence des larves de *S. costarum* et *M. minutus*. La récolte de ces larves dans le secteur n° 2, confirme bien leur origine méridionale ainsi que l'étalement de l'époque de présence des larves. C'est donc la première hypothèse qui est à retenir.

C. — SIGNIFICATION DE LA RÉCOLTE DES LARVES EN HAUTE MER

Un problème intéressant à aborder lors de la récolte de larves en province océanique est celui de leur origine. Cette origine (Fig. 6) peut être soit néritique, ce qui suppose un déplacement horizontal prépondérant, soit profonde, ce qui suppose pour les larves un déplacement à composante verticale prononcée.

On admet généralement que la première hypothèse est à retenir; nous y souscrivons aussi en remarquant cependant que la seconde hypothèse, plus délicate à vérifier, n'a pas retenu l'attention qu'elle mérite. C'est en effet une opinion très courante (THORSON, 1950) que les Invertébrés benthiques profonds ont un développement direct, donc sans stade planctonique. Mais selon SCHELTEMA (1972 b) il est évident que chez certains groupes dont les Echinodermes et les Mollusques, les œufs de petite taille indiquent un développement lecithotrophe ou plus rarement planctotrophe, donnant par la suite des larves pélagiques (2).

Dans le cas présent plusieurs arguments peuvent être retenus pour démontrer l'origine néritique de la plupart des larves récoltées.

Le cas des larves de *Lygdamis muratus* constitue un exemple typique maintenant bien connu (BHAUD, 1975 a). Les adultes de cette espèce ne sont pas récoltés en-dessous de 150 m de profondeur et ce sont les difficultés de détermination des larves rappelant fortement la structure du genre voisin *Phalacrostemma* qui permettent, par erreur, de leur accorder une origine bathyale.

(2) Dans le cas du genre *Nucula*, « of the deep-water species, however, all with lecithotrophic development are found both in the eastern and western Atlantic Ocean and apparently extend their range by means of pelagic larvae » (SCHELTEMA, 1972 b, p. 65).

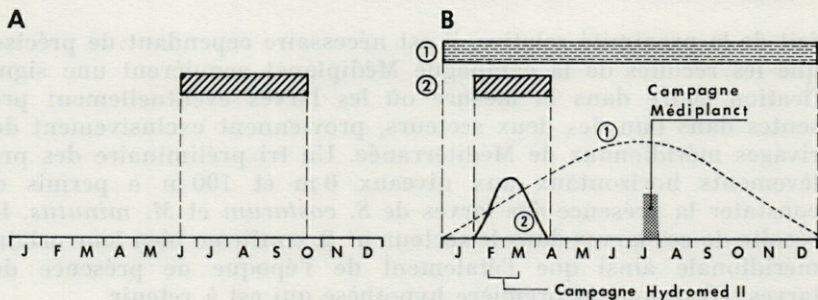


FIG. 5. — Epoque de reproduction approximative de *Mesochaetopterus minutus* en Méditerranée. A : golfe du Lion; B : Tunisie; 1 : dans l'hypothèse d'un étalement de l'époque larvaire; 2 : dans l'hypothèse d'un décalage de l'époque larvaire. C'est la première hypothèse qui a été vérifiée.

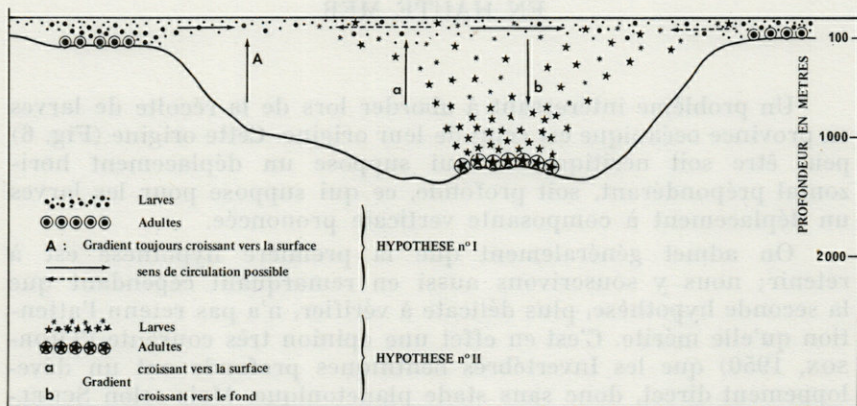


FIG. 6. — Schématisation des deux hypothèses expliquant la récolte des larves en province océanique. Bien que ces deux hypothèses ne soient pas contradictoires, les observations confirmant l'origine néritique des larves sont très nombreuses. S'il apparaît que l'observation éventuelle de certains gradients numériques peut favoriser l'hypothèse II il est indispensable de tenir compte aussi de la répartition horizontale hétérogène.

Dans la famille des Chaetopteridae, l'espèce *Ch. variopedatus* qui n'offre aucune difficulté de reconnaissance des adultes ou des larves, est signalée dans les herbiers de Posidonies, les « blocs coralligènes », les fonds à *Peyssonnelia* et détritiques circalittoraux ainsi que dans la vase côtière (LAUBIER et PARIS, 1962; BELLAN, 1964). Pour ce qui concerne *S. costarum* et *M. minutus* nous avons montré d'après l'époque de reproduction et la biogéographie, que leur répartition bathymétrique est très probablement limitée à une vingtaine de mètres en Méditerranée (BHAUD, 1975 b).

Le stade adulte d'*Owenia fusiformis* se rencontre dans la vase côtière, les fonds à *Caulerpa* et *Halimeda*, les « sables à Amphioxus », bien que les larves soient pêchées loin des côtes. En fait, dans le cas présent, ces larves ne sont signalées qu'en deux stations et sont donc peu répandues en province océanique. Dans le même ordre d'idée, nous devons signaler une note (3) particulièrement intéressante de CIALONA (1904) concernant deux larves *Mitraria* récoltées à Messine dans les pêches journalières de plancton. La première larve est analogue au type 2 des Oweniidae du Tableau I et se rapporte vraisemblablement au genre *Myriochele*. La seconde représente le type 3 du même tableau. C'est à cause de la structure morphologique voisine des deux larves (existence d'une ombrelle et d'un faisceau de soies provisoires en position inférieure) que le dernier type larvaire est placé dans la famille des Oweniidae, mais rien n'est connu sur son développement. L'analyse précédente se trouve cependant infirmée par le travail de CIALONA. L'auteur dessine de nombreux stades de développement qui conduisent de façon évidente à autre chose qu'un représentant des Oweniidae. L'individu juvénile se constitue progressivement à l'intérieur de l'ombrelle appelée à disparaître. Ce développement est très voisin de celui des Némertes à partir de la larve Pilidium. L'auteur ne donne aucune conclusion concernant la famille à laquelle appartient ce type de larve, bien que le dernier stade soit riche en renseignements. Pour nous, il s'agit vraisemblablement d'un représentant de la famille des Terebellidae mais cette identité demande à être vérifiée par un travail ultérieur (4). Il suffit de retenir pour le moment que les larves pêchées au large et consignées dans la famille des Oweniidae (Tableau I) sont aussi récoltées à proximité du rivage.

Cependant, l'absence ou la présence d'individus adultes en province néritique n'est pas toujours aisée à préciser. Ainsi dans la famille des Amphinomidae, nous signalons une larve *Rostraria* qu'il n'est pas possible de mieux identifier; les stades récoltés ne montrent pas de caractères adultes et la forme des soies dans cette famille est très peu spécifique. De plus, les prélèvements benthiques de grande profondeur (HARTMANN, 1965; HARTMANN et FAUCHALD 1971; FAUCHALD, 1972) signalent toujours des représentants de cette famille.

En Méditerranée, les pêches effectuées pendant une dizaine d'années sur le plateau continental du Golfe du Lion permettent

(3) Non portée dans la Bibliographie de HARTMANN (1951) et que L. LAUBIER nous a fait aimablement connaître.

(4) Et d'après les travaux d'ECKELBARGER (1974) on peut conclure avec une forte probabilité que les observations de CIALONA se rapportent à deux familles différentes malencontreusement réunies.

exceptionnellement d'observer les larves *Rostraria*. Or les Amphinomidae et Euphrosinidae comptent plusieurs espèces néritiques susceptibles d'être récoltées dans la région de Banyuls (LAUBIER et PARIS, 1962; GUILLE et LAUBIER, 1966). De plus, il faut rappeler que MILEIKOVSKY (1962) récolte bien des larves d'*Euphrosyne borealis* en mer de Norvège sur des fonds proches de 2 000 m mais les larves proviennent du plateau continental et sont à l'origine des pseudo populations de l'étage bathyal. Nous-même (BHAUD, 1972) avons récolté de nombreuses larves *Rostraria* au niveau du talus continental malgache qui proviennent manifestement de la province néritique. En définitive, rien ne s'oppose à ce que les larves *Rostraria* récoltées en dehors de la province néritique aient une origine profonde, ce qui est d'autant plus vraisemblable que plusieurs espèces d'*Euphrosyne* sont signalées par REYSS (1972) entre 300 et 1 000 m dans les « vases profondes » des rechs de la côte catalane. Il faut cependant retenir que plusieurs inconnues demeurent concernant cette famille. La généralité du type de développement pélagique (larve *Rostraria*) n'est pas confirmée; de plus le mode de répartition des larves (BHAUD et von BUREN, 1974) pourrait être à l'origine d'un gradient du nombre de larves apparemment croissant vers le large malgré leur origine néritique.

Les exemples précédents montrent qu'il existe, en définitive, très peu d'espèces pour lesquelles les stades larvaires sont récoltés en province pélagique et dont les représentants adultes benthiques n'occupent pas la province néritique.

D. — DURÉE DE VIE PÉLAGIQUE

On déduit souvent de la récolte des larves en province pélagique une très longue durée de leur vie planctonique. Qu'en est-il réellement ? Cette longue durée suppose implicitement une origine néritique des larves correspondantes. C'est bien la conclusion de SCHELTEMA (1971, 1972 a) qui a montré la possibilité d'une dispersion des larves téléplaniques de part et d'autre du bassin océanique de l'Atlantique, avec comme conséquence un échange génique entre populations d'Invertébrés benthiques occupant la province néritique. Mais cet échange n'a jamais réellement été démontré, du moins par ce procédé, et la durée de vie pélagique nécessaire à une traversée océanique, bien que déduite des données de laboratoire

et bien que compatible avec la durée d'une traversée, n'est pas réaliste et semble clairement en contradiction avec les données provenant de mesures effectuées en milieu naturel.

Lorsque l'on maintient au laboratoire une larve au stade planctonique pendant plus d'un an comme le fait SCHELTEMA (1972 a) on peut difficilement conclure qu'une telle durée soit caractéristique de l'espèce. D'une part la durée de vie planctonique de l'ordre de l'année est difficilement compatible avec l'existence très générale de cycles saisonniers. D'autre part en suivant dans le milieu naturel l'évolution des populations larvaires, il est aisé dans certains cas favorisés par une apparition des larves synchrones et de courte durée de montrer que la durée de vie planctonique est de l'ordre de deux semaines. C'est le résultat que nous avons obtenu (BHAUD, 1972 a, b) chez *Mesochaetopterus minutus*. De même, l'élevage artificiel montre chez *Spiochaetopterus costarum* un développement plus rapide que ce qui est généralement indiqué. Ainsi, les jeunes stades planctoniques nageurs avec couronne ciliaire et ébauche des segments thoraciques s'obtiennent en une dizaine de jours. Les longues durées de vie planctonique signalées précédemment semblent démontrer qu'en laboratoire les meilleures conditions de développement ne sont pas toujours réalisées.

Ces observations permettent de penser que la métamorphose ne peut se produire après un très long arrêt du développement. Les différents bouleversements survenant au cours de la métamorphose doivent se produire à un moment bien précis et dans un ordre déterminé; si le milieu de vie ne fournit pas le stimulus convenable au moment convenable, le processus de développement se trouve vraisemblablement bloqué et cela définitivement. Ainsi il est intéressant de remarquer que SCHELTEMA (1972 a) ne signale pas avoir obtenu la métamorphose à partir d'un matériel larvaire pêché en plein océan, menant donc depuis un temps relativement long une existence pélagique. Nous-même avons observé à plusieurs reprises sur un lot de larves de *Mesochaetopterus minutus* qu'un petit nombre ne se métamorphose pas. Il est aisé de maintenir ces larves en élevage dans des conditions très variées sans qu'intervienne aucune modification morphologique. Ces observations corroborent l'hypothèse de l'existence, au cours de la métamorphose d'un certain nombre de séquences se déroulant dans un ordre précis. Il est alors vraisemblable que la longue durée de vie planctonique déduite des pêches en province océanique représente la conséquence et non la cause de la présence des larves à grande distance des rivages. C'est le départ des larves de la province néritique qui retarde ou supprime la métamorphose entraînant ainsi une forte prolongation de la vie planctonique.

CONCLUSIONS

En entreprenant cette étude, notre intention était de tenter de préciser l'origine des larves récoltées en province océanique, espérant dans la mesure où les larves n'auraient pas une origine néritique, contribuer à la connaissance de la périodicité et du mode de reproduction des animaux vivants à grande profondeur. Il semble cependant qu'il n'en soit pas ainsi, mais des prélèvements profonds, comme ceux effectués au cours de la campagne Medi-planet semblent bien adaptés au problème posé.

En Méditerranée, le nombre assez réduit de prélèvements benthiques profonds conjugué à la pauvreté généralement admise des grands fonds (5) permet difficilement de caractériser la biologie des zones profondes. De plus, les données récentes relativement nombreuses (citons pour se limiter à la Méditerranée CARPINE, 1970; CHARDY et col. 1973; REYSS, 1972) ne peuvent que très rarement être utilisées dans le cadre des espèces citées précédemment. Il n'est pas certain que ce fait signifie obligatoirement l'absence de rapport entre les prélèvements planctoniques superficiels et benthiques profonds. Pour notre part nous sommes convaincu que la comparaison de données acquises différemment doit être bénéfique. Ainsi la répartition bathymétrique des représentants de certains genres, par exemple le genre *Macellicephala* (Aphroditidae) (REYSS, 1971) constitue une base intéressante pour l'étude des larves de la même famille. De même la récolte en grande profondeur de jeunes stades benthiques (LAUBIER, 1973) encore systématiquement mal définis, devrait bénéficier un jour ou l'autre de l'étude morphologique des stades larvaires planctoniques.

En dehors de ces spéculations, deux points essentiels peuvent être retenus à partir des prélèvements en province océanique. Ils concernent 1 : une amélioration de l'échantillonnage avec récolte d'exemplaires non encore décrits, 2 : une meilleure précision sur l'origine, très probablement néritique, de la plus grande partie des larves pêchées.

RÉSUMÉ

1. Les prélèvements planctoniques de la campagne océanographique Hydromed II dans le secteur Sardaigne, Sicile, Tunisie, sont examinés.

(5) Bien que certaines découvertes récentes (LAUBIER, 1972) fassent état d'un nombre important d'exemplaires dans chaque prélèvement.

2. Parmi les larves planctoniques d'Annélides Polychètes benthiques à l'état adulte, 19 catégories sont reconnues dont deux nouvelles : les larves de *Phyllochaetopterus socialis* et *Ph. solitarius* (Chaetopteridae).

3. Les informations obtenues dans le secteur étudié, et concernant l'époque de reproduction de certaines catégories de larves différent de ce qui est connu pour la Méditerranée septentrionale. Ce désaccord n'est qu'apparent et provient, pour les rives méridionales de Méditerranée, de l'étalement, sur la plus grande partie de l'année, de l'époque de reproduction.

4. Malgré leur présence en province océanique, les larves ont vraisemblablement une origine néritique.

5. La longue durée de vie planctonique, liée aux pêches effectuées en province océanique, représente en réalité la conséquence de la présence des larves loin des rivages. C'est cet éloignement de la province néritique qui entraîne l'augmentation sensible de la durée de vie planctonique.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Planktonfänge des Hydromed II - Programms im Sektor Sardinien — Sizilien — Tunesien werden untersucht.

2. Unter den planktischen Larven adult benthischer Polychaeten sind 19 Kategorien identifiziert worden, von denen zwei neu sind : die Larven von *Phyllochaetopterus socialis* und *Ph. solitarius* (Chaetopteridae).

3. Die im untersuchten Sektor gefundenen Hinweise über die Fortpflanzungszeit bestimmter Larvenkategorien weichen von den im nördlichen Mittelmeer bekannten Verhältnissen ab. Die scheinbare Diskrepanz beruht auf der Ausdehnung der Fortpflanzungsperiode über den grössten Teil des Jahres, die an den südlichen Küsten des Mittelmeeres festzustellen ist.

4. Trotz ihres ozeanischen Vorkommens stammen die Larven wahrscheinlich aus dem neritischen Bereich.

5. Die Länge der planktischen Phase, die sich aus den ozeanischen Fängen ableiten lässt, nimmt mit zunehmender Entfernung der Larven vom neritischen Bereich zu.

BIBLIOGRAPHIE

- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **49** (33) : 1-372.
- BHAUD, M., 1972 a. Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides Polychètes. *Mar. Biol.*, **17** : 115-136.
- BHAUD, M., 1972 b. Quelques données sur la biologie des Invertébrés benthiques en climat tropical. Etude parallèle des larves pélagiques. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, Sér. océanogr., **1** (2) : 161-188.
- BHAUD, M., 1974. La campagne Hydromed II du N.O. Jean Charcot. Première description de deux larves de Phyllochaetoptères (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, **24** (3 A) : 453-470.
- BHAUD, M., 1975 a. Nouvelles données sur les larves de Sabellariidae en Méditerranée. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **51** (2) : 155-172.
- BHAUD, M., 1975 b. Rapport entre époque de reproduction, biogéographie et répartition verticale. Un exemple particulier : *Spiochaetopterus costarum* (Annélide Polychète). *Vie Milieu*, **25** (1 B) : 123-139.
- BHAUD, M. & M. von BUREN, 1974. Une nouvelle larve d'Annélide Polychète observée dans la région de Banyuls-sur-Mer. Contexte écologique d'une telle observation. *Vie Milieu*, **24** (3 A) : 471-478.
- BHAUD, M. & col., 1974. Etude de la répartition verticale du zooplancton de deux secteurs de Méditerranée : la campagne Médiplanct 1972. II. Analyse des méthodes d'échantillonnage. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **50** (1) : 41-50.
- BOUCHER, J. & A. THIRIOT, 1972. Zooplancton et micronecton estivaux des deux cents premiers mètres en Méditerranée occidentale. *Mar. Biol.*, **15** : 47-56.
- BOURDILLON, A. & col., 1974. Etude de la répartition verticale du zooplancton de deux secteurs de Méditerranée : la campagne Médiplanct 1972. I. Généralités. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **50** (1) : 27-39.
- CARPINE, C., 1970. Ecologie de l'étage bathyal dans la Méditerranée occidentale. *Mém. Inst. océanogr., Monaco*, **2** : 1-146.
- CHARDY, P., L. LAUBIER, D. REYSS & M. SIBUET, 1973. Données préliminaires sur les résultats biologiques de la Campagne Polymède. I. Dragages profonds. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.* **21** (9) : 621-625.
- CIALONA, M., 1904. Osservazioni fatte sullo sviluppo di una Mitraria. *Ric. Lab. Anat. norm. R. univ. Roma*, **10** (3) : 257-261.
- COSTE, B., 1971. Les sels nutritifs entre la Sicile, la Sardaigne et la Tunisie. *Cah. océanogr.*, **23** (1) : 49-83.

- COSTE, B., H. J. MINAS & P. NIVAL, 1969. Distribution superficielle des taux de production organique primaire et des Silicoflagellés entre la Sardaigne et la Tunisie (février 1968). *Tethys*, 1 (3) : 573-580.
- ECKELBARGER, K. J., 1974. Population biology and larval development of the Terebellid Polychaete *Nicolea zostericola*. *Mar. Biol.*, 27 : 101-113.
- FAUCHALD, K., 1972. Benthic Polychaetous Annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. *Allan Hancock Monogr. mar. Biol.*, 7 : 1-575.
- GUÉRIN, J. P., 1973. Premières données sur la longévité, le rythme de ponte et la fécondité de *Scolelepis cf. fuliginosa* (Polychète Spionidae) en élevage. *Mar. Biol.*, 19 : 27-40.
- GUILLE, A., & L. LAUBIER, 1966. Additions à la faune des Annélides Polychètes de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 17 (1 B) : 259-282.
- HARTMAN, O., 1951. Literature of the Polychaetous Annelids. Vol. I. Bibliography, 290 p. O. Hartman, edit., Los Angeles.
- 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. *Allan Hancock Monogr. mar. Biol.*, 6 : 1-327.
- LAUBIER, L., 1972. Découverte du genre abyssal *Fauveliopsis* (Annélide Polychète) en Méditerranée occidentale. *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris*, 274 : 697-700.
- LAUBIER, L., 1973. *Uschakovius enigmaticus* gen. sp. n. Ampharetidae (Annélides Polychètes sédentaires) aberrant de Méditerranée orientale. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 277 : 2723-2725.
- LAUBIER, L. & J. PARIS, 1962. Faune marine des Pyrénées-orientales. Fasc. 4 : Annélides Polychètes, 80 p. Hermann, Edit., Paris. Suppl. *Vie Milieu*.
- LEVINTON, J., 1972. Stability and trophic structure in deposit-feeding and suspension-feeding communities. *Am. Nat.*, 106 : 472-486.
- MILEIKOVSKY, S. A., 1962. Character and nature of deep-water populations of eurybathic benthic forms of invertebrates with pelagic larvae taking as an example the Polychaeta *Euphrosyne borealis* Oersted 1843, from the North Atlantic. *Deep. Sea Res.*, 9 : 531-537.
- RAZOULS, C. & A. THIRIOT, 1973. Données quantitatives du Mésoplancton en Méditerranée occidentale (saisons hivernales 1966-1970). *Vie Milieu*, 23 (2 B) : 109-241.
- REYSS, D., 1971. Résultats scientifiques de la campagne Polymède. II. Polychètes Aphroditidae de profondeur en Méditerranée. *Vie Milieu*, 22 (2 A) : 243-258.
- REYSS, D., 1972. Les canyons sous-marins de la mer catalane, le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. IV. Etude synécologique des peuplements de macrofaune benthique. *Vie Milieu*, 23 (1 B) : 101-142.
- SHELTEMA, R., 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., 7-28.

- SHELTEMA, R., 1972 a. Dispersal of larvae as a means of genetic exchange between widely separated populations of shoal water benthic invertebrates species. Fifth European Marine Biology Symposium. B. Battaglia, Edit., 101-114.
- SHELTEMA, R., 1972 b. Reproduction and dispersal of bottom dwelling deep-sea Invertebrates : a speculative summary. Barobiology and the experimental biology of the deep sea. R. W. Brauer, Edit., 58-66.
- THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, **25** : 1-45.

Reçu le 7 février 1975

BIOLOGIE COMPARÉE
ENTRE ESPÈCES VICARIANTES ET COMMUNES
DE COPÉPODES
DANS UN ÉCOSYSTÈME NÉRITIQUE
EN MÉDITERRANÉE ET EN MANCHE *

par J. LE RUYET-PERSON*, C. RAZOULS, S. RAZOULS

* Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29200 Brest
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The biology of two species *Temora stylifera* and *Centropages typicus*, from a neritic mediterranean ecosystem (Gulf of Lion) has been compared with that of two northern neritic (Channel) species *T. longicornis* and *C. hamatus*.

The authors consider separately the experimental study of nutrition, respiration, fertility and the biological cycle of each species (carried out by counts and measurements of individuals). *T. stylifera* and *T. longicornis* are shown to be homologous species, like *C. typicus* and *C. hamatus*. Although in the Roscoff area, *C. typicus* being near the northern limit of its range of distribution, shows an intermediate behaviour between that of *C. hamatus* and *Temora*.

The metabolic activity as measured by the ingestion rate, filtration rate and respiration rate, is higher in the northern animals than in the southern ones, in contrast to observations by Fox (1936) on the benthic Crustacea.

The influence of the quality and the concentration of food is shown.

* Etude réalisée dans le cadre de la convention CNEXO du Laboratoire Arago.

INTRODUCTION

La compréhension du fonctionnement de tout écosystème et des variations temporelles et géographiques de sa structure, nécessite la connaissance des caractéristiques physiologiques des organismes et des effets des principaux paramètres physiques et trophiques sur leur biologie.

Les relations qu'il est possible d'établir dans un écosystème donné pourront être utilement comparées à celles obtenues dans un système analogue sur la même espèce ou des espèces vicariantes.

Dans les écosystèmes néritiques du Golfe du Lion (région de Banyuls) et de la Manche occidentale (région de Roscoff), la valeur de la production secondaire dépend essentiellement (mais non exclusivement) de deux genres : *Centropages* et *Temora*, représentés respectivement par les deux espèces *C. typicus* et *T. styli-fera*, *C. hamatus* et *T. longicornis*. L'analyse de la structure des communautés dans la Manche et dans le Golfe du Lion, permet de supposer que l'on est en présence d'espèces vicariantes. Un autre intérêt de l'étude comparée de ces quatre formes, est de rechercher s'il existe un comportement générique.

La présence d'une espèce commune, *C. typicus* dans les deux régions permet de vérifier l'effet d'un paramètre comme la température sur certaines caractéristiques morphologiques et physiologiques.

L'étude envisagée a également pour but de répondre à la question de savoir si les deux espèces au sein de leur écosystème, sont indépendantes ou compétitives.

MÉTHODOLOGIE

A) PÊCHES.

L'expérimentation étant pratiquée sur des animaux « sauvages », nécessite des prélèvements fréquents. Ceux-ci ont été effectués sur des fonds de 25 m, avec un filet tiré lentement. Les animaux étaient triés

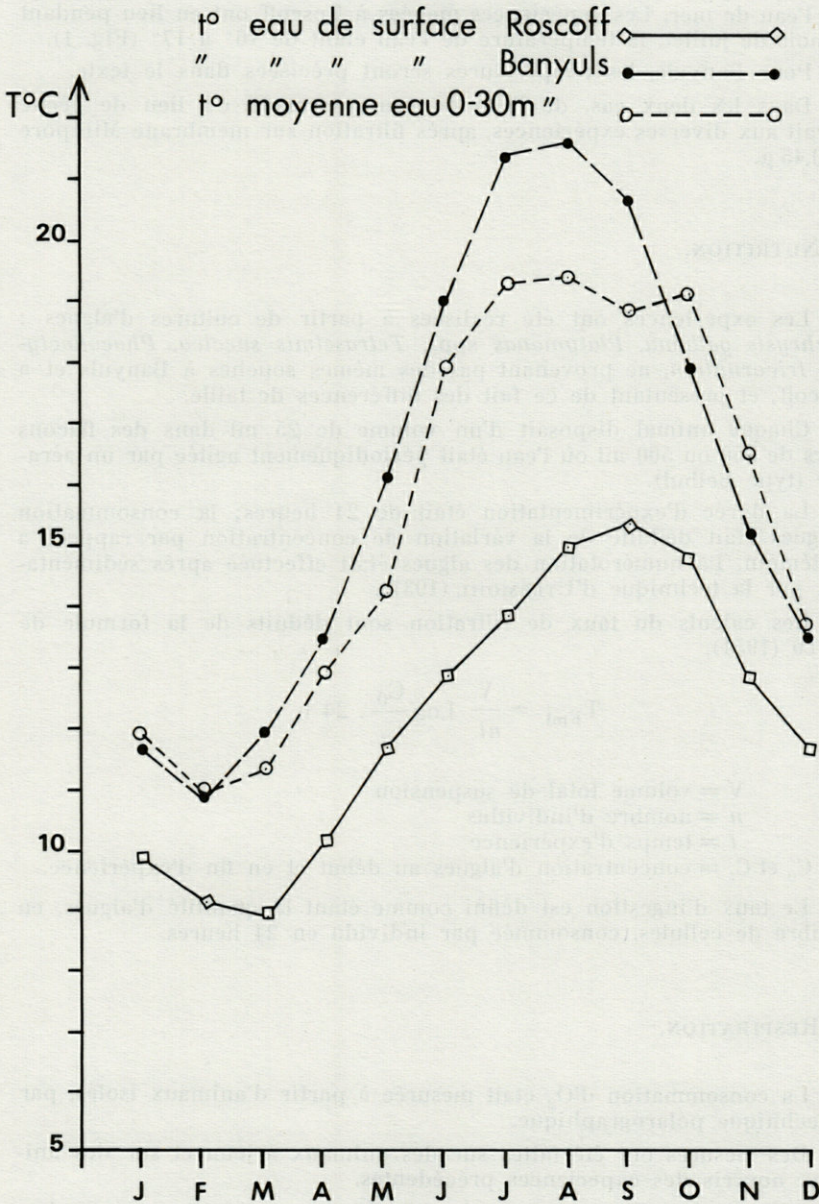


FIG. 1. — Cycle thermique annuel de l'eau à Roscoff et à Banyuls.

dès le retour au laboratoire en chambre froide à la même température que l'eau de mer. Les expériences menées à Roscoff ont eu lieu pendant le mois de juillet, la température de l'eau étant de 16° à 17° (Fig. 1).

Pour Banyuls, les températures seront précisées dans le texte.

Dans les deux cas, de l'eau de mer provenant du lieu de pêche servait aux diverses expériences, après filtration sur membrane Millipore de 0,45 μ .

B) NUTRITION.

Les expériences ont été réalisées à partir de cultures d'algues : *Isochrysis galbana*, *Platymonas* spp.; *Tetraselmis suecica*, *Phaeodactylum tricoratum*, ne provenant pas des mêmes souches à Banyuls et à Roscoff, et présentant de ce fait des différences de taille.

Chaque animal disposait d'un volume de 25 ml dans des flacons noirs de 250 ou 500 ml où l'eau était périodiquement agitée par un aérateur (type Belbul).

La durée d'expérimentation était de 24 heures; la consommation d'algues était déduite de la variation de concentration par rapport à un témoin. La numérotation des algues était effectuée après sédimentation par la technique d'UTERMOHL (1931).

Les calculs du taux de filtration sont déduits de la formule de GAULD (1951).

$$T_{Fml} = \frac{V}{nt} \text{Log} \frac{C_0}{C_t} \cdot 24 \text{ h}$$

V = volume total de suspension

n = nombre d'individus

t = temps d'expérience

C₀ et C_t = concentration d'algues au début et en fin d'expérience.

Le taux d'ingestion est défini comme étant la quantité d'algues, en nombre de cellules, consommée par individu en 24 heures.

C) RESPIRATION.

La consommation d'O₂ était mesurée à partir d'animaux isolés, par la technique polarographique.

Des mesures ont été faites sur des animaux à jeun et sur des animaux nourris des expériences précédentes.

Les résultats des mesures physiologiques — nutrition et respiration — sont rapportées à l'unité de longueur céphalothoracique (soit 1 mm).

D) INDICE DE FERTILITÉ.

Les femelles isolées tout de suite après la pêche étaient placées dans des boîtes contenant de 2 à 10 ml d'eau de mer filtrée.

Ces animaux étaient laissés à jeun en chambre froide durant 24 heures, les œufs pondus étaient recensés et mesurés.

I. — LA NUTRITION

A. — ÉTUDE COMPARÉE DE *C. hamatus*, *C. typicus* Banyuls ET *C. typicus* Roscoff (Tableau I).

En valeur absolue, quoique ces animaux soient de taille comparable, *C. typicus* à Banyuls semble un plus gros consommateur d'algues qu'à Roscoff et que *C. hamatus*.

Si l'on excepte le comportement extrêmement variable de *C. typicus* vis-à-vis d'*Isochrysis*, en raison de la taille de l'algue ou de sa vitesse de sédimentation, ce Copépoде « broute » avec autant d'intensité *Phaeodactylum* que *Platymonas* (PERSON-LE RUYET, 1972).

D'après les données expérimentales, *C. hamatus* au contraire, montre une affinité plus grande pour *Tetraselmis* que pour les deux autres algues.

C. typicus Roscoff, beaucoup moins répandu que *C. hamatus* dans les eaux de la Manche, et de taille bien supérieure aux deux

TABLEAU I

Consommation algale de *C. hamatus* et *C. typicus* — Banyuls et Roscoff

Algues Conc. = 1000 C/ml	Quantité d'algues ingérées/Cop./jour Nombre de cellules		
	<i>C. hamatus</i>	<i>C. typicus</i> Banyuls	<i>C. typicus</i> Roscoff
<i>Isochrysis</i>	3.500	21.000	10.200
<i>Tetraselmis</i>	10.800	12.000	11.100
<i>Phaeodactylum</i>	6.400	12.000	7.100
Mélange I	11.600	—	—
Mélange II	13.000	8.200	—
Moyennes	8.300	12.500	9.400

autres espèces, a un taux journalier d'ingestion (1) ($9,4 \cdot 10^3$ C) intermédiaire entre *C. hamatus* ($Ti = 8,3 \cdot 10^3$ C) et *C. typicus* Banyuls ($Ti = 12,5 \cdot 10^3$ C).

Son appétit plus marqué pour *Isochrysis* et *Tetraselmis* que pour *Phaeodactylum*, semblerait indiquer que *C. typicus* nordique, est capable d'occuper une niche écologique alimentaire complémentaire de *C. hamatus* et de *Temora longicornis* (Tableau II).

TABLEAU II

Affinités comparées des Copépodes de la Manche vis-à-vis des souches d'algues testées

	<i>T. longicornis</i>	<i>C. hamatus</i>	<i>C. typicus</i>
<i>Isochrysis</i>	+	+	+++
<i>Tetraselmis</i>	+++	+++	+++
<i>Phaeodactylum</i>	+++	++	++

B. — ÉTUDE COMPARÉE DE *T. stylifera* ET *T. longicornis*.

Ces deux espèces placées dans des conditions comparables, se comportent physiologiquement de façon identique, au moins en ce qui concerne la quantité globale d'algues consommées, $10,3 \cdot 10^3$ C/an/jour et $10,7 \cdot 10^3$ pour l'une ou l'autre.

Si l'on compare les quantités prélevées, en tenant compte de la variété spécifique des souches expérimentées, les résultats apparaissent encore du même ordre de grandeur, Tableau III.

TABLEAU III

Consommation algale de T. stylifera et T. longicornis

Algues Conc. = 1000 C/ml	Quantité d'algues ingérées/Cop./jour Nombre de Cellules	
	<i>T. stylifera</i>	<i>T. longicornis</i>
<i>Isochrysis</i>	6.700	6.500
<i>Tetraselmis</i>	11.400	10.700
<i>Phaeodactylum</i>	10.300	11.500
Mélange I	—	12.150
Moyennes	10.200	10.700

(1) Taux d'ingestion (Ti) exprimé en nombre de cellules (C) consommées.

Le taux d'ingestion de *T. longicornis* paraît donc lié, comme celui de *T. stylifera* (PERSON-LE RUYET, 1972) peut-être à la qualité de l'algue, sûrement à la taille des cellules. Aux algues de petite taille, telle *Isochrysis*, 4 μm , les *Temora* préfèrent des espèces de 6 à 12 μm comme *Tetraselmis* ou *Phaeodactylum*.

Au cours de deux expériences, *T. stylifera* et *T. longicornis* ont été mis en présence d'une souche de *Phaeodactylum* dont la concentration dans la solution nutritive variait de 800 C/ml à $7 \cdot 10^5$ C pour *T. longicornis* et de 800 C/ml à $3 \cdot 10^5$ C pour *T. stylifera*.

Dans les deux cas, le taux d'ingestion a pu être calculé avec une bonne précision, en fonction de la concentration (Fig. 2) :

- pour *T. stylifera* $\log Ti = 0,829 \log C + 1,575$ ($r = 0,998$, $n = 5$)
- pour *T. longicornis* $\log Ti = 0,727 \log C + 1,928$ ($r = 0,989$, $n = 7$).

Ces droites atteignent une valeur asymptote correspondant à la ration maximale (Rmx) pour des concentrations en algues supérieures à $1 \cdot 10^6$ C/ml. Le Ti journalier peut croître au-delà

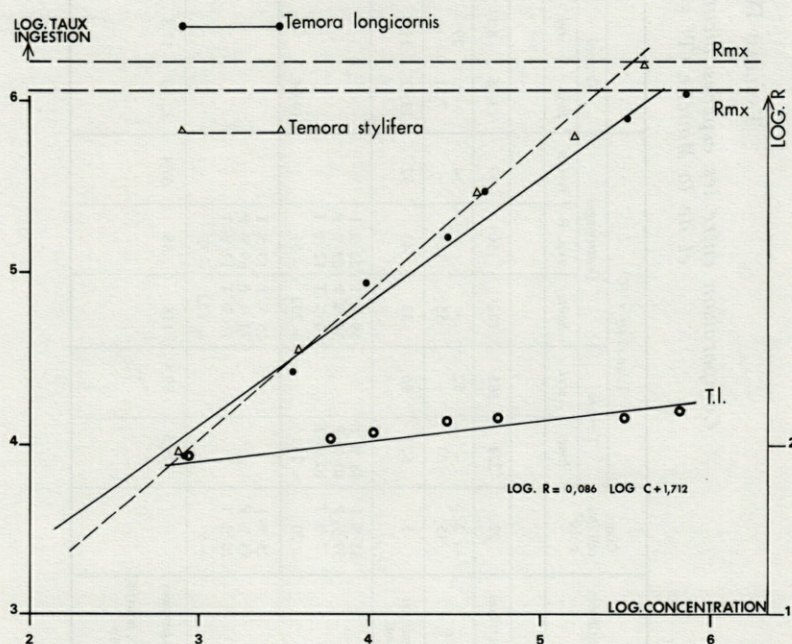


FIG. 2. — Evolution du taux d'ingestion et du taux respiratoire en fonction de la concentration des particules alimentaires chez *Temora longicornis* et *Temora stylifera*.

TABLEAU IV

Comparaison entre les espèces vicariantes de la Méditerranée
et de la Manche (T° = 16° — 17°).

Algues utilisées	Conc. cell./ml x 10 ³	Ti/an./Lg/j x 10 ³					Tfml/an./Lg/j					Respiration/an./Lg x 10 ³				
		Temora		Centropages			Temora		Centropages			Temora		Centropages		
		long.	styl.	ham.	typ. R	typ. B	long.	styl.	ham.	typ. R	typ. B	long.	styl.	ham.	typ. R	typ. B
Jeûne												145	110	91	132	93
<i>Phaeodactylum</i>	22	224	165	122	150	49	13,15	8,11	7,45	5,62	2,23	113	94	64	104	68
<i>Isochrysis</i>	2 15	— 103	52 —	— 55	— 121	14 —	— 7,51	29 —	— 3,75	— 8,43	6,08 —	— 114	91 —	— 109	— 70	76 —
<i>Tetraselmis</i> ou <i>Platymonas</i>	5	52	96	52	43	52	13,42	11,4	13,95	9,91	7,25	131	89	112	101	70
Mélange	33 % I 59 % P 7 % T = 20	48 % I 40 % P 10 % T = 242		59 % I 34 % P 5 % T = 232	20 % I 67 % P 12 % T = 51		14,04	—	15,28	3,37	—	89	—	103	126	—
	25 % I 53 % P 20 % T = 9			15 % I 73 % P 11 % T = 122	13 % I 69 % P 17 % T = 75				46,61	9,94		146		59	103	
Moyennes générales		178,5	89,4	118	88	67,4	12,40	17,8	14,6	7,4	7,0	118	90	82	100	71
Animaux nourris + à jeûn												121	94	83	106	75

TABLEAU V
Comparaison des taux de filtration des différentes espèces

Espèces	Lieu géographique (T° expérimentale)	Nourriture offerte	Concentration cell./ml	Tf ml/an./24 h	Lg céphalothorax	Auteurs
<i>T. longicornis</i>	Embouchure de la Clyde (10°)	<i>Skeletonema costatum</i>	—	0,5 - 13,5	0,65 - 1,1	BERNER, A., 1962
	Embouchure de la Clyde (8° à 19°)	Phytoplancton varié	6 à 106.10 ³	0,01 - 20,5	0,72 - 1,139	MARSHALL & ORR, 1966
	Göteborg (10°)	<i>Chlamydomonas</i> sp.	15.10 ³ - 105.10 ³	5 - 12	-	GAULD, 1951
	Roscoff (16-17°)	3 souches d'algues	5.10 ³ - 26.10 ³	7,51 - 15,45	0,973	Ce texte
<i>T. stylifera</i>	Marseille	Phytoplancton varié	20 à 10 ⁶	0 - 17,2	-	GAUDY, 1974
	Banyuls	3 souches d'algues	2.10 ³ à 23.10 ³	8 - 29	1,003	Ce texte
<i>C. hamatus</i>	Embouchure de la Clyde (12° à 15°)	Phytoplancton varié	6 à 19 .10 ³	0,005 - 2,7	0,926 - 1,078	MARSHALL & ORR, 1966
	Woods Hole (2° - 22°)	<i>Thalassiosira fluviatilis</i>	800 - 1000	1 - 15	-	ANRAKU & OMORI, 1963
	Göteborg (10°)	<i>Chlamydomonas</i> sp.	5.10 ³ - 85.10 ³	12 - 15	-	GAULD, 1951
	Roscoff (16 -17°)	3 souches d'algues	5.10 ³ - 26.10 ³	3,7 - 46,6	0,993	Ce texte
<i>C. typicus</i>	Woods Hole (2° - 22°)	<i>Thalassiosira fluviatilis</i>	800 - 1000	1 - 13	-	ANRAKU & OMORI, 1963
	Roscoff (16°-17°)	3 souches d'algues	5.10 ³ - 26.10 ³	3,4 - 9,9	1,345	Ce texte
	Marseille	Phytoplancton varié	100 - 900.10 ³	0 - 18,3	-	GAUDY, 1974
	Banyuls (16°-17°)	3 souches d'algues	2.10 ³ - 26.10 ³	0,93 - 10,3	1,028	Ce texte

de cette limite jusqu'à des concentrations de l'ordre de $2 \cdot 10^9$ C/ml pour *T. stylifera*, dans ce cas, l'équivalent de matière sèche ingérée représente 70 % du poids de l'animal et il y a suralimentation.

Le tableau IV synthétise l'ensemble des données expérimentales recueillies.

L'étude de la nutrition semblerait prouver que génériquement les *Temora* sont plus actifs que les *Centropages*. Vis-à-vis de certaines souches d'algues, *Tetraselmis* notamment, ou du moins de catégories dimensionnelles des aliments, il semblerait exister une certaine compétitivité entre *T. longicornis* et *C. hamatus*. Ce fait est d'ailleurs renforcé par l'observation de ces espèces en présence d'une solution pluri-algale; le pourcentage de prélèvement de chacune des algues est du même ordre de grandeur pour ces deux espèces. Dans ce cas, on constate une certaine contradiction entre les pourcentages de prélèvements des différentes algues et l'affinité des Copépodes pour les mêmes algues isolées (Tableau IV).

Les résultats que nous avons obtenus sont tout à fait comparables à ceux donnés par différents auteurs, compte tenu de la grande variété des processus expérimentaux et des espèces d'algues offertes aux Copépodes. A titre de comparaison le tableau V récapitule les données sur les quatre espèces étudiées.

II. — RESPIRATION

A. — ÉTUDE COMPARÉE DE *C. hamatus*, *C. typicus* Banyuls ET *C. typicus* Roscoff.

Les taux respiratoires de *C. typicus* à Banyuls et de *C. hamatus* à Roscoff, ne correspondent pas dans nos expériences à ceux de générations homologues; compte tenu de la température il nous faut comparer une génération printanière de *C. typicus* à une génération estivale de *C. hamatus*.

Dans ces conditions, il apparaît que le taux respiratoire de *C. typicus* est du même ordre de grandeur que celui de *C. hamatus* 0,093 et 0,091 μ l/h., pour des animaux à jeun.

Si l'on prend en considération l'ensemble des expériences — animaux à jeun plus animaux nourris — le taux respiratoire s'abaisse légèrement.

Par contre, si l'on tient compte de la nature de la nourriture offerte, *C. hamatus* ayant été en présence de souches d'*Isochrysis*

ou de *Tetraselmis* respire davantage que s'il est nourri avec *Phaeodactylum* (Tableau IV).

Ceci laisserait supposer que dans les seringues expérimentales, en présence d'eau « pure », les Copépodes conservent un certain niveau d'activité, en relation avec le niveau d'activité qu'ils avaient en présence de proies.

Bien qu'appartenant à deux aires géographiques différentes, *C. hamatus* et *C. typicus* Banyuls présentent une certaine analogie de leur métabolisme respiratoire. Ce fait pourrait donc confirmer que ces deux espèces occupent la même niche écologique dans les systèmes néritiques de la Manche et de la Méditerranée.

Le métabolisme respiratoire de *C. typicus* à Roscoff est par contre nettement plus élevé — $0,132 \mu\text{l}/\text{an}/\text{h}$ — que celui des deux autres *Centropages*, au moins en ce qui concerne les animaux à jeun. Lorsqu'il s'agit d'animaux préalablement nourris, le même abaissement du taux respiratoire que celui constaté précédemment, se produit (Tableau IV).

Alors que le *C. typicus* de Méditerranée peut être considéré comme une espèce dépensant peu d'énergie, comparée à *T. stylifera* (RAZOULS, 1971), dans la Manche ses besoins énergétiques atteignent un niveau élevé, voisin de celui de *T. longicornis*.

C. typicus, proche de la limite nord de son aire d'expansion géographique à Roscoff, occuperait dans l'écosystème néritique de cette région une place différente de celle de l'espèce méditerranéenne. Les espèces homologues seraient donc *C. hamatus* et *C. typicus* (forme méditerranéenne), *C. typicus* (forme nordique) constituant un échelon intermédiaire entre *C. hamatus* et *T. longicornis*.

B. — ÉTUDE COMPARÉE DE *T. stylifera* ET *T. longicornis*.

Comme pour les *Centropages*, la comparaison du métabolisme des deux espèces de *Temora*, sera faite à température semblable, les générations n'étant pas homologues.

Pour chaque localité, deux séries d'expériences peuvent être mises en parallèle : l'une avec des animaux à jeun durant 24 heures, l'autre où les animaux ont été nourris avec diverses souches d'algues (Tableau IV).

Il apparaît que le métabolisme moyen (animaux à jeun + animaux nourris) de *T. longicornis* est plus élevé que celui de *T. stylifera*, respectivement $0,121 \mu\text{l O}_2/\text{h}$ et $0,094 \mu\text{l O}_2/\text{h}$.

Paradoxalement, la respiration apparaît plus forte pour des *Temora* à jeun ($0,145 \mu\text{l O}_2/\text{h}$ et $0,110 \mu\text{l O}_2/\text{h}$) que pour des *Temora* maintenus préalablement dans un milieu nutritionnel riche ($0,118 \mu\text{l O}_2/\text{h}$ et $0,090 \mu\text{l O}_2/\text{h}$).

L'activité de filtration, ou l'utilisation des différentes souches d'algues, paraissent également, à première vue provoquer des variations du taux respiratoire : *Tetraselmis* ou un mélange de trois algues dans certaines proportions, favorisant des échanges respiratoires plus intenses que *Phaeodactylum*.

L'interprétation de ces faits, observés également chez *Centropages*, demeure délicate en raison du nombre restreint de mesures et de la variabilité individuelle d'une part, de la sensibilité des Copépodes aux facteurs externes d'autre part (MARSHALL & Coll., 1935; CONOVER, 1956; RAZOULS, 1972).

La légère différence (en moyenne 20 %) observée sur les taux respiratoires en défaveur des animaux nourris, pourrait n'être qu'un artefact dû aux manipulations nécessaires à l'expérimentation-transferts de récipients, variation de l'éclairage, par exemple ou simplement dû à un état de repos correspondant à la digestion.

Il paraît toutefois certain que la concentration des algues dans le milieu soit un facteur capable de modifier le taux respiratoire ainsi que le note GAUDY (1974), et que nous avons pu vérifier. En présence d'une solution de *Phaeodactylum* de concentration croissante de 0,8 à $643 \cdot 10^3 \text{ C/ml}$, *T. longicornis* accroît significativement son taux respiratoire ($r = 0,95$, $n = 7$) (Fig. 2). Toutefois, la pente de la droite de régression demeure très faible ($a = 0,086$) et indique que les modifications du taux respiratoire, dues aux variations de concentration des proies et par extension à la nature des proies, doivent être de faible amplitude.

A titre de comparaison, le Tableau VI indique les taux respiratoires donnés par différents auteurs.

III. — FERTILITÉ ET BILAN ÉNERGÉTIQUE

La fertilité comparée des quatre espèces étudiées, donne un net avantage aux *C. typicus* de la Manche ou méditerranéens (40 œufs pondus en moyenne/jour). Les autres espèces moins prolifiques pondent en moyenne de 25 œufs/jour (*T. stylifera*) à 16 œufs/jour (*T. longicornis* et *C. hamatus*). *C. typicus* apparaît donc

TABLEAU VI

Mesures de la respiration, données pour différents auteurs

Espèces	Lieu géographique période, T° exp.	R μ l O ₂ /an/h	Lg céphaloth. (en mm)	Auteurs, date
<i>Temora longicornis</i>	Southampton 17°	0,085 - 0,164	0,84	GAULD & RAYMONT, 1953
	Clyde area 10° mars à juillet	0,028 - 0,143	0,85	MARSHALL & ORR, 1966
	Southampton 20° février à juin	0,098 - 0,183	0,89	CONOVER, 1959
	Clyde area 10° avril à septembre	0,015 - 0,047	0,73	BERNER, 1962
	Roscoff 16-17° juillet	0,087 - 0,186	0,973	Ce texte
<i>Temora stylifera</i>	Villefranche 15° sept. à janvier	0,066 - 0,123	1,00	NIVAL, 1972
	Marseille 15° toute l'année	0,027 - 0,108	1,17	GAUDY, 1970
	Banyuls 16-17° octobre, novembre	0,078 - 0,173	1,10	RAZOULS, 1971
<i>Centropages typicus</i>	Villefranche 15° juin	0,088 - 0,213	0,95	NIVAL, 1972
	Marseille 15-18° toute l'année	0,030 - 0,190	1,16	GAUDY, 1970
	Banyuls 15-16° avril-mai	0,049 - 0,198	1,106	RAZOULS, 1971
	Southampton 16° septembre	0,110 - 0,317	1,23	RAYMONT & GAULD, 1951
	Roscoff 16-17° juillet	0,098 - 0,196	1,341	RAZOULS, 1971 ce texte
<i>Centropages hamatus</i>	Southampton 16-17° septembre	0,066 - 0,134	1,00	RAYMONT & GAULD, 1951
	Southampton 17°	0,058 - 0,126	0,914	GAULD & RAYMONT, 1953
	Clyde area 10° avril à juillet	0,030 - 0,179	0,997	MARSHALL & ORR, 1966
	Southampton 20° mai-juin	0,091 - 0,125	1,013	CONOVER, 1959
	Roscoff 16-17° juillet	0,043 - 0,136	1,009	Ce texte

TABLEAU VII
Bilan énergétique des différentes espèces

Espèces	Besoins énergétiques estimés par la respiration		Fertilité			Assimilation			Alimentation observée			Longueur céphalothoracique	
	Equivalent matière sèche μg	C $\mu\text{g}^{(+)}$	% de nourriture ingérée	Nombre d'œufs	Poids sec μg	% de la ration	Equivalent matière sèche μg	% de la ration	Nbre cell. $\times 10^4$	Nbre cell. ingér. $\times 10^4$	Equivalent matière sèche μg^*	♀	♂
	a		b		c	d	a + c	b + d					
<i>T. stylifera</i>	3	1,21	24 %	25 (opt. 69)	0,48	3,9 %	3,5	27,9 %	2,5	8,9	12,46	1,066 (1) 0,962 (2)	1,014 0,972
<i>T. longicornis</i>	3,86	1,55	15 %	16 (opt. 59)	0,31	1,2 %	4	16,2 %	2,8	17,8	24,92	1,048 0,959	0,987 0,872
<i>C. hamatus</i>	2,65	1,06	16 %	18 (opt. 70)	0,35	2,1 %	3	18,1 %	2,1	11,8	16,52	1,064 0,998	0,937 0,975
<i>C. typicus</i> Banyuls	2,40	0,96	26 %	40 (opt. 97)	0,80	8,2 %	3,2	34,2 %	2,3	6,74	9,44	1,117 0,994	1,035 0,969
<i>C. typicus</i> Roscoff	3,38	1,36	27 %	41 (opt. 107)	0,80	6,5 %	4,1	33,5 %	2,9	8,8	12,32	1,365 1,325	— —

(1) à 16°

(2) à 17°

* 10⁶ cellules = 140 μg (LE RUYET, 1972)

(+) C = équivalent Carbone

dans toute son aire de répartition comme une espèce particulièrement productive.

La quantité de matière animale ainsi formée journalièrement peut être évaluée grossièrement (2) à environ 0,8 μg pour *C. typicus*, 0,5 μg pour *T. stylifera* et 0,3 μg pour *T. longicornis* et *C. hamatus*, ce qui correspond en moyenne à 7,3 % du poids de nourriture ingérée pour *C. typicus*, 3,9 % pour *T. stylifera*, 2,1 % pour *C. hamatus* et seulement 1,2 % pour *T. longicornis*. Ces valeurs de l'efficacité brute sont en accord avec celles données par GAUDY (1974).

Si l'on se rapporte à la quantité moyenne de nourriture ingérée aux concentrations expérimentales, l'apport de matière oxydable est nettement supérieur aux besoins respiratoires (métabolisme minimum en admettant un métabolisme uniquement glucidique et un quotient respiratoire = 1) qui n'en utilisent qu'une faible proportion de 15 à 27 %.

Si l'on tient compte uniquement des besoins réels d'énergie des Copépodes (respiration et production d'œufs), la quantité de nourriture ingérée lors des expériences au laboratoire s'avère nettement excédentaire. La ration journalière minimale calculée est alors de l'ordre de $2 \cdot 10^4$ à $3 \cdot 10^4$ C/animal (Tableau VII).

IV. — CYCLES BIOLOGIQUES

A) *Centropage hamatus*.

Cette espèce paraît présenter des caractères semblables à ceux de *Temora longicornis*. Comme cette dernière, elle est caractéristique des eaux tempérées froides néritiques et côtières.

Son cycle biologique n'a été étudié avec quelques détails qu'à Roscoff (RAZOULS, 1963).

Le nombre de générations annuelles est de cinq (Fig. 3).

1^{re} génération.

Les adultes des deux sexes présents en janvier et février en nombre très faible, prennent un certain développement en mars

(2) L'œuf étant assimilé à une sphère de 72 μ de diamètre, de densité 1 (poids frais) et contenant 90 % d'eau. Les valeurs obtenues à partir de ces données sont certainement sous-estimées. En effet, J. PERSON (communication personnelle) observe à 22° des œufs de 80 et 100 μ pour *C. hamatus* et *T. longicornis*.

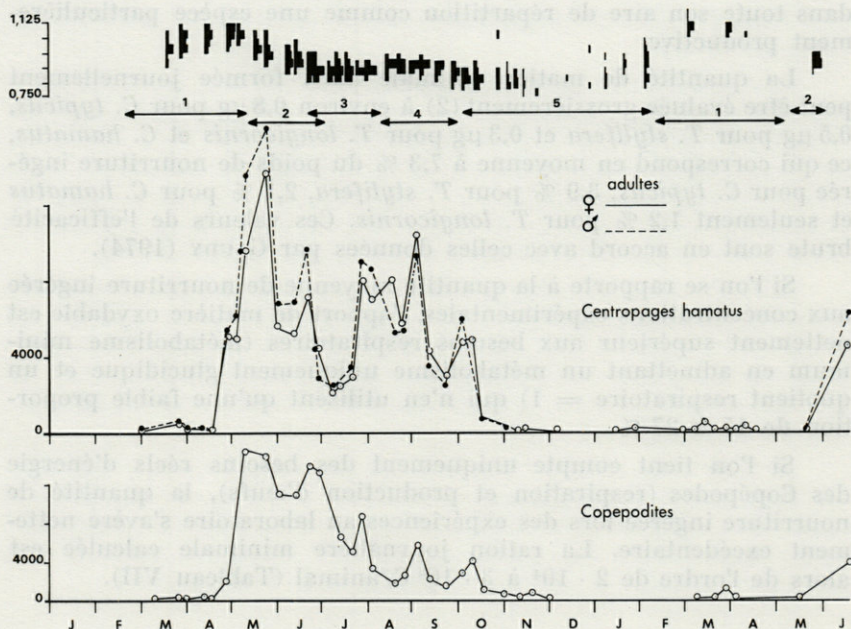


FIG. 3. — Dynamique de *Centropages hamatus* à Roscoff. *En haut* : évolution des classes de taille dominante (longueur du céphalothorax) au cours de l'année faisant apparaître une succession de 5 générations. *Au centre* : cycle annuel d'abondance numérique des adultes. *En bas* : variations quantitatives de l'ensemble des stades juvéniles.

avec des adultes de grande taille (1,255 mm de longueur céphalothoracique chez les ♀), le plein épanouissement de cette génération se situant en avril. Les Copépodes deviennent très abondants fin avril, début mai.

2^e génération.

Les ♀ de cette génération ont une taille inférieure à celle de la première génération (moyenne de la longueur céphalothoracique : 1,000 mm). Elle débute en mai et se poursuit en juin. Elle serait responsable en partie du maximum d'adultes observés en mai (mélange des classes de taille) et du pic présent en juin.

3^e génération.

Bien que le nombre des adultes décline de la fin juin à la mi-juillet, la taille des femelles permet de caractériser cette génération (longueur moyenne : 0,934 mm).

4^e génération.

Elle apparaît de la mi-août au début septembre. La taille des adultes est en légère augmentation (0,981 mm de longueur moyenne).

5^e génération.

Une augmentation des adultes et tout d'abord des mâles de la première semaine d'octobre souligne l'apparition de la dernière génération annuelle. La taille des adultes passe par un minimum (0,875 mm).

Les Copépodes sont encore abondants en novembre et se trouvent dans toutes les prises de décembre et en janvier. Suivant l'abaissement de la température la taille des adultes augmente.

Au cours de la seconde année, la première génération apparaît en mars-avril. La taille des ♀ est maximale (1,287 mm de longueur) et supérieure à celle de l'année précédente.

La température atteint durant cette période les valeurs les plus basses jamais enregistrées dans cette région (5,4° à la côte et 6,6° au large (FAURE, 1959).

La deuxième génération est observée en juin, la taille des ♀ diminue (1,023 mm).

Conclusion.

Il semble que cinq générations se succèdent au cours de l'année. Ce cycle est en accord avec celui décrit par MARSHALL (1949) dans le loch Striven avec un synchronisme analogue.

Les variations numériques de l'espèce ont été suivies en baie de Seine (LAFON et coll., 1956). On observe un premier maximum en avril, puis un second en juin, enfin un en août.

RAE et FRASER (1947) montrent également le caractère printanier et estival de l'espèce en mer du Nord.

Dans le golfe de Gascogne, *C. hamatus* serait pérennant et paraît présenter le même schéma qu'en Manche.

VILELA (1968) ne la signale pas sur les côtes du Portugal.

Cette espèce devient tout à fait exceptionnelle en Méditerranée. GAUDY la signale à Marseille en décembre et septembre. C'est la seule forme de Centropagidae pérennante dans l'étang de Thau et le canal de Sète (FATEMI, 1938). Le cycle débute aussi en mars-avril, les maximums se plaçant en été et en automne. A ces saisons les températures et les salinités sont élevées comparativement au milieu marin.

La présence de cette espèce « septentrionale » dans un tel biotope refuge, n'a pas été retrouvée par MATHIAS et EUZET (1962).

A Banyuls, cette forme n'a jamais été identifiée. L'intervalle de temps entre les générations successives suggère une vitesse de développement comparable à celle de *T. longicornis* : de 100 à 120 jours entre la génération automnale et la première génération annuelle en mars, 70 à 90 jours pour la deuxième, 50 pour la troisième, 45 pour la quatrième, 35 à 40 pour la cinquième.

B) *Centropages typicus*.

C'est une espèce des eaux tempérées des provinces néritiques et océaniques. Les principales données la concernant se rapportent aux mers entourant la Grande-Bretagne et à la Méditerranée.

L'espèce est peu étudiée sur le littoral atlantique où elle paraît peu abondante sinon absente (FRANC, 1952; VILELA, 1968).

En mer du Nord, l'espèce apparaît dès le printemps au nord et plus tardivement au sud. La période de plus grande abondance se situe entre juillet et octobre (RAE et FRASER, 1947). La progression de l'espèce du nord vers le sud est bien mise en évidence à partir de mai jusqu'au mois de septembre où l'ensemble de la mer du Nord est colonisée (BAINBRIDGE, et coll. 1972).

Dans le loch Striven (MARSHALL, 1949) l'espèce se développe en mars-avril, juin, juillet et août; les adultes sont peu abondants. Les maximums sont notés en juin, en août et à la fin septembre. A Plymouth, DIGBY (1950) trouve des nauplii d'avril à novembre et les adultes de juin à septembre. Les données ne sont toutefois pas suffisantes pour déterminer avec exactitude le nombre des générations annuelles.

L'espèce signalée à Dinard et en baie de Seine comme rare n'est pas étudiée (LAFON et coll., 1956).

A Roscoff, elle est peu abondante au contraire de *C. hamatus*, qui constitue l'un des éléments dominants parmi la communauté des Copépodes.

A partir des variations quantitatives des adultes et des formes juvéniles on peut déduire le caractère pérennant de l'espèce et la succession de cinq générations annuelles comme l'avait suggéré DIGBY (Fig. 4).

Le rapport des sexes montre une prédominance des ♀ (moyenne annuelle 80 %) contrairement à ce qui a été observé dans le loch Striven ou à Plymouth. Cependant, en période printanière ou automnale, le rapport des sexes est plus proche de l'égalité ou même inversé au bénéfice des ♂.

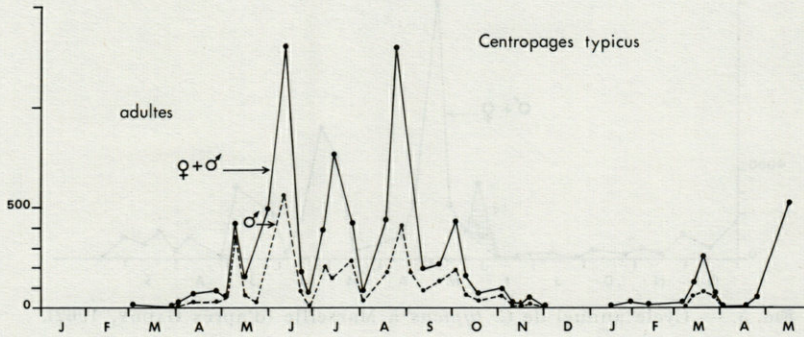


FIG. 4. — Variations quantitatives annuelles de *C. typicus* à Roscoff.

En Méditerranée *C. typicus* est l'une des espèces qui a été la mieux étudiée en raison de son importance dans la communauté des Copépodes de la province néritique.

GAUDY (1962, 1970) estime généralement à cinq le nombre des générations annuelles. La première génération post-hivernale apparaît fin mars début avril, les jeunes se développant de janvier à mars.

La séquence des générations est difficile à observer. RAZOULS, C. (1972), dans les conditions d'un écosystème présentant une plus grande stabilité met en évidence sept générations annuelles.

La durée du développement pour chacune des générations est fonction de la température. La première génération annuelle apparaît fin février début mars, la dernière à la fin de novembre. Contrairement au cas de *Temora stylifera* il n'y a pas de solution de continuité dans le cycle mais une meilleure réussite numérique des générations printanières.

La durée du développement a pu être évaluée à partir de 26 paires de mesures : $\log y$ (jours) = $-0,052 t^{\circ} + 2,5312$, t étant la valeur moyenne de la température de la colonne d'eau.

Les cycles comparés à Marseille et à Roscoff semblent démontrer l'indépendance de cette espèce vis-à-vis de la température (Fig. 5).

C) *Temora longicornis*.

C'est une espèce des eaux tempérées froides néritiques et côtières; son cycle biologique annuel a été étudié par DIGBY (1950) dans la région de Plymouth et par RAZOULS à Roscoff (1963), à

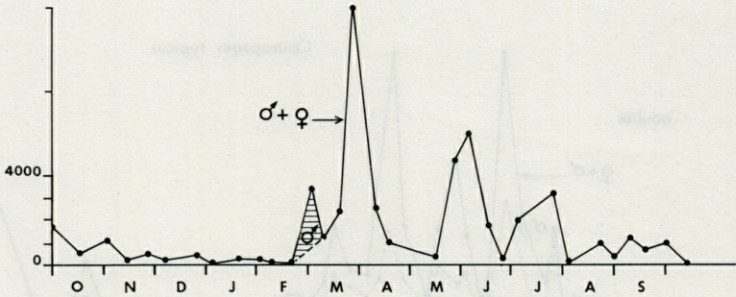


FIG. 5. — Cycle annuel de *C. typicus* à Marseille (d'après GAUDY, 1962).

partir des variations numériques des divers stades de développement et des variations de taille des adultes. Une grande similitude existe dans la description des deux cycles qui peuvent être résumés de la manière suivante :

1^{re} génération (Fig. 6).

Elle est représentée par des adultes de la mi-mars au début du mois de mai.

A Plymouth comme à Roscoff en 1962, il n'y a généralement pas de pic marqué. Les tailles sont maximales et homogènes, les plus grandes apparaissent en fin de génération (1,125 mm de longueur céphalothoracique moyenne pour les ♂ et les ♀ à Roscoff).

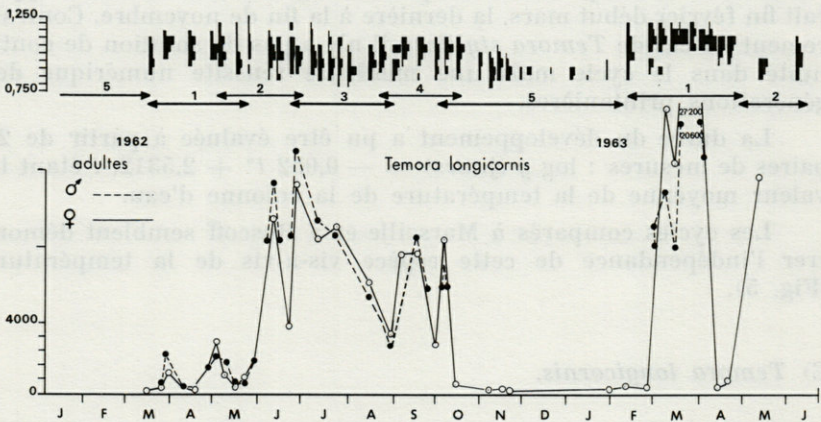


FIG. 6. — Dynamique de *Temora longicornis* à Roscoff. En haut : évolution des classes de taille dominante (longueur céphalothoracique) mettant en évidence la succession de 5 générations. Au centre : variations quantitatives des adultes.

Le rapport des sexes est en faveur des δ mais la différence est moins accentuée à Roscoff qu'à Plymouth.

Les températures de Roscoff (Fig. 1) minimales en février-mars sont voisines de 9° et s'accroissent de 1° en avril en 1962 et approchent de 7° en 1963.

2^e génération.

Elle est mise en évidence par une augmentation importante des adultes au cours des mois de mai et juin et l'apparition de formes de plus petite taille (1,000 mm de moyenne à Roscoff).

Le grand nombre de nauplius signalé en mai par DIGBY et qu'il attribue à la première génération, est plus vraisemblablement issu de la deuxième génération.

L'observation d'adultes de grande taille dans les deux localités, mélangés à la population initiale à ce moment, suggère un recrutement allochtone qui correspondrait à des adultes de 1^{re} génération annuelle plus septentrionaux.

3^e génération.

Elle se situe en juillet avec une concentration d'adultes en plus faible nombre que précédemment et des tailles plus petites (0,900 mm à Roscoff). Les tailles sont minimales aux deux localités pour l'année.

Cette génération est annoncée par une forte proportion de stades copépodites dans la deuxième quinzaine de juin.

4^e génération.

Au cours du mois d'août, DIGBY note une grande abondance de nauplius puis de stades copépodites qui sont également notés à Roscoff.

Un pic d'adultes est observé à Roscoff en septembre; leur taille présente une augmentation caractéristique (1,020 mm).

Cette génération disparaît à Plymouth fin septembre, alors qu'elle se prolonge jusqu'à la mi-octobre à Roscoff.

Vers la fin septembre, les nauplius sont abondants à Plymouth et à Roscoff les stades copépodites I et II apparaissent en grande abondance à la mi-octobre.

5^e génération.

On note en novembre une nouvelle poussée d'adultes quantitativement peu importante, dont les tailles sont en diminution à

Roscoff (moyenne 0,875 mm). Ces adultes persistent courant décembre et janvier en très faible abondance. A Plymouth où elle n'a pas été suivie, elle est signalée uniquement par quelques individus de plus grande taille.

1^{re} génération.

A Roscoff, elle apparaît brusquement début mars. Les adultes sont rapidement très abondants, atteignant des valeurs 2 à 3 fois supérieures à celles de toute l'année précédente. L'hiver exceptionnellement froid en 1963 à cette latitude (Fig. 1) semble avoir favorisé particulièrement cette espèce. Elle atteint son maximum fin mars pour décroître fin avril, comme l'année précédente. Les adultes sont de grande taille (1,140 mm). Les copépodites trouvés en abondance au cours de cette période annoncent la génération suivante de mai-juin dont la taille moyenne des adultes est de 0,892 mm.

Conclusion.

Cette espèce semble présenter cinq générations annuelles successives dans les eaux de la Manche occidentale. Si le synchronisme des cycles entre Plymouth et Roscoff est semblable, il est également tout à fait comparable à la description de MARSHALL pour le loch STRIVEN (1949) et de RAE et FRASER (1947), en mer du Nord.

La réussite numérique de chacune de ces générations présente une certaine similitude. Toutefois, l'origine de la première génération ne peut être clairement établie; compte tenu de la fertilité des femelles, il paraît peu vraisemblable que la première génération annuelle en mars puisse être issue de la génération hivernale.

L'espèce est mieux représentée en baie de Seine au cours de la période hivernale, la 1^{re} génération d'avril-mai est numériquement la plus abondante de l'année (LAFON, DURCHON et SAUDRAY, 1956). Mais dans cette région également le cycle est conforme à celui décrit par les auteurs précédents.

T. longicornis est signalé dans le bassin d'Arcachon de janvier à avril et disparaît avec le réchauffement des eaux.

Sur les côtes du Portugal (VILELA, 1968), le tableau suivant résume les périodes de présence de l'espèce :

Mois :	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I
Présence :	0	+	0	—	C	R	R	R	A	A	—	—	A

(C : courant; R : rare; A : abondant)

T. longicornis est très rare en Méditerranée (ROSE et VAYSSIÈRE, 1952), elle a été notée en baie d'Alger en avril (ROSE, 1933) et dans le Golfe de Marseille (GAUDY, 1962) en janvier-février à tous les stades de développement puis en juin isolément.

La durée du développement peut être estimée à partir de l'intervalle de temps qui sépare les diverses générations.

Des données de DIGBY on obtient : 2^e G. : 110 à 90 jours; 3^e G. : 45 jours; 4^e G. : 35 à 40; 5^e G. : 55; 1^{re} G. : 90-100.

Pour Roscoff, les évaluations sont comparables : 2^e G. : 90-60 jours; 3^e G. : 45; 4^e G. : 45-55; 5^e G. : 50-55; 1^{re} G. : 110.

Les variations et la moyenne des températures pour chacune de ces générations sont respectivement de 10° (avec un accroissement de 2°5), 13°, 14°5, 15° et 12° (avec une diminution de — 6°). La durée du développement est donnée par :

$$\log y \text{ (jours)} = 0,090 t^\circ + 2,925 \quad (r = 0,96; n = 5 \text{ mesures}).$$

D) *Temora stylifera*.

C'est une espèce caractéristique des eaux tempérées chaudes à tendance néritique.

Cette espèce abondante en Méditerranée a fait l'objet de nombreux travaux, souvent fragmentaires, synthétisés par BERNARD (1970). De cette étude comparative l'auteur tire une triple conclusion :

— « ce qui apparaît comme une succession de générations bien individualisées, n'est en réalité que la réussite de certaines générations privilégiées par l'occurrence de conditions favorables qui ont diminué le pourcentage de mortalité aux divers stades du développement et non une constante biologique de l'espèce » ;

— il existe un domaine de tolérance thermo-halin qui fixe les limites des possibilités de ponte et de développement. Ce fait est de nature à expliquer la raréfaction de l'espèce au printemps jusqu'à ce que la température approche de 14°-15°.

— les variations quantitatives annuelles sont fonction des compétiteurs dont *Centropages typicus* est l'élément essentiel.

D'autres données sont également fournies concernant les effets défavorables de la turbulence verticale des eaux, d'une trop grande richesse en matière organique ou des zones de pollution.

L'étude détaillée du cycle biologique dans le Golfe de Marseille (GAUDY, 1962, 1972) met en évidence une succession de cinq générations avec la présence des adultes en janvier début février (1), mars (2), juin-juillet (3), août-septembre (4), novembre (5).

Il convient de noter que la génération de mars n'est représentée que par un nombre d'adultes très restreint qui sont souvent absents en avril et mai. L'auteur pense que le cycle vital se poursuit à des niveaux inférieurs à ceux prospectés dans le Golfe.

A Banyuls (RAZOULS, C., 1972) les prélèvements sont verticaux du fond à la surface (55-0 m) et réalisés avec une fréquence de une ou plusieurs pêches par semaine. Le schéma du cycle obtenu sur quatre années aboutit à des conclusions différentes sur le nombre des générations.

Des divergences apparaissent entre les deux localités du Golfe du Lion, qui portent d'une part sur la séquence de ces générations et la continuité du cycle : 1^{re} G. en février-mars, non apparition de la 2^e en avril-mai, 3^e en juin-juillet, 4^e en août, 5^e en septembre, 6^e en octobre, 7^e en novembre; selon les années, on dénombre 5 ou 6 générations à Banyuls. Nous sommes donc dans le cas de cette espèce en présence d'un « cycle géographique annuel » tandis que le « cycle biologique naturel » correspondant à une succession de générations tout au long de l'année en Méditerranée est très vraisemblablement de sept.

La durée du développement est fortement corrélée avec la température moyenne de la couche d'eau dans laquelle l'espèce vit; la droite de régression obtenue étant :

$$\log y \text{ (jours)} = 0,048 t^{\circ} + 2,466.$$

Ainsi, en période estivale, le nombre de générations à Marseille devrait être supérieur à celui indiqué par l'auteur.

Mise à part une différence d'interprétation des données écologiques, si l'on suppose un écosystème non perturbé par des apports étrangers, comme les arrivées d'eau profonde dues au vent de secteur N-NW, et compte tenu des anomalies signalées ci-dessus, les cycles peuvent être considérés comme similaires aux deux localités qui marquent la limite nord de l'espèce en raison des températures hivernales inférieures à 14 °C. La génération « manquante » dans le Golfe du Lion est notée en avril à Naples et en mai à Castellon (HURE et SCOTTO DI CARLO, 1968; VIVES, 1966).

CONCLUSION

L'étude comparative préliminaire de plusieurs aspects de la biologie de quatre espèces dont deux, *Centropages typicus* et *Temora stylifera*, occupent une place importante dans un écosys-

tème néritique méditerranéen, et deux autres *C. hamatus* et *T. longicornis*, en Manche, montrent des comportements génériques distincts.

L'activité de nutrition, envisagée uniquement en relation avec une concentration donnée de cellules nutritives pour toutes les espèces, apparaît du même ordre de grandeur pour les *Temora* et légèrement supérieure à celle des *Centropages*.

L'analyse détaillée des résultats expérimentaux, selon les souches d'algues et des concentrations variées, fait apparaître que dans les deux régions, les valeurs des taux d'ingestion et de filtration d'une part, celles des taux respiratoires d'autre part, sont en général plus élevées chez les *Temora* que chez les *Centropages* et plus fortes pour les espèces nordiques que pour les espèces homologues méditerranéennes.

A l'inverse, la fertilité de *C. typicus*, identique dans les deux secteurs est nettement supérieure à celle observée chez les espèces de *Temora* ou chez *Centropages hamatus*.

Le calcul du bilan énergétique pour les quatre espèces étudiées, indique que *C. typicus*, est le meilleur utilisateur de l'énergie; d'après nos estimations en effet, 33 à 34 % de la ration serait employée, tant par les individus de la Manche que par ceux de la Méditerranée; suivent *T. stylifera* dont le coefficient d'utilisation de l'énergie est de 28 %, puis *C. hamatus* (coefficient d'utilisation de 18 %) et *T. longicornis* (coefficient de 16 %).

Ainsi en ce qui concerne les Copépodes pélagiques, placés dans les mêmes conditions thermiques, mais géographiquement issus de deux régions différentes, le contingent nordique est composé d'individus plus gros, dont le métabolisme est plus fort que pour les individus du contingent méridional. Au contraire, Fox (1937) donne des conclusions inverses pour des espèces de Crustacés benthiques étudiés parallèlement à Plymouth et à Kristineberg.

Les cycles biologiques sont semblables pour les deux espèces de la Manche (5 générations annuelles) et pour les deux espèces méditerranéennes (7 générations annuelles), compte tenu des possibilités d'adaptation de *Temora stylifera* qui paraît à la limite septentrionale de son aire de répartition.

Les variations thermiques en Manche et à Banyuls montrent que les vitesses de développement des quatre espèces sont totalement dépendantes du cycle thermique.

Cependant le cycle biologique du contingent d'espèces « méridionales » étant pris comme référence, les espèces septentrionales ont une vitesse de développement supérieure.

RÉSUMÉ

La biologie de deux espèces, *T. stylifera* et *C. typicus*, d'un écosystème néritique méditerranéen (Golfe du Lion), a été comparée à celle de deux espèces néritiques nordiques (Manche), *T. longicornis* et *C. hamatus*.

Les auteurs, après avoir envisagé séparément l'étude expérimentale de la nutrition, de la respiration, de la fertilité et celle des cycles biologiques propres à chaque espèce (réalisée par le comptage direct des individus et leur mesure) montrent que les *T. stylifera* et les *T. longicornis* sont des espèces homologues de même que *C. typicus* et *C. hamatus*. Toutefois, *C. typicus* à Roscoff, à la limite nord de son aire de répartition, présente un comportement intermédiaire entre celui de *C. hamatus* et celui des *Temora*.

Cependant, contrairement à ce que Fox (1936) observait sur des Crustacés benthiques, les activités métaboliques estimées par le taux d'ingestion (T_i = nombre de cellules algales ingérées/jour), le taux de filtration (T_f = ml d'eau filtrée/animal/jour), le taux respiratoire, sont plus élevées pour les animaux nordiques que leurs homologues méridionaux.

L'influence de la qualité de la nourriture et de sa concentration est mise en évidence.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Biologie zweier Arten, *T. stylifera* und *C. typicus*, die einem neritischen Oekosystem des westlichen Mittelmeers (Golfe du Lion) angehören, wird mit der Biologie zweier neritischer Arten des nordischen Bereichs (Aermelkanal) verglichen.

Die Autoren beschreiben experimentelle Untersuchungen über die Ernährung, die Atmung, die Fruchtbarkeit und die Untersuchung der biologischen Zyklen jeder Art (direkte Auszählung und Messung der Individuen) und zeigen, dass *T. stylifera* und *T. longicornis* homologe Arten sind, ebenso wie *C. typicus* und *C. hamatus*. In Roscoff, an der nördlichen Grenze seines Verbreitungsgebietes, zeigt *C. typicus* allerdings ein Verhalten, das eine Zwischenstellung hinsichtlich des Verhaltens von *C. hamatus* und *Temora* einnimmt.

Im Gegensatz zu den Beobachtungen von Fox (1936) über benthische Krustazeen sind die Stoffwechselaktivitäten, nach der Rate der Futteraufnahme (T_f = Anzahl Algenzellen pro Tag), der Filtrationsrate (T_f = ml filtriertes Wasser pro Tag und Tier), und der Atmungsrate geschätzt, bei den nordischen Formen höher als bei ihren südlichen Homologen.

Der Einfluss der Nahrungsqualität und -konzentration wird gezeigt.

BIBLIOGRAPHIE

- ANRAKU, M. & M. OMORI, 1963. Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouth-parts of marine Copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **8** (1) : 116-126.
- BAINBRIDGE, V. & D. FORSYTH, 1972. An ecological survey of a scottish herring fishery. Part V : The plankton of the North-western North sea in relation to the physical environment and the distribution of herring. *Bull. mar. Ecol.*, **8** : 21-52.
- BERNARD, M., 1970. Quelques aspects de la biologie du Copépode pélagique *Temora stylifera* en Méditerranée. Essai d'écologie expérimentale. *Pelagos*, **11** : 1-196.
- BERNER, A., 1962. Feeding and respiration in the Copepod *Temora longicornis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **42** : 625-640.
- CONOVER, R., 1956. Oceanography of Long Island Sound. VI : Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **15** : 156-233.
- CONOVER, R., 1959. Regional and seasonal variation in the respiratory rate of marine Copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **4** (3) : 259-268.
- DIGBY, P. S.B., 1950. The biology of the small planktonic Copepods of Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **29** : 393-438
- FAURE, L., 1959. Variations de la température et de la salinité de l'eau de mer aux environs de Roscoff. *Revue Trav. Off. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **23** (2) : 153-160.
- FATEMI, M., 1938. Les variations saisonnières du plancton de l'étang de Thau à l'embouchure du canal de Sète. *Thèse Sci. Nat. Univ. Montpellier*, 97 p.
- FOX, H., 1937. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes. Part I. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **106** (2) : 945-955.
- FRANC, A., 1952. La répartition du zooplancton dans les eaux de Dinard. *Bull. Lab. marit., Dinard*, **37** : 37-47.
- 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 de la physiologie des Copépodes du golfe de Marseille. *Thèse Sci. Nat. Centre Univ. Marseille-Luminy*, 270 p.
- GAUDY, R., 1974. Feeding four species of pelagic Copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.*, **25** : 125-141.
- GAULD, D. T., 1951. The grazing rate of planktonic Copepods. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **29** : 696-706
- HURE, J. & B. SCOTTO DI CARLO, 1968. Comparazione tra lo plancton del Golfo di Napoli e dell'Adriatico meridionale presso Dubrovnik. I. Copepoda. *Publ. Staz. zool. Napoli*, **36** : 21-102.
- LAFON, M. et coll., 1956. Recherches sur les cycles saisonniers du plancton. *Annls Inst. oceanogr., Monaco*, **31** : 125-230.
- MARSHALL, S. M. & coll., 1935. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VI : Oxygen consumption in relation to environmental conditions. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **20** : 1-28.
- MARSHALL, S. M., 1949. On the biology of the small Copepods in Loch Striven. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **28** : 45-122.
- MARSHALL, S. M. & A. P. ORR, 1966. Respiration and feeding in some small Copepods. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **46** : 513-530.
- MATHIAS, P. & L. EUZET, 1962. Le plancton du bassin de Thau (Etang des Eaux Blanches). *Naturalia monsp. (zool.)*, **4** : 7-27.
- NIVAL, P. & coll., 1972. Données sur la respiration de différents organismes communs dans le plancton de Villefranche-sur-Mer. *Mar. Biol.*, **17** : 63-76.
- PERSON-LE RUYET, J., 1972. Etude expérimentale de la nutrition végétale des Copépodes planctoniques. *Thèse 3^e cycle*, 195 pp. ronéo.
- RAE, K. M. & J. H. FRASER, 1947. Continuous plankton records : the Copepoda in the North sea. *Bull. mar. Ecol.*, **2** (2) : 95-132.
- RAYMONT, J. E. C. & D. T. GAULD, 1951. The respiration of some planktonic copepods. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **29** : 681-693.
- RAZOULS, C., 1963. Etude qualitative et quantitative des Copépodes planctoniques côtiers de Roscoff. *Thèse 3^e cycle, Fac. Sci., Paris*, 61 p. ronéo.
- RAZOULS, C., 1972. Estimation de la production secondaire (Copépodes pélagiques) dans une province néritique méditerranéenne (Golfe du Lion). *Thèse Sci. Nat. Univ. Paris*, 301 p. ronéo.
- RAZOULS, S., 1971. Variations annuelles du métabolisme respiratoire de deux Copépodes pélagiques : *Temora stylifera* et *Centropage typicus* à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, **22** (1 A) : 95-112.
- RAZOULS, S., 1972. Influence des conditions expérimentales sur le taux respiratoire des Copépodes planctoniques. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **9** : 145-153.
- ROSE, M., 1933. Copépodes pélagiques. *Faune Fr.*, **26** : 1-374.
- ROSE, M. & R. VAISSIÈRE, 1952, 1953. Catalogue préliminaire des Copépodes de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **43** (7) : 113-136; **43** (8 et 9) : 164-176; **44** (1 et 2) : 83-99.

- UTERMOHL, H., 1931. Über das umgekehrte Mikroskop. *Arch. Hydrobiol.*, **22** : 643-645.
- VILELA, M. H., 1968. Copepodos da Campanha do N.R.P. « Faial » 1958-1959. *Notas Estud. Inst. Biol. mar., Lisb.*, **35** : 1-55.
- VIVES, F., 1966. Zooplankton nerítico de las aguas de Castellon (Mediterraneo occidental). *Investigación pesq.*, **30** : 49-116

Reçu le 30 mai 1975

**COPÉPODES HARPACTICOIDES (CRUSTACEA)
DES SABLES FINS INFRALITTORAUX
DE BANYULS-SUR-MER**

I. — DESCRIPTION DE LA COMMUNAUTÉ

par Jean-Yves BODIOU *

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

1 — The author studies the annual cycle of a population of Harpacticoid copepods in the infralittoral fine sands of Banyuls-sur-Mer. For a period of 13 months, three series of 18 samplings have been made at a depth of 10, 15 and 20 meters.

2 — From a qualitative point of view, the population is highly dominated by the epipsammic species of the Ectinosomidae.

3 — The comparison of the populations of copepods of the three stations studied shows that the dominating groups are more limited at the deeper levels, but that correspondingly the maximal dominance of the main species is more important at greater depth.

4 — The evolution of the population along this transect of three points is also expressed by the existence of typical forms at each level, a phenomenon particularly clear at 10 and 20 meters of depth where the influence of the neighbouring environments is higher than at 15 meters.

* Ce travail a été entrepris avec le concours d'un contrat de formation accordé par le Centre National pour l'Exploitation des Océans, le 1-10-1969 et poursuivi avec l'aide du C.N.R.S. (L.A. 117) et des conventions C.N.E.X.O.

INTRODUCTION

Dans le domaine de l'écologie benthique, les travaux des 15 dernières années tendent à démontrer de plus en plus nettement l'importance des peuplements de la méiofaune dans l'étude biologique des substrats immergés.

Dans la zone subtidale, la relative homogénéité des sédiments meubles permet des comparaisons faunistiques échelonnées dans l'espace et dans le temps (BODIN, 1964; POR, 1964; COULL, 1970; SOYER, 1970; DINET, 1972 a et b; NYHOLM et OLSSON, 1973; HARTZBAND et HUMMON, 1974). C'est ce qui a été entrepris dans ce travail axé sur l'étude du cycle annuel d'un peuplement de Copépodes Harpacticoïdes correspondant à l'une des communautés méiobenthiques définies par SOYER (1970), les Sables Fins Infralittoraux à *Halectinosoma herdmani* et *Harpacticus flexus*.

SOYER a signalé que ces Sables Fins Infralittoraux ne constituent pas un biotope très homogène à l'échelle de la méiofaune. Cette hétérogénéité du peuplement a été confirmée au moyen d'une analyse en composantes principales qui a démontré l'évolution à la fois spatiale et temporelle du peuplement étudié (BODIOU et CHARDY, 1973). Ce travail définit maintenant les grandes lignes faunistiques de la communauté de Copépodes envisagée, d'abord globalement, puis en précisant les particularités qui permettent d'individualiser chacun des niveaux considérés dans le peuplement.

Enfin la liste de toutes les espèces de Copépodes Harpacticoïdes recensées au cours de ce travail est présentée en annexe.

LOCALISATION

Les Sables Fins Infralittoraux de Banyuls-sur-Mer, entre le rivage et l'isobathe — 22 m se prêtent particulièrement bien à un travail de ce type. Cette zone est très facile d'accès, relativement homogène et présente un envasement progressif avec la profondeur. Les différences de température de l'eau entre l'hiver et l'été sont importantes (minima autour de 10 °C en février, maxima supérieurs à 21 °C en août). Les variations climatiques sont bien marquées avec une alternance de vent (Tramontane) et de périodes calmes. Pendant la saison froide (octobre-avril) enfin, les tempêtes d'Est provoquent un remaniement complet du

sédiment des hauts niveaux par un hydrodynamisme particulièrement fort (BHAUD, JACQUES et RAZOULS, 1967).

Nous avons travaillé le long d'une radiale E-NE partant du fond de la baie de Banyuls-sur-mer et comprenant 3 stations A, B et C respectivement à 10, 15 et 20 mètres de profondeur (Fig. 1).

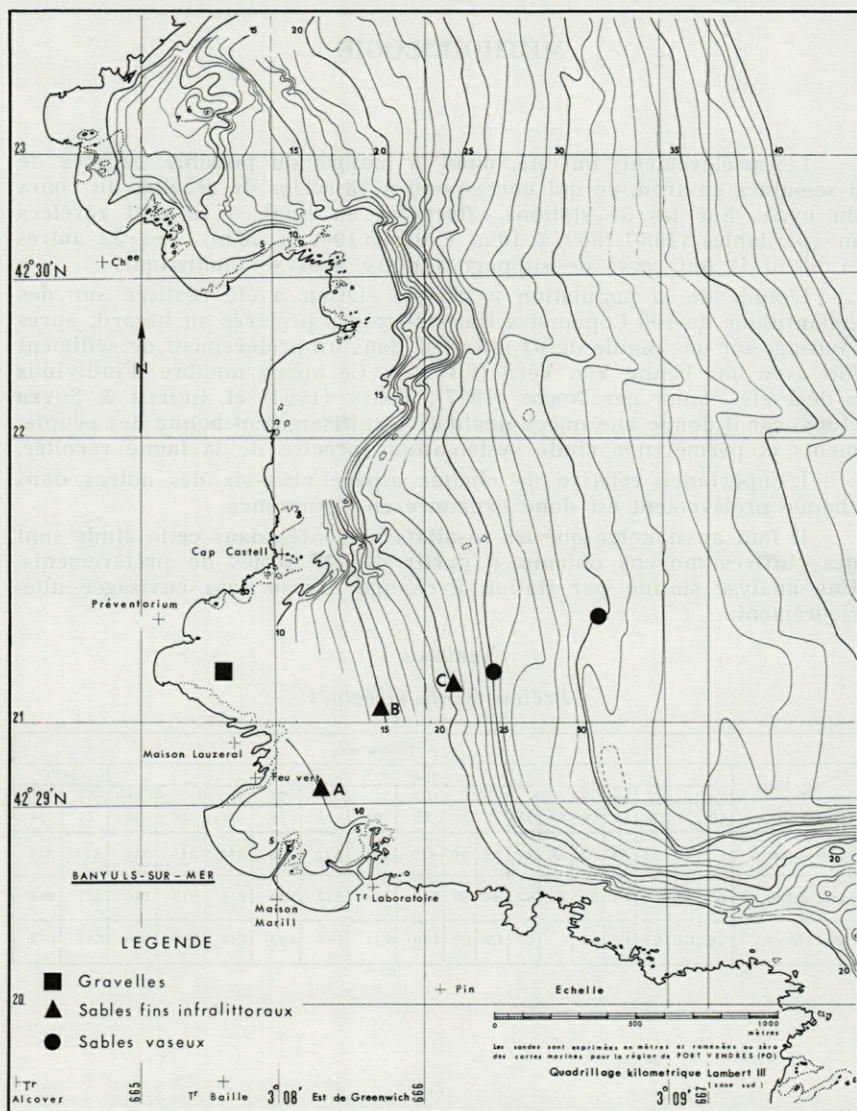


FIG. 1. — Carte des prélèvements.

Les principales caractéristiques physiques des Sables Fins Infra-littoraux ont été données par SOYER (1970) dans sa description du peuplement.

MÉTHODOLOGIE *

Les prélèvements ont été, dans la mesure du possible, espacés de 3 semaines environ, ce qui correspond à 18 séries de récoltes au cours du cycle. Sur les 54 stations effectuées au total, 2 se sont révélées inexploitable (15.01.1969 à 10 m et 02.05.1969 à 20 m). Les 52 autres (Tableau I) ont servi de support à notre analyse faunistique.

L'étude de la population à chaque station a été réalisée sur des échantillons de 100 Copépodes Harpacticoides prélevés au hasard, après tamisage sur une maille de 63 microns, dans un prélèvement de sédiment fait avec une benne Van Veen (0,10 m²). Ce même nombre d'individus a déjà été choisi par NOODT (1957), BODIN (1964) et GUILLE & SOYER (1968) car il donne une image qualitative suffisamment bonne des peuplements et permet une étude systématique précise de la faune récoltée.

L'importance relative de chaque espèce vis-à-vis des autres dans chaque prélèvement est donc exprimée en Dominance.

Il faut aussi noter que les résultats présentés dans cette étude sont des chiffres moyens obtenus à partir des 18 séries de prélèvements. Une analyse station par station à chaque niveau sera envisagée ultérieurement.

TABLEAU I
Prélèvements effectués

Dates Profondeurs		Prélèvements																	
		1969																1970	
		01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	01	02					
		15	28	20	13	08	02	23	11	26	18	06	27	18	06	28	20	14	04
10m	station A		A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	A14	A15	A16	A17	A18
15m	station B	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10	B11	B12	B13	B14	B15	B16	B17	B18
20m	station C	C1	C2	C3	C4	C5		C7	C8	C9	C10	C11	C12	C13	C14	C15	C16	C17	C18

* La partie technique de ce travail a été réalisée avec l'aide de P. ALBERT. Qu'il trouve ici l'expression de ma reconnaissance.

PRÉSENTATION DU PEUPEMENT

5 200 Copépodes ont été déterminés au cours de cette étude. Ils se répartissent en 97 espèces représentant 15 familles.

L'indice de Diversité selon FISCHER, CORBET et WILLIAMS (1943) est de 17 pour l'ensemble de la communauté; cette valeur relativement élevée est à mettre en rapport avec une certaine hétérogénéité de la population en fonction de la profondeur et des saisons (BODIOU et CHARDY 1973, SOYER et BODIOU 1973).

Au niveau des familles, les seuls Ectinosomidae représentent 45 % du peuplement, les Diosaccidae en constituent pour leur part 25 %. Viennent ensuite les Laophontidae (12 %) surtout représentées par des formes de la sous-famille des Normanellinae, les Tachidiidae (4,5 %), les Canthocamptidae et les Ameiridae (3 % chacune). Les représentants des 8 dernières familles présentes dans les sables fins sont beaucoup moins nombreux. Nous trouvons, par ordre décroissant d'effectifs : les Harpacticidae, les Thalestridae, les Tisbidae, les Canuellidae, les Porcellidiidae, les Longipediidae, les Peltidiidae et les Cyliandrogythidae.

STRUCTURE DU PEUPEMENT.

L'examen des espèces découvertes au sein de ce peuplement de Copépodes Harpacticoïdes fait apparaître plusieurs contingents faunistiques.

a) le contingent phytophile : ce sont des formes liées à la présence d'algues en épave ou de débris végétaux. Quatre espèces dominantes peuvent être rattachées à ce groupe : *Ectinosoma normani*, *E. dentatum*, *Porcellidium viride* et *Diarthrodes drachi*. Nous pouvons encore citer *Ectinosoma melaniceps*, *Harpacticus nicaeensis*, *Diosaccus tenuicornis*, *Peltidium sacesphorum*, *Amonardia normani*, *Alteutha depressa*, *Sacodiscus fasciatus* et le genre *Parathalestris*.

b) le contingent psammophile : c'est naturellement le groupe le mieux représenté dans le cadre de cette étude. Nous retrouvons la division en 3 catégories établie par REMANE.

— les Copépodes épipsammiques : tous les Ectinosomidae recensés dans ce travail, à l'exception des genres *Hastigerella* et *Ectinosoma*, appartiennent à cette catégorie. Les Diosaccidae sont

aussi présents dans ce contingent avec en particulier les genres *Stenhelia* et *Amphiascus*. *Ameira parvula* et *Paralaophonte brevis-rostris* sont les autres formes importantes de ce groupe.

— les Copépodes mésopsammiques : ils ne se trouvent qu'en très faibles quantités dans les sables fins de Banyuls, ce qui est dû à la trop petite taille des interstices entre les grains de sable. La valeur de la médiane granulométrique, située entre 80 et 100 microns, est en effet très inférieure à 200 microns, valeur minimale permettant le développement de la faune mésopsammique. Nous pouvons cependant citer *Hastigerella leptoderma*, *Interleptomesochra attenuata*, *Ectinosoma reductum* et *Arenotopa sp. A.*

— les Copépodes endopsammiques : de la même façon que SOYER (1970), nous devons distinguer 2 catégories de formes endopsammiques : d'une part des individus de petite taille aux antennes robustes et au mode de vie intermédiaire entre le type fouisseur et le type interstitiel; d'autre part des formes plus robustes, de taille plus importante, capables de pénétrer en force dans le sédiment.

Au premier type se rattachent *Teissierella salamboi*, *Thompsonula hyaenae*, le genre *Haloschizopera*; au second type, les individus appartenant aux genres *Asellopsis*, *Normanella*, *Canuella* et *Longipedia*.

c) le contingent limicole : quelques formes limicoles ont été récoltées, le plus souvent à 20 m de profondeur. Citons ici *Enhydro-soma propinquum*, *Cletodes limicola*, *Normanella mucronata*, *Acrenhydrosoma sp. A.*

ESPÈCES DOMINANTES.

En se basant sur les Dominances moyennes établies sur la totalité du cycle, nous pouvons sélectionner un contingent d'une trentaine d'espèces que nous qualifierons de « Dominantes des Sables Fins Infralittoraux ».

Ces 30 espèces réparties sur 12 familles représentent 4 637 individus, soit 90 % du peuplement. Ce sont celles dont la Dominance moyenne est au moins égale à 1 à l'une des 3 profondeurs considérées.

Ces 30 espèces constituent l'information de base de cette étude dans la mesure où le rôle indicateur des espèces très peu représentées nous paraît sujet à caution. Ce sont celles qui ont été utilisées dans l'analyse en composantes principales du cycle annuel de ce peuplement (BODIOU & CHARDY, 1973). Elles sont consignées avec leurs principaux indices écologiques dans le tableau II.

TABLEAU II

Indices écologiques des espèces dominantes du peuplement

Ns : nombre des prélèvements où l'espèce a été trouvée à la station. SD : somme des dominances enregistrées à la station. Dm : dominance moyenne de l'espèce à la station. Fr : Fréquence = pourcentage de prélèvements où l'espèce a été récoltée à la station. Fid : Coefficient de Fidélité = pourcentage des représentants de l'espèce recensée à la station par rapport à l'ensemble du peuplement. Cl : classement de l'espèce dans le peuplement en fonction de sa Dominance. DmP : Dominance moyenne de l'espèce à l'intérieur du peuplement.

Espèces	Station A 10 m de profondeur					Station B 15 m de profondeur					Station C 20 m de profondeur					DmI	Cl
	Ns	SD	Dm	Fr	Fid	Ns	SD	Dm	Fr	Fid	Ns	SD	Dm	Fr	Fid		
<i>Canuella furcigera</i>	5	22	1,29	29,41	81,08	0	0	0	0	0	2	5	0,29	11,76	18,52	0,52	29
<i>Ectinosoma normani</i>	11	31	1,82	64,71	23,92	16	61	3,39	88,89	44,45	12	41	2,41	70,59	31,63	2,56	13
<i>Ectinosoma dentatum</i>	10	40	2,35	58,82	39,07	10	47	2,61	55,56	43,35	9	18	1,06	52,94	17,58	2,02	17
<i>Halectinosoma herdmanni</i>	17	224	13,17	100	23,51	18	408	22,67	100	40,63	17	340	20,00	100	35,85	18,67	1
<i>Halectinosoma canaliculatum</i>	17	66	3,88	100	49,96	14	34	1,89	77,78	24,31	13	34	2,00	76,47	25,74	2,58	11
<i>Pseudobradya beduina</i>	17	178	10,47	100	33,05	18	277	15,39	100	48,57	17	99	5,82	100	18,38	10,65	2
<i>Pseudobradya fusca</i>	11	19	1,12	64,71	21,20	12	25	1,39	66,67	26,35	13	47	2,76	76,47	52,45	1,75	18
<i>Daniellsenia paraperezi</i>	4	20	1,18	23,53	29,98	9	23	1,28	50	32,56	11	25	1,47	64,70	37,47	1,31	21
<i>Thompsonula hyaenae</i>	17	135	7,94	100	82,18	13	31	1,72	72,22	17,82	10	0	0	0	0	3,19	8
<i>Harpacticus flexus</i>	12	56	3,29	70,59	52,12	8	46	2,56	44,44	40,43	5	8	0,47	29,41	7,45	2,12	15
<i>Tachidiella minuta</i>	2	3	0,18	11,76	6,50	9	15	0,83	50	30,69	11	29	1,71	64,71	62,82	0,90	24
<i>Porcellidium viride</i>	2	19	1,12	11,76	86,16	2	3	0,17	11,11	13,63	0	0	0	0	0	0,42	30
<i>Diarthrodes drachi</i>	7	15	0,88	41,18	27,08	13	29	1,61	72,22	49,45	5	13	0,76	41,18	23,47	1,10	22
<i>Dactylopodia tiboides</i>	6	14	0,82	35,29	37,17	5	6	0,33	27,78	15,04	5	18	1,06	29,41	47,79	0,73	27
<i>Stenhelia aemula</i>	12	36	2,12	70,59	80,30	2	3	0,17	11,11	6,32	5	6	0,35	29,41	13,38	0,87	25
<i>Stenhelia (Delavalia) normani</i>	15	184	10,82	88,24	90,96	6	13	0,72	33,33	6,07	4	6	0,35	23,53	2,97	3,90	6
<i>Teissierella salammboi</i>	17	167	9,82	100	74,08	13	46	2,56	72,22	19,27	6	15	0,88	35,29	6,65	4,38	5
<i>Amphiascus minutus</i>	1	2	0,12	5,88	4,45	1	1	0,06	5,56	2,10	1	42	2,47	5,88	93,45	0,87	25
<i>Amphiascus propinquus</i>	1	1	0,06	5,88	1,27	7	7	0,39	38,89	8,41	14	71	4,18	82,35	90,32	1,52	19
<i>Amphiascus tenellus</i>	0	0	0	0	0	3	3	0,17	16,67	5,26	13	51	3,00	76,47	94,74	1,04	23
<i>Amphiascus varians</i>	6	43	2,53	35,29	24,75	8	77	4,28	44,44	41,86	14	58	3,41	82,35	33,39	3,42	7
<i>Robertgurneya oligochaeta</i>	5	17	1,00	29,41	11,93	14	64	3,56	77,78	42,43	16	65	3,82	94,12	45,63	2,81	9
<i>Haloschizopera conspicua</i>	12	48	2,82	70,59	34,22	11	49	2,72	61,11	32,99	15	46	2,71	88,23	32,79	2,75	10
<i>Ameira parvula</i>	7	17	1,00	41,18	13,91	13	50	2,78	72,22	38,64	12	58	3,41	70,59	47,45	2,40	14
<i>Mesochra pygmaea</i>	5	11	0,65	29,41	8,37	14	46	2,56	77,78	33,05	16	77	4,53	94,12	58,58	2,58	11
<i>Cletodes tenuipes</i>	7	13	0,76	41,18	12,21	9	28	1,56	50	24,84	11	67	3,94	64,71	62,94	2,08	16
<i>Cletodes limicola</i>	6	6	1,00	35,29	7,86	7	12	0,67	38,89	14,85	15	59	3,47	88,24	77,29	1,48	20
<i>Asellopsis hispida</i>	5	6	0,35	29,41	16,41	8	8	0,44	44,44	20,67	9	23	1,35	52,94	62,92	0,71	28
<i>Normanella quarta</i>	15	112	6,59	88,24	49,29	17	104	5,78	94,44	43,23	9	17	1,00	52,94	7,48	4,48	4
<i>Normanella confluens</i>	7	12	0,71	41,18	4,41	18	120	6,67	100	41,62	17	147	8,65	100	53,98	5,37	3

Nous constatons tout d'abord que 2 formes sont particulièrement importantes dans le milieu étudié : *Halectinosoma herdmani* (18 % du peuplement) et *Pseudobradya beduina* (10 % du peuplement). Ces 2 espèces ont été retrouvées avec un indice de Fréquence égal à 100 aux 3 stations étudiées, c'est-à-dire dans tous les prélèvements sans exception. Leur affinité avec le substrat semble donc particulièrement forte.

Aucune des 28 autres espèces dominantes n'atteint individuellement 6 % du peuplement (cf. Tableau II). Les 3 plus importantes sont *Normanella confluens* (5,37 %), *Normanella quarta* (4,48 %) et *Teissierella salamboi* (4,38 %) qui dépassent 4 %.

La longue liste d'espèces accompagnatrices qui s'ajoute à cet effectif de 30 ne constitue que 10 % de la population totale. Leur présence n'a aucune influence sur la définition des diverses structures au sein de la communauté.

Par la méthode des Indices Biologiques (SANDERS, 1960), nous retrouvons les 5 espèces les plus dominantes en tête du classement, *Halectinosoma herdmani* et *Pseudobradya beduina* dépassant largement les 3 autres.

HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE DU PEUPEMENT

Chaque profondeur prospectée est caractérisée, au niveau des Copépodes Harpacticoïdes, par les espèces dominantes et les espèces caractéristiques. Pour définir ces dernières, nous avons dû rechercher les coefficients de Fidélité (GLEMAREC, 1969). Ils sont destinés, dans le cas de notre étude, à mettre en évidence le degré d'appartenance (exprimé en pourcentage) de chaque espèce à un niveau, donc finalement ses préférences pour l'ensemble des facteurs écologiques liés à cette profondeur (cf. Tableau II).

Le tableau III indique les espèces dominantes de chaque station avec l'indication de leurs dominances moyennes (cf. Tableau II). Il nous a semblé intéressant de rapporter ces 3 groupes de valeurs à une même échelle afin de bien représenter l'importance relative des formes les plus représentées à chacun des 3 niveaux.

De la même façon, le tableau IV donne pour chaque station le classement des espèces principales en fonction des Indices de Fidélité, avec une échelle commune pour bien faire ressortir les formes les plus hautement caractéristiques de chaque point.

Un fait apparaît immédiatement à l'examen du tableau III : les compositions faunistiques des 3 stations sont très semblables quali-

TABLEAU III

Dominances moyennes des principales espèces de chaque station :
représentation comparative

Valeurs de la dominance moyenne	Station A 10 m de profondeur	Station B 15 m de profondeur	Station C 20 m de profondeur
$D \geq 20$		<i>H. herdmani</i> (22,67)	<i>H. herdmani</i> (20,00)
$20 > D \geq 15$		<i>P. beduina</i> (15,39)	
$15 > D \geq 10$	<i>H. herdmani</i> (13,17) <i>S. (D.) normani</i> (10,82) <i>P. beduina</i> (10,47)		
$10 > D \geq 5$	<i>T. salammboi</i> (9,82) <i>T. hyaenae</i> (7,94) <i>N. quarta</i> (6,59)	<i>N. confluens</i> (6,67) <i>N. quarta</i> (6,12)	<i>N. confluens</i> (8,65) <i>P. beduina</i> (5,82)
$5 > D \geq 2$	<i>H. canaliculatum</i> (3,88) <i>H. flexus</i> (3,29) <i>H. conspicua</i> (2,82) <i>A. varians</i> (2,53) <i>E. dentatum</i> (2,35) <i>S. aemula</i> (2,12)	<i>A. varians</i> (4,28) <i>R. oligochaeta</i> (3,56) <i>E. normani</i> (3,39) <i>A. parvula</i> (2,78) <i>H. conspicua</i> (2,72) <i>T. salammboi</i> (2,56) <i>M. pygmaea</i> (2,56) <i>E. dentatum</i> (2,61) <i>H. flexus</i> (2,56)	<i>M. pygmaea</i> (4,53) <i>A. propinquus</i> (4,18) <i>C. tenuipes</i> (3,94) <i>R. oligochaeta</i> (3,82) <i>C. limicola</i> (3,47) <i>A. parvula</i> (3,41) <i>A. varians</i> (3,41) <i>A. tenellus</i> (3,00) <i>P. fusca</i> (2,76) <i>H. conspicua</i> (2,71) <i>A. minutus</i> (2,47) <i>E. normani</i> (2,41) <i>H. canaliculatum</i> (2,00)
$2 > D \geq 1$	<i>E. normani</i> (1,82) <i>C. furcigera</i> (1,29) <i>D. paraperezi</i> (1,18) <i>P. fusca</i> (1,12) <i>P. viride</i> (1,12) <i>R. oligochaeta</i> (1,00) <i>A. parvula</i> (1,00)	<i>H. canaliculatum</i> (1,89) <i>T. hyaenae</i> (1,72) <i>D. drachi</i> (1,61) <i>C. tenuipes</i> (1,56) <i>P. fusca</i> (1,39) <i>D. paraperezi</i> (1,28)	<i>T. minuta</i> (1,71) <i>D. paraperezi</i> (1,47) <i>A. hispida</i> (1,35) <i>E. dentatum</i> (1,06) <i>D. tsiboides</i> (1,06) <i>N. quarta</i> (1,00)

tativement et il apparait comme certain que nous avons toujours travaillé à l'intérieur d'une même communauté. Mais la structuration des populations n'est pas identique à 10, 15 et 20 m de profondeur : les formes très abondantes (Dominance moyenne supérieure à 15 %) sont inexistantes à 10 m, il y en a 2 à 15 m : *Halectinosoma herdmani* et *Pseudobrayda beduina*, 1 à 20 m : *H. herdmani*; les formes dominantes (de 5 à 15 % des individus recensés) sont au nombre de 6 à 10 m, elles ne sont plus que 2 à 15 et 20 m; enfin les formes dont la Dominance moyenne se situe entre 2 et 5 % sont nettement plus nombreuses à 20 m.

Il semblerait donc que les 3 niveaux s'individualisent du point de vue faunistique par des différences dans la Dominance maximale des formes les plus abondantes. Au fur et à mesure que la profondeur augmente, les principales espèces dominent de plus en plus fortement le reste du peuplement. Nous avons déjà noté l'appa-

rition successive des populations estivales aux 3 niveaux, ce décalage dans le temps étant dû à une évolution du peuplement d'autant plus rapide, au cours du cycle annuel, que les fonds sont plus faibles (BODIOU et CHARDY, 1973).

Cette différenciation, déjà bien visible au niveau des Dominances, est particulièrement bien mise en évidence par les indices de Fidélité qui font ressortir les espèces les plus inféodées à chaque point du transect (Tableau IV). Nous constatons immédiatement l'existence de 2 contingents d'espèces caractéristiques à 10 et 20 m

TABLEAU IV

Coefficients de fidélité des principales espèces de chaque station : représentation comparative

Valeurs des coefficients de fidélité	Station A 10 m de profondeur	Station B 15 m de profondeur	Station C 20 m de profondeur
90	<i>S. (D.) normani</i> (90,96)		<i>A. tenellus</i> (94,74) <i>A. minutus</i> (93,45) <i>A. propinquus</i> (90,32)
70	<i>P. viride</i> (86,16) <i>T. hyaenae</i> (82,18) <i>C. furcigera</i> (81,08) <i>S. aemula</i> (80,30) <i>T. salammboi</i> (74,08)		<i>C. limicola</i> (77,29)
50	<i>H. flexus</i> (52,12)		<i>C. tenuipes</i> (62,94) <i>A. hispida</i> (62,92) <i>T. minuta</i> (62,82) <i>M. pygmaea</i> (58,58) <i>N. confluens</i> (53,98) <i>P. fusca</i> (52,45)
25	<i>N. quarta</i> (49,29) <i>H. canaliculatum</i> (49,96) <i>E. dentatum</i> (39,07) <i>D. tisboides</i> (37,17) <i>H. conspicua</i> (34,22) <i>P. beduina</i> (33,05) <i>D. paraperezi</i> (29,98) <i>D. drachi</i> (27,08)	<i>D. drachi</i> (49,45) <i>P. beduina</i> (48,57) <i>E. normani</i> (44,45) <i>E. dentatum</i> (43,35) <i>N. quarta</i> (43,23) <i>R. oligochaeta</i> (42,43) <i>A. varians</i> (41,86) <i>N. confluens</i> (41,62) <i>H. herdmani</i> (40,63) <i>H. flexus</i> (40,43) <i>A. parvula</i> (38,64) <i>M. pygmaea</i> (33,05) <i>H. conspicua</i> (32,99) <i>D. paraperezi</i> (32,56) <i>T. minuta</i> (30,69) <i>P. fusca</i> (26,35)	<i>D. tisboides</i> (47,79) <i>A. parvula</i> (47,45) <i>R. oligochaeta</i> (45,63) <i>D. paraperezi</i> (37,47) <i>H. herdmani</i> (35,85) <i>A. varians</i> (33,39) <i>H. conspicua</i> (32,79) <i>E. normani</i> (31,63) <i>H. canaliculatum</i> (25,74)
15	<i>A. varians</i> (24,75) <i>E. normani</i> (23,92) <i>H. herdmani</i> (23,51) <i>P. fusca</i> (21,20) <i>A. hispida</i> (16,41)	<i>C. tenuipes</i> (24,84) <i>H. canaliculatum</i> (24,31) <i>A. hispida</i> (20,67) <i>T. salammboi</i> (19,27) <i>T. hyaenae</i> (17,82) <i>D. tisboides</i> (15,04)	<i>D. drachi</i> (23,47) <i>P. beduina</i> (18,38) <i>E. dentatum</i> (17,58)

de profondeur. Ces formes ont un indice de Fidélité supérieur à 50, c'est-à-dire qu'elles regroupent à une seule station plus de 50 % de leur effectif total. Elles sont au nombre de 7 au point le plus littoral, de 10 au plus profond.

Mais le fait le plus marquant est l'absence totale à 15 m de formes dont l'indice de fidélité dépasse 50. Si nous considérons les espèces plus spécialement localisées aux stations limitrophes des sables fins comme résultant de l'influence des milieux voisins — sables grossiers et graviers littoraux d'une part, sables vaseux d'autre part — le noyau d'espèces dont la Fidélité se situe entre 50 et 25 à 15 m de profondeur, point médian du transect, constitue finalement le groupe des espèces psammophiles typiques, réellement caractéristiques de la communauté des Sables Fins Infralittoraux dont elles prouvent la réalité en tant que peuplement individualisé.

Ces formes peuvent être réparties d'une manière à peu près uniforme le long du transect de stations, c'est le cas pour *Haloschizopera conspicua* et *Danielssenia paraperezi*; ou bien présenter une préférence pour les 2 stations les plus littorales 10-15 m : *Pseudobradya beduina*, *Ectinosoma dentatum*, *Harpacticus flexus*; ou pour les 2 plus profondes 15-20 m : *Robertgurneya oligochaeta*, *Halectinosoma herdmani*, *Ameira parvula*.

Le cas des *Normanella* est intéressant : *N. quarta* se cantonne à 10 et 15 m, *N. confluens* à 15 et 20 m. Nous sommes en présence du remplacement progressif d'une espèce par une autre le long d'un axe de variation écologique (ici la profondeur) avec une zone intermédiaire commune.

CONCLUSION

Du point de vue faunistique, nous constatons que la majorité du peuplement se compose de formes appartenant à l'épifaune (genres *Halectinosoma*, *Pseudobradya*, *Stenhelia*) et à l'endofaune (*Normanella*, *Teissierella*). Le pourcentage de formes mésopsammiques est très faible par rapport aux sables fins des mers à marées (NOODT, 1952; NOODT, 1955; RENAUD-DEBYSER, 1963; WELLS, 1967; HARRIS, 1972; MAC INTYRE et MURISON, 1973) : la granulométrie trop fine du sédiment et la présence, au moins à 20 m d'une légère fraction vaseuse rendent impossible toute forme de vie interstitielle (WIESER, 1959). En milieu intertidal, seul le faciès des sables vaseux de mode semi-abrité à *Asellopsis intermedia* de BODIN (1974) présente quelques affinités qualitatives avec les Sables Fins Infralittoraux de Banyuls.

18 espèces sont communes entre les 30 formes définies comme étant dominantes dans le peuplement et la liste des 35 espèces constituant la base de la communauté à *Halectinosoma herdmani* et *Harpacticus flexus* de SOYER (1970). Compte tenu du fait que les prélèvements de SOYER ont été effectués dans une période plus restreinte de l'année et en différentes stations de la côte catalane, la concordance entre les 2 séries de résultats est très bonne car l'échelonnement du travail sur un an modifie la représentation des espèces plus spécialement abondantes à une période bien déterminée de l'année.

Nous nous sommes volontairement limité dans cette étude à l'exposé des résultats globaux, mais nous verrons dans un travail ultérieur que les variations saisonnières sont très importantes.

Du point de vue analytique, il apparaît qu'à l'intérieur d'une communauté infralittorale de Copépodes Harpacticoides de faibles différences de profondeur, donc de faibles variations écologiques, peuvent modifier sinon la composition qualitative du peuplement, du moins le classement des espèces.

Par la méthode de l'analyse en composantes principales, (BODIOU et CHARDY, 1973), nous avons déjà fait apparaître l'hétérogénéité existant à l'intérieur de ce peuplement sabulicole. Par une méthode d'approche plus classique, nous avons pu remettre en évidence l'évolution spatiale de la population le long du transect, qui se traduit par un nodum de population psammophile maximum à 15 m, mais présent partout, et par des apports faunistiques limitrophes provenant des biotopes voisins.

REMERCIEMENTS

L'auteur exprime sa reconnaissance et ses remerciements les plus amicaux à J. SOYER, Sous-Directeur du Laboratoire Arago, qui l'a incité à travailler sur les Copépodes Harpacticoides marins et qui l'a fait profiter de sa grande expérience sur la systématique des Harpacticoides et l'écologie du méiobenthos.

RÉSUMÉ

1. — L'auteur étudie le cycle annuel d'une population de Copépodes Harpacticoides dans les Sables Fins Infralittoraux de Banyuls-sur-mer. 3 séries de 18 prélèvements ont été effectuées à 10, 15 et 20 m de profondeur pendant une période de 13 mois.

2. — Sur le plan qualitatif, l'ensemble de la population est très largement dominé par des formes épipsammiques de la famille des Ectinosomidae.

3. — La comparaison des populations de copépodes des 3 stations prospectées montre que les contingents dominants sont plus restreints aux niveaux les plus profonds, mais que corrélativement la Dominance maximale des principales espèces est plus importante en profondeur.

4. — L'évolution du peuplement le long de ce transect de 3 points s'exprime également par l'existence de formes typiques de chaque niveau, phénomène particulièrement net à 10 et 20 m où l'influence des milieux voisins est plus forte qu'à 15 m.

ZUSAMMENFASSUNG

1. — Der Autor untersucht den Jahreszyklus einer Population harpaktikoider Copepoden im Feinsand der infralitoralen Stufe von Banyuls-sur-Mer. Während einer Periode von 13 Monaten wurden drei Serien von je 18 Probenentnahmen in 10, 15 und 20 m Tiefe durchgeführt.

2. — In qualitativer Hinsicht wird die Population durchwegs von epipsammischen Formen der Familie Ectinosomidae beherrscht.

3. — Der Vergleich der Copepoden-Populationen an den drei untersuchten Stationen zeigt, dass die vorherrschenden Kontingente im tiefsten Bereich stärker eingeschränkt sind, aber dass dem entsprechend die maximale Dominanz der vorherrschenden Arten in der Tiefe höher ist.

4. — Die Bestandesentwicklung entlang der durch die drei Punkte gegebenen Linie drückt sich auch darin aus, dass für jeden Tiefenbereich typische Formen vorliegen; dies ist besonders deutlich in 10 und 20 m Tiefe, wo der Einfluss der benachbarten Milieus stärker ist als in 15 m Tiefe.

BIBLIOGRAPHIE

- BHAUD, M., G. JACQUES & C. RAZOULS, 1967. Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-mer. *Vie Milieu*, 18 (1 B) : 137-151.

- BODIN, P., 1964. Recherches sur la systématique et la distribution des copépodes harpacticoïdes des substrats meubles des environs de Marseille. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, 51 (35) : 107-183.
- BODIN, P., 1974. Les Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea) des sédiments meubles de la zone intertidale des côtes charentaises (Atlantique). *Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille*, 243 pp.
- BODIOU J. Y. & P. CHARDY, 1973. Analyse en composantes principales du cycle annuel d'un peuplement de copépodes harpacticoïdes des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-mer. *Mar. Biol.* 20 (1) : 27-34.
- COULL, B. C., 1970. Shallow water meiobenthos of the Bermuda Platform. *Oecologia*, 4 : 325-357.
- DINET, A. 1972 a. Etude écologique des variations quantitatives annuelles d'un peuplement de copépodes harpacticoïdes psammiques. *Tethys*, 4 (1) : 95-112.
- DINET, A. 1972 b. Reproduction, développement et croissance de *Bulbamphiascus imus* (Brady) et *Halectinosoma herdmani* (T. & A. Scott) Copepoda, Harpacticoïda. *Tethys*, 4 (2) : 437-444.
- FISHER, R. A., S. A. CORBETT & C. B. WILLIAMS, 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12 : 42-58.
- GLEMAREC, 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental nord-Gascogne. *Thèse Fac. Sci. Paris*.
- GUILLE, A. & J. SOYER, 1968. La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-mer. Premières données qualitatives et quantitatives. *Vie Milieu*, 19 (2 B) : 323-359.
- HARRIS, R. P., 1972. Horizontal and vertical distribution of the interstitial Harpacticoïd Copepods of a sandy beach. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 52 : 375-387.
- HARTZBAND, D. J. & W. D. HUMMON, 1974. Sub-Community Structure in Subtidal Meiobenthic Harpacticoïda. *Oecologia*, 14 (1/2) : 37-51.
- McINTYRE, A. D. & D. J. MURISON, 1973. The Meiofauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 53 : 93-118.
- NOODT, W., 1952. Marine Harpacticiden (Cop.) aus dem eulitoralen Sandstrand der Insel Sylt. *Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz*, 3 : 103-142.
- NOODT, W., 1955. Harpacticiden (Crust. Cop.) aus dem Sandstrand der französischen Biscaya-Küste. *Kieler Meeresforsch.*, 11 (1) : 86-109.
- NOODT, W., 1957. Zur Ökologie der Harpacticoïdea (Crust. Cop.) des Eulittorals der Deutschen Meeresküste und der angrenzenden Brackgewässer. *Z. morph. ökol. Tiere*, 46 (2) : 149-242.
- NYHOLM, K. G. & I. OLSSON, 1973. Seasonal Fluctuations of the Meiobenthos in an Estuary on the Swedish West Coast. *Zoon*, 1 : 69-76.
- POR, F. D., 1964. A study of the Levantine and Pontic Harpacticoïda (Copepoda Crustacea). *Zool. Verh. Leiden*, 64 : 1-128.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas). *Vie Milieu*, (Suppl.) 15 : 1-57.

- SOYER, J., 1970. Bionomie benthique du Plateau Continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea). *Vie Milieu*, **21** (2 B) : 337-511.
- SOYER, J. & J. Y. BODIOU, 1973. Diversité spécifique inter- et intra-communautaire dans les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes de substrats meubles. 2nd International Meeting on Meiofauna, York (England).
- WELLS, J. B. J., 1967. The littoral Copepoda (Crustacea) of Inhaca Island, Mozambique. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **67** (7) : 189-358.
- WIESER, W., 1959. The Effect of Grain Size on the Distribution of Small Invertebrates Inhabiting the Beaches of Puget Sound. *Limnol. Oceanogr.*, **4** : 181-194.

Reçu le 27 août 1975

ANNEXE

Longipedia minor T. & A. Scott.

Longipedia scotti Sars.

Longipedia weberi A. Scott.

Canuella furcigera Sars.

Ectinosoma normani T. Scott.

Ectinosoma dentatum Steuer.

Ectinosoma melaniceps Boeck.

Ectinosoma reductum Bozic.

Halectinosoma herdmani T. & A. Scott.

Halectinosoma canaliculatum Por.

Halectinosoma cooperatum Bodin; Bodiou & Soyer.

Halectinosoma diops Por.

Pseudobradya beduina Monard.

Pseudobradya brevicornis T. Scott.

Pseudobradya similis T. & A. Scott.

Pseudobradya hirsuta T. & A. Scott.

Pseudobradya elegans T. & A. Scott.

Pseudobradya tenella Sars.

Pseudobradya pulchella Sars.

Pseudobradya jusca T. & A. Scott.

Pseudobradya soyeri Bodiou.

Pseudobradya psammophila Bodiou.

Hastigerella leptoderma Klie.

Microsetella rosea Dana.

Euterpina acutifrons Dana.

Danielssenia paraperezi Soyer.

Thompsonula hyaenae I. C. Thompson.

- Harpacticus flexus* Brady & Robertson.
Harpacticus nicaeensis Claus.
Tisbe furcata Baird.
Sacodiscus fasciatus Norman.
Zosime major Sars.
Idyella exigua Sars.
Tachidiella minuta Sars.
- Porcellidium viride* Philippi.
- Peltidium sacesphorum* Monard.
Alteutha depressa Baird.
- Parathalestris harpactoïdes* Claus.
Parathalestris dovi Marcus.
Diarthrodes minutus Claus.
Diarthrodes drachi Bodiou.
Dactylopodia tisboïdes Claus.
Dactylopodia vulgaris Sars.
Dactylopodia vulgaris var. *dissimilis* Brian.
Paradactylopodia brevicornis Claus.
Dactylopodella sp. A.
Pseudotachidius coronatus T. Scott.
- Stenhelia aemula* T. Scott.
Stenhelia (Delavalia) normani T. Scott.
Diosaccus tenuicornis Claus.
Robertsonia knoxi Thompson & A. Scott.
Robertsonia propinqua T. Scott.
Teissierella salamboï Monard.
Amphiascus propinquus Sars.
Amphiascus tenellus
Amphiascus varians Norman & T. Scott.
Amphiascus minutus Claus.
Amphiascopsis cinctus Claus.
Amonardia normani Brady.
Bulbamphiascus imus Brady.
Bulbamphiascus sp. A.
Robertgurneya ilievecensis Monard.
Robertgurneya oligochaeta Noodt.
Rhyncolagena levantina Por.
Paramphiascella mediterranea Lang.
Haloschizopera junodi Monard.
Haloschizopera pontarchis Por.
Haloschizopera conspicua Por.
- Ameira parvula* Claus.
Ameira scotti Sars.
Ameira parasimulans ? Lang.
Proameira simplex Norman & T. Scott.
Sarsameira parva Boeck.
Pseudameira sp. A.
Ameiropsis nobilis Sars.

Nitocrella vasconica Chappuis.

Psyllocamptus minutus Sars.

Interleptomesochra attenuata A. Scott.

Mesochra pygmaea Claus.

Arenotopa sp. A.

Cletodes tenuipes T. Scott.

Cletodes limicola Brady.

Enhydrosoma propinquum Brady.

Tryphoema porca Monard.

Tryphoema bocqueti Bozic.

Heteropsyllus nanus Sars.

Stylicletodes numidicus Monard.

Acrenhydrosoma sp. A.

Mesopsyllus atargatis Por.

Normanella quarta Monard.

Normanella mucronata Sars.

Normanella confluens Lang.

Laophonte elongata Boeck.

Laophonte sp. A.

Paralaophonte brevirostris Claus.

Asellopsis hispida Brady & Robertson.

Asellopsis duboscqui Monard.

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DES COPÉPODES HARPACTICOIDES
DE MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE.
14. — LE GENRE *PARANANNOPUS* LANG
(CLETODIDAE, T. SCOTT).
SYSTÉMATIQUE, ÉCOLOGIE

par Jacques SOYER
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

Three species belonging to the genus *Paranannopus* Lang have been sampled on the soft bottoms of the continental shelf of the French catalane coast. One of them, new to Science, is described : *P. wellsi* n.sp.

Data on the respective distribution of these three species are given.

Le genre *Paranannopus* était considéré comme strictement boréal jusqu'à sa découverte en Méditerranée (SOYER, 1964; POR, 1964). A l'heure actuelle, sur les onze formes que comprend le genre (COULL, 1973), trois sont méditerranéennes : *P. caheti* Soyer, *P. philistinus* Por et la nouvelle espèce décrite ici, *P. wellsi*. Les deux premières fréquentent les vases bathyales, la troisième a été récoltée lors de nos prospections sur le plateau continental (SOYER, 1970).

Dans la présente note, la nouvelle forme *P. wellsi* est décrite et quelques indications sur la distribution du genre au large de la côte catalane française sont données.

ESPÈCES RÉCOLTÉES

- *P. philistinus* Por
- *P. caheti* Soyer
- *P. wellsii* n. sp.

PARANANNOPUS WELLSII N. SP.

Matériel examiné : trois femelles récoltées sur les sables détritiques du large par 58 m (DB 87), 68-71 m (DB 73) et 72 m (DB 101).

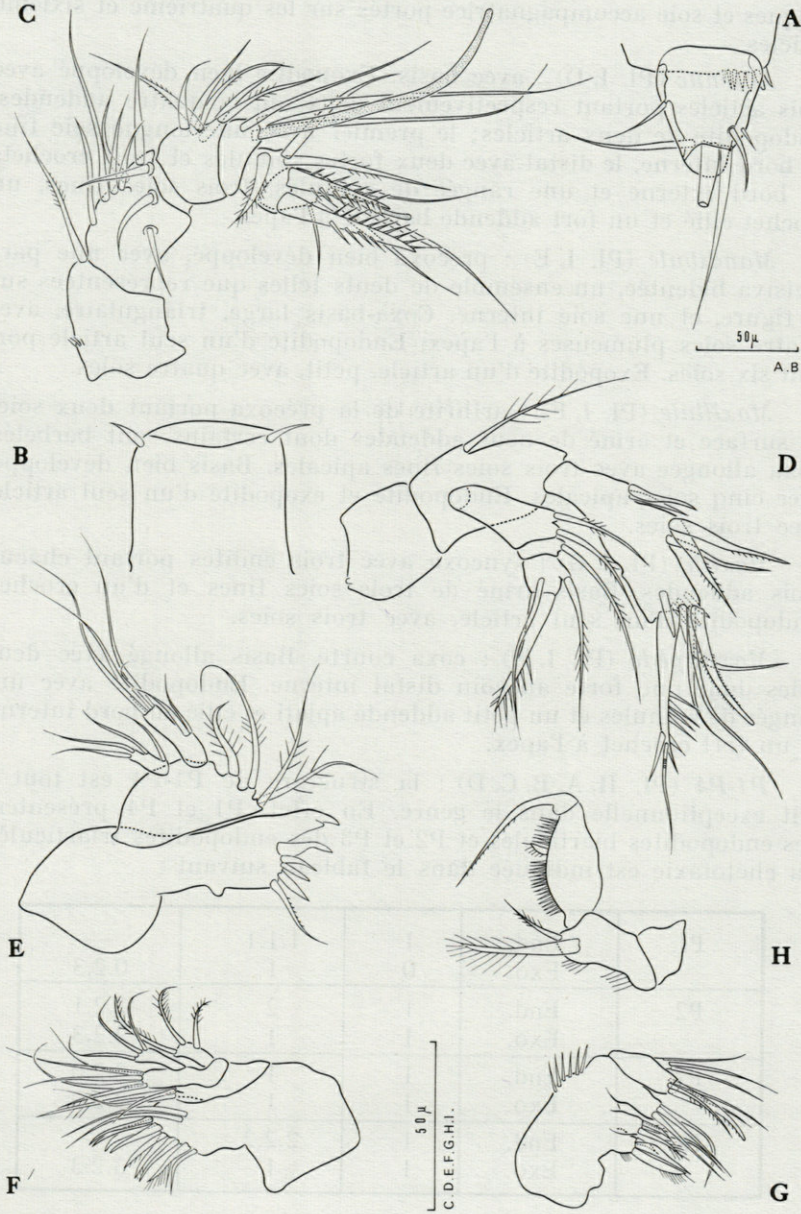
La présente description est fondée sur la dissection complète d'une femelle (longueur : 705 μ), (DB 73) désignée comme holotype. Les caractères originaux ont été reconnus sur les autres exemplaires. L'ensemble du matériel étudié est conservé dans la collection personnelle de l'auteur.

Cette espèce est très amicalement dédiée à notre collègue J.B.J. Wells, auteur de nombreux travaux sur les Copépodes harpacticoides.

DESCRIPTION.

Taille comprise entre 670 et 750 μ . Morphologie générale du genre : corps avec céphalothorax renflé et s'amincissant au niveau de l'urosome. Rostre en plaque, large, non articulé, à bord antérieur droit (Pl. I, B). Segments du métasome et de l'urosome sans ornementation dorsale, à bord postérieur lisse. U1 et U2 distincts. U1 avec un peigne ventral de quatre spinules, encadré de deux paires de spinules. U2 et U3 bordés d'une série de petits peignes de spinules inégales. U4 avec seulement quelques spinules médianes ventrales. U5 avec quelques spinules près de la base des rames furcales. Rames furcales courtes, coniques, légèrement plus longues que larges (Pl. I, A). Bord interne avec une soie implantée au premier tiers proximal; coin apical externe avec une soie fine et une spinule. Face supérieure avec une soie articulée. Apex avec deux soies bien développées dont l'interne est la plus longue.

Antennule (Pl. I, C) : courte, robuste, composée de six articles garnis de forts addendes pectinés, notamment le distal. Aesthé-



PL. I. — *P. wellsi* n. sp. A : furca ; B : rostre ; C : antennule ; D : antenne ; E : mandibule ; F : maxillule ; G : maxille ; H : maxillipède.

tasques et soie accompagnatrice portés sur les quatrième et sixième articles.

Antenne (Pl. I, D) : avec basis. Exopodite bien développé avec trois articles portant respectivement deux, un et quatre addendes. Endopodite de deux articles; le premier avec une longue soie fine au bord interne, le distal avec deux fortes spinules et trois crochets au bord externe et une rangée de spinules, trois soies fines, un crochet cilié et un fort addende barbelé à l'apex.

Mandibule (Pl. I, E) : précoxa bien développé, avec une pars incisiva bidentée, un ensemble de dents telles que représentées sur la figure, et une soie interne. Coxa-basis large, triangulaire, avec quatre soies plumeuses à l'apex. Endopodite d'un seul article portant six soies. Exopodite d'un article, petit, avec quatre soies.

Maxillule (Pl. I, F) : arthrite de la précoxa portant deux soies de surface et armé de neuf addendes dont certains sont barbelés. Coxa allongée avec trois soies fines apicales. Basis bien développé, avec cinq soies apicales. Endopodite et exopodite d'un seul article, avec trois soies.

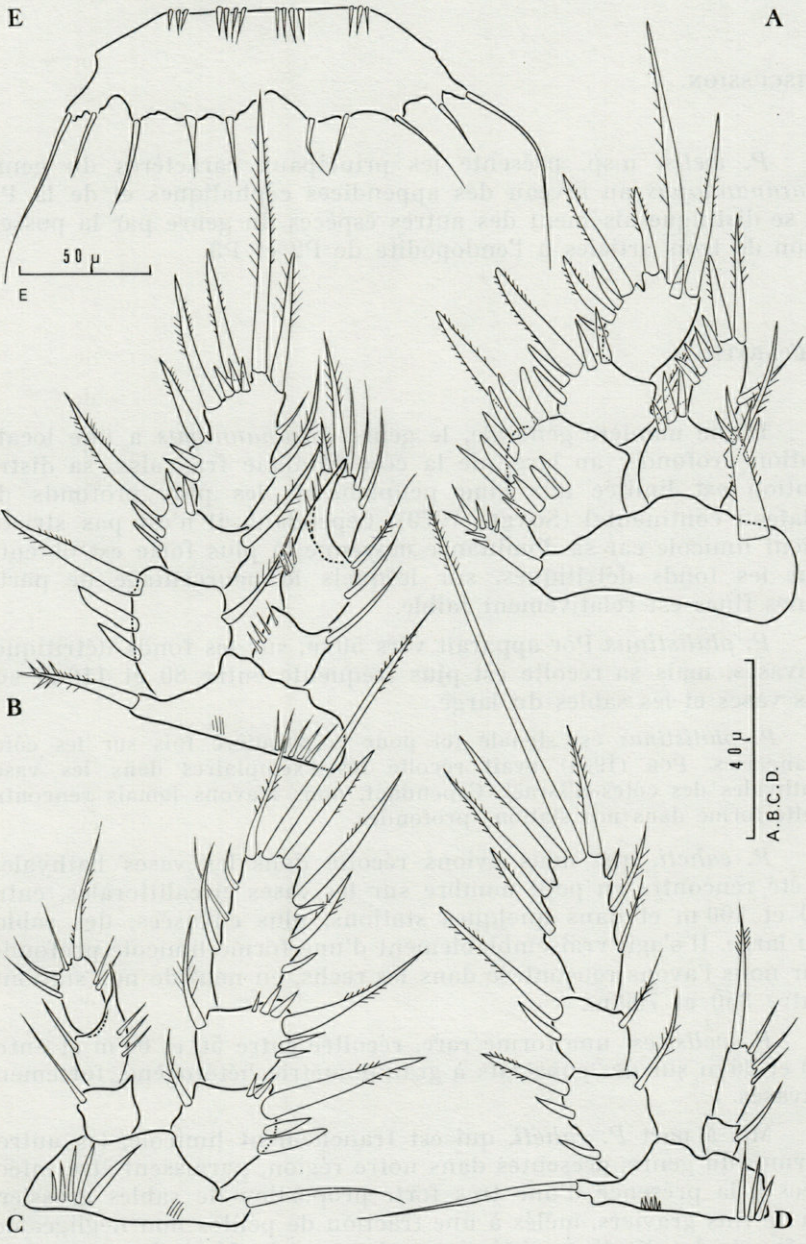
Maxille (Pl. I, G) : syncoxa avec trois endites portant chacun trois addendes. Basis armé de trois soies fines et d'un crochet. Endopodite d'un seul article, avec trois soies.

Maxillipède (Pl. I, H) : coxa courte. Basis allongé avec deux soies dont une forte au coin distal interne. Endopodite avec une rangée de spinules et un petit addende aplati et cilié au bord interne, et un fort crochet à l'apex.

P1-P4 (Pl. II, A, B, C, D) : la structure de P1-P4 est tout à fait exceptionnelle dans le genre. En effet, P1 et P4 présentent des endopodites biarticulés et P2 et P3 des endopodites triarticulés. La chétotaxie est indiquée dans le tableau suivant :

P1	End.	1	1.1.1	—
	Exo.	0	1	0.2.3
P2	End.	1	2	2.2.1
	Exo.	1	1	2.2.3
P3	End.	1	1	2.2.0
	Exo.	1	1	3.2.3
P4	End.	1	2.2.2	—
	Exo.	1	1	3.2.3

P5 (Pl. 2, E) : baséoendopodite et exopodites confluent en une plaque unique armée de dix soies.



PL. II. — *P. wellsii* n. sp. A : P1; B : P2; C : P3; D : P4; E : P5.

DISCUSSION.

P. wellsi n.sp. présente les principaux caractères du genre *Paranannopus* au niveau des appendices céphaliques et de la P5. Il se distingue aisément des autres espèces du genre par la possession de trois articles à l'endopodite de P2 et P3.

RÉPARTITION.

D'une manière générale, le genre *Paranannopus* a une localisation profonde; au large de la côte catalane française, sa distribution est limitée aux cinq peuplements les plus profonds du plateau continental (SOYER, 1970). Cependant, il n'est pas strictement limicole car sa dominance moyenne la plus forte est obtenue sur les fonds détritiques, sur lesquels le pourcentage de particules fines est relativement faible.

P. philistinus Por apparaît vers 50 m, sur les fonds détritiques envasés, mais sa récolte est plus fréquente entre 80 et 110 m sur les vases et les sables du large.

P. philistinus est signalé ici pour la première fois sur les côtes françaises. POR (1964) avait récolté ses exemplaires dans les vases bathyales des côtes d'Israël. Cependant, nous n'avons jamais rencontré cette forme dans nos stations profondes.

P. caheti, que nous avons récolté dans les vases bathyales, a été rencontré en petit nombre sur les vases circalittorales, entre 80 et 100 m et dans quelques stations, plus envasées, des sables du large. Il s'agit vraisemblablement d'une forme limicole profonde, car nous l'avons rencontrée dans les rechs, en neuf de nos stations, entre 350 et 700 m.

P. wellsi est une forme rare, récoltée entre 50 et 60 m et entre 70 et 80 m sur des substrats à granulométrie hétérogène, fortement envasés.

Mis à part *P. caheti*, qui est franchement limicole, les autres formes du genre, présentes dans notre région, paraissent être inféodées à la présence d'une très forte proportion de sables grossiers ou de fins graviers, mêlés à une fraction de pélites non négligeable. Enfin, la localisation générale en-dessous de 50 m de profondeur indique qu'il s'agit essentiellement d'espèces profondes.

RÉSUMÉ

Trois espèces se rattachant au genre *Paranannopus* Lang ont été récoltées sur les fonds meubles du plateau continental de la côte catalane française. L'une d'entre elles, inédite, est décrite : *P. wellsi* n. sp. Des précisions sont apportées sur la distribution respective de ces trois formes.

ZUSAMMENFASSUNG

Drei Arten der Gattung *Paranannopus* Lang wurden auf den Weichböden des Schelfs vor der französisch-katalanischen Küste gesammelt. Davon ist eine Art neu; sie wird als *P. wellsi* n. sp. beschrieben. Angaben zur jeweiligen Verbreitung der drei Arten werden mitgeteilt.

BIBLIOGRAPHIE

- COULL, B., 1973. Meiobenthic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from the Deep-Sea off North Carolina. 1. The genera *Hemimesochra* Sars, *Paranannopus* Lang and *Cylindronannopus* n.g. *Trans. Am. microsc. Soc.*, **92** (2) : 185-198.
- POR, F. D., 1964. *Paranannopus philistinus* n.sp. (Copepoda, Harpacticoida) from the mediterranean coast of Israel, with a revision of the genus *Paranannopus* Lang. *Israël Jnl Zool.*, **13** : 40-44.
- 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., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copépodes harpacticoides (Crustacea). *Vie Milieu*, **21** (2 B) : 337-511.

Reçu le 3 octobre 1975

**SUR LA MESURE DIRECTE
DU DÉBIT DE FILTRATION
CHEZ LES MOLLUSQUES LAMELLIBRANCHES**

par J.-M. AMOUROUX *, M. REVAULT D'ALLONES ** & C. ROUAULT **

*Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

**Laboratoire d'Océanographie Physique du Muséum
43, rue Cuvier, 75231 Paris - Cedex 05

ABSTRACT

This paper describes the use of hot film probes for the first time in the measurement of rhythmical and non-rhythmical variations in the rate of flow of the filtration-current in lamellibranch molluscs provided with siphons. As against many other methods, the present method has the advantage of not disturbing the animals. The rate of flow thus measured for *Mactra glauca* was found to be 4.5 litres/hour at 12.15 °C.

L'écophysiologie des Invertébrés filtreurs exige la connaissance qualitative et quantitative des modalités de filtration. Cette note rend compte d'une technique de mesure et d'analyse du débit par film chaud ne provoquant aucune perturbation sur le comportement de l'animal.

CHOIX DE LA MÉTHODE

Les techniques couramment employées pour évaluer les débits de filtration sont en général indirectes : elles sont basées sur la variation au cours du temps de la concentration d'une substance filtrée par l'animal, placé en milieu confiné.

D'une part ces substances modifient le rythme de filtration dans une proportion difficile à évaluer, d'autre part la méthode indirecte impose des mesures moyennes dont la précision requiert une assez longue durée d'expérience; de ce fait, elles ne permettent de mettre en évidence ni les variations rapides, ni les rythmes du débit de filtration.

Certaines méthodes directes (HOYLES, 1953; DRINNAN, 1964; DAVIDS, 1964) permettent de s'affranchir des écueils précités mais présentent un inconvénient majeur : elles nécessitent la fixation de canules sur les siphons de l'animal ce qui le place dans des conditions physiologiques anormales.

Une méthode nouvelle, utilisée pour la première fois sur les Brachiopodes (CAMMON, 1965) et reprise sur les Eponges tropicales (REISWIG, 1917) s'avère plus fiable : il s'agit de l'utilisation de fines résistances en « vélocimètres ».

La technique du film chaud, décrite ici, en est très voisine mais présente l'avantage d'être sensible à la seule composante de la vitesse parallèle à l'axe du film.

TECHNIQUE

Couramment employés en soufflerie pour les mesures de turbulence (RESSCH, 1968), les films chauds coniques sont depuis peu utilisables en milieu marin (REVAULT D'ALLONES, 1970).

Un très mince film de platine est déposé sur un support conique de 0,2 mm de diamètre de base sur 0,4 mm de hauteur; l'ensemble, recouvert d'une pellicule de quartz est maintenu à une température θ_w constante, supérieure à la température θ_f du fluide ambiant, elle-même constante lors de l'expérience. Les variations de vitesse V du fluide modifient dès lors le niveau des échanges thermiques entre le film et le milieu et, de ce fait, la tension E qu'il faut fournir au capteur pour maintenir sa température θ_w constante.

La constante de temps d'un tel appareil est très faible (de l'ordre de 10^{-3} seconde); sa résolution spatiale et sa sensibilité sont très grandes : mais, son usage nécessite un étalonnage délicat en vue de la détermination des constantes A , B et n de la loi de comportement du film, soit :

$$E^2 = (\theta_w - \theta_f) (A + B V^n)$$

Le montage consiste en un simple système micrométrique permettant de faire coïncider l'axe du capteur avec celui du siphon exhalant de

l'animal qui est enfoui dans le sable d'un aquarium maintenu à la température fixe θ . Un dispositif optique fournit la mesure du diamètre du siphon exalant (Fig. 1).

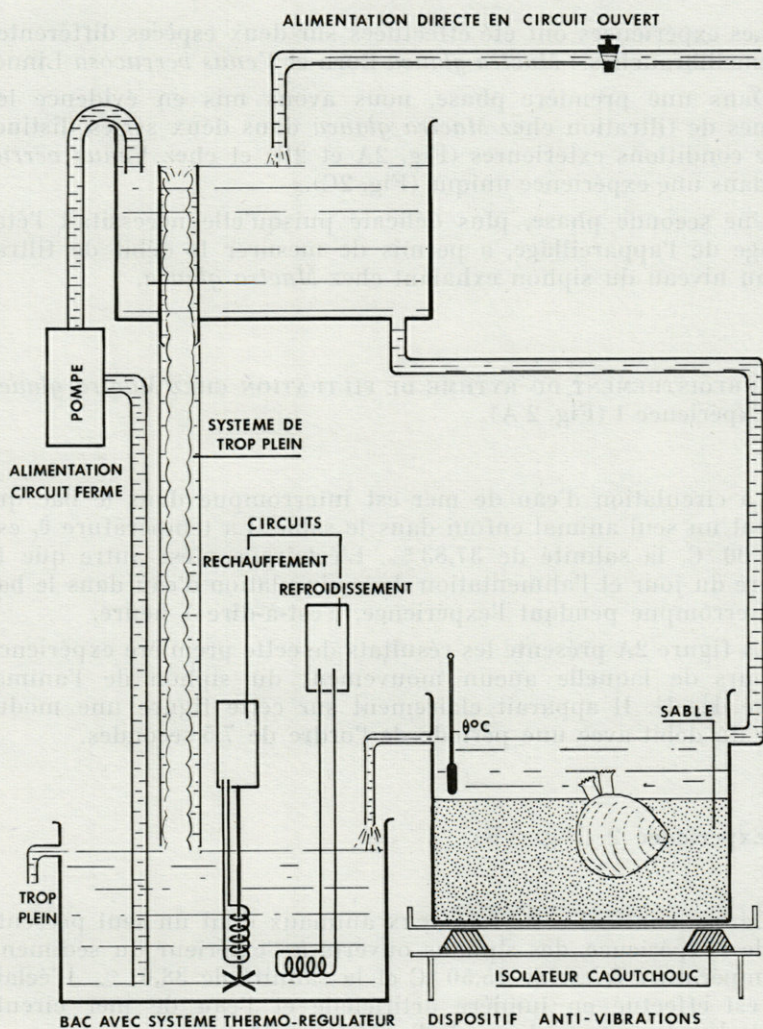


FIG. 1. — Schéma du montage utilisé pour la mesure du débit de filtration.

RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES

Les expériences ont été effectuées sur deux espèces différentes de Lamellibranches : *Mactra glauca* Born et *Venus verrucosa* Linné.

Dans une première phase, nous avons mis en évidence les rythmes de filtration chez *Mactra glauca* dans deux séries distinctes de conditions extérieures (Fig. 2A et 2B) et chez *Venus verrucosa* dans une expérience unique (Fig. 2C).

Une seconde phase, plus délicate puisqu'elle nécessitait l'étalement de l'appareillage, a permis de mesurer le débit de filtration au niveau du siphon exhalant chez *Mactra glauca*.

1°) ENREGISTREMENT DU RYTHME DE FILTRATION CHEZ *Mactra glauca* Expérience 1 (Fig. 2 A).

La circulation d'eau de mer est interrompue dans le bac qui contient un seul animal enfoui dans le sable. La température θ_r est de 17,00 °C, la salinité de 37,83 ‰. L'éclairage n'est autre que la lumière du jour et l'alimentation de la circulation d'eau dans le bac est interrompue pendant l'expérience, c'est-à-dire 1 heure.

La figure 2A présente les résultats de cette première expérience au cours de laquelle aucun mouvement du siphon de l'animal n'a été décelé. Il apparaît clairement sur cette figure une modulation du débit avec une période de l'ordre de 7,5 secondes.

Expérience 2 (Fig. 2 B).

Le bac contient cette fois deux animaux dont un seul présente lors de l'expérience, des siphons ouverts à l'extérieur du sédiment. La température θ_r est de 15,50 °C et la salinité de 38,01 ‰. L'éclairage est effectué en lumière artificielle et l'eau de mer circule dans le bac lors de la durée de l'expérience (1 heure).

Nous avons pu, lors de cette deuxième expérience, observer l'expulsion régulière de fécès ou de pseudo-fécès (avec une périodicité de l'ordre de 65 sec). L'animal était nourri avec une culture

de chlorelles. Chaque pic du graphique correspond à l'expulsion de ces « pelotes » de suspensions produites par l'animal, que l'on peut par ailleurs aisément observer à l'œil nu, ou mieux à la loupe binoculaire.

2°) ENREGISTREMENT DU RYTHME DE FILTRATION SUR *Venus verrucosa* (Fig. 2 C).

Le bac contient 3 animaux, la température est de 19 °C, la salinité de 38,30 ‰, l'éclairage s'effectue en lumière artificielle l'eau de mer circulant dans le bac. L'expérience dure 1 heure et demie.

L'amplitude des fluctuations de tension qui apparaissent sur la figure 3 n'est pas suffisamment significative, eu égard au bruit de fond de l'ensemble expérimental, pour autoriser une quelconque analyse. Les données précédentes ne représentent que la variation relative de la vitesse de filtration, aussi dans une dernière phase de notre travail nous avons cherché à connaître la valeur absolue de la filtration. Cette mesure de débit est effectuée sur *Macra glauca*.

L'eau de mer circule dans le bac pendant l'expérience. La température est de 12, 15 °C, la salinité de 36,8 ‰. L'éclairage s'effectue à la lumière artificielle.

Aucune variation notable du débit n'a pu être décelée pendant la durée de la manipulation (soit 15 minutes), ce qui permet de calculer aisément le débit moyen sur la base d'une unique valeur.

Déduite de la courbe d'étalonnage du film, la vitesse mesurée au centre du siphon vaut 11,5 cm/sec.

Si l'on adopte un profil de vitesse parabolique dans le « conduit cylindrique » que constitue le siphon de diamètre $d = 5,25$ mm, le débit D se calcule aisément, soit :

$D = \frac{\pi}{4} d^2 V_c = 1,25 \text{ cm}^3/\text{sec} = 4,5 \text{ l par heure ou } 108 \text{ litres/jour,}$
en supposant une filtration continue.

Le choix d'un profil parabolique, valable en régime laminaire établi sur une longueur de l'ordre de 50 diamètres, se justifie partiellement par l'allure laminaire du régime de vitesse. Il est pourtant évident que l'écoulement ne peut en aucune manière être exactement similaire au profil théorique.

Cette valeur ne peut être considérée que comme moyenne par rapport aux résultats d'expériences réalisées par d'autres cher-

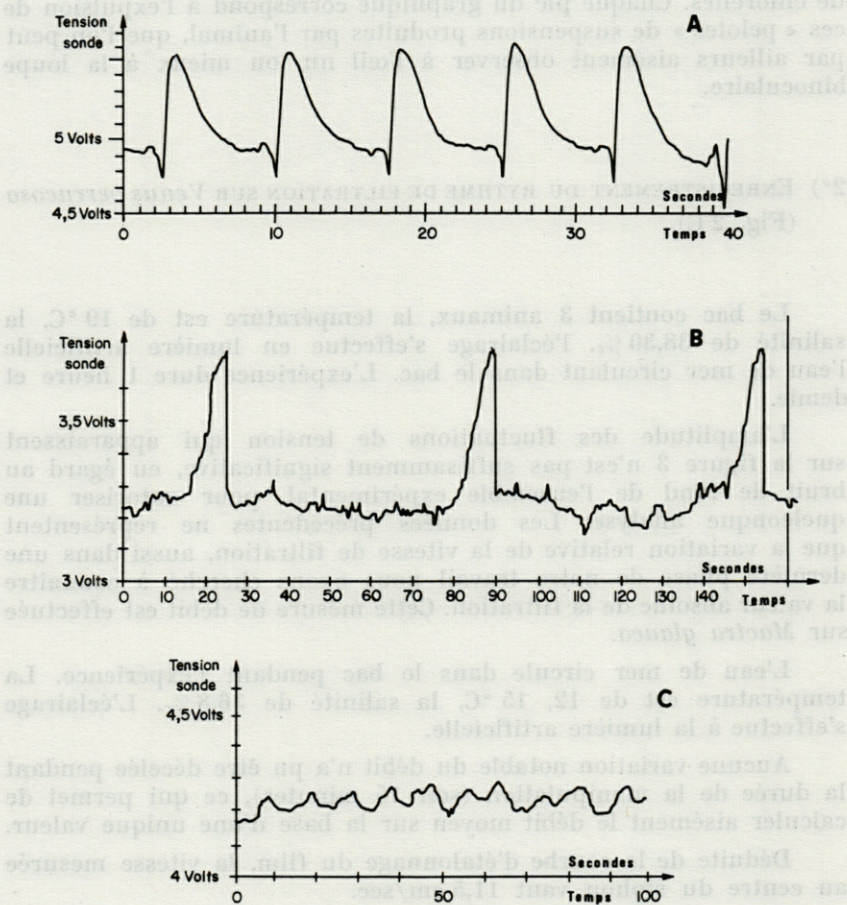


FIG. 2. — A : *Mactra glauca*, variation au cours du temps de la vitesse du courant d'eau au niveau du siphon exhalant. B : *Mactra glauca*, variation au cours du temps de la vitesse du courant d'eau au niveau du siphon exhalant en présence d'une suspension de chlorelles. Chaque pic majeur correspond à l'expulsion d'un fécès (ou d'un pseudofécès). C : *Venus verrucosa*, variation au cours du temps de la vitesse du courant d'eau au niveau du siphon exhalant.

cheurs sur d'autres espèces. COLLIER (1959) calcule le débit de filtration d'une *Ostrea* soit 10 litres par heure et VAHL (1973) indique 0,5 à 4 litres par heure pour un *Cardium edule*. Ces chiffres obtenus par la méthode d'épuisement d'une culture d'algues en suspension varient en fonction de la taille de l'animal, de la température et de la quantité d'eau circulant dans l'aquarium (WALNE, 1972) ainsi que de nombreux autres paramètres physico-chimiques.

CONCLUSIONS

Par ce mode d'expérimentation, nous avons voulu démontrer qu'il était possible d'aborder l'étude quantitative de la filtration chez les Mollusques Lamellibranches Siphonés en laissant l'animal dans des conditions physiologiques normales.

Un certain nombre de points devront être interprétés : la signification de la variation de vitesse de l'écoulement au niveau du siphon et les caractéristiques des rythmes propres à chaque espèce.

Le matériel de mesure utilisé devant être préalablement étalonné, il convient de souligner l'importance de cette opération afin d'obtenir des mesures dont la rigueur ne puisse être contestée.

RÉSUMÉ

Ce travail décrit pour la première fois l'utilisation des sondes à film chaud pour la mesure des variations rythmiques ou non rythmiques du débit de filtration chez les Mollusques Lamellibranches Siphonés. Contrairement à beaucoup d'autres méthodes, celle-ci a l'avantage de ne pas perturber les animaux. La mesure du débit obtenue chez *Macra glauca* est de 4,5 litres par heure à 12,15° centigrade.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit beschreibt erstmals die Benützung von Warmfilm-Sonden zur Messung rhythmischer oder unrythmischer Schwankungen des Filtrier-Durchflusses bei mit einem Siphon ausgestatteten Lamellibranchiern. Die Methode hat, im Gegensatz zu vielen anderen Methoden, den Vorteil, die Tiere nicht zu stören. Die Durchflussmenge bei *Macra glauca* beträgt 4,5 Liter pro Stunde bei 12,15°.

BIBLIOGRAPHIE

- COLLIER, A., 1959. Some observations on the respiration of the american oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Publs Inst. mar. Sci. Univ. Tex.*, 6 : 92-108.
- DAVIDS, G., 1964. The influence of suspension of micro-organisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel *Mytilus edulis*. *Neth. J. Sea Res.*, 2 (2) : 233-249.
- DRINNAN, R. F., 1964. An apparatus of recording the water-pumping behaviour of lamellibranchs. *Neth. J. Sea Res.*, 2 (2) : 223-232.
- HOYLE, G., 1953. Spontaneous squirting of an Ascidian *Phallusia mamillata* Cuvier. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 31 : 541-562.
- MCCAMMON, H. M., 1965. Filtering currents in brachiopods measured with a thermistor flowmeter. *Ocean Sci. News*, 2 : 772-780.
- REISWIG, H. M., 1971. In situ pumping activities of tropical Demospongiae. *Mar. Biol.*, 9 (1) : 38-50.
- RESCH, F., 1968. Etudes sur le fil chaud et le film chaud dans l'eau. *Thèse Doct. Ingénieur, Fac. Sci. Marseille.*
- REVAULT D'ALLONES, M., 1970. Etude et mise au point des méthodes de mesures à film chaud de la turbulence dans l'eau de mer. *Thèse 3^e cycle, Fac. Sci., Paris VI.*
- VAHL, O., 1973. Porosity of the gill, oxygen consumption and pumping rate in *Cardium edule* (L.) Bivalvia. *Ophelia*, 10 (2) : 109-118.
- WALNE, P. R., 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 52 : 345-374.

Reçu le 7 février 1975

ANALYSE D'OUVRAGE

ARK II. *Social response to environmental imperatives*. Dennis C. PIRAGES et Paul R. EHRLICH. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1974.

Ce livre, comme le titre l'indique, n'est pas un traité d'écologie. Les auteurs ont analysé d'une manière critique l'impact de la politique industrielle des pays surdéveloppés, en particulier les USA, sur les écosystèmes régnant sur terre.

Selon les auteurs, trois révolutions ont marqué l'histoire de l'humanité. La première, il y a 1 million d'années, est caractérisée par l'apparition du langage, la fabrication des outils et la pratique de la chasse. La seconde, 6 000 Av. JC, marque le début de l'agriculture, de la sédentarisation d'une partie de la population et de formes de société plus complexes (villes, etc...). La destruction des écosystèmes débute avec la troisième révolution (1750) dite révolution industrielle. La population du globe croît d'une manière accélérée : 5 millions 6 000 Av. JC, 500 millions en 1650, 2 milliards en 1930 et elle double au taux actuel tous les 45 ans. Nous reviendrons ultérieurement sur ce dramatique problème.

La notion de croissance exponentielle de la consommation d'énergie non renouvelable dans un monde fini, au sens mathématique du terme, ne peut donc se prolonger indéfiniment. C'est un des arguments développé dans ce livre par les auteurs pour prôner un changement profond de l'attitude des pays industriels, et en particulier pour développer un type d'économie stationnaire (steady state economy), ce qui passe obligatoirement par une limitation efficace des naissances. La consommation mondiale d'énergie croît de 5 à 6 % par an, les investissements nécessaires croissent à une allure de plus en plus vertigineuse et les conséquences sur les écosystèmes de ce développement anarchique deviennent catastrophiques (cow boy economy, laissez-faire economy). On ne peut qu'être d'accord avec les auteurs lorsqu'ils dénoncent le rôle néfaste joué par les pays surdéveloppés dans la détérioration de l'environnement de TOUTE la planète. Les USA, 6 % de la population mondiale, absorbent le tiers de toute l'énergie consommée sur terre. Avec de telles situations, les auteurs démontrent qu'il est impossible

d'amener l'ensemble de l'humanité au standard de vie américain. Par exemple, il faudrait multiplier la production de certains métaux par 100 ou 200, ce qui est hors de possibilité même en étant très optimiste sur les réserves connues ou supposées. Les pays sous-développés, même s'il semble exister quelques exceptions, le resteront et qui plus est l'écart s'élargit entre les pays surdéveloppés et les pays en « voie de développement ». Déjà, 10 à 20 millions de personnes meurent de faim annuellement et environ 1,6 milliards d'hommes souffrent de déficiences de protéine (Dumont et Rosier cités par les auteurs). Selon Pirages et Ehrlich, le temps est venu d'évaluer avec soin la note qu'auront à payer les générations futures pour les excès commis aujourd'hui.

Les pays surdéveloppés semblent paralysés devant les bouleversements sociaux souhaitables. Les millions de dollars dépensés en prouesses technologiques ne profitent qu'à une minorité (des peuples entiers en on fait les frais, au Vietnam par exemple). Les systèmes socio-économiques sont devenus si complexes que les peuples en ont perdu le contrôle au profit d'oligopoles d'état ou privés et de firmes multinationales dont le rôle est sévèrement dénoncé par Pirages et Ehrlich dans la destruction de l'environnement et le soutien à des régimes fascistes. Les auteurs proposent que le choix des investissements importants soit retiré aux oligopoles qui devraient être démantelés; ce qui implique un certain dirigisme.

Les auteurs font des suggestions très intéressantes sur l'éducation et sur la protection des consommateurs. L'idée de la généralisation de l'année sabbatique à tous les travailleurs est nouvelle et excellente. Cela permettrait aux citoyens une participation plus grande à la vie sociale. Enfants et adultes devraient apprendre à coopérer pour préserver au lieu de consommer. Le développement d'un système économique stationnaire aux USA devrait se substituer à un système fondé sur le laissez-faire; il aurait, selon les auteurs, un impact considérable politiquement et économiquement sur le plan international. Un transfert de technologie et de capitaux vers les pays pauvres serait alors possible. Pirages et Ehrlich dénoncent le rôle joué par les firmes multinationales et Madison Avenue (*) sur le contrôle des mass media qui façonnent l'opinion et de ce fait restreignent la liberté d'expression.

Une violente critique est faite de l'administration Nixon et de ses liens avec le complexe militaro-industriel soutenu par le Pentagone. Selon les auteurs, une véritable politique de l'environnement passe par un désarmement qui libérerait des ressources considérables pour les pays pauvres et qui est une des grandes causes du gaspillage. Les auteurs pensent que les USA auraient plus à gagner à prendre l'initiative d'un désarmement unilatéral qu'à poursuivre dans la direction actuelle. L'impact auprès des pays pauvres serait considérable et, selon les auteurs, l'Union Soviétique serait moralement obligée d'en faire autant. Les ressources ainsi dégagées contribueraient à résoudre de nombreux problèmes. Pirages et Ehrlich démontent le chantage à l'emploi en ce qui concerne un éventuel désarmement.

(*) Célèbre avenue de New York où sont concentrés les sièges sociaux des grandes agences de publicité (NDLR).

Les auteurs ne pensent pas qu'une révolution puisse se produire aux USA, ils proposent cependant une nouvelle rédaction de la Constitution américaine avec création d'organismes tels que le « Planning Branch » qui ferait des recommandations directement au Congrès sur une nouvelle politique sociale et de l'environnement qui tienne compte de la raréfaction des ressources naturelles. Seuls les objets strictement indispensables (?) continueraient à être fabriqués. Les citoyens libérés de leur activité professionnelle pourraient participer au fonctionnement de ce « Planning Branch » au cours de leur année sabbatique. Pirages et Ehrlich pensent que le système éducatif américain néglige trop les problèmes d'environnement; l'accent est surtout mis sur l'esprit de compétition plutôt que sur celui de la coopération (children must be socialized to cooperate than the compete...). On devrait insister sur le fait que les ressources sont un bien commun à l'humanité et ne devraient pas être exploitées pour des « gains » individuels. Certains aspects de l'éducation des enfants en URSS seraient profitables pour les USA, mais en mettant en garde les enfants contre le conformisme et l'obéissance aveugle. Des suggestions sont faites pour transformer l'Université (américaine), le système éducatif en général et par conséquent les mass media.

Pirages et Ehrlich, devant le surdéveloppement de la technologie nucléaire essentiellement militaire, posent le problème du rôle des scientifiques sur les relations entre les progrès de la science et de la technologie et l'usage qui en est fait, en particulier, et sur l'impact social des nouvelles recherches.

Le développement à tout prix de la consommation mène à une issue dramatique et contribue à perpétuer la pauvreté dans le monde. Un nombre croissant de pays sont donc condamnés à être éternellement sous-développés. « *The integrity of oceanic ecosystems must be recognized as a matter of vital concern to all nations* ». Il est facile de démontrer que les exigences en énergie des pays surdéveloppés et la pollution qui en résulte peuvent, par exemple, contribuer à la destruction des Eskimos. Les auteurs préconisent une ONU régénérée disposant de réels pouvoirs pour impulser une nouvelle politique mondiale tenant compte de la rareté croissante des matières premières. Les USA pourraient prendre la responsabilité de mesures unilatérales telles que le désarmement comme nous l'avons vu plus haut. 3 principes devraient guider la politique des USA : 1) les USA ne pourront pas continuer à consommer indéfiniment le tiers des ressources mondiales; 2) transfert du potentiel industriel aux pays les plus pauvres; 3) le maintien de la paix sera de plus en plus difficile, il vaut donc mieux gagner les consciences par de bons exemples plutôt que jouer les gendarmes sous la pression des militaires et des firmes multinationales (fin de la politique du gros bâton).

Les réalités écologiques devraient obliger les pays industriels à réfréner leurs impacts sur l'écosphère, en particulier sur les écosystèmes océaniques. Les priorités énergétiques seront révisées et les pays du tiers monde devront développer de nouveaux types de sociétés qui ne soient pas forcément trop dépendants de la consommation de biens matériels et ils devront lutter efficacement contre la corruption. Cela implique un programme de limitation des naissances à l'échelle mondiale.

En ce qui concerne les USA, un nouveau type de société qui reprend en partie les idées de Illich sur la « convivialité » donnant la priorité aux sciences humaines et sociales se substituerait à la société actuelle. La famille est remise en cause, elle serait remplacée par des structures élargies de type communautaire favorisant les relations humaines et où l'esprit de coopération remplacerait l'esprit de compétition.

Pourquoi un tel titre : Ark II ? La réponse est dans le prologue de l'ouvrage : « if a new institutional ark cannot be made watertight in time, industrial society will sink, dragging under prophets of doom as well as skeptics and critics ».

On peut ne pas toujours être d'accord avec les idées développées dans ce livre par Pirages et Ehrlich; cependant, cet ouvrage est étayé par des données indiscutables. Il deviendra de plus en plus difficile aux classes dirigeantes d'escamoter les problèmes de la survie de l'humanité. L'environnement conditionne l'avenir ou la destruction de l'humanité; par exemple, on ne sait rien sur les conséquences à long terme des variations climatiques provoquées par l'homme qui peuvent être catastrophiques à l'échelle de la planète. Le livre est un peu trop axé sur les USA, ce qui nécessite souvent une sérieuse connaissance de la politique, des mœurs et des institutions de ce pays. Les solutions proposées pour les USA ne sont pas obligatoirement valables pour l'ensemble des pays industriels. On ne voit pas comment ce programme parfois très hardi pourrait être appliqué dans les structures actuelles avec les mêmes classes dirigeantes actuelles dans une société où le profit est la raison d'être. Le principe de la croissance exponentielle infinie avait été déjà remis en cause dans le célèbre rapport du MIT de Forrester et Meadows : « les limites de la croissance », et il faut se souvenir du tollé général qu'a provoqué la publication de cet ouvrage; ce qui montre à quel point la notion de croissance est enracinée dans l'esprit des gens. Ark II a été écrit par des scientifiques dont on connaît par ailleurs le sérieux de leurs travaux. On ne pourra reprocher à cet ouvrage le côté technocratique comme il avait écrit à propos du rapport du MIT. Le mérite primordial de cet ouvrage est de remettre en cause une notion quasi tabou dans les sociétés industrielles : la croissance. Souhaitons que les idées développées par Pirages et Ehrlich fassent l'objet d'un vaste débat et qu'elles favorisent une prise de conscience collective avant une catastrophe fatale à l'ensemble de l'humanité.

Maurice RECO.

TABLE DES MATIÈRES

25 (B) 1975

M. AMANIEU, B. BALEUX, O. GUELORGET et P. MICHEL. Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (malaïgue) dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault)	175
Analyse d'Ouvrage	347
J. M. AMOUROUX, M. REVAULT d'ALLONNES et C. ROUAULT. Sur la mesure directe du débit de filtration chez les Mollusques Lamellibranches	339
B. BALEUX, cf. M. AMANIEU, O. GUELORGET et P. MICHEL	175
Michel BHAUD. Rapports entre époque de reproduction, biogéographie et répartition verticale. — Un exemple particulier : <i>Spiochaetopterus costarum</i> (Annélide Polychète)	123
Michel BHAUD. La campagne Hydromed II du N. O. Jean Charcot. Larves d'Annélides Polychètes et problèmes océanographiques connexes.	261
Jean-Yves BODIOU. Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea) des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. I — Description de la communauté	313
Guy CAHET. Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Cas des sulfatoréducteurs. II. Relations syntrophiques avec diverses microflores	49
Guy CAHET. Processus d'oxydation du soufre dans quelques sédiments du Golfe du Lion. Conséquences biogéochimiques	205
R. CHARRA, cf. P. NIVAL et G. MALARA	231
M. FIALA, cf. J. NEVEUX, G. JACQUES et M. PANOUSE	85
F. GADEL. Distribution de la matière organique sur le plateau continental catalan : le Carbone et l'Azote	141
O. GUELORGET, cf. M. AMANIEU, B. BALEUX et P. MICHEL	175

G. JACQUES, cf. M. PANOUSE et C. RAZOULS	67
G. JACQUES, cf. M. PANOUSE et J. NEVEUX	77
G. JACQUES, cf. J. NEVEUX, M. FIALA et M. PANOUSE	85
Franz KRAPP, cf. Gertraud KRAPP-SCHICKEL	1
Gertraud KRAPP-SCHICKEL et Franz KRAPP. Quelques traits de l'écologie d'Amphipodes et de Pycnogonides provenant d'un îlot Nord-Adriatique	1
F. LAFARGUE et A. TURSI. Contribution à la connaissance des Didemnidae (Ascidies Composées) des côtes des Pouilles (Mer Ionienne et Mer Adriatique)	33
J. LE RUYET-PERSON, C. RAZOULS et S. RAZOULS. Biologie comparée entre espèces vicariantes et communes de Copépodes dans un écosystème néritique en Méditer- ranée et en Manche	283
G. MALARA, cf. P. NIVAL et R. CHARRA	231
P. MICHEL, cf. M. AMANIEU, B. BALEUX et O. GUELORGET	175
J. NEVEUX, cf. M. PANOUSE et G. JACQUES	77
J. NEVEUX, M. FIALA, G. JACQUES et M. PANOUSE. Phyto- plancton et matériel particulaire à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) 1973	85
P. NIVAL, G. MALARA et R. CHARRA. Evolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du prin- temps (mai et juin 1971) I. - Hydrologie, sels nutritifs, chorophylle	231
M. PANOUSE, G. JACQUES et C. RAZOULS. Données climatolo- giques et hydrologie de surface de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) 1973	67
M. PANOUSE, G. JACQUES et J. NEVEUX. Hydrologie dans la zone néritique de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) 1973	77
M. PANOUSE, cf. J. NEVEUX, M. FIALA et G. JACQUES	85
C. RAZOULS, cf. M. PANOUSE et G. JACQUES	67
Claude RAZOULS. Estimation de la production globale des Copépodes planctoniques dans la province néritique du Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer) II. Variations annuel- les de la biomasse et calcul de la production	99
C. RAZOULS, cf. J. LE RUYET-PERSON et S. RAZOULS	283
S. RAZOULS, cf. J. LE RUYET-PERSON et C. RAZOULS	283
M. REVAULT d'ALLONNES, cf. J. M. AMOUROUX et C. ROUAULT	339
C. ROUAULT, cf. J. M. AMOUROUX et M. REVAULT d'ALLONNES	339

Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée occidentale. 13. Le genre <i>Mesocletodes</i> Sars (Cletodidae, T. Scott). Systématique, Ecologie	157
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée occidentale. 14. Le genre <i>Paranannopus</i> Lang (Cletodidae, T. Scott). Systématique, Ecologie	331
A. TURSI, cf. F. LAFARGUE	33

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., 1895a. 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 × 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) ÉPREUVES 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 2 - B

CONTENTS

M. AMANIEU, B. BALEUX, O. GUELORGET & P. MICHEL. Biological and hydrological study of a dystrophic crisis ("malaïgue") in the Prevost pond at Palavas (Hérault)	175
Guy CAHET. Sulphur oxidation in some sediments of the Gulf of Lion. Biogeochemical consequences	205
P. NIVAL, G. MALARA & R. CHARRA. Plankton development in the bay of Villefranche-sur-Mer in late spring (May and June 1971). I. Hydrology, nutrients, chlorophyll	231
Michel BHAUD. The Hydromed II cruise of the N.O. Jean Charcot. Polychaetous annelids and related oceanographical problems	261
J. LE RUYET-PERSON, C. RAZOULS & S. RAZOULS. Comparative biology of common and temporarily occurring species of copepods in a neritic ecosystem in the Mediterranean and in the English Channel	283
Jean-Yves BODIU. Harpacticoid copepods (Crustacea) from the infralittoral fine sands of Banyuls-sur-Mer. I. Description of the community	313
Jacques SOYER. Contribution to the study of the Harpacticoid Copepods of the Western Mediterranean. 14. The genus <i>Paranannopus</i> Lang (Cletodidae, T. Scott). Systematics, ecology	331
J.M. AMOUROUX, M. REVAULT D'ALLONES & C. ROUAULT. On the direct measurement of the filtration rate in lamellibranch molluscs	339
<i>Book review</i>	347

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly