

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVI

ANNÉE 1976

FASCICULE 1-B

SOMMAIRE

Guy CAHET. Biogéochimie du carbone et du soufre en sédiments littoraux méditerranéens (Golfe du Lion) : modèles biopédologiques	1
E. BALEGH. Sur quelques <i>Proto-peridinium</i> (Dinoflagellata) du Golfe du Lion	27
P. NIVAL, J. GOSTAN, G. MALARA et R. CHARRA. Evolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971). II. - Biomasse de phytoplancton, production primaire	47
R. GAUDY. Etude du plancton de la zone nord de la rade de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (17 mai 1971 au 16 juin 1971). III. - Production secondaire des Copépodes pélagiques	77
B. ELKAIM. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. I. - Unités indicatrices infralittorales	107
G. SERRA-RAVENTOS et H. GOT. Notice explicative de la carte sédimentologique de San Feliu de Guixols	171

MASSON



Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

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

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

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

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

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

Série B : Océanographie

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

Série C : Biologie terrestre

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

ABONNEMENTS 1975

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

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

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

Les règlements peuvent être effectués par :

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

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

Rédaction et Administration : 326-56-11, 633-85-21, 325-32-11, 033-77-84, 033-70-81.
Abonnements : 588-50-50, 588-14-66.

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

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

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVI

ANNÉE 1976

FASCICULE 1-B

SOMMAIRE

Guy CAHET. Biogéochimie du carbone et du soufre en sédiments littoraux méditerranéens (Golfe du Lion) : modèles biopédologiques	1
E. BALECH. Sur quelques <i>Protoberidinium</i> (Dinoflagellata) du Golfe du Lion	27
P. NIVAL, J. GOSTAN, G. MALARA et R. CHARRA. Evolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971). II. - Biomasse de phytoplancton, production primaire	47
R. GAUDY. Etude du plancton de la zone nord de la rade de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (17 mai 1971 au 16 juin 1971). III. - Production secondaire des Copépodes pélagiques	77
B. ELKAIM. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. I. - Unités indicatrices infralittorales	107
G. SERRA-RAVENTOS et H. GOT. Notice explicative de la carte sédimentologique de San Feliu de Guixols	171

MASSON



Publication bimestrielle

**BIOGÉOCHIMIE DU CARBONE ET DU SOUFRE
EN SÉDIMENTS LITTORAUX MÉDITERRANÉENS
(GOLFE DU LION) :
MODÈLES BIOPÉDOLOGIQUES**

par Guy CAHET

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The author presents a budget about transfer of organic matter and energy at the water-sediment interface in the littoral zone of the Mediterranean.

After the examination of indicator parameters for movements of organic matter, information was obtained using statistical tests in chronological series: comparison between sediments, temporal disruption of equilibrium, limits in accumulation of chemical compounds and in biological action.

With the examination of energy transfer at the surface of deposits, an estimation of yield between input of organic matter and chemosynthetic production (at the final stage) is approached. These aspects serve in an approach to the definition of biopedologic models in benthic ecosystems.

La caractéristique essentielle de l'interface réside dans un jeu réciproque : la conservation ou la destruction de la matière organique qui entraîne corrélativement l'élimination ou le développement de la vie benthique.

Cette démarche, effectuée principalement dans le Golfe du Lion, comporte une double perspective géochimique et biologique :

- la recherche des zones d'influence du *sulfuretum*;
- la recherche d'écosystèmes métastables à forte production biologique.

Parmi les écosystèmes naturels, le *sulfuretum* est sans nul doute le plus ancien géologiquement. C'est un système type de l'interface eau-sédiment ou de la chimiocline d'eaux profondes; les milieux où il se manifeste constituent d'excellents témoins actuels de paléomilieux.

On a coutume d'appesantir les recherches sur les bassins euxiniques où les conditions d'accumulation organique et minérale permanentes engendrent une diminution concomitante des teneurs en oxygène et une tendance à l'anoxie (GRANDORI, 1939; MORTIMER, 1941; GENOVESE, 1963; KAPLAN et RITTENBERG, 1963; SOROKIN, 1964; RICHARDS, 1965; RICHARDS et coll., 1965 et 1971; STUIVER, 1967; BROENKOW, 1969).

Ces recherches ont permis d'établir des bilans dans les zones de dépôts organiques sous conditions dysaérobies ou anaérobies (DEUSER pour la Mer Noire, 1971).

Or, toute une gamme de milieux entre les pôles extrêmes (de type euxinique et type fortement oxygéné) offre des réponses variables à l'accumulation de matière organique ou de particules sédimentaires. Le Golfe du Lion, par ses lagunes et ses baies, en fait partie. Les phénomènes y sont plus difficilement mis en évidence; l'enrichissement de matière organique prend un caractère transitoire et souvent n'engendre pas une nécrose biologique du dépôt.

De nombreuses données biologiques et sédimentologiques régionales permettent d'envisager deux cadres géographiques opposés par leur morphologie mais proches par leur distance : un milieu euxinique, lagune de Bages-Sigean; un milieu plus ouvert, les baies de Port-Vendres et de Banyuls-sur-Mer, limitrophes de la côte rocheuse catalane.

Les eaux d'écoulement de la zone géographique considérée obéissent au régime méditerranéen : un fort étiage estival et des crues épisodiques. Un lessivage court, mais intense, déverse un stock minéral et organique important dans les zones de concentration, lagunaire et marine.

Sur un ensemble de cinq stations lagunaires et sept stations marines (Fig. 1), nous avons suivi principalement :

- une station lagunaire au-delà de l'isohaline 15 ‰ (D);
- une station proche de l'isohaline 20 ‰ (C);
- deux stations proches de l'isohaline 30 ‰ (A et B) (CAHET, 1970).

Chaque prélèvement a été analysé à trois niveaux d'enfouissement (1, 2, 3); les deux premières stations appartiennent à l'aire à *Potamogetum filiformis*, les deux dernières à celle à *Zostera marina*.

- une station portuaire (PV) dans la baie de Port-Vendres;

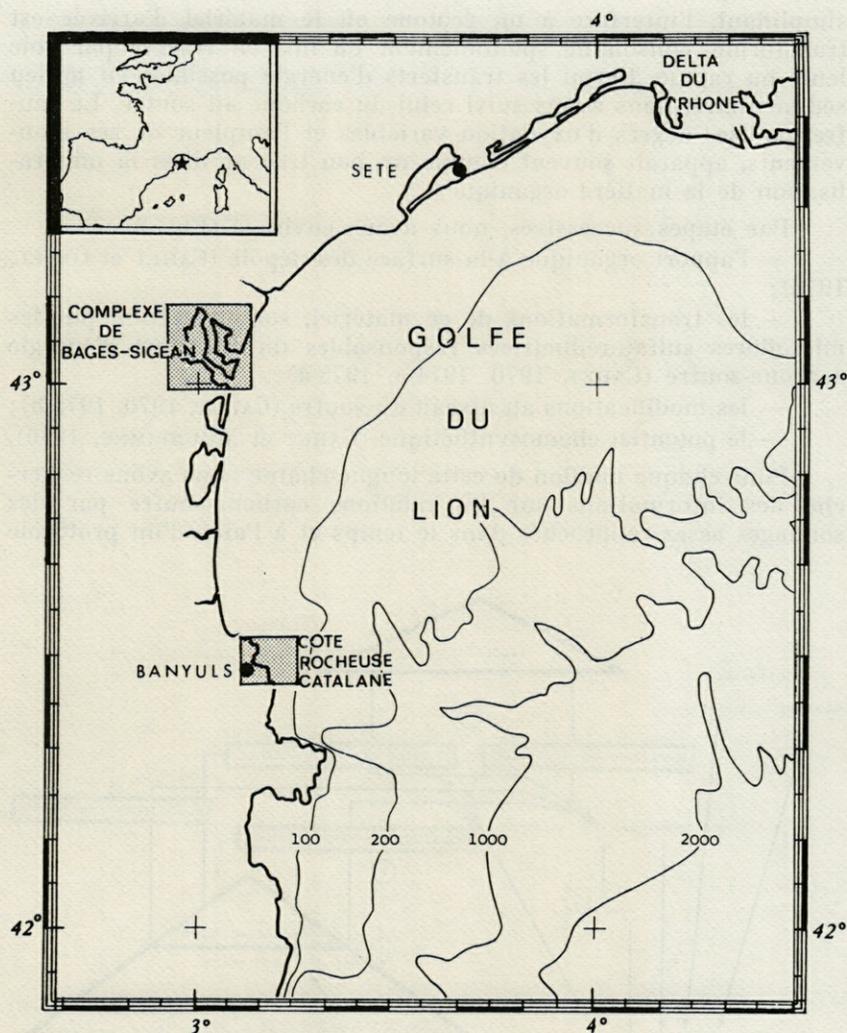


FIG. 1. — Situation générale des milieux d'étude dans le Golfe du Lion.

- une station appartenant à l'étage infralittoral (18) baie de Banyuls;
- une station de l'étage circalittoral (27) baie de Banyuls (CAHET, 1971).

Nous avons examiné régulièrement les événements survenant à l'interface eau-sédiment de ces stations. On peut assimiler, en

simplifiant, l'interface à un écotone où le matériel d'arrivée est transformé, consommé spontanément ou mis en réserve par voie lente ou rapide. Parmi les transferts d'énergie possibles en milieu sédimentaire, nous avons suivi celui du carbone au soufre. Le soufre, par ses degrés d'oxydation variables et l'ampleur de ses mouvements, apparaît souvent comme un bon traceur dans la minéralisation de la matière organique.

Par étapes successives, nous avons envisagé (Fig. 2) :

— l'apport organique à la surface des dépôts (CAHET et GADEL, 1976);

— les transformations de ce matériel, son utilisation par les microflores sulfatoréductrices responsables du transfert d'énergie carbone-soufre (CAHET, 1970, 1974 a, 1975 a);

— les modifications au niveau du soufre (CAHET, 1970, 1975 b);

— le potentiel chemosynthétique (CAHET et MOUNEIMNE, 1976).

Pour chaque maillon de cette longue chaîne nous avons recherché des informations sur les relations carbone-soufre par des sondages assez rapprochés dans le temps et à l'aide d'un protocole

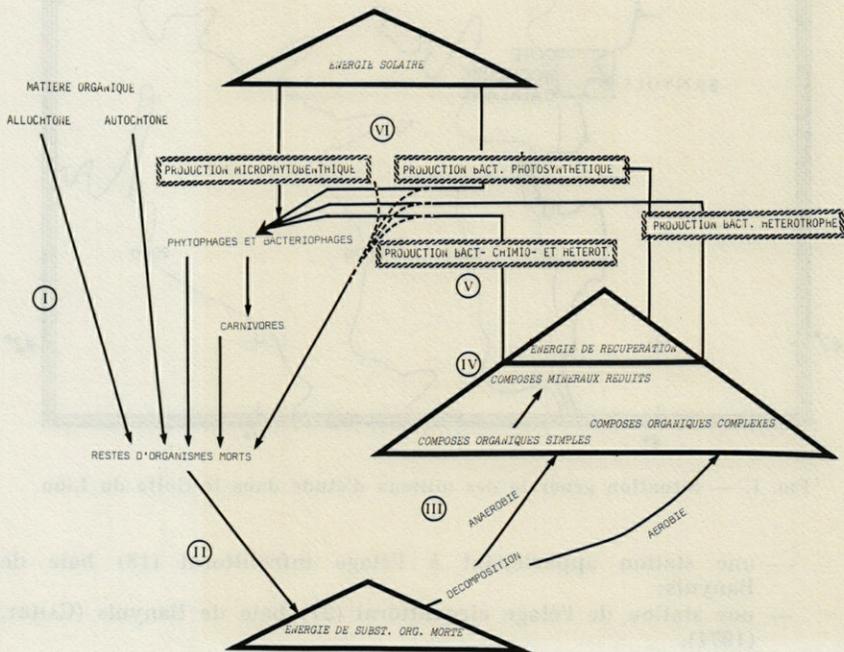


Fig. 2. — Les différentes étapes de transformation biochimique de la matière organique à l'interface eau-sédiment.

expérimental dont l'attaque acide constitue une étape fondamentale (Fig. 3 a et 3 b).

Généralement, les fluctuations de l'élément, du composé ou de la fraction dépendent essentiellement de leur force de liaison au matériel organique ou à la matière minérale.

Les fractions aux variations nettes mais régulières (dans un rapport 1 à 3) sont le carbone lié et particulaire (CAHET et GADEL, 1976) et le soufre résiduel des stations lagunaires (CAHET, 1974 b); les fluctuations les plus spectaculaires concernent le carbone hydrolysable (CAHET et GADEL, 1976), les acides organiques-gras (CAHET et GADEL, 1973) et le soufre résiduel des sédiments marins (CAHET, 1971) (variations dans un rapport 1 à 10 - 50).

Il faut donc faire globalement la part entre :

— les substances de transit : pour le carbone, le carbone hydrolysable (CH), pour le soufre, les thiosulfates, les polysulfures, le soufre élémentaire et les monosulfures;

— les substances de stockage temporaire : le carbone alcalin-soluble (humique), partie du carbone lié et particulaire (CLP); le soufre à liaison organique;

— les substances de stockage quasi-définitives telles que le carbone résiduel ou le soufre de la pyrite.

Après cette recherche des paramètres indicateurs des mouvements de matière à l'interface et l'examen de leur fraction mobile par rapport à leur partie stable, nous nous proposons à présent de tester les informations recueillies. Pour cela nous avons employé les notions statistiques appliquées aux séries chronologiques et leurs tests de comparaison.

Ensuite, nous avons tenté de donner une représentation synthétique des mouvements de masse du carbone et du soufre dans le temps. Nous avons abordé à cette occasion la notion de transfert d'énergie en milieu sédimentaire.

Enfin, nous avons établi, à l'aide de considérations théoriques et de données quantitatives chimiques et biologiques globales, plusieurs modèles d'interface rencontrés dans le domaine littoral du Languedoc-Roussillon.

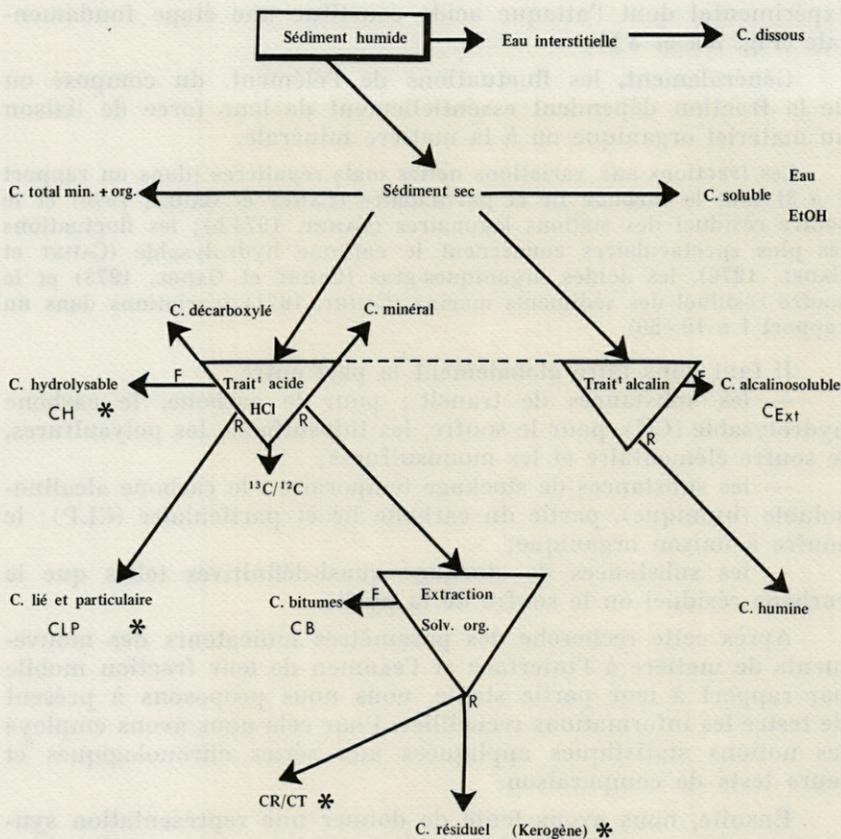


FIG. 3 a. — Méthodes de séparation et d'analyse des fractions carbonées.
* : fractions évoquées dans cette étude.

I. — VARIATIONS QUANTITATIVES DE CERTAINES FRACTIONS CARBONÉES ET SOUFRÉES : INFORMATIONS GLOBALES OBTENUES EN SÉRIES CHRONOLOGIQUES

I.1. TECHNIQUES D'ANALYSE.

On considère la variation d'un caractère soit par rapport aux différentes unités composant un ensemble, soit par rapport à une même unité mais considérée en fonction du temps.

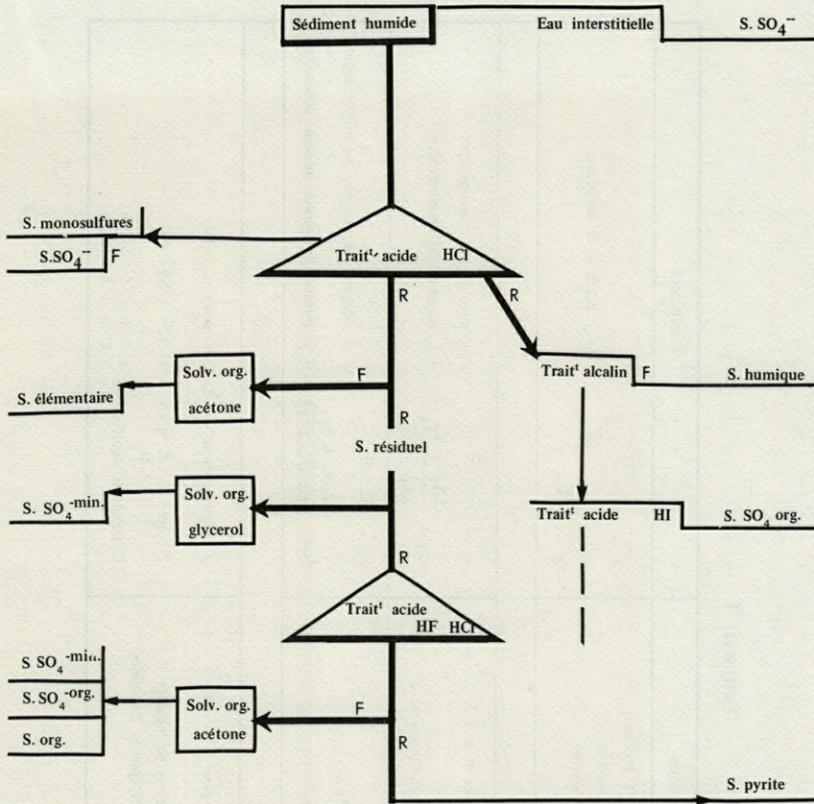


FIG. 3 b. — Protocole expérimental de séparation des fractions soufrées minérales et organiques.

Dans le premier cas, la distribution se traduit par une série de fréquences, dans le deuxième cas les résultats forment une série chronologique. En statistique économique, un certain nombre de schémas d'analyse sont proposés pour les séries temporelles. Elles permettent, dans la complexité des relations de causes et d'effets, de dégager la notion de tendance et de corrélations existant entre plusieurs phénomènes au cours du temps. Nous avons emprunté aux géochimistes et aux économistes les procédés appliqués dans les processus cycliques ou tendantiels.

Le test de lissage et l'expression de la tendance permettent une représentation simplifiée de la série de données de manière à suivre la croissance ou la décroissance de la grandeur. Par la méthode des moindres carrés, on peut ajuster une droite à l'ensemble des observations. La droite de tendance est déterminée comme

TABLEAU I

	Expression	Coefficient
Droite de tendance	$Y' = Y - a (T - T \text{ médian})$ T médian = point médian Y moyenne de la variable	$r = \frac{\Sigma ty}{\Sigma t^2 \times \Sigma y^2}$ $a = \frac{\Sigma ty}{\Sigma t^2}$ t et y écart à la moyenne
Tests paramétriques		
Covariation tendancielle	$X_t = x_t - x$ $Y_t = y_t - y$ à $t = 1, 2, \dots, n$ x y moyennes arithmétiques de n	$i_t = \frac{c - d}{n}$ $r_{ct} = \frac{\Sigma X_t - Y_t}{\Sigma X_t^2 - Y_t^2}$ c = nombre de convergences d = nombre de discordances
Covariation différentielle	$\Delta x_t = x_{t+1} - x_t$ $\Delta y_t = y_{t+1} - y_t$	$i_d = \frac{c - d}{n}$ $r_{cd} = \frac{\Sigma \Delta x_t \times \Delta y_t}{\Sigma \Delta x_t^2 \times \Sigma \Delta y_t^2}$ c = nombre de couples de même signe d = nombre de couples de signe contraire
Tests non paramétriques		
Kendall	$\tau = \frac{2S}{n(n-1)}$ avec $-1 < \tau < +1$ n = nombre de paires de valeurs S = somme des différences en séries	$Z \text{ signification} = \frac{S - 1}{\sigma}$ pour $n > 10$ $Z \text{ avec } \sigma = \frac{1}{48} n(n-1)(2n+5)$ Corrélation significative à 5 % si $Z > 1,96$ à 1 % si $Z > 2,58$

la droite de régression des valeurs de la variable par rapport au temps (Tab. I). Le coefficient r traduit la qualité de l'ajustement à la droite de tendance.

Dans la comparaison des séries, on dispose :

— de tests paramétriques :

- la covariation tendancielle, comparaison des mouvements de tendance sur une longue durée (Tab. I),
- la covariation différentielle indique la liaison indépendamment du mouvement de longue durée,
- les corrélations avec retard, par décalage des courbes dans le temps, permettent de déceler des liaisons possibles dans des oscillations cycliques. Sur le plan graphique, les points successifs des deux variables font apparaître un enroulement de la courbe;

— de tests non paramétriques. On opère un classement de la variable par ordre de préférence et les valeurs correspondantes de la deuxième variable. Un taux (ρ de Spearman, τ de Kendall) tient compte des nombres de concordances et discordances intervenant lors du classement.

I.2. RÉSULTATS.

I.2.1. *Les sédiments superficiels du biotope lagunaire réagissent simultanément à des ruptures d'équilibre.*

— La comparaison des distributions du carbone CLP par le test de Kendall indique, à 1 % près, d'excellentes corrélations pour des stations éloignées les unes des autres (Tab. II a).

La corrélation est significative pour PV-D₁, PV-C₁, PV-B₁ et C₁-D₁ ($z > 2,58$). Elle l'est moins pour B₁-D₁ et B₁-C₁ ($z = 1,45$ et $1,74$ respectivement).

Nous retrouvons une corrélation très significative au niveau des tests paramétriques de covariation tendancielle (i_t et r_{ct} Tab. II b). Par contre, les indices de covariation différentielle sont faiblement positifs ou négatifs.

Sans vouloir rechercher une explication dépassant l'objet de la mesure, ces résultats suggèrent que les apports organiques au niveau des dépôts lagunaires surviennent à la même période de l'année (i_t , r_{ct} significatifs) pour l'ensemble du complexe lagunaire. Dans l'analyse détaillée de la ligne de tendance (i_d et r_{cd} peu significatifs), les distributions des stations C et D se détachent de celle de B.

Dans le temps, nous observons donc un décalage dans l'enrichissement de matière organique à l'interface eau-sédiment de ces stations qui appartiennent aux deux grandes zones d'influence phanérogamique déjà signalées.

TABLEAU II

Comparaisons des fluctuations temporelles de certains paramètres bio-géochimiques pour quelques sédiments superficiels (A, B, C, D, PV) et profonds (A₂, B₂, C₂, D₂). a : comparaison des distributions du carbone lié et particulaire par le taux de Kendall; b : indices de covariations tendancielle et différentielle obtenus pour le carbone lié et particulaire de quelques stations lagunaires; c : taux de Kendall concernant la comparaison des distributions des monosulfures; d : comparaison des indices de sulfatoréduction et de répartition des monosulfures dans le temps par le taux de Kendall.

a

τ	D ₁	C ₁	B ₁	P _V	τ	D ₂	C ₂	B ₂
D ₁	1	+0,394	+0,181	+0,431	D ₂	1	+0,072	+0,297
C ₁	-	1	+0,226	+0,333	C ₂	-	1	+0,113
B ₁	-	-	1	+0,314	B ₂	-	-	1
P _V	-	-	-	1				

b

Entre B ₁ et C ₁	it = 0,320 id = 0,250	r _{ct} = $\frac{0,513}{1,730} = 0,296$	r _{cd} = $\frac{0,305}{2,572} = 0,118$
Entre B ₁ et D ₁	it = 0,292 id = 0,181	r _{ct} = $\frac{0,806}{3,113} = 0,259$	r _{cd} = $\frac{0,018}{3,612} = 0,005$
Entre C ₁ et D ₁	it = 0,583 id = 0,454	r _{ct} = $\frac{0,926}{1,620} = 0,572$	r _{cd} = $\frac{1,234}{3,276} = 0,377$

c

τ	D ₁	C ₁	A ₁	B ₁	τ	D ₂	C ₂	A ₂	B ₂
D ₁	1	-0,036	+0,478	+0,033	D ₂	1	+0,366	+0,181	+0,148
C ₁	-	1	+0,178	+0,286	C ₂	-	1	+0,163	+0,023
A ₁	-	-	1	+0,280	A ₂	-	-	1	+0,397
B ₁	-	-	-	1	B ₂	-	-	-	1

d

Distribution monosulfures	«Indices de sulfatoréduction»								
	τ	D ₁	C ₁	A ₁	B ₁	D ₂	C ₂	A ₂	B ₂
		+0,362	+0,353	+0,087	+0,386	+0,329	+0,463	-0,083	+0,276

— Pour le soufre nous constatons une bonne corrélation sur l'ensemble des stations (niveaux superficiels) (Tab. II c). La similitude des distributions est plus forte pour A et D, stations riches en monosulfures. Pour les niveaux profonds c'est entre C₂ et D₂ d'une part et A₂ et B₂ d'autre part que nous obtenons les meilleurs résultats.

Par ailleurs, les pics des indices de sulfatoréduction (CAHET, 1970), surviennent aux mêmes périodes pour la plupart des sédiments superficiels lagunaires.

A cet égard, nous observons très fréquemment une correspondance étroite entre l'évolution de l'indice et les enrichissements en monosulfures dans les dépôts lagunaires. Elle est particulièrement nette pour les niveaux superficiels (Tab. II d).

Sur l'ensemble des stations, seule la station A aux 2 niveaux ne présente pas de corrélations évidentes.

I.2.2. *Par l'emploi du test de lissage*, nous pouvons noter les périodes d'enrichissement ou d'appauvrissement antécédentes ou consécutives aux phénomènes biologiques.

— Nous constatons, par l'examen dans le temps du carbone lié et particulaire des sédiments superficiels, un enrichissement général en automne que nous retrouvons dans l'expression des droites de tendance (exemple de calcul dans le tableau III) d'après les données de CAHET et GADEL (1976).

L'expression r qui traduit la qualité de l'ajustement à la droite de tendance est respectivement de $-0,081$, $-0,191$ et $-0,186$ pour C₁, B₁ et D₁; l'ajustement est donc moins bon pour la station C₁.

Les coefficients a des droites sont de $-0,002$, $+0,009$ et $-0,008$ pour C₁, B₁, D₁.

L'étude ayant commencé au début de l'été, l'expression négative du coefficient angulaire indique bien un enrichissement estivo-automnal par rapport à la période hiver-printemps.

Pour les sédiments de la baie de Port-Vendres le coefficient $a_{PV} = 88,90/922 = +0,031$ est beaucoup plus fort que pour les stations lagunaires. L'étude ayant commencé en mars, le caractère positif de la pente indique à nouveau un enrichissement estivo-automnal.

Cette augmentation est en correspondance avec le catabolisme de cette saison. Une rupture biologique faisant suite à un changement climatique détermine une accumulation continue de matière particulaire au niveau des dépôts. Les apports terrigènes viennent compléter ceux de l'eau surnageante.

— Ce matériel disparaît rapidement durant la période hiver-

TABLEAU III

Calculs des équations de droite de tendance, des indices de covariations tendancielle et différentielle pour le carbone lié et particulier (stations B et C₁).

T	Y _{B₁}		Y _{C₁}		y _{B₁}		y _{C₁}		Δy _{B₁}		Δy _{C₁}		Δy _{B₁} ²		Δy _{C₁} ²		t ₂	y _{B₁} ²	y _{C₁} ²	Δy _{B₁} x Δy _{C₁}		ty _{B₁}		ty _{C₁}		y _{B₁} x y _{C₁}	
	Ȳ = 1,25	Ȳ = 1,37	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-				+	-	+	-	+	-	+	-
- 12	1,58	1,47	0,33	0,10	0,12		0,55	0,0144	0,3025	144	0,1089	0,0100	0,066	3,96	1,20	0,033											
- 11	1,70	0,92	0,45	0,45	0,36	0,60	0,1296	0,3600	121	0,2025	0,2025	0,216	4,95	1,50	0,202												
- 10	1,34	1,52	0,09	0,15	0,13	0,01	0,0169	0,0001	100	0,0081	0,0225	0,001	0,90	0,013	0,008												
- 9	1,21	1,51	0,06	0,14	0,03	0,41	0,0009	0,1681	81	0,0036	0,0196	0,012	0,54	1,26	0,008												
- 8	1,18	1,10	0,07	0,27	0,06	0,66	0,0036	0,4356	64	0,0049	0,0729	0,040	0,56	2,16	0,019												
- 7	1,24	1,76	0,01	0,39	0,20	0,20	0,0400	0,0400	49	0,0001	0,1521	0,040	0,07	2,73	0,004												
- 6	1,04	1,56	0,21	0,19	0,96	0,17	0,9216	0,0289	36	0,0441	0,0361	0,163	1,26	1,14	0,040												
- 5	2,00	1,39	0,75	0,02	0,10	0,18	0,0100	0,0324	25	0,5625	0,0004	0,018	3,75	0,10	0,015												
- 4	1,90	1,57	0,65	0,20	0,06	0,04	0,0036	0,0016	16	0,4225	0,0400	0,002	2,60	0,80	0,130												
- 3	1,84	1,61	0,59	0,24	0,86	0,29	0,7396	0,0841	9	0,3481	0,0576	0,249	1,77	0,72	0,142												
- 2	0,98	1,32	0,23	0,05	0,33	0,27	0,1089	0,0729	4	0,0529	0,0025	0,089	0,46	0,10	0,011												
- 1	0,65	1,05	0,60	0,32	0,25	0,06	0,0625	0,0036	1	0,3600	0,0024	0,015	0,60	0,32	0,192												
0	0,90	1,11	0,35	0,26	0,30	0,15	0,0900	0,0225	0	0,1225	0,0676	0,0	0,045	0	0,091												
1	0,60	1,26	0,65	0,11	0,30	0,11	0,0900	0,0121	1	0,4225	0,0121	0,033	0,65	0,11	0,071												
2	0,90	1,15	0,35	0,12	0,01	0,19	0,0001	0,0361	4	0,1225	0,0144	0,002	0,70	0,24	0,042												
3	0,91	1,34	0,34	0,03	0,19	0,26	0,0361	0,0676	9	0,1156	0,0009	0,049	1,02	0,09	0,010												
4	1,10	1,60	0,15	0,23	0,15	0,03	0,0225	0,0009	16	0,1225	0,0529	0,004	0,60	0,92	0,034												
5	1,25	1,63	0	0,26	0,11	0,23	0,0121	0,0529	25	0	0,0676	0,025	0	1,30	0												
6	1,14	1,40	0,11	0,03	0,06	0,26	0,0036	0,0676	36	0,0121	0,0009	0,016	0,66	0,18	0,003												
7	1,20	1,14	0,05	0,23	0,25	0,10	0,0625	0,0100	49	0,0025	0,0529	0,025	0,35	1,61	0,011												
8	1,45	1,24	0,20	0,13	0,20	0,34	0,0400	0,1156	64	0,0400	0,0169	0,068	1,60	1,04	0,026												
9	1,65	1,58	0,40	0,21	0,09	0,73	0,5329	0,0900	81	0,1600	0,0441	0,219	3,60	1,89	0,084												
10	0,92	1,28	0,33	0,09	0,34	0,18	0,1156	0,0324	100	0,1089	0,0081	0,061	3,30	0,90	0,031												
11	1,26	1,46	0,01	0,09	0,27	0,28	0,0729	0,0784	121	0,0001	0,0081	0,076	0,11	0,99	0,001												
12	1,53	1,18	0,28	0,19	-	-	-	-	144	0,0784	0,0361	-	3,36	2,28	0,053												
							3,1299	2,1159	1300	3,3258	0,8108	0,874	0,569	12,16	25,21	12,81	15,72	0,883	0,370								
							$\bar{\Delta y}_{B_1} = -0,05$	$\bar{\Delta y}_{C_1} = -0,29$		$\sigma = 1,823$	$\sigma = 0,949$			$\Sigma ty_{B_1} = -13,05$	$\Sigma ty_{C_1} = -2,91$												

nale : la chute brutale des teneurs du carbone lié et particulaire aux niveaux C_1 et B_1 en témoignent (Tab. III — 6^e colonne $\Delta y_{B_1} = 0,96$ et 7^e colonne $\Delta y_{C_1} = 0,66$). En outre, certaines observations (MERCIER, comm. orale) rendent compte du départ massif de composés gazeux hors du sédiment en hiver. La récupération des gaz émis a permis de constater l'absence d' H_2S mais la présence de gaz inflammables (CH_4 , H_2). La minéralisation hivernale semble donc énergétique.

Au printemps, nous observons une légère accumulation du carbone lié et particulaire (st. B, D, PV en surface, CAHET et GADEL, 1976). Elle correspond peut-être aux déchets résultant de l'installation de la faune larvaire sur les sédiments, ou bien à la disparition d'espèces hivernales. Cet apport printanier est responsable des faibles pentes des équations des droites de tendance : il contrebalance sur l'ensemble de l'année l'apport automnal et explique les faibles valeurs des coefficients a pour les dépôts lagunaires.

— Une autre observation de caractère saisonnier concerne les variations $\Delta_{t+1} - \Delta_t$ du CLP (Tab. III). On aurait pu logiquement penser que l'effet thermique ait une influence sur la vitesse de disparition du matériel organique lié et particulaire. D'après les valeurs enregistrées, il n'en est rien; les Δy_{C_1} , Δy_{B_1} , positifs ou négatifs, sont répartis également sur l'année. La flore dégradatrice semble très efficace en automne-hiver et l'effet tampon du sédiment sur les écarts de température (CAHET, 1970) contribue à son action.

1.2.3. *L'évolution dans le temps de la variable permet d'en retirer les limites d'accumulation par les écarts enregistrés.*

Ainsi l'accumulation de matière organique n'est jamais intempestive : un retour à un équilibre métastable est généralement obtenu.

— Les écarts maxima-minima en carbone CLP atteignent 1 à 1,5 % C ce qui correspond à 2-3 % de matière organique. Cette valeur témoigne de l'ampleur des mouvements de matière. Notons ici que l'épuisement en CLP n'est pas total; il atteint une valeur minimale caractéristique de chaque dépôt, des quantités appréciables restant immobilisées. On peut supposer qu'une grande partie du stock restant est peu disponible biochimiquement. Nous soulevons ici l'idée encore imprécise mais utile de « réserve en carbone organique » d'un système.

Nous avons constaté que la communauté hétérotrophe du sédiment entame (station B_1 en hiver CAHET et GADEL, 1976) fortement le stock organique carboné.

Comme approche d'estimation de cette réserve, signalons un facteur couramment utilisé en recherche pétrolière : le rapport CR/CT.

La différence CT (carbone organique total sur sédiment décarbonaté et débituminé) - CR (carbone résiduel après traitement sous gaz inerte à 800 °C) correspond au matériel organique volatilisable dans des conditions précises, véritable réserve organique dont une partie est disponible biochimiquement.

Par opposition, le carbone résiduel correspond à un matériel inutilisable étant donné son caractère évolué (expl. charbon, lignite... GADEL, 1974). Or, nous possédons quelques valeurs relatives aux sédiments récents; les valeurs des rapports CR/CT sont généralement homogènes (0,57 pour D₁, 0,58 pour D₂, 0,62 pour PV, 0,62 pour 27). La part du carbone résiduel est donc sensiblement la même pour ces dépôts et la réserve organique d'utilisation biochimique est très réduite pour les stations les plus appauvries en CLP (zone infralittorale, station 27).

Cette notion mérite d'être approfondie, assistée ou complétée par des techniques thermogravimétriques.

— Nous pouvons faire la même remarque pour les fractions « acides organiques » des dépôts (CAHET, 1974 a).

En lagune on observe un enrichissement en matières grasses durant l'automne-hiver et un épuisement progressif jusqu'en été. En mer également mais l'épuisement y est beaucoup plus rapide.

Les fractions fortement liées à la matrice minérale atteignent comme le CLP une valeur minimale pour chaque dépôt.

— Les limites d'accumulation concernent également le taux des monosulfures qui ne dépassent jamais en surface une concentration compatible avec l'équilibre thermodynamique du milieu.

Nous n'avons pas décelé plus de 5,7 mg S./mono./g vase sèche (V.S.) pour la station D la plus riche en monosulfures, alors que nous avons trouvé des valeurs atteignant 22,5 mg S/g V.S. pour le soufre résiduel.

Ce n'est pas la station la plus efficace pour la réduction des sulfates qui renferme les taux maximums de soufre.

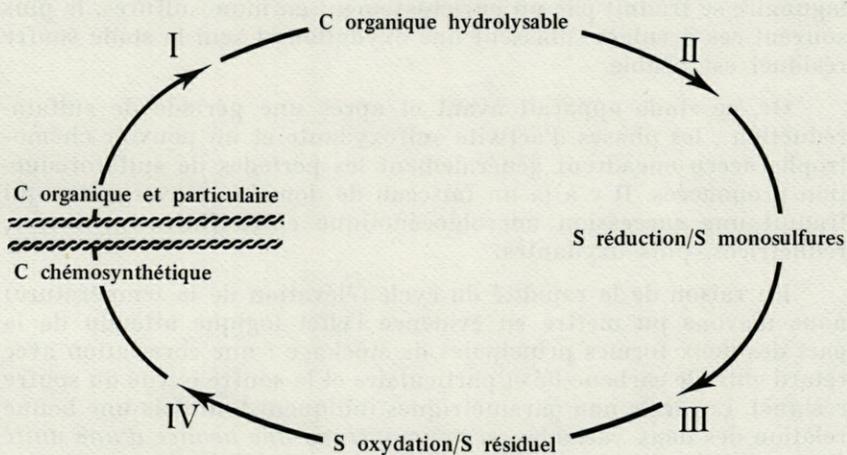
Comme explications préliminaires signalons la capacité du dépôt à conserver l'H₂S microbien par transformation et une perte difficilement estimable de cet H₂S pour l'eau surnageante puis l'atmosphère en systèmes peu profonds.

Cette perte a un rôle indéniable dans l'équilibre biochimique de la chemosphère et de la biosphère.

II. — SUCCESSION DANS LE TEMPS DES MOUVEMENTS
DU CARBONE ET DU SOUFRE :
NOTION DE TRANSFERT D'ÉNERGIE
EN MILIEU SÉDIMENTAIRE

Dans les écosystèmes méditerranéens envisagés, nous assistons non pas à une accumulation du matériel organique mais à son élimination régulière donc à une limitation de l'activité hétérotrophe du type sulfatoréducteur. Lorsque la vitesse de consommation dépasse l'apport, l'hétérotrophie est inhibée. Ces réactions en chaîne amènent une alternance entre les processus cataboliques et anaboliques, réducteurs et oxydants.

L'examen de ces successions dans le temps nous permet d'aboutir à la notion de transfert. Nous avons délimité plusieurs périodes de transfert carbone-soufre en dépôt lagunaire à partir des informations retirées de notre schéma de base :



Dans les sédiments où l'apport organique est moins prononcé, nous avons dû rechercher des indices aux divers échelons du schéma proposé.

Nous pouvons noter (Fig. 4) que logiquement les périodes de sulfatoréduction plus intenses viennent s'appuyer sur les mouvements de matière organique. Seule en hiver la dégradation n'est pas consécutive à un apport organique net, mais à une utilisation du stock carboné.

Au printemps et surtout en été, la durée de la manifestation sulfatoréductrice paraît très courte; certaines étapes sont mal représentées. C'est souvent le cas dans les sédiments marins au rapide processus de transfert. Certaines étapes disparaissent; un shunt s'opère pour trois raisons essentielles :

- la quantité de matière organique fournie faible (passage I-II peu visible);
- la vitesse de minéralisation rapide (rôle de la température);
- la capacité oxydante du système sédimentaire élevée (le passage III disparaît).

Ces différents motifs expliquent les réponses variables observées. Ainsi, dans les sédiments marins profonds, les transferts I, II, III sont shuntés. L'apport organique, s'il a lieu, est insuffisant pour être visible : nous observons un transfert direct C. org. hydr. → S. oxyd. (net pour 27). C'est donc au niveau du carbone organique hydrolysable que nous retrouvons trace de la dégradation du matériel organique. Très rapidement, toutefois, nous observons un retour à l'équilibre (CAHET et GADEL, 1976). Cette remarque concerne également le shunt CLP - soufre résiduel dans certains sédiments superficiels lagunaires au printemps et en été.

Enfin, si la réponse des sulfatoréducteurs pour la station lagunaire se traduit par un enrichissement en monosulfures, le plus souvent ces derniers subissent une oxydation et seul le stade soufre résiduel est visible.

Or, ce stade apparaît avant et après une période de sulfatoréduction ; les phases d'activité sulfoxydante et un pouvoir chémo-trophe accru encadrent généralement les périodes de sulfatoréduction prononcées. Il y a là un faisceau de données convergentes qui traduit une succession microbiocénotique entre flores oxydantes, réductrices, puis oxydantes.

En raison de la rapidité du cycle (élévation de la température) nous n'avons pu mettre en évidence l'effet logique attendu de la part des deux formes principales de stockage : une corrélation avec retard entre le carbone lié et particulaire et le soufre oxydé du soufre résiduel. Les tests non paramétriques indiquent toutefois une bonne relation des deux variables, *si nous opérons une avance d'une unité de temps* sur la variable en retard en période automnale. Par contre, lorsque la température de l'écosystème s'élève, la correspondance semble étroite entre les deux variables.

Nous pouvons dénombrer un minimum de 6 séquences (3 en été, 1 en automne, 1 en hiver, 1 au printemps) entre la dégradation du matériel organique, la sulfatoréduction et la reprise de l'énergie minérale (chimiosynthèse). Ce nombre déjà en diminution pour PV s'abaisse fortement pour les sédiments marins plus profonds (st. 18 et 27).

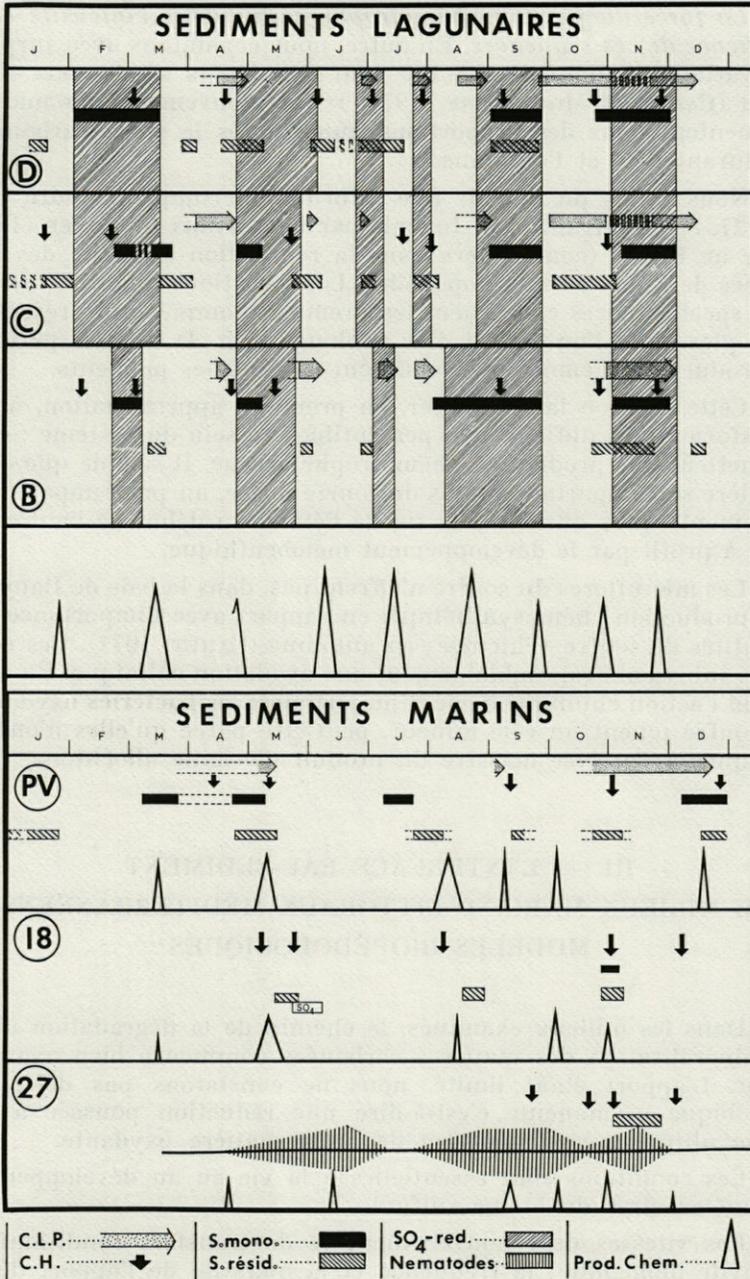


FIG. 4. — Tableau récapitulatif du transfert carbone-soufre en milieu sédimentaire.

La force du pouvoir chémotrophe réside dans l'intensité et la fréquence de ces séquences. En outre, nous constatons avec surprise des variations allant de 1 à 100 pour des dépôts situés sous 40 m d'eau (CAHET et MGUNEIMNE, 1976) : des mouvements de matière augmentent dans des proportions importantes le stock carboné et ce, durant l'été et l'automne.

Nous avons pu obtenir une information complémentaire (station 27, étage infralittoral) fournie par les travaux de SOYER (1971) et de DE BOVÉE (comm. pers.) sur la répartition annuelle des biomasses de Nématodes et Copépodes. Les variations quantitatives les plus spectaculaires concernent les premiers nommés qui présentent trois pics, dont l'un estival, très prolongé (Fig. 4). Or, les périodes de production chémotrophe se situent aux mêmes moments.

Cette relation laisse penser, en première approximation, à des transformations difficilement perceptibles au sein du système ; elles permettent une production chémotrophe accrue. Il semble que cette dernière soit importante, mais de courte durée, au printemps (st. 18 également), plus durable à la fin de l'été et au début de l'automne, mise à profit par le développement méiobenthique.

Les microflores du soufre n'offrent pas, dans la baie de Banyuls, une production chémosynthétique en rapport avec l'importance des quantités de soufre véhiculées en automne (CAHET, 1971). Ces composés subissent vraisemblablement une oxydation chimique. En cette saison l'action chimique devient majoritaire ; les bactéries oxydantes du soufre jouent un rôle mineur, peut-être parce qu'elles n'ont pu s'adapter à l'arrivée massive du produit d'origine allochtone.

III. — L'INTERFACE EAU-SÉDIMENT DE MILIEUX MARGINO-LITTORAUX MÉDITERRANÉENS : MODÈLES BIOPÉDOLOGIQUES

Dans les milieux examinés, le chemin de la dégradation et de la minéralisation des matières carbonées commence bien avant le dépôt. L'apport étant limité, nous ne constatons pas de phase saprobique permanente c'est-à-dire une réduction poussée à son terme ultime avec disparition de toute matière oxydante.

Ces conditions sont essentielles à la vie ou au développement des métazoaires du biome sulfuré.

Les vitesses de renouvellement et de transfert conditionnent l'activité biologique ; la fréquence et la quantité de l'apport déterminent l'évolution du système « deposit feeding ».

Toute diminution brutale de nourriture induit un stress au sein de la communauté hétérotrophe. Il faut donc pour assurer la maintenance de la faune des apports réguliers de l'eau surnageante : nous le constatons pour la plupart des stations lagunaires ou la baie de Port-Vendres.

Or, l'activité hétérotrophe du dépôt consomme (avec perte) des quantités élevées d'énergie liée au carbone.

En outre, en respiration anaérobie (cas des sulfatoréducteurs) il faut beaucoup plus de substrats organiques qu'en respiration aérobie : 180 g d'acide lactique sont nécessaires pour élaborer 34 g d' H_2S .

En contre-partie, les microflores sulfatoréductrices permettent au système une conservation de l'énergie sous forme d' H_2S . Il y a donc là un double jeu dont le dessein est de conserver le plus longtemps possible l'énergie du système et d'entretenir ainsi la faune interstitielle.

Les différences essentielles observées entre les dépôts résident dans :

- la fréquence et l'intensité de l'apport;
- l'efficacité et la durée du transfert;
- l'intégralité des maillons de la chaîne de transferts;
- le nombre des cycles apport-minéralisation.

Les conditions les plus favorables sont rencontrées dans la lagune de Bages-Sigean où sont réunies toutes les possibilités d'une vie active, équilibrée, véritable mosaïque de caractères juvéniles et mûrs : instabilité, « feedback control », symbiose, conservation nutritive, augmentation de l'information...

On sait que chaque écosystème évolue d'un stade jeune vers un stade mûre avec une augmentation de la biomasse, une élévation de la diversité spécifique, une baisse de l'entropie.

Au niveau benthique, les systèmes à marée sont maintenus à un stade jeune et fertile. Ce stade est entretenu par un recyclage rapide des aliments fournis par les marées.

Nous avons retrouvé ce stade intermédiaire avec la lagune de Bages-Sigean où des perturbations physiques sont imposées à la manière des estuaires à marée. Citons :

- apports continentaux brusques et importants;
- mouvements d'eaux à caractère oxydant provoqués par des vents fréquents et diversifiés.

Il en résulte des biomasses animales et végétales très élevées (fin printemps, été) dont le flux énergétique passant dans le biome sulfuré est un des agents moteurs.

Les perturbations mentionnées aident à la diminution de l'apport organique à la surface des dépôts et à l'intensité modérée des réactions ultérieures au sein des sédiments.

Un certain nombre d'équilibres dynamiques tendent à restaurer la bonne marche du système si elle est perturbée et non à conduire à une nécrose du milieu.

En effet, une demande en oxygène accrue pour détruire le matériel organique provoquerait une diminution du stock d'O₂ dans l'eau sur-nageante. Contrairement à ce qui est observé dans d'autres lagunes méditerranéennes (SCHACHTER et coll., 1953) nous n'avons jamais observé d'hécatombes piscicoles dues à une absence totale d'oxygène (CAHET, 1965). Dans certains cas l'apparition de maladies épizootiques, dans d'autres l'action double d'un abaissement en O₂ et d'une élévation en carbone organique des eaux semblent à l'origine de certaines mortalités localisées et temporaires.

Si on effectue une intégration dans le temps des fluctuations du carbone lié et particulaire mobile (CAHET et GADEL, 1976), on constate que les valeurs du flux sont voisines pour la plupart des stations lagunaires.

Considérant ensuite les biomasses du couvert végétal, les valeurs sont doublées pour les stations lagunaires à *Potamogetum-Ruppia* (C et D) par opposition aux stations à *Zostera nana* (B). A flux égal, une plus grande quantité de matériel végétal disparaît dans les stations C et D avant son intégration au dépôt. Ces premiers résultats indiquent qu'une grande partie du carbone organique se trouve recyclée au profit de la faune des fonds C et D dont les biomasses animales sont nettement plus fortes qu'en B.

D'autre part, en retardant la fuite des réserves énergétiques par le stade « soufre réduit », le microbenthos de l'interface eau-sédiment offre une production chémosynthétique identique à celle issue de la photosynthèse.

Dans le cas de la lagune de Bages-Sigean, le rendement entre énergie morte et énergie de récupération semble satisfaisant (modèle I, Fig. 5).

Le dépôt de la baie de Port-Vendres ressemble en de nombreux points aux dépôts lagunaires :

- par la fréquence et l'intensité de l'apport;
- par le nombre des cycles apport-minéralisation.

Le flux de carbone lié et particulaire plus fort dans l'ensemble de l'année indique une dégradation primaire (passage grosses molécules - petites molécules) efficace mais les maillons terminaux paraissent déficients. L'appauvrissement fréquent en soufre résiduel et le degré de sulfoxydation faible (CAHET, 1975) indiquent que ces sédiments conservent mal l'énergie liée au soufre. La production chémotrophe est basse (80 g C/m²/an contre 380 en lagune).

Le rendement de récupération énergétique est donc déficieux, la biomasse benthique faible (modèle II, Fig. 5).

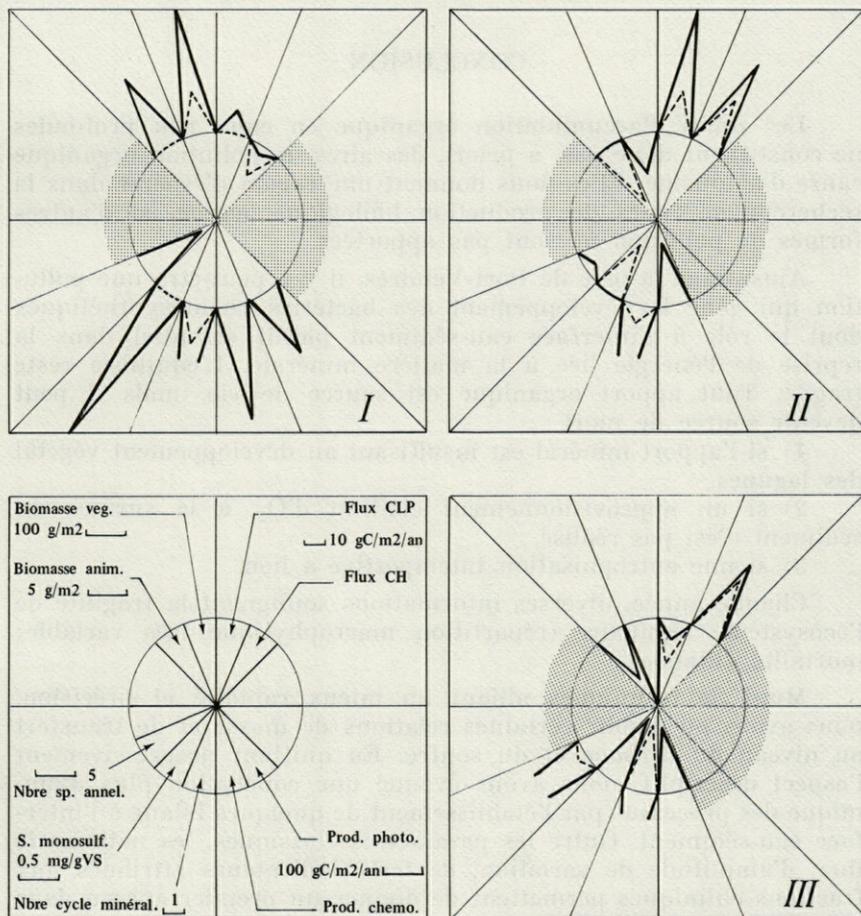


FIG. 5. — Types biopédologiques sédimentaires obtenus à partir des paramètres biologiques et biochimiques examinés.

Dans les zones plus profondes (Baie de Banyuls) la production faible et la minéralisation intense dans les eaux entraînent une certaine stabilité dans l'action biologique.

Devant cette insuffisance d'apport organique à la surface des sédiments le flux du carbone lié et particulaire est faible mais le flux du carbone hydrolysable plus élevé.

La minéralisation est donc efficace, elle conduit à une bonne production chémotrophe vis-à-vis de l'apport initial. Le rendement semble très satisfaisant (modèle III, Fig. 5).

CONCLUSION

Les zones d'accumulation organique en eaux peu profondes ne constituent donc pas, à priori, des aires de pollution organique cause d'abiotisme. Elles nous donnent une raison d'espérer dans la recherche de zones de production biologique accrue, si d'autres formes de pollution ne sont pas apportées.

Ainsi dans la baie de Port-Vendres, il y a peut-être une pollution qui gêne le développement des bactéries chémosynthétiques dont le rôle à l'interface eau-sédiment paraît essentiel dans la reprise de l'énergie liée à la matière minérale. L'équilibre reste fragile. Tout apport organique est source de vie, mais il peut devenir source de mort :

- 1) si l'apport minéral est insuffisant au développement végétal des lagunes,
- 2) si un approvisionnement continu d'O₂, à la surface du sédiment n'est pas réalisé,
- 3) si une eutrophisation intempestive a lieu.

Chaque année, diverses informations soulignent la fragilité de l'écosystème lagunaire (répartition macrophytique très variable; mortalité animale).

Muni de techniques alliant au mieux rapidité et précision, nous avons pu établir certaines relations de masse et de transfert au niveau du carbone et du soufre. En quittant progressivement l'aspect descriptif, nous avons évoqué une conception plus dynamique des processus par l'établissement de quelques bilans à l'interface eau-sédiment. Outre les paramètres classiques, les notions de flux, d'amplitude de variation, de tests indicateurs attribués aux fractions chimiques permettent de donner un premier aperçu dans la définition de systèmes sédimentaires en pédobiologie marine.

Il est important pour la survie du « deposit system » de connaître le temps de résidence de la matière organique.

L'étape ultérieure sera celle des expériences ou tests menés à court et moyen terme afin d'estimer la vitesse de recyclage de la matière organique et la capacité de mise en réserve organique du dépôt.

RÉSUMÉ

Un bilan est présenté concernant les transferts de matière et d'énergie à l'interface eau-sédiment d'une zone margino-littorale (Golfe du Lion - Méditerranée N.O.).

Après la recherche de paramètres indicateurs des mouvements de matière, plusieurs informations ont été recueillies par utilisation des tests statistiques en séries chronologiques : comparaison de sédiments entre eux, situation temporelle des ruptures d'équilibre, limites dans l'accumulation des composés chimiques ou dans l'action biologique.

L'examen de certains processus de transfert énergétique à la surface des dépôts nous a permis d'aborder la notion de rendement entre la quantité de matière organique apportée à un dépôt (étape initiale) et la production chémosynthétique (une des étapes finales). Ces divers aspects constituent une ouverture sur la définition de modèles biopédologiques en écosystème benthique.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Umsatz von Material und Energie an der Grenzfläche zwischen Wasser und Sediment im Küstensaum des Mittelmeers (Golfe du Lion) wird in Form einer Bilanz dargestellt.

Nach der Untersuchung von Parametern, die Materialbewegungen anzeigen, konnten durch Anwendung statistischer Methoden in chronologischen Serien Angaben zu folgenden Problemen gewonnen werden: Vergleich der Sedimente untereinander, zeitliche Lage von Unterbrechungen des Gleichgewichts, Grenzen der Anreicherung mit chemischen Bestandteilen oder der biologischen Einwirkung.

Die Untersuchung bestimmter Prozesse des Energieumsatzes an der Oberfläche der Ablagerungen erlaubt uns, den Begriff des Ertrags aus Zufuhr organischen Materials im Sediment (erste Etappe) und chemosynthetischer Produktion (eine der letzten Etappen) genauer zu fassen. Diese verschiedenen Aspekte sind für die Definition biopedologischer Modelle des benthischen Oekosystems von Bedeutung.

BIBLIOGRAPHIE

- BRONKOW, W.W., 1969. The distribution of non conservative solutes related to the decomposition of organic material in anoxic marine basins. *Diss. Abstr.*, 30, (6) : 2829-2830.
- CAHET G., 1965. Contribution à l'étude des eaux et des sédiments de Bages-Sigean (Aude). III. Réduction des composés soufrés. *Vie Milieu*, 16 (2 B) : 917-981.

- CAHET, G., 1970. Aspects chémotrophiques 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. *Vie Milieu*, **22** (1 B) : 39-60.
- CAHET, G., 1974 a. Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Cas des sulfatoréducteurs. I. Les acides organiques, distribution. *Vie Milieu*, **24** (2 B) : 235-256.
- CAHET, G., 1974 b. Evolution de la matière organique à l'interface eau-sédiment de milieux margino-littoraux méditerranéens (Golfe du Lion). *Thèse Doct. Etat Fac. Sci., Paris*, 136 p.
- CAHET, G., 1975 a. Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Cas des sulfatoréducteurs. II. Relations syntrophiques avec diverses microflores. *Vie Milieu*, **25** (1 B) : 49-66.
- CAHET, G., 1975 b. Processus d'oxydation du soufre dans quelques sédiments du Golfe du Lion. Conséquences biogéochimiques. *Vie Milieu*, **25** (2 B) : 205-230.
- CAHET, G. & F. GADEL, 1973. Acides organiques dans des sédiments lagunaires et marins : variations en fonction du temps et de la profondeur d'enfouissement. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer. Méditerr.*, **21** (11) : 821-825.
- CAHET, G. & F. GADEL, 1976. Bilan du carbone dans des sédiments lagunaires et marins méditerranéens : effets des processus biologiques saisonniers et diagénétiques. *Archiv. Hydrobiol.*, **77** (1) : 109-138.
- CAHET, G. & N. MOUNEIMNE, 1976. Production carbonée microbenthique en sédiments margino-littoraux (Golfe du Lion). *Annls Inst. océanogr. Monaco*.
- DEUSER, W.G., 1971. Organic carbon budget of the Black Sea. *Deep Sea Res.*, **18** : 995-1004.
- GADEL, F., 1974. La matière organique et la sédimentation récente dans le golfe du Lion : distribution, nature et évolution. *Thèse Doct. Etat, Univ. Paris*.
- GENOVÈSE, S., 1963. Données sur les conditions physico-chimiques de l'étang du Faro. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer. Méditerr.*, **17** (3) : 775-778.
- GRANDORI, L., 1939. Studi sui lago di Caprolace. *Boll. Zool. agr. Bachic.*, **9** : 1-66.
- KAPLAN, I.R. & S.C. RITTENBERG, 1963. Basin sedimentation and diagenesis. The earth beneath the sea, history. *The sea*, **3** : 583-608. Hill ed., Wiley & Sons publ.
- MORTIMER, C.H., 1941. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.*, **29** : 280-329.
- MORTIMER, C.H., 1942. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.*, **30** : 147-201.
- ODUM, E.P., 1963. Ecology. Modern biology series, 152 pp. Holt, Rinehart & Winston Inc.

- RICHARDS, F.A., 1965. Anoxic basins and fjords. In : Chemical oceanography. 1 : 611-645. J.P. Riley & G. Skirrow ed., Academic Press.
- RICHARDS, F.A. J.D. CLINE, W.W. BROENKOW & L.P. ATKINSON, 1965. Some consequences of the decomposition of organic matter in Lake Nitinat, an anoxic fjord. *Limnol. Oceanogr.*, suppl. 10, R 185-5. 201.
- RICHARDS, F.A., J.J. ANDERSON & J.D. CLINE, 1971. Chemical and physical observations in Golfo Dulce, an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. *Limnol. Oceanogr.*, 16 (1) : 43-50.
- SCHACHTER, D., J.C. SENEZ & J. LEROUX-GILLERON, 1953. Note préliminaire sur la dystrophie d'un étang saumâtre méditerranéen : l'étang de l'Olivier. *Vie Milieu*, 4 (4) : 701-706.
- SOROKIN, Yu, I., 1964. On the primary production and bacterial activities in the black Sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 29 (1) : 41-60.
- SOYER, J., 1971. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. V. Densités et biomasses du méiobenthos. *Vie Milieu*, 22 (2 B) : 351-423.
- STUIVER, M., 1967. The sulfur cycle in lake waters during thermal stratification. *Geochim. cosmochim. Acta*, 31 (21) : 2151-2167.

Reçu le 10 mai 1976

**SUR QUELQUES *PROTOPERIDINIUM*
(DINOFLAGELLATA)
DU GOLFE DU LION**

par E. BALECH.

*Station Hydrobiologique du Puerto de Quequén
Prov. de Buenos Aires, Rep. Argentina*

ABSTRACT

Seven species of *Protoperidinium* were studied. *P. finitimum* n. sp. is a small species previously cited as *P. achromaticum*. The aspect of both species is very much alike but their cingular and sulcal plates greatly differ. *P. leonis* herein agrees well with DANGEARD's concept of this species but it somewhat disagrees with PAVILLARD's description. *P. ovatum symmetricum* DANGEARD is described here under the name *P. ovatum*. It agrees well with POUCHET's original description (1883) and may therefore be taken as the typical *ovatum*. *P. quarnerense* is another conflicting species; the specimens from Banyuls are Meta Penta; *P. quarnerense* of some other authors is a Meta Quadra of somewhat different form. The author contends that this penta-form agrees better with STEIN's figure (1883). *P. wisneri* is compared with the specimens studied by the author obtained in the Equatorial Atlantic. *P. mite* agrees well with the original description and its plates with those of *P. mite* from Argentina. The *P. diabolus* described in this paper is the same which PAVILLARD (1905) depicted under that heading and which the present author proposes to choose as representing CLEVE's species (1900).

This is the first tabular study of *Protoperidinium* of this region.

INTRODUCTION, MATÉRIEL ET MÉTHODES

J'ai reçu un échantillon de plancton en provenance de Banyuls-sur-Mer, envoyé par le Dr. J. NEVEUX. Je le remercie pour l'envoi de ce matériel. J'ai cru utile de donner une description détaillée de quelques espèces qui s'y trouvaient car, jusqu'à présent, aucune étude tabulaire complète d'espèces de Dinoflagellés du Golfe du Lion n'avait été publiée. Il existait, pourtant, les remarquables recherches de PAVILLARD (1916) qui ont néanmoins plus d'un demi-siècle, et plus tard, une courte contribution de DANGEARD (1927).

Les individus ici étudiés ont été isolés. Après les avoir dessinés et mesurés, je les ai disséqués à l'aide de l'hypochlorite pour pouvoir étudier toutes leurs plaques isolées. Pour les détails les plus fins, j'ai utilisé le contraste de phase sous objectif à immersion.

La nomenclature des plaques générales est celle couramment acceptée. Quant aux plaques sulcales, cingulaires et les mensurations, voir ma publication de 1974. Toutes les mesures sont en microns.

PROTOPERIDINIUM FINITIMUM n. sp.

(Fig. 1)

Taille moyenne à petite, de forme pentagonale, sans col ni cornes antapicales, avec une concavité antapicale très basse bordée par deux aiguillons courts. Espèce Ortho Hexa, cavozone et circulaire. En vue latérale, peu aplatie dorso-ventralement; plan cingulaire presque perpendiculaire à l'axe du corps.

Epithèque en général un peu plus basse que l'hypothèque, conique parfois avec une légère inflexion ou convexité des bords latéraux un peu en avant de la moitié. Plaque 1' asymétrique avec triangle antérieur plus court que le postérieur; l'angle latéral gauche est plus en arrière que le droit; côté postérieur gauche concave, tandis que le droit, plus long, est toujours un peu sigmoïde. 2^a du type hexa ou penta, le plus souvent hexa, parfois neutre à gauche, relativement large et basse. 4'' basse. 3' grande, pentagonale.

Dans l'hypothèque 1''' et 5''' triangulaires assez hautes et légèrement tronquées, pour s'articuler avec la S.p. 3''', variable: pratiquement symétrique à asymétrique de 1 : 1,7.

Cingulum concave sans décalage des extrémités. Ailes très étroites (environ 2 μ) avec des baguettes de soutien assez claire-

mées; les baguettes laissent parfois une petite frange basale hyaline anhiste. Plaques cingulaires ventrales presque aussi larges que les précingulaires 1" et 7". Les trois plaques cingulaires ont un réseau irrégulier formant en général trois rangées horizontales d'alvéoles, parfois quatre.

Sulcus long, profond, relativement étroit sur presque toute sa longueur. Plaque T assez large et de forme assez changeante en raison de ses courbures sur les axes longitudinal et transversal; marge externe irrégulièrement convexe; cette plaque peut avoir un réseau très fin.

S.a. un peu en S, courte, plus large en arrière; apophyse postérieure simple et courte dirigée à droite. S.d. du type II à col très bien marqué avec marge droite fortement concave; aile très étroite, assez haute; marge droite du corps convexe.

La S.s. est haute, relativement étroite, à bord interne bien concave et à renfort faible; épine antérieure longue et aiguë; pas d'épine postérieure. Angles du bord externe peu marqués. Bord antérieur presque horizontal avec un, parfois deux angles peu saillants. On observe sur cette plaque plusieurs pores formant parfois deux ou trois rangées longitudinales (dans un cas les pores de la même rangée étaient unis par des lignes extrêmement fines).

S.p. en forme de fer à cheval, assez plate, avec corps ou partie centrale haute. Branches relativement larges et peu différentes; sur la base de la droite un croc dirigé vers le plan sagittal et en arrière.

Les sulcales S.d. et S.p. sont couvertes par un réseau assez fort. Sculpture des plaques épi- et hypothécales formée par un réseau irrégulier avec des pores dans plusieurs des nœuds. Sur les antapicales on voit aussi des points en relief.

Dimensions : L 45-54. L.t. 47,5-57; trd. 40,5-49,5. Séparation des épines 9-13 (11-15). Dv (épaisseur) en général 2-4 moins que le Trd.

DISCUSSION

Cette espèce n'est pas facile à reconnaître à sa forme. Elle est, sans doute, le *P. achromaticum* cité à plusieurs reprises en provenance de la Méditerranée. La forme générale et la taille de ces deux espèces sont assez semblables. Mais il y a un détail écologique qui les sépare : tandis que l'espèce de LEVANDER (1902) provient d'eaux saumâtres ou presque douces, celle que je viens de décrire semble bien prospérer dans les eaux très salées de la Méditerranée. Je crois que l'espèce que j'ai décrite sous le nom de *Peridinium achromaticum* en 1963 est le véritable *P. achromaticum*; il a été

obtenu dans une marée saumâtre en très rares exemplaires à deux intercalaires seulement comme cité par OSTENFELD (1903). Donc, si on accepte que ces exemplaires d'Argentine sont bien placés dans l'espèce de LEVANDER (1902), on doit admettre que ceux de Banyuls appartiennent à une autre espèce, car leurs plaques cingulaires et toutes les sulcales sont bien différentes.

Je n'ai pu trouver aucune espèce dont la description s'accorde avec les thèques de Banyuls-sur-Mer que je viens de décrire sauf, comme déjà dit, *P. achromaticum*. Nous sommes donc obligés d'accepter qu'elles représentent une espèce nouvelle. Le nom *finitimum*, mot latin qui signifie voisin et semblable, fait allusion à sa forte ressemblance avec *P. achromaticum*.

Assez abondante dans cet échantillon.

PROTOPERIDINIUM LEONIS (Pavillard) Balech ?

(Fig. 2)

? *Peridinium leonis* Pavillard, 1916 : 32, Fig. 6.

? *Protoperidinium leonis* (Pav.) Balech, 1974 : 58.

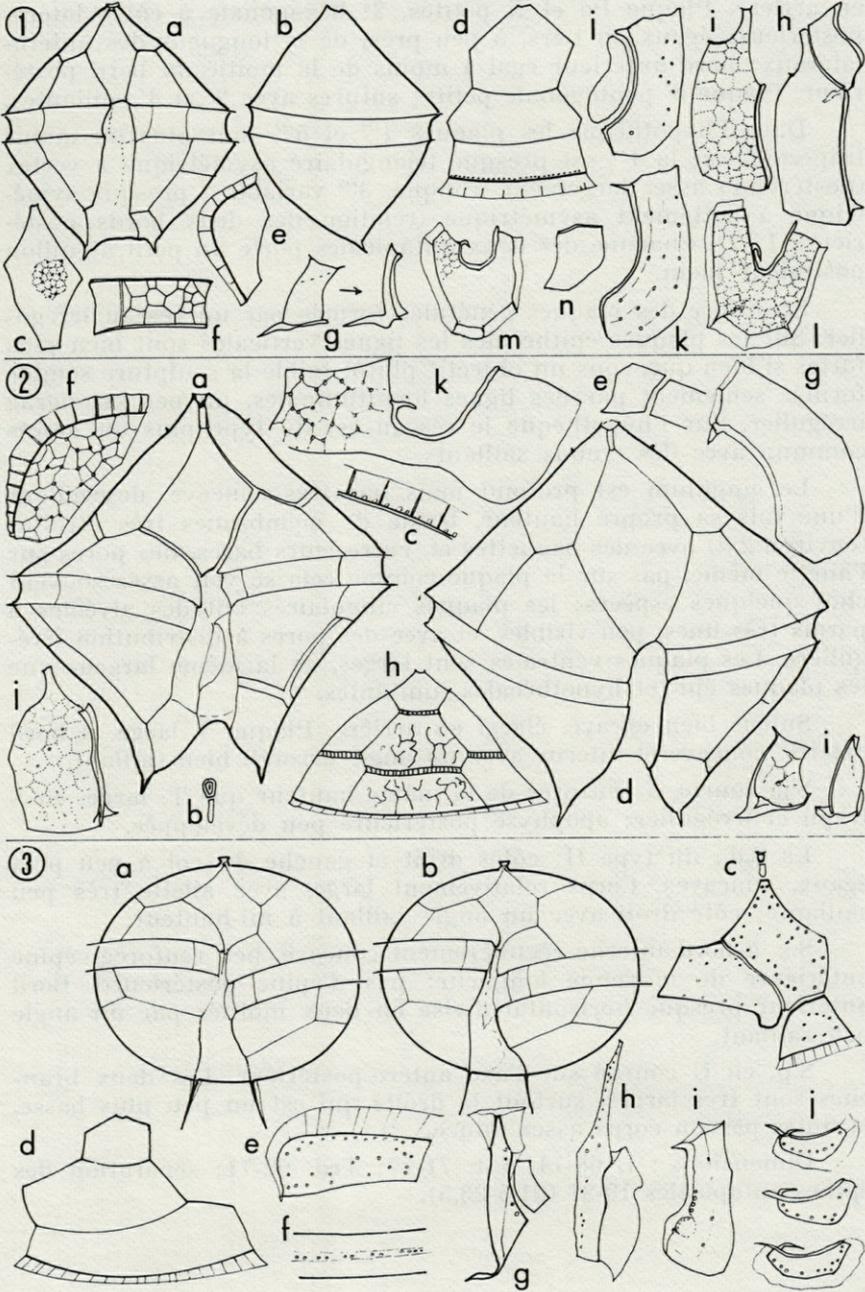
Autre espèce à peu près pentagonale sans col, Ortho Hexa mais bien plus grande, à cornes antapicales bien développées et à cingulum creux descendant. La vue de profil montre un aplatissement dorso-ventral assez fort et une inclinaison nette du cingulum sur l'axe antéro-postérieur.

L'aplatissement ventral immédiatement en avant du cingulum donne une fausse image de la forme des plaques épithécales ventrales (comparer Fig. a et d). Le triangle postérieur de 1' est à peu près 1,5 fois plus haut que l'antérieur et ses bords latéraux sont un peu sigmoïdes, surtout le gauche. L'angle postérieur de cette plaque est tronqué obliquement de gauche à droite et d'avant

FIG. 1. — *Protoperidinium finitimum*. A : vue ventrale; B : vue latérale droite; C : 1'; D : plaques épithécales dorsales; E : 1'''; F : C₁; G : S.a. en deux positions. H : S.a. et S.d.; I : une autre S.d.. J : S.m. et S.s.; K : une autre S.s.; L et M : deux S.p.; N : T (Fig. A et B : × 700).

FIG. 2. — *Protoperidinium leonis* ? A : vue ventrale; B : Po et X; C : détail de la membrane cingulaire; D : vue ventrale un peu oblique; E : T et extrémité de C₁; F : 1'''; G : S.s.; H : plaques épithécales dorsales; I : S.a. en deux positions; J : S.d.; K : S.p. (A, D, F et H × 700, les autres plus augmentées).

FIG. 3. — *Protoperidinium quarnerense*. A et B : deux exemplaires en vue ventrale; C : épithécales ventrales; D : épithécales dorsales; E : 1'''; F : détail de C₂; G : S.a. et T; H : S.d.; I : S.s.; J : trois S.p. (A et B × 700).



en arrière. Plaque Po et X petites. 2^a hexagonale à côtés latéro-postérieurs égaux au tiers, à peu près, de la longueur des antéro-latéraux; bord antérieur égal à moins de la moitié du bord postérieur. Plaque 3' pentagonale petite; sutures avec 2' et 4' saillantes.

Dans l'hypothèque les plaques 1''' et 5''' sont plus ou moins trapézoïdales; la 1''' est presque triangulaire asymétrique à vertex (postérieur) assez largement tronqué. 3''' variable : presque symétrique à nettement asymétrique (relation des deux bords postérieurs 1 : 2). Chacune des deux antapicales porte un petit aiguillon postérieur plein.

Sculpture des plaques générales formée par un réseau irrégulier. Sur les plaques épithécales les lignes verticales sont bien plus fortes si bien que, sous un objectif plutôt faible la sculpture semble formée seulement par des lignes longitudinales, un peu en zigzag irrégulier. Sur l'hypothèque le réseau est du type plus ou moins commun avec des nœuds saillants.

Le cingulum est profond mais pas très concave, descendant d'une fois sa propre hauteur, bordé de membranes très étroites (environ 2μ) avec des baguettes et, entre leurs bases, des pores sur l'ailette même, pas sur la plaque comme cela se voit assez souvent chez quelques espèces; les plaques cingulaires ont des alvéoles à parois très fines, peu visibles, et avec des pores à distribution irrégulière. Les plaques ventrales sont larges, de la même largeur que les plaques épi- et hypothécales limitantes.

Sulcus bien excavé, élargi en arrière. Plaque T large, à bord externe concave et interne avec un angle arrondi bien saillant.

S.a. courte, à peu près de la même hauteur que T, large, en S trapu et irrégulier; apophyse postérieure peu développée.

La S.d., du type II; côtés droit et gauche du col à peu près égaux, concaves. Corps relativement large, avec ailette très peu saillante; côté droit avec un angle saillant à mi-hauteur.

S.s. à bord interne régulièrement concave, peu renforcé; épine antérieure de moyenne longueur; pas d'épine postérieure. Bord antérieur presque horizontal divisé en deux moitiés par un angle peu saillant.

S.p. en U courbé sur l'axe antéro-postérieur. Les deux branches sont très larges, surtout la droite qui est un peu plus basse, et unies par un corps assez mince.

Dimensions : L 68-74; Lt. 71-77; Trd. 62-71; séparation des épines antapicales 19-21 (21,5-23,5).

DISCUSSION

Cette espèce est, sans doute, le *P. leonis* selon DANGEARD (1927 b) : la forme générale, le manque de corne apicale, la plaque 1' relativement étroite, la vue latérale, la sculpture et la taille s'accordent bien. C'est aussi, probablement le *P. leonis* de LEBOUR (la seule différence est la forme de la 5'''). Toutes les deux ont été acceptées par SCHILLER comme représentant le *P. leonis* Pavillard. Pourtant, la description originale de PAVILLARD, soulève de forts doutes. Selon DANGEARD « ... la vue de profil montre un sillon transversal très oblique sur l'axe antéro-postérieur, qui fournit le caractère distinctif le meilleur ». Mais revenons au texte de PAVILLARD : « Région équatoriale arrondie à peine déprimée du côté ventral. Ceinture transversale perpendiculaire à l'axe, presque circulaire... ». La contradiction est évidente et importante. Pour trancher la question du vrai *P. leonis* on devrait récolter et redécrire soigneusement des thèques en provenance du Golfe du Lion s'accordant mieux avec la description originale. Si elles existent on devrait les rencontrer souvent dans ce golfe où elles représenteraient une espèce parfois abondante. Il serait intéressant de faire de nouvelles récoltes près de Sète.

Très rare dans cet échantillon.

PROTOPERIDINIUM QUARNERENSE (Schröder) Balech
(Fig. 3)

Peridinium globulus var. *quarnerense* Schröder, 1901 : 18.

Protoperidinium quarnerense (B. Schröder) Balech, 1974 : 61.

Espèce assez petite à contour elliptique très régulier, à axe majeur transversal; les deux pôles de l'ellipse bien arrondis. Meta Penta planozone. Ceinture dépassant une fois et demie à presque deux fois sa propre hauteur.

Corne apicale très petite; sans corne ni échancrure antapicales mais avec deux épines assez longues.

Epithèque régulièrement convexe. Col extrêmement court débutant brusquement; il est très nettement biconique. Po et X très petites. Plaque 1' à bord pour 1'' presque horizontal. 1'' trapézoïdale. 7'' beaucoup plus large avec une forte projection de l'angle postéro-interne. 4'' large, basse, plus haute du côté droit que du côté gauche. 2^a plutôt large, pentagonale.

Les plaques postcingulaires ventrales sont larges et basses, plus ou moins trapézoïdales. La membrane sulcale de 1^{'''} est très étroite. 3^{'''} asymétrique (1 : 1,5 - 1 : 1,7). Chacune des plaques antapicales porte un aiguillon fin, assez long, presque sans membrane. Ils ont une divergence modérée.

La seule sculpture visible sur les plaques générales sont les pores assez nombreux, irrégulièrement distribués.

Le cingulum convexe, parfois un peu aplati, est bordé par deux membranes de largeur moyenne soutenues par de fines baguettes. Les membranes cingulaires sont reliées entre elles par une autre, perpendiculaire, qui continue la couche externe de la thèque. Le cingulum a un décalage assez fort (1,5 à 2 fois sa hauteur) avec un léger entrecroisement des extrémités. Plaques externes, C₁ et C₃ étroites, en général presque carrées. La C₂ montre une frange centrale percée par des pores généralement en groupes de deux.

Le sulcus est très peu creusé. Les dessins montrent les caractères des plaques sulcales. Soulignons les suivants : l'élargissement de la S.a. du sommet du col jusqu'à la base de l'apophyse postérieure. La plaque S.s., sans épine postérieure, en a une antérieure très petite; elle a aussi un « annulus » très visible et, immédiatement devant, serrés contre le renfort du bord interne, quelques pores dont les trois ou quatre postérieurs sont généralement très visibles. La S.d., mince, a une ailette assez caractéristique, à lobe antérieur très court (à peu près 1/2 du postérieur) à bord externe droit. La S.p., « en boomerang », est un peu variable comme on le voit sur les figures.

Dimensions : L 41-45. L.t. 49,5-52; col, 3; Trd. 45-53 (le plus souvent environ 50). Séparations des épines 8,5-11,5 (12-17,5). Dv. environ 5-6 moins que le Trd.

Le protoplasme est toujours clair. Le noyau courbé en forme de boudin à axe majeur transversal, est placé dans la région dorsale de l'épithèque et montre des chromosomes très gros.

DISCUSSION

C'est une autre espèce litigieuse. De nouveau, les spécimens trouvés dans l'échantillon de Banyuls, où elle était abondante et à caractères très constants, semblent bien correspondre au *P. quarnerense* au sens de DANGEARD par leur forme et la tabulation dorsale penta. Selon BROCH et PAVILLARD elle serait quadra et plus globuleuse. LEBOUR en fait, à tort, un synonyme de *P. cerasus*. RAMPI la range parmi les penta mais il montre une forme aussi globuleuse et un cingulum très peu ascendant. PAULSEN (1931)

donne des figures assez mauvaises mais son *P. quarnerense* est penta avec le même déplacement des extrémités du cingulum que je l'indique ici. Il finit sa description en se demandant « existe-t-il deux espèces, celle de BROCH, symétrique, et celle de DANGEARD, asymétrique ? ».

Pour répondre à cette demande il faudrait étudier soigneusement du matériel de la baie de Naples.

Il semble utile, quand même, de rappeler que B. SCHRÖDER (1900) a créé cette espèce d'après le dessin 8 de la planche IX de STEIN (1883) (« *P. globulus*, eine varietät aus dem Quarnero ») qui montre une forme un peu plus globuleuse que la nôtre mais avec le même décalage du cingulum, les épines longues, minces et divergentes, et un col très petit. Je crois donc, que l'espèce est identique à celle de Banyuls-sur-Mer. Et il est évident qu'elle n'a aucune relation, ni avec le *P. cerasus* de PAULSEN, ni avec le *P. quarnerense* selon RAMPI.

PROTOPERIDINIUM OVATUM Pouchet

(Fig. 4)

Protoperidinium ovatum Pouchet, 1883 : 35, p. 18-19, Fig. 13.

Contour elliptique assez aplati d'avant en arrière, avec un col conique et deux épines antapicales assez fortes, ailées. Meta Quadra, parfois Penta, planozone à cingulum ascendant.

La forme est très régulière. L'épithèque se termine par un col conique tronqué assez large. Po grande, ovale. X courte, étroite. La 4^o est basse et large, en général en contact avec les trois intercalaires mais, presque toujours, le contact avec 1^a est bien plus court (le plus souvent pas plus de la moitié) de l'articulation avec 3^a. On trouve rarement dans ce matériel, des thèques à peine penta. 2^a un peu plus large que haute. Angle postéro-gauche de 1^o formant une petite saillie arrondie.

Les deux plaques postcingulaires ventrales sont trapézoïdales, presque de la même largeur. Ailette sulcale de 1^o triangulaire et étroite, sans baguettes. 3^o bien asymétrique : relation des deux bords postérieurs gauche et droit, 1 : 1,5 - 1 : 3 (rarement moins de 1 : 2).

Épines antapicales de longueur moyenne, assez fortes, dirigées obliquement vers le plan ventral, un peu divergentes, bordées de membranes étroites mais bien visibles; ces membranes sont convexes à l'exception du sommet des piquants.

Toutes les plaques générales ont une sculpture très forte formée de poroïdes ou aréoles irrégulières.

Cingulum à fond convexe, dépassant une fois sa propre hauteur sans aucun entrecroisement. Les plaques extrêmes sont bien plus courtes que les bases de 1'' et 7'' mais toujours plus larges que hautes. Leur largeur relative est variable : tantôt la C_1 est un peu plus courte que C_3 , tantôt c'est le contraire. Le bord externe de ces deux plaques est, le plus souvent, très concave. Les deux ont aussi une sculpture irrégulière forte, formant parfois des mailles, parfois seulement de courts traits isolés. Sur la plaque C_2 on voit deux cordons vermiformes irréguliers, parallèles, d'où sortent quelques traits verticaux, tantôt fins, tantôt épais. Membranes cingulaires avec des baguettes de soutien et marge un peu denticulée.

Sulcus assez large mais superficiel. La T a sa plus grande largeur au niveau du bord postérieur du cingulum : son bord postérieur est fortement oblique et son angle postérieur prolongé en un court piquant. S.a. plutôt courte; col fin et bien dessiné; apophyse postérieure très bien développée soutenue par un pédoncule mince.

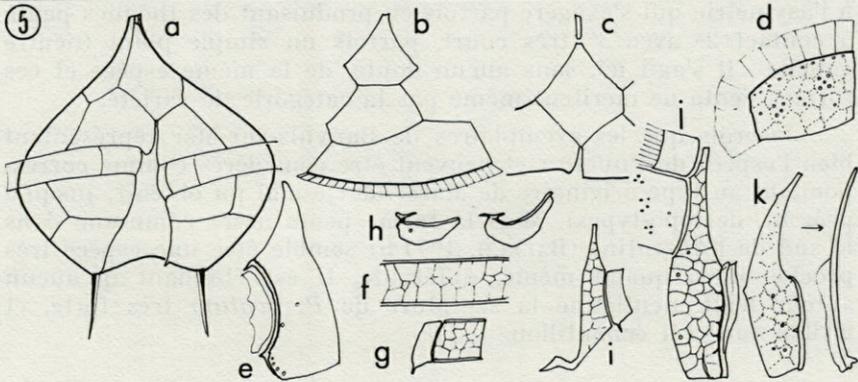
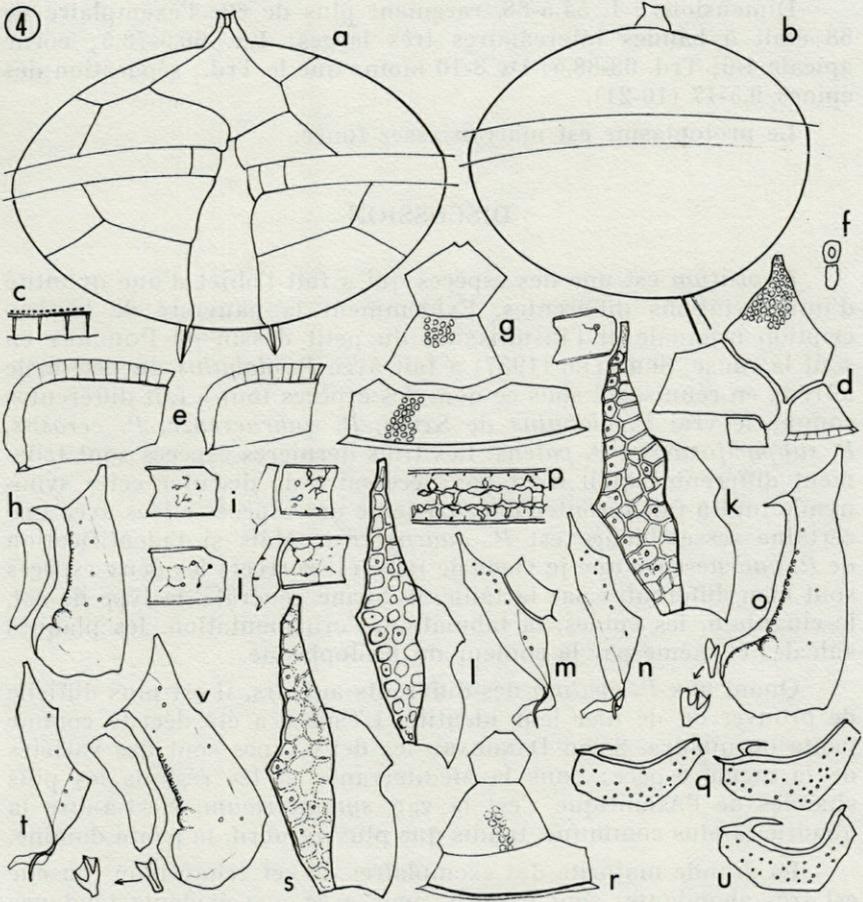
La S.d., à corps très fortement sculpté, à l'apophyse antérieure bien délimitée du corps proprement dit par un angle droit bien saillant. Ailette large; son lobe antérieur, plus court que le postérieur, aboutit à un angle fort, formant parfois une espèce de croc.

La S.s., à bord interne très renforcé et presque vertical, un peu convexe à mi-hauteur, avec une épine antérieure assez forte mais pas d'épine postérieure; contre le renfort une rangée de pores parfois séparés par de petites denticulations; un annulus assez fort près de l'angle postérieur. Bord antérieur très oblique à angle supérieur légèrement tronqué.

La S.p. est en « boomerang », assez large et basse. Elle est couverte de grands pores. La S.p.a., robuste, selon l'orientation, a une forme triangulaire ou est en forme de patte de palmpède.

FIG. 4. — *Protoperidinium ovatum*. A : vue ventrale; B : vue latérale droite; C : détail de la membrane cingulaire; D : 1', 1'', 7'' et C_3 ; E : deux 1'''; F : Po et X; G : plaques épithécales dorsales; H : S.m. et S.s.; I : C_3 , T et C_1 ; J : les mêmes d'un autre individu; K : C_3 et S.d.; L : une S.d.; M : S.a. et T; N : une autre S.a.; O : S.s. et S.p.a.; P : détail de la C_2 ; Q : deux S.p.; R : plaques épithécales dorsales d'une thèque penta; S-V : sulcales de la même (S.d., S.a., S.p., S.m., S.s. et S.p.a.) (A, B, D, G et K $\times 700$, les autres plu. augmentées).

FIG. 5. — *Protoperidinium mite*. A : vue ventrale; B : épithécales dorsales; C : détail de la région épithécale ventrale; D : 1'''; E : S.m. et S.s.; F : détail de la C_2 ; G : T et C_1 ; H : deux S.p.; I : S.a. et T; J : C_3 , S.d. et extrémité de 5'''; K : une autre S.d. en deux positions (A, B et C $\times 700$).



Dimensions : L 54,5-68, rarement plus de 62; l'exemplaire de 68 était à bandes intercalaires très larges; L.t. 60,5-73,5; corne apicale 4-6; Trd. 68-88,5; Dv 8-10 moins que le Trd.; séparation des épines 9,5-17 (10-21).

Le protoplasme est marron assez foncé.

DISCUSSION

P. ovatum est une des espèces qui a fait l'objet d'une quantité d'interprétations différentes. Evidemment la pauvreté de la description originale et l'insuffisance du petit dessin de POUCHET en sont la cause. SCHILLER (1937) a fait avec *P. globulus* un pêle-mêle affreux en réunissant sous ce nom des espèces tout à fait différentes comme le vrai *P. globulus* de STEIN, *P. quarnerense*, *P. cerasus*, *P. subpyriforme* et *P. patens*. Les trois dernières espèces sont tellement différentes qu'il n'est pas nécessaire de discuter cette synonymie tout à fait insoutenable. La seule des espèces citées avec une certaine ressemblance est *P. quarnerense*. Mais si l'identification de *P. quarnerense* que je viens de faire est correcte les deux espèces sont bien différentes par la taille, la forme générale, le type de col, le cingulum, les épines, la tabulation, l'ornementation, les plaques sulcales et même par la couleur du protoplasme.

Quant aux *P. ovatum* des différents auteurs, il est plus difficile de prouver ou de nier leur identité. L'espèce a été décrite comme penta ou quadra. Selon DANGEARD les deux types sont des variétés de la même espèce; dans la Méditerranée et les régions les plus chaudes de l'Atlantique c'est la var. *symmetricum*, c'est-à-dire la quadra, la plus commune, tandis que plus au nord, la penta domine.

La grande majorité des exemplaires de cet échantillon (où elle est très abondante) sont quadra, mais avec une évidente tendance à l'asymétrie qui s'exagère parfois en produisant des thèques penta à contact 2^a avec 3^o très court, parfois un simple point (neutre gauche). Il s'agit ici, sans aucun doute, de la même espèce et ces formes penta ne méritent même pas la catégorie de variété.

Je crois que les exemplaires de Banyuls-sur-Mer représentent bien l'espèce de POUCHET et peuvent être considérés comme correspondant au type originaire de Marseille (je n'ai pu obtenir, jusqu'à présent, de topo-types). Mais la forme penta assez commune dans le sud de l'Argentine (BALECH, 1971 b) semble être une espèce très proche mais, quand même, différente. Il est étonnant qu'aucun auteur n'ait mentionné la sculpture de *P. ovatum* très forte, et visible dans cet échantillon.

PROTOPERIDINIUM MITE (Pavillard) Balech

(Fig. 5)

Peridinium mite Pavillard, 1916 : 36, Fig. 9.*Protoperidinium mite* (Pavillard) Balech, 1974 : 63.

La forme de cette jolie espèce a été bien décrite par PAVILLARD. Meta Penta, planozone à cingulum convexe dépassant une fois sa hauteur. L'échancrure antapicale, quoique très basse, est bien définie. Les longues épines antapicales sont presque toujours un peu divergentes et elles semblent dépourvues de membranes; un examen attentif sous objectif à immersion montre l'existence de membranes très étroites.

La plaque 1' est assez large et courte. Sa réduction en longueur est compensée par la longue et étroite plaque X, en avant, et le long col de S.a. qui pénètre beaucoup dans l'épithèque. La 4'' est très asymétrique, non seulement parce qu'elle s'articule avec deux intercalaires, mais aussi parce qu'elle est plus haute à droite.

Les deux postcingulaires ventrales sont basses. La 1''' a sa marge interne plus courte que l'externe; ailette sulcale de moyenne ampleur, parfois avec une baguette complète ou incomplète. La 3''' modérément asymétrique.

Les membranes cingulaires sont assez larges et pourvues de baguettes de soutien fines et assez denses. Les membranes antérieure et postérieure des thèques de cet échantillon sont réunies par une mince membrane périphérique. Les plaques cingulaires extrêmes sont relativement variables, toujours plus étroites que les plaques précingulaires contiguës mais, en général, un peu plus larges que hautes.

Toutes les plaques cingulaires ont une réticulation qui forme, le plus souvent, trois ou quatre rangées horizontales.

Le sulcus, pas très profond, a une plaque T assez étroite et courbée avec bord postérieur légèrement oblique et angle postérieur portant un aiguillon très petit. La S.a., en raison du cingulum ascendant et de sa pénétration dans l'épithèque porte la concavité articulaire avec T très en arrière; apophyse postérieure assez développée.

S.d. assez étroite. Corps avec une courbure convexe à droite, assez caractéristique; ailette formant un simple renfort. Tout comme la S.a., cette plaque est couverte par un réseau polygonal.

S.s. avec un renfort interne faible se terminant en avant et en

arrière par deux épines fines; bord antérieur très oblique et angle supérieur très légèrement tronqué.

S.p. de type en boomerang.

Dimensions : L 45-51; col à peu près 7-10. L.t. 54,5-62. Trd. 44-50. Dv. à peu près 10-11 moins que le Trd.; séparation des épines 17-21 (22-29).

La sculpture générale est formée par un réseau polygonal irrégulier peu visible et par des pores, plusieurs de ceux-ci se réunissant souvent en groupes de 3 à 5; quelques-uns de la plaque 1^{re} surtout, en quinconce.

DISCUSSION

Les *P. mite* de cet échantillon sont en parfait accord avec ceux de PAVILLARD. Le *P. mite* trouvé en Argentine (BALECH, 1971 b) est moins élégant, plus trapu, avec col nettement plus court. En plus, ils ont deux différences tabulaires : leurs plaques cingulaires extrêmes sont bien plus larges, à peu près comme les précingulaires contiguës, et la S.s. a le bord antérieur moins oblique et l'angle antérieur moins projeté; je n'ai pas distingué le réseau polygonal sur les plaques générales qui est bien visible, quoique faible, chez les individus de la Méditerranée. La tabulation générale est, quand même, en bon accord; les plaques S.a. et S.d., très typiques, sont pratiquement égales et on voit aussi, chez les exemplaires argentins, la disposition de pores en quinconce. Je crois donc qu'elles ne peuvent être considérées comme des espèces différentes. Si une étude plus poussée du matériel de l'Atlantique sud-ouest montre que les caractères signalés des *P. mite* de la région sont constants, on pourrait alors créer une sous-espèce.

P. mite est souvent cité comme variété de *P. grani*. Il s'agit, incontestablement, de deux espèces très proches mais différentes.

PROTOPERIDINIUM WIESNERI (Schiller) Balech

(Fig. 6)

P. wiesneri Schiller, 1911 : 333, fig. 2.

Protoperidinium wiesneri (Schiller) Balech, 1974 : 61.

Pyriforme, large, assez dilatée au niveau du cingulum. Col petit, se raccordant avec le contour général de l'épithèque. Hypothèque basse, très ronde, avec un prolongement ou une courte corne gauche

qui soutient l'épine de ce côté, dirigée ventralement et à gauche, bordée de deux membranes étroites. Pas de corne droite; l'épine droite, un peu courbée en dehors, a des membranes comme celles de la gauche. Contre la base de la gauche on voit aussi une membrane courbée appartenant à la S.p.

Meta Quadra, planozone ascendante avec un commencement d'entrecroisement des extrémités du cingulum.

En vue de profil, très peu aplatie; cingulum incliné en relation avec l'axe longitudinal; regardant du côté droit, l'angle antéro-ventral ainsi formé est de 90-95°, mais plus grand quand on regarde du côté gauche (105-110°).

Le cingulum, à fond convexe, est ascendant avec un décalage de 1,5 à deux fois sa propre hauteur. Membranes avec pseudo-baguettes. Les plaques cingulaires ont une réticulation généralement en trois rangées; la moyenne, d'alvéoles plus petits, est densément percée.

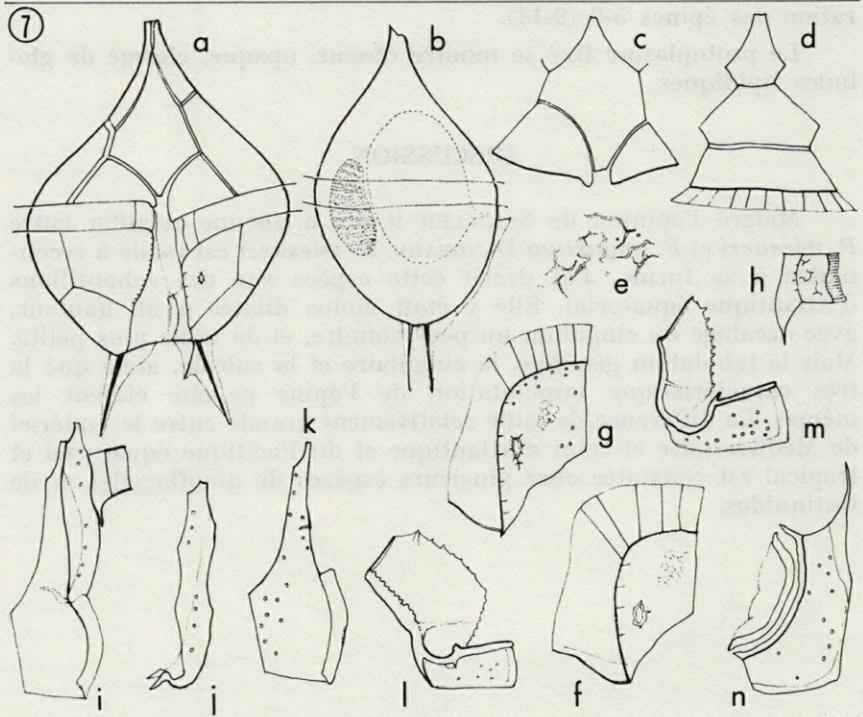
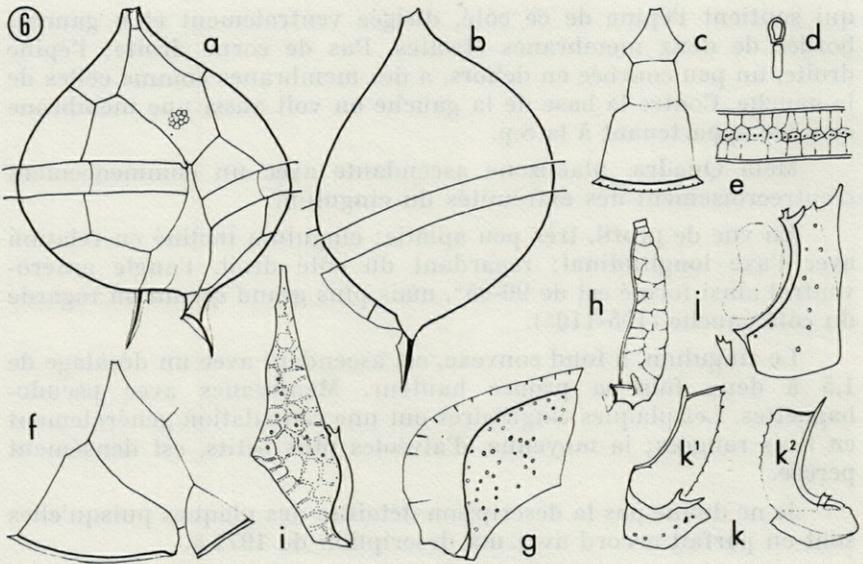
Je ne donne pas la description détaillée des plaques puisqu'elles sont en parfait accord avec ma description de 1971 a.

Dimensions : L 58-62. Lt. 68-74; Trd. 53-56. Dv. 47-51. Séparation des épines 5-9 (9-14).

Le protoplasme fixé se montre obscur, opaque, chargé de globules lipidiques.

DISCUSSION

Malgré l'opinion de SCHILLER il n'y a aucune relation entre *P. wiesneri* et *P. angustum* DANGEARD. *P. wiesneri* est facile à reconnaître à sa forme. J'ai décrit cette espèce sur des échantillons d'Atlantique équatorial. Elle y était moins dilatée à mi hauteur, avec décalage du cingulum un peu moindre, et de taille plus petite. Mais la tabulation générale, la cingulaire et la sulcale, ainsi que la très caractéristique implantation de l'épine gauche étaient les mêmes. La différence de taille relativement grande entre le matériel de Méditerranée et celui d'Atlantique et du Pacifique équatorial et tropical est constatée chez plusieurs espèces de dinoflagellés et de tintinnides.



PROTOPERIDINIUM DIABOLUS (Cleve) Balech
(Fig. 7)

Peridinium diabolus Cleve, 1900 : 16, Pl. 7 (20).

Protoperidinium diabolus (Cleve) Balech, 1974 : 66.

Elégante espèce pyriforme-pentagonale à col assez long et épines antapicales longues, fortes, assez divergentes et bien ailées. Para Hexa planozone ascendant. En vue latérale, assez aplatie dorso-ventralement. Cingulum presque perpendiculaire à l'axe.

Le bord antapical est très légèrement concave. Les plaques 1''' et 5''' sont trapézoïdales. La 1''' est plus haute et étroite, à bord postérieur plus incliné en arrière. Elle a toujours, dans ce matériel, une sorte de grand poroïde irrégulier allongé verticalement ou arrondi donnant naissance à quelques traits rayonnants : en somme, une structure « étoilée ». Son ailette sulcale plutôt large est en général sans baguettes, rarement avec une ou deux très fines baguettes, à base presque horizontale et sigmoïde. 3''' à asymétrie modérée (1 : 1,5 - 1 : 1,7).

De la base de l'épîne gauche part aussi une fausse épîne courbée et dirigée obliquement à droite, qui fait partie de la plaque S.p.

Cingulum à fond convexe ou presque plan, ascendant avec un décalage d'une fois sa hauteur, bordé de membranes bien développées avec des baguettes de soutien nombreuses et fines. Plaques ventrales étroites, la gauche plus haute que large, la droite à peu près carrée. Plaque T étroite, longue et avec son angle postérieur prolongé formant un piquant assez long.

Plaque S.a. à col court et large. Corps de largeur presque uniforme sur toute sa longueur; apophyse de taille moyenne, pliée.

S.d. à col et apophyse antérieure longs et étroits; ailette assez étroite, un peu anguleuse à mi hauteur.

S.s. en J; bord interne régulièrement concave, à renfort faible, avec ses extrémités, antérieure et postérieure, saillantes en épines,

FIG. 6. — *Protoperidinium wiesneri*. A : vue ventrale; B : vue latérale gauche; C : épithécales dorsales; D : Po et X; E : détail de la C₂; F : épithécales ventrales; G : 1'''; H : S.a.; I : S.d.; J : S.s., S.m. et S.p.a.; K : S.p. en deux positions (A, B, C et F × 700).

FIG. 7. — *Protoperidinium diabolus*. A : vue ventrale; B : vue latérale droite; C : 1', 1'' et 7''; D : 3', 2^a et 4''; E : détail de la sculpture; F et G : deux 1'''; H : T et C₁; I : S.d., S.a., T et C₁; J : S.a.; K : S.d.; L et M : deux S.p.; N : S.m. et S.s. (A, D × 700)

la postérieure petite, l'autre assez longue. Angle antéro-externe effilé et long.

S.p. du type IV, à branche droite presque carrée, très peu élargie vers son extrémité; croc fort. Branche gauche avec une ailette de largeur moyenne, à bord libre courbé et denticulé.

Sculpture des plaques générales avec un fin réseau irrégulier, formant des réticulations en partie ouvertes.

Le protoplasme fixé est clair, toujours avec une grosse pusule. Noyau large, en boudin, situé dorsalement à la pusule, au niveau du cingulum ou un peu en arrière.

Dimensions assez variables : L 53,5-75 (la plupart entre 59 et 66); L.t. 68,5-96,5; col à peu près 10-12; Trd. 42,5-60; séparation des épines 10-18 (25,5-36,5). Dv. environ 10-14 moins que le Trd.

DISCUSSION

CLEVE a publié deux dessins pour cette espèce, tout à fait différents l'un de l'autre et trop petits. La plupart des auteurs ont choisi, arbitrairement, le deuxième (Fig. 20) comme type. Or, on connaît au moins trois espèces qui pourraient être rapportées à celle de CLEVE. Deux, bien étudiées et définies ont été citées sous d'autres noms : *P. longipes* (KARSTEN) et *P. acanthophorum* BALECH. On pourrait accepter que l'espèce décrite ici est le *P. diabolus*, comme proposé par PAVILLARD et accepté par DANGEARD et par PAULSEN. Mais il aurait été préférable de rejeter tout simplement l'espèce de CLEVE, comme absolument impossible à reconnaître; le continué usage de ce nom par beaucoup d'auteurs nous oblige à nous ménager une autre issue. La description détaillée présentée ci-dessus pourrait servir à fixer un type moderne de la vieille et très litigieuse espèce.

RÉSUMÉ

Sept espèces de *Protoperidinium*, dont une nouvelle, en provenance de Banyuls-sur-Mer, sont décrites. La nouvelle espèce, *P. finitimum*, a la même allure que *P. achromaticum* mais en diffère par ses plaques cingulaires et sulcales. La tabulation complète de toutes les espèces est décrite. L'auteur propose de prendre ses descriptions de *P. ovatum* et de *P. diabolus* comme types modernes de ces deux espèces litigieuses.

ZUSAMENFASSUNG

Es werden sieben *Protoperidinium*-Arten beschrieben, darunter eine neue aus Banyuls-sur-Mer. Die neue Art, *P. finitimum*, ist *P. achromaticum* ähnlich, sie unterscheidet sich von ihr nur in Hinsicht auf Cingulum und Sulcus. Es werden auch die kompletten Masse aller beschriebenen Arten angegeben.

Der Autor schlägt vor, dass seine Beschreibungen von *P. ovatum* und *P. diabolus* als moderne Typen dieser diskutierten Arten angenommen werden.

BIBLIOGRAPHIE

- BALECH, E., 1963. Dos dinoflagelados de una laguna salobre de la Argentina. *Notas Mus. La Plata*, ser. Zool, **20** (199) : 111-123.
- BALECH, E., 1971 a. Microplancton del Atlantico Ecuatorial Oeste (Equilant I). Servicio de Hidrografia Naval, H. 645, Buenos Aires. 103 p.
- BALECH E., 1971 b. Microplancton de la Campana Oceanografica Productividad III. *Revta Mus. argent. Cienc. nat. Bernardino Rivadavia Inst. nac. Invest. Cienc. nat.*, **3** (1) : 1-202.
- BALECH, E., 1974. El género *Protoperidinium* Bergh, 1881 (*Peridinium* Ehrenberg 1831, partim). *Revta Mus. argent. Cienc. nat. Bernardino Rivadavia Inst. nac. Invest. Cienc. nat.*, **4** (1) : 1-79.
- CLAVE, P.T., 1900. Notes on some Atlantic Plankton Organisms. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.*, **34** (1) : 1-22.
- DANGEARD, P., 1927 a. Péridiniens nouveaux ou peu connus de la croisière de « Sylvana ». *Bull. Inst. océanogr. Monaco.*, **491** : 1-16.
- DANGEARD, P., 1927 b. Phytoplankton de la croisière du « Sylvana ». *Annls Inst. océanogr. Monaco*, **4** (8) : 285-407.
- LEBOUR, M., 1925. The dinoflagellates of the Northern Seas. *Mar. biol. Ass. U.K.*, éd., 250 p.
- LEVANDER, R.M., 1902. Eine neue farblose *Peridinium*-Art. *Meddn Soc. Fauna Flora Fenn.*, **11** : 49-51.
- OSTENFELD, C.H., 1903. Phytoplankton from the seas around the Faeröes. *Bot. Faeröes*, **2** : 559-611.
- PAULSEN, O., 1931. Etudes sur le microplancton de la mer d'Alboran. *Trab. Inst. esp. Oceanogr.*, **4** : 1-108.
- PAVILLARD, J., 1905. Recherches sur les Péridiniens du Golfe du Lion. *Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier*, Sér. Mixte, **4** : 1-70.
- POUCHET, G., 1883. Contribution à l'histoire des cilio-flagellés. *Anat. Physiol., Paris*, **19** : 399-455.

- SCHILLER, J., 1911. Neue *Peridinium*-Arten aus der nördlichen Adria. *Oesterr. bot. Zeit.*, 61 : 332-335.
- SCHILLER, J., 1937. Dinoflagellatae. In Rabenhorst Kryptogamen-Flora 10, 3 Abteil, 2 Tiel.
- SCHRÖDER, B., 1900. Das Phytoplankton des Golfes von Naepel nebst vergleichenden Ausblicken auf den atlantischen Ocean. *Mitt. zool. Stn Neapel*, 14 (1-2) : 1-38.
- STEIN, F.R., 1883. Der Organismus der Infusionstiere nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. III Abt., II Hälfte. Die Naturgeschichte der arthrodelen Flagellaten, 30 p. Leipzig.

Reçu le 23 décembre 1975

BIBLIOGRAPHIE

- Balech, E. 1968. Los dinoflagelados de las lagunas saladas de la Adria. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 30 (1968) : 121-133.
- Balech, E. 1971. A Microplankton of the Adriatic. *Estuaries* 4 (1) : 103-107.
- Balech, E. 1971. Microplankton de la Laguna Littorale de Trieste. *Trav. Inst. Oceanogr.* 19 (1) : 1-32.
- Balech, E. 1974. El género *Peridinium* (Dinophyta) en las lagunas saladas de la Adria. *Trav. Inst. Oceanogr.* 22 (1) : 1-17.
- Calkin, F.E. 1900. Notes on some Atlantic marine diatoms. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 34 (1) : 1-12.
- Lassus, P. 1937. Peridinium novum ex pan comae de la Adria. *Acta Soc. Sci. Fenn.* 66 : 1-14.
- Lassus, P. 1937. Peridinium de la comae de la Adria. *Acta Soc. Sci. Fenn.* 66 : 24-30.
- Lassus, M. 1938. The dinoflagellates of the Adriatic Sea. *Acta Soc. Sci. Fenn.* 67 : 1-107.
- Lassus, M. 1941. Eine neue marine Peridinium-Art. *Verh. Bot. Ges. Berlin* 11 : 19-21.
- Gardner, C.L. 1907. Epiphytation from the sea around the Færöer. *Bot. Færöer* 1 : 158-161.
- Parker, G. 1931. Studies on the microplankton of the sea of Alboran. *Trav. Inst. Oceanogr.* 4 : 1-134.
- Katano, J. 1905. Recherches sur les Peridinium de la Gölfe de Lion. *Trav. Inst. Oceanogr.* 3 : 1-30.
- Parker, G. 1923. Contribution à l'histoire des efflorescences marines. *Trav. Inst. Oceanogr.* 19 : 288-323.

ÉVOLUTION DU PLANCTON
DANS LA BAIE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER
A LA FIN DU PRINTEMPS (MAI ET JUIN 1971).
II. BIOMASSE DE PHYTOPLANCTON, PRODUCTION PRIMAIRE

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

ABSTRACT

Three cycles have been observed in the development of the phytoplankton during our survey (see NIVAL *et al.*, 1975).

The biochemical parameters of particulate matter (proteins, carbohydrates, lipids and carbon) vary as does chlorophyll, the chemical composition of the phytoplankton being roughly the same throughout our study. The detrital particulate matter also seems to remain constant and accounts for the difference in the apparent growth rate of the phytoplankton computed from the variation of chlorophyll, proteins and carbohydrates.

One can see from the study of the carotene/chlorophyll ratio, D 430/D 665, D 430/D 410, proteins/carbohydrates, that part of the variations of the chemical parameters is due to successive populations during each phytoplanktonic development. Each cycle starts with a stock brought in by the water masses at each hydrological disturbance, then goes on with the development of small cells, with a higher and higher proportion of large ones.

At a depth of 10 m, the biomass of particulate matter is low and varies little with time, but the above ratios follow there an evolution parallel to that at the surface, which shows an influence of the development of superficial phytoplankton on the deeper one by mixing or sinking.

The primary production is related to the chlorophyll concentration: $P_{(\text{mg C. j}^{-1})} = 59.8 \text{ Ca}_{(\text{mg Ca. m}^{-3})}$. Fluctuations of the P/Ca ratio show that the ability of surface phytoplankton to photosynthesize is influenced by the water temperature at a time when light is not a limiting factor: $P/\text{Ca}_{(\text{mg C. mg Ca}^{-1} \cdot \text{j}^{-1})} = 7.424 \cdot 1.135^T (\text{°C})$.

Ce travail a été réalisé grâce à un contrat CNEXO n° 71-255. Nous exprimons notre reconnaissance à ceux qui ont aussi participé à sa réalisation : les équipages du *Korotneff* et de la *Sagitta* lors du travail en mer; M. BOUGIS pour la discussion du manuscrit; M^{mes} ONTENIENTE et QUELART pour l'iconographie.

INTRODUCTION

La zone Nord de la rade de Villefranche-sur-Mer constitue un petit bassin peu profond (18 m) et relativement bien abrité des vents, qu'un léger seuil (15 m) isole en partie du reste de la baie. Grâce aux sels nutritifs qu'y apportent les eaux usées de l'agglomération de Villefranche, il réunit a priori des conditions propices au développement du phytoplancton. En effet BOUGIS *et al.* (1967) ont montré qu'en régime estival de fortes concentrations en chlorophylle ($2 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$) s'observent dans le Nord, alors que dans le Sud les concentrations sont comparables à celles des eaux du large ($0,1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$) à cette époque.

Dans un précédent travail (NIVAL *et al.*, 1975), nous avons établi dans quelles limites ce développement, observé entre le 17 mai et le 16 juin 1971, était lié au régime hydrologique de la rade. Au cours de cette période on a noté une succession de perturbations de la masse d'eau que l'on peut mettre en relation avec des vents d'Ouest (arrivée d'eau profonde) ou avec l'intensification du vent d'Est. En dehors de ces périodes le courant général quasi permanent crée un empilement de l'eau superficielle dans la partie Nord de la rade. Les perturbations sont probablement responsables de la dispersion de la population phytoplanctonique qui se développe dans cette zone.

Nous nous proposons ici d'une part de décrire l'évolution pré-estivale du phytoplancton au cours de cette période, en suivant la variation d'un ensemble de facteurs (composition des particules en pigments, carbone, protéines, lipides, glucides, production primaire et composition des peuplements) et d'autre part d'estimer le rôle que jouent, dans le développement du phytoplancton, d'autres facteurs que ceux qui contrôlent l'évolution hydrologique.

MÉTHODES

Tous les deux jours nous avons fait une sortie sur les stations de prélèvement distantes d'environ 250 m l'une de l'autre (Fig. 1). L'inter-

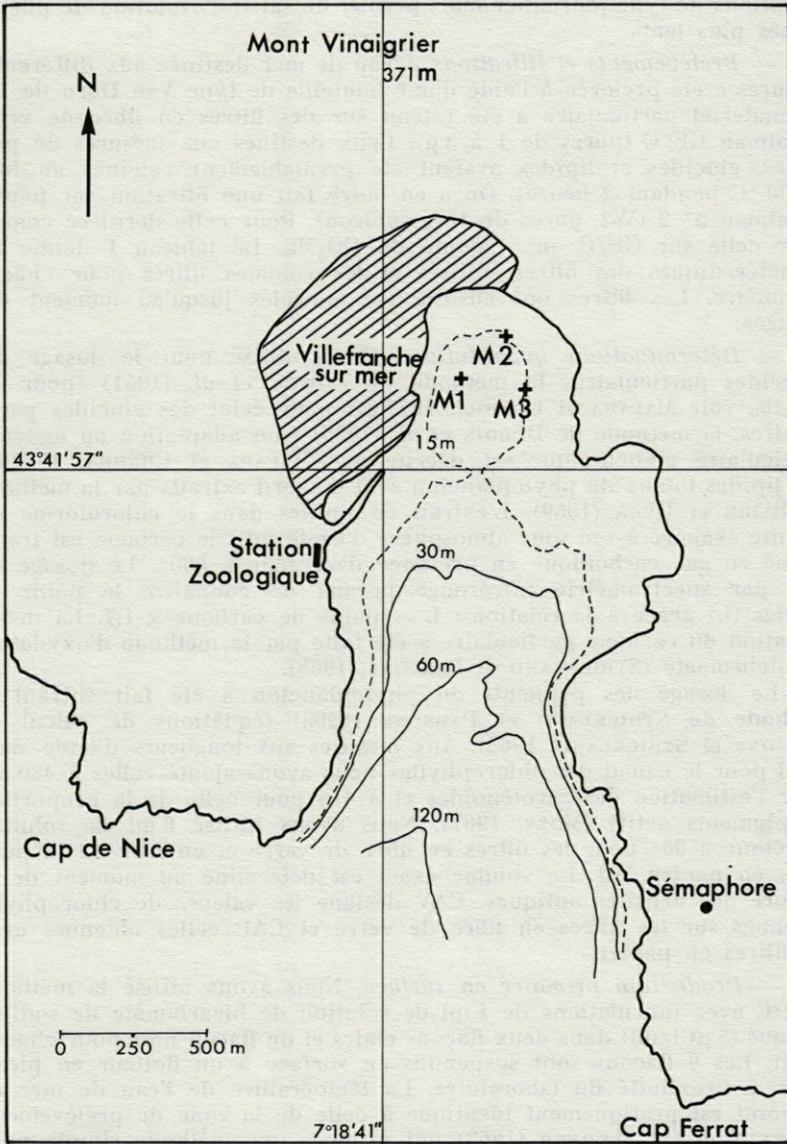


FIG. 1. — Position des trois points de prélèvement dans la partie nord de la baie de Villefranche.

valle entre deux sorties est trop long pour mettre en évidence des variations de type journalier mais permet de saisir l'évolution de phénomènes plus lents.

— *Prélèvements et filtrations.* L'eau de mer destinée aux différentes mesures a été prélevée à l'aide d'une bouteille de type Van Dorn de 7 l. Le matériel particulaire a été retenu sur des filtres en fibre de verre Whatman GF/C (pores de 1 à 3 μ). Ceux destinés aux mesures de protéines, glucides et lipides avaient été préalablement calcinés au four à 500 °C pendant 2 heures. On a en outre fait une filtration sur papier Whatman n° 2 (W2, pores de 10 μ environ). Pour cette dernière comme pour celle sur GF/C on a ajouté du CO_2Mg . Le tableau I donne les caractéristiques des filtres utilisés et les volumes filtrés pour chaque paramètre. Les filtres ont ensuite été congelés jusqu'au moment des dosages.

— *Déterminations quantitatives.* On a utilisé pour le dosage des protéines particulières la méthode de LOWRY *et al.* (1951) (pour les détails, voir MALARA et CHARRA, 1972 a); pour celui des glucides particuliers, la méthode de DUBOIS *et al.* (1956) (son adaptation au matériel particulaire planctonique est décrite par MALARA et CHARRA, 1972 b). Les lipides totaux du phytoplancton sont d'abord extraits par la méthode de BLIGH et DYER (1959). L'extrait de lipides dans le chloroforme est ensuite évaporé à sec sous atmosphère d'azote puis le carbone est transformé en gaz carbonique en présence d'oxygène à 500°. Le dosage du CO_2 par spectrométrie infrarouge permet de connaître le poids de lipides (L) grâce à la relation : $L = \text{poids de carbone} \times 1,7$. La détermination du carbone particulaire a été faite par la méthode d'oxydation au bichromate (STRICKLAND et PARSONS, 1968).

Le dosage des pigments du phytoplancton a été fait suivant la méthode de STRICKLAND et PARSONS (1968) (équations de calcul de PARSONS et STRICKLAND, 1963). Aux mesures aux longueurs d'onde standard pour le calcul des chlorophylles nous avons ajouté celles à 480 nm pour l'estimation des caroténoïdes et à 410 pour celle de la proportion de pigments actifs (MOSS, 1967). Nous avons utilisé 6 ml de solution d'acétone à 90° pour les filtres en fibre de verre et environ 12 ml pour ceux en papier W2. Le volume exact est déterminé au moment de la mesure des densités optiques. CAV désigne les valeurs de chlorophylle obtenues sur les filtres en fibre de verre et CAP celles obtenues avec les filtres en papier.

— *Production primaire en surface.* Nous avons utilisé la méthode du ^{14}C avec inoculations de 1 ml de solution de bicarbonate de sodium marqué (5 $\mu\text{Ci/ml}$) dans deux flacons clairs et un flacon noir pour chaque point. Les 9 flacons sont suspendus en surface à un flotteur en plexiglass, à proximité du laboratoire. La température de l'eau de mer en ce point est pratiquement identique à celle de la zone de prélèvement. MARYNEN et DE SLOOVER (1963) ont proposé une méthode simple pour mesurer l'énergie solaire reçue en un point. Elle utilise la sensibilité à la lumière solaire d'une solution d'anthracène dans le benzène. L'anthracène, dont la concentration est mesurée par sa densité optique à 400 nm, est détruit par les rayons lumineux sur l'ensemble du spectre. La quantité d'anthracène disparue est proportionnelle à l'énergie totale reçue

pendant la période d'exposition; un flacon noir mesure la dégradation de l'anthracène par d'autres causes que la lumière. Nous avons utilisé cette méthode des sorties 2 à 12. La solution d'anthracène est répartie dans quatre flacons dont le verre est opaque aux U.V. : un noir et deux clairs suspendus à côté des flacons de production primaire et un flacon placé au-dessus de la surface de la mer. Il y a une bonne relation entre l'énergie reçue par les flacons et celle mesurée à l'aéroport de Nice à l'aide d'un pyranomètre (pour les flacons situés sous la surface de l'eau, $r = 0,774$; $n = 11$). La comparaison des mesures faites avec les flacons hors de l'eau et sous la surface montre qu'en moyenne 42,8 % de l'énergie reçue en surface est absorbée par les premiers centimètres. On sait que 42 % de l'énergie solaire totale est située entre 400 et 700 nm.

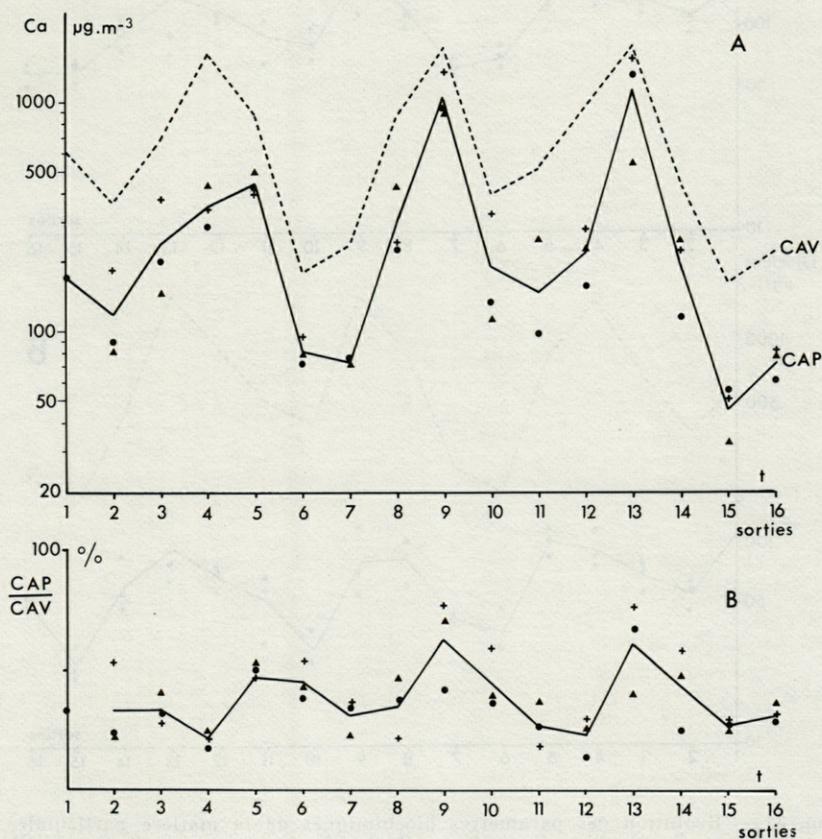


FIG. 2. — A : évolution de la valeur moyenne de la chlorophylle. Trait continu (CAP) : chlorophylle des cellules recueillies sur filtre en papier Whatman n° 2 (pores d'environ 10μ); tirets (CAV) : chlorophylle recueillie sur filtre en fibre de verre Whatman GF/C (pores d'environ 1μ). B : variation du rapport CAP/CAV.

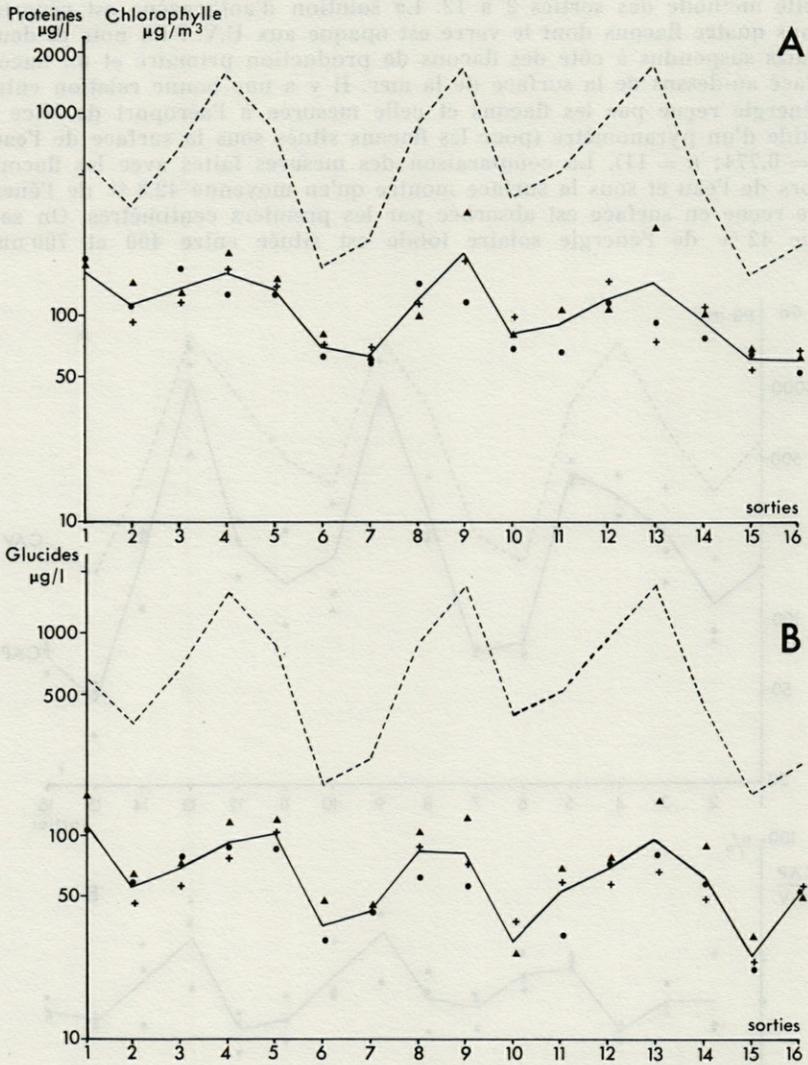
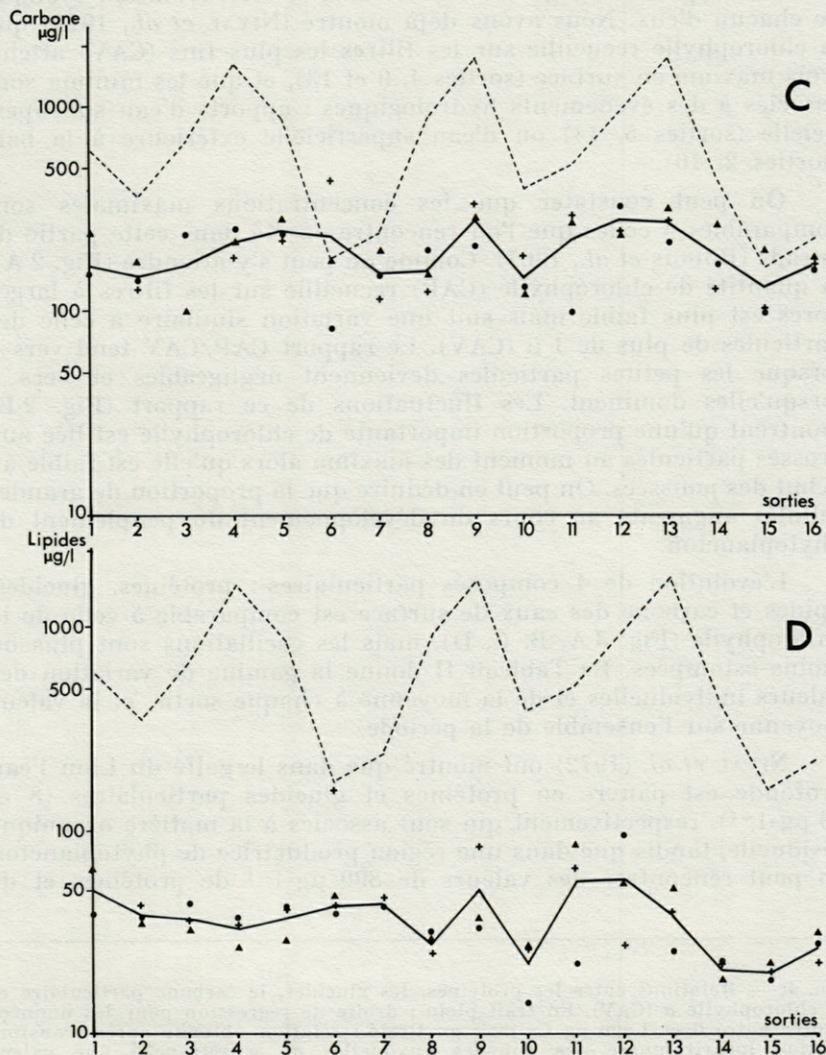


FIG. 3. — Evolution des paramètres biochimiques de la matière particulaire. A : protéines; B : glucides; C : carbone; D : lipides. On a représenté en pointillé l'évolution de la valeur moyenne de la chlorophylle (CAV).

Les flacons placés à quelques centimètres sous la surface mesurent donc l'énergie reçue dans la gamme 400/700 nm. Ces mesures montrant qu'il n'y a pas de différence nette entre l'énergie mesurée à Villefranche et celle enregistrée à l'aéroport de Nice distant de 8 km, nous utiliserons ces dernières, qui constituent une série plus complète.

Nous avons adopté la relation suivante pour calculer l'énergie reçue au niveau des flacons (E) : $E = 0,5 EO$ (EO : énergie mesurée à l'aéroport de Nice).



RÉSULTATS

CARACTÉRISTIQUES DE LA MATIÈRE PARTICULAIRE EN SURFACE.

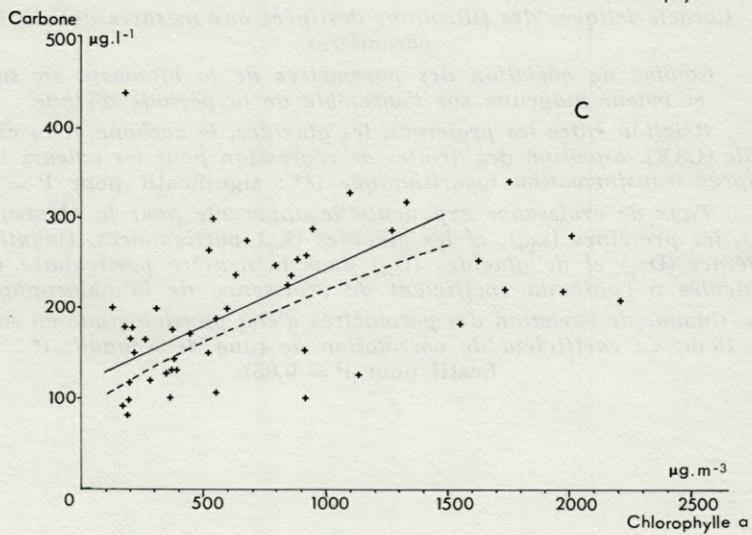
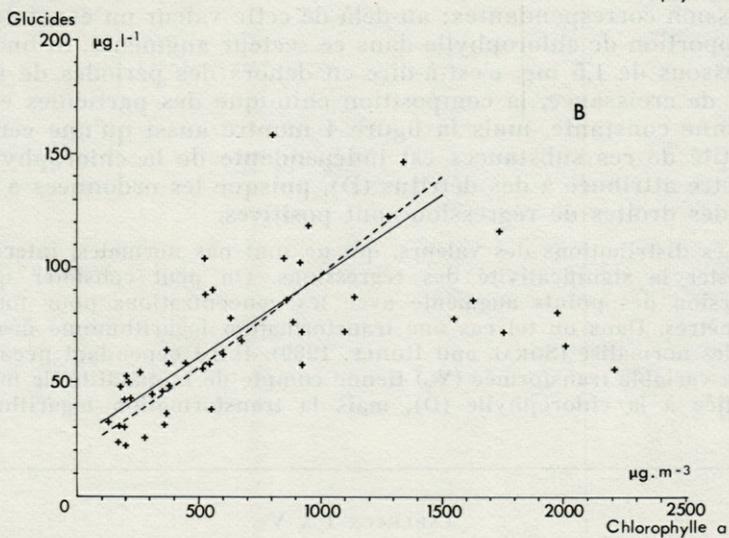
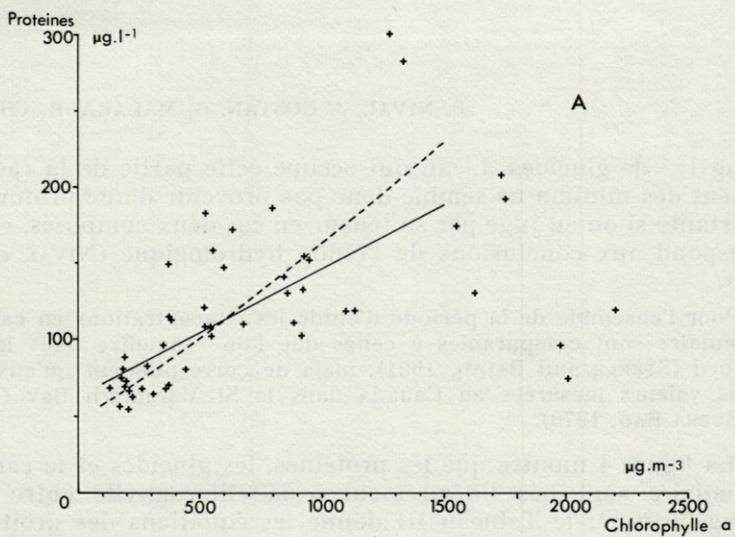
Un trait commun à tous les paramètres de la matière particulaire, et qui se dégage des figures 2 et 3, est l'évolution cyclique de chacun d'eux. Nous avons déjà montré (NIVAL *et al.*, 1975) que la chlorophylle recueillie sur les filtres les plus fins (CAV) atteint trois maxima en surface (sorties 4, 9 et 13), et que les minima sont associés à des événements hydrologiques : apports d'eau subsuperficielle (sorties 5, 14) ou d'eau superficielle extérieure à la baie (sorties 2, 10).

On peut constater que les concentrations maximales sont comparables à celles que l'on rencontre en été dans cette partie de la rade (BOUGIS *et al.*, 1967). Comme on peut s'y attendre (Fig. 2 A), la quantité de chlorophylle (CAP) recueillie sur les filtres à larges pores est plus faible mais suit une variation similaire à celle des particules de plus de 1μ (CAV). Le rapport CAP/CAV tend vers 1 lorsque les petites particules deviennent négligeables et vers 0 lorsqu'elles dominant. Les fluctuations de ce rapport (Fig. 2 B) montrent qu'une proportion importante de chlorophylle est liée aux grosses particules au moment des maxima alors qu'elle est faible au début des poussées. On peut en déduire que la proportion de grandes cellules augmente au cours du développement du peuplement de phytoplancton.

L'évolution de 4 composés particuliers : protéines, glucides, lipides et carbone des eaux de surface est comparable à celle de la chlorophylle (Fig. 3 A, B, C, D), mais les oscillations sont plus ou moins estompées. Le Tableau II donne la gamme de variation des valeurs individuelles et de la moyenne à chaque sortie, et la valeur moyenne sur l'ensemble de la période.

NIVAL *et al.* (1972) ont montré que dans le golfe du Lion l'eau profonde est pauvre en protéines et glucides particuliers (8 et $10 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), respectivement qui sont associés à la matière organique résiduelle, tandis que dans une région productrice de phytoplancton on peut rencontrer des valeurs de $800 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ de protéines et de

FIG. 4. — Relations entre les protéines, les glucides, le carbone particulaire et la chlorophylle *a* (CAV). En trait plein : droite de régression pour les données brutes entre 0 et $1500 \mu\text{g Ca}\cdot\text{m}^{-3}$; en tireté : relation obtenue après transformation logarithmique des données auxquelles on a retranché une valeur constante (fraction détritique) pour le même intervalle.



400 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ de glucides. L'eau qui occupe cette partie de la rade au moment des minima ne semble donc pas provenir d'une profondeur importante si on en juge par sa teneur en ces deux composés, ce qui correspond aux conclusions de l'étude hydrologique (NIVAL *et al.*, 1975).

Pour l'ensemble de la période d'étude les concentrations en carbone particulaire sont comparables à celles que l'on rencontre dans la mer du Nord (STEELE and BAIRD, 1961), mais ne correspondent qu'aux plus faibles valeurs mesurées au Canada dans la St Margareth Bay (PLATT and SUBBA RAO, 1970).

La figure 4 montre que les protéines, les glucides et le carbone particulaire sont liés linéairement à la chlorophylle entre 0 et 1,5 $\text{mg Ca}\cdot\text{m}^{-3}$; le Tableau III donne les équations des droites de régression correspondantes; au-delà de cette valeur on constate que la proportion de chlorophylle dans ce secteur augmente. Si on reste au-dessous de 1,5 mg, c'est-à-dire en dehors des périodes de maximum de croissance, la composition chimique des particules est en moyenne constante, mais la figure 4 montre aussi qu'une certaine quantité de ces substances est indépendante de la chlorophylle et doit être attribuée à des détritits (D), puisque les ordonnées à l'origine des droites de régression sont positives.

Les distributions des valeurs, qui ne sont pas normales, interdisent de tester la significativité des régressions. On peut constater que la dispersion des points augmente avec les concentrations pour tous les paramètres. Dans un tel cas une transformation logarithmique des données les normalise (SOKAL and ROHLF, 1969). Il est cependant nécessaire que la variable transformée (Y_T) tienne compte de la quantité de matière non liée à la chlorophylle (D), mais la transformation logarithmique

TABLEAUX I À V

- I. — *Caractéristiques des filtrations destinées aux mesures des différents paramètres.*
- II. — *Gamme de variation des paramètres de la biomasse en surface et valeur moyenne sur l'ensemble de la période d'étude.*
- III. — *Relation entre les protéines, les glucides, le carbone et la chlorophylle (CAV). Equation des droites de régression pour les valeurs brutes et après transformation logarithmique (** : significatif pour $P = 0,01$).*
- IV. — *Taux de croissance exponentielle apparente pour la chlorophylle (k_{Ca}), les protéines (k_{Pr}), et les glucides (k_G) particulaires. Quantité de protéines (D_{Pr}) et de glucides (D_G) dans la matière particulaire inerte calculée à l'aide du coefficient de croissance de la chlorophylle.*
- V. — *Gamme de variation des paramètres d'état physiologique en surface et à 10 m; τ : coefficient de corrélation de rang de Kendall; (* : significatif pour $P = 0,05$).*

Tableau I

Paramètres	Abréviations	Type de filtre	Volume filtré (l)
Chlorophylle	CAV	GF/C ϕ 5,5 cm	4
Chlorophylle	CAP	W n° 2 ϕ 15 cm	10
Protéines	Pr	GF/C calciné	0,5
Glucides	G	" "	0,5
Lipides	L	" "	2
Carbone	C	" "	1

Tableau II

Paramètres Y ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	Gamme de variation des valeurs individuelles Y_i		Moyenne sur l'ensemble de la période Y
		de la moyenne par sortie \bar{Y}	
Chlorophylle (CAV)	0,13 - 2,2	0,164 - 1,770	0,727
Protéines	54 - 330	62 - 213	119,6
Glucides	22 - 160	26 - 117	67,2
Lipides	18 - 95	20 - 58	38,2
Carbone	80 - 341	128 - 279	192,8

Tableau III

Paramètres (Y)	Relation avec la chlorophylle	Relations après transformation	n	
			n	r
Protéines (Pr)	$83,5 \cdot \text{Ca} + 63$	$\text{Log (Pr - 50)} = 1,135 (\pm 0,276)$. $\text{Log Ca} - 1,350$	41	0,799**
Glucides (G)	$71,6 \cdot \text{Ca} + 25$	$\text{Log (G - 20)} = 1,094 (\pm 0,311)$. $\text{Log Ca} - 1,394$	41	0,750**
Carbone (C)	$125,8 \cdot \text{Ca} + 116$	$\text{Log (C - 116)} = 0,760 (\pm 0,428)$. $\text{Log Ca} - 0,135$	39	0,506**

Tableau IV

Séquence	$k_{\text{Ca}}(\text{J}^{-1})$	$k_{\text{Pr}}(\text{J}^{-1})$	$k_{\text{G}}(\text{J}^{-1})$	$D_{\text{Pr}}(\mu\text{g/l})$	$D_{\text{G}}(\mu\text{g/l})$	Intervalle (sorties)
1	0,374	0,090	0,127	103	45	2 - 4
2	0,379	0,178	0,139	38	22	6 - 9
3	0,245	0,093	0,195	64	10	10 - 13

Tableau V

Paramètre	Gamme de variation de la moyenne - 0 m	Gamme de variation de la moyenne - 10 m	τ
D430/D665	2,58 - 3,88	2,91 - 5,48	0,375*
D430/D410	1,02 - 1,27	1,08 - 1,38	0,416*
Carot./Ca	0,98 - 2,22	1,20 - 3,17	0,266*
Pr / G	1,21 - 2,83	1,16 - 2,82	0,266*

impose que l'on adopte pour D une valeur inférieure à la valeur minimale observée. Les droites de régression entre Y_T soit $\log(Y - D)$ et X_T soit $\log Ca$ ont un coefficient significativement différent de 0 mais non significativement différent de 1 ($P = 0,05$; tableau III). Compte tenu de la dispersion des points les deux groupes d'équations (avant et après transformation) sont relativement équivalents pour exprimer l'un des paramètres en fonction de la chlorophylle dans la gamme de $0,1$ à $1,5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$.

Le coefficient de régression entre le carbone particulaire et la chlorophylle (125,8) est comparable aux valeurs obtenues par certains auteurs : 260 (Fladen Ground - STEELE and BAIRD, 1961); 425 (Baia California - ZEITSCHER, 1970); carbone particulaire total/chlorophylle.

Les figures 2 et 3 montrent que pour chaque cycle la croissance de la chlorophylle, comme celle des protéines et des glucides, est approximativement exponentielle (les points sont relativement bien alignés sur une échelle logarithmique pendant les poussées). Les taux de croissance, calculés à l'aide de la chlorophylle, au moment du développement (Tableau IV) sont faibles pour une zone marine où les sels nutritifs et l'énergie lumineuse sont relativement abondants (valeurs moyennes pour l'ensemble de la période : PO_4 , $0,32 \mu\text{g at N} \cdot \text{l}^{-1}$; NO_3 , $0,27 \mu\text{g at N} \cdot \text{l}^{-1}$; NH_4 , $1,67 \mu\text{g at N} \cdot \text{l}^{-1}$; énergie lumineuse, $0,194 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$, entre 400 et 700 nm). Dans de telles conditions on pourrait estimer que ces taux sont compris entre $0,5$ et $0,7 \text{ j}^{-1}$ (JITTS *et al.*, 1964). La différence peut s'expliquer par un phénomène de dilution; en effet nous avons vu (NIVAL *et al.*, 1975) que les études de courant dans la rade suggèrent dans la partie Nord une circulation permanente soit horizontale (contre-courants) soit verticale (empilement) qui est probablement associée à une certaine turbulence. Si ce flux d'eau est responsable du faible taux de croissance apparente calculé, on peut alors estimer que le taux de dilution du peuplement est de 20 % à 40 % par jour (taux de dilution = taux de croissance estimé — taux de croissance calculé).

STRICKLAND (1960) a montré que pour un peuplement de phytoplancton dont la composition chimique ne varie pas, le taux de croissance est identique quel que soit l'élément chimique utilisé pour le calcul. Ce n'est pas le cas ici (Tableau IV); pourtant les variations de la composition chimique du phytoplancton ne se rencontrent en général que lorsque les conditions du milieu varient (diminution de la quantité de sels nutritifs, variation de l'énergie lumineuse, etc.). Ces conditions sont pratiquement constantes dans cette partie de la rade à cette époque (NIVAL *et al.*, 1975). Une telle différence dans les taux de croissance peut être attribuée à la présence d'une fraction détritique pour chacun des paramètres, qui

biaise le calcul du taux de croissance. En faisant les hypothèses suivantes : 1 — Taux de croissance (k) de la matière particulaire vivante égal à celui de la chlorophylle (ce qui implique que la quantité de chlorophylle liée aux particules inertes est négligeable), 2 — Comme CUSHING et NICHOLSON (1966) : quantité de matière particulaire inerte constante au cours du développement du phytoplancton, on peut calculer cette dernière de la façon suivante : la quantité de substance liée aux cellules vivantes est $P(t)$, celle liée au détritit est (D) , ce que l'on mesure effectivement est $B(t) = P(t) + D$, d'où

$$D = \frac{B_2 - B_1 e^{k \cdot \Delta t}}{1 - e^{k \cdot \Delta t}}$$

B_1 et B_2 étant les concentrations initiales et finales moyennes de protéines et glucides particuliers pour chaque cycle.

Le tableau IV montre que la quantité de protéines et de glucides particuliers estimés de cette façon est de l'ordre de grandeur de celle mise en évidence par la figure 4. On peut s'y attendre puisque, k étant calculé à l'aide de la chlorophylle (Ca), on peut montrer que :

$$\frac{(B_2 - D)}{Ca_2} = \frac{(B_1 - D)}{Ca_1}$$

Les régressions entre les paramètres ou le calcul de la quantité de détritit sont donc deux méthodes convergentes, qui montrent qu'en moyenne la composition de la fraction vivante de la matière particulaire est constante.

Pour étudier les phénomènes dans le détail nous disposons d'un certain nombre de paramètres qui permettent de juger de l'état physiologique du phytoplancton : 1 — STRICKLAND (1965) a montré que le rapport des concentrations de caroténoïdes et de chlorophylle variait selon les conditions physiologiques du phytoplancton; 2 — Le rapport des densités optiques de l'extrait de pigments (D 430/D 665), indice de diversité pigmentaire (MARGALEF, 1968) est élevé pour des péridiniens ou du phytoplancton ayant une faible activité dans de mauvaises conditions nutritives et faible pour du phytoplancton très actif ou des petites cellules (flagellés); 3 — Moss (1967) a montré que le rapport D 430/D 410 était en relation avec la quantité de chlorophylle dégradée dans la matière particulaire; 4 — Nous avons montré que le rapport des protéines aux glucides (P/G) était élevé lorsque le phytoplancton était actif (NIVAL *et al.*, 1972).

Les figures 2 et 3 suggèrent que la séquence des événements au cours des 3 développements du phytoplancton est identique.

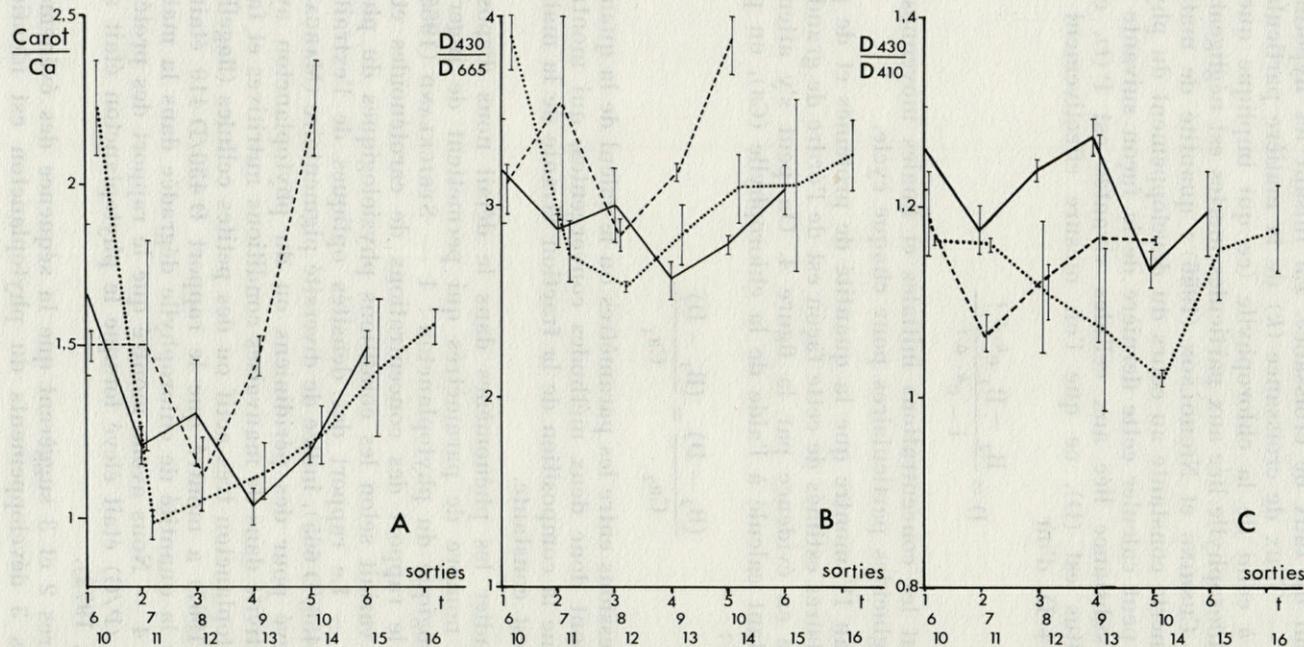


FIG. 5. — Evolution des rapports caractérisant l'état physiologique du phytoplancton au cours des trois cycles de développement observés. Trait continu : première séquence; tireté : deuxième séquence; pointillé : troisième séquence. Chaque séquence a été centrée sur la sortie correspondant au maximum de chlorophylle; les échelles de temps sont légèrement décalées pour la clarté des graphiques; les segments verticaux représentent l'écart-type des valeurs de part et d'autre de la moyenne.

On peut construire la figure 5 en considérant que le maximum de biomasse se produit au même moment dans la séquence. Il est évident que l'échelle de temps dans chaque séquence peut être plus ou moins allongée, mais on peut constater un certain nombre d'analogies dans l'évolution des paramètres.

L'évolution du rapport carotène/chlorophylle (Fig. 5 A) est comparable pour les trois séquences : fort au début, il décroît lorsque le développement a lieu, puis regagne de fortes valeurs pendant ou après le maximum. WRIGHT (1964) montre de même, pour le phytoplancton d'un lac, que le rapport est faible au moment du développement exponentiel et croît lors du déclin du peuplement. Le rapport D 430/D 665 suit une évolution similaire (Fig. 5 B) : il atteint un minimum pendant ou peu avant le maximum de chlorophylle, ce qui traduit soit des cellules en mauvais état au début et à la fin d'une séquence, soit une variation de la composition spécifique du peuplement. Le rapport D 430/D 410 évolue différemment d'une séquence à l'autre (Fig. 5 C). Les faibles valeurs, indicatrices d'une proportion importante de phaeophytine, se rencontrent au début du développement pour les deux premières séquences et lors du maximum de chlorophylle pour la troisième. On peut remarquer qu'une tendance décroissante se superpose à ces oscillations. Ce rapport nous apprend cependant que les fortes valeurs de la diversité pigmentaire ne sont pas liées à une abondance de cellules végétales mortes puisque la proportion de phaeophytine est faible au début et à la fin de la séquence, mais plutôt à un changement de composition spécifique. La décroissance, au deuxième temps des deux premières séquences, de ce dernier rapport, suggère que la population initiale apportée par les mouvements hydrologiques est inadaptée aux conditions de cette région de la baie et dépérit. La décroissance continue que l'on observe au cours de la troisième séquence indique qu'à cette période où l'eau superficielle stable se réchauffe (de 19 à 21 °C), la mortalité du phytoplancton augmente.

Le rapport P/G (Fig. 6) montre une évolution relativement comparable pour la première et la troisième séquence : élevé au début, il décroît à l'approche du maximum. C'est une évolution opposée à celle attendue; en effet au moment du développement printanier du phytoplancton dans le Golfe du Lion, les fortes valeurs sont associées aux fortes concentrations en chlorophylle (NIVAL *et al.*, 1972). Selon ce rapport le phytoplancton côtier est sans doute ici associé à une plus forte quantité de matériel détritique que dans le cas d'une floraison au large, sans que la valeur de P/G ne devienne inférieure à 1 (cas de la zone aphotique). Les résultats de DAUMAS (1974) montrent que pour une eau côtière peu profonde (1 m) le rapport P/G peut être très nettement inférieur à 1, même

au moment de développements du phytoplancton. Ce dernier est dans ce cas probablement associé à une fraction importante de particules mortes; cependant BERLAND *et al.* (1970) trouvent aussi des valeurs faibles pour une culture de *Monallantus salina* au moment du maximum de sa croissance. Ces travaux montrent donc que la composition spécifique aussi bien que la proportion de matériel détritique sont responsables de la variation de ce rapport; la quantité de débris étant en moyenne constante pendant notre étude, l'évolution de P/G, comparée à celle de la chlorophylle, laisse penser qu'au cours du développement, la proportion de cellules riches en glucides (de réserve ou de structure) augmente.

Nous ne disposons pas de comptages de cellules de phytoplancton pour l'ensemble de la période d'étude; mais la figure 6 montre l'évolution des petits flagellés, des grands péridiniens et des diatomées au cours de la troisième séquence. Les diatomées ne jouent pas un rôle très important dans l'évolution de la chlorophylle, qui est essentiellement due à la variation des deux autres groupes; cette observation est en accord avec les résultats de JACQUES (1968) et de PARSONS (1972).

VARIATIONS A 10 m.

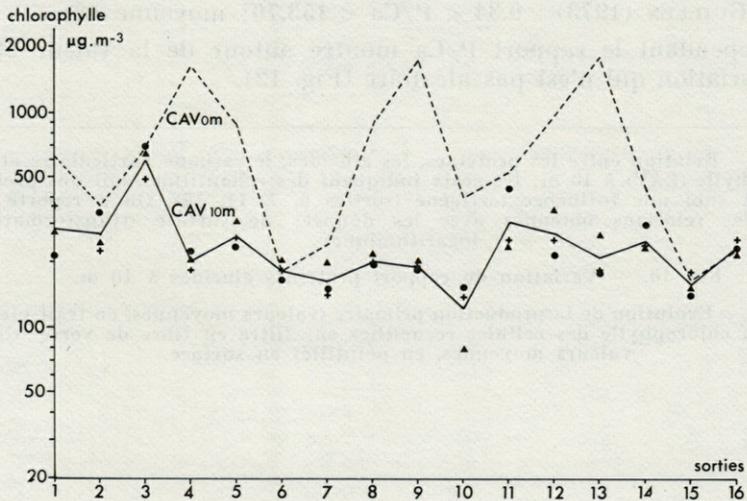
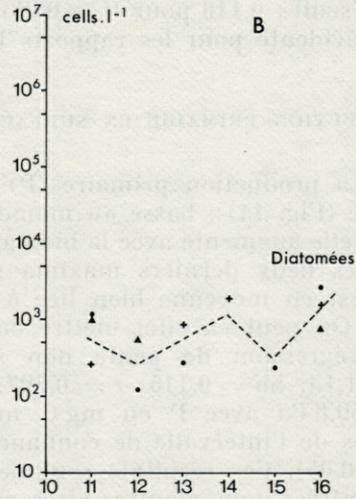
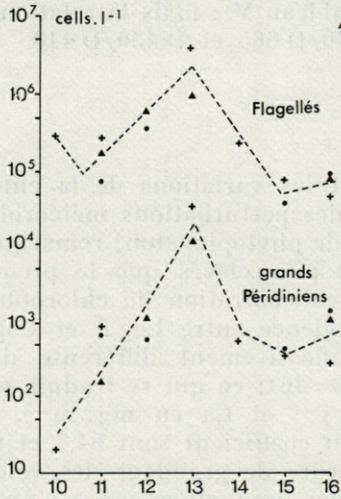
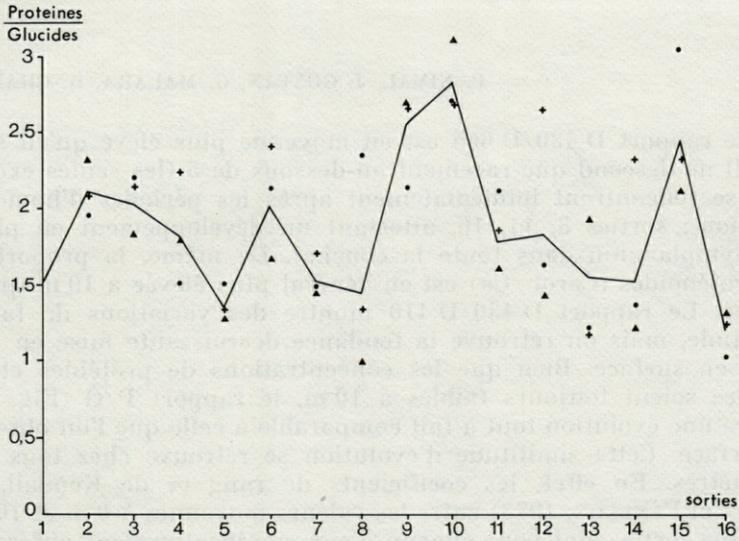
L'étude des variations hydrologiques nous a montré que le niveau 10 m subit, en général, les mêmes variations que la surface pendant les deux premières séquences.

La biomasse du phytoplancton, au contraire, y est relativement constante à un niveau bas (si on excepte la sortie 3). Le phytoplancton de surface semble évoluer relativement indépendamment de celui de 10 m (Fig. 8). On peut remarquer qu'aux périodes d'homogénéité hydrologique les valeurs sont pratiquement identiques aux deux profondeurs (sorties 2, 3, 6, 11, 15, 16). Le carbone particulaire (Fig. 9 C) montre des variations erratiques et relativement fortes pendant la deuxième séquence. Pendant les deux autres les valeurs sont relativement constantes. Les protéines et les glucides particuliers (Fig. 9 A, B) varient peu autour d'une valeur moyenne basse.

FIG. 6. — Evolution du rapport protéines/glucides en surface.

FIG. 7. — Evolution du nombre de cellules phytoplanctoniques au cours de la troisième séquence.

FIG. 8. — Evolution de la chlorophylle des cellules recueillies sur filtre en fibre de verre (CAV). Trait continu : valeur moyenne à 10 m; pointillé : valeur moyenne en surface.



Le rapport D 430/D 665 est en moyenne plus élevé qu'en surface. Il ne descend que rarement au-dessous de 3 (les seules exceptions se rencontrent immédiatement après les périodes d'homogénéisation : sorties 3, 11, 16, attestant un développement en place du phytoplancton dans toute la couche). De même, la proportion de caroténoïdes (Carot./Ca) est en général plus élevée à 10 m qu'en surface. Le rapport D 430/D 410 montre des variations de faible amplitude, mais on retrouve la tendance décroissante mise en évidence en surface. Bien que les concentrations de protéines et de glucides soient toujours faibles à 10 m, le rapport P/G (Fig. 10) montre une évolution tout à fait comparable à celle que l'on observe en surface. Cette similitude d'évolution se retrouve chez tous ces paramètres. En effet, les coefficients de rang (τ de Kendall, *in* LEBART et FÉNELON, 1973) entre les valeurs moyennes à 0 m et 10 m, à chaque sortie, sont pour chacun d'eux significativement différents de 0 (seuil : 0,116 pour $P = 0,05$) (Tableau V); mais la relation est plus évidente pour les rapports D 430/D 665 et D 430/D 410.

PRODUCTION PRIMAIRE EN SURFACE.

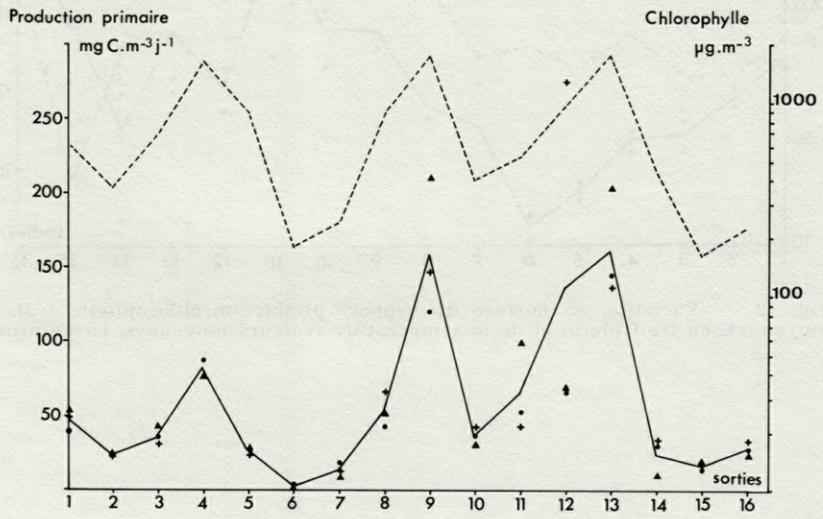
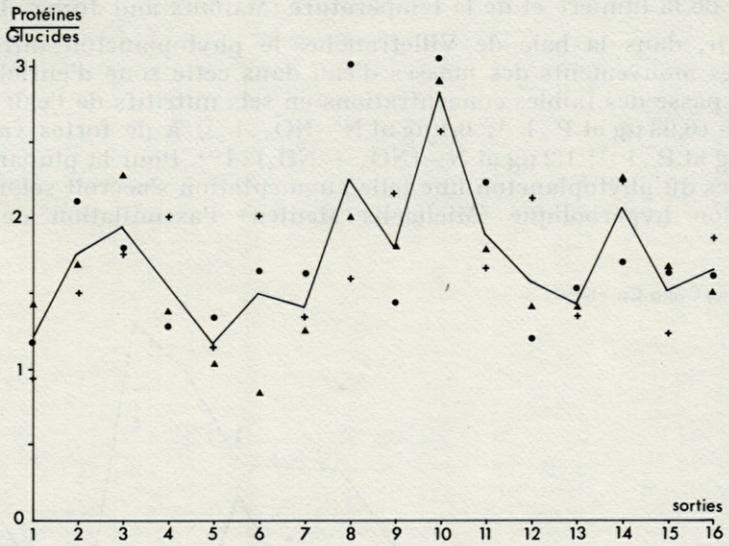
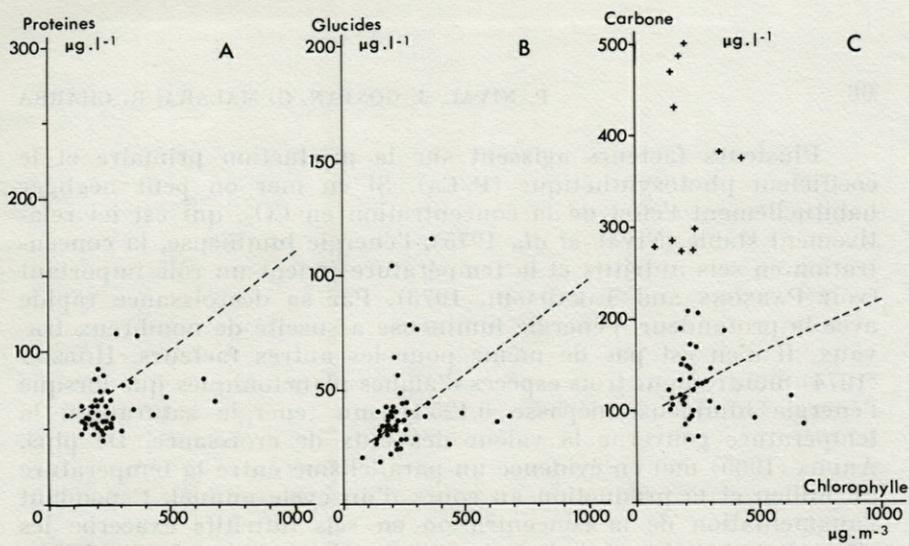
La production primaire (P) suit les variations de la chlorophylle (Fig. 11) : basse au moment des perturbations météorologiques, elle augmente avec la biomasse de phytoplancton; remarquons que les deux derniers maxima sont plus élevés que le premier. Elle est en moyenne bien liée à la concentration de chlorophylle (Ca). On peut en effet mettre en évidence entre Log P et Log Ca une régression de pente non significativement différente de 1 ($b = 1,13$; $S_b = 0,115$; $r = 0,797$; $n = 46$); ce qui se traduit par : $P = 59,8 Ca$ avec P en $mg C. m^{-3} \cdot j^{-1}$ et Ca en $mg. m^{-3}$. Les limites de l'intervalle de confiance du coefficient sont 54,7 et 65,4 ($P = 0,05$). Ces résultats sont de l'ordre de grandeur des valeurs rencontrées dans d'autres aires marines productives (zone d'upwelling : GUILLEN (1973) : $0,34 < P/Ca < 153,76$; moyenne 42).

Cependant le rapport P/Ca montre autour de la valeur 59,8 une variation qui n'est pas aléatoire (Fig. 12).

FIG. 9. — Relation entre les protéines, les glucides, le carbone particulaire et la chlorophylle (CAV) à 10 m; les croix indiquent des échantillons qui ont probablement subi une influence terrigène (sorties 6, 7, 11, 12). On a reporté en tireté les relations obtenues avec les données de surface (transformation logarithmique).

FIG. 10. — Variation du rapport protéines/glucides à 10 m.

FIG. 11. — Evolution de la production primaire (valeurs moyennes, en trait plein) et de la chlorophylle des cellules recueillies sur filtre en fibre de verre (CAV, valeurs moyennes, en pointillé) en surface.



Plusieurs facteurs agissent sur la production primaire et le coefficient photosynthétique (P/Ca). Si en mer on peut négliger habituellement l'effet de la concentration en CO_2 , qui est ici relativement stable (NIVAL *et al.*, 1975), l'énergie lumineuse, la concentration en sels nutritifs et la température jouent un rôle important (voir PARSONS and TAKAHASHI, 1973). Par sa décroissance rapide avec la profondeur, l'énergie lumineuse a suscité de nombreux travaux. Il n'en est pas de même pour les autres facteurs. HOBSON (1974) montre pour trois espèces d'algues planctoniques que lorsque l'énergie lumineuse dépasse $0,125 \text{ ly} \cdot \text{mn}$ (énergie saturante), la température gouverne la valeur des taux de croissance. De plus, ARUGA (1965) met en évidence un parallélisme entre la température du milieu et la production au cours d'un cycle annuel. Cependant l'augmentation de la concentration en sels nutritifs exacerbe les effets de la lumière et de la température (MADDUX and JONES, 1964).

Or, dans la baie de Villefranche, le phytoplancton introduit par les mouvements des masses d'eau dans cette zone d'enrichissement passe des faibles concentrations en sels nutritifs de l'eau extérieure ($0,03 \mu\text{g at P} \cdot \text{l}^{-1}$; $0,1 \mu\text{g at N}-(\text{NO}_3 \cdot \text{l}^{-1})$) à de fortes valeurs ($0,3 \mu\text{g at P} \cdot \text{l}^{-1}$; $1,2 \mu\text{g at N}-(\text{NO}_3 + \text{NH}_4) \cdot \text{l}^{-1}$). Pour la plupart des espèces du phytoplancton une telle augmentation s'accroît selon une fonction hyperbolique (Michaelis Menten) l'assimilation de sels

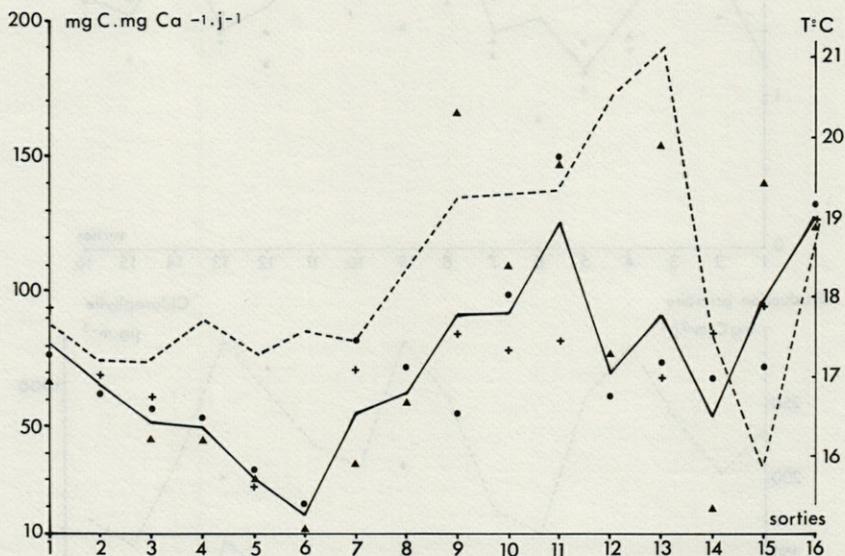


FIG. 12. — Variation en surface du rapport production/chlorophylle (valeurs moyennes, en trait plein) et de la température (valeurs moyennes, en pointillé).

nutritifs (EPPLEY *et al.*, 1969; THOMAS, 1970), qui est en première approximation liée à la photosynthèse. On peut s'attendre en plus à ce que l'augmentation de température que l'on observe entraîne une sélection des espèces (GOLDMAN and CARPENTER, 1974), tandis que l'énergie solaire reçue par les flacons de production primaire, qui est en général supérieure à l'énergie saturante pendant la période d'étude, n'aura probablement que peu d'action.

Si les faibles valeurs des sorties 5-6 et 14 contrastent avec celles de la sortie 10, bien que les trois périodes correspondent à des perturbations hydrologiques, c'est probablement parce qu'aux deux premières (5-6, 14) les populations apportées proviennent d'eau subsuperficielle (type de plancton d'ombre plus ou moins inhibé par la forte énergie lumineuse en surface) alors qu'à la troisième (sortie 10), elles proviennent d'eau de surface, donc sont déjà adaptées. La décroissance du coefficient photosynthétique aux sorties 12 et 13 peut vraisemblablement être attribuée à une température trop élevée (supérieure à 20 °C), comme l'ont montré TAKAHASHI *et al.* (1973), bien qu'on ne puisse pas éliminer la surestimation de la chlorophylle (nous avons vu que pendant la troisième séquence la proportion de chlorophylle active diminuait).

En ne tenant pas compte des mesures faites au moment des apports d'eau profonde (sorties 5-6, 14-15) on peut mettre en évidence entre $\log(P/Ca)$ et la température une relation linéaire de pente 0,0549 ($r = 0.405$; $n = 34$). On peut ainsi admettre que, dans cette gamme de température (16 à 21 °C), le Q_{10} de la photosynthèse est constant (3,54) et que P/Ca et T sont liés par la relation suivante : $P/Ca = 7,424 \cdot 1,135_T$. Elle est comparable à celle obtenue par EPPLEY (1972) qui lie le taux de croissance maximal de culture d'algues planctoniques et la température.

DISCUSSION

On peut se demander, après avoir observé pendant cette période de l'année des oscillations importantes de la biomasse du phyto-plancton, si le peuplement garde une composition spécifique et une qualité biochimique constante, comme pourrait le laisser penser la relative constance du milieu marin superficiel en éléments nutritifs et en énergie lumineuse. Cela revient à supposer que les processus hydrologiques ne font que diluer la population qui se développe indépendamment; il est cependant plus probable que les flux d'eau introduisent une population étrangère à cette zone et que la variation de la turbulence verticale joue également un rôle non négligeable. Mais, si on constate une variation dans la qualité bio-

chimique du phytoplancton, est-ce dû à une succession d'espèces ayant des qualités chimiques différentes, ou à une variation de cette qualité au sein d'un peuplement à composition spécifique constante ?

Un certain nombre de faits émergent de l'étude des différents paramètres. Les pourcentages moyens des constituants essentiels de la matière particulaire pour l'ensemble de la période sont les suivants : protéines : 53 %, glucides : 29 %, lipides : 18 % de la somme des trois et le déplacement du point représentatif d'un échantillon dans un diagramme de phases semble aléatoire.

La figure 13 A montre la variation, mise en évidence par certains auteurs, d'une culture dans des conditions naturelles, selon son âge ou selon la source azotée offerte (Mc ALLISTER *et al.*, 1961; ANTIA *et al.*, 1963; STRICKLAND *et al.*, 1969; EPPLEY *et al.*, 1971). Le point moyen pour les échantillons de la baie (Fig. 13 B) correspond assez bien à celui du maximum de biomasse dans les grandes sphères (Mc ALLISTER *et al.*, 1961). La plus forte proportion de lipides aux sorties 6, 7, 11, pourrait être associée à une plus grande abondance de péridiniens, comme le suggère la position des points relatifs à *Gonyaulax* et *Cachonina* sur la figure 13 A. Cette remarque mise à part, nos constatations tendent à appuyer l'hypothèse d'une constance de la composition biochimique du phytoplancton pendant cette période, comme l'ont montré les régressions entre protéines, glucides, carbone et chlorophylle. Il semble cependant que ce ne soit là que l'indication d'un niveau physiologique donné autour duquel on peut mettre en évidence une variation plus ou moins liée au déroulement des événements hydrologiques. Si on enregistre un minimum du rapport P/G au moment des apports d'eau profonde (sorties 5 et 14) sa valeur absolue (supérieure à 1) suggère que cette eau a cependant une origine superficielle, ce qui concorde avec les observations hydrologiques. Au contraire, ce rapport prend une valeur maximale au moment de la perturbation due à l'intensification du vent d'Est (sortie 10). On peut alors supposer que la population du large apportée dans ces conditions est en bon état physiologique, bien que très diluée. La production primaire en surface confirme ce point de vue : apport de populations d'eau profonde inadaptées aux conditions de surface (sorties 6 et 14) et par contre introduction de phytoplancton ayant les mêmes capacités de photosynthèse que les populations en place lors de l'arrivée d'eau superficielle (sortie 10).

L'évolution des rapports Carotène/Ca, D 430/D 665, D 430/D 410, P/G, montre que la matière particulaire recueillie au début d'une séquence contient du phytoplancton peu actif dans lequel se développe d'abord la fraction nannoplanctonique, qui perd ensuite progressivement sa dominance à l'approche du maximum.

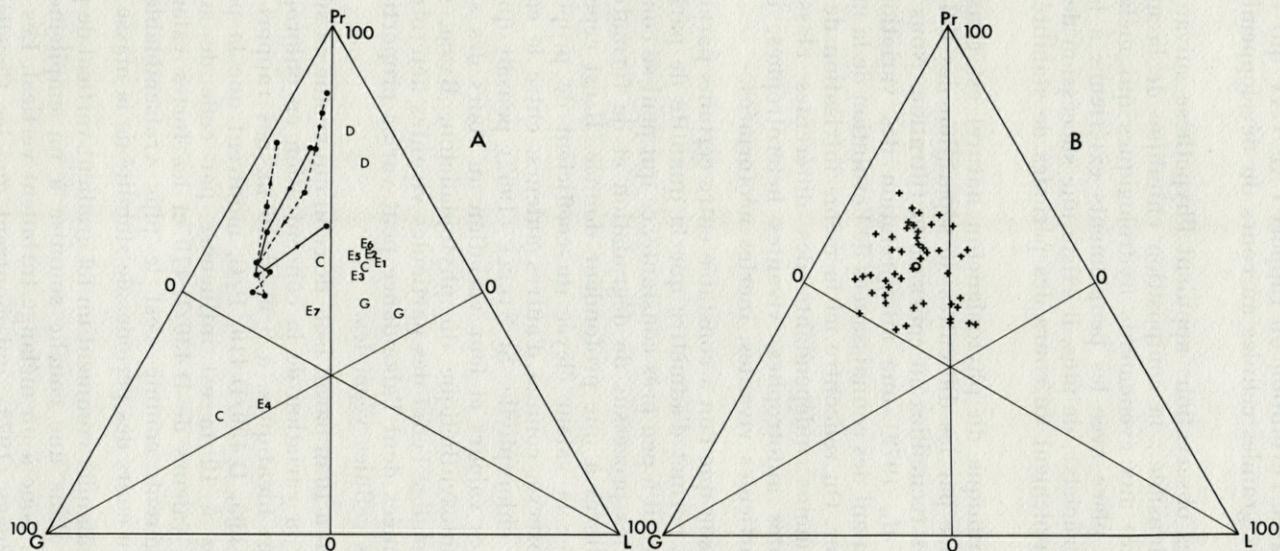


FIG. 13. — Diagramme représentant les variations des proportions de protéines, glucides et lipides dans différents types de matière particulaire. A : données de différents auteurs pour du phytoplancton en culture de grand volume. En trait plein, Mc ALLISTER *et al.*, 1961; en tireté, ANTIA *et al.*, 1963 (les flèches indiquent la variation du temps). — D : *Ditylum*, C : *Cachonina*, G : *Gonyaulax*, STRICKLAND *et al.*, 1969. — E_i : phytoplancton en présence de différents enrichissements (NO₃ : i = 1 et 5; NH₄ : i = 2 et 6; urée : i = 3 et 7; sans enrichissement : i = 4), EPPLEY *et al.*, 1972. — B : données du présent travail; la position des croix correspond aux échantillons recueillis, le cercle figurant le point moyen.

Ce qui concorde avec l'évolution du rapport CAP/CAV qui traduit l'augmentation des grandes cellules au cours du développement du phytoplancton.

Ces différentes observations appuient l'hypothèse suivante qui semble la plus plausible : la composition chimique de la matière particulaire est liée aux événements hydrologiques qui mélangent le peuplement en place avec les peuplements extérieurs à la baie (profonds ou superficiels); de plus, il existe une succession de différents types de peuplement au cours des périodes de stabilité de la masse d'eau.

L'étude biochimique du phytoplancton naturel est considérablement compliquée par les difficultés de séparation des différents types de particules recueillies au cours de la filtration. Nous avons donné (NIVAL *et al.*, 1972) une interprétation des variations du rapport P/G découlant des connaissances de l'évolution de la matière particulaire en mer. On rencontre ici la même intrication de l'évolution plus ou moins indépendante des différentes classes de particules : vivantes autotrophes, vivantes hétérotrophes, inertes mais issues de particules vivantes, inertes néoformées.

La bonne liaison que l'on a constatée entre certains paramètres et la chlorophylle permet d'admettre que la quantité de particules mortes (détritiques) était à peu près constante, ce qui peut se concevoir si on admet que les processus de dégradation et de formation de celle-ci sont équilibrés à une profondeur donnée. Il est cependant difficile d'expliquer la valeur élevée du coefficient de proportionnalité que l'on observe, comme d'autres auteurs, entre le carbone particulaire et la chlorophylle. Si STEELE (1962) pensait que l'on devait attribuer ces valeurs et leur variation au cours des saisons à la capacité photosynthétique du phytoplancton, BANSE (1974) suppose qu'on a négligé l'effet des particules vivantes hétérotrophes ou inertes néoformées dont l'abondance peut varier proportionnellement à celle des cellules végétales.

Le peuplement à 10 m paraît isolé de celui qui évolue en surface, si on en juge par la variation de la concentration en chlorophylle, mais les tendances identiques, à 0 m et 10 m, des rapports Carotène/Ca, D 430/D 665, D 430/D 410, P/G, montrent que la population de particules à 10 m est influencée par celle de surface. L'atténuation des valeurs de D 430/D 410 et les fortes valeurs de D 430/D 665 suggèrent, comme c'est le plus vraisemblable, que l'isolement croît au cours des périodes de stabilité de la masse d'eau.

On peut se demander comment un tel gradient vertical de phytoplancton persiste dans une couche soumise à un empilement de l'eau superficielle, donc à un mélange turbulent vertical. Les observations de THRONDSSEN (1973), qui montrent que les flagellés sont

capables de se déplacer à des vitesses correspondant à un courant faible (0 à $1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$), expliquent que les cellules à flagelles dominent nettement dans le phytoplancton de cette partie de la rade.

Dans ce travail, l'effet du broutage du zooplancton sur la croissance du phytoplancton n'a pas été envisagé. On peut se demander en effet si les oscillations observées ne seraient pas dues à une relation prédateur-proie classique. Il est certain qu'une partie du phytoplancton est consommée par les herbivores tels que les copépodes, les appendiculaires et les thaliacés. Mais nous avons estimé (NIVAL *et al.*, 1972) que dans cette zone de la baie les besoins des copépodes, qui dominent le zooplancton, ne représentent que quelques pourcents de la production primaire.

Parmi les causes de variation de la biomasse du phytoplancton, nous verrons (NIVAL *et al.*, sous presse) qu'à cette époque, le broutage peut être négligé devant l'action des perturbations hydrologiques.

CONCLUSION

Dans cette zone de la baie, les différents paramètres biologiques (chlorophylle, protéines, glucides, lipides, carbone particulaire) évoluent en phase et en étroite relation avec les phénomènes hydrologiques. En particulier les minima se rencontrent au moment de perturbations de la couche d'eau.

La composition chimique de la matière particulaire est en moyenne constante; cependant, dans le détail, on peut mettre en évidence des variations qui semblent plus liées à des changements de composition spécifique du phytoplancton qu'à des modifications de la composition chimique des cellules elles-mêmes. Ces variations sont de deux types; les unes se produisent à chaque cycle : dépérissement d'une partie des cellules apportées par les perturbations hydrologiques, développement de petits flagellés au début de la poussée et succession par de grandes cellules; les autres sont liées à la variation de la température au cours de la période d'étude : augmentation de la proportion de la chlorophylle dégradée et de la production par unité de chlorophylle.

Bien que la biomasse à 10 m soit à peu près constante et que le gradient vertical dans la couche puisse être fort; les variations de la qualité de la matière particulaire montrent que la production par unité de chlorophylle est liée à la température. L'énergie lumineuse est, pendant notre étude, supérieure à la quantité saturant le système photosynthétique et sa variation n'influence généralement pas la production en surface. Elle intervient occasionnellement en inhibant

les populations de profondeur amenées en surface par les remontées d'eau.

RÉSUMÉ

Pendant la période d'étude, le phytoplancton montre trois poussées interrompues par des perturbations hydrologiques (NIVAL *et al.*, 1975). Les paramètres biochimiques de la matière particulaire (protéines, glucides, lipides, carbone) varient parallèlement à la chlorophylle; en moyenne, la composition chimique du phytoplancton reste constante à cette époque. La fraction détritique de la matière particulaire semble elle aussi constante et permet d'expliquer la différence des taux de croissance apparente du phytoplancton calculés à l'aide de la variation de la chlorophylle, des protéines et des glucides.

L'étude des rapports carotène/chlorophylle, D 430/D 665, D 430/D 410, protéines/glucides montre qu'une partie de la fluctuation des paramètres biochimiques est due à une succession de populations au cours de chaque développement de phytoplancton. Celles-ci débutent par un peuplement apporté par les masses d'eau au moment des perturbations hydrologiques, puis se poursuivent par un développement de petites cellules, auquel se joint une proportion de plus en plus élevée de grandes cellules.

A 10 m la biomasse de matière particulaire est faible et varie peu au cours du temps. Cependant les rapports précédents y montrent une évolution parallèle à celle de surface, ce qui indique que le phytoplancton de 10 m est influencé par celui qui se développe dans la couche superficielle (mélange, sédimentation).

La production primaire est liée à la concentration de chlorophylle : $P \text{ (mg C} \cdot \text{j}^{-1}) = 59,8 \text{ Ca (mg Chlorophylle} \cdot \text{m}^{-3})$. Les fluctuations du rapport P/Ca montrent que la capacité de photosynthèse du phytoplancton de surface est influencée par la température de l'eau à cette époque où l'énergie lumineuse n'est pas limitante : $P/\text{Ca (mg C} \cdot \text{mg Ca}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}) = 7,424 \cdot 1,135^T \text{ (}^\circ\text{C)}$.

ZUSAMMENFASSUNG

Während der Untersuchungsperiode zeigte das Phytoplankton drei Blüten, die von hydrologischen Störungen unterbrochen wurden (NIVAL *et al.*, 1975). Die biochemischen Parameter der Feststoffe (Proteine, Glucide, Lipide, Kohlenstoff) änderten sich parallel zum

Chlorophyll; im Durchschnitt blieb die chemische Zusammensetzung des Phytoplanktons in dieser Zeit gleich. Der Detritusanteil der Feststoffe schien ebenfalls unverändert; aus ihm lässt sich der Unterschied in den sichtbaren Wachstumsraten des Phytoplanktons erklären, die anhand der Veränderung von Chlorophyll, Proteinen und Gluciden errechnet wurden.

Die Untersuchung der Verhältnisse Karotin/Chlorophyll, D 430/D 665, D 430/D 410, Proteine/Glucide zeigt, dass ein Teil der Schwankungen in den biochemischen Parametern auf eine Populationsfolge im Laufe jeder Phytoplanktonentwicklung zurückzuführen ist. Diese Populationen entwickeln sich aus Gruppen, die im Zuge der hydrologischen Störungen eingeschwemmt werden, und pflanzen sich durch die Ausbildung kleiner Zellen fort, zu denen sich ein stetig zunehmender Anteil grosser Zellen gesellt.

In 10 m Tiefe ist die Biomasse der Feststoffe gering; sie verändert sich wenig im betrachteten Zeitraum. Dagegen zeigen die oben genannten Mengenverhältnisse eine Entwicklung, die zu derjenigen der Oberflächenschicht parallel läuft. Daraus lässt sich schliessen, dass das Phytoplankton in 10 m Tiefe durch dasjenige in der Oberflächenschicht beeinflusst wird (Mischung, Sedimentation).

Die Primärproduktion steht in direkter Beziehung zur Chlorophyllkonzentration: $P \text{ (mg C} \cdot \text{j}^{-1}) = 59,8 \text{ Ca (mg Chlorophyll} \cdot \text{m}^{-3})$. Die Schwankungen im Verhältnis P/Ca zeigen an, dass die Photosynthesekapazität des Phytoplanktons an der Oberfläche in dieser Jahreszeit, in der die Sonnenenergie kein limitierender Faktor ist, von der Wassertemperatur beeinflusst wird:

$$P/Ca \text{ (mg C} \cdot \text{mg Ca}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}) = 7,424 \cdot 1,135^T \text{ (}^\circ\text{C)}.$$

BIBLIOGRAPHIE

- ANTIA, N.J., C.D. McALLISTER, T.R. PARSONS, K. STEPHENS & J.D.H. STRICKLAND, 1963. Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, **8** : 166-183.
- ARUGA, Y., 1965. Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton. I. Seasonal changes in photosynthesis of natural phytoplankton. *Bot. Mag., Tokyo*, **78** : 280-288.
- BANSE, K., 1974. On the interpretation of data for the carbon-to-nitrogen ratio of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **19** : 695-699.
- BERLAND, B.R., D.J. BONIN, R.A. DAUMAS, P.L. LABORDE & S.Y. MAESTRINI, 1970. Variations du comportement physiologique de l'algue *Monallanus salina* (xanthophycée) en culture. *Mar. Biol.*, **7** : 82-92.

- BLIGH, E.G. & W.J. DYER, 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, **37** (8) : 911-917.
- 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.
- CUSHING, D.H. & H.F. NICHOLSON, 1966. Method of estimating algal production rates at sea. *Nature, Lond.*, **212** : 310-311.
- DAUMAS, R.A., 1974. Influence de la température et du développement planctonique sur le mécanisme d'accumulation de la matière organique à la surface de la mer. *Mar. Biol.*, **26** : 111-116.
- DUBOIS, M., K.A. GILLES, J.K. HAMILTON, P.A. REBERS & F. SMITH, 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analyt. Chem.*, **28** : 350-356.
- EPPLEY, R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.*, **70** : 1064-1090.
- EPPLEY, R.W., J.N. ROGERS & J.J. MCCARTHY, 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **14** : 912-920.
- EPPLEY, R.W., A.F. CARLUCCI, O. HOLM-HANSEN, D. KIEFER, J.J. MCCARTHY, E. VENRICK & P.M. WILLIAMS, 1971. Phytoplankton growth and composition in shipboard cultures supplied with nitrate, ammonium, or urea as the nitrogen source. *Limnol. Oceanogr.*, **16** : 741-751.
- GOLDMAN, J.C. & E.J. CARPENTER, 1974. A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. *Limnol. Oceanogr.*, **19** : 756-766.
- GUILLÉN, O., 1973. Carbon-chlorophyll relationships in Peruvian coastal waters. *Oceanography of the South Pacific 1972, comp. R. Fraser. New Zealand National Commission for UNESCO, Wellington*, 373-385.
- HOBSON, L.A., 1974. Effects of irradiance, day length and temperature on division rates of three species of marine unicellular algae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **31** (4) : 391-395.
- JACQUES, G., 1968. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-mer (Golfe du Lion). II. Cycle des flagellés nannoplanctoniques (juin 1965 - juin 1967). *Vie Milieu*, **19** (1 B) : 17-33.
- JITTS, H.R., C.D. MCALLISTER, K. STEPHENS & J.D.H. STRICKLAND, 1964. The cell division rates of some marine phytoplankters as a function of light and temperature. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **21** : 139-157.
- LEBART, L. & J.-P. FÉNELON, 1973. Statistiques et informatique appliquées. 2^e Ed., Dunod, Paris, 457 p.
- LOWRY, O.H., N.J. ROSENBROUGH, A.L. FARR & R.J. RANDALL, 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. biol. Chem.*, **193** : 265-275.
- MCALLISTER, C.D., T.R. PARSONS, K. STEPHENS & J.D.H. STRICKLAND, 1961. Measurements of primary production in coastal sea water using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, **6** : 237-258.
- MADDUX, W.S. & R.F. JONES, 1964. Some interactions of temperature, light intensity, and nutrient concentration during the continuous

- culture of *Nitzschia closterium* and *Tetraselmis* sp. *Limnol. Oceanogr.*, **9** : 79-86.
- MALARA, G. & R. CHARRA, 1972 a. Dosage des protéines particulières selon la méthode de LOWRY. Notes de travail, S.Z.V. Villefranche-sur-mer, **5** : 1-8.
- MALARA, G. & R. CHARRA, 1972 b. Dosage des glucides particulières du phytoplancton selon la méthode de DUBOIS. Notes de travail, S.Z.V. Villefranche-sur-mer, **6** : 1-7.
- MARGALEF, R., 1968. Ecologia marina. Cap. 12 - El ecosistema, p. 377-453. Fundación La Salle de ciencias naturales, Caracas, 711 p.
- MARYNEN, T. & J. DE SLOOVER, 1963. La mesure écologique des sommes d'éclaircissement. Une méthode pratique peu appliquée. *Agricultura, Heverlee*, **11**, 2 sér., n° 4 : 393-411.
- MOSS, B., 1967. A spectrophotometric method for the estimation of percentage degradation of chlorophylls to pheo-pigments in extracts of algae. *Limnol. Oceanogr.*, **12** : 335-340.
- NIVAL, P., G. MALARA, R. CHARRA & D. BOUCHER, 1972. La matière organique particulaire en Méditerranée occidentale en mars 1970 (chlorophylle, protéines, glucides). Mission « Médiprod II » du Jean-Charcot. *Annls. Inst. océanogr. Paris*, **48** : 141-156.
- NIVAL, P., G. MALARA, R. CHARRA, 1975. Evolution du plancton de la baie de Villefranche-sur-mer à la fin du printemps (mai et juin 1971). I. Hydrologie, sels nutritifs, chlorophylle. *Vie Milieu*, **25** (2 B) : 231-260.
- NIVAL, P., S. NIVAL & I. PALAZZOLI, 1976. Evolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971). IV. Biomasse et respiration du zooplancton. *Vie Milieu*, sous presse.
- PARSONS, T.R., 1972. Size fractionation of primary producers in the Subarctic Pacific Ocean. *Utea Memorial* : 275-278.
- PARSONS, T.R. & J.D.H. STRICKLAND, 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. mar. Res.*, **21** : 155-163.
- PARSONS, T.R. & M. TAKAHASHI, 1973. Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol. Oceanogr.*, **18** : 511-515.
- PLATT, T. & D.V. SUBBA RAO, 1970. Primary production measurements on a natural plankton bloom. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **27** : 887-899.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF, 1969. Biometry. The principles and practise of statistics in biological research. W.H. Freeman & C°, San Francisco.
- STEELE, J.H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, **7** : 137-150.
- STEELE, J.H. & I.E. BAIRD, 1961. Relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. *Limnol. Oceanogr.*, **6** : 68-78.
- STRICKLAND, J.D.H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, **122** : 172 p.

- STRICKLAND, J.D.H., 1965. Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain, p. 477-610. In J.P. Riley & G. Skirrow (eds.), *Chemical oceanography*, Vol. 1, Academic Press.
- STRICKLAND, J.D.H. & T.R. PARSONS, 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Canada*, 167, 311 p.
- STRICKLAND, J.D.H., O. HOLME-HANSEN, R.W. EPPLEY & R.J. LINN, 1969. The use of a deep tank in plankton ecology. I. Studies of the growth and composition of phytoplankton crops at low nutrient levels. *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 23-34.
- TAKAHASHI, M., K. FUJII & T.R. PARSONS, 1973. Simulation study of the phytoplankton photosynthesis and growth in the Fraser river estuary. *Mar. Biol.*, 19 : 102-116.
- THOMAS, W.H., 1970. Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increases in natural tropical Pacific phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 386-394.
- THRONSDEN, J., 1973. Motility in some marine nannoplankton flagellates. *Norw. J. Zool.*, 21 : 193-200.
- WRIGHT, R.T., 1964. Dynamics of a phytoplankton community in an ice-covered lake. *Limnol. Oceanogr.*, 9 : 163-178.
- ZEITSCHEL, B., 1970. The quantity, composition and distribution of suspended particulate matter in the Gulf of California. *Mar. Biol.*, 7 : 305-318.

Reçu le 26 août 1975

**ÉTUDE DU PLANCTON DE LA ZONE NORD
DE LA RADE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER
A LA FIN DU PRINTEMPS (17 MAI 71 AU 16 JUIN 71).
III-PRODUCTION SECONDAIRE DES COPÉPODES PÉLAGIQUES**

par R. GAUDY

*Laboratoire d'Hydrobiologie marine, Centre Universitaire de Luminy,
13009 Marseille*

ABSTRACT

A study of the zooplankton sampled regularly during one month at the end of spring in the Northern part of the coastal waters off Villefranche has shown the following:

- pelagic copepods constitute more than 86 % of the planktonic metazoans;
- six species predominate: *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *Oithona nana*, *O. helgolandica* and *Euterpina acutifrons*.

From the abundance of eggs and nauplii, as well as from the percentage of successive copepodite stages, it is possible to show the existence of several cohorts and to precise *in situ* duration of the intermoult.

Using the above data, together with biomass values of individual larval stages, the average biomass of each species as well as its daily weight increment was calculated.

From the diminution in numbers of successive stages it was possible to establish mortality rates for each species and, hypothesizing a stable population, arrive at a figure for secondary production.

The values for primary and secondary production are discussed and compared with those given for other regions.

INTRODUCTION

L'estimation de la production secondaire pélagique dans une aire maritime, à partir de la dynamique des populations planctoniques, présente souvent des difficultés considérables : l'action perturbatrice des courants et des changements hydrologiques sur la population en place est souvent telle, qu'il est impossible d'affirmer que la population échantillonnée au cours d'une sortie est directement issue de celle qui était présente lors de la sortie précédente.

Dans une première étape, il paraît souhaitable d'entreprendre des recherches de ce type dans des aires abritées, protégées dans la mesure du possible des influences hydrologiques extérieures. En outre, une fréquence élevée des sorties de prélèvement semble nécessaire pour cerner avec plus de précision la dynamique des populations.

La zone nord de la rade de Villefranche-sur-Mer présente l'avantage d'offrir un biotope néritique de ce type. De plus, la proximité de la Station Zoologique rendait possible une étude intensive et coordonnée des paramètres hydrologiques et biologiques, appuyée sur une fréquence de sorties élevée. Aussi, nous a-t-il paru opportun d'entreprendre l'étude de la production secondaire des six espèces dominantes de copépodes, largement représentées par ailleurs dans les eaux néritiques tempérées.

BIOTOPE ET MÉTHODOLOGIE DES PRÉLÈVEMENTS

La description de la rade de Villefranche, les conditions physiques du milieu (hydrologie, sels nutritifs) et les variations de la production primaire au cours de la période envisagée, ont été exposées par ailleurs (NIVAL *et al.*, 1975). Rappelons brièvement que du 17 mai au 16 juin, la température évolue de façon similaire aux trois points de prélèvement, indiquant une certaine homogénéité de la masse d'eau englobant ces trois stations. Une pénétration d'eaux profondes plus froides a été observée en deux occasions, mais il s'agit d'un phénomène progressif affectant surtout les eaux de sub-surface. Une étude de l'ensemble de la rade a indiqué que sa partie nord présentait un isolement relatif, comparativement au sud où les eaux superficielles, mélangées aux eaux sous-jacentes, offrent une température plus réduite.

A chacune des trois stations, deux traits horizontaux ont été faits aux niveaux de 0 et — 10 mètres, grâce à un filet *Clarke Bumpus* préalablement étalonné, équipé d'une maille de 50 microns de porosité, permettant de retenir nauplii et œufs de copépodes avec une bonne efficacité. Les prélèvements étaient faits tous les deux jours, le matin, du 17 mai au 16 juin 1971, période choisie comme étant habituellement favorable à une production phytoplanctonique importante.

MÉTHODE D'ESTIMATION DE LA PRODUCTION SECONDAIRE

Deux techniques ont été utilisées concurremment.

La première fait appel à l'hypothèse d'une population stable, dans laquelle la mortalité est exactement compensée par la production. En conséquence, la production est déduite de la relation $P = M \cdot B$, où B est la biomasse moyenne de l'espèce, et M le taux de mortalité finale (fraction de biomasse disparaissant chaque jour). Dans le cas où la mortalité obéit à une loi de décroissance exponentielle, M se calcule par la relation

$$M = 1 - e^{-m},$$

où $-m$ est le taux de mortalité instantanée, et se calcule ainsi :

$$-m = \text{Log } N_1 - \text{Log } N_2/t_2 - t_1,$$

où N_1 et N_2 sont les effectifs de deux stades successifs aux temps t_1 et t_2 .

En pratique, plutôt que de calculer M pour chaque stade, il a paru préférable de calculer un taux moyen pour l'ensemble des stades. Le coefficient de mortalité instantanée correspond à la pente de la droite représentant la mortalité numérique, en coordonnées semi-logarithmiques.

Pour chaque espèce, l'équation de la droite de régression dans la corrélation Log des effectifs - temps est calculée par la méthode des moindres carrés. Sa pente représente la valeur la plus probable du coefficient de mortalité instantanée moyen. Pour les stades naupliens, seul l'effectif du premier stade a été pris en considération dans le calcul de la régression, ceux des autres stades, calculés indirectement par une relation mathématique à partir du premier stade (cf. le paragraphe sur l'estimation des effectifs), ne constituant pas des variables indépendantes.

La deuxième méthode s'applique à calculer l'accroissement pondéral apparent de la biomasse *in situ*. Le taux d'accroissement

pondéral journalier de chaque stade est multiplié par son effectif, la production totale étant la sommation des productions des stades successifs.

IDENTIFICATION DES STADES DE DÉVELOPPEMENT.

La reconnaissance des stades naupliens et copépodiques des espèces rencontrées dans la rade de Villefranche a été faite par référence aux travaux suivants :

Paracalanus parvus : Nauplii : OBERG, 1906, OGILVIE, 1953; Copépodites : KRAEFFFT, 1910. *Acartia clausi* : Nauplii : OGILVIE, 1953, CONOVER, 1956, SAZINA, 1960. Copépodites : GRANDORI, 1912, CONOVER, 1956. *Centropages typicus* : Nauplii : OGILVIE, 1953, LAWSON et GRICE, 1970; Copépodites : GRANDORI, 1925. *Oithona helgolandica* : Nauplii : OBERG, 1906, GIBBONS et OGILVIE, 1933; Copépodites : KRAEFFFT, 1910. *Oithona nana* : Nauplii : MURPHY, 1923, HAQ, 1965 b, SAZINA, 1960; Copépodites : GRANDORI, 1912. *Euterpina acutifrons* : Nauplii : TESCH, 1915, HAQ, 1965 a; Copépodites : BERNARD 1963, EL MAGHRABI, 1964.

En pratique, la séparation des nauplii des deux espèces d'*Oithona* étant difficile dans les comptages de routine, les nauplii du genre ont été comptés globalement.

DURÉE DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE.

Ce paramètre aurait pu être estimé à partir d'élevages sous conditions contrôlées; cependant, la qualité du facteur trophique jouant un rôle sur la croissance, il a paru préférable de calculer les durées d'intermue à partir d'échantillonnages de populations dans le milieu naturel. Ce calcul est aisé dans le cas de cohortes se développant de façon synchrone à partir de femelles d'origine définie. Dans la baie de Villefranche, tous les stades larvaires d'une espèce déterminée sont présents à chaque sortie, indiquant un développement continu au cours de la période d'investigation. Cependant, l'établissement de graphiques de pourcentages de stades copépodiques successifs en fonction du temps montre que des fluctuations de ces taux traduisent des accroissements momentanés de recrutement, se répercutant par la suite sur l'abondance des différents stades. D'après les écarts séparant deux maxima de pourcentages de stades, il est ainsi possible d'évaluer la durée d'intermue du stade le plus jeune. Une durée moyenne de deux jours a par ailleurs été attribuée au développement des œufs, d'après des observations antérieures au laboratoire (GAUDY, 1971) et les données de la littérature pour une

température analogue (KATONA et MOODIE, 1969, MACLAREN *et al.*, 1969, LAWSON et GRICE, 1970, VILELA, 1972).

BIOMASSE.

La biomasse des différents stades copépodiques a été calculée indirectement d'après une relation taille-poids préalablement établie pour les copépodes des eaux de Villefranche (NIVAL *et al.*, 1972), d'équation $\log PS = 2.089 \log L - 1.779$ (poids sec en mg; longueur en mm). Les mensurations des différents stades étaient faites systématiquement au cours des comptages à la loupe binoculaire grâce à un micromètre oculaire étalonné.

La biomasse des œufs a été calculée à partir de leur volume, correspondant au poids humide, et en adoptant un taux de conversion poids sec-poids humide de 17 %, valeur moyenne tirée des résultats de LOVEGROVE (1962) et de MAZZA (1967). Le diamètre des œufs était également mesuré au micromètre oculaire.

Pour les stades naupliens, le calcul des poids secs tenait compte de leur morphologie intermédiaire entre celle de l'œuf et celle du premier copépodite. Les nauplii du premier stade sont en effet sub-globuleux, tandis que les stades ultérieurs montrent un allongement progressif. La relation qui a paru traduire le mieux cette évolution correspond à l'équation de la droite joignant, en coordonnées logarithmique longueur-poids, le point correspondant au stade œuf à celui correspondant au premier stade copépodique de l'espèce considérée. Compte tenu de la longueur moyenne de chaque stade nauplien, il est alors possible d'en déduire leur poids sec.

EFFECTIFS.

Les effectifs utilisés pour établir la biomasse moyenne de la population en place sont directement issus des comptages des différents stades. Les stades naupliens de chaque espèce ont été comptés globalement, pour des raisons de gain de temps dans les comptages de routine. Le nombre de nauplii des différents stades ne peut donc être estimé qu'indirectement. Pour ce calcul, le coefficient de mortalité nauplienne a été supposé constant pour tous les âges (décroissance exponentielle des effectifs), et la durée d'intermue t_n égale pour tous les stades. Le nombre total des nauplii 1 à 6 est

$$N = N_1 + N_2 + N_3 \dots + N_6. \text{ Or, } N_2 = N_1 \cdot e^{-m_n \cdot t_n};$$

$$N_3 = N_2 \cdot e^{-m_n \cdot t_n} = N_1 \cdot e^{-2m_n \cdot t_n} \text{ d'où, } N = N_1 + \left\{ \begin{matrix} 6 \\ i=1 \end{matrix} N_1 \cdot e^{-(i-1)m_n \cdot t_n} \right.$$

D'autre part, N_1 doit obéir à la relation $N_1 \cdot e^{-6m_n \cdot t_n} = C_1$, C_1 étant le nombre de copépodites du premier stade. N_1 et m_n sont ajustés pour obéir aux deux équations. Les stades ultérieurs sont dérivés de N_1 en appliquant la loi de décroissance exponentielle. Les données concernant le nombre d'œufs de quatre espèces parmi les six étudiées dans ce travail sont dues aux observations de VALENTIN. Les deux espèces d'*Oithona* et *Euterpina acutifrons* portent des sacs ovigères caractéristiques. Les œufs de *Centropages typicus*, bien que dispersés dans le plancton, se reconnaissent à leur physiologie particulière (LAWSON et GRICE, 1970; GAUDY, 1971) : ce sont en effet les seuls œufs présentant des piquants dans le biotope étudié.

Les effectifs destinés à établir la courbe de mortalité des espèces sont déduits des précédents après correction selon la formule : Nombre réel = Nombre compté · intervalle des sorties/durée d'intermue. Statistiquement en effet, un stade particulier a d'autant plus de chance d'être compté plusieurs fois que sa durée d'intermue est longue et que l'intervalle des sorties est réduit. Une correction analogue est faite pour l'ensemble des stades naupliens. Les courbes de mortalité ont été établies pour l'ensemble de la période d'investigation (16 sorties, soit 96 m³) et représentent donc une valeur moyenne du taux de mortalité, celui-ci pouvant varier d'une sortie à l'autre en raison des changements hydrologiques transitoires.

RÉSULTATS

COMPOSITION DE LA POPULATION ZOOPLANCTONIQUE.

La figure 1 indique les pourcentages des différents groupes dénombrés dans le plancton recueilli au filet Clarke Bumpus. Les copépodes prédominent largement, en constituant 86 à 99 % des effectifs. Parmi les autres métazoaires figurent essentiellement des appendiculaires, des cladocères et un méroplancton à base de larves de polychètes, de cirripèdes et de mollusques. Six espèces constituent à elles seules 93 à 99 % des effectifs de copépodes : *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *Oithona nana*, *O. helgolandica* et *Euterpina acutifrons*. Ce sont des formes néritiques classiques, largement distribuées dans le monde. En pourcentages respectifs, *Acartia* et *Paracalanus* présentent les fluctuations les plus notables. *Paracalanus* prédomine du 27 mai au 8 juin, tandis que du 8 au 16 juin, c'est *Acartia* qui présente les taux les plus élevés. La variation des effectifs totaux de copépodes en fonc-

tion du temps est marquée par une série de pics (Fig. 2). Une part importante de cette variabilité est due à la présence des nauplii dont l'expansion numérique peut être très rapide. Les comptages de l'ensemble des métazoaires, à l'exclusion des nauplii, montrent une stabilité plus grande, bien marquée du 17 au 29 mai (à l'exception d'une haute valeur le 21), et du 31 mai au 10 juin, pour un niveau numérique plus élevé. Les 12 et 14 juin marquent une dépression importante des effectifs. La fluctuation du poids sec total suit assez fidèlement celle des effectifs. Parmi les copépodes (Fig. 3 à 8) *Centropages typicus* présente les effectifs les plus constants. *Euterpina acutifrons* et *Oithona helgolandica* sont plus fluctuants et présentent une tendance à un appauvrissement progressif de leurs effectifs. *O. nana*, *Paracalanus parvus* et *Acartia clausi* voient leurs effectifs soudainement accrus à partir du 31 mai, à l'exception d'une dépression importante le 12 et le 14 juin. L'analyse des pourcentages des stades larvaires montre cependant que l'accroissement de biomasse constaté à partir du 31 mai ne semble pas le résultat d'une production accrue des espèces en place mais correspondrait plutôt à un apport supplémentaire de faune extérieure parvenant dans la partie nord de la baie sensiblement dans le même état de développement que la population en place. La fréquence des vents de secteur est semble responsable de cette dérive d'eaux superficielles venant s'empiler dans le fond de la baie (NIVAL *et al.*, 1975). L'augmentation temporaire de biomasse du 21 mai suit également une période de vents d'est, tandis que les diminutions de biomasse observées les 12 et 14 juin succèdent par contre à une période de vents d'ouest, provoquant un remplacement d'eaux superficielles par des eaux plus profondes et pauvres en organismes.

En admettant que pendant la période d'étude les variations de biomasse ne sont pas le résultat d'une production secondaire fluctuante, il est justifié, en raisonnant sur des effectifs moyens, d'appliquer la méthode de calcul de production basée sur les taux de mortalité des espèces.

PRODUCTION DES DIFFÉRENTES ESPÈCES.

Le détail des calculs de production des différentes espèces est indiqué dans le tableau I. Les droites de mortalité correspondantes sont présentées sur la figure 9.

Paracalanus parvus.

Les nauplii, d'abord peu abondants, présentent à partir du 29 mai une augmentation numérique considérable avec un maxi-

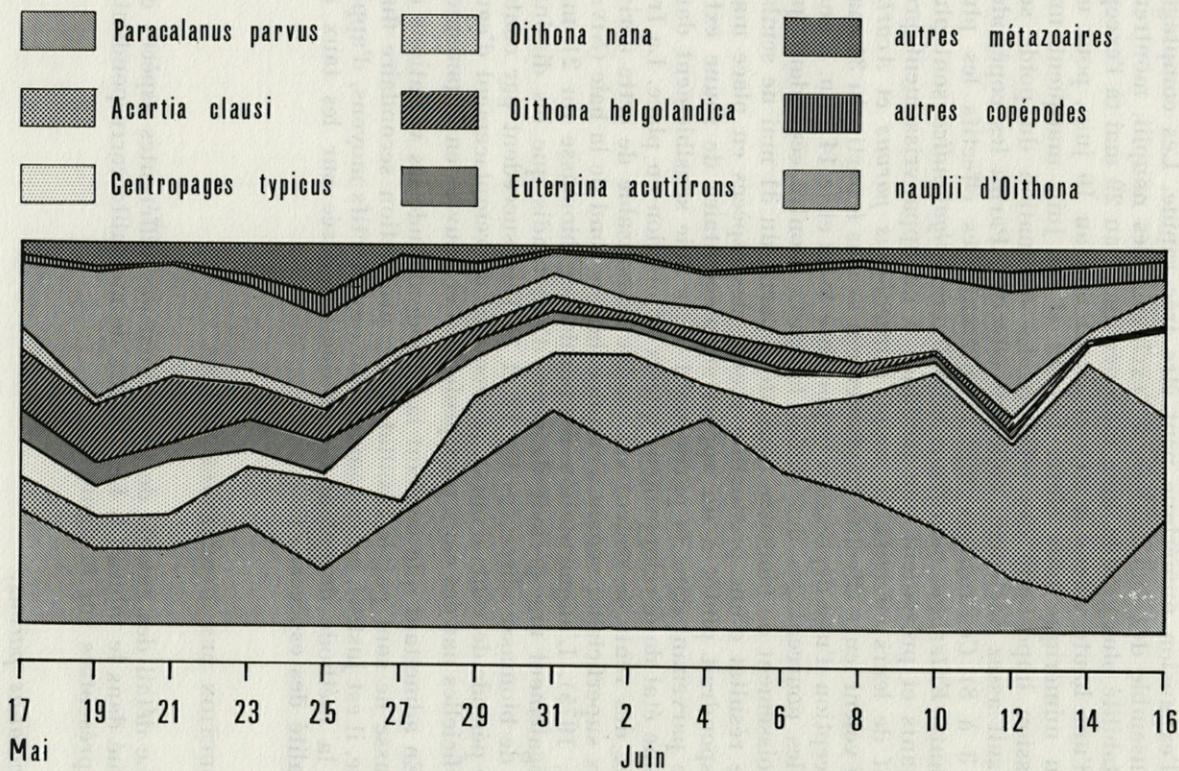


FIG. 1. — Evolution de l'abondance relative des principaux composants de la communauté néritique de Villefranche-sur-Mer du 17 mai au 16 juin 1971.

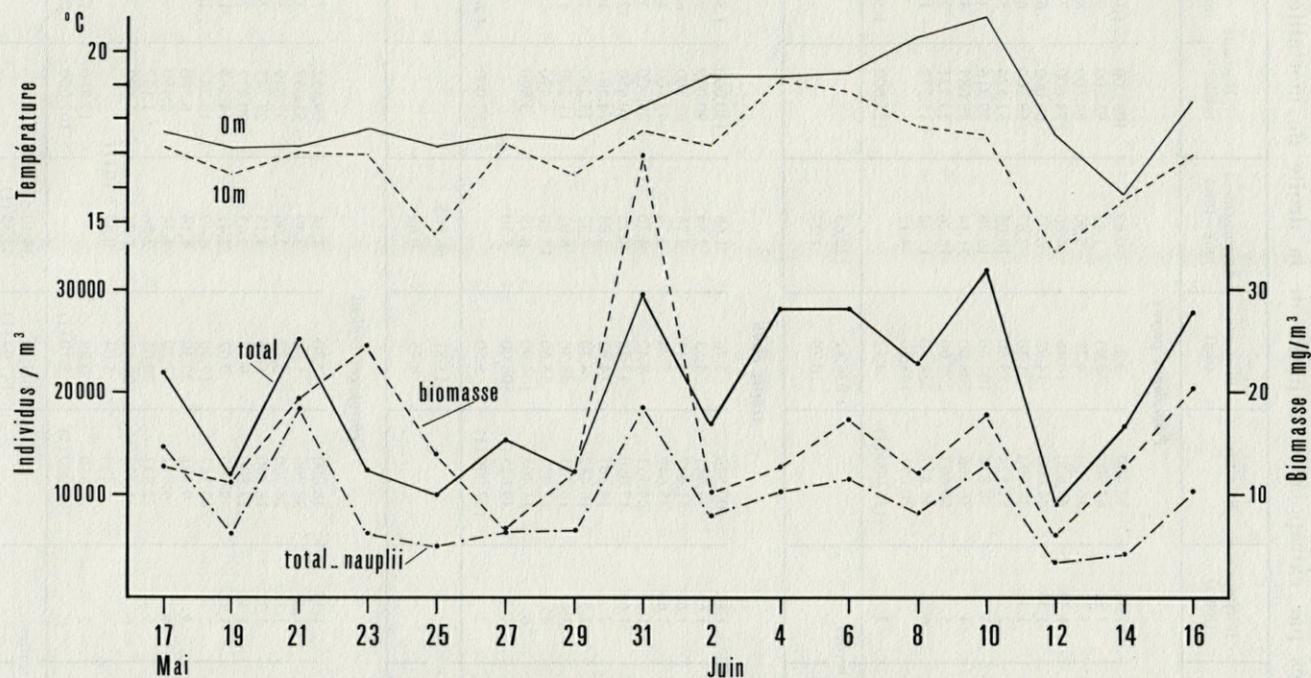


FIG. 2. — Variations des conditions thermiques de la biomasse et des effectifs de métazoaires planctoniques du 17 mai au 16 juin 1971.

TABLEAU I

Eléments du calcul de production chez six espèces de Copépodes en rade de Villefranche-sur-Mer (17 mai au 16 juin 1971). (1) Effectifs calculés par extrapolation à partir de la droite de mortalité.

Stades larvaires	Intermue (jours)	Effectifs	Biomasse (mg)	Accroissement /jour (mg)	Mortalité	
					totale	/m ³
<i>Paracalanus parvus</i>						
N 1	1,33	72.400	2,2	0,83	108.000	1.125
N 2	1,33	63.900	2,93	1,43	95.500	995
N 3	1,33	56.500	4,28	5,50	84.500	880
N 4	1,33	49.800	10,46	4,86	74.600	777
N 5	1,33	44.000	14,93	6,93	66.000	687
N 6	1,33	38.800	21,30	7,87	58.200	606
C 1	2	51.524	53,60	18,08	51.524	537
C 2	3	58.874	102,60	19,28	39.316	409
C 3	4	76.166	208,00	21,14	38.083	397
C 4	5	59.603	229,00	15,26	23.721	247
C 5	6	45.817	234,50	17,32	15.272	159
C 6		20.091	148,20	4,12		
œufs	2	125.000 (1)	4,12		125.000	1.302
TOTAL/16 sorties			1.036,12	122,63		
TOTAL/m ³			10,79	1,27		
<i>Acartia clausi</i>						
N 1	1,66	107.525	3,76	1,68	130.000	1.354
N 2	1,66	74.441	4,53	2,64	90.000	937
N 3	1,66	51.447	6,16	2,78	62.200	648
N 4	1,66	35.649	5,24	2,79	43.100	449
N 5	1,66	24.731	8,42	4,30	29.900	311
N 6	1,66	17.080	17,78	4,22	20.650	215
C 1	2	14.307	14,92	5,03	14.307	149
C 2	2,5	16.482	28,70	7,32	13.200	137
C 3	3	16.781	48,30	8,02	11.200	117
C 4	4	12.972	55,60	15,90	6.470	67
C 5	6	11.408	104,90	6,79	3.800	39
C 6		39.825	508,00	5,50		
œufs	2	157.000 (1)	5,50		157.000	1.635
TOTAL/16 sorties			811,81	66,965		
TOTAL/m ³			8,45	0,69		
<i>Centropages typicus</i>						
N 1	1,33	46.000	2,30	4,34	69.552	725
N 2	1,33	33.900	5,96	2,39	51.257	534
N 3	1,33	24.900	6,72	2,06	37.649	392
N 4	1,33	18.350	6,96	4,13	27.745	289
N 5	1,33	13.500	9,19	2,63	20.412	212
N 6	1,33	9.500	9,02	2,41	14.364	149
C 1	2	13.347	17,20	6,49	13.347	139
C 2	3	9.871	22,30	4,14	6.560	68
C 3	4	4.892	17,20	4,34	2.450	25
C 4	5	2.833	20,05	2,56	1.132	12
C 5	6	1.775	20,60	1,74	592	6
C 6		288	5,04	0,89 5,10 (1)		
œufs	2	17.850	0,89		17.850	186
		102.000 (1)	5,10 (1)		102.000	1.062
TOTAL/16 sorties			143,43	38,12		
TOTAL/m ³			147,64 (1)	42,33 (1)		
			1,48	0,40		
			1,54 (1)	0,44 (1)		

Stades larvaires	Intermue (jours)	Effectifs	Biomasse (mg)	Accroissement /jour (mg)	Mortalité	
					totale	/m ³
<i>Oithona helgolandica</i>						
N 1	1,33	31.790	0,753	0,269	47.805	498
N 2	1,33	26.862	0,938	0,965	40.395	420
N 3	1,33	22.700	1,852	1,275	34.145	355
N 4	1,33	19.185	3,061	2,013	28.850	300
N 5	1,33	16.209	4,859	3,042	24.375	254
N 6	1,33	13.842	7,593	0,397	20.815	217
C 1	2	17.405	10,25	3,94	17.405	181
C 2	2	18.969	19,75	4,56	18.969	197
C 3	2,5	20.316	30,85	5,19	16.260	169
C 4	3,5	16.612	35,90	2,71	9.492	99
C 5	4,5	15.442	42,20	1,67	6.863	71
C 6		20.946	68,40	1,45		
œufs	2	61.560	1,45		61.540	641
TOTAL/16 sorties			227,86	27,18		
TOTAL/m ³			2,37	0,286		
<i>Oithona nana</i>						
N 1	1,33	8.311 (1)	0,058	0,054	12.480	130
N 2	1,33	7.872 (1)	0,103	0,117	11.820	123
N 3	1,33	7.512 (1)	0,247	0,237	11.300	117
N 4	1,33	7.193 (1)	0,539	0,395	10.800	112
N 5	1,33	6.833 (1)	1,012	0,732	10.260	107
N 6	1,33	6.553 (1)	1,900	0,126	9.840	102
C 1	2	9.136	2,735	0,821	9.136	95
C 2	2	8.327	3,995	0,934	8.327	86
C 3	2,5	11.349	7,970	1,535	9.079	94
C 4	3	11.249	11,710	1,520	7.499	78
C 5	4	12.555	18,160	0,603	6.277	65
C 6		48.494	79,400	2,046		
œufs	2	465.159	2,046		465.159	4.845
TOTAL/16 sorties			129,475	9,120		
TOTAL/m ³			1,348	0,095		
<i>Euterpina acutifrons</i>						
N 1	1,33	50.274 (1)	1,181	1,001	75.600	787
N 2	1,33	35.910 (1)	1,795	0,351	54.000	562
N 3	1,33	26.334 (1)	1,656	0,846	39.600	412
N 4	1,33	19.192 (1)	1,995	1,376	28.800	300
N 5	1,33	14.364 (1)	2,873	2,154	21.600	225
N 6	1,33	10.773 (1)	4,309	0,526	16.200	169
C 1	2	12.114 (1)	5,624	1,440	12.144	126
C 2	2	14.550 (1)	10,260	3,330	14.550	151
C 3	2	4.869	5,650	0,395	4.869	51
C 4	4	7.402	11,440	0,723	3.701	38
C 5	5	3.824	7,400	0,583	1.530	16
C 6		11.328	32,300	1,688		
œufs	2	86.145	1,688		86.145	897
TOTAL/16 sorties			78,181	14,953		
TOTAL/m ³			0,814	0,155		

mum le 4 juin. D'après les pourcentages de stades copépodiques, on note plusieurs poussées de développement, assez mal individualisées, notamment au niveau des stades 4 et 5, pour lesquels, les durées d'intermue ont dû être estimées par analogie avec *Centropages typicus*. 8 jours semblent nécessaires pour le développement nauplien, tandis que 2, 3, 4, 5 et 6 jours ont été adoptés comme durées d'intermue des stades copépodiques 1 à 5.

La droite de mortalité, droite de régression entre le $\log N$ (N étant le nombre d'individus par m^3) et le temps (en jours) a pour équation $\log N = -0,03725 t + 3,106$. Le taux de mortalité finale est $M = 1 - e^{-m} = 0,0822$. La production est $M \cdot B = 0,0822 \cdot 10,79 = 0,887$ mg.

La production potentielle, somme des accroissements pondéraux des différents stades larvaires, s'établit à $1,275$ mg/ m^3 /J.

Acartia clausi.

La production nauplienne de cette espèce est continue, mais s'accroît considérablement à partir du 6 juin. Deux poussées de développement se succèdent au niveau des différents stades copépodiques. La première s'observe entre le 19 mai et le 6 juin (C_1 à C_6). La seconde se manifeste au niveau des nauplii le 2 juin et atteint le copépodite 3 du 14 au 16 juin. Les durées d'intermue les plus probables sont de 10 jours pour les stades naupliens et de 2, $2\frac{1}{2}$, 3, 4 et 6 jours pour les stades copépodiques 1 à 5.

L'équation de la droite de mortalité est $\log N = -0,0699 t + 3,212$. On tire $M = 0,1487$ et $P = M \cdot B = 1,257$ mg/ m^3 /J, tandis que la production potentielle est $0,697$ mg/ m^3 /J. La différence constatée entre les deux chiffres de production semble due essentiellement à la présence d'adultes en nombre excessivement abondant par rapport aux stades plus jeunes, probablement transportés dans la partie nord de la rade de Villefranche à la suite de mouvements hydrodynamiques. Leur contribution dans la biomasse totale s'élève à près de 60 %. Un calcul de production refait sur l'ensemble des stades, à l'exclusion des adultes aboutit à un chiffre de $0,470$ mg/ m^3 /J, la production potentielle, calculée dans les mêmes conditions étant de $0,640$ mg/ m^3 /J.

Centropages typicus.

Les œufs et les stades naupliens de cette espèce présentent des fluctuations plus marquées que celles des copépodites, indiquant une série de poussées successives dont il est difficile de suivre la poursuite ultérieure. On peut cependant observer une poussée entre le 21 mai et le 2 juin (copépodites 2 à 5), un second développement

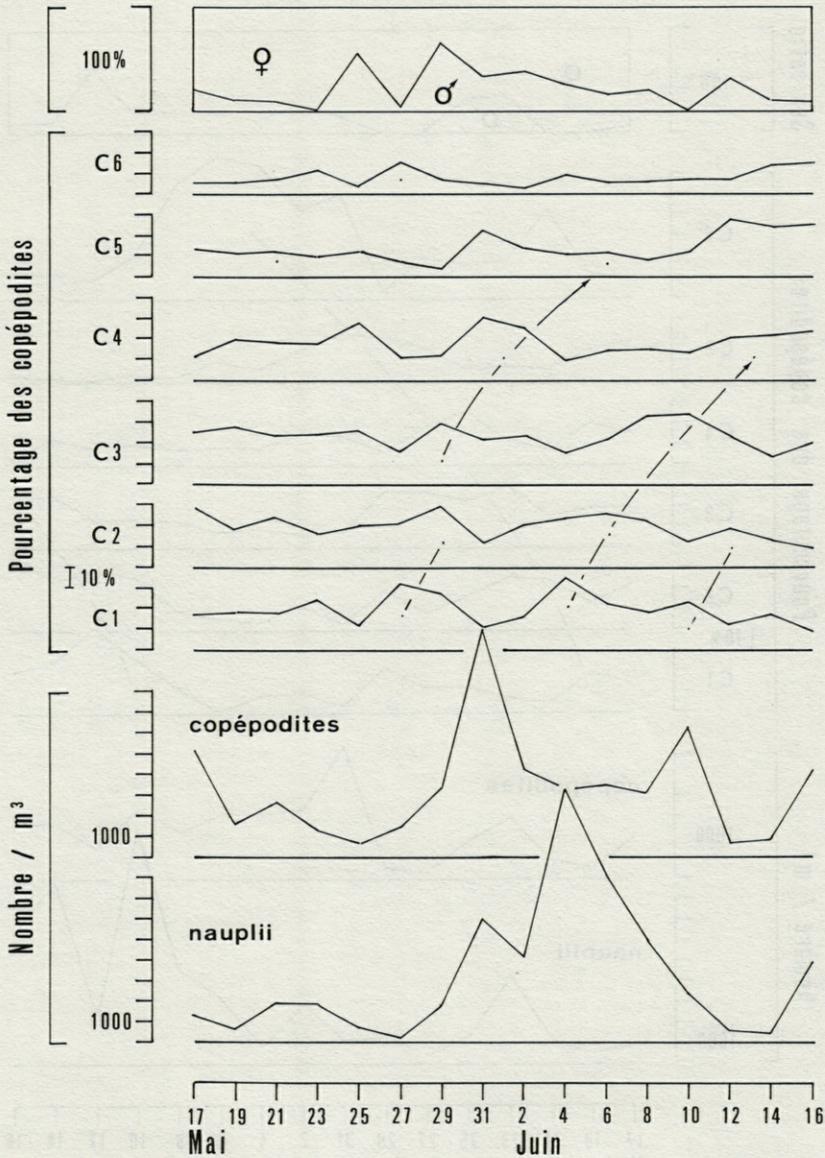


FIG. 3. — Variations de l'abondance des stades naupliens et copépodiques, des pourcentages des différents stades copépodiques et du sex-ratio chez *Paracalanus parvus*. Les flèches indiquent le développement des différentes cohortes identifiables.

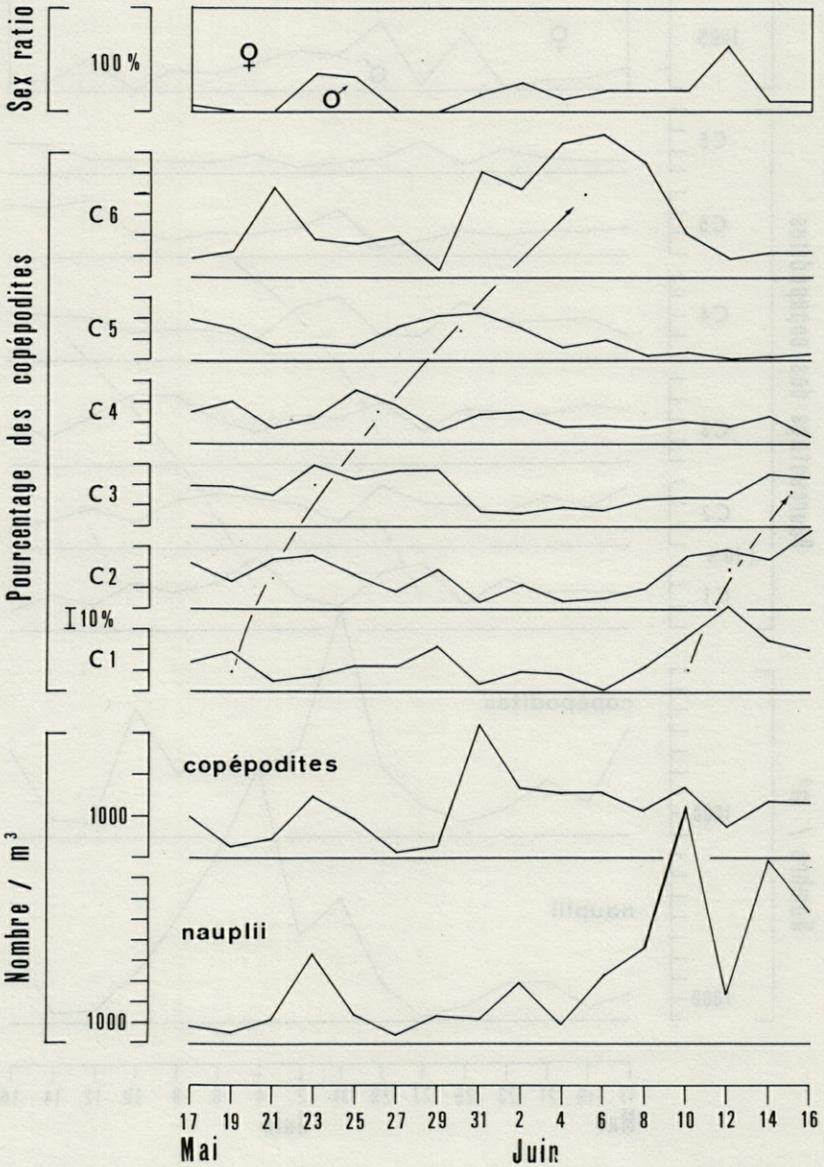


FIG. 4. — Variations de l'abondance des stades naupliens et copépodiques, des pourcentages des différents stades copépodiques et du sex-ratio chez *Acartia clausi*.

du 29 mai au 6-8 juin (nauplii à copépodite 4), enfin, une troisième poussée débutant par la ponte du 4 juin et atteignant le premier copépodite à partir du 10 juin. Le développement du cinquième copépodite est observé entre le 17 et le 23 mai. Les durées d'intermue les plus vraisemblables sont de 8 jours pour les nauplii et de 2, 3, 4, 5 et 6 jours pour chaque stade copépodique. L'équation de la droite de mortalité est $\log N = -0,0986 t + 3,033$. $M = 0,2031$ et $P = M \cdot B = 0,303$, la production potentielle étant $0,397 \text{ mg/m}^3/\text{J}$. Le nombre d'œufs comptés dans le milieu paraît cependant très nettement sous-estimé par rapport aux nauplii du premier stade. En admettant une mortalité égale pour l'œuf et les stades naupliens, le nombre d'œufs nécessaires serait de 102 000. La production devient alors $0,312 \text{ mg/m}^3/\text{J}$ et la production potentielle $0,440 \text{ mg/m}^3/\text{J}$.

Oithona helgolandica.

Les œufs présentent deux pics d'abondance importante le 21 et le 31 mai. D'après les pourcentages des stades larvaires, on peut suivre la succession de trois poussées de développement : la première entre le 17 et le 29 mai (copépodites 2 à 6), la deuxième du 23 mai au 4 juin (copépodites 1 à 6), la troisième, débutant par la ponte du 21 mai, est visible du 31 mai au 12 juin (copépodites 1 à 5).

La durée d'intermue des stades larvaires est de 10 jours pour les œufs et les nauplii (soit 8 jours pour les nauplii, en admettant une durée de 2 jours pour la maturation de l'œuf), et de 2, 2, 2,5, 3,5 et 5 jours pour les stades copépodites 1 à 5.

La droite de mortalité a pour équation $\log N = -0,047 t + 2,805$. On tire $M = 0,102$ et $P = 0,242 \text{ mg/m}^3/\text{J}$, tandis que la production potentielle est de $0,286 \text{ mg/m}^3/\text{J}$.

Oithona nana.

Chez cette espèce, le nombre d'œufs marque des pointes d'abondance particulière le 23 mai et le 31 juin. L'évolution des pourcentages de stades copépodiques indique trois poussées successives de développement : la première du 19 au 31 mai (copépodites 1 à 6), la deuxième, induite par la ponte du 23 mai, se poursuit entre le 29 mai et le 14-16 juin au niveau des copépodites 1 à 6. La dernière, issue de la ponte du 31 mai, atteint les copépodites 3 le 14 juin.

Les durées d'intermue ont été estimées à 8 jours chez les nauplii et à 2, 2, 2,5, 3 et 4 jours chez les copépodites 1 à 5.

Le nombre d'œufs rencontrés dans le biotope atteint un chiffre considérable par rapport à celui des copépodites. Si tous ces œufs se développaient, le nombre de nauplii de tous stades serait, compte

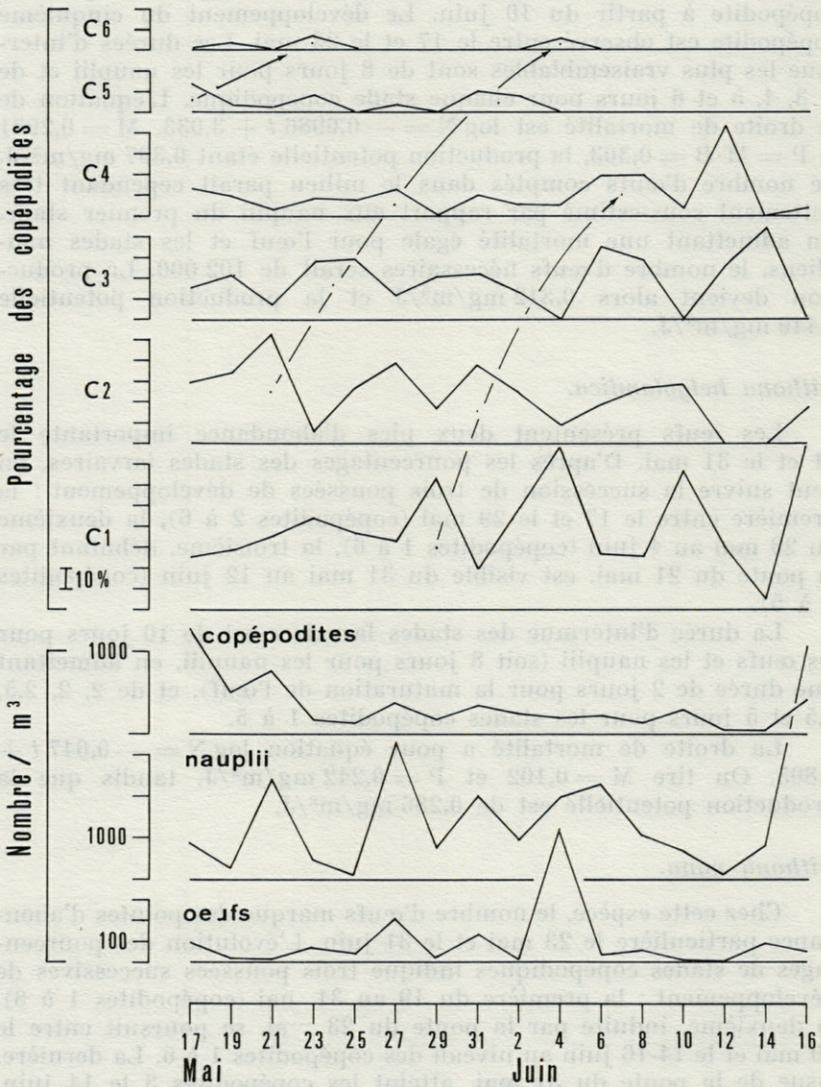


FIG. 5. — Variations de l'abondance des œufs, stades naupliens et copépodiques et des pourcentages des différents stades copépodiques chez *Centropages typicus*.

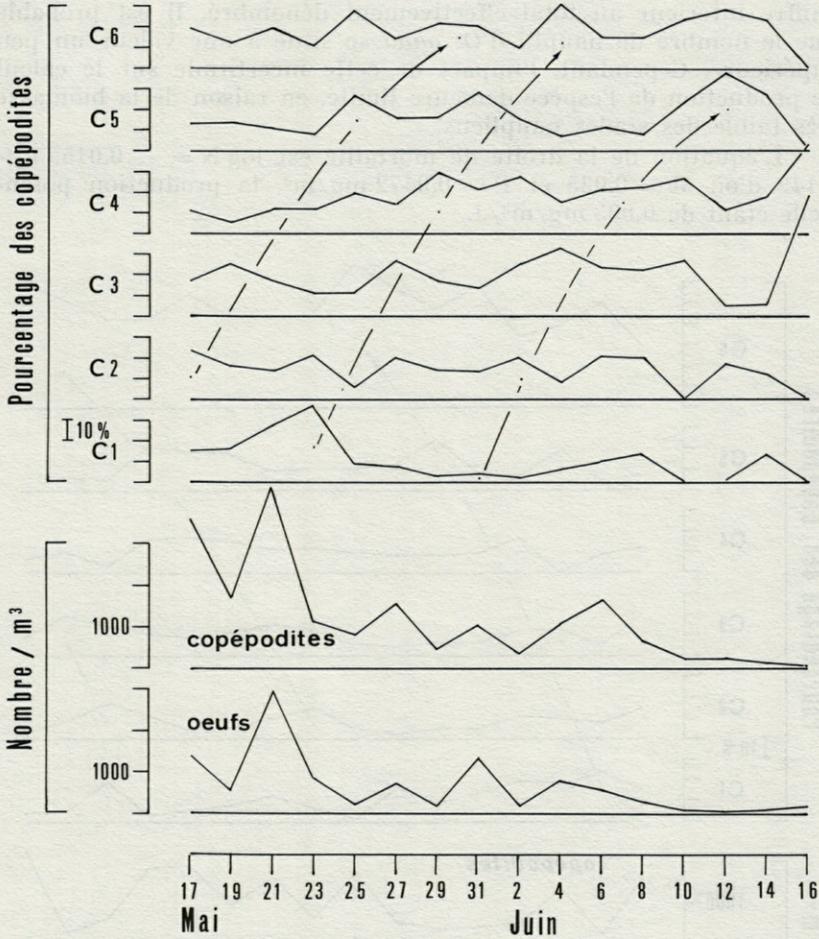


FIG. 6. — Variations de l'abondance des œufs et stades copépodiques et des pourcentages des différents stades copépodiques chez *Oithona helgolandica*.

tenu de la mortalité observée entre œufs et copépodites 1, de 595 000 nauplii, chiffre excédant celui de l'ensemble des nauplii des deux espèces du genre *Oithona*, effectivement comptés (412 000 nauplii). Il est plus vraisemblable d'admettre un chiffre de mortalité nauplienne voisin de celui des stades copépodiques, cas observé chez les autres espèces étudiées. Le nombre de nauplii d'*O. nana*, calculé en supposant un taux de mortalité nauplienne constant pour tous les stades larvaires s'élève alors à 66 500 individus et le total calculé des nauplii du genre *Oithona*, à 263 000 nauplii,

chiffre inférieur au total effectivement dénombré. Il est probable que le nombre de nauplii d'*O. nana* se situe à une valeur un peu supérieure. Cependant, l'impact de cette incertitude sur le calcul de production de l'espèce demeure limité, en raison de la biomasse très faible des stades naupliens.

L'équation de la droite de mortalité est $\log N = -0,0155 t + 2,142$ d'où $M = 0,035$ et $P = 0,0472 \text{ mg/m}^3$, la production potentielle étant de $0,095 \text{ mg/m}^3/\text{J}$.

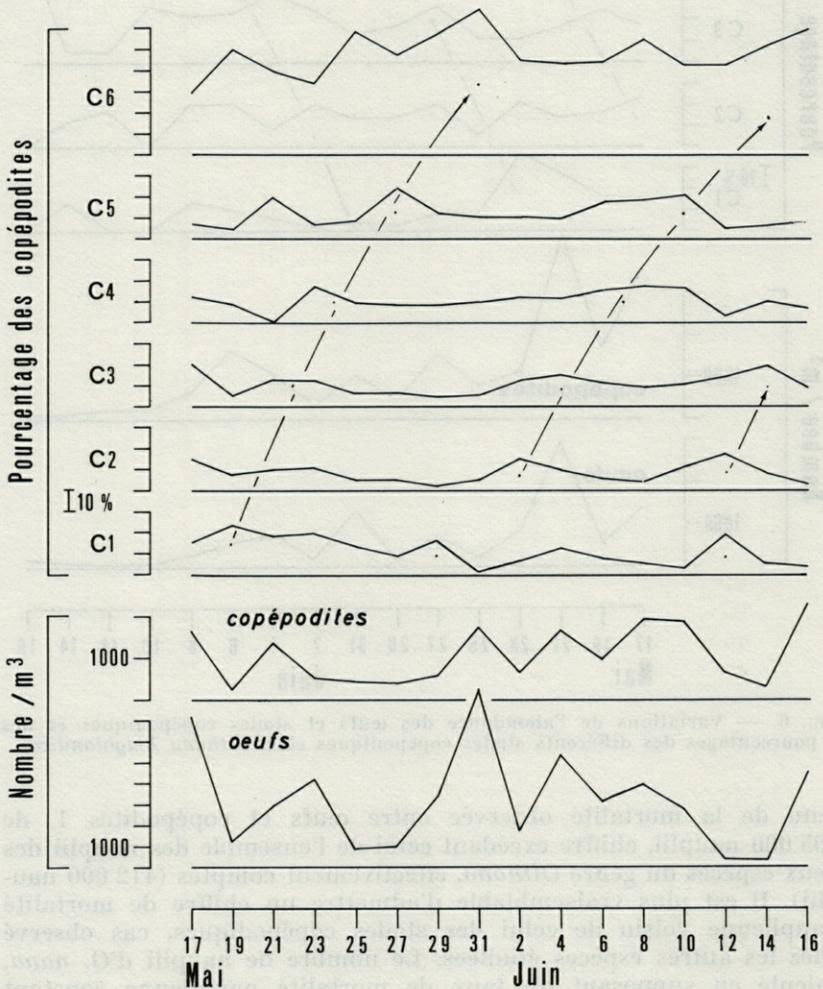


FIG. 7. — Variations de l'abondance des œufs et stades copépodiques et des pourcentages des différents stades copépodiques chez *Oithona nana*.

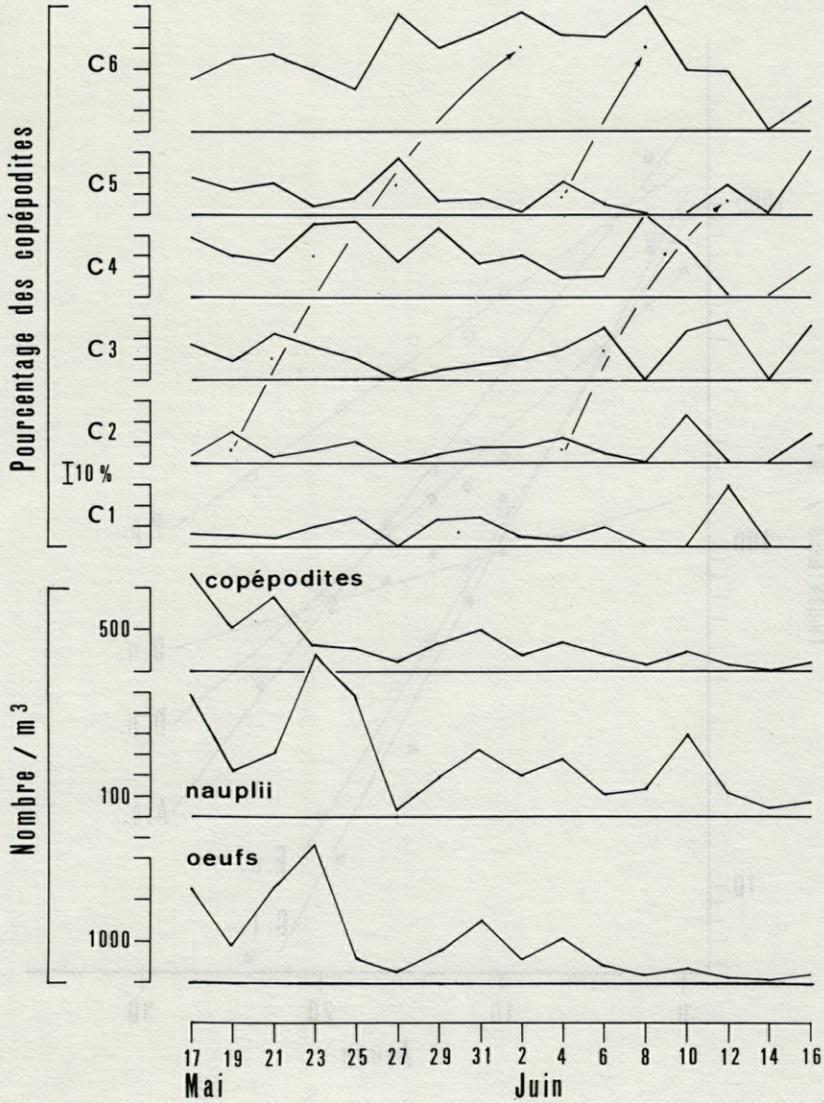


FIG. 8. — Variations de l'abondance des œufs, stades naupliens et copépodiques et des pourcentages des différents stades copépodiques chez *Euterpina acutifrons*.

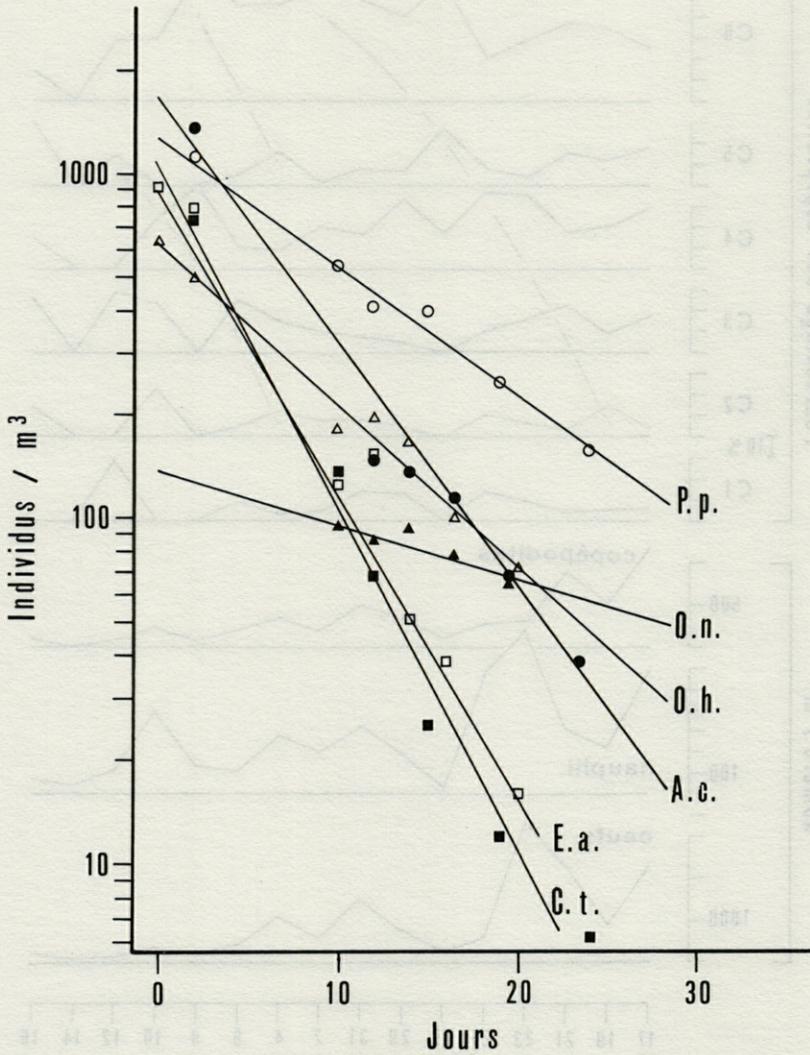


FIG. 9. — Décroissance numérique des stades de développement successifs et droites de mortalité chez *Paracalanus parvus*, *Oithona nana*, *Oithona helgolandica*, *Acartia clausi*, *Euterpina acutifrons* et *Centropages typicus*.

Euterpina acutifrons.

Le maximum de production d'œufs observé entre le 21 et le 23 mai précède une période d'abondance nauplienne dont la descendance atteint les copépodites 1 à 5 entre le 31 mai et le 12 juin. Antérieurement à cette poussée, un autre développement peut être suivi entre le 19 mai et le 2 juin (copépodites 2 à 6).

Les durées d'intermue s'établissent à 8 jours pour les nauplii et 2, 2, 2, 4 et 5 jours pour les stades copépodiques 1 à 5.

Par rapport aux effectifs des œufs et des stades copépodiques 3 à 6, les effectifs des nauplii et des deux premiers copépodites paraissent sous-estimés. Les raisons de cette anomalie sont probablement liées à une distribution verticale différente selon les stades : les premiers stades larvaires sont en effet inféodés au substrat, au voisinage duquel ils mènent une vie para-benthique (BERNARD, 1963). La morphologie de la larve nauplienne marque d'ailleurs cette adaptation (HAQ, 1965 a). Les prélèvements au filet n'ayant pas prospecté le niveau le plus proche du sédiment, l'échantillonnage de la population d'*Euterpina* se trouve ainsi incomplet. Les effectifs les plus vraisemblables des nauplii et des deux premiers copépodites peuvent être calculés à partir de la droite de mortalité établie à partir des œufs et des copépodites âgés. Son équation est $\log N = 0,0872 t + 2,951$. Le taux de mortalité finale $M = 0,182$ et la production s'élève à $0,1481 \text{ mg/m}^3/\text{J}$, tandis que la production potentielle est de $0,155 \text{ mg/m}^3/\text{J}$.

DISCUSSION

Chez toutes les espèces, on constate un allongement de la durée d'intermue en fonction du vieillissement, en conformité avec les observations de MULLIN et BROOKS (1970) et FAGER (1973) chez *Calanus helgolandicus*, de WHITEHOUSE et LEWIS (1973), chez *Cyclops abyssarum*, de GRAS (1970) chez *Tropodiptomus incognitus*. En ce qui concerne les espèces étudiées ici, leurs durées d'intermue sont en général comparables avec les données de la littérature, tout au moins pour le développement nauplien (Tab. II). Des divergences apparaissent pour le développement copépodique, plus court à température comparable chez *Centropages typicus*, d'après LAWSON et GRICE (1970) et chez *Oithona helgolandica* et *Euterpina acutifrons*, selon NASSOGNE (1970). Cette réduction du temps de développement pourrait être due aux conditions trophiques particulièrement riches des élevages. Ainsi, SMYLY (1970) a montré expérimentalement que les conditions alimentaires avaient une grande

TABLEAU II

Données comparatives sur la durée du développement larvaire (jours) de quelques espèces de Copépodes. 1) Nourriture à *Phaeodactylum tricornutum*, 16 °C; 2) Infusyl, 16 °C; 3) *Phaeodactylum tricornutum*, 22 °C; 4) Infusyl, 22 °C).

	Stades naupliens	Stades copépodiques	Total
<i>Acartia clausi</i>			
présent travail	10	17,5	27,5
Sazina (1960)	11 - 12		
Tchaianova (1950)	10 - 11	20	30 - 31
Corkett et Mc Laren (1970)	9		
Nassogne (1972)	9,6	10 - 12	19,6 - 21,6
<i>Centropages typicus</i>			
présent travail	8	20	28
Lawson et Grice (1970)	8 - 10	10 - 12	18 - 22
Nassogne (1972)	7,8	10,4	18,2
<i>Oithona nana</i>			
présent travail	8	13,5	21,5
Sazina (1960)	16 - 18		
Murphy (1923)	26	28	54
<i>Oithona helgolandica</i>			
présent travail	8	15	23
Nassogne (1972)	7,8	8,5	16,3
<i>Euterpina acutifrons</i>			
présent travail	8	16	24
élevages (observations personnelles)	7	10 - 14	17 - 21
Neunes et Pongolini (1965)	8 - 10	9	17 - 19
Bernard (1963) (1)	5 - 19		18 - 29
(2)	9 - 17		22 - 38
(3)	5 - 10		20 - 21
(4)	7		18

influence sur la durée larvaire de *Acanthocyclops viridis*. La durée totale de vie larvaire des copépodes de Villefranche correspond sensiblement aux observations faites au cours d'études de cycle biologique dans la nature, pour une température analogue (MARS-HALL, 1949; DIGBY, 1950; CONOVER, 1956; GAUDY, 1972; RAZOULS, 1974).

La production journalière des espèces étudiées en rade de Villefranche peut être comparée avec les chiffres obtenus en d'autres localités (Tableau III). On constate que l'importance respective des

TABLEAU III

Production secondaire (mg/m³/J) chez quelques espèces de Copépodes de Méditerranée et de Mer Noire. (1) NASSOGNE, 1972; (2) GREZE, 1970; (3) GREZE *et al.*, 1970 (après conversion poids humide-poids sec, taux moyen de 14 %); (4) PORUMB, 1974.

	MEDITERRANEE			MER NOIRE		
	Villefranche V-VI	Mer Tyrrhénienne an	Mer Ionienne VI (1) (été) (2)	Sébastopol 4 saisons (3)	Sébastopol (été) (2)	Roumanie (an) (4)
<i>Paracalanus parvus</i>	0,887			P 0,035 - 0,120 E 0,159 - 0,377 A 0,104 - 0,261 H 0,008 - 0,060	0,190	0,057
<i>Acartia clausi</i>	1,257	0,125	0,181	P 0,020 - 0,077 E 0,138 - 0,282 A 0,012 - 0,042 H 0,015 - 0,025	0,180	1,342
<i>Centropages typicus</i>	0,312	1,097	0,462			
<i>Centropages kroyeri</i>				E 0,010 - 0,047	0,010	0,172
<i>Oithona helgolandica</i>	0,242	0,300	0,160	P 0,015 - 0,118 E 0,007 - 0,190 A 0,013 - 0,192 H 0,012 - 0,135	0,010	0,033
<i>Oithona nana</i>	0,047			P 0,076 - 0,222 E 0,233 - 0,697 A 0,226 - 0,339 H 0,046 - 0,266	0,120	0,236
<i>Euterpina acutifrons</i>	0,148	0,031	0,003			
Copépodes néritiques	2,893			0,783	1,18	2,184
Ensemble des herbivores	3,200	3,739	1,688		1,37	

TABLEAU IV

Rapports P/B (production/biomasse) chez quelques espèces de Copépodes de Méditerranée, Mer Noire et Mer d'Azov. (1) GAUDY, 1970; (2) RAZOULS, 1974; (3) NASSOGNE, 1972; (4) GREZE, 1970; (5) GREZE *et al.*, 1968; (6) PETIPA *et al.*, 1970; (7) PORUMB, 1974; (8) ZAIKA, 1968; (n) nauplii, (c) copépodites; P, E, A, H : printemps, été, automne, hiver.

	MEDITERRANEE					MER NOIRE			MER D'AZOV
	Villefranche	Marseille (1)	Banyuls (2)	M. Tyrrhénienne (3)	M. Ioniennne (4)	Sébastopol (5)	(6)	Roumanie (7)	(8)
<i>Paracalanus parvus</i>	0,082					P 0,057 - 0,071 E 0,085 - 0,089 A 0,054 - 0,063 H 0,038 - 0,051		0,088	
<i>Acartia clausi</i>	0,148	0,047		0,171 (n) 0,204 (c)		P 0,060 - 0,085 E 0,116 - 0,175 A 0,070 - 0,174 H 0,040 - 0,048	0,17-0,23	0,129	0,038 0,046
<i>Centropages typicus</i>	0,203	0,047	0,061	0,221 (n) 0,298 (c)					
<i>Centropages kroyeri</i>						E 0,087 - 0,155			0,027 0,069
<i>Oithona helgolandica</i>	0,102			0,169 (n) 0,147 (c)		P 0,069 - 0,120 E 0,075 - 0,130 A 0,057 - 0,179 H 0,085 - 0,127			
<i>Oithona nana</i>	0,035					P 0,055 - 0,060 E 0,112 - 0,144 A 0,068 - 0,086 H 0,050 - 0,062			
<i>Euterpina acutifrons</i>	0,182			0,182 (n) 0,116 (c)					
Herbivores épipelagiques	0,114				0,18	0,09			

espèces varie selon les lieux. En particulier, *Oithona nana*, peu productif à Villefranche, a un rôle beaucoup plus important en Mer Noire, à l'inverse de *Oithona helgolandica*. *Centropages kroyeri*, ou sa variété *ponticus*, qui remplacent *C. typicus* dans les communautés néritiques de Mer Noire et Mer d'Azov, ont une production plus réduite et limitée généralement aux mois estivaux. *Acartia clausi* joue une part prépondérante dans la production à Villefranche et devant le littoral roumain. Son rôle est également très grand en Mer Tyrrhénienne et devant Sébastopol. Cette espèce est particulièrement bien adaptée aux eaux côtières. HEINLE (1966) avait déjà noté le rôle prépondérant du genre dans la production zooplanctonique de l'estuaire de la rivière Patuxent (Massachussetts), où *Acartia tonsa* peut produire, en raison d'un turn-over très rapide, jusqu'à 60,3 mg de matière sèche par jour.

La production secondaire des principales espèces de copépodes apparaît plus élevée en Méditerranée qu'en Mer Noire. Compte tenu des disparités de méthodologie, il est cependant difficile de discuter les chiffres bruts de production.

Par contre, la comparaison des rapports production sur biomasse (P/B) est dégagée de cet inconvénient et apporte, de plus, des renseignements intéressants sur la capacité de production des populations. D'après le tableau IV, on remarque une certaine concordance pour les valeurs relevées chez *Paracalanus parvus*. Par contre, *Acartia clausi* et les représentants du genre *Centropages* ont un potentiel productif élevé à Villefranche, en Mer Tyrrhénienne et à Sébastopol, comparativement aux valeurs calculées à Marseille, Banyuls et en Mer d'Azov. Cependant, à l'échelle de la communauté néritique, il est intéressant de constater que les rapports P/B établis pour les herbivores de Villefranche, de Sébastopol et de Mer Ionienne sont assez voisins, bien qu'établis avec des méthodes de calcul différentes. Ces taux sont également à mettre en regard avec ceux établis par GREZE (1970) en Atlantique tropical (0,15), par HARVEY (1950) en Manche (0,10), par CUSHING (1959) en Mer du Nord (0,17) et par CONOVER (1956) à Long Island (0,08). RILEY (1947), par contre cite un taux de 0,03 seulement au banc George. Dans l'ensemble, il semble cependant que le rendement de synthèse de matière organique secondaire est voisin dans les communautés néritiques des régions tempérées.

Les données de NIVAL *et al.* (1975) montrent que la production primaire journalière moyenne dans la baie de Villefranche a été au cours de la période d'étude de 57,34 mg C/m³; soit sensiblement 114,7 mg poids sec/m³. Le rapport Production secondaire sur Production primaire est ainsi de 2,82 %, valeur très proche de celle déduite des données de PETIPA *et al.* (1970) pour l'épiplancton de la Mer Noire (2,79 %) et de celles données par GREZE (1968) en baie

et au large de Sébastopol (2,19 et 2,89 %). Il serait intéressant de rechercher dans de futures études si ces chiffres sont confirmés et peuvent être considérés comme traduisant un état d'équilibre au niveau de la production secondaire des organismes néritiques.

RÉSUMÉ

L'étude du zooplancton prélevé régulièrement dans la partie nord de la rade de Villefranche pendant un mois en fin de printemps a montré que :

— les copépodes pélagiques constituent plus de 86 % des effectifs des métazoaires planctoniques;

— six espèces de copépodes prédominent largement : *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *Oithona nana*, *O. helgolandica* et *Euterpina acutifrons*;

— d'après l'abondance des œufs et des nauplii, et en se basant sur les variations de pourcentages des stades copépodiques successifs, il est possible de mettre en évidence plusieurs cohortes et de préciser les durées d'intermue *in situ*;

— compte tenu des durées d'intermue et de la biomasse des stades larvaires, la biomasse moyenne de l'espèce et l'accroissement pondéral journalier des stades de développement sont établis;

— l'étude de la diminution des effectifs avec l'âge permet de définir le taux de mortalité des espèces, et, en se plaçant dans l'hypothèse d'une population stable, leur production secondaire;

— les valeurs de production secondaire obtenues sont discutées et comparées avec celles obtenues en d'autres régions, et avec les données de production primaire.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung des Zooplanktons im nördlichen Teil der Reede von Villefranche, während eines Monats gegen Ende des Frühjahrs, hat folgendes gezeigt:

— Die pelagischen Copepoden stellen mehr als 86 % der Gesamtheit planktischer Metazoen;

— Sechs Copepoden-Arten herrschen vor: *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *Oithona nana*, *O. helgolandica* und *Euterpina acutifrons*;

— Aufgrund der Menge von Eiern und Nauplii einerseits, und der Variationen im Anteil der aufeinanderfolgenden Copepoditsta-

dien andererseits, können mehrere Kohorten unterschieden werden, und es kann die jeweilige Dauer der Häutungsstadien *in situ* angegeben werden;

— In Anbetracht der jeweiligen Dauer der Häutungsstadien und der Biomasse der Larvenstadien werden die mittlere Biomasse der Art und die tägliche Gewichtszunahme in den verschiedenen Entwicklungsstadien ermittelt;

— Aufgrund der altersabhängigen Verminderung der Individuenzahl kann die Mortalitätsrate der Arten bestimmt werden, und unter Voraussetzung einer stabilen Population kann ihre sekundäre Produktion ermittelt werden;

— Die beobachteten Werte der Sekundärproduktion werden diskutiert und mit den in anderen Regionen auftretenden Werten sowie mit den Angaben über die Primärproduktion verglichen.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD, M., 1963. Le cycle vital en laboratoire d'un copépode pélagique de Méditerranée, *Euterpina acutifrons* Claus. *Pelagos*, 1 (2) : 3^F 18.
- CONOVER, R.J., 1956. Oceanography of Long Island Sound 1952-1954; VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 15 : 156-233.
- CORKETT, C.J. & I. McLAREN, 1970. Relationships between development rate of eggs and older stages of copepods. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 : 161-168.
- CUSHING, D.H., 1959. On the nature of production in the sea. *Fishery Invest. Lond.*, Ser. 2, 22, 40 pp.
- DIGBY, P.S.B., 1950. The biology of the small planktonic copepods of Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29 (2) : 393-438.
- EL MAGHRABI, A.N., 1964. The developmental stages and occurrence of the copepod *Euterpina acutifrons* Dana in the marine environment of Alexandria, U.A.R. *Ann. Mag. nat. Hist.*, Ser. 13, 7 : 223-233.
- FAGER, E.W., 1973. Estimation of mortality coefficients from field samples of zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 18 (2) : 297-301.
- GAUDY, R., 1970. Contribution à la connaissance du cycle biologique et de la physiologie des Copépodes du Golfe de Marseille. *Thèse Doct. es Sci. Aix-Marseille*, 270 pp.
- GAUDY, R., 1971. Etude expérimentale de la ponte chez trois espèces de copépodes pélagiques. *Centropages typicus*, *Acartia clausi* et *Temora stylifera*. *Mar. Biol.*, 9 (1) : 71-77.
- GAUDY, R., 1972. Contribution à l'étude du cycle biologique des Copépodes pélagiques du Golfe de Marseille; 2. Etude du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques. *Tethys*, 4 (1) : 175-242.

- GIBBONS, S.T. & H.S. OGILVIE, 1933. Developmental stages of *Oithona helgolandica* and *O. spinirostris* with a note on the occurrence of body spines in cyclopid naupli. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **18** : 529-538.
- GRANDORI, R., 1912. Studi sullo sviluppo larvale dei copepodi pelagici. *Redia*, **8** (2) : 360-457.
- GRANDORI, R., 1925. Sullo sviluppo larvale di *Centropages typicus* Kroyer. *Riv. Biol. Milano*, **7** : 137-145.
- GRAS, R., 1970. Poids individuel, durée de développement et production des différents stades de *Tropodiptomus incognitus* (Crustacés copépodes). *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Hydrobiol.*, **4** (1) : 63-70.
- GREZE, V.N., 1970. The biomass and production of different trophic levels in the pelagic communities of south seas. In Marine food chains : 220-234. J.H. Steele, ed., Edinburgh. Oliver and Boyd.
- GREZE, V.N., E.P. BALDINA & O.K. BILEVA, 1968. Production of planktonic copepods in the neritic zone of the Black Sea (en russe). *Oceanologia*, **8** (6) : 1066-1070.
- HAQ, S.M., 1965 a. Development of the copepod *Euterpina acutifrons* with special reference to dimorphism in the male. *Proc. zool. Soc. London*, **144** : 175-201.
- HAQ, S.M., 1965 b. The larval development of *Oithona nana*. *J. Zool.*, **146** : 555-586.
- HARVEY, H.W., 1950. On the production of living matter off Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **29** : 97-137.
- HEINLE, D., 1966. Production of a calanoid Copepod, *Acartia tonsa*, in the Patuxent River estuary. *Chesapeake Sci.*, **7** (2) : 59-74.
- KATONA, S.K. & C.F. MOODIE, 1969. Breeding *Pseudocalanus elongatus* in the laboratory. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **49** : 743-747.
- KRAEFFT, F., 1910. Ueber das Plankton in Ost- und Nordsee mit besonderer Berücksichtigung der Copepoden. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel*, **11** : 29-99.
- LAWSON, T.J. & G.D. GRICE, 1970. The developmental stages of *Centropages typicus* Kroyer (Copepoda Calanoïda). *Crustaceana*, **18** (2) : 187-208.
- LOVEGROVE, T., 1962. The effects of various factors on dry weight values. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **153** : 86-91.
- MC LAREN, I., C.J. CORKETT & E.J. ZILLIOUX, 1969. Temperature adaptations of copepods eggs from the arctic to the tropics. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods-Hole*, **137** (3) : 486-493.
- MARSHALL, S.M., 1949. On the biology of the small copepods in Loch Striven. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **28** : 45-122.
- MAZZA, J., 1967. Les Copépodes pélagiques en Méditerranée occidentale (Développement post-larvaire, Biologie, Ecologie). *Thèse Doct. es Sci. Aix-Marseille*, 317 pp.
- MULLIN, M.M. & E.R. BROOKS, 1970. Production of the planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, **17** : 89-103.

- MURPHY, H.E., 1923. The life cycle of *Oithona nana* reared experimentally. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **22** (13) : 44-54.
- NASSOGNE, A., 1970. Influence of food organisms on the development and culture of pelagic copepods. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **20** : 333-345.
- NASSOGNE, A., 1972. First heterotrophic level of the food chain. In : Studies on the radioactive contamination of the sea. CNEN Report n° RT/BIO (71) **7** : 33-54.
- NEUNES, H.W. & G.F. PONGOLONI, 1965. Breeding a pelagic copepod, *Euterpina acutifrons* (Dana) in the laboratory. *Nature*, Lond., **208** (5010) : 571-573.
- NIVAL, P., S. NIVAL & I. PALAZZOLI, 1972. Données sur la respiration de différents organismes communs dans le plancton de Villefranche-sur-Mer. *Mar. Biol.*, **17** : 63-76.
- NIVAL, P., G. MALARA & B. CHARRA, 1975. Etude du plancton de la zone nord de la rade de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (17 mai 1971 au 16 juin 1971). I. Hydrologie, sels nutritifs, chlorophylle. *Vie Milieu*, **25** (2 B) : 231-260.
- NIVAL, P., J. GOSTAN, G. MALARA & B. CHARRA, 1975. Etude du plancton de la zone nord de la rade de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (17 mai 1971 au 16 juin 1971). II. Biomasse du phytoplancton, Production primaire, *Vie Milieu*, **26** (1 B) : 47-76.
- OBERG, C., 1906. Die Metamorphose der Plankton-Copepoden der Kieler Bucht. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel*, **9** : 37-175.
- OGLIVIE, H., 1953. Copepod Nauplii. *Cons. Perm. int. Explor. Mer, Zoopl.*, Sheet 50.
- PETIPA, T.S., E.V. PAVLOVA & G.N. MIRONOV, 1970. The food web structure, utilization and transport of matter and energy by trophic levels in the plankton communities of the Black Sea. In : Marine food chains : 142-167. J.H. Steele édit., Edinburgh. Oliver and Boyd.
- PORUMB, F.I., 1974. Production des Copépodes pélagiques dans les eaux roumaines de la Mer Noire. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **22** (9) : 91-92.
- RAZOULS, C., 1974. Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de copépodes planctoniques. *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : Cycle biologique et estimation de la production. III. Dynamique des populations et calcul de leur production. *Cah. Biol. mar.*, **15** : 51-88.
- RILEY, G.A., 1947. A theoretical analysis of the zooplankton population of Georges Bank. *J. mar. Res.*, **6** : 104-113.
- SAZINA, L., 1960. Développement des Copépodes de la Mer Noire. 2. Stades « nauplius » de *Acartia clausi* Giesb., *Centropages kroyeri* Giesb., *Oithona minuta* Kricz. (en russe). *Trudy Sevastopol biol. Sta.*, **13** : 49-67.
- SMYLY, W.J.P., 1970. Observations of rate of development, longevity and fecundity of *Acanthocyclops viridis* (Jurine) (Copepoda cyclopoida) in relation to type of prey. *Crustaceana*, **18** : 21-36.

- TCHAIANOVA, L.A., 1950. Production et croissance des copépodes pélagiques de la Mer Noire (en russe). *Trudy Karad. biol. Sta.*, **10** : 78-105.
- TESCH, J., 1915. Quantitative Untersuchungen über das Vorkommen der Copepoden und ihrer Entwicklungsstadien im Plankton beim Haake-Feuerschiff 1912 mit einem Anhang : Die Nauplien und Copepoditen von *Euterpina acutifrons* (Dana). *Rapp. Verh. Rijksinst. Vissch Onders.*, **1** : 269-308.
- VILELA, M.H., 1972. The developmental stages of the marine calanoid copepod *Acartia grani* Sars bred in the laboratory. *Notas Estud. Inst. Biol. mar. Lisb.*, **40**, 20 pp.
- WHITEHOUSE, J.W. & B.G. LEWIS, 1973. The effect of diet and density on development size and egg production in *Cyclops abyssorum* Sars 1862 (Copepoda Cyclopoida). *Crustaceana*, **25** (3) : 225-236.
- ZAÏKA, V.E., 1968. Age structure dependance of the "specific production" in zooplankton populations. *Mar. Biol.*, **1** (4) : 311-315.

Reçu le 24 juin 1975

BIONOMIE ET ÉCOLOGIE
DES PEUPLEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES
D'UN ESTUAIRE ATLANTIQUE MAROCAIN :
L'ESTUAIRE DU BOU REGREG.

I. - UNITÉS INDICATRICES INFRALITTORALES

par B. ELKAÏM

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, 105, boulevard Raspail,
75006 Paris
Université Paris VI

ABSTRACT

This work consists of the study of the bionomy and ecology of the populations of the soft bottom of the estuary of the Bou Regreg, an Atlantic estuary of the Morocco shore, situated between Rabat and Salé. The populations have been studied with a method based upon an auto-ecological concept, utilizing the notion of indicator species (ecological, bionomical and abundance-frequency criteria) to differentiate the populations into ecological and bionomical units.

In this article, the study of the infralittoral units has been approached: the sands with *Donax-Eocuma*, a common indicator group in the marine environment on the one hand, the sands with *Cardium edule* the muddy sands and muds with *Scrobicularia plana*, the sediments with *Corophium orientale*, typical brackish waters and euryhaline monospecific units, intolerant of strong water movements on the other hand.

To these three units is added the special case of the populations of *Nereis diversicolor*.

In each unit, the localization, the ecological conditions, the composition of the counted species, in space and time, as well as the stability of the biotope and the accompanying fauna have been followed and analyzed.

Furthermore a synecological interpretation has been given from an analysis of the ecological conditions and from the accompanying fauna of each unit.

Ce travail fait suite à une première partie (1) consacrée à l'étude des conditions écologiques générales dans l'estuaire et de leurs incidences sur l'écologie.

La deuxième partie dont j'aborde la publication, traite des peuplements des substrats meubles et consolidés (2).

Dans une série de trois articles, j'exposerai l'étude bionomique et écologique des peuplements des substrats meubles.

RAPPEL SUCCINCT DE LA PREMIÈRE PARTIE

L'essentiel de cette première partie a porté successivement sur :

- la *méthodologie d'étude des peuplements*;
- la *présentation du milieu* (conditions naturelles et climatologiques);
- les *caractéristiques physico-chimiques des eaux recouvrantes* : salinité, circulation des eaux, généralités sur la houle, température, turbidité, pH, oxygène, minéralisation des eaux, calcium, magnésium, pollution; quelques remarques concernant les valeurs et l'évolution de ces facteurs abiotiques au sein des sédiments ont été soulignées;
- les *sédiments* (distribution et stabilité);
- la *marée*.

Ces derniers chapitres ont été conçus de manière à décrire de façon précise les conditions générales du milieu (présentation du milieu, hydrologie, hydrodynamisme, sédimentologie, marégraphie) et à en dégager les grandes généralités qui concernent les peuplements, en considérant les incidences possibles des facteurs abiotiques sur ces peuplements (répartition des espèces, cycle biologique...).

En conclusion de cette première partie, *cinq secteurs écologiques sont délimités* en tenant compte des principaux facteurs édaphiques : salinité, température (hydrologie), granulométrie et notamment nature, stabilité (sédimentologie), houle, courants (hydrodynamisme); leurs valeurs ainsi que leurs fluctuations dans l'espace et le temps sont également considérées (Fig. 1 A et Tableau I).

(1) Publiée en 1972 (*Bull. Soc. Sci. nat. et phys. du Maroc*, 52, 1^{er} et 2^e trim., 131-339, 33 fig. et 7 pl. photos h.-t.).

(2) Publiée sous forme de mémoire de Thèse de Doctorat d'Etat à Bordeaux I, septembre 1974 (252 p., 60 tabl., 20 fig., 6 pl. photos et 5 fig. h.-t.). N° CNRS AO 7305.

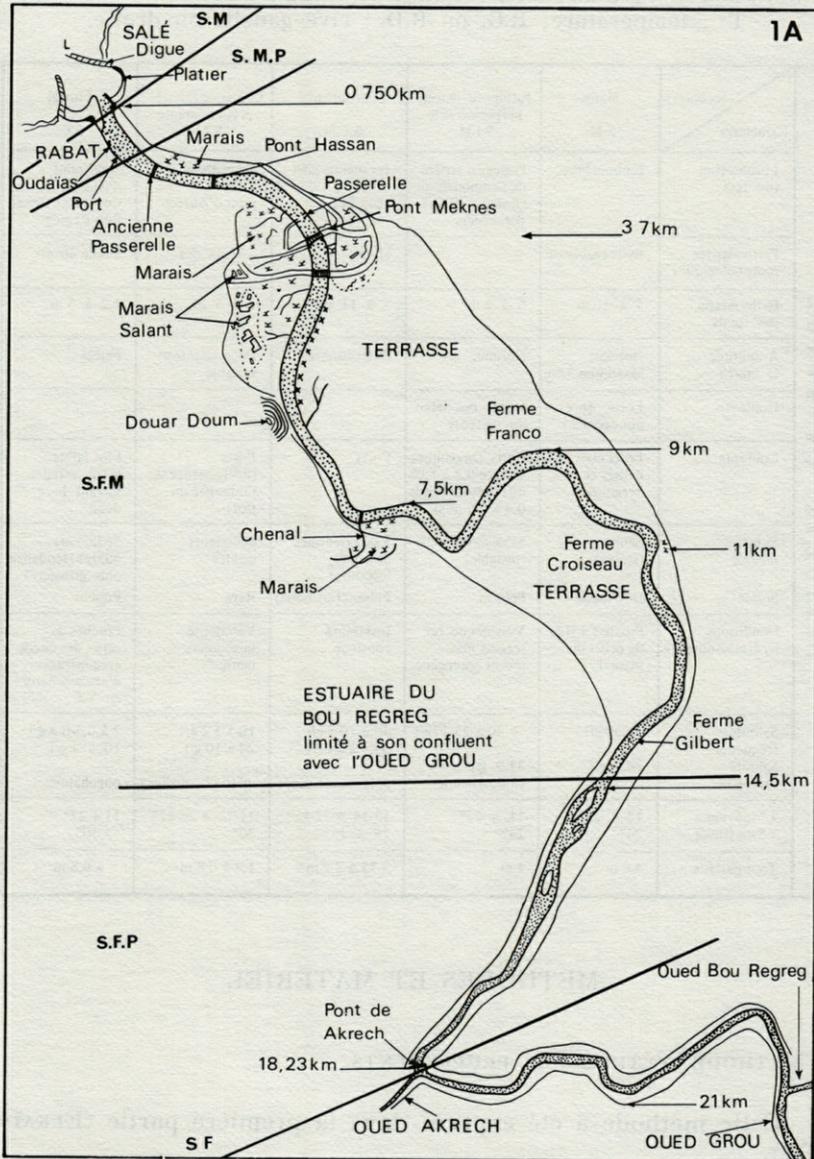


FIG. 1. — A : délimitation de l'estuaire en secteurs.

TABLEAU I

Délimitation de l'estuaire en secteurs. H.M. : haute mer; V.E. : vives eaux; T° : température; R.G. ou R.D. : rive gauche ou droite.

Secteurs	Marin	Influence marine prépondérante	Fluviomarin	Influence fluviale prépondérante	Fluvial
	S.M.	S.I.M.	S.F.M.	S.I.F.	S.F.
Localisation (limites)	Embouchure	Plages en arrière de l'embouchure Oudaïas (R.G.) Barcassiers	1er marais-port Deux îles	après Deux îles pont d'Akrech	après pont d'Akrech Confluent Grou-Bou-Regreg
Particularités morphologiques	Barres sableuse	—	Marais	Deux îles	Slikke étroite
Bathymétrie des fonds	5 à 10 m	6 à 8 m	5 à 11 m	2 à 5 m	1,2 à 5 m
Amplitude de la marée	Normale Maximum 3,6m	Normale	Décroissante	Décroissante et variable	Faible
Houle	Forte (prépondérance)	Faible (en début du secteur)			
Courants	Forts mais canalisés et irréguliers	Forts (maximum surface 0,9 à 1,08 m/s près du fonds 0,4 à 0,5 m/s)	Forts	Forts (décroissance de l'intensité du flot)	Flot faible jusant variable suivant le débit
Substrat meuble	Sable (stable)	Sables - vases (instable)	Vases (lentilles de sables instables)	Sédiments mixtes	Sédiments mixtes (tendance plus grossière)
Solide	Développé	Présent	Présent (artificiel)	Rare	Présent
Conditions hydrologiques	Proches à H.M. de celles du littoral	Voisines du 1er secteur mais moins homogène	Instabilité continue	Variabilité saisonnière marquée	Proches de celles des oueds avec intrusion d'eau saumâtre en V.E.
Salinité fréquente	≥ 30 g/l	≥ 30 à 25-27 g/l	30 à 10-5 g/l	10-5 à 2 g/l	2 à 0,5-0,3 g/l
Salinité maximale	34,9 g/l euhalines	34,9 g/l eu-polyhalines	34,9 à 24 g/l poly-mesohalines	24 à 10 g/l meso-oligoalines	10 à 1 g/l oligoalines
T° moyenne	15 à 22°	15 à 22°	13-14 à 22-25°	11-12 à 26-27°	11 à 27°
T° maximale	24°	24°	26 à 28°	30°	> 30°
Transparence	4,6 m	4 m	3,75 à 2,2 m	1,4 à 0,8 m	< à 0,8 m

MÉTHODES ET MATÉRIEL

I. MÉTHODE D'ÉTUDE DES PEUPELEMENTS.

Cette méthode a été exposée dans la première partie (ELKAÏM, 1972).

J'en rappelle brièvement les principaux éléments.

La délimitation d'entités bionomiques ou édaphiques n'est pas justifiée dans un estuaire. Une subdivision basée impérativement sur la

variation d'un ensemble de facteurs édaphiques (écologiquement importants pour la répartition de la faune) est seule mise en évidence : elle aboutit à l'établissement de secteurs, territoire représentant l'influence des conditions générales qui s'exercent le plus fréquemment en dépit de la complexité réelle des conditions instantanées.

De même la mise en évidence de groupements multispécifiques par les méthodes couramment appliquées en bionomie marine qualitative aurait nécessité un champ de recherche plus large. Certes, l'application de méthodes multivariées telles l'analyse en composantes principales (adoptée par HUGUES et coll. en 1972) ou l'analyse des correspondances peuvent être tentées; encore faut-il choisir un estuaire de dimension restreinte, à facteurs abiotiques limités dans leurs variations et à biotopes peu diversifiés. Ces conditions ne sont certainement pas envisageables dans les estuaires atlantiques du Maroc, soumis à des conditions extrêmes (étiage, crue).

D'une manière générale, la composition des peuplements évolue le plus souvent graduellement sans présenter de discontinuité nette pour des ensembles d'espèces. Sans rejeter l'idée de continuum, j'ai essayé d'ordonner les peuplements en *unités significatives d'un point de vue écologique*.

La méthode est basée sur une conception autoécologique et utilise la notion d'*espèce indicatrice* que je définis « comme des espèces traduisant par leur présence un ensemble de facteurs écologiques (au moins dans un groupe de classes du facteur) qui caractérisent les diverses conditions de ce milieu hétérogène ».

Dans un estuaire, milieu relativement restreint, variable et hétérogène avec des peuplements souvent à « faciès » ou présentant une multiplicité de séquences en raison de la fluctuation des conditions écologiques et de l'imbrication de faunes d'affinité et d'origine diverses, les espèces indicatrices doivent être déterminées par d'autres critères que le seul *critère écologique* :

— le *critère bionomique* : ces espèces indicatrices caractérisent bionomiquement des aires de l'estuaire permettant ainsi de délimiter des unités structurales bionomiques;

— le *critère fréquence-abondance* défini à partir d'une évaluation qualitative de la présence de l'espèce dans le temps et du nombre d'individus recensés dans un volume ou une surface fixée; ces espèces sont fréquentes et abondantes sans être nécessairement dominantes.

Ces espèces définissent des unités ayant une valeur écologique et bionomique. Ces unités ont été regroupées d'après certaines affinités communes notamment vis-à-vis des facteurs édaphiques climatiques.

Leur description peut être établie soit dans un cadre déterminé par leur degré de liaison par rapport à un milieu défini et des conditions précises (milieu littoral marin battu et sableux, milieu halophile, sablo-vaseux compact...), soit par rapport au facteur climatique humectation; c'est ce dernier cadre qui a été retenu.

J'ai été amené à définir les aires de ces unités, à étudier les facteurs abiotiques qui y règnent et à analyser la faune accompagnatrice de leur biotope.

Puis à partir de l'analyse des conditions écologiques et du peuple-

ment des unités isolées ou groupées, j'ai tenté d'en donner une interprétation synécologique.

Enfin, la *stabilité* de chaque unité et des espèces accompagnatrices a été exposée. A ce propos, j'ai défini des espèces permanentes, régulières et irrégulières en considérant leur indice de présence dans le temps, dans l'estuaire et non dans l'unité. Cette notion de stabilité s'applique ainsi pour toutes les espèces recensées dans l'estuaire au cours des six années d'observation (1964-1970).

II. DÉFINITIONS DES TERMES EMPLOYÉS.

A — *Abondance.*

L'abondance d'une espèce est le nombre d'individus récoltés dans un prélèvement, rapporté à un volume ou à une surface donnés.

L'abondance moyenne est le rapport de la somme des abondances relevées dans différents prélèvements effectués dans une même unité au nombre total de prélèvements (Am).

L'abondance maximale (AM) correspondra à l'abondance la plus forte trouvée dans l'unité.

B — *Fréquence.*

Dans l'unité indicatrice, elle correspond :

— soit à l'indice de présence (I.P.) ou nombre de prélèvements dans lesquels l'espèce est recensée;

— soit à l'indice de présence dans le temps (I.P.T.), défini par le rapport du nombre de prélèvements dans lesquels l'espèce est présente au nombre total des prélèvements effectués dans le temps; ce rapport est ramené à 100. On peut classer les espèces suivant ce pourcentage :

<i>Rare</i>	<i>Présente</i>	<i>Commune</i>	<i>Fréquente</i>	<i>Très fréquente</i>
0 - 4,9 %	5 - 29,9 %	30 - 49,9 %	50 - 79,9 %	80 - 100 %

En dehors de l'unité indicatrice, cette fréquence est indiquée sommairement par les symboles suivants :

- Absente,
- Recensée rarement (1 à 2 fois dans les relevés),
- Recensée dans moins de la moitié du nombre des prélèvements,
- Recensée dans plus de la moitié du nombre des prélèvements.

C — *Stabilité dans le temps.*

Cette notion est relative à la stabilité dans le temps des espèces recensées dans l'estuaire, c'est-à-dire dans le milieu étudié durant la période de recherches.

Les définitions ont été données dans la première partie (Généralités : méthode d'étude). On peut distinguer trois catégories d'espèces :

- *espèces permanentes* (P) : présentes de façon continue dans l'estuaire;
- *espèces régulières* (R) : présentes chaque année; leur disparition est

due le plus souvent à des conditions édaphiques changeantes, limitantes pour l'espèce. La durée de leur présence est variable;

— *espèces irrégulières* (I) : présentes sporadiquement; leur présence est en relation avec une intrusion de larves se développant exceptionnellement (conditions instantanées favorables : électisme) ou apport passif d'adultes se maintenant temporairement).

III. LES PRÉLÈVEMENTS SUR LE TERRAIN.

Les prélèvements ont été conduits avec le même souci de précision qu'exige toute étude qualitative de peuplements, basée sur des critères de comparaison de listes d'espèces ou d'évaluation quantitative du nombre d'espèces par prélèvement. Les techniques et le nombre de prélèvements ont été adaptés à la nature du substrat ainsi qu'à la position bathymétrique des relevés.

A. *Sédiments à macroendofaune importante.*

1) *Prélèvements.*

Ce sont surtout les sédiments des fonds et des plages nues ou couvertes de *Spartina* qui entrent dans cette catégorie.

— Pour les fonds à sédiments divers (profondeur : 5 à 11 m) (20 stations) les prélèvements ont été effectués à l'aide d'une drague d'un type proche de celle employée par PICARD (1965); les couteaux ont été remplacés par des lames en dents de scie de 5 cm environ, légèrement inclinées, s'enfonçant plus rapidement dans les sables et prélevant les derniers sous une épaisseur de 15 cm environ; la drague à couteaux, glissant le plus souvent sur des sables riches en débris de coquilles, a donné des résultats médiocres.

Caractéristiques principales de la drague :

Largeur des lames en dents de scie correspondant aux grands bords rectangulaires : 50 cm.

Cadre métallique : 60 × 20 cm.

Volume de la poche : 40 dm³ environ.

Le volume minimum (3) permettant d'atteindre la quasi-totalité des espèces est variable suivant la nature du substrat, la localisation de la station dans l'estuaire et l'époque des prélèvements. Pour les sables de l'embouchure, deux prélèvements, pour chaque relevé, ont été effectués côte à côte (deux à quatre relevés par radiale). Pour les sables situés à l'intérieur de l'estuaire, un volume de 40 dm³ était suffisant; pour les vases et sables vaseux, un volume de 40 dm³ était prélevé dont on isolait 1 dm³ pour la faune de petite taille de ces sédiments.

(3) D'après PICARD (1965), on définit le « volume minimum théorique » c'est-à-dire la plus petite quantité de sédiments qu'il est nécessaire de trier pour obtenir la quasi totalité des macroespèces vivant normalement dans le biotope.

— Pour les plages à sédiments sableux ou faiblement sablo-vaseux, les prélèvements ont été effectués à la bêche plate (38 stations); le nombre de prélèvements dépend de la longueur de la plage ou des zones écologiquement différenciées; en principe, la distance de prélèvement varie de 5 m (plage de Salé-Oudaïas-Barcassiers) à 10 m (plage de Rabat dont l'estram mesure 300 m). Les relevés sont exécutés simultanément le long de deux transects; pour des sédiments macroscopiquement différents (sables coquilliers typiques) ou localisés dans des zones particulières (zone d'épandage d'eaux polysaprobées...), des prélèvements ont été exécutés hors de ces radiales. Les sédiments ont été récoltés sur une surface de $0,5 \text{ m} \times 0,5 \text{ m}$ ($0,25 \text{ m}^2$) et $0,25 \text{ m}$ d'épaisseur soit un volume de 60 dm^3 environ.

— Pour les plages à sédiments comprenant une phase fine importante, comme les vases ou sables vaseux, les prélèvements ont été effectués soit le long des radiales de façon identique aux plages sableuses soit à des niveaux préalablement reconnus et choisis; le sédiment a été découpé à l'aide de deux prismes à angle droit de dimension $0,25 \text{ m} \times 0,25 \text{ m}$ ($1/16 \text{ m}^2$) et $0,25$ d'épaisseur soit 16 dm^3 environ et dégagé à l'aide d'une bêche; pour le recensement de la faune de petite taille, un prélèvement séparé de 1 dm^3 a été fait.

J'ai obtenu des résultats satisfaisants pour la représentation des espèces (au moins pour les espèces fréquentes) en adoptant les surfaces et volumes cités précédemment.

2) *Tamissage des sédiments et tri des animaux.*

Pour les sédiments sableux le tamissage a été effectué à l'aide d'un panier métallique de forme parallélépipédique (dimensions $0,75 \text{ m} \times 0,5 \text{ m} \times 0,25 \text{ m}$ soit une contenance de 100 dm^3), recouvert d'une toile métallique de 1 mm de côté (la limite de taille de la macrofaune serait légèrement inférieure à 0,7 mm; voir MASSE, 1970) et garni de poignées sur les grands bords; le tamissage se fait sur le terrain; les éléments récupérés sur le tamis : débris et faune vivante sont triés au laboratoire. Pour les sédiments à phase fine importante : vases-sables vaseux, ceux-ci sont réduits à l'état de « soupe » après fragmentation de la vase à la main (pour ne pas casser les animaux) et délayage dans des eaux; cette « soupe » est passée au travers d'un tamis simple de maille de 1 mm de côté; débris et faune vivante sont récupérés puis triés ultérieurement au laboratoire.

B. *Sédiments à macroépifaune importante.*

Les sédiments des plages à végétation halophile du type schorre entrent dans cette catégorie. Dans les zones biotiquement homogènes, définies après relevé phytosociologique, des quadrats de 1 m^2 sont choisis et cloturés à l'aide d'une toile de nylon; le couvert

végétal et la litière sont prélevés et secoués au-dessus de cuvettes; la macrofaune est prélevée directement ou à l'aide d'appareils adéquats (aspirateur pour la faune vagile : Amphipodes sauteurs, Isopodes, Insectes...); ce relevé se termine éventuellement par la prise d'un échantillon de sédiment, qui sera traité par l'appareil Berlese. Les Insectes de la strate aérienne ont été également capturés au filet.

Cette méthode donne une estimation correcte des espèces fréquentes typiques du milieu halophile.

J'ai également effectué des récoltes dans des zones où les relevés quantitatifs étaient difficiles à réaliser (microfalaises), ou localisées dans des stations particulières (dessous de pierres, anfractuosités, mares résiduelles, marais salants).

IV. MÉTHODE D'ÉTUDE DES SÉDIMENTS.

A. *Granulométrie.*

Les méthodes d'analyse mécanique et de traitement au laboratoire ont été exposées dans la première partie (Chapitre Sédiments).

1) *Choix des classes.*

Les classes de sédiment, définies dans ce travail, tiennent compte des résultats obtenus sur la fréquence — abondance des espèces en fonction de la granulométrie; je n'ai pas approfondi cette étude en raison du milieu estuarien (facteurs limitants nombreux et variables dans l'espace et le temps; il est probable que les limites des classes choisies soient proches de celles mises en évidence dans des recherches très orientées vers l'importance de ce facteur édaphique (GLEMAREC, 1969). La terminologie adoptée s'inspire de divers travaux écologiques (AMOUREUX, 1966) et sédimentologiques (BOURCART, 1955; MATHIEU, 1968; GERMANEAU, 1968). Je donne dans le Tableau II les classes et les nomenclatures des sédiments.

2) *Représentation graphique.*

La courbe cumulative pondérale a été tracée; elle est obtenue en portant en ordonnée le poids de sédiment ayant traversé chaque tamis et en abscisse la taille des grains (échelle arithmétique pour les ordonnées et logarithmique pour les abscisses); cette représentation permet le calcul des principaux paramètres.

3) *Paramètres : moyenne et classement.*

J'ai étudié ces deux paramètres selon les indications de FOLK et WARD, 1957; leur calcul a été établi sur l'échelle des alpha (α)

TABLEAU II

Classe et nomenclature des sédiments (échelle des tamis AFNOR utilisés pour la phase supérieure à 50 microns).

Ouverture des mailles en microns	Classes de sédiments adoptées	Nomenclature adoptée
	1	Graviers
5000 4000 3150 2500	2	Granules
2000 1600 1250	3	Sables grossiers
1000 800 630	4	Sables moyens
500 400 315 250 200 160 125 100	5 6 7 8	Sables fins
50 20	9 10	Pélites

après conversion de la taille des grains en mm, taille correspondante aux quartiles et percentiles 5, 16, 50, 84, 95;

— la moyenne, paramètre dérivé de la médiane (quartile 50) mais plus précis :

$$M_z = \frac{16 + 50 + 84}{3}$$

— l'indice de classement :

$$C = \frac{(84 - 16)}{4} + \frac{(95 - 5)}{6,6}$$

Très bien classé	0,35
Bien classé	0,50
Modérément bien classé	0,71
Pauvrement classé	1
Très pauvrement classé	4
Non classé	4

Remarque.

L'étude des minéraux lourds de quelques échantillons a été faite par décantation dans un soluté adéquat; l'étude qualitative des principaux minéraux (argiles, quartz...) de quelques sédiments fins a été obtenue à partir des diagrammes de diffraction aux rayons X et par analyse thermique différentielle.

B. Teneur en eau.

La teneur en eau des sédiments est déterminée par la perte de poids d'un échantillon frais après passage à l'étuve à 110-115° jusqu'à poids constant (48 heures). Elle est exprimée par rapport à 100 grammes de sédiment sec.

C. Porosité. Volume en air.

En ce qui concerne la porosité, j'emploierai les termes de « volume en air » et de « volume en eau » rapportés à un volume de sédiment.

— *Sables ou sables vaseux bien cohérents.*

La prise de sédiment et la méthode de mesure de la porosité ont déjà été exposées (ELKAÏM, 1963); elles sont identiques à celles décrites par AMOUREUX (1966) :

— Volume de 100 cm³ de sédiment prélevé à l'aide d'un cube en laiton de dimensions 5 × 5 × 4 cm;

— déshydratation de ce volume à l'étuve 110° (48 heures) donnant le volume en eau;

— calcul du volume réel par déplacement d'eau du sédiment séché donnant l'indice vides ou porosité : porosité (en pourcentage) = 100 cm³ — volume réel du sable déshydraté.

— *Sables vaseux et vases.*

La porosité a été calculée à partir des densités réelle et apparente du sédiment. J'ai employé trois techniques différentes de prise du sédiment ayant pour point commun le prélèvement d'un volume connu de sédiment frais. Suivant l'homogénéité sédimentaire du col le long d'un profil vertical et suivant sa pente (cas des microfalaises à *Paragnathia*) j'ai adopté :

— soit la technique des cylindres (cylindres de 10 cm de diamètre sur 2 cm de hauteur);

— soit la technique de paraffinage de mottes;

— soit la technique du densitomètre à membrane.

Des prises de sédiments à différentes profondeurs : surface — 5 cm, — 10 cm, doivent être exécutées en même temps pour la

recherche d'une teneur en eau moyenne (on pourra déduire le volume d'eau).

$$\text{Porosité \%} = \frac{D \text{ réelle} - D \text{ apparente}}{D \text{ réelle}}$$

La densité réelle est mesurée à l'aide d'un pycnomètre.

La densité apparente se calcule à partir des volume et poids du sédiment prélevé (4).

D. Dureté.

Elle est appréciée à l'aide d'un Pénétrromètre (type Soletanch); deux poinçons sont utilisés en fonction de la dureté du sol. Cette dureté est exprimée en kg/cm².

E. Carbonates.

La teneur en carbonate est mesurée par la méthode du Calcimètre de BERNARD : les carbonates sont attaqués par l'acide chlorhydrique dilué; le volume du gaz carbonique dégagé est lu directement sur un manomètre gradué (après ajustement de la pression); les corrections de température sont négligeables. L'appareil est étalonné à partir d'une première lecture faite en attaquant du calcaire pur. Cette méthode peu applicable pour de très faibles teneurs en carbonates a donné des résultats valables dans le cas des sédiments étudiés.

F. Carbone organique.

La teneur en carbone organique est mesurée par la méthode

(4) Méthode de mesure de la densité apparente : soit à mesurer le poids de terre sèche d'un volume V en place.

1. — Cylindres : cette méthode consiste à enfoncer un cylindre de volume connu (V₁) dans le sol en place, en évitant tout tassement : on prélève ainsi V₁ ml de terre qu'on pèse après séchage à l'étuve à 105 °C.

2. — Densitomètre à membrane : on prélève un volume V₂ de sédiment. Ce volume est mesuré par lecture directe sur un appareil gradué en cm³ rempli d'eau et muni à sa partie inférieure d'une membrane qui épouse la forme de la cavité. La terre est séchée à l'étuve et pesée.

3. — Mottes : on prélève des mottes que l'on sèche à l'air; après avoir été pesées elles sont plongées dans la paraffine, repesées (terre séchée à l'air + paraffine) et plongées dans l'eau pour connaître le volume V₃.

V₃ = Volume déplacé moins volume de paraffine (vp) (P paraffine / Densité paraffine).

Les mottes sont cassées afin de prélever un ou plusieurs échantillons qui seront pesés et passés à l'étuve puis repesés pour connaître le pourcentage d'humidité de la terre séchée à l'air. On en déduit le poids de terre sèche de la motte.

ANNE : prise d'échantillon de 1 g pour des sédiments contenant moins de 5 % de matière organique.

Le carbone de la matière organique (surtout végétale) est oxydé dans des conditions définies en utilisant une quantité connue d'un mélange oxydant de bichromate de potassium en milieu sulfurique. On effectue un dosage en retour : l'excès de bichromate de potassium non utilisé pour l'oxydation est dosé à l'aide d'une solution de sel de Mohr (réducteur).

Dans cette méthode, la teneur approximative en matière organique s'obtient en multipliant la teneur en carbone par le coefficient 1,72. Il est en effet difficile de déterminer rigoureusement cette teneur d'autant que le dosage en carbone organique peut être exécuté par différentes méthodes (à froid ou à chaud).

G. Azote organique.

En raison de critiques faites sur la signification de la teneur en carbone organique (NEWELL, 1965; PERES, 1967) j'ai apprécié également la teneur en azote organique; elle est mesurée par la méthode classique utilisant l'appareil « Microkjeldahl » : prise d'échantillon de 2 à 4 g de sédiment concassé.

H. Chlorures.

La teneur en chlorures des sédiments est mesurée par la méthode Mohr-Knudsen : 50 g de terre, dilués dans 500 cm³ d'eau distillée, sont agités durant 24 heures; la solution est filtrée jusqu'à l'obtention d'une solution limpide; 25 cm³ du filtrat serviront au dosage des chlorures. La teneur est calculée par kg de terre.

La méthode employée aboutit à des valeurs proches des valeurs réelles.

V. MÉTHODES D'ÉTUDE DES EAUX INTERSTITIELLES DES SÉDIMENTS (ZONE INTERTIDALE).

A. Prélèvement des eaux.

Pour les sables, c'est surtout dans la zone saturée qu'il faudra prélever avec soin les eaux interstitielles de différentes profondeurs afin de ne pas les mélanger avec les eaux superficielles provenant de la résurgence des eaux de la nappe interstitielle (localisée plus en amont dans la zone humide). On isolera la zone de prélèvement à l'aide d'un seau sans fond où on arrêtera l'écoulement des eaux superficielles à l'aide d'une lame métallique ou plastique.

Pour les vases, en l'absence d'eaux de résurgence, ces sédiments ne présentent pas d'eaux interstitielles; on devra recueillir alors les eaux d'imbibition par centrifugation.

B. *Dosage des chlorures, de l'oxygène, du taux de pollution* (D.B.O. et D.C.O.) (5). *Mesure du pH.*

Les méthodes d'étude ont été exposées dans la première partie; elles sont identiques à celles utilisées pour les eaux recouvrantes.

ÉTUDE DES PEUPELEMENTS

Ce chapitre est consacré à l'étude des peuplements du substrat meuble suivant une méthode définie dans la première partie. La description des unités indicatrices a été établie dans leur biotope typique; des radiales et des transects montrant l'évolution qualitative et quantitative des peuplements de stations proches des biotopes de ces unités, seront exposés.

D'une manière générale, les unités sont étudiées dans un sens allant du secteur marin au secteur fluvial; la progression horizontale des peuplements peut être ainsi suivie dans l'estuaire; leur répartition verticale étant scindée, j'ai regroupé dans le Tableau III, l'ensemble des peuplements et unités.

Le plan adopté pour la description des unités est le suivant :

- localisation et conditions écologiques (structure édaphique, hydrologie des eaux recouvrantes) de chaque unité;
- composition des espèces recensées dans chaque unité, en exposant suivant leur aire de répartition les résultats obtenus à différentes stations d'un même secteur ou de différents secteurs;
- analyse des conditions écologiques et du peuplement des unités isolées ou groupées permettant de les interpréter dans une optique synécologique;
- stabilité de chaque unité et des espèces accompagnatrices.

Dans un premier article, qui fait l'objet de la publication présente, je traiterai des aires caractérisées par des unités indicatrices infralittorales. Les deux autres articles porteront successivement sur :

- les aires caractérisées par des unités indicatrices médiolittorales et peu liées à l'étagement;
- les aires caractérisées par des unités indicatrices supralittorales ou en position supralittorale.

A la fin du dernier article, des conclusions plus générales seront

(5) D.B.O. : demande biochimique d'oxygène. D.C.O. : demande chimique d'oxydabilité.

dégagées concernant le problème de l'étagement, le rôle des facteurs écologiques, le problème des groupements et la stabilité du peuplement (unité et faune accompagnatrice).

AIRES CARACTÉRISÉES PAR DES UNITÉS INDICATRICES INFRALITTORALES.

Les aires susceptibles d'être caractérisées par des unités indicatrices infralittorales correspondent aux fonds (embouchure-chenal-principal) et à une partie des plages exondables (sédiments saturés).

J'ai identifié quatre unités indicatrices :

— la première est définie par un groupe indicateur commun au milieu marin battu; elle est représentée par l'unité des sables à *Donax-Eocuma*, unité plurispécifique;

— les trois autres unités sont définies par des groupes indicateurs euryhalin et saumâtre typique, non tolérants à un hydrodynamisme de mode battu; ces unités sont monospécifiques et sont représentées par : les sables à *Cardium edule*, les vases et sables vaseux à *Scrobicularia plana*, les sédiments à *Corophium orientale*.

Ces unités ont été réunies en raison de leurs affinités générales communes; dans l'analyse écologique et faunistique, je discuterai de leur signification d'un point de vue synécologique.

A ces quatre unités s'ajoute le cas particulier du peuplement de *Nereis diversicolor*.

I.A. UNITÉ INDICATRICE COMMUNE AU MILIEU MARIN BATTU.

I.A.1. LES SABLES A *Donax-Eocuma*.

A. Généralités - Localisation (Fig. 1 B).

Dans le milieu marin, certains auteurs ont mis en évidence une succession bathymétrique d'espèces en fonction de l'intensité du gradient hydrodynamique, responsable de la texture actuelle du sédiment (L'HERROUX, 1968) ou non actuelle (LAGARDÈRE, 1971).

Dans un estuaire, diverses formes d'hydrodynamisme agissent simultanément, avec prédominance de l'une d'elles dans certains secteurs de l'estuaire; de plus, leur action réelle est masquée par la dessalure intervenant en tant que facteur limitant. Si on considère l'évolution du peuplement dans le temps, c'est-à-dire si l'on

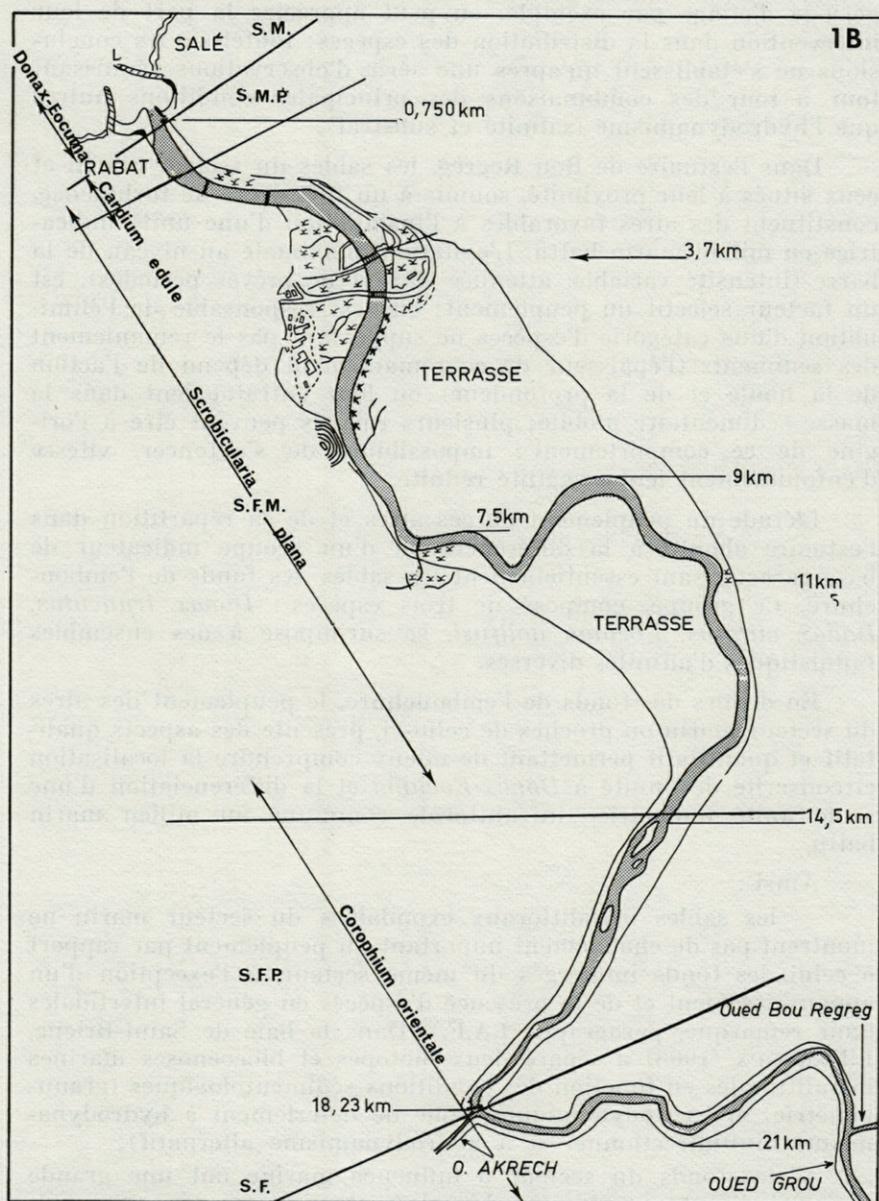


FIG. 1. — B : répartition des unités indicatrices infralittorales.

se place dans un faisceau minimal de conditions variables, en période d'étiage par exemple, on peut apprécier la part de leur intervention dans la distribution des espèces; toutefois, les conclusions ne s'établissent qu'après une série d'observations réunissant tour à tour des combinaisons des principales conditions autres que l'hydrodynamisme (salinité et substrat).

Dans l'estuaire de Bou Regreg, les sables du secteur marin et ceux situés à leur proximité, soumis à un fort degré de turbulence, constituent des aires favorables à l'installation d'une unité indicatrice en milieu marin battu. L'agitation, maximale au niveau de la barre (intensité variable, atténuée durant de brèves périodes), est un facteur sélectif du peuplement; elle est responsable de l'élimination d'une catégorie d'espèces ne supportant pas le remaniement des sédiments (l'épaisseur de ce remaniement dépend de l'action de la houle et de la profondeur) ou leur entraînement dans la masse sédimentaire mobile; plusieurs raisons peuvent être à l'origine de ce comportement: impossibilité de s'enfoncer, vitesse d'enfouissement lente, vagilité réduite.

L'étude du peuplement de ces aires et de sa répartition dans l'estuaire aboutit à la différenciation d'un groupe indicateur de base caractérisant essentiellement les sables des fonds de l'embouchure. Ce groupe, composé de trois espèces: *Donax trunculus*, *Donax vittatus*, *Eocuma dollfusi*, se surimpose à des ensembles faunistiques d'affinités diverses.

En dehors des fonds de l'embouchure, le peuplement des aires du secteur marin ou proches de celui-ci, présente des aspects qualitatifs et quantitatifs permettant de mieux comprendre la localisation circonscrite de l'unité à *Donax-Eocuma* et la différenciation d'une seule unité indicatrice infralittorale commune au milieu marin battu.

Ainsi :

— les sables infralittoraux exondables du secteur marin ne montrent pas de changement important du peuplement par rapport à celui des fonds immergés du même secteur, à l'exception d'un appauvrissement et de la présence d'espèces en général intertidales (voir remarque, paragraphe I.A.F.). Dans la baie de Saint-Brieuc, L'HERROUX (1968) a séparé deux biotopes et biocoénoses marines infralittorales en fonction des conditions sédimentologiques (granulométrie) et hydrodynamiques (zone de déferlement à hydrodynamisme multidirectionnel et à hydrodynamisme alternatif);

— les fonds du secteur à influence marine ont une grande majorité d'espèces présentes dans le secteur marin avec une présence instable et une fréquente abondance variable d'une année à l'autre en fonction du substrat et de la salinité;

— les sables infralittoraux exondables situés dans des aires à hydrodynamisme atténué mais encore non négligeable abritent un peuplement appauvri et peu différent de celui des sables des plages du secteur marin; ces sables sont caractérisés par *Haustorius arenarius* dont l'aire verticale culmine à des niveaux médio-littoraux.

B. *Conditions écologiques des sables à « Donax-Eocuma »* (fonds du secteur marin).

Ces conditions sont exposées dans le Tableau IV :

TABLEAU IV
Conditions écologiques des aires à Donax-Eocuma.

Granulométrie	Sables fins (plus de 50 % compris entre 0,1 et 0,16 mm). Phase péltique absente ou inférieure ou égale à 5 %. Médiane 0,15 à 0,21 mm. Classement 0,5 à 0,75 (modérément bien classés).
Carbonates	30 à 45 % (origine organique).
Salinité des eaux recouvrantes	En étiage, la salinité n'est jamais inférieure à 27 - 30 g/l (maximum de diversité faunistique).
Matière organique (moyenne)	C % organique : 0,06 à 0,08 N % organique : 0,02 à 0,045 } pauvreté
Hydrodynamisme	Caractère mixte mais prépondérance de la houle. Courants de 0,2 à 0,4 m/s localisés dans le chenal. Sables à ripple-marks (micromorphologie). Sables clairs remaniés.

Remarques sur les sables infralittoraux des plages du secteur marin.

Ces sables infralittoraux exondables correspondent aux sables saturés localisés en aval de l'horizon de résurgence.

1°) Caractères généraux des plages (Fig. 1 C, h.-t.).

— Profil topographique classique : absence de bêche ou de berme, longueur de la zone intertidale variable suivant le tracé du chenal principal à basse mer et de la position de la « barre » (exemple de la plage de Salé).

— Action de l'hydrodynamisme sur les profils des plages : remaniement du substrat, modification des pentes; les variations saisonnières ne sont pas nettes, selon les années il y a engraissement de la moyenne et haute plage (10 à 20 cm) durant les mois de juillet et août, érosion des mêmes niveaux d'octobre à mars (sables à ripple-marks des bas niveaux infralittoraux).

— Limites intertidales variables : + 5,7 m (tempête) à + 4,10-

4,30 m en période de faible houle, pour des mêmes hauteurs de marée de 3,6-3,8 m; durant la période de faible houle les conditions marégraphiques, étudiées dans la première partie (chapitre Marée), donnent une approximation de ces mêmes conditions pour les plages du secteur marin.

2°) Caractères édaphiques des sables infralittoraux.

— La granulométrie est voisine de celle des fonds de l'embouchure mais les plus nombreux sables « pauvrement classés » soulignent une hétérogénéité plus grande et une répartition moins uniforme : sables fins clairs non réduits, de 30 à 50 % de calcaire (débris coquilliers), de 3 à 7 % de minéraux lourds et à pélites absents ou inférieurs à 5 %.

— La porosité est minimale à ces niveaux : 36 %; la rétention porale faible (d'après l'étude des courbes bilogarithmiques, PRENANT, 1960).

— La teneur en matière organique des sédiments est proche de celle des sédiments de fonds.

— L'oxygénation des eaux interstitielles est minimale à ces niveaux : 5 à 6,5 mm/l.

— La salinité en période d'étiage (exemple de la plage de Salé) est la suivante à basse mer : 30,5 (mortes-eaux) et 32 g/l (vives-eaux).

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le Tableau I h.-t. J'ai pris pour point de repère le peuplement des fonds de secteur marin et j'ai considéré sa distribution sur les plages de ce même secteur et dans les secteurs à influence marine et fluvio-marine.

D. Analyse écologique et faunistique.

Les fonds du secteur marin abritent un peuplement composite : l'unité indicatrice qui caractérise ces fonds comprend un groupe de trois espèces indépendantes; leurs variations d'abondance-fréquence dans le temps sont significatives de l'évolution du degré de turbulence : après de courtes périodes de forte agitation, le nombre d'individus de *Donax trunculus* est toujours plus élevé tandis que l'on observe un accroissement du nombre d'individus de *Donax vittatus* échoués sur les plages du secteur marin ou dans des aires proches (migration « tidale »).

Les espèces de l'unité indicatrice appartiennent à des groupements définis dans des conditions voisines d'un milieu marin. On peut citer en Méditerranée la biocénose des sables des bas niveaux (PICARD, 1965), en Atlantique la biocénose des sables des

bas niveaux des plages à Saint-Brieuc (L'HERROUX, 1968) et le groupe de surimposition de dérive près des îles d'Oléron (LAGARDÈRE, 1971-72). Ces groupements sont à leur limite marine d'extension dans l'estuaire.

Pour les autres espèces accompagnatrices de cette unité, leur répartition dans l'estuaire donne lieu à des remarques intéressantes sur leur écologie. On distingue :

— les espèces à répartition limitée au secteur marin ou dans des aires proches; *Nerenides cantabra* (abondance faible et sténohaline) et *Diogenes pugilator* (abondance élevée, euryhaline) entrent dans cette catégorie; la première est considérée comme caractéristique de diverses biocénoses, la seconde qualifiée de préférentielle dans la biocénose des sables fins qualifiés à hydrodynamisme modéré (PICARD, 1965) a été retrouvée en abondance dans les sables de bas de plage de Saint-Brieuc dans la zone de déferlement; ici, elle tolère un hydrodynamisme très fort et son abondance (espèce nécrophage) semble liée à celle des tests vides de mollusques;

— les espèces à répartition préférentielle du secteur marin, outre *Portumnus latipes* et *Idotea baltica tricuspidata* (vicariante de *basteri*) rangées parmi les caractéristiques de divers biocénoses des sables, citons : *Gastrosaccus spinifer*, *Urothoe grimaldii*, *Cumopsis fagei*, *Nephtys cirrosa* et *Nerine mesnili*, sabulicoles typiques abondantes sur les plages; elles semblent rechercher de préférence des sables propres en général (*Idotea baltica* est également abondante dans les cuvettes à Rhodophycées du platier);

— les espèces à répartition indifférente; parmi les espèces abondantes, citons *Pontocrates arenarius*, caractéristique des sables grossiers et fins graviers (PICARD, 1965); sa présence dans l'embouchure est significative du caractère mixte de l'hydrodynamisme; lorsque la salinité et le substrat ne sont pas limitants, l'espèce pénètre dans le chenal principal et présente quelquefois une forte abondance; signalons que *Glycera lapidum*, espèce liée à ce même groupement a une répartition limitée au secteur marin (espèce sténohaline); citons également *Owenia fusiformis*, espèce abondante mais à fréquence faible, concentrée dans le chenal principal; cette espèce est la seule du groupement des sables fins bien calibrés (PICARD, 1965) à présenter cette abondance dans ces aires soumises à une forte agitation;

— les espèces à répartition préférentielle dans les autres secteurs; on notera *Diopatra neapolitana*, *Idotea linearis*, *Nassa pygmaea*, *Macropipus barbarus* qui font partie du groupe des espèces caractéristiques des sables fins bien calibrés (PICARD, 1965); ces espèces se retrouvent dans le secteur à influence marine et au début du secteur fluvio-marin, coexistant avec d'autres espèces du même groupement (*Owenia fusiformis*, *Spisula subtruncata*) et supportent

envasement et dessalure; leur abondance peut être élevée : *Diopatra neapolitana* 12 à 41 individus pour 20 dm³ de sédiment, *Idotea linearis* 37 à 72 individus pour 20 dm³ (*Spisula subtruncata* 36 à 42 individus pour 20 dm³); on constatera ainsi que ce groupe d'espèces trouve des conditions très favorables dans des aires soumises à un hydrodynamisme du type alternatif (sédiments peu remaniés en l'absence de crues; conditions trophiques favorables dans la mince couche d'eau turbide sus-jacente ou sur le fond riche en débris divers); en revanche, ces espèces ne peuvent jamais se développer dans des aires soumises à un fort degré de turbulence, incompatible avec leurs possibilités : *Pontocrates altamarinus*, *Acteon tornatilis*, *Spiophanes bombyx*, espèces citées dans le même groupement biocénétique sont également présentes (régulières ou irrégulières), mais avec une abondance fréquence faible.

En outre, on recense un certain nombre d'espèces euryhalines qui sont également fréquentes et abondantes dans plusieurs micro-milieus : *Gammarus locusta*, *Corophium acherusicum*, *Sphaeroma hoestlandti*.

A ces espèces s'ajoute un stock d'espèces liées au substrat solide comprenant une épifaune sessile et vagile plus ou moins sporadique recueillie plus abondamment dans les cuvettes du platier ou sur tout support solide; sa présence semble être liée à celle de débris divers.

En définitive, la coexistence d'un groupe indicateur commun au milieu marin battu avec des stocks faunistiques d'affinités diverses traduit l'existence simultanée de conditions écologiques favorables (dans ces sables, il est probable que ces espèces soient distribuées selon un gradient dans l'épaisseur du sédiment). L'unité écologique ne constitue qu'un aspect appauvri d'un groupement faunistique marin caractérisant des sables soumis à une forte agitation.

E. Stabilité.

A l'exception des espèces franchement euryhalines mentionnées précédemment, les espèces des sables à *Donax-Eocuma* sont en général sténohalines ou peu euryhalines; le peuplement que j'ai cité en septembre 1966 a été retrouvé, à quelques exceptions près, dans des conditions hydrologiques et sédimentologiques légèrement différentes en février-mars 1967 : pourcentage de pélites 4 à 5 %, dessalure maximale 15-20 g/l durant 2 à 4 heures — salinité normale à haute mer voisine de 34 g/l (dans un estuaire, la durée de la dessalure est importante à considérer pour la survie des espèces). Les espèces absentes au cours de cette période étaient *Glycera lapidum*, *Dispio uncinata*, *Acteon tornatilis*, *Nerine folliosa*, *Siga-*

lion mathildae, *Magelonna papillicornis*, *Eurydice spinifera*, *Leptomysis gracilis*.

Après la crue de mi-janvier 1970, une série de dragages a été effectuée le 12 février puis le 4 mars (voir première partie, la répartition des isohalines au cours de cette période et les modifications de la granulométrie).

Sur 60 espèces recensées habituellement dans ces sables, 10 espèces ont été retrouvées quinze jours après une modification extrême des conditions : 7 espèces disparues probablement et réinstallées à nouveau, 3 espèces (peu abondantes) communes aux autres secteurs de l'estuaire et transportées passivement. Ce sont : *Diogenes pugilator*, *Gastrosaccus spinifer*, *Cumopsis goodsiri*, *Eocuma dollfusi*, *Mesopodopsis slabberi*, *Paramysis sp.*, *Gammarus locusta*, *Gammarus olivii*, *Melita palmata*, *Corophium orientale*.

Un mois plus tard, pour des conditions hydrologiques éloignées des conditions normales de ce secteur, 7 espèces nouvelles y ont migré : *Donax vittatus*, *Idotea linearis*, *Atylus swammerdami*, *Scolelepis ciliata*, *Cumopsis fagei*, *Sphaeroma hoestlandti*, *Zenobia prismatica*.

On constatera une grande majorité d'espèces vagiles (fuite possible) et d'espèces protégées ou pourvues de moyens morphologiques de protection : *Diogenes pugilator* vivant dans des coquilles de mollusques et jeunes *Donax vittatus* (« Nursery » retrouvées au début du plateau continental).

On peut conclure que :

— les sables à *Donax-Eocuma* se caractérisent par une forte instabilité de leur peuplement et par une constance dans le temps de leur aire de répartition. A quelques exceptions près ces espèces sont régulières; l'évolution des conditions écologiques dans un sens favorable, est suivie d'une migration d'espèces des zones proches de l'embouchure; ainsi, au cours de périodes d'étiages prolongés, un équilibre faunistique s'établit : en cinq années consécutives d'observations, j'ai noté, à quelques modifications de détails près, une régularité de ce peuplement;

— pour des modifications brutales des conditions écologiques, les sables à *Donax-Eocuma* se caractérisent par une extrême pauvreté du peuplement : les espèces saumâtres transportées passivement, peu nombreuses, à fréquence-abondance faible (mieux représentées au bas des plages) ne constituent pas un groupement de remplacement adapté simultanément à des conditions de faible salinité et d'hydrodynamisme de houle (en fait les espèces dites saumâtres, au sens large du terme, par leur qualificatif même, excluent toute notion d'adaptation au sens génétique à un hydrodynamisme de houle), ces espèces s'accomodent temporairement à ces conditions.

F. *Remarques sur la répartition verticale du peuplement des sables à « Donax-Eocuma ». Le peuplement des sables infralittoraux exondables.*

C'est surtout dans le secteur marin que les espèces recensées dans les sables à *Donax-Eocuma* se retrouvent régulièrement : 34 subsistent des 62 dénombrées dans ces sables; dans les plages du secteur à influence marine 27 espèces ont été recensées sporadiquement (voir tableau précédent : composition faunistique).

1°) Peuplement.

La granulométrie et l'hydrodynamisme (zone de déferlement) sont peu différents de ceux décrits pour les sables des fonds de l'embouchure, il s'en suit que l'émersion avec toutes les conséquences qui en résultent sur les facteurs abiotiques doit être la cause essentielle de l'appauvrissement du peuplement de ces sables exondables du même secteur, appauvrissement qualitatif et quantitatif (disparition de l'épifaune vagile retrouvée quelquefois dans les laines de marée, à l'exception des Cumacés et des Mysidacés). Il est probable que les remaniements fréquents du substrat et les modifications des pentes, associés à une hétérogénéité des sables, doivent contribuer également à la disparition et à l'instabilité des espèces.

Ainsi les sables infralittoraux exondables ne présentent pas un peuplement original par rapport à celui des sables de fonds, exception faite des espèces intertidales à répartition verticale assez large : *Haustorius arenarius*, *Eurydice pulchra* (permanentes), *Sphaeroma weilli* (régulière), *Ophelia radiata* (irrégulière); ces espèces intertidales ont sur les plages du secteur marin une répartition discontinue (fréquence faible) et une abondance maximale variable ne dépassant pas 4 à 6 individus au 0,25 m²; paradoxalement, les espèces recensées dans les fonds sont ici mieux représentées et plus abondantes que ces espèces intertidales comme le montre l'exemple ci-dessous : septembre 1966, plage de Salé :

Espèces	Abondance maximale	Abondance moyenne (6 prélèvements)
<i>Urothoe grimaldii</i>	30	10
<i>Nerine mesnili</i>	15	6
<i>Donax vittatus</i>	5	2
<i>Nephtys cirrosa</i>	5	1,5
<i>Pontocrates arenarius</i>	5	1,5
<i>Gastrossaccus spinifer</i>	4	1,5
<i>Donax trunculus</i>	4	1,5

2°) Stabilité.

Les mêmes observations et conclusions se retrouvent pour l'évolution du peuplement des sables infralittoraux exondables (aux bas niveaux, ces sables ont été modifiés par l'apport d'une phase péritique atteignant un taux de 16 %). En début d'une période de crue (11 janvier 1970) je n'ai recensé que cinq espèces : *Haustorius arenarius* (4), *Bathyporeia pilosa* (8), *Carinelle polymorpha* (1), *Nerine cirratulus* (6), *Eurydice affinis* (2), auxquelles se sont ajoutées (26 janvier 1970) 7 espèces : *Nereis versicolor* (4), *Cyathura carinata* (2), *Corophium orientale* (4), *Alkmaria romijni* (3), *Sphaeroma rugicauda* (15), *Sphaeroma hoestlandti* (1), ces dernières espèces disparaîtront rapidement.

Le changement de zonation d'espèces sabulicoles intertidales (*Bathyporeia pilosa*, *Eurydice pulchra*) et la localisation inhabituelle dans ces sables saturés d'espèces médiolittorales comme *Nerine cirratulus*, *Eurydice affinis*, inféodées strictement au facteur climatique humectation, illustre un exemple de fuite à une modification d'un facteur édaphique : la salinité.

Une telle localisation temporaire traduit :

- la *résultante d'influences* entre le facteur climatique et les facteurs édaphiques pour les espèces des étages superficiels;
- la *réaction individuelle des espèces* à des modifications défavorables du milieu (absence d'interprétation);
- l'*imprécision des limites d'étage* quant à la distribution verticale des organismes lorsque les facteurs édaphiques deviennent extrêmes.

I.B. UNITÉS INDICATRICES EURYHALINES ET SAUMÂTRES
 TYPIQUES, NON TOLÉRANTES À UN HYDRODYNAMISME
 DE HOULE : LES SABLES À *CARDIUM EDULE*. LES SABLES
 VASEUX ET VASES À *SCROBICULARIA PLANA*.
 LES SÉDIMENTS À *COROPHIUM ORIENTALE*. ÉTUDE DU
 PEUPELEMENT À *NEREIS DIVERSICOLOR*.

GÉNÉRALITÉS.

En arrière des aires du secteur marin et de celles du début du secteur à influence marine soumises encore à une turbulence d'intensité moindre et plus variable dans le temps, l'hydrodynamisme dû à la houle s'amortit rapidement; parallèlement, l'influence des courants devient prépondérante; cet hydrodynamisme de type alternatif est associé à des variations de salinité plus importantes et durables ainsi qu'à la présence de sédiments à fraction péritique élevée. Dans ces conditions, il s'ensuit une dominance dans ces aires de la faune euryhaline bien

adaptée, à laquelle s'ajoutera un certain nombre d'espèces communes du milieu marin et tolérantes à une certaine dessalure.

Les unités indicatrices qui seront décrites caractérisent des aires de granulométrie différentes; certaines ont une large tolérance à divers sédiments; en outre, ces unités présentent communément une tolérance à des conditions hydrologiques variables (à divers degrés) et à un hydrodynamisme alternatif.

Je décrirai ces unités monospécifiques dans la zone intertidale où elles se localisent essentiellement dans les aires nues du type slikke. Ces unités se retrouvent en effet dans le chenal principal (non exonnable) où elles se distribuent horizontalement suivant un ordre déterminé par la salinité. Toutefois, en raison de leur instabilité très marquée dans le chenal, je me suis limité à leur description dans la zone intertidale; je donne une liste de stations abritant ces unités et les espèces qui leur sont associées dans le chenal principal.

I.B.1. LES SABLES A *Cardium edule* *.

Je considère les aires où cette espèce constitue un peuplement dense et dans lesquelles la faune d'accompagnement est réduite.

A. Localisation (Fig. 1 B).

Les sables à *Cardium edule* occupent des aires de dimensions restreintes en raison de la répartition limitée du substrat où l'espèce trouve des conditions favorables sans concurrence interspécifique. Ces sables se localisent essentiellement dans le secteur à influence marine (plage des Oudaïas et des Barcassiers) quelques sables à *C. edule* ont été trouvés dans le secteur fluviomarain (à 11 km de l'embouchure rive gauche). L'extension maximale de ces aires a été observée sporadiquement durant la période 1966-67, favorable à un ensablement généralisé du secteur à influence marine.

Leur répartition verticale débute dans la zone intertidale dès le niveau de basse mer de vives eaux (+ 0,70 m) et culmine suivant les années et les stations à des niveaux différents; ainsi en 1966-67 cette limite supérieure était de + 2,10 à 2,30 m à la plage des Oudaïas (passage progressif à des sables à *Nerine cirratulus*) et + 1,8 - 2,10 m à la plage des Barcassiers.

Autres habitats de *C. edule* :

— dans la zone intertidale : l'espèce est recensée dans des biotopes à *Scrobicularia plana*, quelquefois en nombre élevé; dans le secteur à influence marine des individus ont été recueillis dans des sables vaseux à des niveaux hypsométriques + 2,6 à 2,7 m

* *Cardium edule* a été employé au lieu de *Cerastoderma edule* en raison des références nombreuses en biocoénotique.

(gîte caractérisé par une résurgence); dans le secteur fluviomarin les individus ont été surtout recueillis aux bas niveaux de la slikke à sédiments vaseux (présence également dans les chenaux secondaires); l'espèce est recensée également mais sporadiquement et en nombre faible dans des biotopes à *Nerine cirratulus*;

— dans le chenal principal l'espèce est très abondante (voir l'étude du peuplement de diverses stations du chenal), sur des sédiments divers.

On soulignera ainsi dans la distribution de cette espèce le rôle important joué par l'hydrodynamisme.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le Tableau V.

TABLEAU V
Conditions écologiques des aires à Cardium edule.

Granulométrie (voir fig. 2)	Sables fins dominants (78 à 98 %) compris entre 0,1 - 0,5 mm. Sables propres ou sables gris à phase péltique inférieure à 10 %. Médiane 0,13 à 0,33. Moyenne 0,12 à 0,30. Classement 0,6 à 1 (modérément bien classé à mal classé).
Carbonates	22 à 24 % (origine organique).
Porosité	27 à 34 % pour les sables propres et 25 % pour les sables gris.
Teneur en eau-air	Saturation totale ou imbibition de 22 à 24 % correspondant à un volume d'air nul ou de 12 à 14 %.
Hydrodynamisme	Ecoulement d'eau rapide favorise les aires à <i>C. edule</i> ; pour des courants de 0,3 à 0,6 m/s sur les plages : 60 à 70 individus par 0,25 m ² . Pour des courants de 0,8 m/s dans le chenal : 600 individus par 0,25 m ² . Sables de dépôt plat.
Salinité des eaux interstitielles	Espèces typiques des zones eu-polyhalines (MUUS, 1967). Évolution parallèle de la salinité des eaux interstitielles avec celle des eaux recouvrantes. Salinité minimale 10 g/l (immersion de brève durée : 1 heure), et 15-20 g/l (immersion de longue durée).
Oxygénation des eaux interstitielles	4 à 4,9 mg/l pour les sables propres (salinité 30 - 34,2 g/l ; température : 25 - 26°). 2,7 à 3,5 mg/l pour les sables gris (salinité 31,5 à 33 g/l ; température : 27 - 28°).

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le Tableau II h.-t. Je donne le recensement du peuplement des aires à *C. edule* localisées dans deux stations du secteur à influence marine; la première comprend des sables propres, blancs, à l'opposé de la seconde à sables gris.

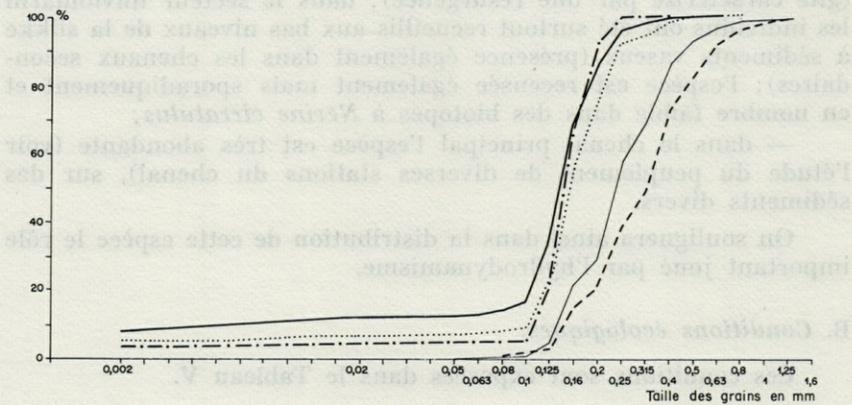


FIG. 2. — Courbes granulométriques des sédiments à *Cardium edule*.

D. Stabilité.

Les sables à *C. edule* se caractérisent par :

— une forte instabilité de leur répartition à l'opposé des autres unités; ces sables ont une extension et une présence très variable dans le temps; les territoires où ils se localisent subissent des modifications granulométriques et des remaniements constants au profit des sables vaseux et vases à *Scrobicularia plana*; la figure 3 montre une distribution simplifiée des sédiments de la plage des Oudaïas de 1964 à 1968 et parallèlement une évolution de la répartition des aires à *C. edule* : réduite en 1964, développée de 1965-67 particulièrement à partir de 1966, absente en 1968 (rappelons que des individus de cette espèce se recensent dans les aires caractérisées par *Scrobicularia plana*). Outre les modifications du substrat, la disparition des sables à *C. edule* peut être due à une dessalure extrême (période de crue) qui entraîne une décimation des populations et d'une manière générale une hécatombe d'espèces parmi les peuplements de l'estuaire; des salinités maximales de 15-20 g/l mais de brève durée dans des territoires peu éloignés de l'embouchure ne sont pas suffisantes pour contrebalancer l'effet d'une dessalure extrême et prolongée d'autant que l'espèce vit dans la strate superficielle. La turbidité doit également intervenir dans ces destructions; il est significatif que de nombreux individus « en léthargie » présentent un excès d'éléments fins sur leurs branchies. En 1968, après la crue de février, un lot de quelques individus était encore recueilli à la plage des Oudaïas; en 1970, après la crue de janvier, aucun individu n'était recensé; la réinstallation inhabituellement tardive avait eu lieu fin juillet; indépendamment du transport passif d'individus par les courants ou de migration active d'une station à une autre dans

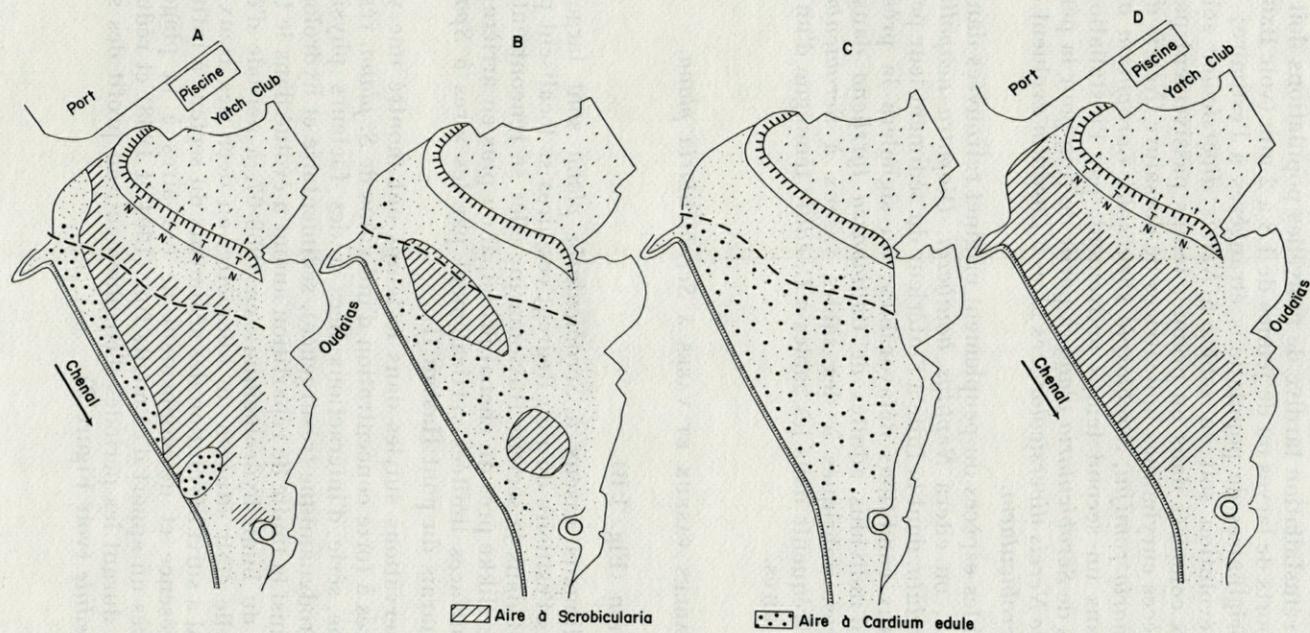


FIG. 3. — Evolution de la répartition des aires à *Cardium edule* et *Scrobicularia plana* à la plage des Oudaïas de 1964 à 1968.

l'estuaire, la réinstallation tardive de nouvelles populations doit être liée à des apports de larves ou de jeunes de 1,8 à 2 mm (voir BAGGERMAN, 1953) originaires de populations étrangères à l'estuaire;

— une évolution soit en sables à *Nereis diversicolor* soit en sables vaseux colonisés dans un premier temps passivement par un groupe d'espèces euryhalines indicatrices de dessalure (*Nereis diversicolor*, *Alkmaria romijni*, *Streblospio shrubsolii*, *Corophium orientale*) puis dans un second temps activement, par l'installation de jeunes larves de *Scrobicularia plana* (à partir de juin pour la période 1969-70) et de *Nereis diversicolor*; ces aires à *Cardium* évoluent ainsi en aires à *Scrobicularia*.

Parmi les espèces du peuplement originel retrouvées dans ces sables vaseux, on citera *Nephtys hombergi*, *Diopatra neapolitana*, *Glycera convoluta*, dont la fuite à l'intérieur du sédiment leur permet de résister aux conditions défavorables; on signalera la présence (mai 1970) d'individus adultes de *Callianassa tyrrhena* dans des sables propres, imbriqués à des sables vaseux à *Scrobicularia*: cette espèce fréquente dans les sables à *C. edule* témoigne d'un reliquat de ces aires.

I.B.2. LES SABLES VASEUX ET VASES A *Scrobicularia plana*.

A. Localisation (Fig. 1 B).

Les sédiments vaseux à *Scrobicularia plana* sont largement répartis dans l'estuaire du Bou Regreg; ces aires se localisent préférentiellement dans le secteur fluviomarin; elles se rencontrent tout au long de la slikke près du chenal principal ou plus en arrière dans les vastes surfaces limitées verticalement par les aires à *Spartina maritima* (marais du pont Hassan II).

Les observations suivies dans le temps ont montré une variabilité des aires à forte concentration d'individus de *S. plana*, résultat de toute une série d'interactions liées à des facteurs physiographique, hydrodynamique (résurgence), sédimentaire et hydrologique (salinité); ainsi la limite de répartition amont a évolué dans le temps en fonction du bilan hydrologique: en 1966-67, à période d'étiage prolongée, elle était située à un kilomètre, en deçà des Deux Iles; la limite aval a suivi l'évolution des sédiments du secteur à influence marine: présence et développement de ces aires à la plage des Oudaïas après un apport d'éléments fins (1964 et 1968) et réduction de ces aires durant les périodes d'ensablement, au profit des sables à *Cardium edule* (voir Figure 3).

Répartition hypsométrique (année 1970).

La répartition hypsométrique des aires à *S. plana* ne peut être exposée valablement sans réserves préalables; dans le chapitre Marée (voir première partie) j'ai longuement discuté des problèmes posés par les niveaux marégraphiques et les durées d'immersion-émersion, variables d'une station à l'autre de l'estuaire, à l'exception du niveau de pleine mer (en l'absence d'influence fluviale dominante).

La frange supérieure où culminent habituellement les aires à *Scrobicularia* oscille entre les cotes moyennes + 2,60 et 2,90 m; cette frange peut se déplacer vers le haut lorsque la configuration du terrain (géomorphologie-topographie), la présence de zones de résurgence... entretiennent de bonnes conditions hydrodynamiques superficielles ou interstitielles; cependant la limite supérieure verticale ne peut dépasser un certain niveau marégraphique au-delà duquel les conditions d'émersion ou les conséquences qui en résultent, sont limitantes.

La zone occupée par les biotopes à *Scrobicularia* présente une amplitude verticale supérieure à plus de la moitié de celle de la zone intertidale; cette amplitude est légèrement décroissante dans les stations éloignées de l'embouchure (1,12-1,83 m pour 1,75-2,35 m).

Autres habitats de *Scrobicularia plana*.

Outre son habitat préférentiel, *S. plana* a été recensée de manière sporadique et en nombre faible dans les sables propres dessalés fortement imbibés, associée à *Nereis diversicolor*, et dans les sables gris à *Cardium edule*.

Dans le chenal principal, l'espèce forme régulièrement des populations abondantes; dans cette zone où les conditions abiotiques sont très instables, on assiste à une véritable compétition interspécifique entre *Abra alba*, *Spisula subtruncata*, *Cardium edule* et *Scrobicularia plana*.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le Tableau VI.

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le Tableau III h-t. Je donne le recensement du peuplement des aires à *S. plana*, localisées dans le secteur à influence marine (deux stations) et dans le secteur fluviomarin (quatre stations).

TABLEAU VI
Conditions écologiques des aires à *Scrobicularia plana*.

Granulométrie (voir fig.4)	Sables vaseux et vases. Variations granulométriques des strates dans les sédiments avec alternance de lits de sables fins ou sables sous-jacents à la loge dans les cas de gîtes à résurgence.
Carbonates	1,6 % (vases) à 43,2 % (sables vaseux).
Teneur en eau	Variable avec la profondeur et dépendant de la texture du sédiment en moyenne 56 à 58 % au niveau de la loge jusqu'à 12,2 % en surface.
Matière organique	C % organique en surface : 0,45 (S.V.) et 0,94 (vases). N % organique en surface : 0,12 (S.V.) et 0,17 (vases). Pas de gradient dans la slikke dans le sens d'une augmentation depuis les bas jusqu'aux hauts niveaux mais diminution depuis les strates superficielles jusqu'aux strates profondes.
pH	A cinq centimètres de profondeur : 7,3 (S.V.) et 6,9 - 7 (vases). pH moins alcalin que celui des eaux recouvrantes.
Salinité des eaux interstitielles et d'imbibition	Espèce poly-mésohaline. Présence permanente pour des eaux d'imbibition de 9 - 10 g/l. Salinité minimale de 1-2 g/l pour une immersion de 6 heures environ. Gîtes à résurgence : salinité de la strate profonde inférieure à la salinité de la strate superficielle. Gîtes sans résurgence : salinité augmente avec la profondeur (mécanismes d'échange par densité entre l'eau recouvrante et l'eau d'imbibition).
Oxygénation	Difficulté d'obtenir l'eau des gîtes à <i>Scrobicularia</i> à l'opposé d'autres estuaires. Voir GUERIN, 1961. Teneur variable : 1 à 3 mmg/l pour les «suintements» et 0,5 - 7,5 mmg/l pour les eaux de résurgence (fonction de la qualité des suspensions).
Remarque : dans certaines aires de la slikke a priori favorable à l'installation de <i>S. plana</i> , comme en témoigne la présence de gîtes à proximité de ces aires, je n'ai pu observer cette espèce. L'étude granulométrique suivie d'une analyse minéralogique du sédiment (diagramme de diffraction aux rayons X) de ces aires comparées à celles de gîtes voisins peuplés de <i>Scrobicularia</i> montre une proportion plus forte de quartz et d'argile minéral, en surface et pour le premier centimètre. Cette différence est-elle suffisante pour influencer les larves de <i>S. plana</i> dans leur choix d'un substrat ? Dans d'autres cas c'était le pH franchement acide de 5,5 à 6, notamment dans des vases riches en débris végétaux en décomposition, qui semblait être responsable. Enfin, j'ai constaté la disparition ou la dégradation des aires à <i>S. plana</i> en fonction du facteur édaphique pollution : au Port à partir de la mi-slikke et dans le chenal secondaire drainant les eaux polysaprobies du Douar Doum (présence de population de <i>Capitella capitata</i> et de <i>Nereis diversicolor</i> comme seule endofaune).	

D. Stabilité.

Les aires à *S. plana* se caractérisent par :

— Une présence permanente dans l'estuaire; toutefois leur répartition subit dans le temps des modifications liées à celles de la granulométrie (extension des aires à *S. plana* dans le secteur à influence marine, au dépens des aires à *Cardium edule*), à celle de la salinité (extension maximale en période de faible dessalure). En période de forte dessalure, on note une disparition ou une réduction des aires à *S. plana* aux bas niveaux de la slikke; la durée de la dessalure en est la cause essentielle, associée dans certains cas à un apport massif de sables fins fluviaux thixotropiques (ces bas niveaux habituellement émergés demeurent dans la zone non exonnable en raison de l'augmentation de la décharge fluviale); ainsi en

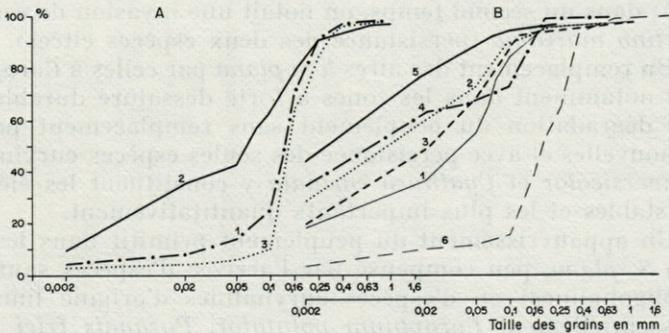


FIG. 4. — Courbe granulométrique des sédiments à *Scrobicularia plana*.

A : courbes granulométriques des différentes strates des sols à *Scrobicularia plana* présentant une résurgence (plage des Barcassiers), a : surface; b : loge; c : profondeur.

B : courbes granulométriques constituant l'enveloppe sédimentaire des sols à *Scrobicularia plana*. 1 : pont de Meknès, près du chenal; 2 : pont de Meknès, mi-slikke; 3 : pont de Meknès, slikke; 4 : Douar Doum, près du chenal; 5 : Douar Doum, fin de slikke; 6 : marais du pont Hassan II, près du chenal.

janvier 1970 les aires à *S. plana* étaient absentes aux niveaux inférieurs de la slikke (+ 1,1 à 1,5 m) située près du Pont de Meknès (voir dans la première partie les conditions marégraphiques dans le chapitre Marée et les conditions de salinité de cette station en période de forte dessalure, figure 9); toutes les stations en amont du Pont de Meknès présentaient une répartition identique des aires à *S. plana* (fin février début mars 1969 : même répartition); ces aires dépeuplées temporairement sont de nouveau colonisées par les générations issues de populations permanentes de l'estuaire. En 1969, fin février, les premiers individus sexuellement mûrs apparaissaient et à partir de mars, ils étaient abondants : les premières récoltes de scrobiculaires de taille $0,2 \times 0,15$ mm - $0,3 \times 0,2$ mm, étaient recensées en juillet; l'arrivée massive des larves et les récoltes abondantes de jeunes avaient eu lieu d'août à novembre; les derniers jeunes étaient observés fin décembre. En 1970, fin février, les individus sexuellement mûrs étaient nombreux à la station du Port; le recensement des jeunes débutait à partir de mai.

Si la dégradation des aires à *S. plana* reste temporaire, il existe dans certains cas une évolution irréversible à l'intérieur d'une série évolutive non climatique; la modification de la répartition verticale par l'exhaussement des plages en est un exemple; j'ai observé un tel processus près de l'ancienne passerelle (2,7 km) : à la suite d'une modification physiographique mineure, une installation en masse d'*Uca tangeri* a contribué à la surélévation de ces aires; corrélativement, on observait la disparition des scrobiculaires et un appauvrissement de la faune endogée associée (*Nereis diversicolor*, *Cyathura*

carinata); dans un second temps, on notait une invasion de ces aires par *Spartina maritima* (persistance des deux espèces citées).

— Un remplacement des aires à *S. plana* par celles à *Corophium orientale* notamment dans les zones à forte dessalure durable où a lieu une dégradation du peuplement sans remplacement par des espèces nouvelles et avec persistance des seules espèces euryhalines; *Nereis diversicolor* et *Cyathura carinata* y constituent les éléments les plus stables et les plus importants quantitativement.

— Un appauvrissement du peuplement primitif dans les aires stables à *S. plana*, peu compensé par l'arrivée d'espèces saumâtres (meso-holigohalines) ou d'espèces euryhalines d'origine limnique; citons essentiellement *Corophium volutator*, *Paranais frici* (endofaune), *Gammarus olivii*, *Sphaeroma panousei*, à large répartition en période d'étiage, ne se retrouvent que dans le secteur à influence marine : *Capitella capitata*, *Peloscolex gabriellae*, *Sphaeroma hostlandti*, *Hydrobia ulvae* (destruction des populations amont ou déplacement vers l'aval des aires de répartition); parmi les espèces permanentes dans l'estuaire et stables dans les aires à *S. plana*, mentionnons : *Tetrastemma coronatum* (Nemerte vivant à l'intérieur des Scrobiculaires), *Upogebbia littoralis* et *Panopeus africanus*, Décapodes Reptantia, enfouis dans leurs terriers, échappant ainsi aux conditions défavorables.

I.B.3. LES SÉDIMENTS FINS A *Corophium orientale*.

A. Localisation (Fig. 1 B).

Les sédiments fins à *Corophium orientale* sont largement répartis dans l'estuaire du Bou Regreg; ces aires se localisent dans le secteur à influence fluviale et en partie dans le secteur fluvial; en période de forte dessalure, cette répartition est modifiée : secteur à influence fluviale et secteur fluvio-marin en amont du marais du Douar Doum : le peuplement à *C. orientale* est présent dans les aires primitivement occupées par *Scrobicularia plana*; on observe même dans la slikke, à la limite horizontale de leurs aires de répartition, une imbrication de ces deux peuplements *Corophium orientale* se localisant aux bas niveaux. En période d'étiage, le passage entre les aires de ces peuplements est moins net : en général, sur un tronçon de longueur variable correspondant à la partie terminale du secteur fluvio-marin, les sédiments sont occupés par le groupe faunistique euryhalin à large répartition (*Nereis diversicolor*...) dans lequel *S. plana* et *C. orientale* sont absents.

L'extension verticale des sédiments fins à *C. orientale* débute dans la zone intertidale dès le niveau de basse mer (espèce abondante dans le chenal principal). Les aires référables aux sédiments à

C. orientale n'ont pas été nivelées de manière précise en raison de l'influence fluviale dominante dans les secteurs où ces aires sont localisées; les chiffres ci-dessous, correspondant au nivellement effectué en période d'étiage (année 1970), sont donnés à titre indicatif :

Deux Iles :

(14,5 km - pleine mer de mortes eaux 2,60 à 2,70 m).
Limite supérieure verticale : 2,80 à 2,95 m.

Après les Deux Iles :

(15,7 km - à la base d'une microfalaise à *Paragnathia formica*, rive gauche).
Limite supérieure verticale : 2,75 m à 2,90 m.

Avant le Pont d'Akrecht :

(16,9 km - pleine mer de mortes eaux 2,85 m - nivellement sur rive gauche).
Limite supérieure verticale : 3,05 à 3,10 m.

Autres habitats de C. orientale.

Outre les aires qu'il désigne, *C. orientale* colonise :

— dans la zone intertidale, divers micromilieus offrant à l'espèce un support permettant la construction de ses tubes : algues (*Polysiphonia*), tubes calcaires de *Mercierella enigmatica*; en période de dessalure extrême, quelques individus ont été recueillis jusqu'à l'embouchure, dans les sables des fonds et des plages (bas-niveaux); dans le secteur fluviomarin, un peu en aval des Deux-Iles, un peuplement de *Cyperus laevigatus*, à large répartition verticale, abrite régulièrement *C. orientale* (les individus vivent dans les premiers centimètres du substrat);

— dans le chenal principal, *C. orientale* a une répartition très voisine : secteur fluvial et à influence fluviale ou légèrement en aval de ce secteur; en période de forte dessalure, ces aires sont déplacées et s'étendent plus largement que sur les plages : en 1968, après la crue, elles s'étendaient jusqu'au Viaduc (marais du Douar Doum, au niveau des plages).

B. Conditions écologiques.

Elles sont exposées dans le Tableau VII.

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le Tableau IV h.-t. Je donne le recensement du peuplement des aires à *C. orientale*, localisées dans le

TABLEAU VII
Conditions écologiques des aires à Corophium orientale.

Granulométrie (voir fig.5)	Variée : sables fins à vases (95 % de pélites). Préférence pour un substrat meuble cohérent pour l'établissement de galeries : la texture du sédiment n'est pas un facteur important pour sa répartition.
Carbonates	4 % (sables fluviaux dominants, riches en silice).
Teneur en eau (strate superficielle et sous-jacente)	Rapport entre la teneur en eau brute (à basse mer) et la teneur en eau sous tassement libre 0,7 à 1 d'où une teneur élevée proche de la saturation ou même supérieure à la saturation : 110 à 130 % (proche de la limite de fluidité : cas d'écoulement de la strate superficielle à la moindre pression). Cette teneur en eau reste associée à des sédiments riches en pélites 65 à 95 %.
Matière organique (moyenne de la strate superficielle)	C % organique : 0,2 (sables) à 0,85 (vases). N % organique : 0,06 (sables) à 0,17 (vases). Pour une granulométrie voisine les sables à <i>C. orientale</i> (origine fluviale) ont une teneur en matière organique comparable à celle des sables à <i>Donax-Eocuma</i> ; en revanche, les vases fluviales à <i>Scrobicularia</i> présentent des teneurs et un rapport C/N supérieurs à ceux des vases à <i>C. orientale</i> .
Salinité	Espèces oligo-mésohalines. Salinité maximale de 18-20 g/l durant un temps bref. Rôle important de la salinité (et température) dans la distribution. Dans les sables gris : évolution de la salinité des eaux interstitielles comparable à celle des eaux recouvrantes. Dans les sédiments à différentes strates (sables en profondeur) : les eaux de résurgence ont une salinité inférieure à celle des eaux d'imbibition des strates sus-jacentes. Dans les vases : la salinité est contrôlée par des mécanismes d'échange de densité avec augmentation de la salinité des eaux d'inhibition dans les strates profondes.
Oxygénation	Très variable dépendant de la qualité des éléments en suspension des eaux. Minimum dans les vases thixotropiques : 1 à 2 mg/l.

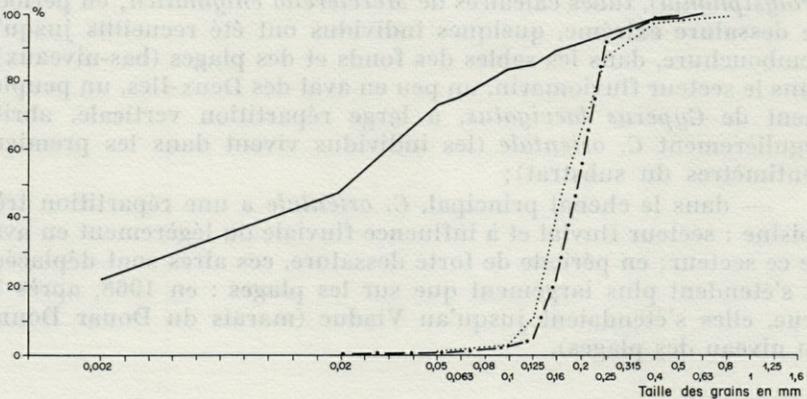


FIG. 5. — Courbes granulométriques des sédiments à *Corophium orientale*.

secteur à influence fluviale (deux stations) et dans le secteur fluvial (deux stations).

D. Stabilité.

Les aires à *C. orientale* se caractérisent par :

— une présence permanente dans l'estuaire; leur répartition

dans l'estuaire subit des fluctuations en relation avec celles de la salinité; en période de forte dessalure, ces aires se déplacent vers l'aval (secteur fluviomarine) où elles s'étendent aux dépens des aires à *Scrobicularia plana*; dans certaines stations (Douar Doum) on relève une imbrication de ces aires : celles de *C. orientale* se cantonnant dans les bas niveaux de la slikke (après une période de crue, de nombreux individus de *C. orientale* se retrouvent temporairement dans diverses zones inhabituelles; horizontalement, les zones situées plus en aval sont représentées par les sables des fonds et les bas niveaux des plages du secteur marin; verticalement, les plus hautes sont représentées par de petits étangs localisés dans des dépressions entourées de la végétation halophile.

Outre cette instabilité liée à des changements de salinité, on observe en période d'étiage la disparition de cette espèce dans des aires à facteurs abiotiques tolérables, *a priori*; je n'ai pu expliciter ces phénomènes (interaction température-salinité-arrivée de prédateurs... ?);

— un remplacement possible du peuplement à *C. orientale*, par un peuplement aux affinités limniques où domine *Unio rhomboidus* (lamellibranche), tout au moins dans les vases;

— un appauvrissement du peuplement primitif par l'élimination d'espèces saumâtres ne tolérant pas une durée excessive de dessalure : *Alkmaria romijni*, *Streblospio shrubsolii*, *Lumbricillus lineatus*, *Heterotanais oerstedii*, *Melita palmata*, *Leptocheirus pilosus*...

Parmi les espèces stables, citons entre autres *Cyathura carinata*, très abondante dans ces aires et *Chironomus salinarius* à abondance maximale dans les vases.

I.B.4. ANALYSE ÉCOLOGIQUE ET FAUNISTIQUE DES SABLES A *Cardium edule*. DES SABLES VASEUX ET VASES A *Scrobicularia plana*. DES SÉDIMENTS A *Corophium orientale*.

A. Conditions écologiques générales.

Les unités caractérisées par *C. edule*, *S. plana* et *C. orientale* présentent en commun une localisation intertidale, prolongation d'une répartition plus profonde s'étendant dans le chenal principal (voir étude du peuplement du chenal : paragraphe I.B.5.). Leurs unités culminent en général à différents niveaux atteints par les marées et en relation avec des situations topographiques favorables à un écoulement superficiel ou interstitiel. Cependant, leur position hypsométrique reste inférieure à la limite de la frange d'émersion à variation de fréquence faible et monotone (voir première partie,

chapitre marée). Cette localisation entraîne pour les sédiments une teneur d'eau élevée, fonction de la texture du sédiment (maximale pour la couche superficielle de vase thixotropique); cette localisation entraîne également une tolérance à des courants d'intensité assez élevée.

Leur répartition horizontale est sous l'influence prépondérante de la salinité et de la granulométrie. Dans la zone intertidale, l'unité à *C. edule* caractérise des sables propres ou gris (quantité de pélites inférieure à 10 %, situées essentiellement dans le secteur fluvio-marin à 11 km de l'embouchure); ce peuplement indique des conditions de salinité eu-polyhalines dominantes. L'unité à *S. plana* caractérise les sables vaseux et vases des secteurs à influence marine et fluvio-marins; ce peuplement indique des conditions de salinité eu-poly-mésahalines dominantes. L'unité à *C. orientale* à large tolérance granulométrique : sables, vases, habituellement localisée dans les derniers secteurs, caractérise des conditions de salinité oligo-mésahalines dominantes.

L'évolution de la salinité des eaux interstitielles ou d'imbibition des aires de ces trois peuplements est sous la dépendance de mécanismes d'échange entre les eaux recouvrantes et les eaux interstitielles. Toutefois, à l'exception des aires à *C. edule* où les échanges par perméabilité sont rapides, il est difficile de caractériser les aires de ces peuplements par un type spécifique de mécanisme d'échange : échanges par densité, résurgences d'eaux souterraines.

B. Peuplement.

Dans sa classification générale des peuplements benthiques infralittoraux, PÉRÈS (1967) souligne à propos du groupe des peuplements à *Macoma baltica*, communauté boréale présentant des faciès (signalée déjà dans des zones tropicales par THORSON, 1957) plus ou moins interférents en fonction d'interactions complexes entre le mode (qui retentit sur la granulométrie) et la dessalure; les traits essentiels de ces peuplements sont :

- éclectisme relatif vis-à-vis du substrat ;
- euryhalinité ou relative euryhalinité;
- absence de prédateurs (échinodermes);
- mode non agité;
- relative eurybathymétrie des espèces : peuplements typiquement infralittoraux, pouvant se trouver dans les horizons exondables correspondant, du point de vue strictement marégraphique, à l'étiage médiolittoral; cependant, l'imbibition du sédiment réalise encore des conditions compatibles pour des espèces infralittorales suffisamment tolérantes;
- biomasse relativement élevée : peuplement à Pélécy-podes dominants.

Ces conditions écologiques sont celles définies par les trois unités; on peut rapprocher et rapporter ces dernières à ce groupe de peuplements.

En outre, si l'on évalue l'indice d'affinité des peuplements en appliquant le coefficient de Sorensen $Q = 2c/(a + b)$ (a et b étant respectivement le nombre d'espèces recensées dans les aires des unités A et B, c étant le nombre d'espèces communes recensées dans les aires des unités A et B), on constate :

	<i>C. edule</i>	<i>S. plana</i>	<i>C. orientale</i>
<i>C. edule</i>		44,6	20,6
<i>S. plana</i>	44,4		41,4
<i>C. orientale</i>	20,6	41,4	

— une proportion relativement élevée (moitié environ) d'espèces communes appartenant respectivement aux aires à *Scrobicularia*, *Cardium* et *Scrobicularia*, *Corophium*;

— un faible pourcentage d'espèces communes entre les aires extrêmes à *Cardium edule* et *Corophium edule*.

Dans ce cas, faut-il considérer que ces trois unités monospécifiques appartiennent à un même groupe de peuplement et ont une valeur de faciès malgré des changements nets de la composition faunistique ? (on accordera au terme de faciès, un sens plus large que celui défini par PERES et PICARD, 1958-1964, puisqu'on rapporte à un même groupement des peuplements présentant des modifications nettes sur le plan qualitatif et quantitatif). Dans l'affirmative, ces trois unités indépendantes évoluent dans une même série climatique, les uns au dépend des autres, en fonction d'un facteur édaphique : substrat, salinité. Ces unités constituent un exemple typique de succession de faciès dont chacun caractérise un ensemble édaphique (à rapprocher de la notion d'éocline de VAN DER MAAREL et WESTHOFF, 1964 (cités par GLEMAREC, 1969). Le faciès à *S. plana* constitue alors un trait d'union entre le faciès euryhalin à *C. edule* et le faciès estuarien saumâtre typique à *C. orientale*.

Dans un autre cas, faut-il considérer que ces unités appartiennent à deux groupes de peuplement : groupe de peuplement euryhalin superficiel, présent dans les zones polyhalines et polymésahalines (faciès à *C. edule* et *S. plana*) et groupe de peuplement superficiel saumâtre typique présent dans les zones méso-oligo-halines ? Cette différenciation se justifierait par des affinités écologiques voisines entre ces unités (ayant valeur de faciès) qui, statistiquement, auraient une probabilité plus forte de se trouver réunies dans les aires proches de divers types de milieu saumâtre. Cette manière d'envisager ces peuplements serait en accord avec certaines

conceptions définissant une Communauté saumâtre typique parallèle à une Communauté euryhaline (MUUS, 1967).

I.B.5. REMARQUES SUR LA RÉPARTITION DES UNITÉS A *C. edule*, *S. plana* ET *C. orientale* DANS LE CHENAL PRINCIPAL. LE PEUPLEMENT DU CHENAL PRINCIPAL.

A. Répartition.

Les aires caractérisées par *C. edule*, *S. plana*, *C. orientale*, se succédant dans cet ordre dans le chenal principal, ont une localisation et extension variables; leur présence et abondance sont soumises à de fortes fluctuations, parallèlement à celles du peuplement du chenal principal. Cette instabilité de la composition qualitative et quantitative, variable d'une année à l'autre, est liée au recrutement annuel des larves, à la possibilité de fixation et à leur développement post-larvaire (année à *Spisula*, année à *Corbula*, année à *Abra*, année à *Mactra*); si les facteurs abiotiques jouent un rôle essentiel (nature du substrat pour *Scrobicularia*, par exemple), l'intervention de facteurs biotiques surtout compétitifs doit également intervenir; un exemple de cette compétition a déjà été donné dans l'étude des sables vaseux et vases à *S. plana* (autres habitats de *S. plana*); ainsi durant les années dites « humides », l'élimination massive des espèces entraîne une disponibilité de la surface libre dont les espèces permanentes endogées sont les premières à disposer, comme *S. plana* à l'opposé des espèces régulières, comme *C. edule*, *Abra alba*, *Spisula subtruncata*... les populations sont observées à partir du Pont Hassan II (2,2 km); cette extension des gîtes semble liée à l'absence de concurrence interspécifique, les larves de *S. plana* se fixant de juin à juillet (année 1970, durant laquelle le cycle biologique a débuté dès mars-avril). Durant les années sèches, périodes de relative stabilité pour la faune régulière, la reproduction de ces espèces s'effectue dans l'estuaire (l'activité reproductrice de *C. edule* ne semble pas en retard par rapport à celle de *S. plana*); il en résulte une abondance et une répartition nettement différentes (aire à *C. edule* s'étendant jusqu'au Douar Doum, avec une abondance maximale de 1 200 à 1 500 individus par m²; aire à *S. plana* refoulée en amont de cette station, individus en nombre faible recensés en aval). Je signale que, dans l'estuaire, l'intervention de prédateurs dans cette répartition est réduite ou indirecte (voir étude de MASSÉ, 1971-72) : l'absence des Echinodermes prédateurs est peu suppléée par d'autres prédateurs dont les mieux représentés ici sont *Nassa pygmea* et *Glycera convoluta*.

Dans cette étude succincte, je donne le Tableau V h.-t. (A et B) de répartition du peuplement recensé dans les aires à *C. edule*, *S. plana*, *C. orientale*, le premier en fin de période d'été (septem-

TABLEAU VIII

A : conditions écologiques de quelques stations du chenal principal (9/1966); B : conditions écologiques de quelques stations du chenal principal (12/1966).

Stations Conditions	Barcassiers		Club Nautique		Pt. Meknes		Après Douar Doum	à 11 km	à 12 km	à 16 km	à 18,5 km	à 20 km
	1	2	1	2	1	2						
Salinité g/l mini-maxi	23 à 34,5		--		21,5 à 34,5		15,1 à 29	--	6,2 à 23,9	--	0,9 à 7	0,6 à 2,9
Substrat	SV		SV Vs		V V		V	V	Vs	S	SgV	V
- type	11,2		19,2 67		93 92		94	85	34	0,2	27	65
- % pélites			Ind.		Ind.							
- dureté												
- richesse en débris dans 20 dm ³ (litres)	1,7		2		1						1,5	1
Vitesse des courants en eaux vives en m/s			0,5 à 0,3		0,4 à 0,25		0,5 à 0,4	--	0,35 à 0,3	--	0,25	--
Profondeur	7 m		5 m 6 m milieu R.D.		8,5 m 11 m		7,5 m	6 m	5 m	4 m	7 m	5 m

B. Conditions écologiques de quelques stations du chenal principal (12/1969).

Stations Conditions	Oudaïas	Yatch club	Port	Barcassiers	Club Nautique
Salinité g/l mini-maxi.	14,7 à 34,6	--	--	--	10,2 à 32,9
Substrat-type	Sables vaseux	Sables vaseux	Vases	Vases	Vases
- % pélites	18	20,5	40,4	63,5	67,5
- dureté	--	--	indurée	molle	molle
- richesse en débris dans 20 dm ³ (litres)	1,2	1	1,5	2	2

Abréviations :

- S : sables
- Sg : sables grossiers
- SV : sables vaseux
- V : vases
- Vs : vases sableuses
- Ind. : indurée
- R.D. : rive droite
- mini : minimal
- maxi : maximal

bre 1966) durant laquelle ces aires sont bien délimitées, le second correspond au peuplement des aires caractérisées par *C. edule*, bien définies ou en voie de dégradation (décembre 1969). Les espèces recensées dans ces aires ont été regroupées en fonction de leur répartition dans l'estuaire.

Je donne, pour les deux périodes, les conditions écologiques principales (Tableau VIII, A et B).

B. Peuplement des aires à *C. edule*, *S. plana* et *C. orientale*.

Le peuplement de ces aires, localisé dans le chenal principal, suggère les remarques suivantes :

— la répartition horizontale dépend surtout de la tolérance à la salinité; les espèces sabulicoles tolérantes et plus rarement les espèces sabulicoles communes au milieu marin ont une tolérance plus large à la granulométrie (voir première partie, chapitre circulation des eaux et chapitre sédiments);

— les espèces non liées à un hydrodynamisme multidirectionnel sont présentes et dominantes :

Parmi les espèces communes des fonds marins, celles caractéristiques de groupements différenciés sous des conditions hydrodynamiques de faible intensité, du type alternatif (texture sédimentaire reflétant cet hydrodynamisme) sont bien représentées; ces espèces supportent dessalure et envasement dans l'estuaire; c'est le cas d'espèces de sables fins bien calibrés (PICARD, 1965), de sables fins des bas des plages (L'HERROUX, 1968), de sables infralittoraux à *Venus gallina* (BOUCHET, 1962)... : *Diopatra neapolitana*, *Nassa pygmaea*, *Idotea linearis*, *Macropipus barbarus*, *Pectinaria koreni*, *Spisula subtruncata*, auxquelles on peut ajouter : *Solen marginatus* (plus abondants dans la zone intertidale), *Dosinia lupinus*, *Crangon crangon*, *Lanice conchylega*, *Solea solea*; on recense également la présence en nombre variable d'espèces vasicoles telles *Melinna palmata*, *Ampharete grubei*, *Sternaspis scutata*, *Corbula gibba*, *Abra alba* (fonds meubles instables); ces espèces sont communes aux peuplements d'estuaire (voir travaux de SPOONER et MOORE, 1940; HOLME, 1949); d'après CABIOCH, 1968, elles participent au peuplement d'estuaire à *Macoma baltica*; certaines espèces vasicoles recherchent de préférence des sédiments indurés, comme *Barnea candida* qui pénètre profondément dans l'estuaire (recensée à 12 km de l'embouchure en 1970).

Parmi les espèces saumâtres, on notera la rareté des espèces peu tolérantes aux forts courants : *Hydrobia ulvae*, *Nereis diversicolor* à large répartition intertidale, à l'opposé des espèces fort tolérantes, plus nombreuses et à abondance élevée; *Alkmaria romijni*, *Streblospio shrubsolii*, *Cyathura carinata*; les Décapodes *Palaemon longirostris* et *Palaemonetes varians* (plus abondante dans les chenaux secondaires) caractérisent également cette zone dessalée et

« abritée ».

— l'abondance de l'épifaune vagile semble liée à celle de débris divers et plus exceptionnellement à une relation prédateur-proie : cas de *Nassa pygmea* prédatrice de *C. edule*;

— une biomasse et une abondance numérique élevée en suspensivores et détritivores; les premiers trouvent des conditions trophiques favorables, tandis que les seconds seront aussi abondants dans la zone intertidale.

C. Stabilité.

Dans le chenal principal, l'évolution des conditions écologiques, notamment de la granulométrie et de la salinité, sont très variables. S'il est possible d'affirmer, schématiquement, une évolution sédimentaire orientée vers un engorgement dominant puis une imbrication de sédiments variés avec, pour point de départ des sédiments sableux, il est en revanche difficile de prévoir la distribution des sédiments de manière précise. Les courants règlent essentiellement cette sédimentation; toutefois, en période de forte décharge fluviale, leur intensité varie, permettant de charrier des sédiments dont la localisation définitive ne sera plus en rapport avec une intensité normale.

En outre, la présence d'espèces est liée, dans ce chenal, à des facteurs non limitants; notamment les espèces vasicoles peu euryhalines doivent trouver un sédiment dans un secteur à salinité peu limitante : secteur à influence marine et début du secteur fluvio-marin; l'instabilité sédimentaire dans ces secteurs entraînera une fluctuation dans la présence de ces espèces vasicoles. Le facteur salinité, notamment l'intensité et la durée de la dessalure, reste cependant le facteur essentiel dans la disparition des espèces; la turbidité intervient accessoirement.

Un mois après une crue dans l'estuaire, j'ai trouvé les espèces suivantes :

	Plage Oudaïas	Barcassiers	Club Nautique	Pont Meknès	a 11 km
<i>Scolecopsis ciliata</i>	5				
<i>Alkmaria romijni</i>	2				
<i>Cyathura carinata</i>	2	7	10	10	21
<i>Streblospio shrubsolii</i>	30				
<i>Idotea linearis</i>	10				
<i>Gammarus olivii</i>	1				
<i>Capitella capitata</i>	16	2			
<i>Nereis diversicolor</i>	16	2	2	2	
<i>Crangon crangon</i>	1				
<i>Corophium orientale</i>	1	3	1	3	85

I.B.6. LE PEUPEMENT DE *Nereis diversicolor*.

Dans l'estuaire du Bou Regreg *N. diversicolor* présente une vaste répartition verticale et horizontale. Cette espèce est très abondante; cependant, les aires où elle constitue un peuplement dense à faune d'accompagnement réduite sont de faibles dimensions, mal délimitées et résultent de conditions édaphiques variées. Ainsi en est-il de :

— sédiments à granulométrie variée, répartis dans des aires fortement polluées des niveaux supérieurs (3,05-3,25 m) de la slikke du port (position infralittorale ?), en enclave dans la slikke (sédiments mêlés de détritux végétaux en décomposition) ou ceux du chenal secondaire du Douar Doum recevant les eaux réductrices de la décharge publique (position infra et médiolittorale);

— sables dessalés à localisation instable; l'abondance de *N. diversicolor* est élevée aux niveaux où la nappe interstitielle n'est pas trop profonde (5 à 30 cm);

— vases molles nues en forme de taches localisées ça et là dans la slikke (topographie en pente faible et régulière - chenaux secondaires exondables); ces taches s'étendent sur une partie plus ou moins large de la slikke suivant la position des aires à *Scrobicularia plana*, toujours présentes dans ces chenaux, et de celle des aires à *Uca tangeri* (position infra ou médiolittorale); dans des chenaux secondaires étroits (position médiolittorale) à des niveaux élevés, *N. diversicolor* constitue le seul élément de l'endofaune (présence de *Palaemonetes varians* et d'*Hydrobia ulvae*, durant le flot).

En outre, cette espèce permanente de l'estuaire, euryplastique vis-à-vis des facteurs édaphiques : substrat, salinité, température, est favorisée par un cycle biologique continu. Il en résulte que cette espèce pionnière s'installera dans les substrats dépeuplés, temporairement ou non, et abritant habituellement des peuplements indicateurs infralittoraux (*Cardium edule*, *Scrobicularia plana*) ou médiolittoraux (*Nerine cirratulus*).

Compte tenu de ces remarques, *Nereis diversicolor* a été étudié en tant que peuplement. J'exposerai ici les caractéristiques de ce peuplement.

A. Répartition.

Sa répartition horizontale, en l'absence de crue, débute à la plage des Oudaïas et s'étend à 20-21 km (il existe un ensemble restreint d'espèces à large répartition horizontale dont *N. diversicolor* constitue un des éléments : *Alkmaria romijni*, *Streblospio shrubsolii*, *Melita palmata*, *Leptocheirus pilosus*, *Cyathura carinata*, *Sphaeroma rugicauda*).

C'est surtout dans le secteur fluviomarín que *N. diversicolor* présente une abondance maximale : pour 1/16 m², on dénombre 1 097 individus au Port et 347 individus au Douar Doum (à cette station, *N. diversicolor* est recensé dans les aires à *Scrobicularia plana*).

Sa répartition verticale se situe essentiellement dans la zone intertidale; dans le chenal principal, l'espèce est présente mais peu abondante : maximum de 50 individus (jeunes en majorité) récoltés dans 20 dm³ de vase; une telle répartition est l'indice d'une recherche de zones abritées, constituées ici par les plages (il existe un ensemble restreint d'espèces à large répartition intertidale dont *N. diversicolor* constitue un des éléments : *Carcinus maenas*, *Uca tangeri*, *Hydrobia ulvae*).

Répartition hypsométrique (année 1970).

Sa distribution suggère que :

— l'habitat préférentiel est représenté par des sédiments fortement humectés et ce, quel que soit le rythme marégraphique; cet habitat peut être perturbé si des conditions thermiques dépassent un seuil limite, provoquant directement ou indirectement la destruction de populations (cas des populations de cuvettes et dépressions localisées à des niveaux proches des aires à *Salicornia perennis*);

— *N. diversicolor* constitue un des rares éléments de l'endofaune, avec *Uca tangeri*, occupant des niveaux élevés où le substrat est humide; cette position est liée à la physiologie de l'espèce associée à son éthologie (espèce vagile pouvant s'enfoncer dans les sédiments).

Ces conclusions rejoignent celles d'AMANIEU (1967) qui travaillait sur les faunes des plages abritées d'Arcachon.

B. Conditions écologiques.

1° Conditions édaphiques physiques.

a) Granulométrie.

Dans l'estuaire du Bou Regreg, les abondantes populations de *N. diversicolor* localisées dans des biotopes variés (aires à *Scrobicularia plana*, en particulier) montrent une large tolérance à la granulométrie avec une abondance maximale pour les vases ou les sédiments fins comportant une fraction pélitique; cette fraction peut représenter moins de 1 % du sédiment; exemples : de sables fluviaux déposés après une crue comportant 0,1 % de pélite, 91 % d'éléments inférieurs à 0,25 mm et colonisés par une population relativement abondante (41 individus au 1/16 m²), dans des sables proches de l'embouchure à 0,2 % de pélite, et moins de 91 % d'éléments inférieurs à 0,5 mm, l'abondance était inférieure à 10 indi-

vidus au 1/16 de m². Au Port, les sédiments du peuplement de *N. diversicolor* (maximum de 1 097 individus au 1/16 m²), comportaient une fraction pélitique de 54 %, tandis que ceux du chenal secondaire présentaient une fraction de 78 %.

b) Teneur en eau. Répartition verticale.

Je n'insiste pas sur les valeurs des teneurs en eau des sédiments présentant des populations abondantes; dans la couche superficielle saturée de sédiments, il est fréquent d'observer l'espèce se déplaçant en surface. Les teneurs en eau associées aux températures interviennent dans la localisation superficielle : 0,5 cm dans les zones soumises à des immersions de longue durée; en revanche, la variabilité de la limite profonde verticale, en fonction des conditions climatologiques n'a pas été mise en évidence; MUUS, 1967, a en effet montré dans les estuaires danois, soumis au gel hivernal, une localisation plus profonde en hiver : 40-60 cm, qu'en été : 35 cm, les jeunes individus se localisant de préférence en surface, tandis que les individus de grande taille étaient les seuls recensés dans les strates profondes. Dans l'estuaire du Bou Regreg, seule cette répartition verticale en fonction des tailles a été observée.

2° Conditions édaphiques chimiques.

a) Salinité.

Espèce à large euryhalinité, tolérant des salinités inférieures à 0,5 g/l; la limite supérieure mesurée est de 42 g/l dans des mares résiduelles. Dans les stations situées près de l'embouchure, en période d'étiage, des salinités continues de 34,8 à 31 g/l, n'entraînent pas de disparition de l'espèce; dans les estuaires danois, MUUS, 1967, n'a signalé la présence de l'espèce que dans les localités mésohalines (élément caractéristique de la Communauté abritée, mésohaline estuarienne) et son remplacement par *Nereis virens* dans les localités eupolyhalines (élément caractéristique de la Communauté moins abritée, polyhaline à *Macoma baltica*).

b) Matière organique.

Espèce omnivore (HARLEY, 1950), elle pullule dans les sédiments du Port dont les teneurs en azote organique sont élevées (maximum de 2 à 1,7 % pour le carbone organique et de 0,22 % pour l'azote organique - abondance bactérienne dans cette station).

RÉSUMÉ

Ce travail traite de la bionomie et de l'écologie des peuplements du substrat meuble de l'estuaire du Bou Regreg, estuaire atlantique du littoral marocain, situé entre Rabat et Salé.

Les peuplements ont été étudiés à partir d'une méthode basée sur une conception autoécologique qui utilise la notion d'espèce indicatrice (critères écologique, bionomique et de fréquence-abondance) pour différencier le peuplement en unités écologiques et bionomiques.

Ainsi dans cet article l'étude des unités infralittorales a été abordée : d'une part les sables à « *Donax-Eocuma* » groupe indicateur commun au milieu marin, d'autre part, les sables à *Cardium edule*, les sables vaseux et vases à *Scrobicularia plana*, les sédiments à *Corophium orientale*, unités mono-spécifiques euryhalines et saumâtres typiques non tolérantes à un hydrodynamisme de mode battu.

A ces trois unités s'ajoute le cas particulier du peuplement de *Nereis diversicolor*.

Pour chaque unité, la localisation, les conditions écologiques, la composition des espèces recensées dans l'espace et dans le temps ainsi que la stabilité du biotope et de la faune accompagnatrice ont été suivies et analysées.

En outre une interprétation synécologique a été donnée à partir d'une analyse des conditions écologiques et de la faune accompagnatrice de chaque unité.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit behandelt die Bionomie und die Oekologie der Fauna im Weichboden des Estuars von Bou Regreg an der marokkanischen Atlantik-Küste zwischen Rabat und Salé.

Die Bestände wurden nach autökologischen Gesichtspunkten unter Verwendung des Begriffs der « Indikator-Art » untersucht (ökologische, bionomische und numerische Kriterien) mit dem Ziel, die Bestände nach ökologischen und bionomischen Einheiten zu differenzieren.

Im vorliegenden Artikel werden die Einheiten des Infralittorals untersucht : einerseits die Sande mit *Donax* und *Eocuma*, einer im marinen Milieu verbreiteten Indikatorgruppe, andererseits die Sande mit *Cardium edule*, die Schlammsande und Schlamm mit *Scrobicularia plana*, die Sedimente mit *Corophium orientale*, monospezifische Einheiten, die für den euryhalinen und brackigen Bereich typisch sind und starker Wasserbewegung gegenüber sehr empfindlich reagieren.

Zu diesen drei Einheiten gesellt sich der Sonderfall des Bestandes von *Nereis diversicolor*.

Für jede Einheit wurden Standort, ökologische Faktoren, Artenzusammensetzung in Raum und Zeit, sowie die Stabilität des Biotops und der Begleitfauna registriert und analysiert.

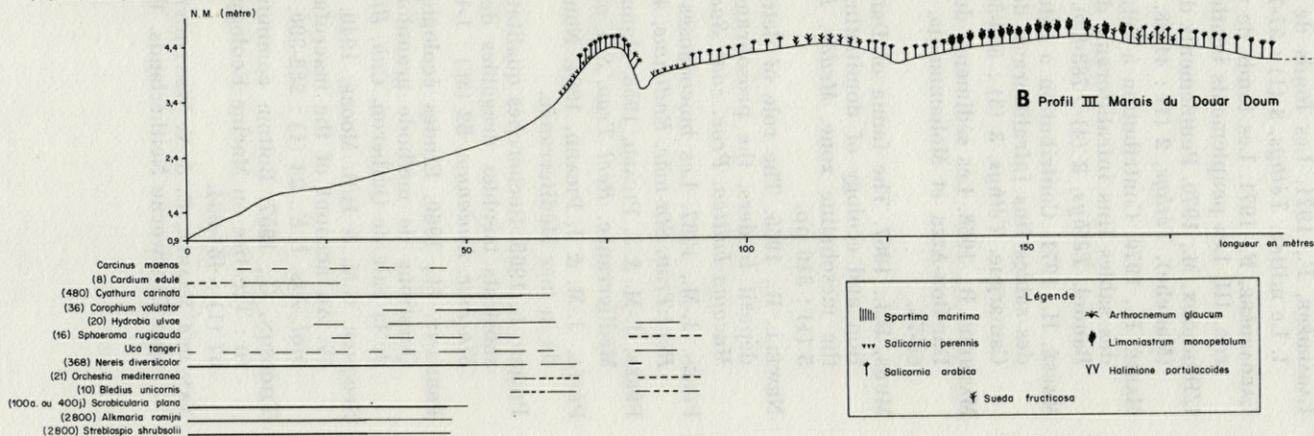
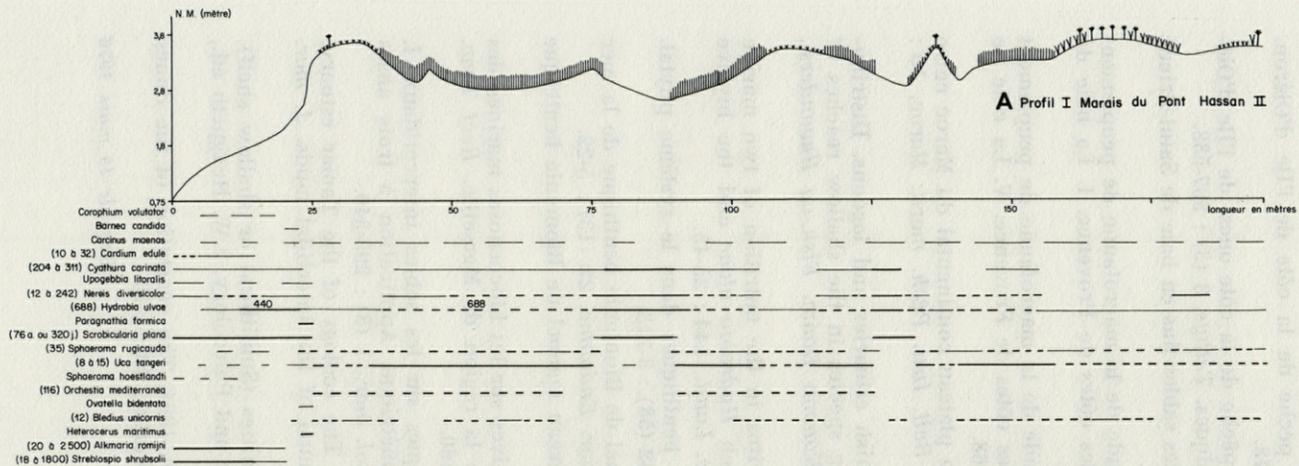
Im weiteren wird die Analyse der ökologischen Bedingungen und der Begleitfauna in jeder Einheit zu einer synökologischen Interpretation verarbeitet.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M., 1967. Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées et des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. *Thèse Doct. Fac. Sci., Bordeaux*, 270 p.
- AMOUREUX, L., 1966. Etude bionomique et écologique de quelques Annélides Polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. *Archs Zool. exp. gén.*, **107** (1) : 220 p.
- BAGGERMAN, B., 1953. Spatfall and transport of *Cardium edule* L. *Archs neerl. Zool.*, **10** (3) : 315-342.
- BOUCHET, J.M., 1962. Etude bionomique d'une fraction de chenal du Bassin d'Arcachon (chenal du Courbey). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **1252** : 16 p.
- BOURCART, J., 1955. Recherches sur le plateau continental de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **6** (4) : 435-524.
- CABIOCH, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. mar.*, **9** (5) : 493-720.
- ELKAIM, B., 1963. Présence au Maroc de *Talorchestia spinifera*. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc*, **43** : 169-192.
- ELKAIM, B., 1972. Contribution à l'étude écologique d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc*, **52** : 131-339.
- FOLK, R.L. & W.C. WARD, 1957. Brazos River bar, a study in the significance of grain size parameters. *J. Sedim. Petrol.*, **27** : 3-26.
- GERMANEAU, J., 1968. Etude de la sédimentation dans l'estuaire de la Seine. I. Origine, déplacement et dépôt des sables. *Trav. Cent. Rech. Etud. océanogr.*, **8** (1, 2) : 7-63.
- GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse Doct. Fac. Sci. Brest*, 167 p.
- GUÉRIN, M., 1961. Etude des biotopes à *Scrobicularia plana* da Costa. *Cah. Biol. mar.*, **2** : 417-436.
- HARLEY, M.B., 1950. Occurrence of a filter-feeding mechanism in the polychaete *Nereis versicolor*. *Nature Lond.*, **165** : 734-735.
- HOLME, A., 1949. The fauna and sand banks near the mouth of the Exe estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **28** : 189-237.
- HUGUES, R.N., D.L. PEER & K.N. MANN, 1972. Use of multivariate analysis to identify functional components of benthos in St Margaret's bay, Nova Scotia. *Limnol. Oceanogr.*, **17** (1) : 111-121.

- LAGARDÈRE, F., 1971. Les fonds de pêche de la côte de l'Île d'Oléron. I. Le milieu. *Téthys*, 3 (1) : 57-78.
- LARGARDÈRE, F., 1971. Les fonds de pêche de la côte ouest de l'Île d'Oléron. III. Les peuplements benthiques. *Téthys*, 3 (3) : 507-538.
- L'HERROUX, M., 1970. Peuplements des sables fins en baie de Saint-Brieuc (Manche). *Téthys*, 2 (1) : 41-88.
- MASSÉ, H., 1970. Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplement des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. I. La baie de Bandol. *Téthys*, 2 (4) : 783-820.
- MASSÉ, H., 1971. Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplement des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. V. La côte de Camargue. *Téthys*, 3 (3) : 539-568.
- MATHIEU, R., 1968. Les sédiments du plateau continental du Maroc entre Dar-Bou-Azza et Mohammedia. *Bull. Inst. Pêch. marit. Maroc*, 16 : 65-76.
- MUUS, B.J., 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddr. Kommn Danm. Fisk.-og Havunders.*, 5 (1) : 316 pp.
- NEWELL, R., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma baltica*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 144 : 25-45.
- PÉRÈS, J.-M., 1967. Les biocoenoses benthiques dans le système phytal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 42 (58) : 3-113.
- PÉRÈS, J.-M. & J. PICARD, 1958. Manuel de Bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 22 (13) : 5-22.
- PÉRÈS, J.-M. & J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de Bionomie benthique de la mer Méditerranée.
- PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 52 (36) : 1-160.
- PRENANT, M., 1960. Etudes écologiques sur les sables intercotidaux. I. Questions de méthode granulométrique. Application à trois anses de la baie de Quiberon. *Cah. Biol. mar.*, 1 (3) : 295-340.
- SPOONER, G.M. & H.B. MOORE, 1940. The ecology of the Tamar estuary. IV. An account of the macrofauna of the intertidal muds. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 24 (1) : 283-300.
- THORSON, G., 1957. Bottom communities (Sublittoral or shallow shelf). In : *Treatise on Marine Ecology and Paleocology*. J.W. Hedgpeth éd., 67 (1) : 461-534.
- VAN DER MAAREL, E. & V. WESTHOFF, 1964. The vegetation of the dunes near Oostworne Netherlands. *Wentia*, 12 : 1-16.

Reçu le 15 mars 1976



Légende

- | | | | |
|-----|---------------------|----|-------------------------|
| | Spartina maritima | ✱ | Arthrocnemum glaucum |
| vvv | Salicornia perennis | ♣ | Limnolobos monoptalium |
| † | Salicornia arabica | VV | Halimione portulacoides |
| ‡ | Suaeda frutescens | | |

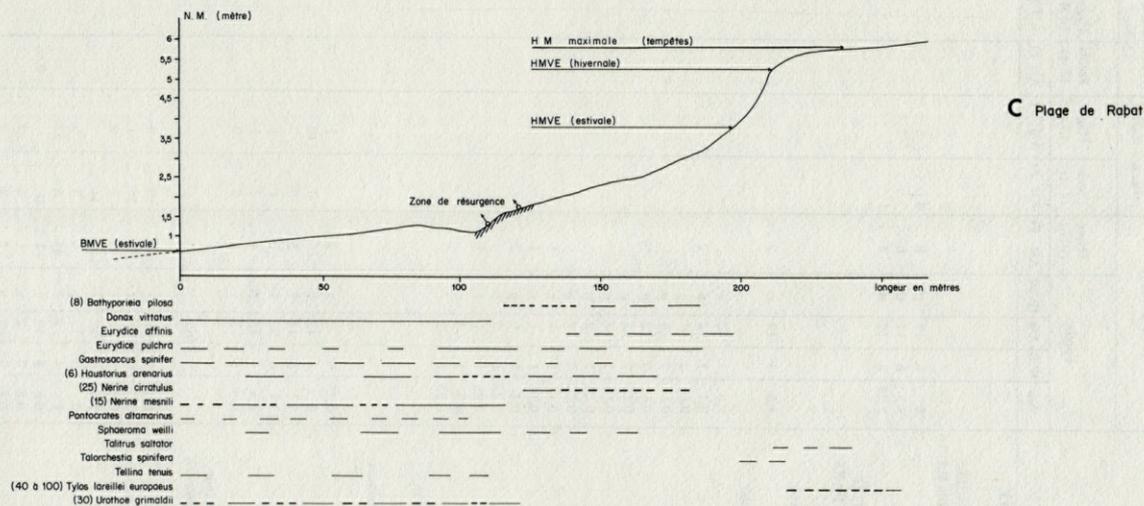


Fig. 1. — Répartition verticale des principales espèces du substrat meuble. A : profil du marais Hassan II (2,2 km de l'embouchure); B : profil du marais du Douar Doum (7,5 km de l'embouchure); C : profil à la plage de Rabat (dans l'embouchure).

— --- abondance particulière; ——— répartition continue; ---- répartition discontinue.
Les chiffres indiqués entre parenthèses correspondent aux maximales d'individus trouvés sur une surface de 0,25 m² ou dans un volume de 16 dm³ (soit 0,25 m × 0,25 m × 0,25 m).

	Secteur marin		Secteur à influence marine			Début Secteur Fluviomarin - Vahuc			Stabilité dans l'estuaire						
	Fonds	Plages (HIE)	Fonds (4 st)	Plages (4 st)	Fonds (2 st)	Plages (3 st)									
Répartition préférentielle dans les autres secteurs	Am	PP/8	AM	PP/32	AM	Ft	AM	Ft	AM	Ft	AM	Ft	AM	Ft	R
+ Répartition limitée au secteur à influence marine															
<i>Tellina tenuis</i>	0,25	2	1	r	2	6	..								R
+ Répartition dans le secteur à influence marine et dans le secteur fluviomarin															
<i>Diopatra neopolitana</i>	0,30	1	2	r	2	41	..	12	..	31	..	4	..	P	
<i>Glycera comanilla</i>	0,1	1	1	r	1	12	..	3	..	6	..	5	..	P	
<i>Macropodopus barbatus</i>	0,25	1	2	r	2	10	..			100	..			R	
<i>Nassa pygmaea</i>	0,25	1	2	r	2	15	..			16	..			R	
<i>Nassa reticulata</i>	0,25	1	2	r	2	72	..			16	..			R	
<i>Idotea linearis</i>	1,5	3	8	p	8	5	..			6	..	7	..	R	
<i>Neomysis sp.</i>	0,9	1	3	p	3	17	..			17	..	2	..	R	
<i>Cragon crangon</i>	0,4	2	2	p	2	1	..			11	..			R	
<i>Zenobis prismatica</i>	0,6	2	3	p	3	74	..							R	
<i>Solva vulgaris</i>	0,10	1	1	r											
Epifaune sessile															
<i>Boercherbankia gracilis</i>	x			p		x	..			x	..			R	
<i>Podocoryne carnea</i>	x			c		x	..			5	..			R	
<i>Beania nitrohalis</i>	x			p		x	..			3	..			R	
Epifaune vagile peu liée aux sédiments															
<i>Palaeomon serratus</i>	1,1	1	9	p	9	x	..			x	..			R	
<i>Nassa incrassata</i>	0,25	1	2	p	2	6	..			5	..			R	
<i>Natica vitellata</i>	0,5	1	3	c	3	3	..			3	..			R	
<i>Dezaminia spinosa</i>	0,5	2	4	c	4	1	..							R	
<i>Gribba cassidornis</i>				3	p									R	
<i>Corophium acutum</i>	0,5	1	4	p	4									R	
<i>Alydus falcatus</i>				2	p									R	
<i>Alydus guttatus</i>				2	p									R	
<i>Rissoia parvus</i>				10	r									R	
<i>Apherenus mediterranea</i>				5	r									R	
<i>Thorulus cranchi</i>				4	r									R	
<i>Cymodoce truncata</i>				4	r									R	
<i>Acanthoeryx humilis</i>	0,1	1	2	r	2									R	
<i>Microdeutopus chelidifer</i>	0,1	1	2	r	2									R	
<i>Prinia denticulata</i>	0,1	1	1	r	1									R	
<i>Cerithiopsis tuberculata</i>	0,1	1	1	r	1									R	
<i>Acheus cranchi</i>	0,25	1	2	r	2									R	
<i>Scyllera arcus</i>				2	r									R	
<i>Calathia strigosa</i>	0,5	1	1	r	1									R	
- AUTRES ESPECES															
<i>Anguilla anguilla</i>	0,5	1	2		2	2	..			3	..				
<i>Marroniamurus chevreaui</i>				1	2										
<i>Polydora henrici</i>	0,1	1	1		1										
Nombre d'espèces						81		33		45		24		15	7

Abreviations : AM — abondance maximale
: Am — abondance moyenne
: IP — indice de présence
: IPt — indice de présence dans le temps
: Ft — fréquence dans le temps
x — espèce recensée sans indication d'abondance
HIE — horizon infralittoral émergé
st — station

Indications : — L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus recensés :
— sur les fonds, dans un volume de 32 prélevements : 32 prélevements
— sur les fonds, dans un volume de 60 dm³ ou une surface de 1/16 m² (soit 1/2 x 1/2 x 1/4)
Secteur marin : fonds — 32 prélevements
Secteur à influence marine : fonds — 18 plages — 58
Secteur fluviomarin : fonds — 13 plages — 62
— Un exemple a été donné pour l'abondance moyenne des espèces durant Septembre 1966:
— Les espèces irrégulières ne figurant pas dans ces dragages ont été ajoutées avec une abondance moyenne — approximative.
— Les noms d'espèces n'ont pas été soulignés pour plus de clarté dans le tableau.

TABLEAU II h.-t.

Composition du peuplement des aires à *Cardium edule* (août-septembre 1966, avril-octobre 1967).

	Secteur à influence marine										Stabilité dans l'estuaire	
	Sables blancs					Sables pris						
	épi	A	M	endo	IPt/10	épi	A	M	endo	IPt/20		
Coelentérés												
<i>Calliactis parasitica</i>						1				p		I
<i>Diadumene cinota</i>									3	p		R
Némertes												
<i>Carinella polymorpha</i>									2	c		R
<i>Cerebratulus marginatus</i>									1	r		R
<i>Lineus sanguineus</i>				2	c				1	p		R
Polychètes												
<i>Alkmaria romijni</i>									6	p		P
<i>Audouinia tentaculata</i>				2	r				2	r		R
<i>Capitella capitata</i>				16	f				384	tf		P
<i>Diopatra neapolitana</i>				6	p				40	tf		P
<i>Eteone longa</i>									2	r		R
<i>Glycera alba</i> ?				1	r							R
<i>Glycera convoluta</i>				2	p				4	f		P
<i>Lanice conchylega</i>				2	p				7	c		R
<i>Lumbriconereis impatiens</i>				1	r				1	c		R
<i>Mageloma papillicornis</i>				3	r				3	c		R
<i>Nephtys hombergi</i>				2	p				3	tf		P
<i>Nephtys cirrosa</i>				3	p				2	r		R
<i>Nereis diversicolor</i>				1j	r				6	p		P
<i>Polydora hoplura</i>				7	p				4	p		P
<i>Sigalion mathildae</i>				1	r							R
<i>Scolelepis ciliata</i>				7	p				2	r		R
<i>Streblospio shrubsolii</i>				2	p				2	p		P

Crustacés	!	:	!	:	!	:	!	:
- Amphipodes	!	:	!	:	!	:	!	:
<i>Bathyporeia pilosa</i>	!	2	:	P	!	:	!	P
<i>Haustorius arenarius</i>	!	2	:	P	!	:	!	P
<i>Melita palmata</i>	!	:	:	!	:	x	:	c
<i>Cyathura carinata</i>	!	:	:	!	:	3	:	p
<i>Sphaeroma hoestlandti</i>	!	4	4	:	P	!	3	p
<i>Sphaeroma weilli</i>	!	2	:	P	!	:	:	R
- Mysidacés	!	:	:	!	:	:	:	!
<i>Neomysis sp.</i>	!	2	:	r	!	l	:	r
- Décapodes	!	:	:	!	:	:	:	!
<i>Carcinus maenas</i>	!	4	:	f	!	x	4	f
<i>Callinassa tyrrhena</i>	!	4	:	f	!	:	4	f
Mollusques	!	:	:	!	:	:	:	!
- Lamellibranches	!	:	:	!	:	:	:	!
<i>Cardium edule</i>	!	30 à 120	:	tf	!	60 à 270	:	tf
<i>Corbula gibba</i>	!	:	:	!	:	1	:	r
<i>Donax vittatus</i>	!	1	:	r	!	:	:	!
<i>Dosinia lupinus</i>	!	:	:	!	:	2	:	r
<i>Solen marginatus</i>	!	6	5	:	f	!	4	f
<i>Scrobicularia plana</i>	!	3	:	P	!	10 à 15	:	tf
<i>Tapes decussatus</i>	!	:	:	!	:	1	:	r
<i>Tellina tenuis</i>	!	4	5	:	c	!	3	p
- Gastéropodes	!	:	:	!	:	:	:	!
<i>Haminea tamarana</i>	!	:	:	!	:	5	:	p
<i>Hydrobia ulvae</i>	!	:	:	!	10 à 250	:	:	f
Nombre total d'espèces		28				35		

Abréviations : AM : Abondance maximale - IPT : Indice de présence dans le temps
 x : espèce recensée sans indication d'abondance - épi : épifaune - endo : endofaune

Indications : La composition du peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvé sur une surface de 0,25 m² ou dans un volume de 60 dm³ (soit 0,5m x 0,5m x 0,25m).

TABLEAU III h-t.

Composition du peuplement des aires à *Scrobicularia plana*
(septembre à fin novembre 1966; avril à octobre 1967; septembre 1968).

	Secteur à influence marine			Secteur fluviomarin												Stabilité dans l'estuaire				
	Oudaias Barcassiers			Marais du Pont Hassan II et Port			Marais du Pont de Meknès			Marais du Douar Doum			Station à 11 km de l'embouchure							
	épi	AM	endo	épi	AM	endo	IPt/20	épi	AM	endo	IPt/20	épi	AM	endo	IPt/20		épi	AM	endo	IPt/10
COELENTERES																				
<i>Diadumene cincta</i>			12	p																
NEMERTES																				
<i>Carinella polymorpha</i> ?		1	p			1	r													R
<i>Cerebratulus marginatus</i> ?		2	c			2	p			1	p									P
<i>Lineus longissimus</i>						1	r													P
<i>Tetrasemma coronatum</i>			x	c			x	f		x	f			x	f					P
ANNELIDES																				
- Polychètes																				
<i>Alkmaria romijni</i>						12 à 2 400	f		3 600	f		2 800	tf		1 900	tf				P
<i>Audouinia tentaculata</i>		1	p			2	r		2 j	r										R
<i>Capitella capitata</i>		218	f	c		20 à 2 500	c		340	p										P
<i>Diopatra neapolitana</i>		12	f			4	p													P
<i>Glycera convoluta</i>		3	c			5	p													P
<i>Lanice conchylega</i>		2	p																	R
<i>Nephtys hombergi</i>		5	f			3	p													P
<i>Nereis diversicolor</i>		6	c			12 à 1 520	tf		380	tf		368	tf		360	tf				P
<i>Polydora ciliata</i>		18	p			68	c		30	c										R ?
<i>Polydora antennata</i>		4	p			24	p													R ?
<i>Polydora ligerica</i>						36	c		28	p										P
<i>Streblospio shrubsolii</i>		10	p			12 à 1 800	tf		3 600	f		2 800	tf		1 900	tf				P
- Oligochètes																				
<i>Lumbricillus lineatus</i>							x	r		x	r		x	r						P
<i>Monopylephorus irroratus</i>									16	p		4	r							P
<i>Paranais littoralis</i>							x	p		x	p		x	p		x	p			P
<i>Peloscolex gabriellae</i> ?							x	p		140	p		160	c		20	p			P
CRUSTACES																				
- Copépodes																				
<i>Paranychocamptus manus</i>	x				x				x			x			x					P ?
<i>Popella gurnei</i>									x											P
- Ostracodes																				
<i>Cyprideis littoralis</i>									x			x								P ?
<i>Loxococoncha gauthieri</i>									x			x								P ?
- Amphipodes																				
<i>Corophium volutator</i>			15 à 10	p			8	p		4	r		4	r						P
<i>Leptocheirus pilosus</i>					x					x		x			x					P
<i>Melita palmata</i>										x		x			x					P
- Isopodes																				
<i>Cyathura carinata</i>			2	p		204 à 511			320	tf		480	tf		240	tf				P
<i>Eurydice pulchra</i>	1			r																P
<i>Idotea viridis</i>																				P
<i>Sphaeroma hoestlandti</i>	2			p	5			p	18		p	8		p	4		p			P ?
<i>Sphaeroma rugicauda</i>					x				x		r	x			x					P ?

TABLEAU IV h-t.

Composition du peuplement à *Corophium orientale* (septembre-fin novembre 1966; avril-octobre 1967; septembre 1968).

	Secteur à influence marine						Secteur fluvial						Stabilité	
	Station à 16 km après les Deux-Iles			Station 16 à 18 km avant le Pont Akrech			Station 18 à 20 km lieu dit "La Réserve"			Station 20 à 22 km à 2 km en aval du confluent				dans
	épi	A M endo	: :IPt/10	épi	A M endo	: :IPt/10	épi	A M endo	: :IPt/10	épi	A M endo	: :IPt/5		
Annélides	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	
- Polychètes	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	
<i>Alkmaria romijni</i>		1200	f		80	f							P	
<i>Nereis diversicolor</i>		104	f		84	f		40	f		24	f	P	
<i>Streblospio shrubsolii</i>		1200	f										P	
- Oligochètes														
<i>Lumbricillus lineatus</i>	x		p	x		p	x		p				P	
<i>Paranais friet</i>							x		p	x		p	P	
Crustacés														
- Copépodes														
<i>Paranycoampus nanus</i>	x		p	x									P	
<i>Popella gurnei</i>	x		f	x									P	
- Ostracodes														
<i>Cypridopsis (j)</i>				x			x						R?	
<i>Cytherois (j)</i>				x			x						R?	
<i>Ilyocypris (j)</i>				x			x						R?	
<i>Loxocochoa gauthieri</i>														

- Amphipodes	!			!			!		!			!			!			!			!			!		
<i>Corophium orientale</i>	!	560	: tf	:	1200	:	tf	!	800	:	tf	:	800	:	tf	!										
<i>Leptocheirus pilosus</i>	!	x	:	f	:	x	:	f	:	f	:	x	:	f	:	x	:	f	:	x	:	f	:	x	:	f
<i>Gammarus olivii</i>	!	!	:	:	:	x	:	f	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
<i>Melita palmata</i>	!	x	:	c	:	x	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
- Isopodes	!																									
<i>Cyathura carinata</i>	!	140	:	tf	:	120	:	tf	!	60	:	tf	:	40	:	tf	!									
<i>Sphaeroma pancouseti</i>	!	x	:	f	:	x	:	f	!	x	:	f	:	x	:	f	!									
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	!	x	:	r	:	x	:	r	!	x	:	r	:	x	:	r	!									
- Tanaidacés	!																									
<i>Heteromais oerstedii</i>	!	x	:	p	:	x	:	p	!	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
- Décapodes	!																									
<i>Atyaephyra desmaresti</i>	!	!	:	:	:	:	:	:	!	x	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
<i>Carcinus maenas</i>	!	x	:	p	:	x	:	p	!	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
<i>Palaemon longirostris</i>	!	x	:	p	:	x	:	p	!	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
<i>Palaemonetes varians</i>	!	x	:	p	:	x	:	p	!	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
Mollusques	!																									
- Gastéropodes	!																									
<i>Melanopsis bedei</i>	!	10	:	c	:	100	:	tf	!	120	:	tf	!	120	:	tf	!									
<i>Physa acuta</i>	!	!	:	:	:	2	:	r	!	2	:	r	!	2	:	r	!									
<i>Rissoa labiosa</i>	!	5	:	r	:	:	:	p	!	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
<i>Unio rhomboïdes</i>	!	!	:	:	:	:	:	:	!	:	:	:	:	2	:	p	!									
Insectes (larves)	!																									
<i>Chironomus salinarius</i>	!	8	:	p	:	8	:	p	!	10	:	p	:	6	:	p	!									
Nombre total d'espèces		19				22				16				12												

Abréviations : AN - abondance maximale
 IPT - indice de présence dans le temps
 x - espèce recensée sans indication d'abondance
 épi - épifaune
 endo - endofaune

Indications : - La composition du peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.
 - L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvé sur une surface de 1/16 m² ou dans un volume de 16 dm³ (soit 0,25 m x 0,25 m x 0,25 m).

TABLEAU V h.-t.
A) Composition et répartition du peuplement du chenal (9/1966).

	Aires à <i>Cardium edule</i>					Aires à <i>Scrobicularia plana</i>	Aires à <i>Corophium orientale</i>		Stabilité dans l'estuaire	
	Barcassiers	Club Nautique		Pont de Meknès		Station à 11 km	Station à 12 km	Station à 16/17 km entre les Deux Îles et Pont d'Akrech		Station à 20 km
		1	2	1	2					
ESPECES RECENSEES DANS LE SECTEUR MARIN :										
- Répartition indifférente										
<i>Glycera alba</i>	1								R	
<i>Owenia fusiformis</i>	4	2	5						R	
<i>Eteone longa</i>	2								R	
<i>Lumbriconereis impatiens</i>	2				I				R	
<i>Atylus swammerdami</i>	5								R	
<i>Gammarus locusta</i>	4								P	
<i>Corophium acherusicum</i>		55			x				P	
<i>Spondylosoma cantharus</i>										
- Répartition préférentielle dans d'autres secteurs										
<i>Diopatra neapolitana</i>	5	15 (41)	20	6	9	I			P	
<i>Glycera consoluta</i>		3	5	6	1				P	
<i>Nassa pygmaea</i>	5	31	16						R	
<i>Nassa reticulata</i>	12	2							R	
<i>Idotea linearis</i>	8	13							R	
<i>Zenobia prismatica</i>	5	4							R	
<i>Crangon crangon</i>		7		6	17	6			R	
<i>Neomysis sp.</i>	2			x	x	x	x	I	R	
<i>Macropipus barbarus</i>	6	5							R	
<i>Carcinus maenas</i>	1		2					2	P	
<i>Sphaeroma hoestlandti</i>	4	2							P	
ESPECES ABSENTES DU SECTEUR MARIN :										
- Limite de répartition dans le secteur fluviomarin										
<i>Cardium edule</i>	380	220	130	290	155	180 (0)	13	1 j	R	
<i>Scrobicularia plana</i>		4		36	7	43	60	102 (97 j)	P	
<i>Spisula subtruncata</i>	3	42 (7)	8						R	
<i>Nephtys hombergi</i>		16	30	7	2				R	
<i>Abra alba</i>	2	8 (45)	11						P	
<i>Corbula gibba</i>		5 (28)	8						P	
<i>Lanice conchylega</i>		10	12	2					R	
<i>Pectinaria koreni</i>	2	4	5	2	1				R	
<i>Polydora ciliata</i>	4	6 (16)	3	85	12	12	5		R	
<i>Capitella capitata</i>		18	31	250		60			R	
<i>Hydrobia ulvae</i>				15		2			P	
<i>Stenaspis scutata</i>		2							P	
<i>Stenohalix boa</i>		1	1						R	
<i>Barnea candida</i>		2 j			7				R	
<i>Melina palmata</i>		2	3						R	
<i>Tapes decussatus</i>				1					R	
<i>Dosinia lupinus</i>	1	1							R	

<i>Philine aperta</i>	1	1										R
<i>Ringicula auriculatus ?</i>												R
<i>Ampharete grubei</i>		1										R
<i>Solea vulgaris</i>	x											R
<i>Palaemon squilla</i>	x	x	x	x								R
<i>Magil auratus</i>			x	x	x							R
<i>Solen marginatus</i>		2										R
<i>Callinectes parasitica</i>		4										R
<i>Morone labrax</i>				x	x							R
<i>Gobius niger</i>												R
- Limite de répartition ou répartition en amont du secteur fluviomarin												
<i>Corophium orientale</i>								250	120		95	
<i>Alkmaria romijni</i>		4 (800)	4	1800	1600	1800	220	20	5		15	P
<i>Streblospio shrubsolii</i>		20 (890)	44	1500	1400	1600	180	20				P
<i>Cyathura carinata</i>		2 (71)	11	51	35	48	34	85	6		30	P
<i>Nereis diversicolor</i>				3					1	2	4	P
<i>Chironomus salinarius</i>											15	P ?
<i>Lumbricillus lineatus</i>											25	P
<i>Palaemon longirostris</i>	x	x	x	x	x	x	x					P
<i>Palaemonetes varians</i>				x		x	x					P
<i>Melita palmata</i>		x	x	x	x			x				P
<i>Leptocheirus pilosus</i>		x	x	x	x			x				P
<i>Gammarus olivii</i>									x		x	P
- Limite de répartition en dehors des limites de l'estuaire												
<i>Melanopsis bedei</i>									17		30	P
<i>Unio rhomboideus</i>											2	P
<i>Athyephyra desmareti</i>								x	x		x	P
<i>Anguilla anguilla</i>												P
ESPECES EN TRANSIT												
<i>Alosa alosa</i>	x	x	x	x	x	x	x					R
<i>Catostylus tagi</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	R
ESPECES DIVERSES INFEODEES AU SUBSTRAT DUROU ASSIMILE												
<i>Bowerbankia gracilis</i>	x	x	x	x								
<i>Clytia gracilis</i>	x	x	x	x								
<i>Obelia dichotoma</i>	x	x	x	x								
<i>Balanus perforatus</i>	x	x										
<i>Pomatoceros triquetter</i>	x	x										
<i>Natica vittata</i>	3	3										
<i>Macropodia rostrata</i>	5	1										
<i>Maia squinado</i>	2											
<i>Amphipholis squamata</i>	1											
ESPECES DIVERSES												
<i>Rissoa sp.</i>					x		x					
<i>Uloa stiposa</i>	x											
Nombre total d'espèces	37	46	19	27	25	19	13	15	9	10	11	

Indications :

- On se référera au tableau pour les conditions écologiques de ces stations du chenal principal durant Septembre 1966
- Pour chaque espèce, la valeur donnée dans le tableau correspond à son abondance maximale (x = espèce recensée sans valeur d'abondance)
- Les noms d'espèces n'ont pas été soulignés pour plus de clarté dans le tableau.

B) Composition et répartition du peuplement du chenal principal (19/12/1969).

	Aires à <i>Cardium edule</i>			Aires non caractérisées	
	Oudaïas Sables vaseux	Yacht Club Sables vaseux	Port Vase compacte	Barcassiers Vase molle	Club nautique Vase molle
ESPECES RECENSEES DANS LE SECTEUR MARIN					
- Répartition préférentielle dans le secteur marin :					
<i>Cumopsis fagei</i>	2				
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	1				1j
- Répartition indifférente					
<i>Owenia fusiformis</i>		2			
<i>Atylus swammerdami</i>	100	65	12		
<i>Eteone longa</i>			2	2	
<i>Cumopsis goodsiri</i>	2				
<i>Idotea baltica tricuspidata</i>	1	5	3		
<i>Gammarus locusta</i>	23	33	16		2
<i>Corophium acherusicum</i>	3	8	12		
- Répartition préférentielle dans d'autres secteurs					
<i>Diopatra neapolitana</i>		18	11	10	10
<i>Glycera convoluta</i>	12	6	1	5	2
<i>Nassa pugnea</i>		3	1	14	1
<i>Idotea linearis</i>	56	72	37	1	1j
<i>Zenobia prismatica</i>	30	74	21		1j
<i>Crangon crangon</i>		3		2	
<i>Neomysis sp.</i>			x		
<i>Sphaeroma hoestlandti</i>	7	12	11	6	

ESPECES ABSENTES DU SECTEUR MARIN	:	:	:	:	:	:
- Limite de répartition dans le secteur fluviomarin	:	:	:	:	:	:
<i>Cardium edule</i>	: 32	42	68	77	0	3
<i>Sarobicularia plana</i>	:	:	2j	34j	5j	12j
<i>Nephtys hombergi</i>	:	2	3	:	1	4
<i>Abra alba</i>	:	:	:	:	2	:
<i>Corbula gibba</i>	:	:	:	:	2	:
<i>Spisula subtruncata</i>	: 10	2	16	:	11	2
<i>Capitella capitata</i>	:	:	35	41	45	20
<i>Barnea candida</i>	:	:	:	5	:	:
<i>Tapes decussatus</i>	:	:	:	2	:	:
<i>Dosinia lupinus</i>	: 1	:	2	:	:	2
<i>Mugil auratus</i>	:	:	:	x	x	x
<i>Solen marginatus</i>	:	:	4	:	:	:
<i>Polydora ciliata</i>	:	:	8	:	:	:
<i>Venus gallina</i>	: 2	:	:	:	:	:
- Limite de répartition en amont du secteur fluviomarin	:	:	:	:	:	:
<i>Alkmaria romijni</i>	: 450	:	:	450	600	600
<i>Streblecio shrubsolii</i>	: 110	240	:	310	600	600
<i>Cyathura carinata</i>	: 3	:	5	36	14	18
<i>Nereis diversicolor</i>	:	5j	5j	30j	7	8j
<i>Palaemon longirostris</i>	:	x	x	x	:	x
<i>Palaemonetes varians</i>	:	:	:	:	:	x
<i>Melita palmata</i>	: 9	15	17	7	:	6
<i>Leptocheirus pilosus</i>	:	:	x	x	:	x
ESPECES DIVERSES	:	:	:	:	:	:
<i>Natica vittata</i>	: 3	1	2	:	:	:
<i>Clytia gracilis</i>	:	:	x	:	:	:
<i>Bowerbankia gracilis</i>	:	:	x	:	x	x
<i>Obelia dichotoma</i>	:	:	x	x	x	x
<i>Pachygrapsus transversus</i>	: 6	1	:	:	:	:
	:	:	:	:	:	:
Nombre total d'espèces	21	21	29	19	20	24

Indications : - on se référera au tableau 16 pour les conditions écologiques de ces stations durant Décembre 1969.

- Pour chaque espèce, la valeur donnée dans le tableau correspond à son abondance maximale (x : espèce recensée sans valeur d'abondance).

**NOTICE EXPLICATIVE
DE LA CARTE SÉDIMENTOLOGIQUE
DE SAN FELIU DE GUIXOLS**

par G. SERRA-RAVENTOS * et H. GOT **

** *Centre de Recherches de Sédimentologie Marine de Perpignan*

* *Laboratoire de Stratigraphie, Université de Barcelone*

ABSTRACT

The Catalonian continental shelf between the La Fonera and Blanes canyons shows four sedimentary units belonging to several episodes of the late Quaternary.

From the coast seawards one can differentiate:

- littoral sands subject to important drift;
- Flandrian yellow muds with a reduced thickness. These muds are limited to the circalittoral sector, and their outcrop is discontinuous.

The major discontinuity appears north of the Blanes Canyon, where sands extend from the coast to depths of 150 metres. These sands, of earlier Würm (W. II-III) to pre-Flandrien age result from the existence of a high axis formed by a Miocene series, without any significant Quaternary cover.

- the outer muddy horizons are Würmian in age (W. III-IV);
- older series are exceptional; they consist of the Miocene series in the Planassa zone, and Pliocene sediments resulting from denudation by Quaternary slumpings of the canyon walls.

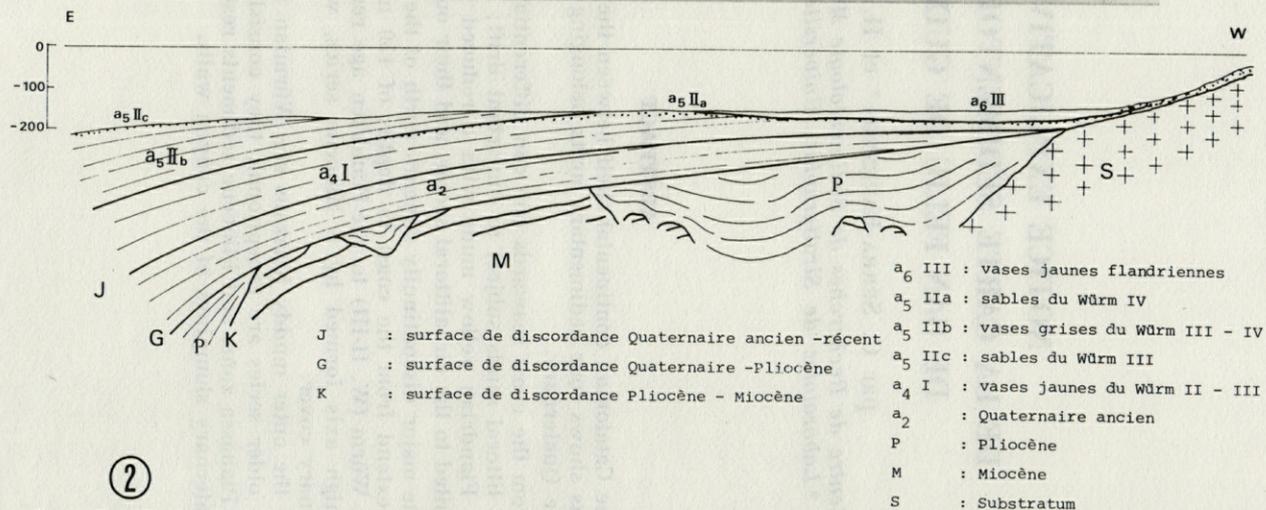
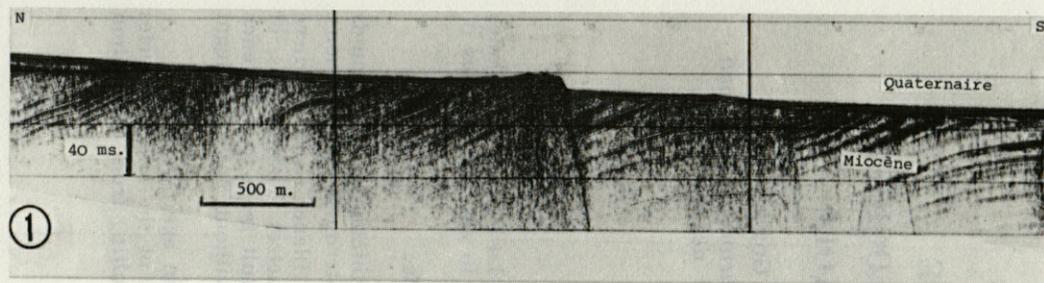


FIG. 1. — Profil sismique (Boomer 300 Joules) montrant le faible recouvrement quaternaire sur un substratum rigide, faillé (Miocène) dans le secteur de Tossa (Planassa).

FIG. 2. — Coupe synthétique du recouvrement sédimentaire du plateau continental au droit de San Feliu de Guixols.

I. — INTRODUCTION

Le plateau continental intéressé par la feuille de Saint-Feliu-de-Guixols se situe au large de l'extrémité nord-occidentale de la chaîne côtière catalane qui s'étend depuis la dépression de l'Ampurdan jusqu'à Barcelone. La dénomination donnée à cette partie de la côte nord espagnole — « Costa Brava » — traduit bien son profil abrupt résultant de l'érosion en falaise des unités paléozoïques et cristallines (BARBAZA, 1970).

Toutefois, la morphologie sous-marine montre deux types de profils :

— le premier type, localisé dans le secteur oriental de la carte (de San Feliu de Guixols au Cap Bagur) est caractérisé par une rupture de pente à une profondeur de 100 mètres, zone au-delà de laquelle la plateforme devient sub-horizontale;

— le second type, généralisé dans la moitié occidentale présente une pente uniforme jusqu'au rebord du plateau.

Cette différenciation résulte de la structure des séries sous-jacentes; le secteur occidental comporte un axe structural haut constitué par des terrains attribués au Miocène (SERRA-RAVENTOS et GOR, 1974), sur lesquels le recouvrement sédimentaire meuble est réduit, voire absent (Fig. 1); la sédimentation plio-quadernaire se développe plus à l'Est (Fig. 2).

Deux vallées sous-marines entaillent le plateau : le canyon de la Fonera au Nord-Est, à profil transversal en U et le canyon de Blanes au Sud-Ouest, à profil nettement en V. Le gradient de pente de ces deux vallées peut excéder 10 %. Toutes deux prennent naissance à proximité de la côte. La nature du recouvrement a fait l'objet de quelques travaux antérieurs (OLIVER, 1968; ASENSIO-AMOR et BALLE, 1972).

II. — MÉTHODES ET TECHNIQUES

Les prélèvements ponctuels sont effectués à la benne (Van Veen et Shipeck), au carottier à piston de type « Kullenberg »; leur fréquence est guidée par les changements plus ou moins rapides de la lithologie. La maille est d'environ 3 milles au-delà de l'isobathe 100 m, plus serrée près du rivage (1/2 mille).

Les stations sont repérées au radar avec une précision de l'ordre de 50 à 200 mètres.

Les techniques d'étude et de représentation cartographique préconisées dans la « notice pour servir à l'établissement de la carte des dépôts meubles » mise au point par le groupe de normalisation de la carte des fonds marins du B.R.G.M. servent de base à notre figuration. Quelques modalités particulières sont introduites du fait de la finesse des sédiments et pour la corrélation avec les cartes voisines publiées (Rosas, ALOISI et GOT, 1972; Argelès-sur-Mer, GOT et MONACO, 1972; Perpignan, DUBOUL-RAZAVET, GOT et MONACO, 1970). Ces différences intéressent les points suivants :

- la limite des pélites, calculée sur le sédiment total brut est fixée à 40 μ ;
- les catégories sableuses sont définies sur un diagramme triangulaire dont les 3 pôles sont occupés par les sables, de 200 à 40 μ , les sables fins de 500 à 200 μ , les sables moyens, grossiers et les graviers de 500 μ à 20 mm;
- la teneur en carbonate est calculée sur la fraction 40 μ - 20 mm.

III. — DISTRIBUTION DES FACIÈS

III.1. LES PÉLITES.

L'examen de la carte fait apparaître que la distribution des éléments fins est différente selon les secteurs :

- dans la zone nord-est (Palamós-San Feliu de Guixols), les plus fortes teneurs (> 75 %) se localisent dans la partie moyenne du plateau;
- la zone centrale, face à Tossa (« La Planassa ») est caractérisée par de faibles pourcentages en pélites (< 25 %);
- la zone au sud du Canyon de Blanes présente deux maxima de teneur en pélites : le premier, d'extension limitée se situe dans la zone circalittorale; il est séparé d'une seconde zone, localisée à la partie moyenne du plateau, par des affleurements de sables et graviers. Cette disposition est classique sur les cartes de Perpignan et d'Argelès-sur-Mer.

III.2. LES SABLES.

III.2.1. Dans les précédentes zones de concentration en sédiments fins, la fraction supérieure à 40 microns est composée presque exclusivement par des sables très fins de type micacé, bien classés (catégorie S 5 B), à médiane inférieure à 100 microns.

III.2.2. Les sables littoraux et infralittoraux ne dépassent généralement pas les fonds de 50 mètres. Face aux côtes rocheuses, ils sont constitués par des graviers et des sables grossiers; ils deviennent plus fins au droit des petites baies et des embouchures de rivières. Leur extension est souvent réduite (zone de San Feliu de Guixols, Palamós).

III.2.3. Les formations grossières de la zone externe de la plateforme correspondent à des sédiments reliques, les « sables du large » définis dans le Golfe du Lion (J.C. ALOÏSI *et al.*, 1975).

Leur développement le plus important est atteint dans la zone de La Planassa et au Sud de Blanes où ils affleurent en continuité avec les formations littorales et infralittorales. La distribution des diverses catégories sableuses est très complexe; dans la majeure partie, il s'agit de graviers et de sables graveleux ($S_1 - S_2$) et de quelques lambeaux isolés de sables hétérométriques ($S_{1/5}$).

Dans le secteur de San Feliu de Guixols - Palamós, la présence de sables coïncide avec le domaine d'extension du haut fond externe miocène. Cette formation s'étend en digitation depuis la limite nord-est de La Planassa jusqu'à proximité du canyon de La Fonera. Les sables qui la constituent sont représentatifs d'une même catégorie ($S_5 A$) dont les tailles restent comprises entre 100 et 200 microns. Dans la partie interne, la catégorie $S_5 B$ prédomine.

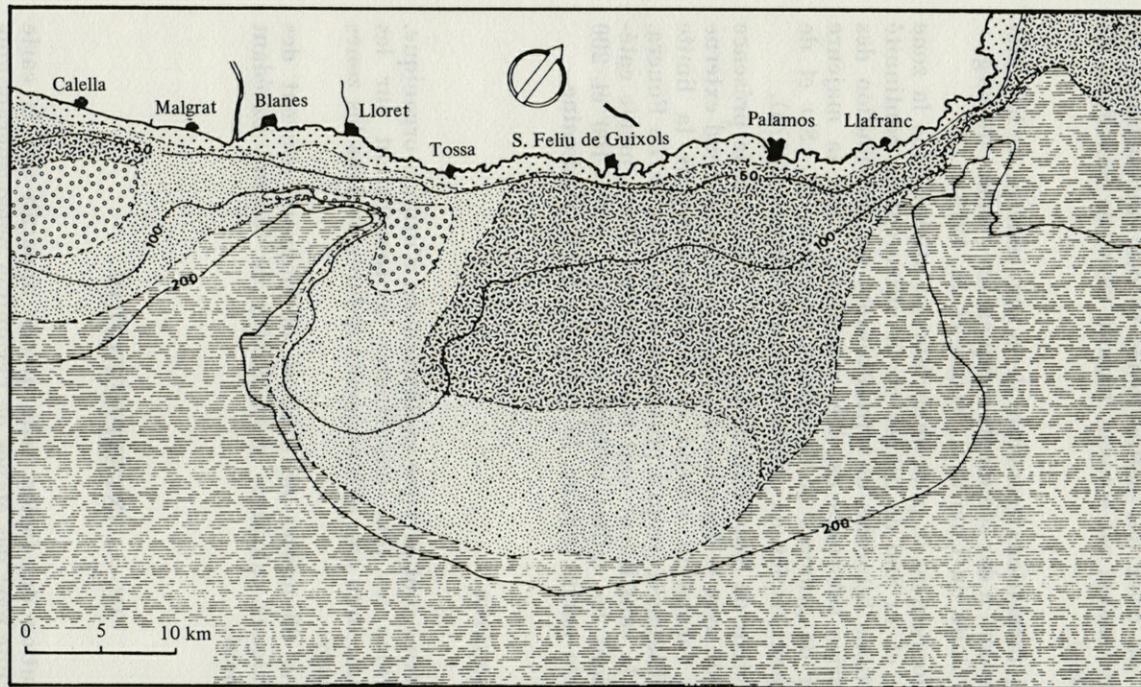
III.3. LES CARBONATES.

Les carbonates sont presque exclusivement d'origine organique. Les concentrations les plus importantes se rencontrent sur les bords de canyons, liées aux affleurements indurés et dans les zones de sables reliques.

Entre 50 et 90 mètres de fond se développent souvent des « pralines » d'algues calcaires, responsables de teneurs excédant 90 % du sédiment.

IV. — INTERPRÉTATION

La distribution des faciès, telle qu'elle apparaît sur la carte rend compte d'une part des étapes de l'évolution paléogéographique du Quaternaire récent, d'autre part de la structure du substratum anté-quaternaire sous-jacent.



 sables littoraux

 vases terrigènes flandriennes

 détritique du large

 sables et cailloutis würmiens (W III et W IV)

 vases grises würmiennes (W III - IV) et niveaux anté-würmiens.

FIG. 3. — Carte interprétative de la distribution des faciès en relation avec leur âge.

IV.1. Les sédiments pélitiques qui constituent le remplissage de la portion interne du plateau face à San Feliu de Guixols et à l'Ouest du Canyon de Blanes sont contemporains du maximum transgressif flandrien. Ce recouvrement discontinu ne présente jamais d'épaisseurs importantes comme dans le secteur de l'Amurdan plus au nord (J.C. ALOÏSI et H. GOT, 1972).

IV.2. Les affleurements grossiers qui limitent cette couverture sont d'âge différent :

a) Sur la partie côtière, les sables littoraux constituent la série des dépôts grossiers actuels. Les variations granulométriques résultent de transits latéraux (parallèles à la côte) et longitudinaux; ces derniers, les plus importants, sont liés aux modalités de l'agitation du milieu qui produit une sélection granulométrique et minéralogique de la côte vers le large.

b) A la limite externe du plateau, les formations sableuses correspondent à des niveaux fossiles maintenus à l'affleurement grâce à des conditions hydrodynamiques favorables; toutefois, le rôle de la structure sous-jacente est primordial puisque le secteur où leur extension est maximum (La Planassa) se localise sur l'emplacement de l'axe haut de terrains attribués au Miocène.

Il faut distinguer cependant deux épandages d'âge différent :
— les témoins des régressions du Würm III et du Würm IV, face à Callela et en tête du Canyon de Blanes;
— les témoins du début de la transgression flandrienne (« sables du large ») dont l'extension est plus importante.

La distinction entre les deux épandages n'est pas toujours aisée car les seconds remanient souvent les premiers.

IV.3. Les sédiments pélitiques des zones externes de la plateforme sont d'âge würmien (Würm III-IV). La disposition de ce recouvrement indique une action importante des courants engendrés par les vents du Sud-Ouest qui rend compte de l'étalement vers le Nord-Est de sédiments plus sableux provenant de La Planassa.

Ces niveaux würmiens sont entaillés par les canyons sous-marins; les mécanismes sédimentaires y apparaissent plus complexes car, outre la décantation des apports littoraux, des phénomènes de glissement par gravité entrent en jeu. Leur accumulation à la base des flancs et dans le talweg masque certainement des affleurements antérieurs au Würm. Quelquefois, ces phénomènes peuvent entraîner une dénudation des séries pliocènes sous-jacentes (GOT et STANLEY, 1974).

La répartition dans l'espace des séries quaternaires est schématisée sur la carte de la figure 3.

RÉSUMÉ

Le plateau continental catalan entre les canyons de La Fonera et de Blanes présente à l'affleurement 4 unités sédimentaires appartenant à plusieurs épisodes du Quaternaire.

De la côte vers le large on peut distinguer :

— des sables littoraux actuels soumis à une dynamique active. Ces formations sableuses, qui occupent un domaine bathymétrique étalé résultent de l'existence d'un axe structural d'âge miocène. Leur formation date du Würm ancien (W II-III) et de la période préflandrienne;

— des vases jaunes flandriennes en affleurements discontinus, de faible épaisseur, limités au secteur circalittoral. Au Nord du Canyon de Blanes, les vases sont interrompues par une digitation de sables qui, depuis la côte s'étend vers le large;

— les horizons vaseux du large sont d'âge würmien (VIII-IV);

— l'affleurement de niveaux plus anciens reste exceptionnel. Ils peuvent apparaître dans la zone de La Planassa (Miocène) ou sur les flancs des canyons où des phénomènes de glissement de couverture peuvent mettre à nu le Pliocène.

ZUSAMMENFASSUNG

Der katalanische Kontinentalsockel lässt zwischen den Canyons von La Fonera und Blanes 4 zutage liegende Sediment-Einheiten erkennen, die verschiedenen Episoden des Quartär angehören.

Von der Küste seewärts können unterschieden werden:

— einer aktiven Dynamik unterliegende Küstensande der Neuzeit. Diese Sandformationen bedecken einen ausgedehnten Tiefenbereich; ihre Bildung kann auf die frühe Würmzeit (W: II - III) und auf die präflandrische Periode datiert werden;

— mit Unterbrechungen zutage liegender gelber flandrischer Schlamm von geringer Mächtigkeit, der auf den zirkalitoralen Sektor beschränkt ist. Nördlich des Canyons von Blanes wird die Schlammdecke von Sandzungen unterbrochen, die sich von der Küste seewärts erstrecken;

— die küstenfernen Schlammhorizonte aus der Würm-Zeit (VIII - IV);

— ausnahmsweise zutage liegende ältere Schichten. Sie treten

in der Zone von La Planassa (Miozän) oder an den Abhängen der Canyons auf, wo Rutschungen der Sedimentdecke Pliozän freilegen können.

BIBLIOGRAPHIE

- ALOÏSI, J.C. & H. GOT, 1972. Carte sédimentologique sous-marine de Rosas au 1/100 000. *Vie Milieu*, **23** (2 B) : 183-191.
- ALOÏSI, J.C., A. MONACO, J. THOMMERET & Y. THOMMERET, 1975. Evolution paléogéographique du plateau continental languedocien dans le cadre du Golfe du Lion. Analyse comparée des données sismiques, sédimentologiques et radiométriques concernant le Quaternaire récent. *Rev. Géogr. phys. Géol. dyn.*, **17** (2) : 13-22.
- ASENSIO-AMOR, I. & P. BALLE, 1972. Contribución al estudio sedimentológico de fondos marinos del Mediterraneo español (Sector Palamós-Cabo San Antonio). *Bol. Inst. esp. Oceanogr.*, **137** : 1-18.
- BARBAZA, Y., 1970. Morphologie des secteurs rocheux du littoral Catalan Septentrional. *Thèse Doct. Etat. Mém. et Doc. du C.N.R.S.*, **11** : 152 p.
- DUBOUL-RAZAVET, C., H. GOT & A. MONACO, 1970. Carte sédimentologique sous-marine de Perpignan au 1/100 000. *Vie Milieu*, **21** (3 B) : 517-526.
- GOT, H. & A. MONACO, 1972. Carte sédimentologique sous-marine d'Argelès-sur-Mer au 1/100 000. *Edition B.R.G.M.*, feuille L 25.
- GOT, H. & D.J. STANLEY, 1974. Sedimentation in two Catalanian canyons, northwestern Mediterranean. *Mar. Geol.*, **16** : 9-100.
- OLIVER, M., 1968. Carta de Pesca de Cataluña. II. Desde el Cabo de San Sebastián a Barcelona. *Trab. Inst. esp. Oceanogr.*, **35**.
- SERRA-RAVENTOS, G. & H. GOT, 1974. Resultados preliminares de la campaña marina realizada en el precontinente catalan entre los canyones de Blanes y de la Fonera. *Acta geol. hisp.*, **9** (3) : 73-80.

Reçu le 13 janvier 1976

Imprimerie Louis-Jean — 05002 GAP

Le Directeur de la Publication : P. DRACH

Dépôt légal n° 4982

— Date de parution : mai 1977

— N° d'impression : 194-1977

Numéro d'enregistrement à la Commission Paritaire : 22 217

La carte a été réalisée par J. SERRA-RAVENTOS, Laboratoire de Stratigraphie, Université de Barcelone et C.R.S.M. de Perpignan.

Les levés ont été effectués en collaboration avec M. AMOU-ROUX, du Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, au cours des campagnes 1973 et 1974 des navires océanographiques « Catherine Laurence » (R.C.P. CNRS n° 16) et « Pr Lacaze-Duthiers » (L.A. CNRS n° 117 Lab. Arago).

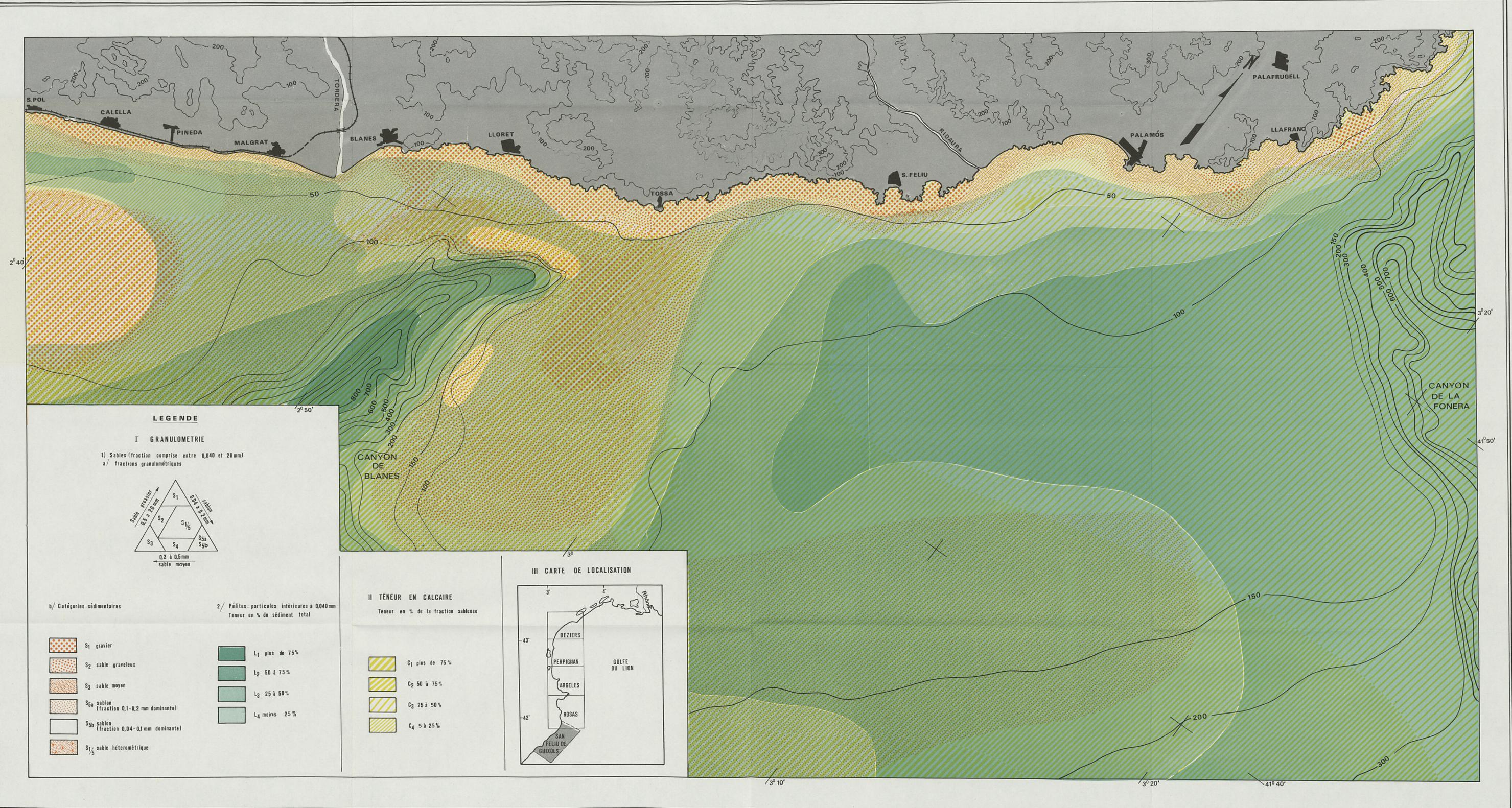
Les travaux ont été coordonnés par H. GOT, C.R.S.M. de Perpignan (E.R.A. CNRS n° 103 et ATP internationale CNRS n° 9224).

La carte a été dessinée par J.M. ROS, dessinateur au Laboratoire de Stratigraphie de Barcelone.

SAN FELIU DE GUIXOLS

(ESPAGNE)

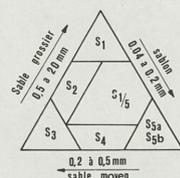
CARTE SEDIMENTOLOGIQUE SOUS-MARINE



LEGENDE

I GRANULOMETRIE

1) Sables (fraction comprise entre 0,040 et 20mm)
a/ fractions granulométriques



b/ Catégories sédimentaires

- S1 gravier
- S2 sable graveleux
- S3 sable moyen
- S5a sable (fraction 0,1-0,2 mm dominante)
- S5b sable (fraction 0,04-0,1 mm dominante)
- S1/5 sable hétérométrique

2/ Pérites: particules inférieures à 0,040mm
Teneur en % du sédiment total

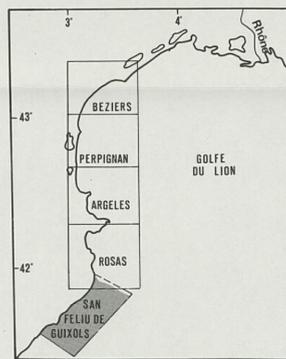
- L1 plus de 75%
- L2 50 à 75%
- L3 25 à 50%
- L4 moins 25%

II TENEUR EN CALCAIRE

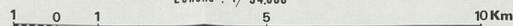
Teneur en % de la fraction sableuse

- C1 plus de 75%
- C2 50 à 75%
- C3 25 à 50%
- C4 5 à 25%

III CARTE DE LOCALISATION



Echelle : 1/94,000



G. SERRA-RAVENOS et H. GOT. — Carte sédimentologique
de San Feliu de Guixols

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE B : OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVI

YEAR 1976

PART 1-B

CONTENTS

Guy CAHET. Biogeochemistry of Carbon and Sulphur in sediments of the Mediterranean shores (Gulf of Lion): biopedologic models	1
E. BALECH. On some species of <i>Proto-peridinium</i> (Dinoflagellata) from the Gulf of Lion	27
P. NIVAL, J. GOSTAN, G. MALARA & R. CHARRA. Plankton evolution in the bay of Villefranche-sur-Mer at the end of Spring (May and June 1971). II. - Phytoplankton biomasse, primary production	47
R. GAUDY. Study of the plankton in the northern part of the bay of Villefranche-sur-Mer at the end of Spring (May 17th to June 16th 1971). III. - Secondary production of pelagic copepods	77
B. ELKAIM. Bionomy and ecology of the populations of the soft bottom in an Atlantic estuary of Morocco: the Bou Regreg estuary. I. - Infra-littoral indicator units	107
G. SERRA-RAVENTOS & H. GOT. Explanatory note to the sedimentologic map of San Feliu de Guixols	171

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly