

P. 160 1



MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XLV

FASCICULE UNIQUE

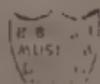
Bernard SALVAT

**LA MACROFAUNE CARCINOLOGIQUE ENDOGÉE
DES SÉDIMENTS MEUBLES INTERTIDIAUX
(TANAIDACÉS, ISOPODES ET AMPHIPODES),
ÉTHOLOGIE, BIONOMIE ET CYCLE BIOLOGIQUE**

Publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V*)

1967



R 260 02

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XLV

FASCICULE UNIQUE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e)

—
1967

Publié avec le Concours du Centre National de la Recherche Scientifique



**LA MACROFAUNE CARCINOLOGIQUE ENDOGÉE
DES SÉDIMENTS MEUBLES INTERTIDIAUX
(TANAIDACÉS, ISOPODES ET AMPHIPODES),
ÉTHOLOGIE, BIONOMIE ET CYCLE BIOLOGIQUE**

par

Bernard SALVAT

SOMMAIRE

Introduction	5
PREMIÈRE PARTIE. — ÉTUDE DU MILIEU MEUBLE INTERTIDAL.	
Chapitre I. — Facteurs hydrographiques : la marée	15
Chapitre II. — Facteurs topographiques	22
Chapitre III. — Facteurs climatiques : météorologie et hydrologie ..	30
Chapitre IV. — Facteurs édaphiques physiques : le substrat meuble.	
A. Facteurs spécifiques du substrat meuble	43
B. Propriétés physiques du substrat meuble	70
Chapitre V. — Facteurs édaphiques chimiques.	
A. L'eau interstitielle	82
B. La matière organique	89
Chapitre VI. — Résumé et conclusions	91



DEUXIÈME PARTIE. — ÉTHOLOGIE, RÉPARTITION VERTICALE ET ÉCOLOGIE, CYCLE REPRODUCTEUR DES TANAIIDACÉS, ISOPODES ET AMPHIPODES DES SABLES INTERTIDUAUX.

Chapitre	I. — <i>Eurydice pulchra</i> Leach, 1815. <i>Euridice affinis</i> H. J. Hansen, 1905.	
Chapitre	II. — <i>Haustorius arenarius</i> (Slabber, 1769)	400
Chapitre	III. — <i>Apsoules latreillei</i> (Milne Edwards, 1828)	121
Chapitre	IV. — <i>Bathyporeia pilosa</i> Lindstrom, 1855	139
	<i>Bathyporeia sarsi</i> Watkin, 1939.	
	<i>Bathyporeia pelagica</i> Bate, 1856.	
	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (Bate, 1856).	
Chapitre	V. — <i>Urothoe brevicornis</i> Bate, 1862	164
	<i>Urothoe grimaldii</i> Chevreux, 1895.	
Chapitre	VI. — <i>Leucothoe incisa</i> Robertson, 1892	184
Chapitre	VII. — <i>Corophium arenarium</i> Crawford, 1937	159
Chapitre	VIII. — <i>Cyathura carinata</i> (Krøyer, 1847)	193
Chapitre	IX. — <i>Impelisa brevicornis</i> (A. Costa, 1853)	196

TROISIÈME PARTIE. — ÉTUDE ÉCOLOGIQUE EN SUIVANT UN MÊME NIVEAU COTIDAL HORIZONTAL. MODIFICATIONS, DANS LE TEMPS, DES CONDITIONS DE MILIEU ET DE LA FAUNE.

Chapitre	I. — Etude écologique de la lagune d'Arguin, en juin 1961.	
	A. Les conditions de milieu	201
	B. Distribution quantitative de la macrofaune totale ...	205
	C. Distribution horizontale des espèces	207
Chapitre	II. — Evolution écologique dans le temps	210
Chapitre	III. — Conclusions	215

QUATRIÈME PARTIE. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE MILIEU
MEUBLE INTERTIDAL ET SA MACROFAUNE CARCINOLOGIQUE
ENDOÉGÉE.

Chapitre	I. — Affinités biogéographiques de la macrofaune carcinologique des sables intertidaux étudiés	219
Chapitre	II. — Stabilité, dans le temps, des peuplements intertidaux de substrat meuble. Stabilité ou variation de la répartition verticale et horizontale des espèces	221
Chapitre	III. — Faune carcinologique originale des sédiments meubles intertidaux	223
Chapitre	IV. — Répartition verticale et horizontale des espèces. Justification de l'intérêt biomorphe des zones de rétention, de résurgence et de saturation, définies par leurs conditions hydrodynamiques interstitielles	225
Chapitre	V. — Cycles biologiques :	
	A. Fécondité des espèces	231
	B. Durée et époque de la période reproductrice	234
	C. Caractères sexuels secondaires, présents ou absents, temporaires ou permanents	238
	D. Rapport numérique des sexes	239
	E. Taille des premières femelles reproductrices. Taille minimale des femelles reproductrices au cours du cycle reproducteur	243
	F. Cycles reproducteurs	243
Chapitre	VI. — Abondance et prospérité. Biomasses et biovolumes ..	248
Chapitre	VII. — Importance quantitative de la macrofaune carcinologique endogée, par rapport à la macrofaune, et l'ensemble de la faune (microfaune et macrofaune)	257
Résumé et conclusions		261
Bibliographie		265

INTRODUCTION

Les recherches intertidales débutèrent par l'étude du domaine rocheux avant de s'étendre au domaine sableux. L'étude de la faune épigée sur substrat dur était apparemment plus facile, du moins plus directement accessible, que l'étude de la faune endogée des sédiments. Les difficultés rencontrées en substrat meuble, pour toute récolte faunistique, sont responsables de ce retard qu'ont pris les études écologiques relatives à ce domaine et qu'elles conservent encore.

Dans le domaine sableux, les recherches se sont orientées suivant trois directions essentielles :

— études écologiques sur des espèces facilement récoltables ou aisément repérables : Mollusques (*Tellina*, *Donax*, *Tapes*, *Solen*), Amébiides (*Arenicola*, *Nereis*, *Ophelia*), Echinodermes. Parmi les premiers travaux, il convient de citer ceux de STEPHEN (1928-1932) et de PRENANT (1932-1936); parmi les plus récents ceux de SOUBIE (1957), RULLIER (1959), CALLANE (1961) et AMOUREUX (1966).

— études écologiques portant, entre autres, sur la petite macrofaune endogée. Ces travaux, essentiellement réalisés par les auteurs anglo-saxons, nous intéressent, en premier lieu, puisqu'ils comprennent des observations écologiques relatives aux Isopodes et Amphipodes intertidaux des plages. Parmi les principaux auteurs il faut signaler, dans cette introduction, les travaux de WATKIN (1942), de COLMAN et SEGROVE (1955) et de GHIDDIANI-SOHKA (1955).

— études faunistiques et écologiques de la microfaune interstitielle, depuis les travaux de REMANE (1940) à ceux de DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1960) et RENAUD-DEBYSER (1963).

Tous ces travaux, même s'ils ne traitent pas de la macrofaune carcinologique endogée (Tanaïdés, Isopodes et Amphipodes), amènent à une connaissance assez précise des conditions physico-chimiques du milieu meuble intertidal. A cet égard, quatre séries de travaux marquent une étape importante dans l'orientation des recherches écologiques : BRUCE, en 1928, classe et étudie pour la première fois les facteurs écologiques susceptibles d'influer sur la distribution des organismes endogés. PRENANT, en 1932, adapte les méthodes granulométriques du sédimentologue THOPIER aux travaux écologiques des biologistes; il montre, d'autre part, la nécessité d'analyser un nombre maximum de facteurs pour mieux connaître le milieu et pour interpréter la distribution des organismes (analyse mécanique, nature minéralogique, morphoscopie, teneur en calcaire, teneur en matières organiques, dureté du sable, conditions de dépôts, modifications chimiques, pH). FRANCIS BOEUF, en 1948, donne toute leur importance aux propriétés d'ensemble des sédiments meubles, et conçoit une physiologie des sédiments que reprennent PIERRE (1951) et CALLANE (1961) sur les vases d'eau douce et les sédiments intertidaux. PRENANT, en 1958, met à la disposition des écologistes une nouvelle représentation granulométrique mieux adaptée à leurs recherches et qui touche à plusieurs propriétés importantes du milieu.

Les premières observations sur les Isopodes et Amphipodes des plages européennes ne s'intègrent pas dans des études biomoules générales; les espèces

sont simplement signalées dans une localité parfois avec une indication de niveau, mais sans précision d'abondance. La difficulté de l'étude bionomique et écologique de cette faune tient à la nature même du substrat dans lequel elle vit. Les récoltes doivent nécessairement être quantitatives et se référer à une surface, ou à un volume, de sédiment. Celui-ci doit être tamisé dans le but d'éliminer la plus grande partie du sédiment et de recueillir la faune dans le tamis. Ce tamisage ne peut être réalisé que dans l'eau, ce qui nécessite, lors des prospections pendant la marée basse, le transport du sédiment à tamiser (plus de 50 kg par station) au niveau de basse mer. L'attente du flot pour effectuer cette opération à différents niveaux serait une perte de temps considérable, mais c'est, parfois, la seule solution possible quand les estrans ont plus de 300 m de large. Le vide de maille du tamis doit être choisi en fonction de la taille des espèces étudiées, mais aussi en fonction de la granulométrie du sédiment. En effet, après le tamisage, il est indispensable, dans une deuxième opération, d'effrayer au lvi entre les éléments grossiers et la faune qui ont été retenus par le tamis. Compte tenu du volume et de la nature des éléments retenus sur le tamis, cette opération est plus ou moins longue et justifie parfois la recherche d'une technique de fractionnement mécanique. On conçoit facilement que ces opérations ne vult pas sans un certain « enroulement » de l'écologiste sur le terrain (bêche,seau, tamis, bœaux...); si celui-ci désire donner quelque ampleur à ses prospections, il ne peut opérer seul. De la difficulté d'obtenir une récolte quantitative valable, à une station donnée, on comprendra les difficultés éprouvées pour prospector un grand nombre de stations, ce qui est pourtant indispensable. Le chercheur se proposant d'étudier la répartition verticale de la macrofaune carcinologique des sédiments meubles intertidaux a un travail considérable qui l'attend sur le terrain; s'il désire prospector des stations équidistantes de 10 m sur un estran large de 200 m, en admettant que ses prélèvements sédimentaires soient de 1/10^e de m³ sur 20 cm d'épaisseur, il lui faudra, dans une première opération, tamiser près d'une tonne de sédiment, et, dans une seconde opération, trier le refus de chaque tamisage qui peut atteindre, dans certains cas, le 1/10^e du sédiment prélevé.

Ces difficultés d'étude entraînent, pour chaque écologiste, l'utilisation de techniques de récolte différentes, en particulier sur les points suivants: surface (entre 1/25^e et 1/4 de m²) ou volume de la prise, profondeur du prélèvement (de 0 à 5 ou 20 cm), vide de maille du tamis (de 0,5 à 2 mm); d'autre part, le nombre de stations prospectées pour une étude de la répartition verticale, par exemple, est également très variable selon les auteurs. La grande largeur des estrans, et la proportion d'éléments grossiers du sédiment d'une taille égale ou supérieure à la taille des espèces recherchées, sont les deux difficultés majeures qui, techniquement, limitent dans le temps et dans l'espace, l'étude bionomique des Isopodes et Amphipodes intertidaux des sables. Quelques travaux fort intéressants ont été, cependant, consacrés à l'étude de cette faune, le plus souvent à l'occasion de recherches écologiques générales. Les travaux essentiels sur lesquels nous reviendrons au cours de ce travail sont les suivants: WATKIN (1942), JONES (1948), HOLME (1949), SOUTHWARD (1953), COLMAN et SERGROVE (1955), GIORIANI SOIKA (1955), TOLMOND (1964). Ces travaux précisent la répartition verticale de quelques espèces, abordent l'écologie d'autres espèces, mais aucun n'est consacré à une étude d'ensemble, éthologique et écologique, des espèces carcinologiques endogées. Nous avons voulu procéder à une telle étude, en l'élargissant de façon à établir les premières bases d'une connaissance biologique de la macrofaune carcinologique de nos plages.

La région d'Arcachon présente, pour l'étude de cette faune, des avantages considérables. En effet, les conditions granulométriques sont très homogènes sur les plages océaniques et semi-abritées; le classement du sédiment d'origine dunaire est remarquable, comme l'ont souligné de nombreux auteurs. Les caractéristiques granulométriques du sédiment et sa relative homogénéité, à tous les niveaux, et sur tous les estrans, facilitent l'étude écologique (ce qui n'est pas le cas sur les plages bretonnes, normandes ou bouronnaises) mais nous permettent également de procéder à un tamisage identique à tous les niveaux. Les éléments grossiers supérieurs au millimètre sont pondéralement peu importants, ce qui

facilite le tamisage (sur une toile dont le vide de maille est égal au millimètre) et le tri du refus retenu sur le tamis. D'autre part, les estrans du Bassin d'Arcachon, particulièrement ceux de mode semi-abrité, sont très étroits, leur pente est relativement forte; la prospection de stations extrêmement rapprochées correspond à la prospection de niveaux cotidaux ou marégraphiques suffisamment distincts pour que les différences faunistiques qualitatives et quantitatives, entre deux stations successives, soient très significatives. Ainsi, les plages de La Vigne et du Pylat ont un estran d'une quarantaine de mètres pour un marnage de 4 m en vives-eaux.

La région arcachonnaise se prêtait donc fort bien à une étude de l'étagement de ces crustacés, dont la nécessité avait été signalée par PARÈS (1961). C'est la recherche de cet étagement qui fut à l'origine de nos travaux, mais le cadre s'en est trouvé progressivement élargi par deux orientations :

« L'étude écologique et biogéographique est inséparable de l'étude des cycles biologiques; toute l'éthologie, d'ailleurs, contribue à notre connaissance de la répartition des organismes », FISCHER, 1940, p. 402.

« Il serait nécessaire que les travailleurs intéressés puissent étudier une ou plusieurs espèces pendant une année au minimum, d'après des récoltes faites à intervalles rapprochés (tous les mois ou toutes les six semaines) », FAGE et DRACH, ROSCOFF, 27 juin-4 juillet 1956.

Notre intention fut de passer d'une étude descriptive à une étude explicative en nous limitant aux recherches écologiques sans vouloir aborder les problèmes physiologiques. Pour les principales espèces nous avons étudié : l'éthologie, l'écologie et le cycle reproducteur.

Localités prospectées (fig. 1).

Pour mener à bien ce travail, nous avons, dans un premier temps, prospecté trois estrans du Bassin d'Arcachon (Arguin, mode océanique — Le Camp et La Vigne, mode semi-abrité) à l'occasion de vives-eaux mensuelles pendant un cycle annuel complet (fév. 59-janv. 60). Sur chaque plage, les stations de prélèvements, équidistantes de deux mètres, s'échelonnaient du niveau de haute mer au niveau de basse mer. Ces prospections réalisées dans le but d'établir l'étagement vertical précis des crustacés et les variations saisonnières de faune, allaient nous fournir un important matériel pour l'étude des cycles reproducteurs. D'autres estrans du Bassin d'Arcachon furent prospectés en 1960 et 1961 (SALVAT, 1962), mais la plupart des études de détails furent réalisées par la suite, de 1962 à 1965, à La Vigne étant donné sa richesse et sa variété faunistique, au Camp en raison de l'existence d'une nappe d'eau douce phréatique, et dans la lagune d'Arguin pour une étude d'écologie dynamique en considérant un même niveau cotidal horizontal. Dans le but de comparer les cycles reproducteurs des Amphipodes *Haustoriidae* dans des localités différentes de leur aire de répartition, nous avons choisi de prospecter, après la région arcachonnaise, la côte bretonnaise (la plus froide de France), pendant un cycle annuel complet par prélèvements mensuels — février 1961, février 1962 : plages de Wissant et de Wimereux (plage de la Pointe-aux-Oies).

Techniques utilisées.

Les techniques de récolte de la macrofaune ont été décrites dans une publication précédente (D'AVANT et SALVAT, 1961, p. 461-467) : à chaque station 25 dm² de sédiment sont prélevés à la bêche à partir d'une surface de 1/10^e de m² et sur 30 cm de profondeur — le sédiment est déversé dans un tamis spécialement construit d'une capacité de 70 litres, la toile métallique a un vide de maille d'un

millimètre, des poignées permettent d'agiter le tamis dans l'eau jusqu'à disparition du sable — la faune et les éléments grossiers sont récupérés grâce à une porte — en présence de débris grossiers en quantité trop importante un tri par lévigation est réalisé. Les techniques de prélèvement (surface, volume, profondeur) et de tri (par lévigation) ont été contrôlées et ont montré des résultats satisfaisants, qualitativement et quantitativement valables, de la faune macrologique endogée de chaque station prospectée.

Plan du travail.

Etude du milieu variable intertidal.

Cette étude est réalisée sur les estrans acrotiques et semi-abrités arcotomnaux et sur les plages méditerranéennes, prospectées pour l'étude des Amphipodes *Haustoriidae*. Tous les facteurs ou conditions de milieu actuellement connus pour avoir une influence, ou susceptibles d'en avoir une, sur la distribution des organismes, ont été étudiés. La plage semi-abritée de La Vigne constituera la base de cette étude du milieu.

Facteurs hydrographiques : hauteurs caractéristiques des localités étudiées; durées d'émergence des différents niveaux; fréquence de l'alternance émergence-immersion; durée maximale d'émergence.

Facteurs topographiques : profils et niveaux rocheux; renforcements du sédiment, modifications des profils de plage.

Facteurs climatiques : données météorologiques et hydrologiques; influence de la température de l'air; influence des précipitations.

Facteurs édaphiques physiques : • Facteurs spécifiques du substrat meuble : granulométrie; nature et proportions des éléments (silice, alumine et fer — minéraux lourds — éléments grossiers alloènes — carbonates — éléments très fins); morphoscopie.

• Propriétés d'ensemble du substrat meuble : porosité; teneur en eau et teneur en air; perméabilité; pénétrabilité; circulation de l'eau interstitielle.

Facteurs édaphiques chimiques : l'eau interstitielle (température, salinité, oxygène dissous, pH); la matière organique.

Cette étude des conditions de milieu, indispensable pour l'étude écologie des espèces, a été réalisée dans l'optique suivante : préciser l'interaction des facteurs entre eux et leur enchaînement, et tenter de mettre en évidence un éventuel étagement des conditions de milieu réalisant des zones à caractéristiques relativement homogènes dans l'estran. Etant donné l'étroite dépendance dans laquelle se trouvent les différents facteurs ci-dessus, et dont l'ensemble constitue le complexe ambiant de toute station, il est vraisemblable que de nombreux facteurs se modifient corrélativement d'un niveau à l'autre. Si cette étude physico-chimique parvient à établir un étagement des conditions de milieu, il nous restera à en étudier la valeur biotique.

Éthologie, répartition verticale et écologie, cycle reproducteur des Tanaïdés, Isopodes et Amphipodes des sables intertidaux.

Les recherches éthologiques portent essentiellement sur, la locomotion et la nage, la vie benthique et la phase pélagique éventuelle, le régime alimentaire, la période d'activité, parfois le phototaxisme. Pour l'écologie nous avons recherché les facteurs primordiaux régissant la distribution verticale de chaque espèce. (Problèmes qui n'étaient abordables que par des études quantitatives permettant de connaître l'abondance de chaque espèce à chaque niveau.) Etant donné les variations cycliques et saisonnières de certaines conditions de milieu, nous avons essayé de mettre en évidence d'éventuelles modifications de répartition verticale des espèces au cours de ces variations. L'étude écologique était envisagée dans l'espace (étude biotique verticale), et dans le temps (stabilité des peuplements et de leur répartition). Le cycle reproducteur de chaque espèce a été étudié par l'analyse de populations mensuelles, en classant les individus en diverses catégories (juvéniles, mâles, femelles en repos sexuel, femelles reproductrices), et

en établissant les histogrammes de leur répartition dimensionnelle, ce qui permet de suivre l'évolution de chaque catégorie au sein de chaque génération. L'étude des cycles reproducteurs permet d'aborder de nombreux problèmes d'une portée très générale.

Les espèces étudiées représentent la majorité des espèces carcinologiques endogées de nos plages atlantiques battues et semi-abritées. Trois espèces sont extrêmement différentes à tous points de vue : *Eurydice pulchra* (Isopode), *Haustorius arenarius* (Amphipode) et *Apsudes latreillei* (Tanaïdée). A l'exception d'*Eurydice pulchra* dont l'étude a déjà été publiée, conjointement à celle d'*Eurydice affinis*, nous insisterons davantage sur ces espèces que sur les suivantes. Nous grouperons ensuite les amphipodes *Haustoriidae*, caractéristiques des dépôts meubles intertidaux; *Urothoe brevicornis*, *Urothoe grimaldii*, *Bathyparrisia pilosa*, *B. pelagica*, *B. sarsi* et *B. guilliamsoniana*. Enfin, quelques espèces seront étudiées de façon plus ou moins détaillée, en fonction de leur importance et de leur originalité dans les sédiments meubles battus et semi-abrités : *Leurothoe incisa*, *Corophium mvarium*, *Cyathura carinata* et *Ampelisca brevicornis*.

Etude écologique en suivant un même niveau cotidal horizontal. Modifications dans le temps des conditions de milieu et de la faune.

Cette étude écologique était doublement nécessaire :

1° comme complément à l'étude précédente, menée dans le sens vertical, pour les recherches écologiques. Il était intéressant d'éliminer le facteur « niveau », cotidal ou marégraphique, pour mieux mettre en évidence les facteurs écologiques favorables ou limitatifs de quelques espèces.

2° comme étude d'écologie dynamique de façon à vérifier les modifications de la faune parallèlement aux modifications des conditions de milieu.

Considérations générales sur le milieu moule intertidal et sa macrofaune carcinologique endogée.

La connaissance pour chaque espèce de sa répartition géographique, de son écologie, de son écologie (répartition verticale et horizontale) et de son cycle reproducteur, nous permettra de dégager des conclusions d'ensemble pour la macrofaune carcinologique endogée, dont certaines ont une portée qui dépasse le cadre zoologique de la faune étudiée.

L'ensemble des données quantitatives établies au cours de ces recherches, sur des estrans différents et à des époques différentes de l'année, permettent d'apprécier véritablement l'abondance et la prospérité de quelques espèces. La connaissance du cycle biologique des principales espèces nous permettra d'évaluer l'importance quantitative globale de la faune carcinologique d'un estran semi-abrité, indépendamment des variations saisonnières d'abondance (importance en nombre d'individus et en quantité de matière vivante). Il sera également possible de donner une valeur approchée de la production de ce même estran en un an. Enfin, des études menées en collaboration avec d'autres chercheurs permettront de situer l'importance quantitative de la macrofaune carcinologique par rapport à la macrofaune totale, et par rapport à l'ensemble faunistique de l'estran (faune interstitielle et macrofaune).

Remerciements

Avant de commencer l'exposé de ces recherches, je tiens à exprimer de très sincères remerciements à ceux qui en ont permis la réalisation.

M. le Professeur PIERANT a bien voulu accepter de guider mes recherches de Doctorat dès mon arrivée au Muséum National d'Histoire Naturelle. Je lui suis très reconnaissant des conseils et encouragements qu'il m'a donné depuis 1960, et de

l'intérêt qu'il a constamment porté à mes recherches. C'est également à travers ses travaux sur les sédiments meubles et l'écologie intertidale que j'ai trouvé ce qui doit être l'orientation même du travail écologie. M. le Professeur PHERANT a bien voulu arrepter d'être Président de ce jury et je lui exprime ici ma respectueuse gratitude.

M. le Professeur FISCHER m'a accueilli au laboratoire de Biologie Marine et de Malacologie de l'École Pratique des Hautes Études en 1959, et bien qu'étant passé toujours sous sa direction, au laboratoire de Malacologie du Muséum en 1962, il m'a laissé la possibilité de poursuivre mes recherches carcinologiques; il a même favorisé ces recherches au maximum en m'encourageant et en me conseillant, ce dont je lui suis très reconnaissant. J'ai pu, au Muséum National d'Histoire Naturelle, plus que nulle part ailleurs, apprécier la nécessité primordiale d'une systématique sérieuse à la base de tous travaux écologiques ou biologiques.

M. le Professeur BOCCOET a accepté de juger ce travail et je lui suis gré des remarques qu'il m'a faites, relatives au manuscrit que je lui ai présenté. En tant que spécialiste mondialement reconnu des recherches carcinologiques, sa présence dans ce jury est pour moi un honneur; je lui exprime ma déférente gratitude.

J'ai plaisir à souligner la très grande reconnaissance que je porte à M. le Professeur WELLS, de la Faculté des Sciences de Bordeaux et Directeur de la Station Biologique d'Arcachon. Cette profonde reconnaissance a trois raisons d'être : c'est sous sa direction que j'ai réalisé les recherches initiales de ce travail dans le cadre d'un diplôme d'études supérieures, dont les résultats permettaient d'envisager, avec certaines orientations, un travail de Doctorat. Il m'a permis de séjourner longuement et à plusieurs reprises à la Station Biologique d'Arcachon, pour que je puisse mener mes recherches à leur terme. Enfin, M. le Professeur WELLS a bien voulu accepter de se déplacer jusqu'à Paris pour juger ce travail réalisé en très grande partie dans le Bassin d'Arcachon; je l'en remercie respectueusement.

M. le Professeur DRENETIN m'a permis de bénéficier des locaux de la Station de Biologie Maritime de Wimereux, dans laquelle je me suis rendu chaque mois pendant une année, et où j'ai pu tirer mes récoltes. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma gratitude.

Je tiens, tout particulièrement, à remercier ici M. BOISSEAU, Maître Assistant au laboratoire d'Anatomie Comparée de la Faculté des Sciences de Bordeaux. Après la licence, M. BOISSEAU a su nous entraîner, P. DAVANT et moi-même, dans un travail sur les sédiments meubles; entraîné est le mot qui convient, car il m'a ménagé ni son temps ni sa peine, au détriment de ses propres recherches, pour nous communiquer son enthousiasme et sa passion, et cela en toute sympathie. Je lui dois beaucoup et le prie de trouver dans ces lignes l'expression de ma vive reconnaissance.

J'adresse mon plus cordial merci aux chercheurs avec lesquels j'ai eu de longues discussions, qui m'ont procuré un enrichissement certain : M. AMANIEU, P. DAVANT, A. PRENANT et J. HENAUD-MURNANT; nos disciplines communes ou parallèles convergent vers le même intérêt, celui-ci s'est souvent matérialisé par une collaboration étroite qui fut, je crois, fructueuse, je les en remercie vivement.

Pour la consultation de collections carcinologiques, j'ai toujours rencontré au laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum, de M. le Professeur VACHON, une aide précieuse et amicale de M. FONEST et de Mme GUINOT, que je remercie très sincèrement.

Je dois également beaucoup à l'amabilité et au dévouement du personnel et des marins de la Station Biologique d'Arcachon. Mme R. SALLES et M. G. REAL m'ont très souvent aidé pour la dactylographie et la documentation. MM. DREYER, CORRALES, TAPPAUD et AVENAUD m'ont mené plusieurs dizaines de fois sur le terrain (par des conditions météorologiques parfois hasardeuses) à bord de « Planula » et de « Nauplius ». Qu'ils veuillent bien trouver, de même que M. IMBERT du Laboratoire d'Anatomie Comparée de Bordeaux, la preuve dans ces remerciements d'une très sincère amitié. M. CARIOU et Mme DELAUNAY, du Laboratoire de Malacologie du Muséum, m'ont toujours aidé avec une gentillesse que j'ai plaisir à souligner, je les en remercie vivement.

Je ne saurais enfin oublier l'amicale reconnaissance que j'ai envers de nombreux collègues et amis qui m'ont apporté leur aide précieuse pour le travail

sur le terrain, qui est davantage du ressort du terrassier que du biologiste de laboratoire : J. M. BOUDET, C. CAUSSANEL, C. CAZAUX, C. DESSENOIX, P. J. LABOURG, P. LASSEUR, J. LE CAMPION, F. MAISONNAVE, J. et F. MERSCHARDT, M. PICARD, A. PRENANT, F. WEILL, et I. YASSINI m'ont apporté celle aide pour laquelle je leur témoigne ici sympathie et reconnaissance.

Les déplacements et les prospections ont été rendus possibles grâce à l'allocation de crédits du Centre National de la Recherche Scientifique. C'est un agréable devoir que de souligner cette contribution, j'en remercie respectueusement le Directeur du C.N.R.S.

J'exprime mes remerciements à M. le Professeur CHABAUD, Directeur des Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle pour les facilités qu'il m'a données en vue de l'impression rapide de mon travail.

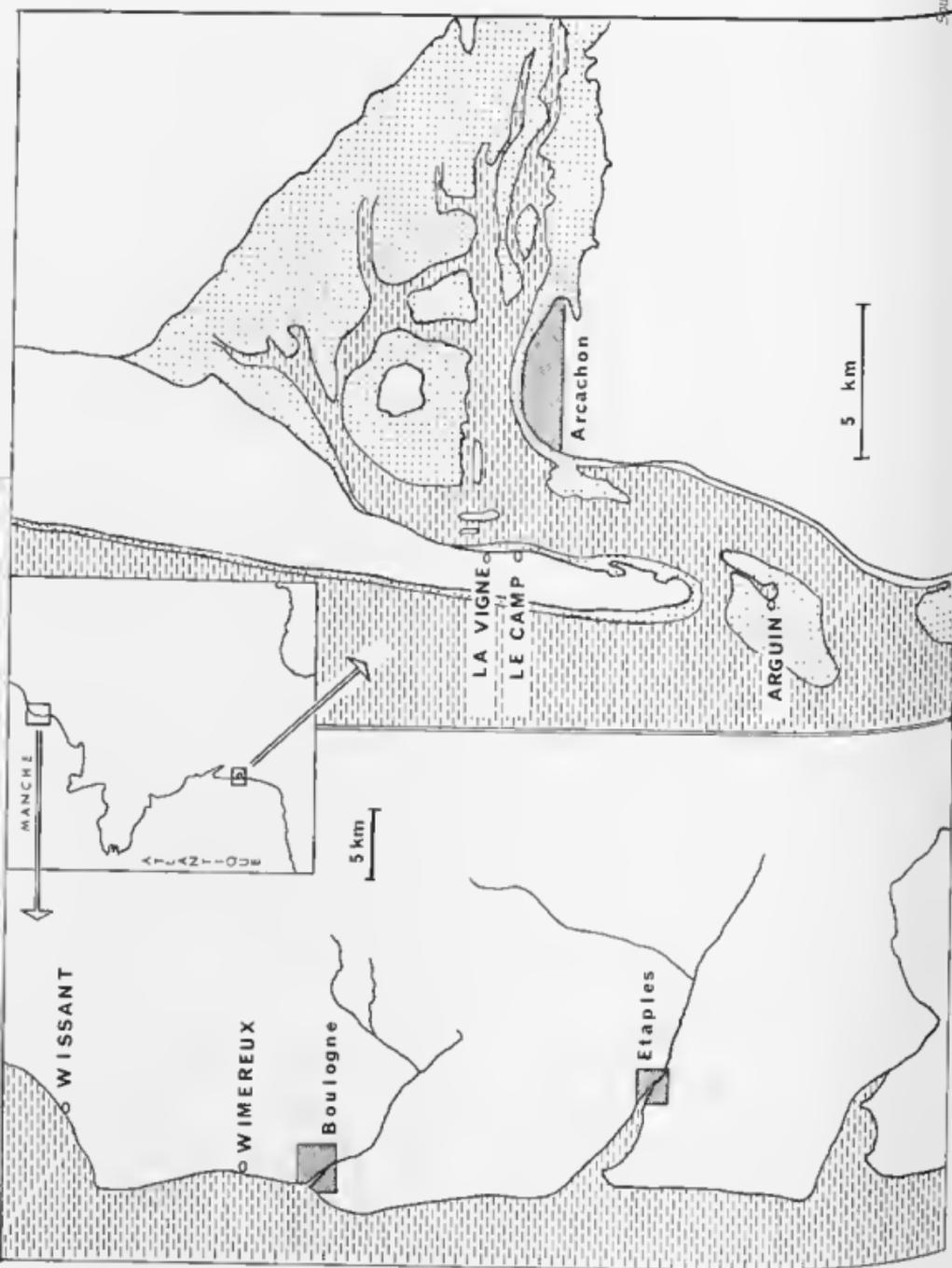


Fig. 1. — Bassin d'Arcachon et Biscaya. Localités prospectées mensuellement pendant un cycle annuel (une excellente carte du Bassin d'Arcachon a été récemment publiée par BOUCHET, 1966).

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DU MILIEU MEUBLE INTERTIDAL

CHAPITRE I : FACTEURS HYDROGRAPHIQUES : LA MARÉE.

A. Données numériques et hauteurs caractéristiques des localités étudiées	15
B. Courbes marégraphiques et durées d'émersion des différents niveaux au cours de la marée	17
C. Nombre de marées atteignant chaque niveau, et durées maximales d'émersion	20

CHAPITRE II : FACTEURS TOPOGRAPHIQUES.

A. Techniques	22
B. Résultats	23
1° L'estran, la marée et l'horizon de réurgence.	
2° Profils des estrans et niveaux cotiaux des stations prospectées.	
3° Remaniement du sédiment. Modification des profils de plage.	

CHAPITRE III : FACTEURS CLIMATIQUES : MÉTÉOROLOGIE ET HYDROLOGIE.

A. Données météorologiques	32
B. Données hydrologiques	33
C. Influence de la température de l'air	36
D. Influence des précipitations	40

CHAPITRE IV : FACTEURS ÉDAPHIQUES PHYSIQUES : LE SUBSTRAT MEUBLE.

A. Facteurs spécifiques du substrat meuble.	
1° Répartition dimensionnelle des matériaux : granulométrie	43
2° Nature et proportions des divers éléments du sédiment	61
a) Silice, alumine et fer.	
b) Minéraux lourds.	
c) Éléments grossiers alloènes.	
d) Carbonates.	
e) Éléments très fins.	
f) Résumé et conclusions.	
3° Morphoscopie	69

B. Propriétés physiques du substrat meuble.	
1° Principes et techniques	70
2° Porosité	73
3° Teneur en eau et teneur en air	75
4° Perméabilité	75
5° Pénétrabilité	77
6° Circulation de l'eau interstitielle	78
7° Résumé et conclusions	80
CHAPITRE V : FACTEURS ÉDAPHIQUES CHIMIQUES.	
A. L'eau interstitielle.	
1° Techniques de prélèvement et d'étude des eaux	83
2° Étude d'un estran à très faible résurgence phréatique intertidale : La Vigne	83
3° Étude d'un estran où la résurgence d'eau douce phréatique est importante : plage du Camp	85
4° Autres stations prospectées	87
B. La matière organique.	
1° Techniques	89
2° Résultats	89
3° Interprétation	89
CHAPITRE VI : CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE	91

CHAPITRE PREMIER

FACTEURS HYDROGRAPHIQUES : LA MARÉE

Nous nous sommes attachés à dégager les caractéristiques hydrographiques des niveaux cotidaux des localités prospectées, à partir des données marégraphiques (en particulier dans le Bassin d'Arcachon, à La Vigne). Nous avons essentiellement établi, ou envisagé : les niveaux marégraphiques sur chaque estran — les durées d'émergence des différents niveaux au cours de marées de coefficients différents — la fréquence de l'alternance émergence-immersion, par niveau, pendant une année — la durée maximale d'émergence des niveaux élevés pendant une année.

Le Service Hydrographique retient 6 coefficients correspondants à 6 marées d'amplitudes différentes, échelonnées des plus fortes aux plus faibles marées; les cotes, au-dessus du zéro des cartes marines, des hautes et basses mers pour ces coefficients, constituent les niveaux marégraphiques caractéristiques de chaque port.

Marées	Coefficient en centimètres	Niveaux marégraphiques
Plus grandes marées d'équinoxe	120	H.M.V.E.eq. et B.M.V.E.eq.
Vives-eaux moyennes d'équinoxe	100	H.M.V.E.eq.m. et B.M.V.E.eq.m.
Vives-eaux moyennes	94	H.M.V.E.m. et B.M.V.E.m.
Marées moyennes	70	H.M.m. et B.M.m.
Mortes-eaux moyennes	45	H.M.M.E.m. et B.M.M.E.m.
Plus faibles marées	20	H.M.M.E. et B.M.M.E.

A. DONNÉES NUMÉRIQUES ET HAUTEURS CARACTÉRISTIQUES DES LOCALITÉS ÉTUDIÉES

Pour les plages du Bassin d'Arcachon, nous choisirons le port secondaire d'Arcachon-Eyrac, ayant Cordouan pour port de référence. Nous nous limiterons aux données marégraphiques d'Arcachon-Eyrac, bien qu'il y ait, pour une même marée, une faible différence d'amplitude entre Arcachon-Eyrac et les points situés à l'entrée du bassin (en vives-eaux le marnage est plus faible à l'entrée du bassin qu'à Eyrac, d'une dizaine de centimètres approximativement).

On adoptera les données numériques et les hauteurs caractéristiques de Boulogne pour la localité de la Pointe-aux-Oies, étant donné sa proximité du grand port. Pour Wissant, les données sont extraites de l'ouvrage de COURRIER (1934) et ont été améliorées par les services de M. ROUMÉGOUX, Ingénieur hydrographe en chef du Service Hydrographique de la Marine.

Le tableau A indique, avec les données numériques relatives à chaque port, les hauteurs caractéristiques de marées d'amplitudes différentes. Le marnage par coefficient 100, vives-eaux pendant lesquelles s'effectuent le plus souvent les prospections faunistiques, est également indiqué.

Port	WISSANT	WIMEREUX	ARCACHON
Etablissement du port	11,34	11,33	1,31
Unité de hauteur	3,56	4,17	2,11
Niveau moyen	4,15	4,95	2,15
Cote du zéro par rapport au nivellement général	- 1,22	- 5,02	- 2,05
Marnage par coefficient 100	7,00	8,35	1,07
H.M.V.E.eq. 120	7,95	9,52	1,80
H.M.V.E.eq.m. 100	7,65	9,10	4,27
H.M.V.E.m. 94	7,50	8,90	4,15
H.M.m. 70	7,02	8,25	3,70
H.M.M.E.m. 45	6,33	7,30	3,20
H.M.M.E. 20	5,30	6,15	2,70
B.M.M.E. 20	3,10	3,50	1,68
B.M.M.E.m. 45	2,10	2,60	1,10
B.M.m. 70	1,34	1,70	0,60
B.M.V.E.m. 94	0,76	0,96	0,27
B.M.V.E.eq.m. 100	0,65	0,75	0,20
B.M.V.E.eq. 120	0,25	0,29	- 0,05

TABLEAU A. — Conditions marégraphiques des localités étudiées; données numériques, et hauteurs caractéristiques (en mètres).

Remarque sur les hauteurs caractéristiques d'Arcachon : celles-ci ont été établies à partir du tableau de concordance de Brest avec Arcachon-Eyrac. M. BEAUPUIS, Ingénieur des Ponts et Chaussées à Arcachon, a bien voulu me confier quelques courbes marégraphiques, ce dont je le remercie bien vivement. A la lumière de ces courbes, on constate que pour les vives-eaux, la table de concordance donne des hauteurs de pleine mer un peu supérieures à la réalité. Par exemple, le 15 septembre 1962, le niveau de haute mer à Arcachon, prévu par concordance en fonction des enregistrements marégraphiques effectués le même jour à Brest, aurait dû être de 4,80 m, alors qu'il n'était que de 4,56 m, comme l'indiquait la courbe marégraphique d'Arcachon, les conditions météorologiques étant d'autre part excellentes. Pour les niveaux de basse mer, en vives-eaux, et tous les niveaux, en mortes-eaux, les données du tableau sont exactes, mais il faut bien entendu tenir compte des influences météorologiques locales qui peuvent considérablement perturber les prédictions.

Ces généralités et données numériques étant établies, il convient maintenant d'examiner le phénomène des marées proprement dit. Il n'est pas question d'étudier ici les conséquences directes de l'influence de ce phénomène sur la faune intertidale endogée, mais plutôt de dégager les caractéristiques hydrographiques de chaque niveau à partir des données marégraphiques.

B. COURBES MARÉGRAPHIQUES ET DURÉES D'ÉMERSION DES DIFFÉRENTS NIVEAUX AU COURS DE LA MARÉE

ARCACHON : La figure 2 donne les courbes marégraphiques d'une marée de vives-eaux d'équinoxe (coef. 116), d'une marée de vives-eaux (coef. 91), et d'une marée de mortes-eaux (coef. 45). On peut calculer grâce à ces courbes les temps d'immersion et d'émergence de chaque niveau pour la marée considérée; renseignements que fournit le tableau B, et qui permettent de dresser un graphique donnant en vives-eaux d'équinoxe, en vives-eaux, et en mortes-eaux, les durées d'émergence de toutes les hauteurs de la zone de balancement des marées (fig. 3).

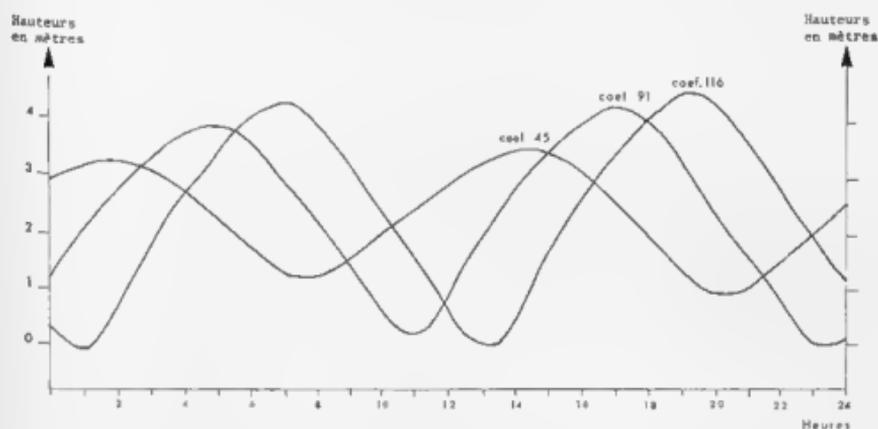


Fig. 2. — Arcachon-Eyrac; courbes marégraphiques correspondant à trois marées de marées différents

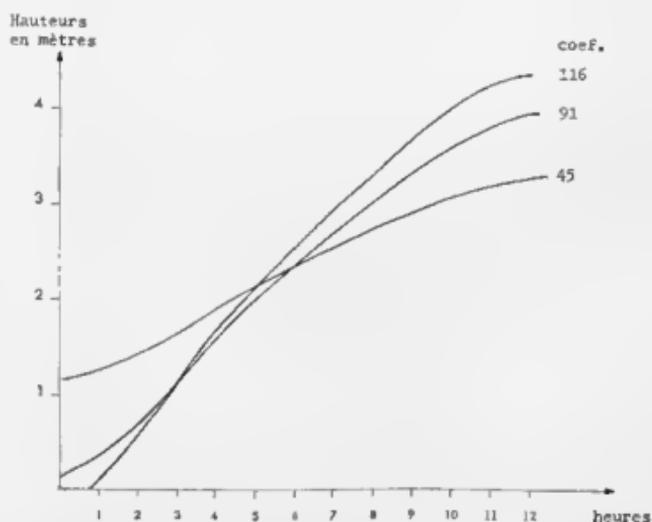


Fig. 3. — Arcachon-Eyrac; temps d'émergence de toutes les hauteurs de la zone de balancement des marées, en vives-eaux d'équinoxe (coefficient 116), en vives-eaux (coefficient 91) et en mortes-eaux (coefficient 45).

MARÉE	MORTES-EAUX	VIVES-EAUX	Vives-eaux d'équinoxe
COEFFICIENT	15	91	116
DURÉE DE LA MARÉE	12 h 40	12 h 25	12 h 10
4 m 10			12 h 10
4 m 20			11 h 15
4 m 00		12 h 25	10 h 20
3 m 50		11 h 20	9 h 40
3 m 50		10 h 20	9 h 05
3 m 40	12 h 40	9 h 35	8 h 35
3 m 20	11 h 45	8 h 50	8 h 00
3 m 00	9 h 50	8 h 13	7 h 20
2 m 50	8 h 35	7 h 35	6 h 55
2 m 50	7 h 35	6 h 50	6 h 15
2 m 40	6 h 40	6 h 20	5 h 55
2 m 20	5 h 40	5 h 50	5 h 25
2 m 00	4 h 40	5 h 10	4 h 55
1 m 50	3 h 45	4 h 40	4 h 30
1 m 50	2 h 57	4 h 15	4 h 03
1 m 40	2 h 00	3 h 45	3 h 35
1 m 20	0 h 35	3 h 15	3 h 10
1 m 00	0 h 00	2 h 50	2 h 50
0 m 50		2 h 25	2 h 35
0 m 50		1 h 50	2 h 10
0 m 40		1 h 20	1 h 45
0 m 20		0 h 00	1 h 15
0 m 00			0 h 40
0 m 20			0 h 00

TABLEAU II. — Arcehob-Evrec, temps d'émerison des différents niveaux pour trois marées de hauteurs différents.

BOULOGNE : Par le même procédé nous pouvons tracer le graphique donnant le temps d'émerison de tous les niveaux du domaine intertidal boulonnais (fig. 4). Il s'agit, bien entendu, de valeurs moyennes.

Remarque : Comme le signale CALLANIE (1964) à partir de données analogues pour La Rochelle « les durées d'émerison des points situés au-dessus de la mi-marée sont plus longues en mortes-eaux qu'en vives-eaux, et inversement pour les points situés au-dessous de la mi-marée ». Le temps d'émerison est une donnée essentielle pour les hauts niveaux de l'estran sableux en raison de l'infiltration et de l'évaporation de l'eau d'imbibition du sédiment au cours de la marée basse. L'évaporation est d'autant plus importante que la durée d'émerison est plus longue, mais elle est également fonction de la différence thermique entre l'air et l'eau. A ce titre, nous découvrons dans cette étude marégraphique,

une différence essentielle entre Boulogne et Arcachon, basée sur l'éventuelle simultanéité de deux phénomènes : heure d'insolation maximale dans la journée, d'une part, et heure de la masse mer d'autre part.

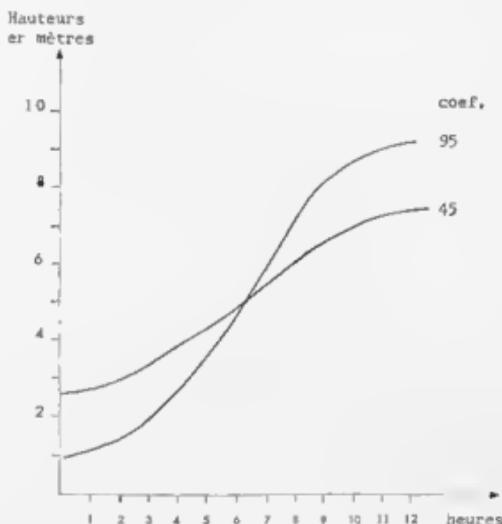


FIG. 4. — Boulogne; temps d'émergence de toutes les hauteurs de la zone de balancement des marées, en vives-eaux (coefficient 95) et en mortes-eaux (coefficient 45).

Dans le Bassin d'Arcachon l'étale de basse mer se situe, en période de vives-eaux, entre 11 et 15 heures, contre 17 et 19 heures, en période de mortes-eaux. Les bas niveaux ne découvrant qu'en vives-eaux, cette émergence a lieu, chaque fois, au moment de la journée qui correspond à l'insolation maximale.

Pour les niveaux inférieurs : Alors qu'en domaine intertidal rocheux, une courte émergence-insolation peut suffire à assécher le substrat (sauf dans les interstices et sous les couvertures algales), ce n'est jamais le cas des sédiments meubles aux niveaux inférieurs à celui de l'horizon de résurgence. Nous constaterons plus loin qu'à de rares exceptions près, l'insolation ne provoque qu'une faible augmentation de la température de l'eau ruisselant de l'horizon de résurgence au bas de plage. Donc, pour les niveaux très inférieurs, le fait que les seules émergences coïncident avec les heures d'insolation les plus fortes de la journée, est pratiquement sans effet, grâce à l'eau de ruissellement qui isole thermiquement le sédiment sous-jacent où vit la faune endogée.

Pour les niveaux moyens : Par vives-eaux comme par mortes-eaux, il sont soumis à l'alternance émergence-immersion, l'insolation maximale revient régulièrement puisque les heures des basses mers sont approximativement décalées d'une heure sur la veille.

Pour les niveaux supérieurs : Le problème est tout différent. En effet, nous avons vu que les durées d'émergence des points situés au-dessus de la mi-marée subissent une émergence plus longue en vives-eaux qu'en mortes-eaux; si, en vives-eaux, l'étale de basse mer se situe entre 11 et 15 heures, le sédiment subit l'insolation maximale, mais celle-ci est contrebalancée par le fait que l'émergence est plus courte puisque nous sommes en vives-eaux. Chacun de ces facteurs agit donc en sens inverse. Ce phénomène est d'importance si l'on constate des variations de la répartition verticale de certaines espèces endogées en rapport avec les cycles vives-eaux - mortes-eaux.

Sur les estrans du Pas-de-Calais les basses mers de vives-eaux sont tôt le matin, et les niveaux inférieurs découvrant ne sont pas émergés pendant le moment de forte insolation. Nous constaterons, de plus, dans l'étude climatique, que les durées d'insolation sont bien plus importantes à Arcachon que dans le Boulonnais.

C. NOMBRE DE MARÉES ATTEIGNANT CHAQUE NIVEAU ET DURÉES MAXIMALES D'ÉMERSION

Les durées d'émerision par marée ne peuvent suffire à caractériser chaque hauteur du domaine intertidal. Quelques écologistes expriment les caractéristiques hydrographiques de chaque niveau par le nombre annuel d'heures d'émerision ou d'immersion. Une telle façon d'exposer le phénomène des marées est inexpressive car c'est la fréquence de l'alternance émerision-immersion qui est importante, comme le signale FISCHER (1934), et non les durées cumulées d'émerision ou d'immersion. Le pourcentage de marées atteignant chaque niveau, d'une part, et les durées maximales d'émerision, d'autre part, permettront d'apprécier l'habitabilité des différents niveaux par les espèces qui doivent subsister dans un sédiment dont la teneur en eau diminue au fur et à mesure que se prolonge l'émerision.

1° Fréquence de l'alternance émerision-immersion, par niveau.

Pour obtenir ces renseignements, plusieurs méthodes sont à notre disposition. La plus parfaite consiste à travailler sur les enregistrements marégraphiques d'Arcachon-Eyrac. Une seconde, moins précise, mais plus rapide, prend en considération le coefficient de marée et la table de concordance en hauteur de Brest-Arcachon; de la fréquence des coefficients on déduit la fréquence d'émerision-immersion par niveau dans l'année. L'imprécision de cette méthode s'explique,

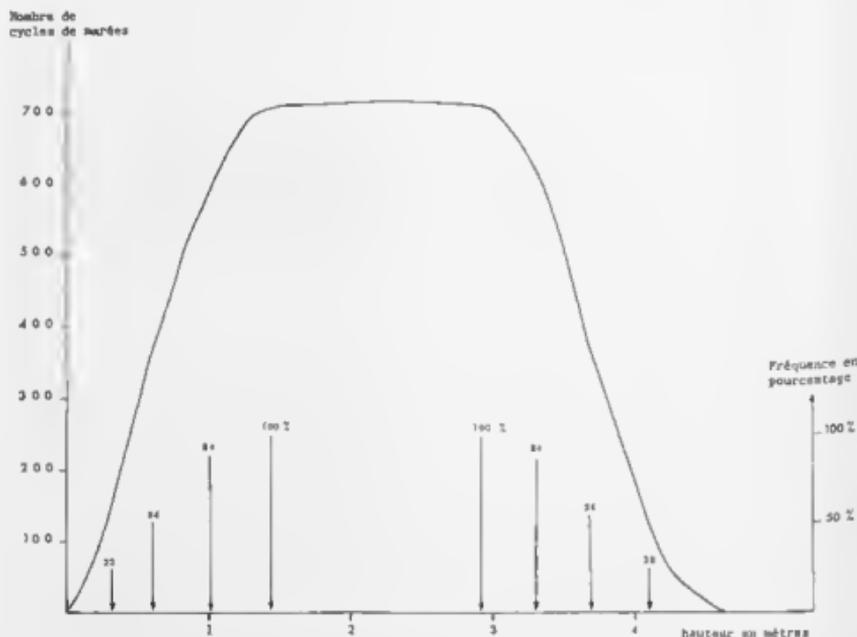


FIG. 5. — Arcachon : Nombre de marées montantes recouvrant le sédiment, ou de marées descendantes le découvrant, pour chaque niveau cotidal, sur une période annuelle (1959); fréquence de l'alternance émerision-immersion.

en premier lieu, par le fait qu'il n'est pas tenu compte (par suite de l'application pure et simple de la formule : hauteur = coefficient \times 2 \times Unité de hauteur) des variations de niveau dues aux ondes diurnes et à longues périodes, et, en second lieu, parce que nous ne tenons pas compte des conditions météorologiques qui influent sur les marées. Cependant, cette dernière solution donne rapidement une idée des caractéristiques hydrographiques de chaque hauteur (figure 5). Les données analogues, établies selon la première méthode, à partir des courbes marégraphiques, par M. AMANIEU, qui travaille plus précisément sur les très hauts niveaux (schorre et slikke), permettent de constater que, pour les niveaux supérieurs, nos résultats sont erronés par défaut. En ce qui concerne un niveau particulièrement intéressant, à la cote 3,20 m (niveau des *Eurydice affinis*), 91 % des marées montantes l'ont recouvert en 1959 (pour 1963, M. AMANIEU obtient 94 % à partir des courbes marégraphiques). Ces données revêtiront un grand intérêt quand nous étudierons la répartition verticale de la faune endogée des niveaux supérieurs.

2° Durée maximale d'émersion par niveau au cours de l'année.

Les prédictions des hauteurs de haute mer permettent de calculer les durées maximales d'émersion de différents niveaux. Les marées de vives-eaux ou de mortes-eaux atteignent, à Arcachon, tous les sédiments situés au-dessous de la cote 2,80 m, si bien que les durées maximales d'émersion pour ces niveaux ne sont que de quelques heures (voir tableau B, et figure 3). Les niveaux supérieurs à 4,10 m ne sont atteints par la marée qu'au cours d'une dizaine de périodes de vives-eaux dans l'année, mais ce niveau peut rester émergé plusieurs semaines consécutives. Le niveau 3,75 m peut rester émergé 9 jours au maximum, et, à partir de cette cote, les durées d'émersion maximales sont décroissantes avec les hauteurs : 3,70 m : 9 jours — 3,60 m : 8 jours — 3,50 m : 6 jours — 3,40 m : 5 jours — 3,30 m : 4 jours — 3,10 m : 3 jours — 3,00 et 2,90 m : 2 jours — 2,80 m recouvert par toutes les marées montantes (valeurs pour 1959).

Conclusions, les premières données (niveaux marégraphiques) étaient indispensables à notre étude écologique, avant tout basée sur la répartition verticale des espèces. Les autres données (durées d'émersion, fréquence de l'alternance émergence-immersion, durées maximales d'émersion) seront particulièrement utiles pour l'étude de la faune des niveaux élevés, essentiellement *Eurydice pulchra*, *E. affinis* et *Bathyporeia pilosa*.

CHAPITRE II

FACTEURS TOPOGRAPHIQUES

Après un bref exposé des techniques de repérage du niveau des stations et du tracé des profils topographiques, nous donnerons les niveaux colidaux des stations prospectées dans les diverses localités; puis nous envisagerons les remaniements sédimentaires que subissent ces stations au cours des cycles d'agitation de l'eau à la côte (cycle flot-jusant, biquotidien; cycle vives-eaux - mortes-eaux, bimensuel; cycle saisonnier annuel).

A. TECHNIQUES

Les profils topographiques des estrans de la Vigne, du Camp et d'Arguin, établis à la fin de l'été 1960, ont été publiés dans un travail précédent (DAVANT et SALVAT, 1961). Le profil de ces plages est loin d'être stable, aussi ne pouvait-il suffire à une étude écologique échelonnée dans le temps. Si la Vigne et le Camp ont un profil variable, mais cyclique, il n'en est point de même d'Arguin, dont l'estran a finalement disparu, tant est grande l'instabilité des bancs de sable à l'entrée du Bassin. Il était donc indispensable, au cours des années de prospection et d'observation, de déterminer des niveaux, de tracer des profils et d'évaluer leurs variations.

1° Repérage d'un niveau déterminé servant de base au tracé d'un profil.

La méthode classique consiste à repérer le niveau de basse mer ou de haute mer, en fonction des prédictions marégraphiques de l'annuaire des marées, un jour où les perturbations d'ordre météorologique sont négligeables. Le repérage du niveau de basse mer est plus précis car l'étale de basse mer des estrans semi-abrités est calme, alors qu'à marée haute la houle provoque inévitablement une certaine imprécision.

2° Etablissement des profils topographiques de plage.

Lorsque le travail écologique nécessite un profil topographique de l'estran étudié, la plage est arpentée à partir du niveau de basse mer établi précédemment et de proche en proche en suivant la progression du flot. Les niveaux de plusieurs stations intertidales peuvent être calculés simultanément en mesurant la hauteur d'eau qui les surmonte. Il est préférable, pour éviter le cumul des erreurs d'établir les cotes des diverses stations à partir d'un minimum d'entre elles. Une seconde méthode, plus précise et plus rapide, peut être utilisée quand l'estran est étroit (la Vigne); elle consiste à tendre fortement un fil, marqué tous les mètres, du niveau de basse mer au niveau de haute mer. On relève tous les mètres la hauteur du fil au-dessus du sédiment; le calcul de la pente du fil ne pose aucun problème, et il suffit de connaître un niveau précis du profil (repère fixe) pour pouvoir tracer le profil topographique de la plage.

Des piquets peuvent être enfoncés sur la plage pour repérer les niveaux cotiaux de diverses stations. Si, pour le faciès rocheux, cette opération permet de retrouver un niveau cotidal, plusieurs semaines ou plusieurs mois après l'avoir établi, celle-ci doit s'accompagner pour le faciès sableux d'une garantie indispensable, comme nous le constaterons un peu plus loin. Chaque partie de l'estran s'engraisse puis s'amaigrit, aussi est-il indispensable de faire une marque sur le piquet au niveau d'affleurement du sédiment; en effet, le piquet sera émergé d'une hauteur plus faible s'il y a un apport de sédiment, et s'il permet de retrouver la station, celle-ci n'aura plus le même niveau cotidal.

3° Précision des repérages.

Il n'est guère possible de connaître la précision du repérage du premier point; en revanche, on peut vérifier l'arpentage réalisé à partir de celui-ci. La différence de hauteur entre les cotes de haute mer et de basse mer doit correspondre au marnage indiqué par l'Annuaire des marées. Nous considérons que la précision ne peut être supérieure à 5 cm, ce qui est, malgré tout, convenable et suffisant pour un travail écologique. Nous donnerons un exemple de ces repérages de niveau : le 7 septembre 1962, par temps calme, à la Vigue, grâce à un piquet fixé en bas de plage, et recevant une marque aux étales de basse mer et de haute mer, le marnage mesuré fut de 1,89 m; quant au profil tracé à partir du niveau de basse mer, il établissait, avec un niveau cotidal de haute mer de 3,04 m, un marnage de 1,86 m. La précision de ces mesures était bonne, mais il faut convenir que le travail était facilité par un faible marnage et un estran très étroit.

B. RÉSULTATS

1° L'estran, la marée et l'horizon de résurgence.

Au cours du flux, la montée du plan d'eau interstitielle dans les sédiments qui se sont asséchés pendant l'émergence, s'effectue plus lentement que la montée de l'eau de mer. Le phénomène inverse se produit au cours du reflux; le niveau de l'eau de mer décroît plus rapidement que ne s'abaisse celui du plan d'eau d'imbibition. L'eau infiltrée dans le haut estran continue à filtrer dans le sable pendant l'émergence, et sourd sur la plage à un niveau que nous appellerons « l'horizon de résurgence ». Celui-ci est déterminé, entre autres facteurs, par le profil topographique de l'estran et la granulométrie du sédiment, et se situe généralement un peu au-dessus de la rupture de pente. Les eaux suivent dans les estrans océaniques un schéma identique à celui décrit par DELAMARE DEBOURVILLE (1955), mais nous aurons l'occasion de revenir sur ce schéma et de le préciser à propos des bas de plages semi-abrités.

Les estrans semi-abrités du Bassin d'Arcachon ont une pente continue (le niveau cotidal de toute station est d'autant plus élevé qu'elle est plus proche de la laisse de haute mer), mais non uniforme (voir fig. 6). Il n'en est pas de même des estrans étudiés près de Boulogne (voir fig. 6) au profil « ondulant ». Cette pente continue a pour conséquence un ruissellement d'eau, en provenance de l'horizon de résurgence, à la surface des sédiments compris entre celui-ci et les niveaux de basse mer. Ce ruissellement se fait sous faible épaisseur, un ou deux centimètres, parfois canalisé par des ruisselets. C'est pourquoi la durée d'émergence ne signifie strictement rien, envisagée du point de vue de l'assèchement du milieu meuble, pour les niveaux inférieurs à cet horizon de résurgence. Il nous restera, cependant, à envisager si cette eau de ruissellement ne provoque pas la modification des conditions hydrologiques de l'eau interstitielle du sédiment (pH, salinité, température, oxygène dissous). Il était important de souligner le rôle joué par cet horizon de résurgence qui n'a pas son équivalent dans l'intertidal rocheux, où l'émergence provoque inexorablement la dessiccation à tous les niveaux (sauf interstices et couvertures végétales). L'émergence n'en-

traîne la désimbibition que pour les niveaux supérieurs à l'horizon de résurgence; c'est d'ailleurs ce que confirmera l'étude de la porosité.

Pour les estrans du Pas-de-Calais, le problème est fondamentalement différent. La différence majeure est la suivante : la zone de balancement des marées a plusieurs centaines de mètres dans le Boulonnais, pour une amplitude de marée de 10 m, alors que les estrans d'Arcachon se réduisent parfois à une quarantaine de mètres (en mode semi-abrité), pour 4,40 m d'amplitude. La houle est, en grande partie, responsable de cette différence (la pente est d'autant plus douce que la houle est plus forte). Le profil d'équilibre de ces estrans océaniques de plusieurs centaines de mètres est modifié par les rouleaux déferlants de la houle qui provoque la formation de « bâches » (lagunes parallèles au rivage) aux points d'abrasion, et de « hunes » (fig. 6). Ces bâches, plus ou moins nombreuses, 2 à 4 selon l'époque de l'année, sont profondes de quelques décimètres à un mètre d'eau; elles communiquent entre elles par des ruisseaux de déversement au débit rapide. La conséquence de ces profils irréguliers et ondulants est que, chaque sommet de hune se comporte comme un haut de plage : dès l'émersion, l'eau s'infiltré et finit par suinter à quelques centimètres au-dessus du plan d'eau de la bâche vers laquelle elle s'est dirigée. Cette topographie ondulante se traduit par l'existence de nombreux horizons de résurgence à des niveaux cotidiaux divers (fig. 6), alors qu'une plage semi-abritée du Bassin d'Arcachon n'en comporte qu'un seul.

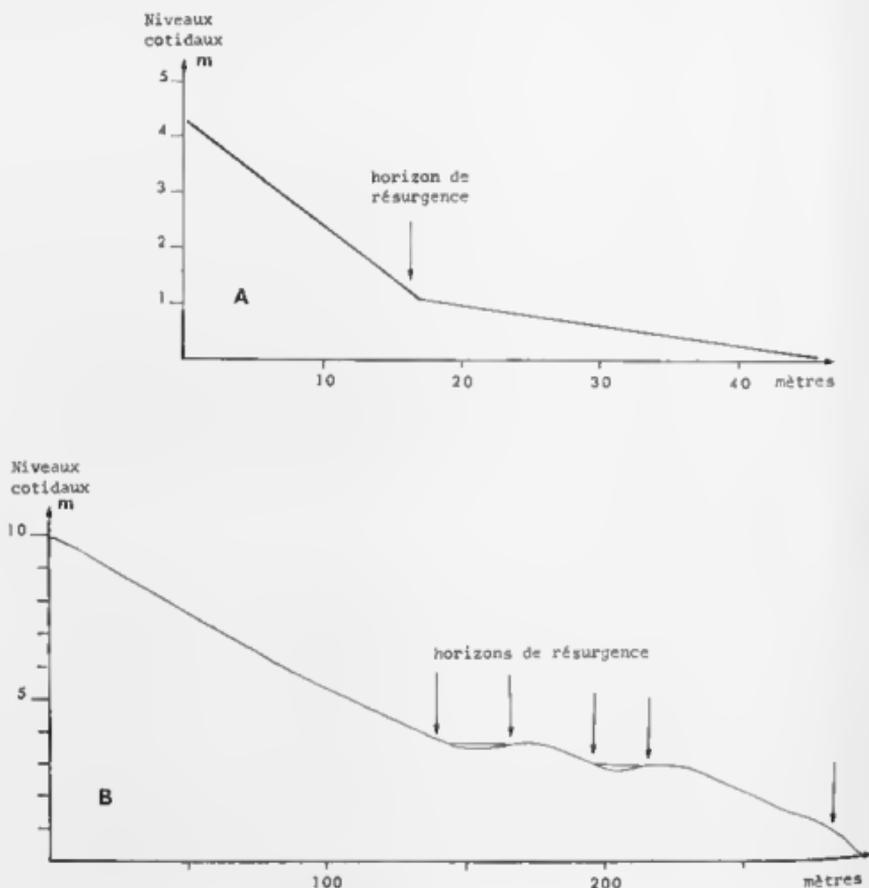


FIG. 6. — Profils topographiques types, d'une plage du Bassin d'Arcachon (A) et d'une plage du Boulonnais (B).

En conclusion, pour les plages semi-abritées du Bassin d'Arcachon, l'émer-sion n'implique la perte en eau du sédiment que pour les stations situées au-dessus de l'unique horizon de résurgence.

Pour les plages océaniques du Boulonnais, le sédiment s'assèche à l'émer-sion à partir du sommet de chaque banc, déterminant plusieurs horizons de résurgence aux abords des bâches et du niveau de basse mer.

2° Profils des estrans et niveaux cotidaux des stations prospectées.

BASSIN D'ARCACHON : La figure 7 reproduit les profils topographiques des trois estrans qui furent l'objet de prospections mensuelles, de février 1959 à février 1960. Ces profils furent établis à la fin de l'été, avant les grandes marées d'automne. Les stations de prélèvements faunistiques sont échelonnées de deux mètres en deux mètres, du niveau de H.M.V.E. à celui de B.M.V.E. — L'étude physico-chimique sur le terrain et le dépouillement des récoltes faunistiques sont basés sur la numérotation de ces stations. Les profils topographiques font apparaître la division de l'estran en deux parties de part et d'autre de la rupture de pente. La pente de la partie supérieure, plus forte, est de 16 % à la Vigne (stations 1 à 9), 14 % au Camp (stations 3 à 13) et de 14 % à Arguin (stations 3 à 10). Elle est maximale à la Vigne, estran le plus éloigné de l'entrée du Bassin et le mieux protégé de la houle. La pente de la partie inférieure (terrasse de basse mer, SHEPARD, 1948) est de 5 % à La Vigne (stations 9 à 20), de 3,6 % au Camp (stations 13 à 32) et 2,2 % à Arguin (stations 10 à 32).

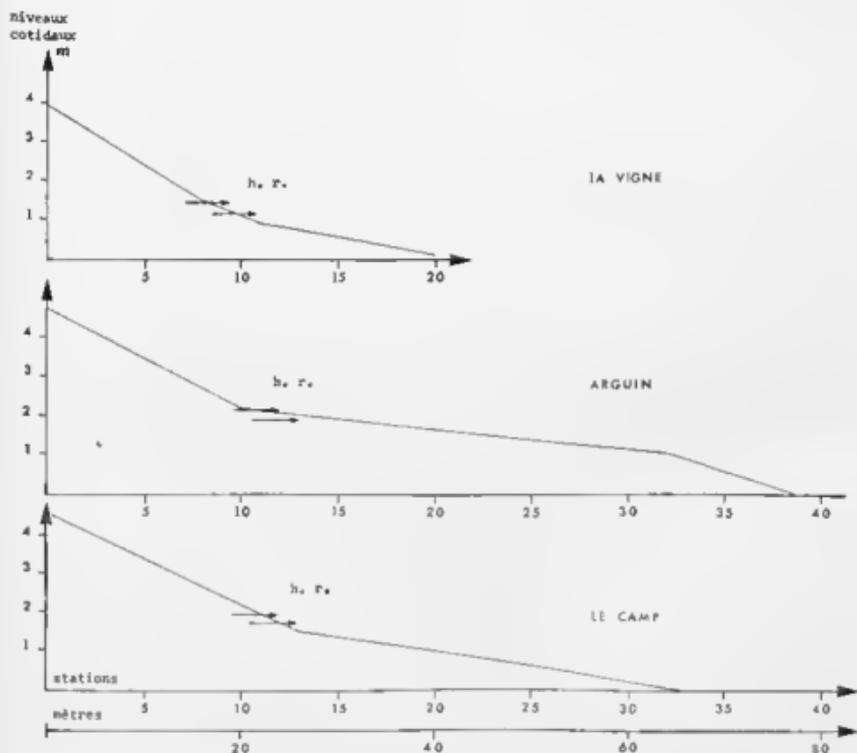


FIG. 7. — Profils topographiques des estrans étudiés dans le Bassin d'Arcachon. Les stations sont espacées de deux mètres, du niveau de haute mer au niveau de basse mer (h. r. = horizon de résurgence).

De façon à ne point surcharger les profils, les stations correspondantes aux niveaux marégraphiques caractéristiques ont été portées dans le tableau 4. Le chapitre précédent permet de déterminer les caractéristiques hydrographiques de chaque station, à partir de son niveau.

L'estran d'Arguin est très particulier : il est situé en bordure d'une lagune retenant l'eau à basse mer, et alimenté par les eaux de résurgence des bancs de sable voisins émergés. Pendant le reflux, le niveau de la lagune baisse en même temps que celui du Bassin, mais deux heures avant l'étape, le niveau se stabilise, la lagune ne débordant son trop-plein que par un courant de déversement. Le niveau de la lagune reste donc stable mais son plan l'eau est supérieur de près d'un mètre au zéro des cartes marines. Arguin est donc un estran dont la partie inférieure fait hydrographiquement défaut.

Coefficient	Niveaux marégraphiques	Niveaux cotiaux	La Vigne	Le Camp	Arguin
120	H.M.V.E.eq	4,80			
100	H.M.V.E.eq.m.	4,27		3	2-3
94	H.M.V.E.m.	4,15		3-4	3
70	H.M.m.	3,70	1-2	5	4-5
45	H.M.M.E.m.	3,20	3	6-7	6
20	H.M.M.E.	2,70	4-5	8	8
--	Niveau moyen	2,15	6	10-11	9-10
20	B.M.M.E.	1,68	7-8	12	18
15	B.M.M.E.m.	1,10	10	16	32
70	B.M.m.	0,60	14	22	36
94	B.M.V.B.m.	0,27	17	29	
100	B.M.V.E.q.m.	0,20	20	30	
120	B.M.V.E.eq.	-0,05			

TABLEAU 4. — Arguin, niveaux marégraphiques, niveaux cotiaux et numéros des stations correspondantes étudiés sur les trois plages.

BOULONNAIS : Les prospections n'ont été réalisées qu'à certaines stations, choisies pour l'importante densité de certaines espèces; leurs niveaux, déterminés comme indiqué précédemment, sont les suivants :

Station de la Pointe-aux-Dies : 3,45 m. basse mer des plus faibles marées.

Station à *Haustorius arenarius* de Wissant : 4,20 m. niveau moyen.

Station à *Urothoe brevicornis* de Wissant : 2,10 m. niveau de basse mer de mortes-eaux moyenne.

3° Remaniement du sédiment. Modification des profils de plage.

Le sédiment est un matériel meuble dont les éléments peuvent être remaniés par l'eau en mouvement. Pour chaque catégorie de particules, de densité et de taille donnée, il existe des vitesses caractéristiques du courant d'eau, déterminant leur mise en suspension ou leur sédimentation. Les actions hydrodynamiques s'exercent sur le sédiment par les vagues et les courants; le sédiment subit l'influence de leurs variations : alternative du flot et du jusant (cycle biquotidien) — alternative de vives et mortes-eaux (cycle biennuel) — alternative des périodes calmes et agitées (cycle annuel). Nous envisagerons très brièvement ces cycles pour déterminer les modifications qu'ils provoquent sur le niveau cotidal des stations étudiées.

a) REMANIEMENT DÛ AU CYCLE DE MARÉE.

Si un point d'un profil topographique a le même niveau cotidal avant et après la marée haute, cela n'implique pas l'absence de remaniement, mais peut correspondre à une érosion compensée par un apport de même épaisseur. Pour évaluer ce remaniement, on utilise du sable coloré par l'encre de Chine rouge mis à l'éluve à 50° (LADRAS, 1957; KING, 1951). Le sédiment de la partie supérieure de la plage est érodé par le flot : le sédiment se dépose à nouveau au cours du jusant (mais l'amplitude de ce remaniement est généralement masquée par celui que provoque le cycle mortes-eaux - vives-eaux). Des mesures répétées ont néanmoins permis de constater un remaniement de 2 à 4 cm entre le niveau moyen et le niveau de H.M.M.E. à la Vigne. L'érosion du sédiment par le flot met en pleine eau les espèces colonisant ce niveau et vivant dans les premiers centimètres du sable. Ces espèces sont précisément des espèces à vie pélagique à marée haute. La vague amène à la plage un excès d'eau, qui reflue vers les bas niveaux par un courant circulant sur le sédiment, et qui provoque les rides de sable.

b) INFLUENCE DU CYCLE VIVES-EAUX - MORTES-EAUX.

En septembre et octobre 1964, le profil topographique de la Vigne fut établi à quatre reprises, entre deux vives-eaux consécutives (profil très précis avec cordes, voir ci-dessus).

24 septembre	coefficient 102	vives-eaux
28 septembre	coefficient 59	période de déchet
30 septembre	coefficient 45	mortes-eaux
5 octobre	coefficient 95	période de revif

Les plus fortes variations de niveau sont inférieures à 13 cm, les graphiques de ces profils donneraient une image confuse des variations sous l'influence de l'alternance vives-eaux - mortes-eaux. Cependant, les conclusions suivantes s'imposent : pour le haut de plage, les niveaux cotidaux les plus élevés correspondent aux profils établis lors des marées de vives-eaux, coefficients 102 et 95, les moins élevés correspondent aux profils établis lors des marées de mortes-eaux, coefficients 59 et 45. Le phénomène est inverse pour les bas niveaux. Les variations de niveau sont très faibles pour les niveaux voisins de la eole 1 m; des enles 1,33 m à 0,77 m il n'y a pratiquement ni engraissement ni amaigrissement. Ce cycle d'engraissement et d'amaigrissement, sous l'action des vives et mortes-eaux, avait déjà été mis en évidence sur des estrans océaniques par LAFOND (1939) à la Jolla en Californie, et par SHEPARD (1948). A la suite de ses observations, LAFOND détermine une charnière du profil topographique de part et d'autre de laquelle il y a érosion ou apport, selon qu'il s'agisse de mortes-eaux ou de vives-eaux, charnière correspondant au niveau moyen. Il n'en est rien à La Vigne où les relevés effectués montrent que cette charnière se situe entre la rote 1,20 et 0,70 m et que cette zone correspond à la rupture de pente de la plage et à l'horizon de résurgence, et non au niveau moyen (2,15 m à Arcachon).

En conclusion, en vives-eaux, les niveaux au-dessus de la rupture de pente (ou de l'horizon de résurgence) sont érodés, et ce sédiment enlevé contribue à engraisser les niveaux du bas estran. En mortes-eaux, le haut estran s'engraisse aux dépens du bas de plage.

c) VARIATIONS SAISONNIÈRES DES PROFILS DE PLAGE.

Les périodes de vives agitations de l'eau à la côte, provoquent une érosion de la partie haute et moyenne de l'estran; au contraire, les périodes calmes contribuent à son engraissement (SHEPARD et LAFOND, 1940; SHEPARD, 1948; de RIVILLE, 1953; LADRAS, 1957).

Les tempêtes dans le Bassin d'Arcachon sont très fréquentes en automne et en hiver; ainsi, d'octobre à décembre 1960, il y eut 24 jours de tempête, contre 15 jours de janvier à septembre. Au printemps et en été, les jours de tempête n'ont pas une action prolongée, et particulièrement en été les périodes calmes

l'emportent pour provoquer un engraissement de la plage. De par sa situation géographique, l'estran de la Vigne subit, d'octobre à avril, l'action commune des tempêtes, fréquentes à cette époque, et d'un maximum de vent soufflant du nord-est, est, et sud-est qui affronte les estrans de la partie ouest du Bassin (Le DANTEC, 1960). En 1964, entre le 5 et le 19 octobre, une longue période de mauvais temps, dont 4 jours de tempête, a érodé le sédiment du haut de plage sur 30 cm d'épaisseur. Quelle sera la faune et à quelle éthologie se rapporteront les espèces colonisant ces niveaux susceptibles d'une si rapide et si profonde érosion ? Il est intéressant, grâce aux repères cotidaux et aux profils topographiques réalisés aux diverses périodes de l'année, de connaître approximativement la variation de niveau de quelques stations échelonnées du niveau de H.M. au niveau de B.M., pour la plage de la Vigne qui fut l'objet de prospections mensuelles. La figure 8 donne ces variations de niveau qui permettent de constater, une fois encore, que le niveau relativement stable se situe à la rupture de pente (0,70 m à 1,20 m), et non au niveau moyen (2,15 m). Il sera, d'autre

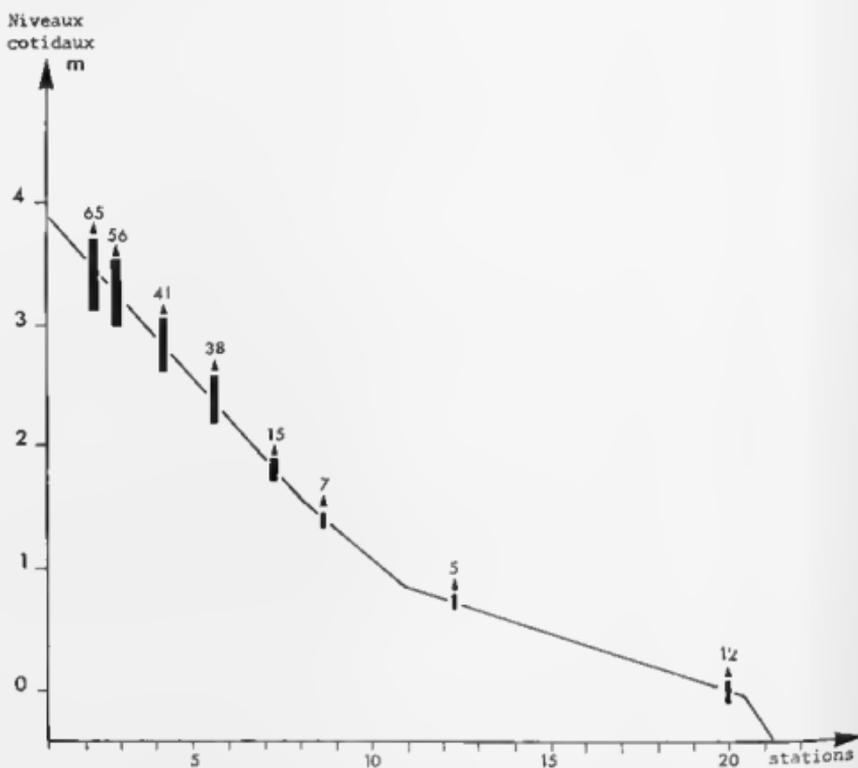


FIG 8 — Arcachon, plage de la Vigne. Modifications du niveau cotidal de quelques points de l'estran au cours de variations saisonnières sur une période de quatre années (en centimètres).

part, important de considérer ces variations en hauteur des stations étudiées, si nous observons une modification de la répartition verticale de la faune avec la saison. Si, par exemple, on constate l'absence saisonnière d'une espèce, à la station de niveau moyen de 2,88 m, qui subit une variation en hauteur de 20 cm en plus ou en moins, il faudra vérifier si cette absence n'est pas en rapport avec la modification du niveau cotidal de la station.

La plage de Wimereux fournit un autre exemple de l'importance de ce remanement saisonnier. La présence d'un banc de tourbe, à proximité de la

station prospectée, a permis de déterminer les variations du niveau cotidal de celle-ci en cours d'année (en fonction de l'érosion ou des dépôts de sable, la tourbe était plus ou moins émergée). Le niveau cotidal de la station fut déterminé le 23 avril 1961, et correspondait au niveau de B.M.M.E. — Le sédiment est surélevé d'avril à septembre, et érodé d'octobre à mars, ce qui correspond à une action érosive des eaux côtières en période agitée, et à un apport sédimentaire au cours des périodes calmes. En trois mois, le sédiment est affouillé sur 50 cm.

Conclusions : La connaissance du niveau cotidal des stations prospectées était indispensable à notre étude écologique. Il faudra tenir compte de ces remaniements et de ces modifications du niveau des stations, notamment pour les espèces endogées des hauts niveaux (*Eurydice pulchra*, *E. affinis*, *Bathyporeia pilosa* et *B. sarsi*). Nous mettrons en rapport ces modifications avec leur éthologie et leur éventuelle variation saisonnière de répartition verticale.

FACTEURS CLIMATIQUES : MÉTÉOROLOGIE ET HYDROLOGIE

Les données météorologiques sont extraites, ou ont été calculées à partir des publications du Ministère des Travaux publics et des Transports, Secrétariat général à l'Aviation civile, Direction de la Météorologie nationale. Les données hydrologiques concernant le Bassin d'Arcachon proviennent, en grande partie, de la station d'Arcachon de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, grâce à la complaisance et aux travaux de M. LE DANTEC (1956, 1957, 1960 et 1963). A ces données s'ajouteront, dans ce chapitre, les mesures personnelles sur le terrain, effectuées dans le Bassin d'Arcachon et dans le Boulonnais, dans le dessein de compléter nos connaissances sur l'eurythermie et l'euryhalinité des espèces endogées étudiées.

Les facteurs hydrologiques sont sous l'étroite dépendance des facteurs météorologiques. La salinité des eaux et sa variation au cours de l'année, est liée aux précipitations, de même que la température de l'eau est liée à celle de l'air. C'est pourquoi leur étude doit être menée conjointement.

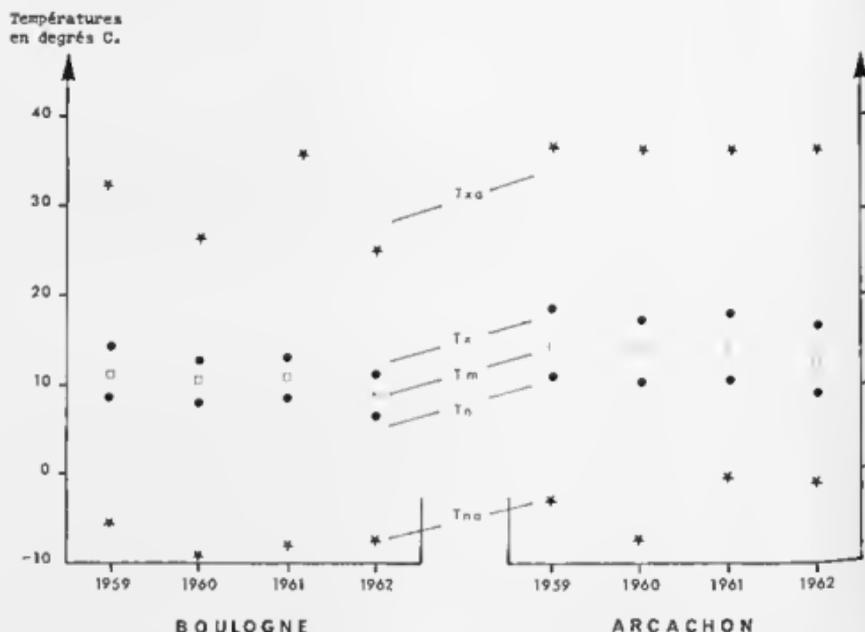


FIG. 9. — Observations météorologiques annuelles relatives aux températures à Boulogne et au Cap-Ferret (Arcachon), légende : Txa : Température maximale absolue. Tx : Moyenne des maxima. Tm : Température moyenne annuelle. Ta : Moyenne des minima. Tna : Température minimale absolue.

Remarque 1. Les données hydrologiques correspondent aux caractéristiques de l'eau qui surmonte le sédiment (salinité, température, oxygène dissous, acidité). Ces mesures caractéristiques, mais relatives à l'eau interstitielle, seront étudiées dans un autre chapitre.

En effet, l'eau interstitielle diffère de l'eau qui surmonte le sédiment, en raison :

- de sa présence même au sein des dépôts meubles qui conditionnent, dans une certaine mesure, sa circulation et provoquent sa différenciation;
- du phénomène de l'émergence propre au domaine intertidal;
- de phénomènes divers, tels que résurgence d'eau douce dans l'estran, précipitations brutiques pendant l'émergence.

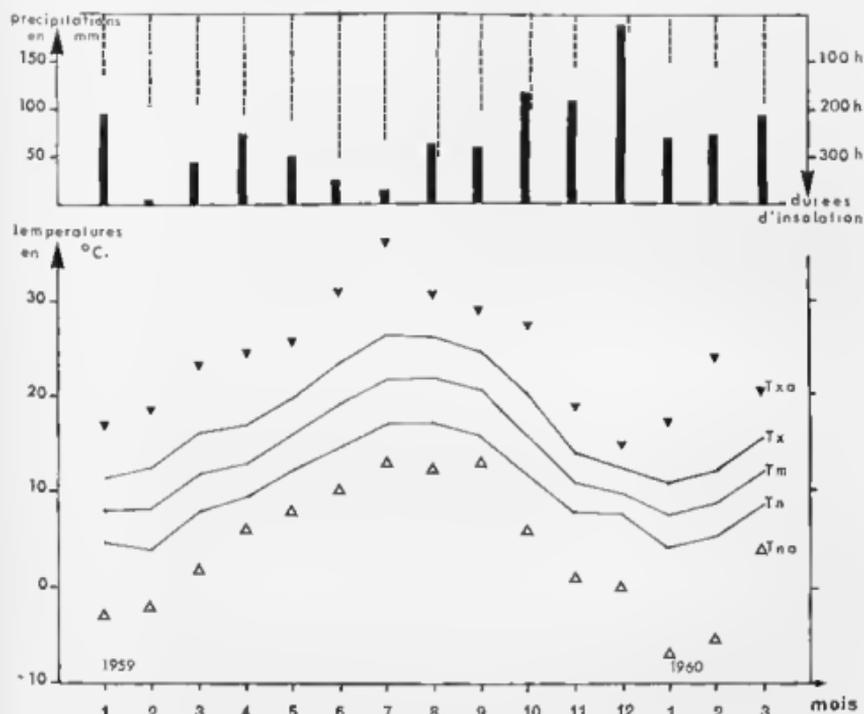


Fig. 10. — Observations météorologiques mensuelles au Cap-Ferret (Arcahon), pendant les Prospections faunistiques.

Légende : Txa : température maximale absolue.
Tx : moyenne des maxima.
Tm : température moyenne annuelle.
Tl : moyenne des minima.
Tna : température minimale absolue.

Remarque 2. La température de l'air est très importante.

- a) Elle détermine la température de l'eau côtière.
- b) Elle favorise l'évaporation, phénomène qui, avec l'écoulement par gravité, contribue à la perte en eau de gravité des sédiments en amont de l'horizon de résurgence pendant la marée basse.
- c) Elle peut influer sur la température de l'eau interstitielle, surtout pendant l'émergence.

d) Elle provoque l'échauffement ou le refroidissement du sédiment exondé qui s'assèche au cours de la marée basse.

Seuls les points *a* et *d* seront envisagés dans ce chapitre. Le point *b* sera étudié avec la porosité et le point *c* se trouve inclus dans l'étude de l'eau interstitielle.

Nous exposerons successivement les données météorologiques (§ A), puis les données hydrologiques (§ B). Nous étudierons, ensuite, leur dépendance réciproque : influence de la température de l'air (§ C) et influence des précipitations (§ D).

A. DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES

Prospection dans le Bassin d'Arcachon : dans une publication précédente (DAVANT et SALVAT, 1961), les données météorologiques provenaient de la Station locale d'Arcachon. Nous croyons préférable d'utiliser les renseignements de la Station Météo du Cap-Ferret, beaucoup plus proche géographiquement des estrans étudiés (à 5 km de La Vigne, à 3,5 km du Camp et à 4,5 km d'Arguin). Cette station se situe dans les dunes et les pins, en bordure de la mer, à l'altitude de 9 mètres.

Prospections dans le Boulonnais : la Station météorologique de Boulogne est la plus proche des stations étudiées (Pointe-aux-Oies, Wisman).

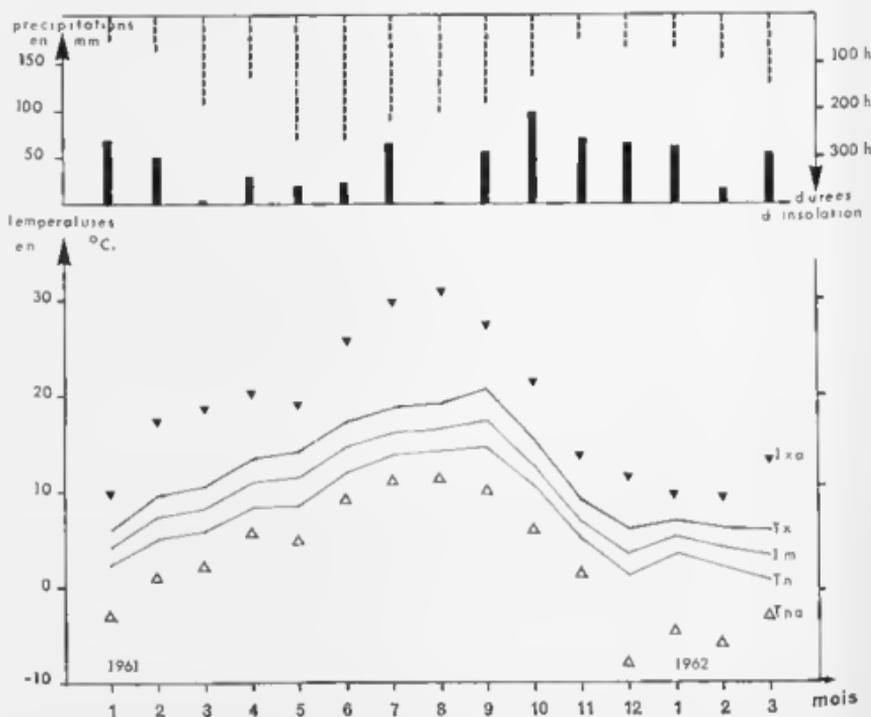


Fig. 11. — Observations météorologiques mensuelles à Boulogne, pendant les prospections faunistiques.

Légende : Tmax : température maximale absolue.
 Tx : moyenne des maxima.
 Tm : température moyenne annuelle.
 Tn : moyenne des minima.
 Tna : température minimale absolue.

La figure 9 rend compte de données météorologiques mensuelles, de 1959 à 1962, pour Boulogne et le Cap-Ferret. La figure 10 expose, pour le Cap-Ferret, les renseignements météorologiques de janvier 1959 à mars 1960, dates des prospections mensuelles sur les plages de la Vigue, du Camp et d'Arguin. La figure 11 donne pour Boulogne les mêmes renseignements, mais, de janvier 1961 à mars 1962, dates des prospections dans la région boulotinaise.

Ces données numériques, qui se passent de commentaires, éclaireront l'étude des conditions hydrologiques, l'étude de l'eau interstitielle du sédiment, et les effets de l'insolation ou des grands froids sur le sable pendant l'émergence.

La luminosité diminue très rapidement dès les premiers centimètres dans le sédiment. BEXARD (1965) indique que l'éclaircissement peut être de 5 lux à 1 cm alors que la luminosité en surface est de l'ordre de 200 000 lux.

Nous n'envisagerons pas ici la question des vents. Remarquons cependant qu'ils déterminent, selon leurs directions, des perturbations hydrographiques (modifications des durées d'émergence des niveaux cotiaux), et hydrologiques (dans le Bassin d'Arcachon les vents favorisent ou contraignent l'entrée des eaux océaniques, d'où des répercussions sur la salinité et la température). Nous renvoyons à ce sujet, à la très intéressante note de LE DANTEC (1960) dans laquelle il dégage les faits saillants du régime des vents susceptibles d'influer sur le milieu marin.

13. DONNÉES HYDROLOGIQUES

1° Bassin d'Arcachon (fig. 12 et 14).

a) CONDITIONS GÉNÉRALES.

La température moyenne mensuelle de l'eau du Bassin, d'une part, et la salinité, d'autre part, sont portées dans les figures 12 et 14. Ces données, du Laboratoire des Pêches Maritimes du Bassin d'Arcachon, ont été obtenues par l'étude hydrologique mensuelle de quelques stations, les mêmes chaque mois, au cours d'une marée moyenne. Si ces données sont essentiellement fonction, surtout pour la salinité, des points de prélèvements choisis pour les établir, elles permettent cependant de réduire le sens et l'amplitude des variations de température et de salinité de l'eau du Bassin.

La salinité moyenne (fig. 14) est voisine de 30 ‰ à l'exception des mois des mois de décembre, janvier et février où les valeurs s'abaissent à 25-26 ‰. La température est également minimale de décembre à février, se maintenant vers 8°. La teneur en sel des eaux baignant une plage arcachonnaise est d'ailleurs plus importante qu'elle se situe plus près des passes. Pendant le reflux, le Bassin se vide, et les eaux douces diversées dans la baie progressent vers les passes, se mélangeant à l'eau de mer entrée à la marée haute précédente. Pendant le flux, les eaux douces sont refoulées par les masses d'eaux océaniques. Selon HAUTREUX (1909), la température à la côte a un maximum vers 14-15 heures et un minimum peu avant le lever du soleil (1).

Les rares renseignements que nous possédions sur la teneur en oxygène dissous de l'eau littorale proviennent de HAUTREUX (1909) et LEGENDRE (1909). Elle est maximale vers midi, et minimale peu avant le lever du jour en raison de l'assimilation chlorophyllienne. En moles-eaux : 6,2 mg d'oxygène dissous par litre vers 6 heures contre 9,2 mg de 10 à 16 heures.

(1) LE DANTEC (1965) a repris cette question et constate que du 16 mai au 8 octobre, la température de l'eau du Bassin est plus élevée à chaque basse mer diurne, parfois de 3° sur la température à l'état de haute mer; en revanche, du 3 octobre 1951 au 9 mars 1964, la température est plus élevée au moment des pleines mers.

b) CONDITIONS LOCALES.

b 1 - *Estrans de la Vigne et du Camp* :

La salinité à basse mer correspond approximativement aux données de la figure 14; c'est ainsi que furent relevées, sur l'un ou l'autre des estrans, les salinités suivantes : 24,9 ‰ en février - 30,7 ‰ en avril - 29,6 ‰ en mai et de 32 à 34 ‰ en octobre. Les eaux baignant ces estrans entrent dans la catégorie des eaux polyhalines d'après les classifications de REDEKE (1922) ou de REMANE (1940). Les plages étudiées font partie « du milieu submergé » défini par PETIT (1954) pour les étangs méditerranéens.

Températures
en degrés C.

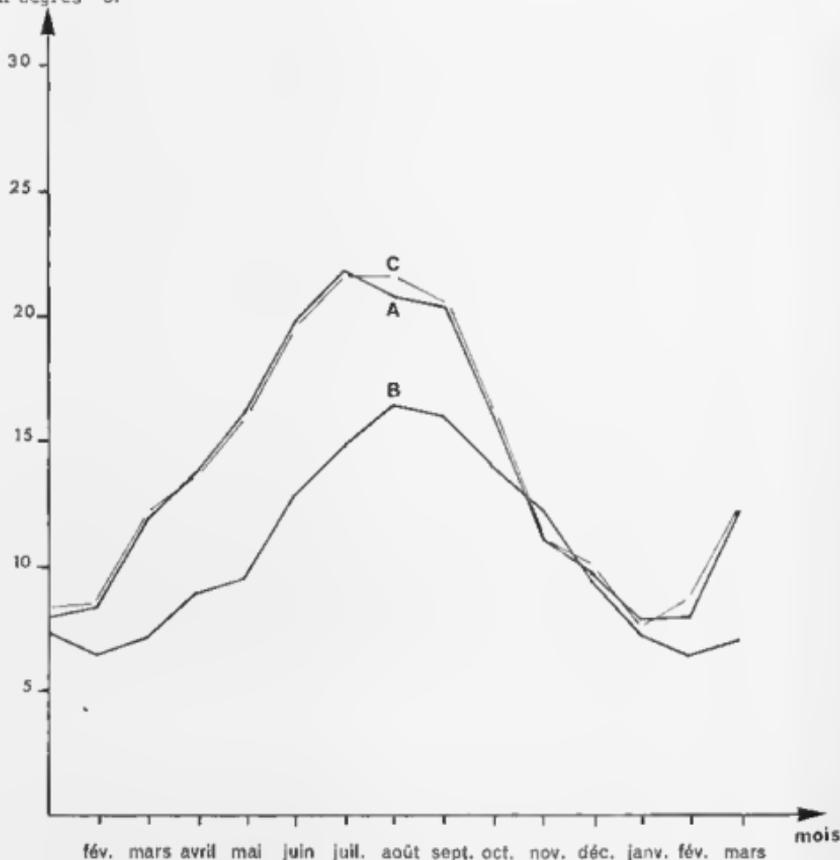


FIG. 12. — Température mensuelle moyenne de l'eau :
A : du Bassin d'Arcachon (janvier 1950-mars 1960).
B : au large des côtes boulonnaises (d'après ROUQUET, 1946 b).
Température mensuelle moyenne de l'air :
C : au Cap-Ferret (Arcachon).

Quant à la température de l'eau de mer qui baigne les plages, son amplitude de variation d'un jour à l'autre est bien trop grande pour que la température moyenne mensuelle corresponde aux variations thermiques effectivement subies par la faune. Il nous sera donné plus loin d'étudier en détail le facteur température.

A la variation saisonnière de ces facteurs s'ajoute une modification progressive s'inversant à chaque étale. Entre la haute mer et la basse mer, la différence de salinité est de 2 à 3 g par litre, les masses océaniques pénétrant dans le bassin au flux, c'est, bien entendu, quand la mer bat son plein que la salinité est la plus forte. A la Vigne, par exemple, le 13 octobre 1962 : à basse mer 31,15 ‰ et à haute mer 34,45 ‰. C'est pourquoi il n'y a rien d'exceptionnel à ce que l'eau interstitielle, infiltrée pendant la marée haute dans la partie supérieure de l'estran, ait une densité plus grande que celle de l'eau baignant la plage à l'étale de basse mer.

La teneur en oxygène dissous est légèrement plus importante à haute mer qu'à basse mer, elle croît régulièrement pendant le flux et décroît pendant le reflux (en période de vives-eaux). Le 22 mai 1962, on relevait à la Vigne les teneurs suivantes :

11 h 05	: 8,35 mg
11 h 35	: 8,30 mg
12 h 15	: 8,05 mg
13 h (basse mer)	: 7,80 mg

Le 13 octobre 1962, basse mer à 11 h 26 : 7,20 mg et haute mer à 17 h 43, 7,83 mg.

Le pH ne semble pas varier avec la marée. Remarquons que toutes les mesures effectuées en mai sont voisines de 8,1 à 0,1 unité près, et celles d'octobre voisines de 7,2.

b2 - Estran d'Arguin.

Les conditions hydrologiques des eaux baignant l'estran d'Arguin sont plus stables quant à la salinité (eaux exclusivement océaniques), mais les variations de température y sont parfois de grande amplitude. A marée descendante la lagune se vide comme le Bassin. L'estran conserve une salinité voisine de celle de l'Océan car il est protégé des courants du reflux, qui évacuent l'eau du Bassin vers le large, par des bancs de sable. En cours d'année la salinité varie généralement de 32 à 36 ‰, bien qu'ait été observée en janvier 1960 une teneur en sel de 31,6 g par litre. Les bancs qui découvrent à marée basse permettent un échauffement considérable de l'eau en période d'insolation maximale, et en septembre 1960 des températures exceptionnelles de 22 à 27° ont été notées dans les courants de déversement d'une lagune à l'autre.

2° Boulonnais (fig. 12).

Les conditions hydrologiques auxquelles sont soumises les plages de Wimereux et de Wissant sont identiques. Elles sont bien plus stables pour ces estrans océaniques que pour les estrans du Bassin d'Arcachon situés dans une baie où les eaux saumâtres se mélangent aux eaux océaniques. Les plages, directement ouvertes sur la Manche, sont baignées par une eau à salinité très peu variable en cours d'année, mais à température plus rigoureuse en hiver et moins élevée en été. De nombreux auteurs donnent des indications à ce sujet, en particulier KNUDSEN et SMITH (1905-1906), LUMBY (1935), ROUCH (1946 a - 1946 b), BOREL (1959) et HOLME (1961 a). La salinité varie de 34,5 à 31,8 ‰, le maximum se situant pendant la saison froide. La température de l'eau est minimale de janvier à mars : 6 à 7°, et maximale en août-septembre : 16 à 17°. Il est important de connaître les températures pour pouvoir comparer le cycle biologique d'une même espèce, à Arcachon d'une part, et dans le boulonnais d'autre part. La figure 12 indique les températures mensuelles moyennes de l'eau au large des côtes boulonnaises (d'après ROUCH, 1946 b), données qui peuvent être utilement comparées à celles d'Arcachon portées sur le même graphique. Cependant, les eaux côtières ont une température quelque peu différente des eaux au large de Boulogne. Les températures, qui m'ont été fort aimablement communiquées par M. NEDELEC de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes de Boulogne et par M. RÉANIER de la station de Biologie Maritime de Wimereux, indiquent des eaux plus froides en hiver (5°,9 en janvier 1961, 3 à 5° en mars

1962) et un peu plus chaudes en été (18°,9 en juillet 1961). Pour les eaux côtières le réchauffement a lieu surtout au cours du mois d'avril où la température passe au-dessus de 10°. Néanmoins la côte bouloonnaise présente des conditions thermiques très rigoureuses pour les trois premiers mois de l'année, comme l'a souligné Bouet (1959). Le tableau D rend compte de quelques-uns des repérages que nous avons effectués lors des prélèvements faunistiques.

Comparativement au Bassin d'Arcachon la température à Boulogne est bien plus froide en hiver et moins chaude en été; d'autre part, le réchauffement intervient plus tardivement à Boulogne (avril-mai) qu'à Arcachon (mars). Le détail thermique sur la côte bouloonnaise aura de profondes conséquences sur le cycle des espèces comparativement à leur cycle dans le Bassin d'Arcachon.

C. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE DE L'AIR

1° Influence de la température de l'air sur la température de l'eau côtière.

La figure 12 permet de constater le rapport direct existant entre les températures moyennes mensuelles de l'air et de l'eau du Bassin d'Arcachon. Cette similitude s'explique par la grande surface des baies de sable émergés à marée basse : un tiers, en effet, de la superficie du Bassin est exposé à l'action de la mer moyenne (50 km² sur 155 km²). Les lentes sables, sable vaseux et vaseux subissent les ardeurs du soleil ou les rigueurs du froid. L'eau de ruissellement ou celle qui séjourne quelques heures dans les flaques avant d'être reprise par le flot, s'échauffe ou se refroidit rapidement en fonction des conditions aériennes ambiantes. A l'arrivée du flot la température de l'eau augmente ou diminue en se mélangeant aux eaux précédentes et en fonction de la température du sédiment qu'elle recouvre. L'écart en 24 heures, entre le minimum et le maximum de température est plus important dans l'air que dans l'eau, mais les températures moyennes sont presque les mêmes. Notons qu'en quelques jours la température de l'eau côtière peut varier considérablement, en fonction des conditions météorologiques; ainsi, à La Vigne le 8 février 1963, la température de l'eau était de 4°,5 et onze jours plus tard elle atteignait 11°,8. LE DASTÈS (1965) a d'ailleurs montré l'importance des conditions thermiques du mois de février dans le cadre des variations saisonnières annuelles de la température.

2° Influence de la température de l'air sur la température des sédiments émergés (fig. 13 et tableau D).

L'eurythermie est une caractéristique fondamentale de la physiologie des espèces intertidales; il convient donc d'étudier en détail cette question. Les variations thermiques sont surtout importantes pour la faune endogée colonisant les sédiments en amont de la zone de résurgence, c'est-à-dire dans un sédiment qui perd son eau d'imbibition (eau de gravité) à l'émersion, devenant ainsi beaucoup plus réceptif aux ardeurs du soleil et aux rigueurs du froid. BRICK (1928), CALLAME (1961) et BEXACO-DEBYSEN (1963) ont relevé quelques températures au sein des sables intertidaux, mais sans établir de façon suivie, dans le temps, les variations thermiques. WISZNIEWSKI (1934) et PENNAK (1940) ont étudié ce problème plus en détail; ainsi WISZNIEWSKI note une variation de 12°,2 en 24 heures sur une plage ensoleillée d'un lac de Pologne pour une variation des eaux du lac de 3°,7. Les données sur les sables intertidaux sont cependant, à cet égard, extrêmement rares. La présente étude complètera non seulement nos connaissances sur l'eurythermie des espèces (en particulier Isopodes *Eurydote* et Amphipodes fouisseurs *Haustorium* et *Bathyporeia*), mais éclairera également et même expliquera en partie leur écologie (variations saisonnières de la distribution verticale).

Deux méthodes furent utilisées pour repérer les températures :

— la première consiste à noter la température à différentes profondeurs pendant l'insolation. Elle fut utilisée pour l'étude de stations, étudiées en fonction de

la faune endogée, à des époques diverses de l'année. Cette méthode n'est cependant réalisable que pendant l'émergence du sédiment :

- la seconde permet de connaître les températures minimale et maximale à une profondeur déterminée pendant un laps de temps choisi, grâce à l'emploi des thermomètres à maxima de Negrelli et à minima de Rutherford au sein du sédiment, et à minima et maxima pour la température aérienne.

1^{er} exemple : station de niveau cotidal élevé dans le Bassin d'Arcachon.

Nous avons choisi d'exposer les repérages de températures effectués à Arcachon, à La Vigne, à la cote 2,70 m (niveau de haute mer de la plus faible marée théorique du coefficient 20), car ce niveau correspond approximativement à la limite inférieure de la zone d'abondance d'*Eurydice affinis* et à la limite supérieure de la zone d'abondance d'*Eurydice pulchra*; le 5 octobre 1962 les densités de populations étaient les suivantes : *E. affinis*, 84 individus au mètre carré — *E. pulchra*, 120 individus au mètre carré.

La figure 13 indique les variations de la température du sédiment en profondeur le 5 octobre 1962, sous l'effet d'une insolation modérée. La température de l'eau de mer est de 18° — la station découvre à 11 heures — dès 11 h 10 le sédiment a perdu la moitié de son eau d'imbibition — la basse mer est à 15 h 10. Les courbes précisent la profondeur atteinte par la perturbation thermique, sa durée et son intensité. On remarque le retard avec lequel ont lieu les changements de température en fonction de la profondeur : à 20 cm la température du sable continue à monter alors que la température extérieure diminue depuis 2 heures. La faune endogée subit une variation de 2°,6 si elle se trouve à 20 cm de profondeur; en revanche les variations sont de 6° et 9° à 10 et 5 cm. Quelle sera, dans ces conditions, la répartition des espèces endogées? Ces données nous permettront de préciser l'enthermie des espèces dans la nature, problème que nous abordons dans l'étude proprement écologique. Si ces études nous renseignent

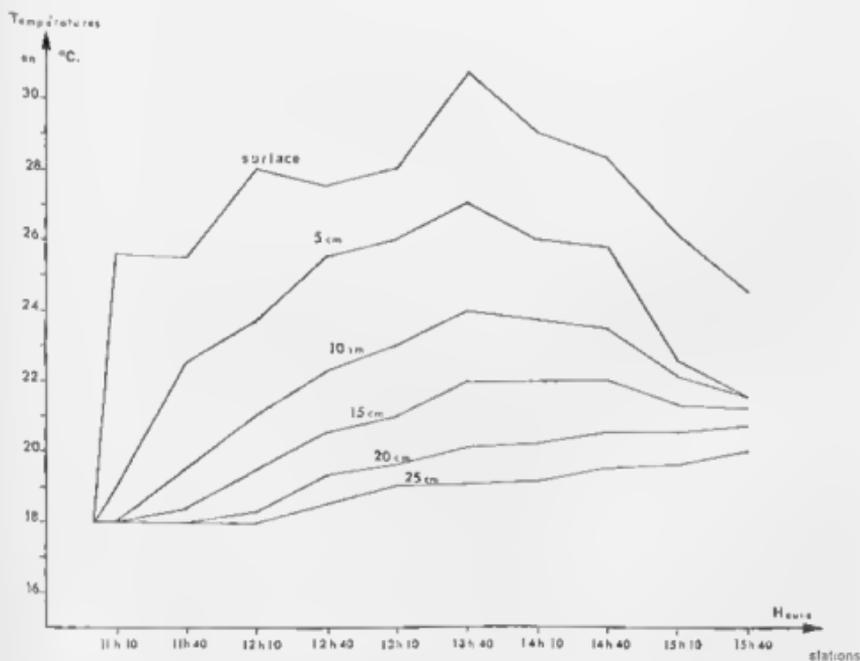


FIG. 13. — La Vigne, niveau cotidal 2,70 m. Perturbation thermique au sein du sédiment le 5 octobre 1962, jour d'insolation modérée. Niveau à *Eurydice pulchra* et *E. affinis*; densités maximales de peuplement entre 0 et 15 cm.

sur l'eurythermie des espèces, il ne faut point négliger « le choc thermique », pouvant résulter de l'arrivée du flot à la station considérée.

La faune des premiers centimètres du sédiment subit un choc thermique d'autant plus faible que le sédiment sera submergé tard dans l'après-midi, c'est-à-dire après une chute appréciable de la température aérienne ayant entraîné celle du sédiment superficiel. Si l'immersion se produit au cours d'une insolation maximale (cas des mortes-eaux à Arcachon, voir conditions marégraphiques), le choc thermique est violent; ainsi, en mortes-eaux, il aurait été dans les conditions ambiantes du 5 octobre 1962 de 9° (il s'agit du choc thermique, donc d'une modification intervenant en quelques secondes).

Pour la faune endogée, située à 20-25 cm de profondeur, le problème est exactement inverse. L'arrivée du flot tard dans l'après-midi provoque un choc thermique maximal, puisque l'augmentation de température des suites de l'insolation se poursuit avec un retard au sein du sédiment; au contraire, si le niveau est submergé au moment d'insolation maximale le choc thermique est réduit car les ardeurs du soleil n'ont pas encore augmenté la température du sédiment en profondeur.

La nuit un phénomène analogue se produit, mais la température au sein du sédiment est alors inférieure à celle de l'eau côtière. Quand le sable est submergé la faune endogée est à la température de l'eau de mer, les variations de température n'interviennent qu'à l'émergence (qu'il s'agisse d'ailleurs d'un sédiment perdant ou non son eau d'imbibition). A de très rares exceptions près, la marée basse diurne permet un échauffement et la marée basse nocturne un refroidissement. *Eurydice pulchra* et *Eurydice affinis*, qui sont présentes dans les premiers centimètres du sédiment, subissent donc à ces niveaux une importante modification thermique (de l'ordre d'une dizaine de degrés pour une insolation modérée en octobre) et un violent choc thermique avec l'arrivée du flot.

Après avoir envisagé l'épaisseur du sédiment atteint par la perturbation thermique, la durée et l'intensité de cette perturbation par une journée d'insolation modérée, nous devons envisager l'amplitude de cette variation thermique à diverses périodes (hiver-été) de l'année. C'est l'insolation diurne et non le refroidissement nocturne qui provoque le plus grand écart dans le sable par rapport à la température de l'eau côtière. La température à 10 cm est toujours très proche de la température maximale aérienne (repérée dans les conditions d'observations météorologiques). Par des températures maximales aériennes (voir fig. 10, données météorologiques), de 29 à 36° (juin à septembre) le sédiment atteint des températures de l'ordre de 40° en surface et 30-35° à 10 cm. On peut apprécier la fréquence de ces augmentations de température du sédiment en consultant les données météorologiques : 1 jour sur 6 est un jour d'insolation continue pour juin et août, avec moyenne des maxima de 17°,3 à 19°,0, et des températures extrêmes de 25 à 31°. Il est important de souligner qu'il s'agit là de repérages météorologiques et qu'une température de 31° dans ces conditions donne en plein soleil et sur le sable une température supérieure à 40°. De plus, la figure 10 indique une grande durée d'insolation de mai à septembre. De juin à septembre le thermomètre n'est pas descendu au-dessous de 10°, la moyenne des températures minimales est voisine de 15° et celles des maximales de 25°. La température moyenne mensuelle de l'eau du Bassin, qui suit celle de l'air, a atteint son maximum en juillet 1959 avec 21°,8. De cette différence de température entre l'eau et le sédiment échauffé en été, et sans tenir compte du refroidissement nocturne, il ressort que la faune endogée subit des variations thermiques quotidiennes qui atteignent une quinzaine à une vingtaine de degrés au niveau de la station considérée (cote 2,70 m). En juillet au cours de journées ensoleillées nous avons noté une modification de 18° à 10 cm de profondeur à l'arrivée du flot. Dans ces conditions il y a tout lieu de supposer que si les espèces endogées cherchent à s'enfouir pour ne pas être soumises à de trop fortes températures, cet enfouissement ne suffira peut-être pas et obligera les espèces à coloniser un niveau cotidal inférieur.

En ce qui concerne les températures inférieures les repérages montrent que par des températures aériennes de -3° le sédiment ne descend pas au-dessous de 0° (observations du 9-2-1963 au 13-3-1963). Par des hivers extrêmement rigoureux, qu'il ne nous a pas été donné d'exploiter, CALLAME (1961) a constaté

que par une exceptionnelle température de -15° « la température du sable de la plage était de $+2^{\circ}$ jusqu'à 10 cm de profondeur au niveau de basse mer et de $+0^{\circ},9$ seulement au niveau des hautes mers de mortes-eaux, plus longuement exposé à l'air ».

2^e exemple : stations de Wissant et de Wimereux : niveau moyen, et niveau de basse mer de mortes-eaux, mais sédiment dont l'eau s'infiltré en profondeur dès l'émerison.

Lors de chaque récolte faunistique mensuelle nous notions : la température de l'air (thermomètre au soleil et au vent, c'est-à-dire conditions dans lesquelles se trouve le sable par rapport à l'air) — la température du sédiment à différentes profondeurs (3, 6, 9 et 12 cm), la température de l'eau côtière (basse mer) — et celle de l'eau interstitielle.

DATES	Heure de basse mer	Heure des prospections	TEMPÉRATURES						
			air	océan	3 cm	6 cm	9 cm	12 cm	eau interstit.
22 avril	11 h 34	11 h 50	12°	12°	13° ₅	13°	12° ₅	12° ₁	11° ₁
28 mai	5 h 31	7 h 15	6°	9°	8°	8° ₉	9° ₁	10°	10°
8 juillet	15 h 36	15 h 40	16° ₇	17° ₃	17° ₂	17° ₃	17° ₅	17° ₂	17° ₂
6 août	15 h 04	16 h 15	18° ₁	17°	17° ₂	17°	17°	17°	17°
9 septembre..	6 h 18	7 h 30	11° ₇	15°	12° ₅	12° ₉	13° ₂	13° ₇	13° ₅
21 octobre	17 h	16 h	12°	12° ₃	12°	12°	12°	12°	11° ₆
25 novembre..	8 h 43	9 h 30	5° ₅	7° ₅	6° ₅				
2 février	17 h	16 h 30	6°	5° ₂	6°	6°	6° ₂	6° ₅	6°
23 avril	12 h 33	12 h 25	11° ₈	12° ₅	16°	15°	14°	13°	11° ₉
27 mai	17 h 08	16 h 40	13° ₆	14°	12° ₁	12° ₁	12° ₁	12°	12°
8 juillet	15 h 36	14 h 15	17°	17° ₃	17° ₉				
6 août	15 h 04	14 h	18°	17° ₅	18° ₂	18° ₄	18° ₂	17° ₅	17° ₅
8 septembre..	18 h 29	17 h 45	16°	17° ₅	17° ₅	17° ₇	17° ₇	17° ₂	17°
20 octobre	15 h 33	16 h 25	10°	12°	10° ₇	11°	11° ₅	12°	11° ₉
2 février	17 h	17 h 30	4°	5°	4° ₁	4° ₅	5°	5°	5°

TABLEAU D. — *Wissant* en haut et *Wimereux* en bas, températures repérées au cours de quelques prospections faunistiques (3, 6, 9 et 12 cm = températures du sédiment des stations prospectées).

Il est intéressant de reproduire quelques données relatives à *Wissant* et à *Wimereux* (tableau D). Les repérages de températures furent tous réalisés peu avant ou peu après l'étape de basse mer. On remarquera que pour ces stations la température du sédiment est très proche et s'écarte peu de celle de l'eau côtière ou de l'eau interstitielle. Deux raisons essentielles expliquent ce phénomène si différent du premier exemple étudié à Arcachon.

— Le niveau cotidal de ces stations est plus bas que celui de la station précédemment envisagée à La Vigne, et sa durée d'émerison est plus courte. Alors qu'au niveau cotidal 2,70 m, à La Vigne, la nappe d'eau interstitielle peut s'abaisser à plus d'un mètre au-dessous du niveau du sable pendant l'émerison, à *Wimereux* et à *Wissant* le plan d'eau d'imbibition ne descend pas au-delà de 20 cm et contrarie l'échauffement du sédiment.

— Le Boulonnais est moins ensoleillé que la région arcaehonnaise, en durée (1 662 heures d'insolation contre 2 243) et en intensité (21 jours d'insolation continue contre 48). Même, lorsque les prospections eurent lieu en après-midi d'été (juillet à septembre, tableau D), l'échauffement du sédiment fut faible.

En conclusion, la faune endogée (Amphipodes fouisseurs) des stations prospectées dans le Boulonnais ne subit que de faibles modifications thermiques en raison, d'une part, de la présence à faible profondeur, pendant l'émersion, du plan d'eau d'inbibition, et en raison, d'autre part, des conditions météorologiques régionales. A l'émersion la température du sédiment reste à 2 ou 3° près, celle de l'eau de mer côtière.

D. INFLUENCE DES PRÉCIPITATIONS

1° Influence des précipitations sur la salinité et la température de l'eau côtière.

La figure 14 résume les données relatives aux précipitations (données météorologiques du Cap-Ferret), et à la salinité moyenne du Bassin d'Arcaehon. L'étrange dépendance de ces deux facteurs a été signalée par de nombreux auteurs au cours d'études hydrologiques de baies ou de bassins. Pour Arcaehon le problème fut soulevé par RUNNER (1899) et repris par LEGENDRE (1909) : « Après une période

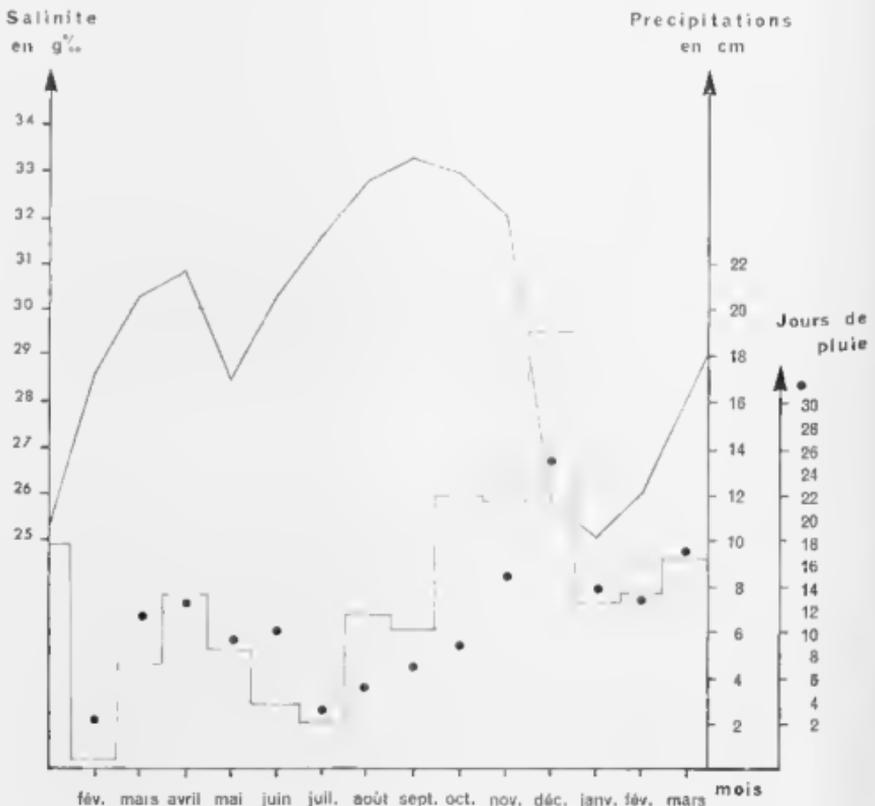


FIG. 14. Précipitations et salinités dans le Bassin d'Arcaehon, de janvier 1959 à mars 1960

de sécheresse, les premières pluies sont absorbées par les couches superficielles du sol et l'eau ne se déverse dans les cours d'eau tributaires du bassin que lorsque le sol des Landes est imbibé à saturation ». HAUTREUX (1909) a surtout envisagé les conséquences de précipitations torrentielles brusques. En 1960, LE DANTEC a parfaitement exposé la dépendance régionale des précipitations et de la salinité des eaux du bassin, il est inutile d'ajouter quoi que ce soit à ce travail : « les variations de salinité ne sont pas en relation directe avec le régime des eaux météoriques mais avec celui de la nappe phréatique. Les écoulements sont massifs lorsque celle-ci est voisine de la surface du sol. Ils deviennent de plus en plus rapides de novembre à fin mars. Le mois de mars vide la Lande, dit-on. Ils sont encore relativement abondants d'avril à juin car l'eau capillaire imprègne le sol jusqu'à la surface. Ils sont de plus en plus faibles de juillet à octobre car le plan d'eau s'abaisse pour atteindre son point le plus bas vers le 20 octobre. Le ruissellement reprend à partir de novembre lorsque l'eau suspendue amenée par les pluies d'octobre rejoint l'eau capillaire... Ces apports massifs modifient les conditions de milieu de novembre à mai et exercent une influence sur la salinité et sur la température de l'eau de mer. Cette dernière suit une courbe moyenne sensiblement parallèle à celle de l'air et lui est en général supérieure mais de fortes pluies d'hiver peuvent inverser ce schéma; ce fut le cas en 1958 et 1960. Enfin, ils sont à l'origine d'une sédimentation et d'une augmentation du taux des matières organiques dissoutes ».

Ces explications générales de dépendance des facteurs, qui paraissent assez éloignées, à première vue, des conditions ambiantes pour la faune endogée, nous permettront d'expliquer la distribution faunistique dans le temps (variation saisonnière) et dans l'espace (distribution verticale) de quelques espèces endogées dans la plage du Camp.

2° Influence des précipitations sur l'écoulement de la nappe phréatique continentale.

Nous effleurons ici un sujet qui sera traité en détail dans le chapitre consacré à l'eau interstitielle. Des trois estrans prospectés mensuellement à Arcachon, le Camp est le seul où existe un véritable faciès saumâtre interstitiel par suite de l'arrivée d'une nappe d'eau douce continentale. Le niveau où elle apparaît est inférieur au niveau de l'horizon de résurgence de l'eau infiltrée dans la haute plage à marée haute. Bien entendu, une arrivée d'eau douce au sein même du sédiment va provoquer d'importantes modifications faunistiques. Il est très important d'indiquer ici que le débit de cette nappe d'eau douce dépend de la nappe phréatique continentale. Retenons donc que LE DANTEC (1960, voir citation ci-dessus) indique de novembre à juin un écoulement abondant de la nappe phréatique. Si des espèces endogées saumâtres colonisent l'estran du Camp où sourd cette nappe phréatique, seront-elles présentes toute l'année ? Ne présenteront-elles pas des fluctuations d'abondance ?

3° Influence des précipitations sur les sédiments émergés à basse mer.

Les précipitations provoquent au sein des sédiments émergés une perturbation thermique et saline. Après une forte pluie l'eau qui s'écoule de l'horizon de résurgence a une salinité plus faible. Ces perturbations inférieures en amplitude aux variations envisagées précédemment n'ont pas fait l'objet d'une étude détaillée.

FACTEURS ÉDAPHIQUES PHYSIQUES : LE SUBSTRAT MEUBLE

Le sédiment, envisagé du strict point de vue des matériaux qui le composent, constitue le support conditionnant les facteurs physiques et chimiques du milieu.

Ces matériaux jouent un rôle essentiel par :

- leurs dimensions (granulométrie);
- leurs natures diverses et leurs proportions relatives (analyse élémentaire);
- leurs formes (morphoscopie).

A partir des caractéristiques de ce substrat, matériel et inerte (facteurs spécifiques du substrat meuble), vont se développer toutes les propriétés d'ensemble sous la dépendance des conditions hydrographiques (chapitre I), topographiques (chapitre II) et hydrologiques (chapitre III).

Ainsi les conditions dynamiques de dépôt déterminent un arrangement donné des grains de sable. Cet arrangement détermine à son tour des interstices qui peuvent être occupés soit par l'eau soit par l'air, ou successivement par l'un puis par l'autre, en fonction des caractéristiques hydrographiques et topographiques du niveau considéré (étude de la porosité). Cette eau interstitielle circule au sein du sédiment sous l'influence des caractéristiques topographiques (pente) et en fonction des caractéristiques sédimentaires du substrat (étude de la perméabilité). La circulation interstitielle retentit à son tour sur les conditions édaphiques chimiques du biotope.

La complexité de cette étroite dépendance des caractéristiques et des propriétés du sédiment avait déjà été ressentie par PRENANT (1932 a), FRANCIS BOEUF (1948), BOURCAT (1953) et CALLAME (1961). Chaque facteur du milieu est un maillon de la chaîne qui peut varier, mais au bout de laquelle certaines propriétés d'ensemble sont inexorablement déterminées. L'étude des facteurs édaphiques physiques et chimiques doit nécessairement commencer par ces facteurs élémentaires pour comprendre et expliquer les propriétés résultantes.

FRANCIS BOEUF (1948) concevait une physiologie des sédiments marins : tout dépôt meuble est un ensemble complexe, possédant d'ailleurs des caractéristiques physiques d'ensemble, et comprenant :

- une partie organique et minérale,
- une partie vivante : organismes,
- un milieu intérieur : l'eau d'imbibition.

Cette délicate étude doit procéder des facteurs spécifiques aux propriétés d'ensemble; le plan sera donc le suivant :

A. FACTEURS SPÉCIFIQUES DU SUBSTRAT MEUBLE.

Répartition dimensionnelle des matériaux : granulométrie. Nous procéderons à l'analyse mécanique des sables prospectés. Les gros matériaux détritiques allo-gène ne feront pas l'objet d'une étude dimensionnelle, ceux-ci étant d'une trop faible proportion par rapport à la masse totale du sédiment (ils seront néanmoins étudiés dans le paragraphe suivant).

Nature et proportions des divers éléments du sédiment : silice, alumine et fer; minéraux lourds; éléments grossiers allogènes; carbonates; éléments très fins en tant que composants structuraux du sédiment.

Morphoscopie.

B. PROPRIÉTÉS D'ENSEMBLE DU SUBSTRAT MEUBLE

Porosité.

Teneur en eau et teneur en air.

Perméabilité.

Pénétrabilité.

Circulation de l'eau interstitielle.

A. FACTEURS SPÉCIFIQUES DU SUBSTRAT MEUBLE

1° Répartition dimensionnelle des matériaux : granulométrie.

BATUE (1928) fut un des précurseurs de l'étude physico-chimique des sédiments meubles de la zone des marées. En 1928, il établissait la liste détaillée des facteurs et conditions de milieu indispensables à toute étude biologique et écologique dans ce domaine. Il reconnaissait l'importance de l'étude mécanique des sables, « distribution of grade on the beach »; « grade, pore space and surface ». Ce travail ne consistait alors qu'à séparer trois fractions : graviers, sables et poudres. L'océanographe THOULET (1900) utilisait déjà cette méthode en 1900 pour étudier les sédiments de ses sondages. Les deux travaux de PRENANT en 1932 (a et b) allaient apporter à l'étude du milieu meuble une contribution capitale, permettant de préciser objectivement et numériquement les qualités dimensionnelles des sables. Celles-ci étaient jusqu'alors, selon PRENANT lui-même (1932 a) : « exprimées de façon assez vague : sables fins, grossiers, meubles, vaseux, graveleux, coquilliers ». PRENANT améliora la technique de THOULET en resserrant la gamme des tamis, en précisant les conditions opératoires et en choisissant la représentation graphique des résultats. Après 1932, les publications des sédimentologues et des écologistes concernant l'analyse mécanique des sables vont se succéder; les représentations graphiques de ces résultats vont se multiplier, selon les disciplines et leurs auteurs. En 1960 et 1961, PRENANT faisait le point des méthodes granulométriques. Il traitait ce problème essentiellement pour les biologistes et les écologistes, qui devaient envisager l'analyse mécanique sous un angle tout différent de celui sous lequel l'envisageaient les sédimentologues, car leurs buts étaient différents. Ces derniers considéraient que, par sa granulométrie, un sédiment exprime la résultante des actions hydrodynamiques qu'il a subi, alors que les premiers considéraient le sédiment comme le substrat fondamental auquel d'autres conditions importantes du biotope sont rattachées.

On trouvera dans la publication de PRENANT (1960) une importante bibliographie sur ces méthodes granulométriques. Les représentations graphiques choisies par PRENANT (1932 a et b) et mises à profit dans ses études écologiques qui suivirent (1934 a et b, 1936, 1939, 1960, 1961) ont été reprises par de nombreux biologistes et écologistes; pour la zone intertidale, nous signalerons, entre autres, LAFON (1953), GIORDANI SOIKA (1955), SOURIE (1957), RULLIER (1959), DELANARE DEBOUTTEVILLE (1960), CALLAME (1961), DAVANT et SALVAT (1961), GOMOU (1963), RENAUD-DEBYSER et SALVAT (1963), AMOUREUX (1966).

En 1958, PRENANT donnait une nouvelle représentation graphique de l'analyse mécanique des sables. La traduction des données granulométriques en nombre de grains, courbes bilogarithmiques dont nous signalerons plus loin l'intérêt, s'est déjà révélée fort profitable dans quelques études écologiques (BOON et PRENANT, 1960; BLOIS, FRANCAZ, GAUQUICION et LE BRIS, 1961; RENAUD-DEBYSER et SALVAT, 1963; AMOUREUX, 1966). Bien entendu, ces méthodes se sont également étendues aux études de fonds sableux infralittoraux qui sortent du cadre de notre travail. Les auteurs anglo-saxons semblent se tenir à l'écart de ces représen-

lutions graphiques et se contentent de la répartition en graviers, sables grossiers, moyens et fins comme BRUCE (1928), à l'exception des récents travaux de CLARK et HADERLIE (1962) et CLARK, ALDER et MACINTYRE (1962).

a) TECHNIQUES.

a 1 - Prélèvement de l'échantillon sur le terrain :

Dans la mesure du possible, l'échantillon était prélevé de façon à être intégralement soumis, ou presque, à l'analyse mécanique. La profondeur à laquelle le sédiment était récolté, au moyen d'une bêche, en évitant au maximum tout mélange, dépendait de la localité prospectée et de la frume étudiée. Un seul échantillon était parfois prélevé à 15 cm de profondeur, mais, le plus souvent, deux échantillons à 5 et 15 cm.

a 2 - Traitement de l'échantillon au laboratoire :

L'abondance des échantillons ne permettait pas de les dessaler dès leur récolte. Il est cependant indispensable de supprimer toutes traces de sel qui provoque, par cristallisation, des agrégats de grains de sable. Les sédiments étaient desséchés à 70° pour être stockés puis dessalés par la suite. Pour cette dernière opération, l'échantillon est lavé une dizaine de fois à l'eau douce, puis à l'eau distillée, l'absence de précipités avec le nitrate d'argent indique la disparition complète des sels de l'eau de mer, l'échantillon est ensuite desséché à 110°.

a 3 - L'analyse mécanique.

Le poids du sédiment à tamiser et la durée du tamisage ont fait l'objet de diverses publications, en particulier BERTLOT (1941), BENTHOIS (1958), BERTHOIS et AUBERT (1950 a et b) et AMOUREUX (1960 a et b). LAVON (1953), dans l'étude granulométrique des sédiments des côtes normandes, tamise environ 50 g de sédiment à la main, tamis par tamis. SOUBIE (1957), sur les plages sénégalaises, tamise le plus souvent 50 g pendant 10 minutes, mais, après un début de tamisage mécanique, il termine à la main. CALLANE (1961), sur le littoral charentais, travaille sur 100 g pendant 20 minutes. PRENANT opère sur des poids et des durées variables en fonction du sédiment lui-même. Compte tenu du sédiment bien classé et homogène que nous avons rencontré dans les estrans prospectés, nous avons choisi de tamiser 50 g de sable pendant 20 minutes. Étant donné le classement du sable, un poids supérieur à 50 g encrassait immédiatement le tamis dont le vide de maille était légèrement inférieur au diamètre moyen. Au-delà de 20 minutes, tout tamisage était inutile. Pour obtenir ces 50 g, le procédé suivant était utilisé : le sédiment passe dans un entonnoir et se déverse en un cône qui peut être scindé en plusieurs parties. Méthode que nous avons testée et qui donne des résultats acceptables, méthode qu'AMOUREUX (1960 a) trouve la plus pratique et la plus valable pour des études analogues.

Les études granulométriques commencées sur une série de toiles métalliques françaises (voir DAVANT et SALVAT, 1961) ont été poursuivies dès 1961 sur une série différente de tamis, du type A.F.NOR. Dans cette série, les vides de mailles varient suivant la série principale des nombres normaux, dite série de Renard (norme A.F.NOR NF — X 01-004), de manière à être très voisine des termes d'une progression géométrique de base 1 et de raison $\sqrt[10]{10} = 1,259$. Le point de départ de cette progression correspond à une ouverture de mailles de 0,04 mm. Nous renvoyons pour une documentation plus détaillée, sur ces sujets, au travail de PRENANT (1960). Le tamisage mécanique était réalisé par une machine à secouer, type rotolabo de la maison Prolabo.

Les refus de chaque tamis étaient pesés au milligramme, au dixième de milligramme pour les fractions les plus fines, précision nécessaire pour établir une traduction fidèle des données granulométriques en nombre de grains.

a 4 - Représentations graphiques et paramètres.

Nous retiendrons les représentations graphiques suivantes, qui sont adaptées aux recherches écologiques :

— L'histogramme de fréquence pondérale obtenu en portant en ordonné

le poids de sédiment constituant le refus de chaque tamis (pour 100 g de sédiment). L'échelle des ordonnées, échelle de gauche sur le graphique, est arithmétique. Cet histogramme permet d'apprécier rapidement la granulométrie du sédiment.

— La courbe cumulative pondérale obtenue en portant à l'ordonnée de chaque tamis le poids du sédiment ayant traversé celui-ci, même échelle d'ordonnée que pour la courbe précédente. Cette représentation réduit les irrégularités de l'échelle des tamis et permet le calcul de nombreux paramètres.

— La courbe granulométrique calculée en nombre de grains (ou courbe bilogarithmique ou courbe numérique). A l'inverse des deux précédentes, elle possède une échelle logarithmique des ordonnées permettant d'analyser avec plus de précision les régions de la courbe les plus éloignées du maximum, c'est-à-dire les fractions fine et grossière, négligées dans les deux représentations graphiques précédentes. Cette courbe (PRENANT, 1958 et 1960) est donc bilogarithmique, à l'ordonnée de chaque ouverture de maille se trouve porté le logarithme du nombre de grains de sable arrêté sur le tamis considéré. L'échelle des ordonnées logarithmiques est à droite sur le graphique. Le logarithme de ce nombre de grains est calculé à partir de la formule établie par PRENANT (1960) qui, pour la série de tamis A.F.NOR. de raison 1,26, est :

$$\log n = 1,60683 - 3 \log d_s + \log p.$$

n : nombre de grains retenus sur le tamis considéré;

d_s : vide de maille moyen du tamis considéré;

p : poids du refus sur le tamis considéré.

Nous avons choisi et calculé, pour chaque sédiment, les caractéristiques granulométriques et les paramètres suivants :

d_m : le diamètre médian, ou médiane, qui est le diamètre égal ou supérieur à celui de la moitié pondérale des grains;

Q_1 : le premier quartile, diamètre égal ou supérieur à celui de 25 % des grains;

Q_3 : troisième quartile, diamètre égal ou supérieur à celui de 75 % des grains;

d_1 et d_9 : premier et neuvième décile, qui correspondent aux diamètres égaux ou supérieurs à 10 et 90 % des grains.

Ces caractéristiques granulométriques correspondent aux abscisses des points de la courbe cumulative ayant les pourcentages ci-dessus pour ordonnées. On calcule à partir de ces données de nombreux coefficients ou indices permettant d'apprécier le calibrage du sable. Celui-ci est d'autant plus trié ou bien classé, que la courbe cumulative pondérale est proche de la verticale; dans le cas extrême d'un sédiment homométrique (les grains ayant tous la même taille), la courbe cumulative pondérale serait une droite parallèle à l'axe des ordonnées avec, pour abscisse, le logarithme du diamètre des grains de sable. Divers coefficients ont été définis pour mesurer l'étalement de la courbe : coefficient de dispersion, coefficient de classement, déviation ou écart des quartiers, indice d'asymétrie... Tous ces coefficients tentent d'exprimer la même caractéristique. Nous choisissons le coefficient de dispersion, utilisé par les biologistes comme par les sédimentologues; ce coefficient est le rapport du troisième quartile au premier : Q_3/Q_1 (LARRAS, 1957; GOMOU, 1963). Certains auteurs utilisent la racine carrée de ce rapport (sorting coefficient) choisi par TWENHOFEL et TYLER (1941), TRASK (1931), et repris par des sédimentologues (DEBYSER et FONDEUR, 1956) comme par des biologistes (GLEMAREC, 1964).

Le mode correspond à la tranche la plus haute de l'histogramme de fréquence pondérale, c'est-à-dire au tamis ayant retenu le plus grand poids de sédiment. Il se définit donc par le vide de maille de ce tamis et par le vide de maille du tamis supérieur. Ce mode dépend de la série de tamis utilisé.

b) RÉSULTATS.

L'essentiel des recherches sur la répartition verticale des espèces intertidales a été réalisé sur les estrans du Bassin d'Arcachon. Il était nécessaire d'effec-

tuer, pour notre étude écologique, l'analyse mécanique des échantillons de sédiments de toutes les stations échelonnées du niveau de haute mer au niveau de basse mer. Nous aurons donc à envisager, tout d'abord, les variations de la composition mécanique des sédiments d'une plage en fonction du niveau tidal: ce problème sera étudié en mode semi-abrité (Bassin d'Arcachon) et océanique (Bassin d'Arcachon et Boulonnais). Nous envisagerons ensuite la variation des conditions granulométriques des sédiments avec la profondeur. Dans un troisième paragraphe, nous donnerons quelques données relatives à d'autres estrans prospectés, et, dans un quatrième, nous conclurons cette étude granulométrique.

b 1 - Variations granulométriques en fonction du niveau tidal.

b 11 - Mode semi-abrité (La Vigne, Bassin d'Arcachon).

L'étude granulométrique a été effectuée à partir des 18 sédiments en provenance des 18 stations échelonnées du niveau de H.M. au niveau de B.M. à La Vigne. Le stock sédimentaire de base est, comme nous allons le constater, identique, ou presque, à tous les niveaux, mais il ne faut pas perdre de vue que chaque méthode graphique utilisée pour transcrire la réalité possède ses avantages et ses inconvénients et que les conclusions sont fonction de la représentation choisie. En utilisant certaines représentations, les sédiments apparaissent abso-

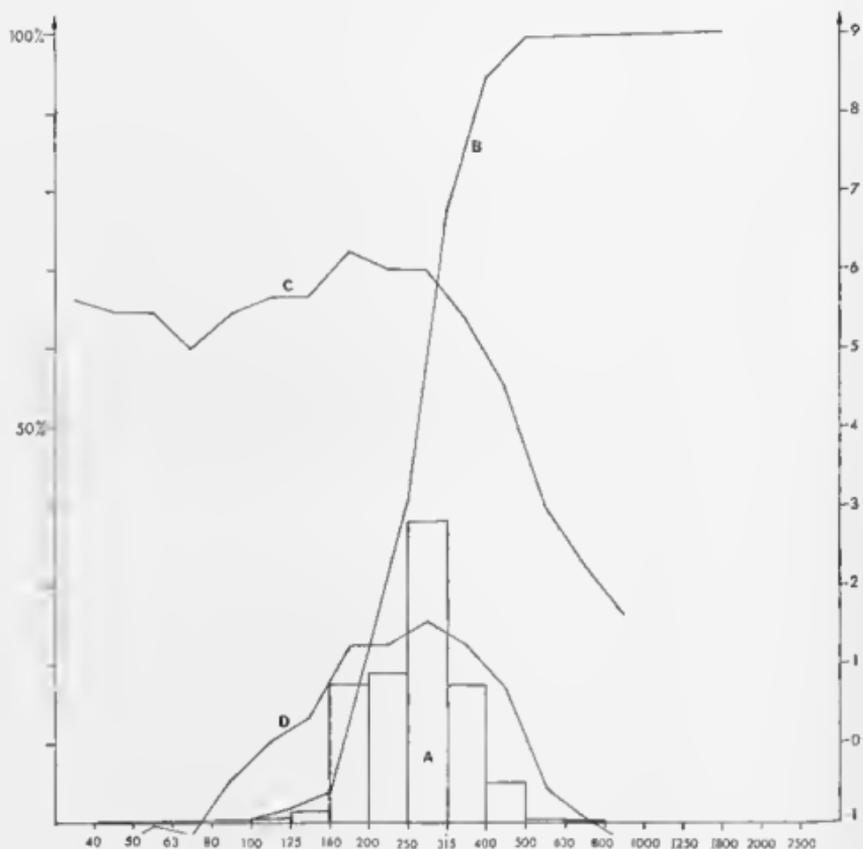


FIG. 15. — La Vigne (Arcachon). Courbes granulométriques du sédiment de la station 11 (niveau de B.M.M. E.M.).

A. Histogramme de fréquence pondérale; B. Courbe cumulative; C. Courbe logarithmique en nombre de grains; D. Courbe de Bagnold.

STATIONS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
GRAINULOMÈTRE	d 10	161	166	174	162	156	168	153	148	168	172	172	161	170	173	165	170	186	
	Q 1	184	177	204	204	186	195	206	181	182	211	209	208	204	214	216	209	210	237
	dm	223	223	252	250	244	233	240	229	241	282	266	253	251	276	272	266	270	288
	Q 3	273	272	296	306	292	295	298	288	320	333	311	295	303	339	320	313	320	351
	d 90	309	303	353	372	339	317	368	359	417	447	376	347	368	427	386	389	389	417
Q 3/Q 1	1,49	1,54	1,45	1,50	1,57	1,51	1,45	1,59	1,76	1,66	1,49	1,42	1,49	1,58	1,48	1,51	1,52	1,48	
mode	250	270	250	250	250	270	200	200	200	250	250	250	250	250	250	250	250	250	250
	315	315	315	315	315	315	250	250	250	315	315	315	315	315	315	315	315	315	315
fraction < 100 µ	0,40	0,76	0,79	0,18	0,78	0,42	0,74	1,73	1,71	0,49	0,61	2,07	3,81	2,30	2,39	2,98	3,88	1,47	
fraction > 500 µ	0,03	0,03	0,32	0,55	0,30	0,40	0,34	0,71	1,85	2,91	0,53	0,43	0,46	3,15	0,61	0,60	1,10	1,20	
MATIÈRES ORGANIQUES	0,15	0,16	0,16	0,16	0,17	0,16	0,19	0,17	0,18	0,20	0,17	0,18	0,22	0,22	0,24	0,33	0,29	0,30	
CARBONATES	0,04	0,08	0,04	0,07	0,09	0,08	0,10	0,15	0,30	0,34	0,39	0,30	0,40	0,28	0,25	0,28	0,30	0,38	
MINÉRAUX LOURDS	10,50	5,65	4,34	3,81	4,30	3,18	2,90	4,52	1,34	0,90	0,91	0,84	0,98	2,25	2,85	2,99	2,71	2,23	

TABLEAU E. — La Vigue (Arrachon). Caractéristiques des sédiments échantonnés du niveau de haute mer (station 1) au niveau de basse mer (station 18) — stations équidistantes de 2 mètres, composites granulométriques en µ. Données des 5 volumes inférieures en pourcentages pondéraux.

lument identiques, alors qu'une représentation graphique différente, mieux adaptée, fera ressortir de profondes différences. Il était donc nécessaire « d'essayer » toutes les courbes choisies précédemment, les autres ayant été éliminées par l'intérêt très spécial qui motive leur choix et qui n'intéresse pas notre étude (diagramme polaire, courbe de probabilité). Il était également indispensable d'essayer ces représentations graphiques sur tous les sédiments, car seul ce procédé permettait de mettre en évidence une caractéristique granulométrique particulière grâce à l'emploi d'une représentation graphique déterminée. Pour nous résumer, chaque courbe transcrite, de façon différente, la réalité et, pour parvenir à celle-ci, l'emploi de plusieurs courbes est indispensable.

L'analyse mécanique du sédiment de la station 11 permet le tracé des 4 courbes de la figure 15. A partir de cette figure, on peut envisager la variation de chaque représentation graphique, pour les sédiments situés en amont et en aval de la station 11 (ce choix de la station 11 est un choix de commodité et ne signifie nullement des différences granulométriques de part et d'autre de ce niveau).

Histogramme pondéral (fig. 15).

Un mode important se dégage de l'histogramme : 38 % du sédiment compris entre 250 et 315 μ , 90 % du sable arrêté par 4 tamis entre 160 et 400 μ . Qu'observe-t-on sur tous les histogrammes pondéraux de la station 1 à la station 18 ? : ils font ressortir l'uniformité du sédiment et son homométrie relativement bonne, une dispersion aléatoire, vers les éléments fins (à gauche sur la courbe) et les éléments grossiers (à droite), inexistante, ou qui n'est pas mise en évidence par cette représentation graphique. Les sédiments 1 à 18 ont le même mode 250-315 μ , sauf les stations 8 et 9 pour lesquelles plusieurs tamis ont un refus identique et élargissent le mode d'un ou deux tamis vers les éléments fins.

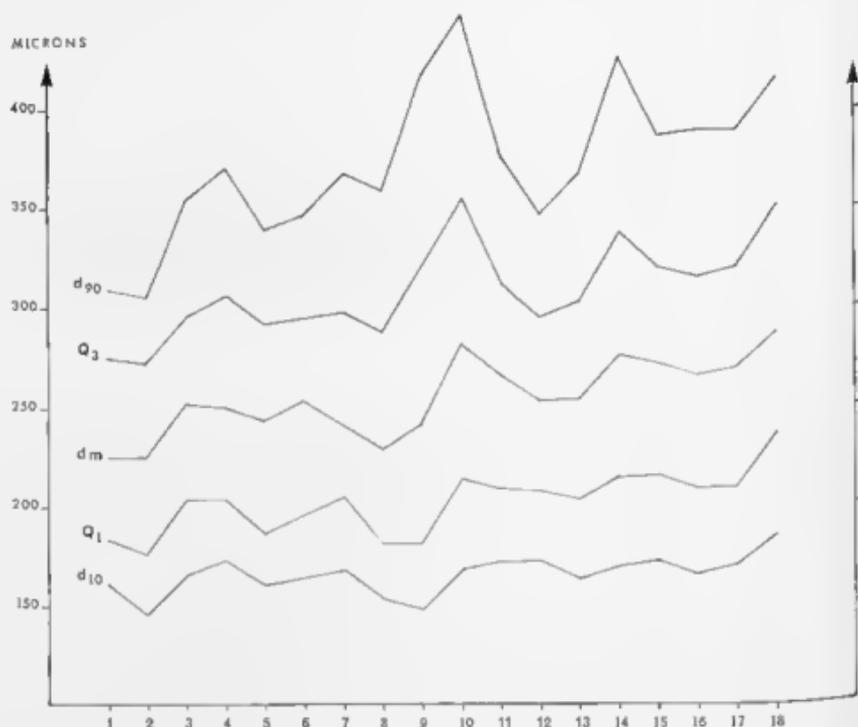


FIG. 16. — La Vigne (Arcachon). Caractéristiques granulométriques des 18 stations échelonnées du niveau de haute mer (station 1) au niveau de basse mer (station 18).

Le sédiment 7 présente un mode décalé d'un tamis vers les éléments plus fins. Les sédiments 8 et 9 paraissent se différencier des autres sédiments, mais l'histogramme pondéral ne permet pas d'expliquer cette particularité. Tous les sédiments ont pondéralement plus de 80 % de leur masse constituée de grains compris entre 160 et 400 μ . Le tableau E donne le mode de chaque sédiment et les figures 18 et 19 comportent, à titre d'exemple, les histogrammes pondéraux des sédiments 5 et 15.

Courbe cumulative :

Ce mode de représentation (fig. 15 pour le sédiment 11) permet de constater le classement très poussé du matériel étudié. La courbe écrase la représentation éventuelle des éléments fins ou grossiers. Le calcul des paramètres caractéristiques du sédiment 11 donne : 1^{re} décile 172 μ ; 1^{er} quartile 209 μ ; diamètre médian 266 μ ; 3^e quartile 311 μ ; 9^e décile 376 μ . Ces valeurs caractéristiques varient-elles de la station 1 à la station 18 ? Le tableau E donne toutes les mesures qui peuvent être portées sur un graphique (fig. 16), beaucoup plus parlant. Au premier abord, on constate que toutes les valeurs caractéristiques croissent très sensiblement, mais de façon nette, du sédiment 1 au sédiment 18. Cette augmentation n'est pas quantitativement très importante; pour la rendre plus évidente, nous allons grouper les 7 premiers sédiments, d'une part (stations 1 à 7) et les 7 derniers, d'autre part (stations 12 à 18). Les valeurs moyennes de ces caractéristiques dans chaque groupe peuvent alors être comparées avec profit, tableau F. On pourrait en déduire, à première vue, que, puisque l'augmentation est constante, les sédiments du haut de plage sont plus fins que ceux du bas de

	d 10 en μ	Q 1 en μ	dm en μ	Q 3 en μ	d 90 en μ	Q3/Q1
HAUT DE PLAGE						
Stations 1 à 7	163	193	241	290	341	1,501
BAS DE PLAGE						
Stations 12 à 18 . .	171	214	278	320	389	1,497

TABLEAU F. — La Vigne (Arcachon). Caractéristiques granulométriques moyennes des sédiments du haut et du bas de plage (mode semi-abrété).

plage, comme l'attestent les quartiles ou les diamètres médians. On noterait de même que les pentes des deux sédiments sont identiques à plus de un centième près et qu'ils sont ainsi aussi bien triés les uns que les autres. La seule différence serait alors un sédiment plus fin en haut qu'en bas. Il faut se garder d'une telle conclusion trop rapide. En effet, deux phénomènes vont nous obliger à nuancer cette façon de voir.

1. Si l'on porte dans le tableau E le pourcentage d'éléments très fins inférieurs à 100 μ (1) de chaque sédiment, on constate que ceux-ci sont au moins trois fois plus importants dans les sédiments de bas de plage (12 à 18) que dans ceux de haute plage (1 à 7); c'est-à-dire, présence d'éléments très fins dans le sédiment le moins fin. Nous traiterons par la suite les stations intermédiaires (8 à 11).

De même, si l'on porte le pourcentage d'éléments supérieurs à 500 μ , on remarque le même phénomène, moins net cependant. C'est donc dans les sédiments du bas de plage, moins fins que ceux du haut de plage, que se trouvent en grande

(1) Nous avons choisi comme classification dimensionnelle pour les sables celle adoptée par BOURCART (1941) et HOLLLOT (1961) : sables grossiers : 2 à 1 mm; sables moyens : 1 à 0,5 mm; sables fins : 0,5 à 0,1 mm; sable ou sables très fins : 0,1 à 0,02 mm.

quantité, non seulement les éléments très fins, mais aussi les éléments les plus grossiers. Cette observation est basée sur les pesées relatives aux 100 g de sédiment, donc indépendante de toute représentation graphique.

2. Si l'on trace deux courbes cumulatives, l'une d'un sédiment de haut niveau (sédiment 4), l'autre de bas niveau (sédiment 15), sur un même graphique, figure 17, les deux courbes sont bien parallèles entre les premiers et troisièmes quartiles, ce qui explique l'identité des pentes (moyenne haut estran : 1,501 — moyenne bas estran : 1,497). L'écart entre les deux courbes explique

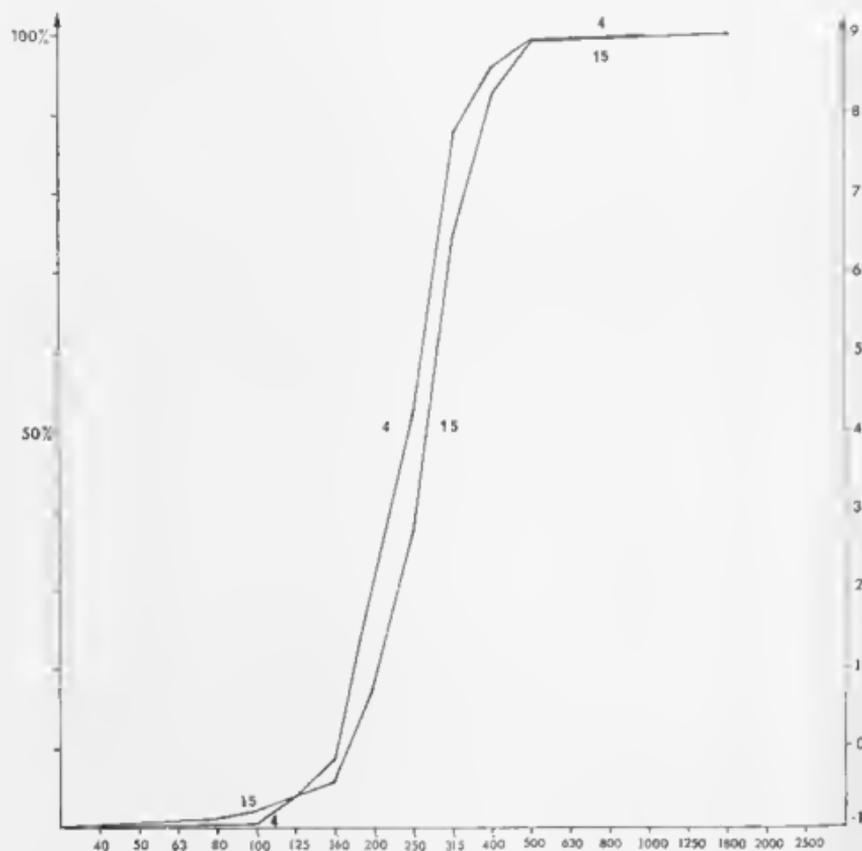


Fig. 17. — La Vigne (Arraillon). Courbes cumulatives pondérales des sédiments : 4 : haut estran; 15 : bas estran.

les écarts entre les déciles et quartiles; la courbe du haut de plage est à gauche et ses caractéristiques sont d'une valeur inférieure aux valeurs correspondantes du sédiment de bas de plage. Mais cette courbe masque les éventuelles dispersions aléatoires des éléments très fins et des éléments grossiers. Cependant, les deux courbes se croisent entre l'axe des abscisses et le premier décile, phénomène qui ne peut être mis en évidence par le calcul des premiers déciles puisque ce croisement des deux courbes est en dessous du premier décile. La dispersion vers les éléments très fins est contrebalancée aux hauts niveaux par une proportion un peu plus importante qu'en bas de plage des éléments compris entre 100 et 250 μ , ce qui explique le croisement des courbes cumulatives pondérales entre 0 et 10 %.

En conclusion, les sédiments du haut de plage sont très légèrement plus fins que ceux du bas de plage, mais ces derniers présentent une dispersion plus importante vers les éléments très fins, et grossiers. On peut considérer que le stock sédimentaire est presque identique à tous les niveaux mais que la dispersion caractéristique des bas niveaux, intervenant au-dessous de $d 1$ et au-dessus de $d 9$, n'est mise en évidence ni par l'histogramme de fréquence ni par la courbe cumulative.

Courbe bilogarithmique :

La courbe de BAGNOLD (fig. 15), dans laquelle on porte en ordonnée le quotient du poids de sable retenu sur le tamis par la différence des logarithmes du tamis supérieur et du tamis considéré, était un essai pour éviter l'écrasement des extrémités de l'histogramme pondéral. La courbe numérique en nombre de grains, basée sur le logarithme du nombre de grains, est plus riche d'enseignement et bien mieux adaptée aux travaux écologiques puisque, selon les termes mêmes de PRENANT (1958 et 1963) : « elle touche à plusieurs propriétés importantes en érologie » et « son expression est adéquate à l'étude des relations avec les conditions hydrodynamiques ». La courbe numérique du sédiment 11 permet de situer les caractéristiques de cette représentation graphique; pour leurs définitions exactes, nous renvoyons à PRENANT (1963, p. 355-358). Des éléments grossiers vers les éléments fins la courbe est rectiligne ascendante, jusqu'au point cri-

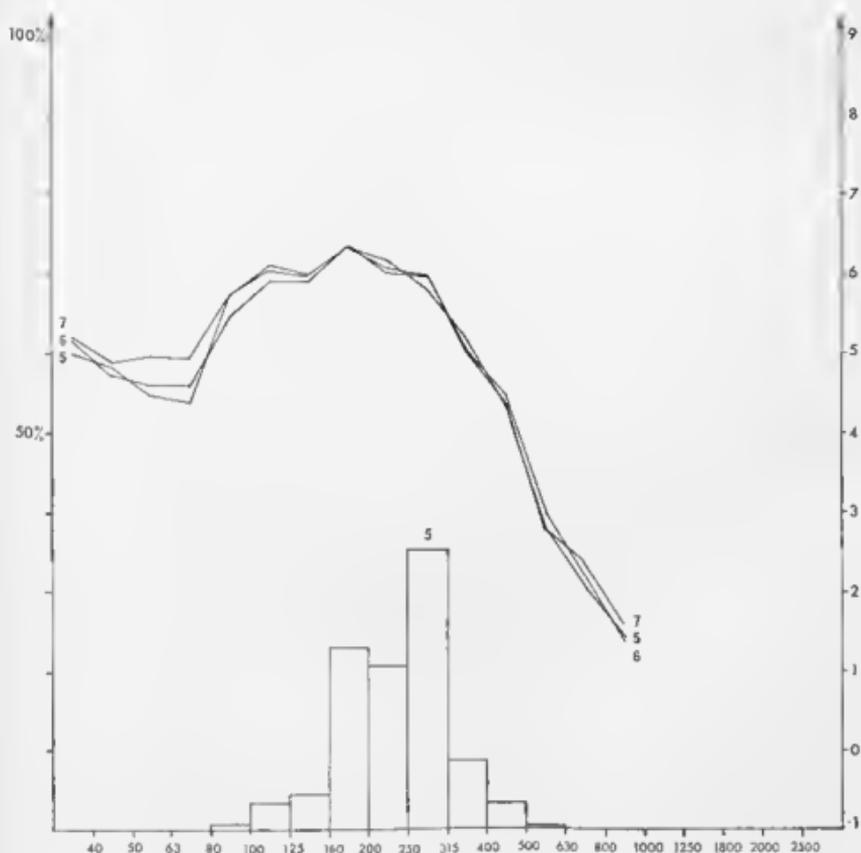


FIG. 18. La Vigne (Arzachon). Courbes numériques des sédiments 5, 6 et 7 de la haute plage. Histogramme pondéral du sédiment 5.

tique qui admet une tangente de pente -3 (la pente -3 permet d'apprécier le tri du sédiment). Ce point critique est dans l'intervalle critique $250 - 315 \mu$, et la pente principale est de $-9,67$. L'abscisse du point critique coïncide avec le mode de l'histogramme de fréquence pondérale, et avec le point d'inflexion de la courbe cumulative. A gauche du point critique (zone de rétention porale), la courbe forme un palier irrégulier, comportant un maximum secondaire entre 160 et 200μ , et un minimum entre 63 et 89μ .

Ayant constaté la présence d'éléments très fins dans les sédiments du bas de plage, la courbe numérique est toute désignée pour une étude comparative des sédiments du haut et du bas estran, puisque celle-ci met en relief la fraction fine du sédiment et que, de plus, l'adaptation de cette représentation graphique aux recherches écologiques va nous permettre de mieux préciser les différences

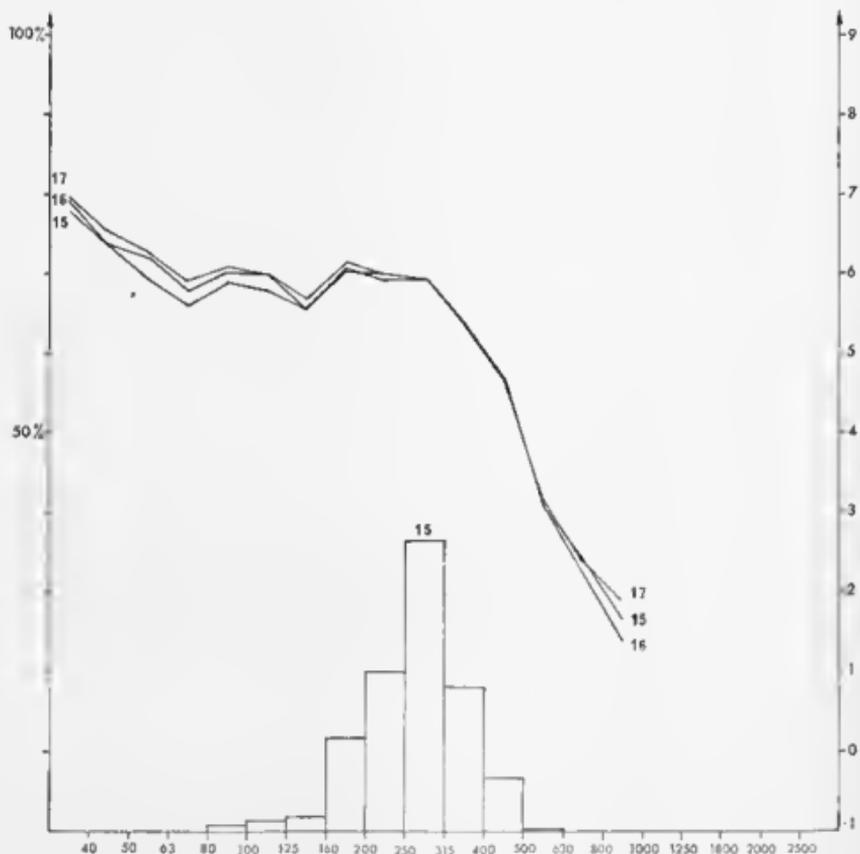


FIG. 19. — La Vigne (Arcachon). Courbes numériques des sédiments 15, 16 et 17 de la basse plage. Histogramme pondéral du sédiment 15

et les analogies de ces sédiments. Nous examinerons les sédiments 5, 6 et 7, d'une part (fig. 18), et 15, 16 et 17, d'autre part (fig. 19). On constate immédiatement la similitude des trois courbes numériques 5, 6 et 7. Les trois courbes numériques de la figure 18, en particulier leurs zones de rétention porale, sont aussi semblables entre elles qu'elles diffèrent de celles de la figure 19. Le tableau 6 donne les valeurs caractéristiques des courbes numériques des 6 sédiments.

L'examen des courbes numériques des 18 sédiments permet de tirer les conclusions suivantes :

— *Pentes principales* : Elles sont toutes très importantes et supérieures en valeur absolue à $-6,00$; elles sont plus fortes en haut de plage qu'en bas de plage, ce qui correspond à une accumulation pondérale plus importante en haut de plage qu'en bas de plage, à mesure que le diamètre des grains diminue.

— *Point critique et intervalle critique* : Le point critique est toujours situé dans le même intervalle critique $250 - 315 \mu$; mais il est parfois mal déterminé quand il est intégré à une portion de droite rectiligne de pente -3 (cas des sédiments 8 et 9 où l'intervalle critique s'étend sur trois tamis, de 160 à 315μ). Cette observation correspond à la constance du mode, ou à son étalement sur 1 ou 2 tamis, qui fut constaté par l'examen de l'histogramme de fréquence pondérale.

— *Zone de rétention porale* : Les pentes principales et la portion de la courbe proche du point critique sont superposables pour toutes les courbes; mais la zone de rétention porale nous offre le moyen de différencier très nettement nos stations, et d'expliquer la structure du sédiment et l'essentiel de ses qualités

	5	6	7	15	16	17
Pente principale	$-13,2$	$-10,0$	$-9,2$	$-9,3$	$-9,8$	$-8,5$
Intervalle critique en μ	250-315	250-315	250-315	250-315	250-315	250-315
Ordonnée du point critique ..	5,94	5,95	5,82 6,15	5,96	5,95	5,95
Région maximale en μ	80-315	80-315	80-315	80-315	80-315	80-315
Minimum de la zone de rétention porale, en μ	63-80	63-80	63-80	étalé	étalé	étalé
Pente secondaire des éléments très fins	$-1,95$	$-1,95$	$-1,11$	$-4,20$	$-3,57$	$-4,00$

TABLEAU G. — La Vigne (Arcachon). Valeurs caractéristiques des courbes granulométriques en nombre de grains des sédiments 5, 6 et 7 du haut esplan, et 15, 16 et 17 du bas esplan.

écologiques. Le stock sédimentaire assurant au sable sa charpente est donc le même du haut au bas de plage, mais alors que, pour le haut de plage, la courbe marque vers les éléments fins un minimum très net, celui-ci est absent sur les courbes des sédiments inférieurs. A gauche du point critique fait suite, pour les sédiments supérieurs, un maximum secondaire entre 160 et 200μ qui représente l'ordonnée la plus élevée de toute la courbe numérique. En revanche, pour les sédiments inférieurs, non seulement ce maximum secondaire est atténué et intégré à un palier, mais il est, de plus, très largement dépassé par la dernière partie ascendante de la courbe. Le minimum entre 63 et 80μ est plus marqué dans les sédiments supérieurs que dans les sédiments inférieurs; ce dernier fait indique, à lui seul, une rétention porale bien plus faible pour les premiers que pour les seconds. Après ce minimum entre 63 et 80μ , on peut calculer les pentes des courbes ascendantes sur les quatre premiers tamis. Le tableau G indique que ces pentes sont deux fois plus importantes, au minimum, en bas de plage qu'en haut de plage, mais surtout, qu'elles sont dans le premier cas supérieures en valeur absolue à la pente critique -3 , et dans le second

cas inférieures à cette même valeur. La charge en éléments très fins est de 10 à 100 fois plus importante en bas de plage qu'en haut de plage (différences d'ordonnées de 1 à 2 milés) à partir du minimum entre 63 et 80 μ qui tend à s'effacer. Pour les stations intermédiaires (sédiment 11, par exemple, figure 15), ce minimum s'efface et la courbe forme un palier très peu ascendant vers les éléments très fins; pour les stations les plus inférieures, la courbe se relève avec une pente de -4 . Ces éléments très fins jouent un rôle très important au point de vue écologique car, ils contribuent au colmatage, partiel ou total, des interstices, et conditionnent, de ce fait, la circulation de l'eau interstitielle.

Avant d'apprécier ce colmatage pour éclairer l'étude des chapitres suivants, il nous faut dire un mot sur les sédiments des stations intermédiaires et tirer les conclusions d'ensemble qu'apporte la représentation numérique en nombre de grains :

- les conditions hydrodynamiques, et surtout les conditions topographiques, sont responsables de la granulométrie des stations intermédiaires (8 à 11). Cette portion de l'estran correspond à la zone de réurgence et à des niveaux de transition des pentes différentes du haut, et du bas de plage. Les courbes numériques font apparaître que la fraction très fine, bien que moins importante, est plus proche du type des niveaux inférieurs que du type des niveaux supérieurs. Ces stations correspondent aux sédiments les moins bien classés (tableau K) — c'est-à-dire à ceux dont l'indice de classement est le plus élevé de tout l'estran (station 8, 9 et 10) — ce qui s'explique par l'absence de mode nettement défini (deux ou trois tamis relevant un poids de sédiment presque identique au voisinage du diamètre médian, ce qui incline davantage la courbe cumulative).

- La charpente structurale de tous les sédiments du haut au bas de plage est la même. La charnière dimensionnelle correspond au minimum de la courbe numérique, à gauche du maximum principal, c'est-à-dire 63—80 μ pour le matériel sédimentaire étudié. Cette limite sépare les deux stocks sédimentaires, dont le plus grossier constitue la charpente structurale à tous les niveaux, et le plus fin une fraction plus ou moins abondante s'intercalant dans les vides du réseau grossier précédent. La présence de la fraction fine est qualitativement et quantitativement sous la dépendance des conditions hydrodynamiques, hydrographiques et interstitielles. Les pentes de la fraction fine inférieure à -3 en valeur absolue, des hauts niveaux, caractérisent une ablation croissante à mesure que le calibre des grains diminue. Les pentes de la fraction fine supérieures à -3 en valeur absolue des bas niveaux, caractérisent au contraire une accumulation croissante dans le même sens.

Nous analyserons plus loin les différents arrangements possibles des grains, qui constituent cette charpente structurale du sédiment, mais nous pouvons préciser dès à présent que deux dispositions différentes définissent : un minimum de vides (disposition rhomboédrique) et un maximum de vides (disposition cubique). Dans le cadre de l'arrangement cubique la saturation totale des vides (PURNANS, 1960, p. 330) serait définie, pour chaque tamis, par la parallèle à l'axe des abscisses menée par le maximum de la courbe numérique. Pour les sédiments du haut de plage les pentes de la fraction fine à gauche du minimum indiquent un sédiment très éloigné de la saturation, même dans la disposition rhomboédrique. En revanche, pour les sédiments du bas de plage, dans le cadre d'une disposition cubique nous dépassons la limite de saturation en éléments très fins inférieurs à 63 μ . Mais les espaces poraux entre les grains du maximum ne sont que partiellement occupés par les grains du minimum 125—160 μ , et pour les grains du minimum 63—80 μ , la saturation n'est donc pas totale. Ces conclusions seront reprises pour l'étude de la porosité et de la circulation de l'eau interstitielle.

b 12 - Mode océanique (Arcahon et Pas-de-Calais).

b 121 - Arcahon.

Nous n'envisagerons que très sommairement deux estrans qui, bien qu'océaniques, ne sont pas aussi battus l'un que l'autre par la houle et qui, d'autre part, diffèrent par leur profil topographique.

b 1211 - Plage du Pylat.

Plage océanique très battue située au pied même de la dune du Pylat sans cesse érodée par la mer et qui recule continuellement. La pente est uniforme du niveau de H.M.V.E. au niveau de B.M.V.E., elle est relativement forte : 10 % (14 m d'estran pour 4,40 m de marnage en vives-eaux). Nous considérerons deux stations, la A du niveau de H.M.V.E. et la B du niveau de B.M.V.E., leurs courbes

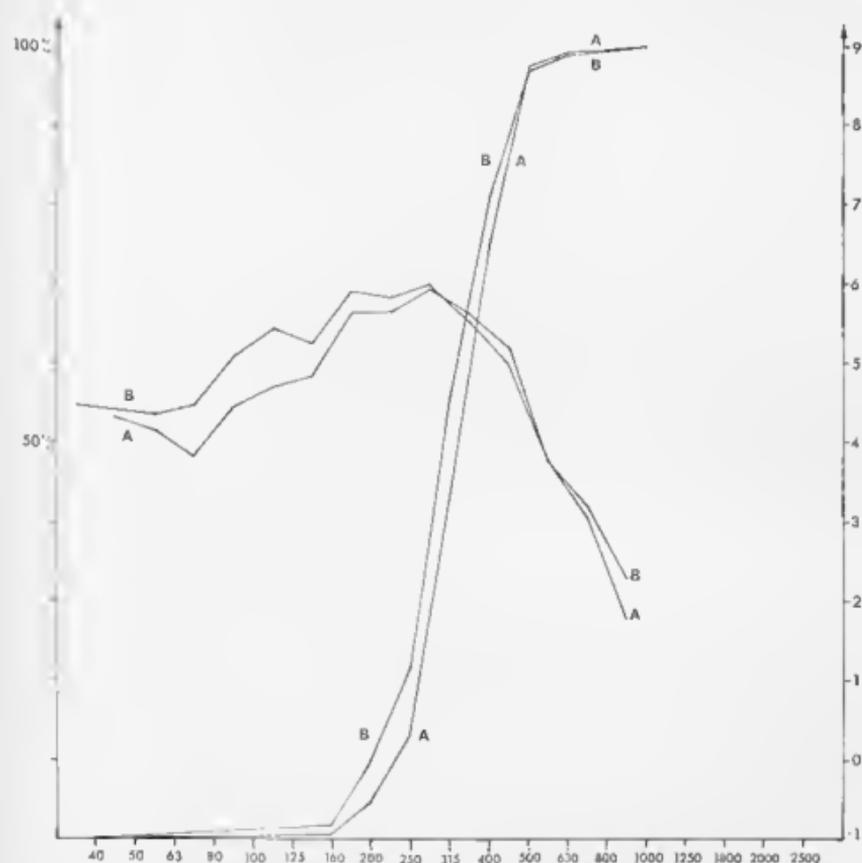


FIG. 20. — Le Pylat (Arenchou), Courbes granulométriques des sédiments A (niveau de H.M.V.E.) et B (niveau de B.M.V.E.).

granulométriques sont portées sur la figure 20. Le sédiment est plus grossier que celui de la plage semi-abritée de La Vigne, ce qui s'explique par des actions hydrodynamiques différentes. Cependant, le diamètre médian n'est supérieur que de 80 μ à celui du sédiment de La Vigne; en revanche, le point critique a les mêmes coordonnées graphiques à La Vigne qu'au Pylat. Le sédiment du bas de plage est un peu plus fin que celui du haut de plage, sa fraction fine est également un peu plus importante, mais aux deux niveaux il y a ablation croissante à mesure que le diamètre des grains diminue, il n'y a aucun colmatage des interstices; les deux courbes numériques des deux niveaux sont analogues à celles des sédiments des hauts de plage semi-abritée.

b 1212 - Plage d'Arguin.

Plage océanique, moins battue que la précédente, en bordure d'une lagune. Le profil topographique (voir chapitre topographie), fait ressortir la division de

l'estran en deux parties distinctes aux pentes différentes : haut estran — 14 % et bas estran — 2,2 %. Nous considérerons la station 10 du haut estran et la station 29 du bas de plage, leurs courbes granulométriques sont portées sur la figure 21. Comme pour la plage du Pylat les sédiments sont un peu plus grossiers en raison des actions hydrodynamiques plus fortes en mode battu qu'en mode semi-abrité. Si l'on porte sur un même graphique les courbes numériques en nombre de grains d'un sable de haute plage, et d'un sable de basse plage, pour chacun des estrans de La Vigne, du Pylat et d'Arguin, on constate que « tous les points critiques » ont même abscisse et même ordonnée à 0,2 unité près. Le tracé de la courbe numérique du sédiment 10 d'Arguin se situe entre les tracés des deux courbes du Pylat; le sédiment du haut de Plage d'Arguin est donc ana-

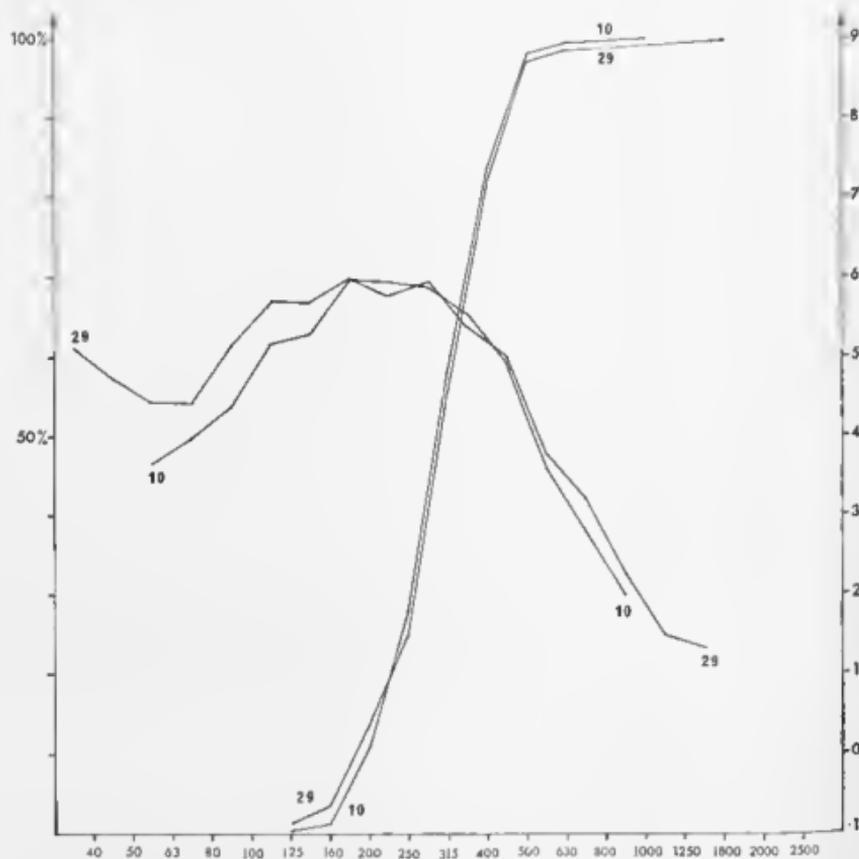


FIG. 21. — Arguin (Arraçon). Courbes granulométriques des sédiments 10 (haut estran) et 29 (bas estran).

logue au sédiment d'un estran très battu océanique. La courbe numérique du sédiment 29 d'Arguin se superpose exactement aux courbes numériques des sédiments du haut de plage de La Vigne, plage semi-abritée. Donc, le bas de plage d'Arguin qui possède une pente très faible (caractéristique en fait d'une plage semi-abritée) ne possède pas les caractéristiques habituellement liées à cette faible pente et son sédiment est analogue à un haut de plage semi-abritée.

b) 122 - Pas-de-Calais.

Du niveau de H.M. au niveau de B.M. la granulométrie du sédiment varie considérablement sur les estrans très larges de la Pointe-aux-Oies ou de Wissant.

Les actions hydrodynamiques effectuent un tri poussé des éléments qui se répartissent en fonction de leurs tailles aux différents niveaux cotidaux. Le diamètre médian diminue du haut au bas de plage. Nous nous limiterons en reproduisant les courbes de deux sédiments de Wimereux de niveau pourtant très proche — sédiment A niveau de basse mer des plus faibles marées — sédiment B niveau de basse mer de vives-eaux (fig. 22). Alors qu'à Arcachon les maximums avaient même ordonnée et même abscisse, pour les plages semi-abritées et océaniques, et ceci quel que soit le niveau cotidal du sédiment, les résultats sont ici très différents. Si l'on traçait plusieurs courbes numériques, des sédiments de haute mer aux

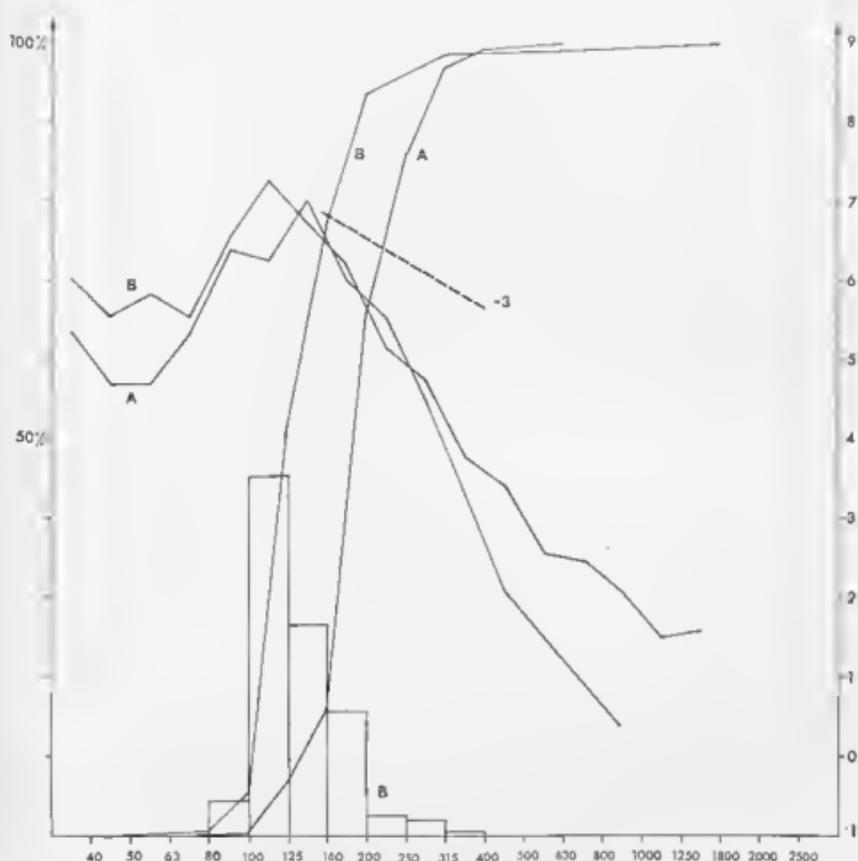


FIG. 22. — Pointe-aux-Oies (Wimereux). Courbes granulométriques des sédiments A (niveau de B.M.E.) et B (niveau de B.M.V.E.).

sédiments de basse mer, on constaterait l'alignement des maximums sur une même droite, PRENANT (1960) sur les plages bretonnes a déjà observé ce phénomène qui a la même signification que le parallélisme des courbes cumulatives, c'est-à-dire qu'une augmentation de la finesse des grains avec la progression vers les bas niveaux. En revanche, il est capital de remarquer ici que la rétention porale d'éléments très fins est très faible, même aux bas niveaux, phénomène analogue à celui que nous avons constaté sur les estrans océaniques arcachonnais.

b2 - Variations granulométriques en fonction de la profondeur.

Les espèces endogées du sédiment meuble ne se répartissent pas quantitativement de façon homogène dans toute l'épaisseur du sédiment, certaines ont une

étroite répartition (*Apsudes latreillei*, *Bathyporeia* sp.); nous avons envisagé les variations de la granulométrie du sédiment avec la profondeur, sur les estrans semi-abrités (La Vigne et le Camp) et océaniques (Wissant et Pointe-aux-Oies) pour des sédiments de niveaux différents (en aval et en amont de l'horizon de résurgence).

Nous nous limiterons en ne donnant que la conclusion générale de cette étude avec, pour exemple, les résultats des analyses mécaniques de 4 stations de la plage du Camp (tableau H). Cette partie du Festrat du Camp est intéressante car elle comprend, une zone de résurgence (station 14 et 16), une zone de résurgence d'eau douce continentale (station 17), et une zone de ruissellement en surface (station 20). Les caractéristiques granulométriques diffèrent peu avec la profondeur, le diamètre médian à 15 cm est toujours plus grand qu'à 5 cm, le sédiment est plus grossier et le coefficient de dispersion est un peu plus important en profondeur qu'en surface (autre exemple : La Vigne, station 4 — sédiment à 5 cm, coefficient de dispersion égal à 1,50 — sédiment à 15 cm, coefficient égal à 1,60). La caractéristique essentielle, dans le tri dimensionnel en fonction de la profondeur, est une rétention porale d'éléments très fins plus importante en profondeur qu'en surface, mais en aucun cas il n'y a colmatage en profondeur si celui-ci n'existe pas en surface.

Stations	14	16	17	20
Hauteurs en mètres	1,27	1,07	1,00	0,76
Distances entre les stations ..	4 mètres		2 mètres	8 mètres
Caractéristiques hydrodynamiques et hydrologiques ..	Zone de résurgence			
	Nappe phréatique			
	Ruissellement en surface			
	dm	Q3/Q1	dm	Q3/Q1
Sédiment à 5 cm en μ	285	1,57	282	1,62
	347	1,55	343	1,61
Sédiments à 15 cm en μ	317	1,58	302	1,60
	403	1,59	363	1,63

TABLEAU H. — Le Camp (Arcachon). Variations granulométriques avec la profondeur, pour quatre stations du littoral de H.M.V.L.

Dans une bien plus faible mesure nous retrouvons donc, de la surface vers la profondeur, une modification des caractéristiques granulométriques analogue à celle observée entre les sédiments des hauts niveaux et les sédiments des bas niveaux : fraction très fine et fraction grossière plus importantes.

b 3 - Autres données granulométriques des sédiments prospectés.

b 31 - Bassin d'Arcachon.

Nous avons précédemment étudié la granulométrie des sédiments de 3 plages prospectées pendant plusieurs années : 1, La Vigne en étudiant les variations granulométriques en fonction du niveau — 2, le Camp en étudiant les variations avec la profondeur et 3, Arguin comme type d'estran océanique. Le stock sédimentaire est presque le même pour tous ces estrans : les courbes sont unimodales, le mode est 250-315 μ (tamis 25) et il ne correspond qu'exceptionnellement au tamis supérieur ou au tamis inférieur; le sédiment est très bien classé. Les bas niveaux des estrans semi-abrités se différencient des estrans océaniques par le colmatage plus ou moins poussé des interstices par les éléments très fins. Alors qu'en mode océanique (Arguin, Pylat) la rétention porale est à peine plus forte en bas de plage qu'en haut de plage, cette accumulation d'éléments très fins est croissante vers les bas

niveaux, pour les estrans semi-abrités (La Vigue, Le Camp). Ce colmatage, qu'exprime en particulier, la courbe bilogarithmique, aura des conséquences importantes sur les conditions hydrodynamiques interstitielles.

Les résultats granulométriques de précédentes études ayant portées sur les sédiments de la côte des Landes ou du bassin se regroupent avec les nôtres : RIVIÈRE (1937) : répartition régulière entre 160 et 380 μ - GLANGEAUD et GANDU, (1939), Pylat : diamètre médian entre 210 et 235 μ - DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, GEBLACH et SURWING (1954), côte des Landes : maximum unique à 240 μ - GIORDANI SOIKA (1955), Pylat : 80 % des grains entre 237 et 347 μ - DEBYSEN (1957), sable dunaire, additionné suivant le faciès d'éléments grossiers et fins - RENAUD-DEBYSEN (1963) : diamètre moyen entre 275 et 325 μ .

b 32 - Pas-de-Calais

Le sédiment de la station à *Bathyporeia*, à la Pointe-aux-Oies, a déjà été envisagé, il reste donc à considérer ceux de Wissant. Les sédiments des stations étudiées à Wissant (4,10 m, niveau moyen - 2,10 m, niveau de B.M.E.m.) sont presque identiques à celui de la Pointe-aux-Oies. On observe, figure 23, le même mode 160-200 μ , mais les courbes numériques montrent une zone de rétention porale un peu plus faible qu'à la Pointe-aux-Oies. Le sédiment est extrêmement propre, la courbe numérique se termine vers les éléments très fins par un point

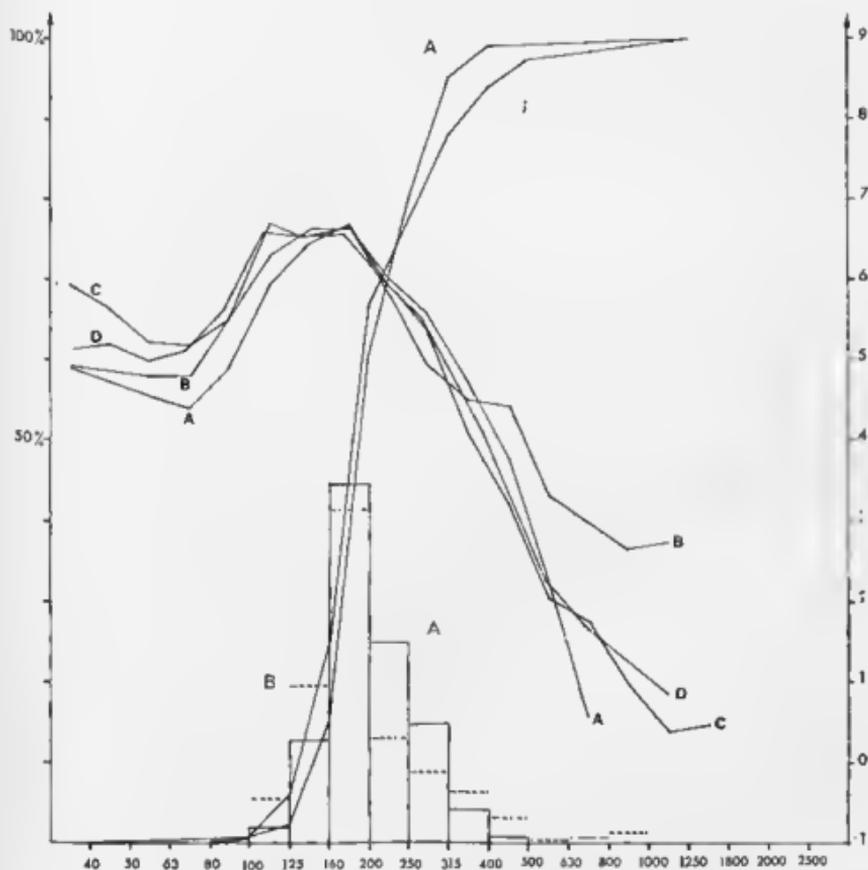


FIG. 23. — Wissant et Wimereux. Courbes granulométriques des sédiments :

A. Wissant, niveau moyen (*Baunlorius arenarius*); B. Wissant, niveau de B.M.E.m. (*Frothoe brevicornis*); C. Wimereux, niveau de B.M.E. (*Bathyporeia*), le 8.7.61; H. comme C, le 6.5.61.

dont l'ordonnée est inférieure à 10^6 grains pour 100 g de sable sec. A Wissant, aux deux stations prospectées, les grains très fins retenus sur le dernier tamis (éléments inférieurs à 10μ) sont toujours inférieurs en nombre à 10^6 pour 100 g de sable sec. Il y a ablation croissante des éléments très fins à mesure que le diamètre des grains diminue.

Les courbes granulométriques de deux sédiments de Wissant et de deux sédiments de La Pointe-aux-Oies ont été portées sur la figure 23. Le sédiment A correspond à la station de Wissant, à *Haustorius* et *Bathyporcia* (niveau moyen), le sédiment B correspond à la station à *Urothoe* (niveau de B.M.M.E.m.) de la même localité. Les sédiments C et D correspondent à la station de la Pointe-aux-Oies. Notons que pour le sédiment B de Wissant, une couche coquillière entre 4 et 8 cm de profondeur modifie considérablement le sédiment : la granulométrie figurée sur le graphique 23 en B correspond au sable superficiel. Si d'après l'histogramme de fréquence pondérale ce sédiment à *Urothoe* est plus fin que le sédiment à *Haustorius* et à *Bathyporcia* — sédiment A — phénomène qui s'explique par la différence de niveau entre les deux stations, la dispersion du sédiment à *Urothoe* est plus grande. Cette dispersion tient à une légère augmentation de la teneur en éléments très fins, mais aussi d'éléments grossiers en raison de la présence de débris coquilliers sous-jacents.

La plage de Wissant a également été prospectée par AMOUREUX (1966) qui indique un maximum unique passant de 225 à 140μ de l'estran supérieur à l'estran inférieur.

c) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

BASSIN D'ARCACHON. L'histogramme de fréquence pondérale, la courbe cumulative et la courbe bilogarithmique en nombre de grains, montrent un stock sédimentaire de base presque identique à tous les niveaux cotidaux et quel que soit l'estran prospecté (semi-abrité ou océanique où le tri dimensionnel est très faible). Ce stock sédimentaire des plages océaniques et semi-abritées d'Arcachon est déterminé par la nature géologique de cette partie de la côte atlantique; il est constitué de sables dunaires. En mode semi-abrité, les sédiments du haut de plage sont un peu plus fins que ceux du bas de plage; ces derniers sont caractérisés par une dispersion vers les éléments très fins essentiellement, et vers les éléments grossiers secondairement. En mode battu, les sédiments inférieurs sont un peu plus fins que ceux des hauts niveaux, mais aucun ne présente une fraction très fine importante. La courbe numérique en nombre de grains, qui montre pour tous ces sédiments la constance des coordonnées graphiques du point critique, permet d'étudier avec précision la fraction très fine, si importante, comme nous le verrons, pour les conditions hydrodynamiques interstitielles. La rétention porale d'éléments très fins est une caractéristique exclusive et primordiale des bas de plages semi-abritées.

BOULONNAIS. Sur les larges estrans océaniques du Boulonnais, le tri des éléments par niveaux est très net, les sédiments des bas niveaux étant beaucoup plus fins que ceux des hauts niveaux, mais aucun ne présente une rétention porale importante d'éléments très fins.

Le phénomène important se dégageant de cette étude est le suivant : *Que les actions hydrodynamiques sur les estrans semi-abrités ou océaniques déterminent ou non un tri dimensionnel par niveaux, la rétention porale d'éléments très fins est la caractéristique granulométrique essentielle et exclusive des bas de plages de mode semi-abrité.*

Les sédiments de Wissant et de Wimereux, où furent recollés les Amphipodes fondeurs de la famille des *Haustoriidae* (pour établir le cycle reproducteur des espèces), sont plus fins que ceux de la région arcachonnaise dans lesquels vivent les mêmes espèces : à Arcachon mode à $250-315 \mu$; dans le Boulonnais, au niveau des stations étudiées, mode à $160-200 \mu$.

L'étude granulométrique des sédiments de La Vigne, relatifs aux stations échelonnées du niveau de haute mer au niveau de basse mer, nous a permis de distinguer trois zones de faciès granulométrique différent :

— une zone supérieure, sédiments des stations 1 à 7 sans grande rétention porale d'éléments très fins.

- une zone inférieure, sédiments des stations 12 à 18, à forte rétention locale d'éléments très fins,
- une zone intermédiaire peut être intercalée entre les deux précédentes; elle correspond aux sédiments des stations 8 à 11, situées au niveau de la zone de résurgence et de la rupture de pente. Le sédiment est moins bien classé et présente une fraction fine intermédiaire entre les limts niveaux et les has niveaux. Ces caractéristiques granulométriques sont essentiellement dues aux conditions hydrodynamiques interstitielles de résurgence au cours de l'émerision.

2° Nature et proportions des divers éléments du sédiment.

a) SILICE, ALUMINE ET FER.

Ces minéraux ont été dosés par DEBYSEN (1957, 1961) dans le Bassin d'Arcachon. Les plages prospectées comportent des sédiments dont la teneur en silice est de l'ordre de 90 à 95 %, l'alumine 3 à 4 % et le fer 0,5 à 1%. Les teneurs en alumine et en fer croissent au détriment de la silice quand on passe des sables purs aux vases. Une forte teneur en oxyde de fer se décele par la coloration rouge brun du sédiment, mais celui-ci n'est généralement pas présent dans toute l'épaisseur du sable. Il reste limité aux premiers centimètres, et recouvre un sable noir et réduit, ou de couleur normale selon l'oxygénation du milieu. Cette épaisseur de sable, riche en fer, correspond, dans la plupart des cas, à la couche remaniée au cours de chaque cycle de marée. En présence d'oxyde de fer, des Lamellibranches prennent une couleur rouille au niveau des siphons (*Donax trunculus* et *Tellina tenuis* à Arguin). Les Amphipodes fouisseurs, en particulier *Haustorius arenarius* et *Urothoe grimaldii*, ont toutes leurs soies imprégnées d'oxyde de fer.

Il nous faut parler ici du rôle très important que jouent le fer et ses composés comme liants dans les sédiments. BRAZNIKOV (1941), et, à sa suite, BOURCART et FRANCIS BOEUF (1942), placent le fer avec la matière organique, dans la partie active des dépôts sableux. Nous étudierons le rôle primordial de liant, de cette partie active à propos de la matière organique et des éléments fins en tant que composants structuraux du sédiment et, à propos de la porosité, de la perméabilité et de la pénétrabilité. L'étude de ce liant est un des exemples de la complexité et de l'interdépendance des facteurs physiques et chimiques des sables intertidaux. Selon BOURCART et FRANCIS BOEUF (1942), la couleur noire des vases littorales provient, en partie, du monosulfure de fer (SFe), qu'elles contiennent, et, en partie, des matières organiques. Un sédiment rouge qui recouvre un sédiment noir indique le manque d'oxygénation, donc la réduction de la matière organique à une certaine profondeur, mais n'implique pas nécessairement une teneur en fer différente des deux parties rouge et noire du sable. BOURCART et FRANCIS BOEUF (1942) écrivent à ce sujet : « La teneur en sulfure de fer est généralement attribuée à la décomposition de la matière organique. Les auteurs russes ont établi que ce sulfure de fer était en réalité un hydrogel de monosulfure ferreux dû à l'action réductrice des bactéries sur les sulfates alcalins contenus dans l'eau de mer. En revanche, à la partie supérieure du sédiment, les vases deviennent grises, puis brunes, ou même rouges et les hydrogels de sulfure de fer se transforment en hydroxydes ferriques sous l'action de sulfobactéries dont WISNAGADSKY a montré pour la première fois le rôle. Voilà qui nous éclaire parfaitement sur le rôle et l'importance du fer dans les sédiments, en même temps que se trouve expliquée la couleur des sédiments, fonction de la réduction ou de l'oxygénation du milieu (1). Ces données nous seront précieuses dans l'étude écologique de la lagune d'Arguin où, en certaines stations, toutes ces couleurs du sédiment se succèdent dans une coupe verticale. Un sédiment réduit de couleur noire prend en quelques jours la colo-

(1) La couleur noire du sédiment est encore trop souvent interprétée de nos jours comme la preuve de l'abondance de matières organiques, alors que ce n'est pas toujours le cas.

ration d'un sable bien oxygéné et cette transformation se fait d'autant plus rapidement que le sédiment est exposé à la lumière et à la chaleur. (Phénomène également constaté par RULLIER, 1959.)

b) MINÉRAUX LOURDS.

Dès 1934, PRENANT recommandait d'effectuer une analyse minéralogique du sédiment pour toute étude écologique littorale. Cette recommandation n'a pas été suivie par les écologistes des sédiments meubles intertidaux, à l'exception de LAFON (1953) dans ses recherches sur les côtes de basse Normandie. Il est de fait, que, pour l'instant, l'étude minéralogique n'offre d'intérêt que pour les sédimentologues. Aucune influence écologique sur la faune n'a été, jusqu'à présent, reconnue aux minéraux lourds du sédiment. Sans doute en est-il réellement ainsi, encore faudrait-il envisager ce problème quand les teneurs en minéraux lourds du sable de certaines plages peuvent atteindre 93 % (BENNETT et MARTIN-KAYE, 1951) ; mais peut-être les minéraux lourds jouent-ils un rôle encore inconnu dans le complexe physico-chimique qui constitue le biotope. Nous exposerons très brièvement quelques résultats sur le taux des minéraux lourds des sédiments et sur leur nature.

b i - Teneur en minéraux lourds des sables.

Nous avons adopté la technique de LAFON (1953) et de LEFÈVRE et LUCAS (1955) pour déterminer le taux de minéraux lourds : chaque échantillon de sable, décarbonaté, lavé et desséché, d'un poids d'une dizaine de grammes, est versé dans du bromoforme à l'intérieur d'une ampoule à décantation de 250 cm³. On agite plusieurs fois pour récupérer, deux heures plus tard, la fraction lourde de densité supérieure à 2,9. Cette fraction lourde est lavée à l'alcool, puis desséchée, puis pesée, ce qui permet de déterminer le taux de minéraux lourds. Les résultats sont les suivants :

À Arcachon, les teneurs des sédiments intertidaux en minéraux lourds sont variables et fonction du niveau cotidal du prélèvement. À La Vigne, teneur minimale observée : 0,81 % au niveau de basse mer de mortes-eaux ; et valeur maximale : 10,50 % au niveau de haute mer.

Dans le Boulonnais, les teneurs sont plus importantes à Wimeroux qu'à Wissant, sans doute en raison des assises du bord de mer ou de bancs de tourbe. En 1962, les teneurs maximales et minimales à la Pointe-aux-Oies furent de 3,40 % en avril et de 0,63 % en septembre à la même station, niveau de B.M.M.E. Vers les niveaux plus inférieurs, les teneurs semblent plus fortes, 0,81 % au niveau de B.M.V.E. À Wissant, le sédiment prospecté pour la récolte d'*Haustorius arenarius* a toujours une teneur inférieure à 1 % et le sédiment à *Urothoe* une teneur encore plus faible, comprise entre 0,10 et 0,30 %.

Le tableau E donne la variation du taux de minéraux lourds en fonction du niveau cotidal sur l'estran semi-abrité de La Vigne. On note que la proportion est bien plus forte en haut de plage qu'en bas de plage. Le flot érode le sédiment à chaque marée sur une certaine profondeur (voir chapitre topographie), érosion qui provoque la mise en suspension des éléments sur une épaisseur de quelques millimètres. Cette mise en suspension par la vague est suffisamment forte pour affecter tous les matériaux quelle que soit leur densité, mais leur transport est d'autant plus court et leur sédimentation d'autant plus rapide qu'ils sont moins denses. Ainsi, les grains de silice mis en suspension par la vague peuvent rester en suspension par turbulence alors que les minéraux lourds se sédimentent. Les conditions hydrodynamiques du flot sur le sédiment étant plus fortes que les conditions hydrodynamiques du jusant, les minéraux lourds apportés en haut de plage sont plus difficilement repris et leur concentration est plus importante. Une teneur de 10 % en minéraux lourds ne semble guère affecter la biologie des Amphipodes *Talitridae* qui colonisent les stations supérieures de La Vigne. Le transport par la vague est responsable de la lamination du sédiment, très souvent observée en coupes verticales (les séries de sable de couleur normale sont séparées par des lits de quelques grains de minéraux lourds). Au niveau de haute mer de vives-eaux, un tel phénomène peut être dû également à l'action du vent entraînant les particules les moins denses.

b2 - Nature et proportion des minéraux lourds.

Nous devons les analyses minéralogiques à l'obligeance de M. DEBYSER, Chef du Département de Géologie sédimentaire à l'Institut Français du Pétrole. Dans les sédiments arcachonnais, les minéraux prédominants sont les suivants : augite, 23 %; staurolite, 19 %; grenat, 18 %; tourmaline, 15 % et andalou-site, 13 %. A Wissant et à Wimereux, on trouve essentiellement du grenat (24 et 41 %), de l'épidote 21 et 17 %), de la hornblende (22 et 8 %), de la tourmaline 19 et 6 %) et du zircon (2 et 15 %). Nous renvoyons à l'intéressant travail de LAFON (1953) qui, à propos de l'origine des minéraux lourds du sable de la Manche, mentionne les trois principales hypothèses retenues par les spécialistes.

c) ÉLÉMENTS GROSSIERS ALLOGÈNES.

A Arcachon, comme à Wimereux et à Wissant, plus de 95 % des éléments du sédiment ont un diamètre inférieur à 600 μ . Au-dessus de 1 mm, les éléments ne sont qu'exceptionnellement présents dans les 50 g de Fécianlilton soumis à l'analyse granulométrique. Néanmoins, certains matériaux grossiers (graviers, coquilles), sont parfois suffisamment abondants pour avoir une influence sur la faune; leur évaluation quantitative éclairera certains points de notre étude écologique.

c1 - Nature et origine des éléments allogènes.

c11 - Éléments d'origine biologique.

c111 - Débris coquilliers.

Plages de La Vigue et du Camp : Les valves de Lamellibranches et les tests de Gastropodes sont souvent entiers. La présence des coquilles de ces espèces s'explique par la proximité des parcs à huîtres, des choux et des herbiers à zostères. On trouve, par ordre d'importance décroissante : *Crassostrea angulata* (Lamarck); *Dostrea edulis* L.; *Cerastoderma edule* (L.); *Bittium reticulatum* Da Costa; *Hinia incrassata* (L.); *Danax tenuulus* (L.); *Dentalium vulgare* (Da Costa); *Gibbula umbilicatis* (Da Costa); *Loripes lacteus* (L.); *Tellina tenuis* Da Costa; *Eusis ensis* (L.) et *Mytilus edulis* (L.).

Plage d'Arguin : Les débris coquilliers sont moins variés et correspondent à des espèces de mode battu.

Stations de Wimereux et de Wissant : A Wimereux, le sable prospecté pour l'étude de *Bathyporeia pelagica* et *B. sorbi* comporte des petits débris coquilliers se rapportant surtout à *Mytilus edulis*. Les débris coquilliers sont de taille identique à Wissant au niveau de basse mer, tandis qu'à un niveau cotidal un peu supérieur, celui où abonde *Haustorium arvarius* s'ajoutent quelques valves entières ou peu fragmentées de *Cerastoderma edule* en particulier, qui fait même du niveau plus élevé et d'une action hydrodynamique plus faible.

c112 - Débris végétaux.

Ils ne sont abondants que sur les estrans semi-abrités de La Vigne et du Camp à Arcachon. Les herbiers à zostères sont responsables de ces débris qui, par leur abondance « marquent » un biotope. Les *Zostera marina* et *Zostera nana* rejetés au rivage par les vagues s'accumulent aux lasses de haute mer et sont repoussés en période de revif aux plus hauts niveaux. Les feuilles, encore longues et entières, sont rarement enfouies dans le sédiment. Dans la zone supralittorale, sous l'influence de fermentations anaérobies et sous l'alternance des dessiccations-humidifications, les fragments s'effritent et se pulvérisent. Ces débris, de 2 à 3 mm de large sur 5 à 6 de long, sont alors dispersés par le vent ou repris par la vague à l'occasion d'une forte marée. Ils se sédimentent ensuite aux points de turbulence minimale. Nous constaterons plus loin que les Zostères sont à l'origine de l'alga; source essentielle de la matière organique du sédiment, l'alga est aussi très important au point de vue structural pour le sable, car sa présence conditionne en partie les propriétés d'ensemble du biotope sableux : perméabilité, pénétrabilité.

c 12 - *Eléments détritiques.*

La présence de ces apports détritiques allogènes dépend de conditions locales particulières : substrat rocheux et tourbe à proximité de la plage de la Pointe-aux-Oies — très nombreux fragments d'ophite au sein du sédiment au Camp, témoin d'une ancienne construction en haut de plage — absence totale d'éléments détritiques à Wissant.

c 2 - *Importance quantitative des éléments allogènes.*c 21 - *La Vigne.*

Les éléments détritiques et coquilliers ne sont pas très abondants dans le sable, leur proportion pondérale variant entre 0 et 12 %. Si l'on trace la courbe de répartition de ces éléments, du niveau de haute mer au niveau de basse mer, on constate l'absence totale de cette fraction dans le haut estran, son apparition au niveau de la zone de résurgence et son maximum à la rupture de pente. Ces résultats se recourent exactement avec ceux qui furent obtenus dans l'étude granulométrique; la proportion d'éléments sableux supérieurs à 500 μ devenait plus importante à partir de l'horizon de résurgence.

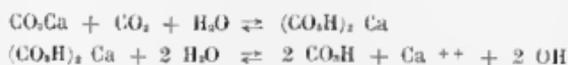
Les niveaux inférieurs sont occupés à La Vigne par des collecteurs, qui protègent, dans une certaine mesure, le sédiment contre les actions hydrodynamiques violentes des vagues et des courants. Les débris végétaux se sédimentent en particulier au moment de l'étalement de haute mer. Ils constituent un aspect vraiment caractéristique du biotope, inexistant aux niveaux cotidaux supérieurs, ils abondent des stations 8 à 18 avec deux maximums, au niveau de la zone de résurgence et au niveau de basse mer moyenne. Il est difficile de donner une idée quantitative de l'abondance de ces débris; il est cependant possible d'évaluer le poids sec après passage à l'étuve (50°), puis le poids en cendre après calcination à 1 000° d'une partie de ce matériel : les particules de plus de un millimètre dans un volume déterminé de sédiment. Ces évaluations ont leur importance car elles varient dans le même sens que les teneurs en matières organiques du sédiment. Pour 25 dm³ de sable, les poids des débris végétaux sont les suivants aux stations 10 et 17.

Station	Poids sec	Poids en cendre
10	0,6225	0,1150
17	3,9822	0,7356

c 22 - *Le Camp.*

Sur cet estran, les débris végétaux sont peu abondants alors que les éléments détritiques et coquilliers sont suffisamment nombreux, à certaines stations, pour modifier localement le biotope. La proportion de ces éléments est portée de station en station, du niveau de haute mer au niveau de basse mer, sur la figure 24; les valeurs correspondent au poids sec de ces éléments grossiers pour mille grammes de sable sec. Le profil topographique, sur la même figure, permet de constater que le premier sommet de l'histogramme correspond à la zone de l'horizon de résurgence et de rupture de pente comme à La Vigne. Après un minimum très net, un second sommet se dessine. Alors que le premier sommet est constitué de débris coquilliers et d'ophite, le second sommet n'est plus constitué que de valves d'huitres. Ce minimum peut donc s'expliquer par la disparition, à partir de la station 14, des fragments d'ophite et l'accumulation encore faible des débris coquilliers qui croît progressivement vers les bas niveaux. Un autre phénomène pourrait également rendre compte de cette discontinuité. On constatera plus loin, dans l'étude de l'eau interstitielle, l'arrivée de la nappe d'eau douce phréatique à la station 16 du Camp. Les travaux de Rivière et Vennart (1957) ont montré que la dilution de l'eau de mer, entraînant une dissolution de la concentration totale en ions Ca⁺⁺ se traduit par une augmentation de l'hydrolyse du bicar-

bonate. Il s'ensuit une diminution de la concentration en bicarbonate non hydrolysé, ce qui favorise la solubilisation du CO_3Ca à l'état de bicarbonate. Ces réactions réversibles sont les suivantes :



L'arrivée d'eau douce pourrait donc être responsable d'une dissolution des carbonates, donc d'une faible teneur des éléments grossiers carbonatés dans le sédiment.

L'abondance des débris coquilliers peu fragmentés sur cet estran s'explique par la proximité des parcs à huîtres.

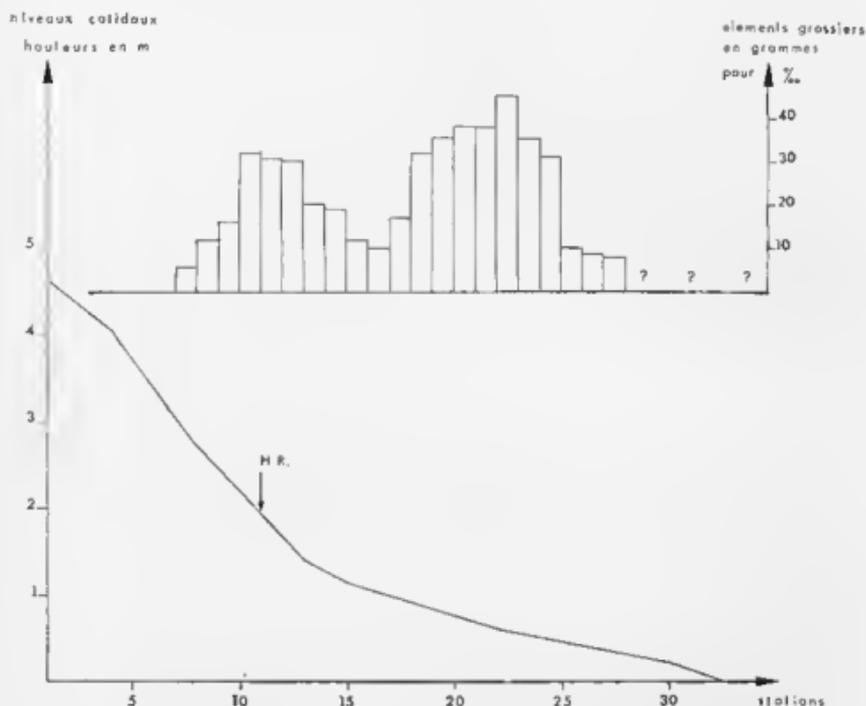


FIG. 24. — Le Camp (Arcaehon). Teneur du sédiment en éléments détritiques grossiers, du Niveau de haute mer (station 1) au Niveau de basse mer (station 28); résultats exprimés en grammes Pour 1000 g de sable sec.

La Vigne, protégée par les collecteurs et relativement éloignée des parcs, possède peu de débris coquilliers, mais les débris végétaux se sédimentent abondamment en bas de plage. La plage du Camp est moins protégée de la houle et du flot, elle est proche des parcs, et le flot dépose des matériaux grossiers que le jusant ne reprend pas.

c 23 - Wimereux et Wissant.

Les éléments grossiers allogènes sont peu abondants, sauf au niveau de B.M.E.m à Wissant où des éléments coquilliers de quelques millimètres constituent un lit coquillier entre 4 et 8 centimètres (pourcentage pondéral d'éléments supérieurs à 1 mm : 0 à 4 cm = 1,12 % — 4 à 8 cm = 5,40 % — 8 à 12 cm = 0,30 %).

d) CARBONATES.

d 1 - Techniques

Deux techniques furent utilisées :

1. La méthode LAFON (1953), reprise par RILLIER (1959), permet de connaître la teneur en carbonate en évaluant la perte de poids d'une fraction sédimentaire après l'avoir traité à l'acide chlorhydrique dilué au dixième, à froid (méthode pondérale).

2. La méthode du calimètre BERNARD permet d'obtenir la teneur en carbonate en mesurant le volume de gaz carbonique qui se dégage de l'attaque du sédiment par l'acide chlorhydrique dilué au dixième, à froid (méthode volumétrique).

Précisons que les valeurs obtenues par la première méthode sont légèrement supérieures pour un même sédiment à celles obtenues par la seconde. Toutes les mesures figurant dans ce chapitre furent obtenues par la seconde méthode, leurs valeurs sont donc directement comparables même si la méthode entache les valeurs absolues d'une certaine erreur inhérente à sa technique.

d 2 - Résultats.

Dans le Bassin d'Arcachon, les teneurs en CO_2Ca sont toujours très faibles pour les sédiments intertidaux (sur les plages prospectées); les plus fortes, à Arguin, ne dépassent qu'exceptionnellement 1,50 %. Au Camp, où les dépôts coquilliers sont pourtant assez abondants, les teneurs sont inférieures à 1 %. A La Vigne, elles sont encore plus faibles : la teneur varie avec le niveau cotidal, comme l'indique le tableau E. Les carbonates sont pratiquement inexistantes en haut de plage, teneurs inférieures à 0,10 % dans un sédiment où les minéraux lourds varient entre 2,90 et 10,50 %. Mais, à partir de la zone de résurgence, la proportion augmente et croît jusqu'à la rupture de pente, pour conserver jusqu'au niveau de basse mer une teneur de 0,20 à 0,40 %, bien faible malgré tout. L'horizon de résurgence et la rupture de pente constituent ici encore la charnière de la plage.

Dans le Boulonnais, les teneurs sont bien plus importantes que dans le Bassin d'Arcachon. Des valeurs maximales de 1 %, nous passons à des teneurs de 8 à 10 %; les sédiments de Wimereux sont plus riches (variations dans l'année de 4,8 à 5,4 %). La station à *Urothoe* est très particulière et le sédiment peut être divisé en trois tranches de 0 à 4, de 4 à 8, et de 8 à 12 cm, dont les teneurs respectives en carbonate sont 7,78 — 25,17 et 6,76 %. La deuxième tranche correspond, évidemment, au lit de débris coquilliers.

Nous n'insisterons pas sur la teneur en carbonate de calcium des plages, car cette question fut envisagée dans le détail par bien des auteurs. De plus, les carbonates apparaissent comme un facteur « passif » du biotrope, déterminé par l'abondance de la faune malacologique du voisinage et les conditions hydrodynamiques de dépôts des débris coquilliers et de leur fragmentation. La teneur en carbonate est d'autant plus importante que le niveau est plus bas, aussi bien à la Pointe-aux-Oies (13,91 % au niveau de basse mer de vives-eaux), qu'à Wissant (7,80 %). Le sédiment situé à 25 cm de profondeur a une teneur en carbonate identique ou supérieure, selon les cas, à la teneur du sédiment de surface. A La Vigne et à la Pointe-aux-Oies, les valeurs sont égales, mais au Camp, à 25 cm, la teneur du sédiment est en moyenne deux fois plus importante qu'en surface. Le facteur carbonate n'est que la résultante d'actions biologiques et hydrodynamiques et il n'apparaît pas primordial pour la faune.

e) ÉLÉMENTS TRÈS FINS.

Il est important de considérer ces éléments très fins dans un paragraphe distinct, car ils sont, en fin de compte, les éléments structuraux responsables de la différenciation des conditions du milieu interstitiel dans les bas de plages semi-abritées. Que sont ces éléments très fins et d'où viennent-ils ? Quel rôle jouent-ils dans le milieu meuble intertidal ?

Dans l'étude granulométrique, la courbe bilogarithmique en nombre de grains nous a permis de mettre en évidence une fraction très fine croissante vers les

bas niveaux des estrans semi-abrités du Bassin d'Arcachon (à partir du niveau de l'horizon de résurgence à La Vigne). À l'inverse, la rétention porale est pratiquement inexistante dans les sédiments d'Arguin ou du Pylat de mode océanique. Dans une publication précédente (DAVANT et SALVAT, 1961), cette fraction fine avait été mise en évidence par un essai de mesures relatives de turbidité des eaux de lavage du sédiment (travaux de P. DAVANT). Sans revenir sur les détails techniques de ces mesures, nous reproduisons un graphique simplifié donnant les variations de turbidité des eaux interstitielles du niveau de haute mer au niveau de basse mer, à La Vigne, au Camp et à Arguin (fig. 25). La courbe représente la quantité d'éléments fins inférieurs à 90μ ; il s'agit de mesures relatives. — A La Vigne, la courbe donne des résultats recoupant parfaitement ceux de l'analyse mécanique, dont les pesées ont été effectuées au dixième de milligramme pour construire la courbe en nombre de grains. — A Arguin, le recouplement est également parfait : absence de rétention porale vers les bas niveaux. — Au Camp, les éléments très fins augmentent surtout à partir de la station 18, alors que la zone de résurgence débute à la station 11.

Les éléments inférieurs à 20μ correspondent, dans les classifications dimensionnelles de BOURCART (1911) et de BRAJNIKOV, FRANCIS BOEFF et ROMANOVSKY (1943), aux poudres (1 à 20μ), précolloïdes et colloïdes. L'observation

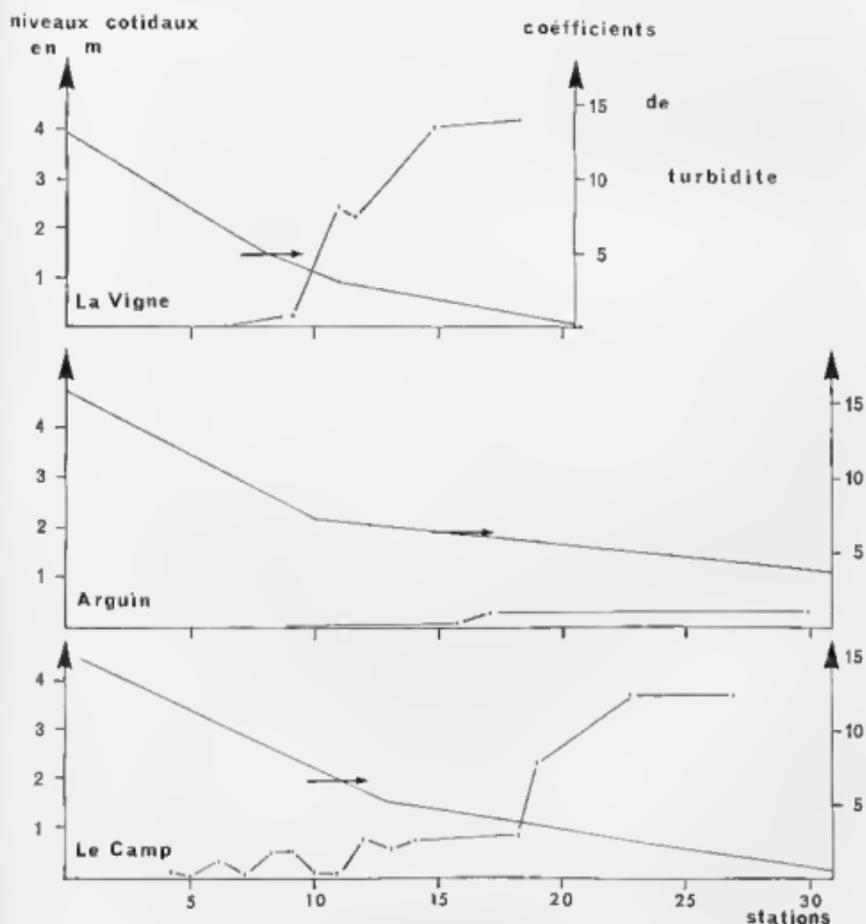


FIG. 25. Coefficients de turbidité des eaux interstitielles, aux stations prospectées sur les trois estrans arcachonnais (la flèche indique la position de l'horizon de résurgence).

microscopique permet de constater que ces particules sont généralement groupées en agrégats; la préparation microscopique donne l'impression d'une neige sale. Ces agrégats, ces flocons, sont constitués par des éléments qui forment des mailles et retienent des éléments plus fins encore (précolloïdes et colloïdes).

Ces agrégats sont d'une taille très variable, mais la majorité d'entre eux sont suffisamment petits pour constituer de véritables constellations entre les grains de sable. Les grains de sable du bas estran ne sont pas plus englobés de haut que ceux du haut estran, tous deux deviennent, d'ailleurs, rouge par calcination. Mais, alors que l'eau interstitielle en haut de plage est pure, celle du bas de plage est une véritable suspension de flocons et de très fines particules. (A propos de la vase, BOURCART et FRANCIS BOEUF (1942), considèrent ces flocons comme « sensiblement analogues aux nuages de poussière ».)

Remarquons que la courbe granulométrique en nombre de grains, établie à partir du tamisage mécanique, groupe en un seul effet tous les éléments ayant traversé tous les tamis, c'est-à-dire dont le diamètre est inférieur à 40 μ . Pour la fraction inférieure à 40 μ , il n'y a donc plus séparation dimensionnelle, et il faudrait avoir recours à la granulométrie sous l'eau. Cette écessive proportion d'éléments inférieurs à 8 μ , dont rend compte la courbe K_1 à La Vigne (graphique 25), à partir de la station 14, prolongerait, en réalité, la courbe logarithmique de ce plus haut en ordonnée, à l'absence des poulres et précolloïdes. La courbe numérique en nombre grains, s'il était possible de la réaliser dans le domaine des poulres, ferait ressortir un renflement plus important qu'il n'apparaît sur les graphiques.

Selon BOURCART et FRANCIS BOEUF (1939), ces agrégats sont d'origine algale et proviennent de la décomposition des Zostères. Nous aurons à confirmer ou à infirmer cette hypothèse dans l'étude de la matière organique, mais il ne fait aucun doute que ces flocons retiennent, dans leurs mailles très lâches, l'essentiel de la matière organique du sédiment. L'absence de poulres, de précolloïdes et de colloïdes, en haut de plage, s'explique par le lessivage constant dont est l'objet le sédiment. Les particules fines qui pourraient être amenées par le flot filent à travers les mailles de la charpente structurale créée par la phase principale grossière du sédiment. Au contraire, en bas de plage, les conditions hydrodynamiques en relation avec la topographie (pente, gradient hydraulique), avec le sédiment (granulométrie, porosité, perméabilité) et avec la marée, assurent une rétention locale d'éléments très fins qui s'insèrent dans les mailles du réseau grossier. C'est l'ensemble de ces conditions qui provoquent la rétention locale au sein des sédiments intertidaux inférieurs, BOURCART et FRANCIS BOEUF (1942), dans leur étude de la vase, considèrent que la densité du flocon de vase, que nous pouvons assimiler à nos agrégats interstitiels, est toujours voisine de celle de l'eau, en sorte qu'ils flottent généralement entre deux eaux, ce que nous constatons également dans l'eau interstitielle. Toujours selon ces auteurs, il semble qu'il n'y ait possibilité de sédimentation par gravité qu'au voisinage des étales de H.M. et de B.M., cette hypothèse n'est pas entièrement acceptable pour les estrans semi-abrités, du moins pour les particules de nature vaseuse que nous trouvons en bas de plage. En effet, la sédimentation sur les sables inférieurs de la zone intertidale est exclue à l'étale de basse mer puisque ceux-ci sont émergés; elle n'est donc possible qu'à l'étale de haute mer, mais, dans ce cas, la sédimentation devrait affecter les hauts niveaux au même titre que les bas niveaux. S'il y a lessivage des parties hautes par filtration, l'eau infiltrée dans le haut estran devrait, au moment de sa résurgence, ramener des particules très fines, or, il n'en est ainsi que dans une faible mesure (les sédiments de la zone de résurgence ne présentent qu'une faible teneur en éléments très fins — voir tableau E — comparativement aux niveaux inférieurs). En réalité, si ces éléments très fins (poudres, précolloïdes et colloïdes) se sédimentent pendant les études, la grande majorité d'entre eux proviennent de la décomposition sur place, au sein du sédiment, des petits débris de Zostères dont nous avons vu l'importance à La Vigne dans un paragraphe précédent. Ces éléments végétaux sont abondants dès la station 8, précisément la station à partir de laquelle la teneur en poulres augmente brusquement. Nous revenons ultérieurement sur la nature de cette dépendance « éléments très fins — produits de décomposition végétale — matières organiques », à propos de l'étude de la matière organique.

Quels rôles jouent ces éléments très fins du point de vue structural ? Nous venons de voir que les conditions topographiques, hydrographiques et physiques du sédiment (essentiellement granulométrie) sont responsables de la présence de ces éléments très fins dans les bas de plage semi-abrités. Ceux-ci vont tout naturellement jouer un rôle dans les propriétés d'ensemble du sédiment : la porosité, la perméabilité. Ils détermineront donc, en partie, la circulation de l'eau interstitielle et son renouvellement ; ils induiront sur la différenciation des eaux interstitielles et par là sur la nature et la teneur des gaz dissous à la disposition de la faune endogée. Ces éléments très fins, exclusivement caractéristiques des bas de plages semi-abrités, vont donc déterminer certaines propriétés d'ensemble qui retentiront sur la faune carcinologique intertidale.

1) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les sédiments prospectés sont siliceux à 90-95 % avec, secondairement, de l'alumine et du fer. La couleur noire des sédiments n'implique pas toujours l'abondance de matières organiques, mais, parfois, la simple réduction des sulfates alcalins par les bactéries.

Les minéraux lourds sont abondants aux niveaux supérieurs de la zone intertidale (10 % pondéralement), alors qu'aux niveaux moyens et inférieurs leur proportion est entre 2 et 5 fois moindre. Cette distribution quantitative tient aux conditions hydrodynamiques du flot, du jusant et des vagues pendant l'immersion, du ruissellement à marée basse (et à l'action du vent pendant l'émergence pour les niveaux supérieurs). L'augite et la staurolite prédominent sur les estrans arcaonnais alors que le grenat et l'épidote sont les plus abondants à Wissant et Wimereux.

Les éléments allogènes dans le sédiment « marquent » parfois le biotope par leur abondance. En mode semi-abrité les débris coquilliers sont abondants dans le bas estran, particulièrement au Camp, en raison de la proximité de la faune malacologique locale et, par suite, des forces hydrodynamiques différentes du flot et du jusant. On note l'abondance de débris végétaux en aval de l'horizon de résurgence à La Vigne. Les estrans océaniques arcaonnais ne comportent qu'une faible fraction grossière coquillière ; les débris végétaux sont absents sur ces estrans.

La teneur en carbonates, toujours inférieure à 1,50 % sur les plages arcaonnaises, est généralement plus abondante aux bas niveaux (0,20 à 0,30 %) qu'aux niveaux supérieurs (moins de 0,10 %). Dans le Boulonnais les teneurs sont plus importantes, à Wissant comme à Wimereux, et varient selon le niveau tidal entre 4,8 et 13,9 %. La proportion de carbonate apparaît comme un facteur passif du milieu, sous la dépendance de la faune malacologique du voisinage et des conditions hydrodynamiques de fragmentation.

Les éléments très fins, dont l'importance a déjà été mise en évidence par la courbe granulométrique en nombre de grains, les particules en suspension dans les eaux interstitielles, et les débris végétaux, sont exclusivement caractéristiques des bas de plages semi-abrités. La proportion d'éléments très fins est parallèle aux mesures relatives de turbidité des eaux interstitielles : ces éléments très fins jouent certainement un rôle primordial dans la structure du sédiment en déterminant ses propriétés physiques (porosité, perméabilité, pénétrabilité, circulation et renouvellement de l'eau interstitielle). Ces éléments très fins, dont l'abondance est mise en parallèle avec l'abondance des débris végétaux, sont-ils à l'origine de la matière organique du sédiment ?

3° Morphoscopie.

L'examen morphoscopique des grains de sable du Bassin d'Arcahon et du Boulonnais indique un sédiment extrêmement évolué par l'arrondi de ses grains. Ceux-ci possèdent de forts indices d'émoussé et de sphéricité.

Nous avons constaté dans l'étude granulométrique que le sédiment était très bien classé. S'il apparaît maintenant que les grains ne comportent par d'arêtes saillantes mais sont au contraire usés, polis et arrondis, il se trouve que les deux conditions sont réunies pour assimiler théoriquement les grains de sable

à des sphères presque parfaites (arrondi des grains) et presque de même diamètre (sable très bien classé, diamètre médian). Nous allons voir tout l'intérêt de cette hypothèse de travail dans l'étude de la porosité.

B. PROPRIÉTÉS PHYSIQUES DU SUBSTRAT MEUBLE

Les éléments solides du substrat meuble ont été envisagés du point de vue dimensionnel (§ 1^{er}) et morphoscopique (§ 3^{er}); leurs natures et leurs proportions ont également été précisées (§ 2^{er}). Cette phase solide constitue l'échafaud du sédiment dans lequel prend place une phase liquide, et éventuellement une phase gazeuse. Les propriétés physiques du sédiment sont relatives à l'ensemble que forment ces trois phases. Mais l'air et l'eau ne sont ici considérés que du point de vue statique et dynamique, et non du point de vue chimique (l'étude des conditions hydrologiques interstitielles se fera dans le chapitre suivant).

Trois propriétés physiques du sédiment sont communément étudiées par les écologistes car elles fournissent des renseignements sur l'habitabilité du biotope sableux : la porosité, la perméabilité et la pénétrabilité. Il est rare de voir réunies dans un même mémoire l'étude de ces trois propriétés; leur étude conjointe n'est cependant point superflue car si chacune met en évidence des phénomènes dont bien des facteurs constitutifs sont communs, il n'en demeure pas moins qu'ils expriment des propriétés de nature différente. De toutes façons cette étude se justifie par la nécessité d'avoir, pour interpréter la distribution des espèces, le maximum de données concernant le milieu et par la nécessité de mieux juger et de mieux apprécier l'étroite dépendance des facteurs entre eux.

Nous donnerons tout d'abord quelques indications relatives aux principes et techniques concernant a) la porosité - b) la perméabilité et c) la pénétrabilité. Nous choisirons la plage de La Vigne, à l'estran réduit, pour l'étude par niveau et un tableau général donnera pour les 18 stations habituelles les valeurs représentatives des caractéristiques du sédiment. Les résultats seront ensuite discutés, expliqués et leur importance écologique mise en évidence.

1^{er} Principes et techniques.

L'étude de la porosité et de la perméabilité des sédiments nous amène à considérer l'eau interstitielle, aussi est-il nécessaire de préciser au préalable les différentes catégories d'eau imbibant les sables. L'eau de gravité (encore appelée eau gravifique ou eau de percolation) est celle qui peut s'écouler librement par gravité. L'eau de rétention est celle qui demeure quand l'eau gravifique s'est écoulée. L'eau de saturation correspond à la totalité de l'eau contenue dans un sédiment et elle est égale à la somme des eaux de gravité et de rétention.

a) POROSITÉ

a 1 - Expression des résultats.

Nous choisissons d'exprimer nos résultats en pourcentage volumétriques, comme les hydrologues (SCHÖLLKEN, 1955 - FOURMARIER, 1958), et les pédologues (DEMOLON, 1948 - TURMEL, 1959), et non en pourcentages pondéraux. Cette façon d'exprimer la teneur en eau, en particulier, nous semble préférable, car dans le milieu meuble intertidal où les teneurs en eau et en air d'un sédiment varient progressivement et complémentirement l'une de l'autre en cours d'émercion, les deux données doivent être directement comparables entre elles et directement comparables au volume des vides. La porosité totale, ou volume des vides (V_v) représente la somme des pourcentages en eau (teneur en eau : t_e) et en air (teneur en air : t_a).

a 2 - Techniques de mesure.

Celles-ci figurent en détail dans une publication précédente (DAVANT et SALVAT, 1961) : on utilise un cylindre en aluminium, de 300 cm³, qui est enfoncé dans le

sédiment; deux feuilles de zinc isolent l'échantillon immédiatement introduit dans une poche plastique. Un seul prélèvement permet de calculer les teneurs en air et en eau du sédiment, et la porosité totale. Il est évident que ces mesures sont peu précises; l'idéal serait d'utiliser la méthode préconisée par FRASER (1935), qui consiste à imprégner le sédiment *in situ* de paraffine, mais cette technique est irréalisable dans le cas de sédiments saturés d'eau (bas de plage). Précision de l'ordre de 5 cm³ sur les mesures directes, soit 1,6 à 2 % sur les pourcentages exprimés.

b) ANALYSE HYDRODYNAMIQUE : PERMÉABILITÉ ET CIRCULATION DE L'EAU INTERSTITIELLE.

La perméabilité est l'aptitude d'un corps à se laisser traverser par certains fluides. C'est une donnée dynamique, alors que la porosité est une donnée statique. Nous réservons le terme de perméabilité à l'étude, au laboratoire, des échantillons prélevés sur le terrain. Nous utiliserons de préférence l'expression « circulation de l'eau interstitielle » pour caractériser les conditions hydrodynamiques interstitielles sur le terrain.

b 1 - La perméabilité.

L'exposé des principes et des techniques d'étude de la perméabilité serait ici trop long. Le principe, très brièvement exposé, en est le suivant : l'eau filtre à travers une colonne de sédiment sous une pression constante, ce qui permet d'obtenir le coefficient de perméabilité par la formule ci-dessous (dont le premier terme désigne le coefficient de Darcy, et le second le coefficient de viscosité du liquide filtrant) :

$$K = \frac{Q \cdot l}{h \cdot s} \cdot \frac{\mu}{\gamma}$$

Q = nombre de cm³ écoulés par seconde;

l = hauteur de la colonne de sédiment;

h = pression d'eau en cm;

s = section en cm² de la colonne de sable;

μ = viscosité du liquide filtrant;

γ = poids spécifique du liquide;

K = coefficient de perméabilité dont l'unité est le darcy.

Technique utilisée pour la mesure du coefficient de Darcy : les échantillons de sédiment sont prélevés sur le terrain à l'aide d'un cylindre creux de 25 cm de long et de 15,2 cm² de section; ils sont enfoncés avec le plus grand soin de façon à perturber le moins possible la structure du sédiment. Dix centimètres de sable sont ainsi prélevés. La base du cylindre est obstruée par une soie à bluter très fine. L'échantillon est plongé dans un bac d'eau de telle sorte que l'air qu'il peut éventuellement contenir soit évacué par le haut, l'imbibition se faisant à travers la soie à bluter. Le coefficient de Darcy est mesuré au laboratoire sous une pression constante de 25 cm d'eau (15 cm d'eau au-dessus des 10 cm de sable). On note à plusieurs reprises, pour en faire la moyenne, le temps nécessaire à la filtration de 150 cm³ d'eau, ainsi que la température et la densité du liquide filtrant (eau de mer).

b 2 - Circulation de l'eau interstitielle.

La circulation de l'eau au sein du sédiment, donc son renouvellement, phénomène très important pour la faune endogée, dépend de la perméabilité du sédiment, mais aussi de la pente de la nappe d'eau interstitielle dans l'estran considéré, donc des conditions topographiques. Il est possible d'obtenir des précisions sur la circulation de l'eau interstitielle dans les sédiments intertidaux *in situ*, de deux manières :

la première, théorique, déjà envisagée par CALLAME (1961), à la suite des travaux de STEARNS (1927), en calculant le débit à partir du coefficient de Darcy et de la pente;

la seconde phase de l'expérimentation sur le terrain. Si nous choisissons comme pour la mesure de la perméabilité, une charge de 25 cm d'eau dans un cylindre enfoncé de 10 cm dans le sable, nous obtiendrons un temps « d'infiltration » de 150 cm³ d'eau sur le terrain mais qui sera difficilement comparable au temps obtenu pour la filtration au laboratoire de 150 cm³ au moment de l'étude de la perméabilité. Il est également possible d'utiliser des liquides colorés ou colorants et de suivre leur écoulement.

c) PÉNÉTRABILITÉ.

La pénétrabilité exprime la résistance qu'offre le sédiment aux espèces-fouisseuses endogées. Cette résistance à la pénétration est grandement fonction de la porosité, surtout de la teneur en eau, et d'autre part, des caractéristiques granulométriques (facteurs qui se retrouvent d'ailleurs dans la perméabilité).

Les pénétromètres ou sondes dynamométriques permettent de mesurer la compacité du sol. Ceux qui furent mis au point par PRENANT (1939), et CLAPMAN et NEWELL (1947), permirent d'intéressantes observations écologiques. Nous avons choisi de mesurer l'enfoncement d'un cylindre d'acier tombant d'une hauteur de 1,20 m, à l'intérieur d'un cylindre de fer. Les résultats s'expriment en cm d'enfoncement; les mesures sont comparables entre elles mais leurs valeurs sont fonction des caractéristiques de l'engin utilisé : poids du cylindre d'acier : 116 g, longueur : 19,8 cm, diamètre : 1 cm, extrémité conique qui pénètre le sédiment d'une hauteur de 1 cm.

STATIONS	POROSITÉ V_v % volumétrique	TENEUR EN EAU W % volumétrique	TENEUR EN AIR W_a % volumétrique	TEMPS DE FILTRATION (au labo) secondes	TEMPS D'INFILTRATION (terrain) secondes	Coefficient DE PERMÉABILITÉ (en darcy) k	PÉNÉTRABILITÉ Coefficient d'enfoncement
1	41,25	4,29	36,96	190		0,02715	3,7
2	42,24	7,26	34,98	165	88	0,02751	4,8
3	40,50	4,95	35,54	165		0,02834	6,2
4	43,89	6,60	37,29	110		0,02918	8,8
5	44,24	6,27	37,95	180	90	0,02417	8,4
6	43,57	6,27	36,30	207		0,02036	10,4
7	44,55	8,58	35,97	152		0,02691	8,1
8	40,56	8,40	32,16	178	130	0,02632	8,0
9	39,27	8,62	30,65	185		0,02575	8,2
10	37,62	33,99	3,63	233		0,01905	2,0
11	34,00	34,00	0,00	228	132	0,01941	2,5
12	37,29	36,99	0,30	308		0,01369	3,3
13	37,95	36,00	1,65	285		0,01643	3,5
14	37,20	33,31	1,98	303	705	0,01262	3,5
15	38,28	34,99	3,29	380		0,01286	3,3
16	37,29	34,99	2,30	440		0,01048	3,0
17	34,32	34,32	0,00	663		0,00711	3,0
18	36,63	35,64	0,99	540	875	0,00711	4,0

TABLEAU 1. — La Vigne. Propriétés physiques des sédiments du niveau de haute mer (station 1) au niveau de basse mer (station 18). Horizon de référence à la station 10.

2° Porosité.

Les porosités des 18 stations de La Vigne, portées dans le tableau I (fig. 26), font immédiatement ressortir la division de l'estran en deux parties. Des stations 1 à 9 et des stations 10 à 18, les porosités varient respectivement de 39,3 % à 44,6 %, et de 34 % à 38,8 %. Les mesures ont été effectuées à l'étale de basse mer, et l'horizon de résurgence était situé entre les stations 9 et 10. De part et d'autre de celui-ci la porosité moyenne est de 42,2 % pour les niveaux supérieurs, et de 36,7 % pour les niveaux inférieurs. Malgré l'imprécision inhérente aux techniques de prélèvement des échantillons, les résultats font indubitablement ressortir une différence de porosité.

Les études théoriques sur la porosité, à partir d'assemblage de sphères unidimensionnelles sont nombreuses, et plus nombreuses encore les études concernant les relations entre la porosité et la perméabilité.

GRATON et FRASER (1935) ont calculé les porosités correspondant aux divers arrangements géométriques possibles de sphères unidimensionnelles. Chacun des quatre arrangements (1) porte le nom de la figure géométrique construite par les centres des sphères constituant le plus petit assemblage caractéristique de l'arrangement considéré. Ces quatre arrangements et leurs porosités sont les suivants (voir pour plus de détails : GRATON et FRASER, 1935 - PETTJOUIN, 1949 - SCHÖLLER, 1955 - PRENANT, 1960 - DAVANT et SALVAT, 1961 - RENAUD-DEBYSER, 1963).

- | | |
|-------------------------------|-------------------------------|
| I. Cubique : 47,64 %. | II. Orthorhombique : 39,54 %. |
| III. Rhomboédrique : 25,95 %. | IV. Tétragonal : 30,19 %. |

Dans quelle mesure cette étude théorique, basée sur des sphères unidimensionnelles, peut-elle fournir quelques explications sur la porosité des sédiments meubles intertidaux ? C'est en étudiant les facteurs modifiant les porosités déduites des arrangements théoriques, que FRASER (1935) a tenté de répondre à cette question. Nous envisagerons, très brièvement, chacun de ces facteurs pour déterminer ceux qui ont des valeurs différentes en haut et bas de plage, facteurs qui seraient alors responsables des différentes porosités entre les sédiments situés de part et d'autre de l'horizon de résurgence.

Dimension des grains : Ce facteur ne peut jouer dans le cas présent car l'étude granulométrique a montré l'homogénéité dimensionnelle de la charpente structurale sédimentaire à La Vigne.

Dispersion dimensionnelle des grains : La porosité est d'autant plus faible que la dispersion est plus grande. L'étude granulométrique et l'étude des variations de turbidité des eaux de lavage du sédiment ont montré l'abondance d'une fraction très fine pour les stations en aval de l'horizon de résurgence, qui sont précisément d'une porosité inférieure aux sédiments situés à un niveau cotidal plus élevé. Les éléments très fins seraient donc responsables, dans une certaine mesure, des faibles porosités relevées au-dessous de l'horizon de résurgence.

Emoussé et sphéricité des grains. La porosité des sédiments naturels est d'autant plus proche des calculs théoriques, que les grains sont lisses et sphériques. L'examen morphoscopique nous a montré qu'il en était ainsi.

Tassement : FRASER (1935) observe qu'un sédiment saturé d'eau offre une porosité de 46 % sous sédimentation libre, et qu'il peut par chocs répétés, se tasser jusqu'à un volume des vides de 38,6 %. Nous avons effectué des mesures analogues avec un sédiment du haut de plage (station 5, niveau 2,55 m) et un sédiment du bas de plage (station 18, niveau, 0,32 m); les résultats sont les suivants :

STATION	5	18
Sédimentation libre	44,5 %	41 %
Sédimentation compactée (par chocs répétés)	35 %	32 %

(1) L'étude rationnelle mène à 6 dispositions des sphères les unes par rapport aux autres, qui se réduisent finalement à 4 arrangements.

Les porosités relevées sur le terrain, en haut de plage, sont très proches de la porosité expérimentale obtenue par sédimentation libre de ce même sable (station 5 : 44,5 %); en revanche, la porosité de ce sédiment compacté (35 %) ne correspond à aucune mesure sur le terrain. L'arrangement en haut de plage est donc du type lâche cubique. Les sédiments du bas de plage contiennent une fraction fine qui réduit la porosité, car même en sédimentation libre, nous passons de 44,5 pour un sédiment sans fraction fine, à 41 % pour un sédiment avec fraction fine. Mais la porosité de 41 % est plus grande que celles qui sont observées sur le terrain en aval de l'horizon de résurgence, c'est donc que les éléments fins ne sont pas, par leur seule présence, les seuls responsables d'une diminution de la porosité, mais que le tassement est différent aux deux niveaux. Remarquons que la porosité la plus faible obtenue expérimentalement est de 32 %, elle est inférieure aux valeurs relevées sur le terrain et prouve que le sédiment n'est pas dans l'arrangement le plus serré possible.

En conclusion, à tous les niveaux le sable est bien classé et les grains sont lisses et presque sphériques, assimilables sans grande erreur à des sphères. Les facteurs qui permettent de comparer utilement les porosités de nos sédiments avec les porosités théoriques calculées à partir de sphères unidimensionnelles. De tous les facteurs contrôlant théoriquement la porosité, deux d'entre eux ont des valeurs différentes de part et d'autre de la zone de résurgence, et ces deux facteurs nous semblent responsables des différences de porosité observées sur le terrain :

Les sédiments des hauts niveaux ont de fortes porosités par l'absence d'éléments très fins, dans les mailles du réseau grossier, et par un arrangement lâche du type cubique.

Les sédiments des bas niveaux ont de faibles porosités par la présence d'une fraction très fine et par un arrangement plus serré du type orthorhombique.

Les porosités théoriques avaient déjà été mises en parallèle avec les porosités observées sur le terrain, par RENAUD DEBYSER (1963) qui « assimilait la répartition des grains de sable dans la haute plage à un arrangement cubique. Dans le bas de plage où la porosité tombe à 35 ou 25 % on peut supposer que les grains y sont entassés dans une disposition rhomboédrique ». L'étude que nous venons de mener, avec des données granulométriques précises, nous a permis de démontrer cette relation mais aussi de la nuancer : l'arrangement n'est pas le seul responsable de la porosité, et la fraction fine intervient pour une part non négligeable. D'autre part, il nous semble que l'arrangement des grains aux bas niveaux répond à une disposition plus orthorhombique que rhomboédrique car nous n'avons pas constaté de porosités de l'ordre de 25 %.

L'arrangement des grains est dû, à notre avis, aux conditions hydrodynamiques de dépôt. En effet, au-dessous de l'horizon de résurgence le sédiment est constamment inondé d'eau et la circulation continue favorise le tassement, les grains roulant les uns sur les autres jusqu'à ce qu'ils trouvent un interstice où se loger. En revanche, en amont de l'horizon de résurgence, le tassement est déterminé par les conditions de dépôt, c'est-à-dire par le dernier jet de rive ayant atteint ce niveau; dans ce cas les grains de sable sont abandonnés par l'eau qui s'infiltre et, dans cet arrangement plus lâche, ils ne sont pas remaniés avant le flux suivant.

Le tableau I indique pour les stations 8 et 9, les deux stations immédiatement en amont de l'horizon de résurgence, des porosités intermédiaires (40 %) entre celles du haut de plage (42 %) et celles du bas de plage (36 %). Les prélèvements ont été effectués à l'étale de basse mer, c'est-à-dire au moment où l'horizon de résurgence s'est stabilisé entre les stations 9 et 10 après la descente du plan d'eau interstitielle de la station 8 à la station 9 au cours de l'émersion. Ces conditions hydrodynamiques interstitielle de résurgence expliquent les porosités moyennes et intermédiaires des stations 8 et 9.

Notre étude a été jusqu'ici limitée à La Vigne pour chercher une explication aux variations de porosité en fonction du niveau. Il convient maintenant de donner quelques valeurs relatives à d'autres sédiments, qui furent l'objet de nos prospectons faunistiques.

Les estrans du Bassin d'Arrachon (Le Camp et Arguin) ont des porosités du même ordre de grandeur que celle de La Vigne. On constate également une diminution progressive de l'indice des vides (rapport du volume des vides au volume des pleins — voir BRAJNIKOV, FRANCOIS BOEUF et ROMANOVSKY, 1943) des hauts niveaux (0,73 en moyenne) vers les bas niveaux (0,51 en moyenne). RENACON-DEBYSER (1963) a observé des porosités de 25 % au Camp américain à 10-20 cm de profondeur au niveau de B.M.M.E.; il ne n'a pas été donné de relever des sédiments à l'indice des vides si faible.

A Wimereux, la station à amphipodes fouisseurs accusait des porosités de 48,8 % et 45,5 % en mai 1961 et de 41,25 % en juillet 1962. Ces valeurs à ce niveau cotidal, en comparaison de celles des estrans arrachonnais sont légèrement supérieures, peut-être par suite d'une plus grande finesse du sable, les deux sédiments étant aussi bien classés l'un que l'autre.

A Wissonot, en juillet 1962, les porosités étaient de l'ordre de 39,6 à 40,6 % pour la station à *Haustorium arvarius* et de 37,9 % pour la station plus inférieure à *Urothoe brevicornis*; données qui concordent avec celles d'Arrachon, à la fois pour la porosité et pour la faune.

3° Teneur en eau et teneur en air.

La figure 26 donne les teneurs en eau et en air, par station, au moment de l'étale de basse mer; la station 10 détermine, à cet égard encore, un brusque changement dans les teneurs respectives en eau et en air des sédiments intertidaux de La Vigne. A partir de l'horizon de résurgence, c'est-à-dire de la station 10, le sédiment recouvert par l'eau de ruissellement est pratiquement saturé d'eau. Les faibles teneurs en air s'expliquent par le choix du point de prélèvement et par l'imprécision de la technique. Nous avons signalé, en effet, que l'eau de ruissellement est plus ou moins canalisée, et que, par place, l'eau de gravité s'est infiltrée sur 5 ou 10 mm, ce qui détermine une faible teneur en air, d'ailleurs exclusivement superficielle.

Les sédiments situés en amont de l'horizon de résurgence, saturés d'eau pendant la marée haute, s'assèchent progressivement pendant l'émergence; l'épaisseur du sédiment atteint par cette perte en eau est d'autant plus grande que le niveau de la nappe d'eau interstitielle est plus bas. Après un certain temps, fonction de la perméabilité et du gradient hydraulique les sédiments ne conservent plus que leur eau de rétention. Par évaporation, l'eau angulaire des couches superficielles du sédiment est éliminée; l'eau pelliculaire maintenue à la surface des grains de sable par attraction moléculaire (épaisseur de 10^{-4} cm, selon FRASEN, 1935) demeure en place, sauf pour les niveaux qui ne sont plus repris par le flux suivant ou pour les premiers millimètres de sable sous une intense insolation. La valeur de cette eau de rétention du sédiment de La Vigne est de 4 à 7 % volumétriquement, c'est-à-dire 1,6 à 1,8 % d'eau en poids. L'émergence n'est jamais suffisamment longue pour déterminer, au sein des sédiments atteints par toutes les marées, une dessiccation totale, entraînant la perte d'eau adsorbée. La seule présence de l'eau pelliculaire n'est pas suffisante pour permettre à la faune endogée de se déplacer facilement, car les forces d'adhésion entre les grains sont d'autant plus fortes que la pellicule d'eau qui les recouvre est plus mince. En revanche, l'atmosphère des sédiments intertidaux situés au-dessous du niveau de B.M.M.E. est constamment saturée de vapeur d'eau.

Notons que les prélèvements ont eu lieu au moment de l'étale de basse mer. Nous verrons l'importance de cette remarque car l'horizon de résurgence s'est déplacé de la station 8 à la station 10 au cours de l'émergence.

4° Perméabilité.

Les coefficients de perméabilité, portés dans le tableau I ont été établis (1) en utilisant l'eau de mer comme liquide filtrant (poids spécifique : 1,024) cor-

(1) Les temps de filtration portés dans le tableau I permettent de calculer le coefficient de perméabilité, mais la colonne de sédiment traversé n'est pas exactement égale à 10 cm, elle varie en réalité de 8,7 à 11 cm, et c'est cette hauteur réelle qui est utilisée dans la formule du coefficient de perméabilité et non la hauteur de 10 cm, choisie initialement.

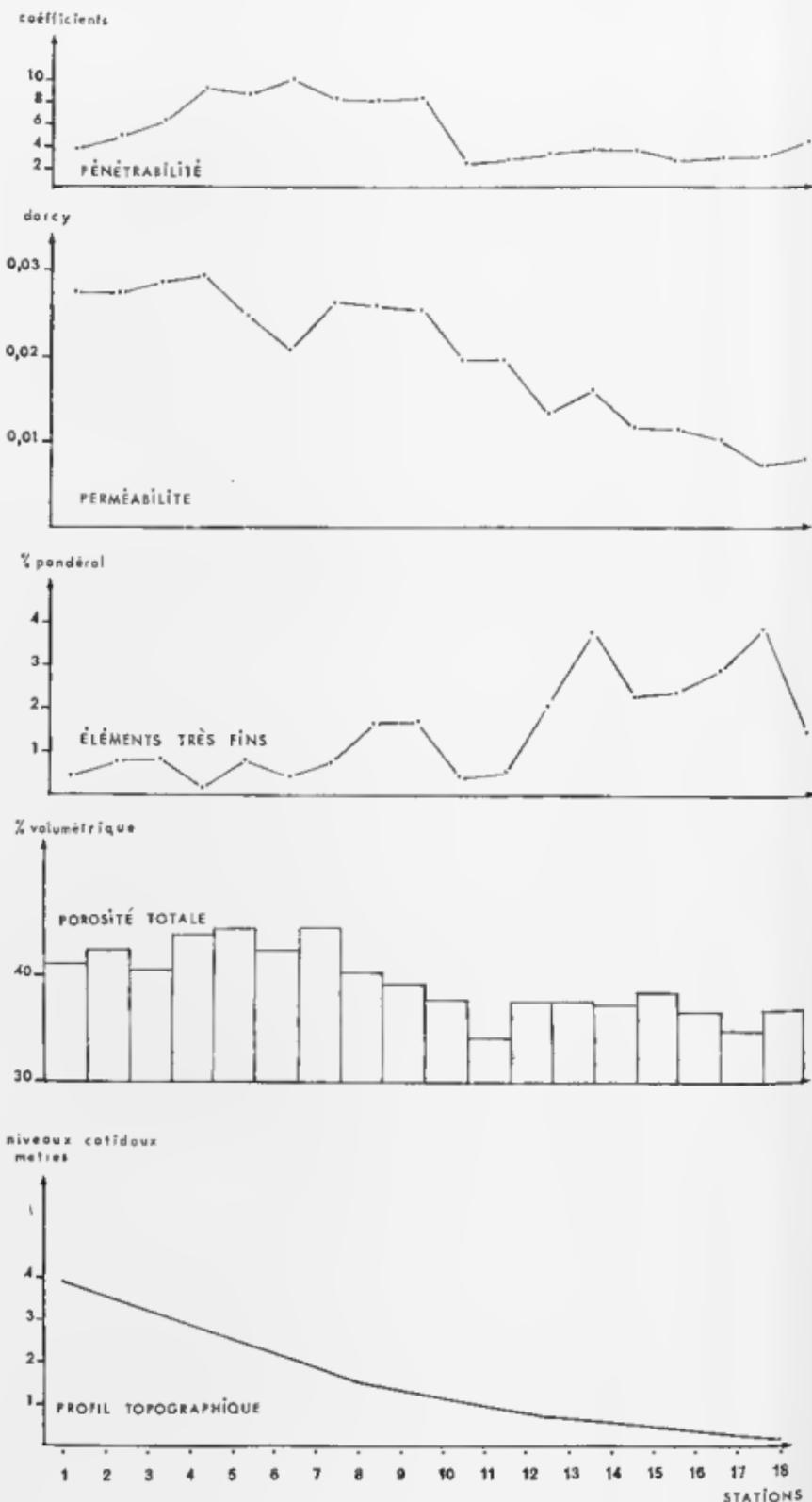


FIG. 26. — La Vigne (Arcahon). Propriétés physiques des sédiments, du niveau de haute mer (station 1) au niveau de basse mer (station 18). Horizon de résurgence à la station 10.

respondant à 30 ‰ de salinité — viscosité : 1,22 centipoise, correspondant à une température de 12°,5). Le coefficient de perméabilité des sédiments du niveau de haute mer est 3 à 4 fois plus grand que celui des sédiments du niveau de basse mer. Les coefficients diminuent progressivement, ce qui signifie que la résistance du sable à la circulation de l'eau interstitielle est d'autant plus importante qu'il s'agit de sédiments de niveaux inférieurs. Des stations 1 à 9, la valeur moyenne est élevée : 0,02692 Darcy avec un écart maximum de 0,00225 Darcy (mis à part la valeur de ce coefficient à la station 6, qui doit correspondre à un prélèvement défectueux sur le terrain). Des stations 10 à 16 le coefficient de perméabilité s'abaisse de $1,9 \times 10^{-4}$ à $1,0 \times 10^{-4}$. Il est extrêmement faible aux niveaux de B.M.V.E. — Les valeurs relativement grandes des niveaux supérieurs s'expliquent par la porosité et l'absence d'éléments très fins; facteurs qui à l'inverse, conditionnent une faible perméabilité aux niveaux inférieurs. *L'absence d'éléments très fins à tous les niveaux, en amont de la zone de résurgence, explique un fort coefficient de perméabilité dont la valeur est relativement stable à tous ces niveaux. Au contraire, l'augmentation progressive des éléments très fins, vers les bas niveaux, provoque une diminution progressive du coefficient de perméabilité.*

L'étude de la perméabilité donne les mêmes résultats que celle de la porosité, ce qui n'a rien d'exceptionnel puisque la porosité est un facteur constitutif de la perméabilité : l'estran est divisé en deux parties par l'horizon de résurgence. Les deux principaux facteurs intervenant dans la perméabilité (entendons ici coefficient de perméabilité et non de Darcy) sont la taille des grains et la porosité.

5° Pénétrabilité.

L'enfoncement du cylindre dans le sédiment donne une valeur proportionnelle à sa pénétrabilité, c'est-à-dire à la facilité avec laquelle il peut être pénétré.

Les facteurs intervenant dans l'enfoncement du cylindre sont les suivants : 1, forces de frottement métal-sable — 2, cohésion du sol due à l'attraction moléculaire — 3, résistance à la compression, qui, pour une force donnée, dépend de la densité du sol en place (la pointe cylindrique, pour se loger, doit tasser le sable, ce qui est fonction, bien entendu, de son tassement initial).

Les mesures de pénétrabilité font apparaître une division de l'estran de part et d'autre de l'horizon de résurgence : des stations 1 à 9 la pénétrabilité moyenne est de 7,4 alors qu'elle est de 3,5 des stations 10 à 18. Le facteur 3, envisagé ci-dessus, est bien plus faible pour les sédiments en amont de l'horizon de résurgence (sédiments désimbibés et à grande porosité), que pour ceux situés en aval (sédiments saturés d'eau et à faible porosité). C'est, avant tout, ce facteur qui explique les différences de pénétrabilité; il ne dépend d'ailleurs lui-même que de la porosité du sédiment et de l'arrangement de ses éléments.

La question de la sensibilité, de la dilatibilité et de la thixotropie des sédiments littoraux, a été récemment envisagée sous tous ses aspects par CALLAME (1963 a, b), et nous nous rangeons entièrement à ses conclusions. Compte tenu de ces travaux, les mesures de pénétrabilité ci-dessus permettent de mieux préciser les caractéristiques des sédiments intertidaux :

En amont de la zone de résurgence : sédiments désimbibés, à arrangement lâche, grande porosité — formation sensitive (sable sédimenté librement) à saturation d'eau — pénétrabilité élevée, consistance fluide — les espèces endogènes ne fournissent que peu d'efforts pour quitter le sédiment quand celui-ci est saturé d'eau, puisque le sable est à l'état sensitif présentant superficiellement les caractères d'un sable mouvant.

En aval de la zone de résurgence : sédiments imbibés d'eau, à arrangement plus serré, présence d'éléments très fins, faible porosité — caractères de sédiments dilatables pendant l'émersion (« lorsqu'on déforme la surface — par pression, par exemple — le réarrangement des grains dans une structure moins serrée provoque une augmentation de l'espace poreux avec appel d'eau extérieure CALLAME, 1963 b) — pénétrabilité faible, consistance rigide.

6° Circulation de l'eau interstitielle.

Alors que le coefficient de perméabilité est une caractéristique du sédiment et de lui seul, caractéristique dynamique définissant son aptitude à être traversé par un liquide, la « circulation de l'eau » interstitielle au sens où nous l'entendons, c'est-à-dire circulation dans les sédiments *in situ*, fait intervenir d'autres facteurs.

Les 3 plus importants sont :

- I. L'équilibre ou le déséquilibre entre le plan d'eau interstitielle et le plan d'eau de marée, et leur situation relative l'un par rapport à l'autre.
- II. Le gradient hydraulique, c'est-à-dire la pente du plan d'eau interstitielle exprimée en pourcentage, grandement influencée par la topographie de l'estran.
- III. Les caractéristiques de l'eau de mer (coefficient de viscosité), sous la dépendance des conditions hydrologiques générales.

Compte tenu, pour chaque niveau, de la perméabilité du sédiment, ces 3 facteurs déterminent le sens de la circulation de l'eau interstitielle et sa vitesse (ou son débit), c'est-à-dire conditionnent le renouvellement plus ou moins rapide de l'eau, donc l'oxygénation du milieu.

Il est possible d'établir le schéma général de la circulation de l'eau interstitielle dans l'estran, par observation directe (pendant le flot et le jusant, par la technique des sondages (repérage du niveau de la nappe interstitielle en plusieurs points de l'estran, à marée basse), et par l'utilisation de colorants dont on suit le cheminement dans le sédiment et la résurgence éventuelle.

Les mouvements de l'eau au sein du sédiment sont sous la dépendance du déséquilibre permanent de 2 plans d'eau : le plan d'eau interstitielle de la plage et le plan d'eau de marée. Le second détermine dans la plage une pulsation rythmique, mais les phénomènes sont compliqués par le retard avec lequel les eaux interstitielles se déplacent sous l'effet des conditions hydrauliques, et par la pente du plan d'eau interstitielle dans l'estran.

A marée haute le plan d'eau interstitielle de la plage n'a pas le temps de se mettre en équilibre avec le plan d'eau de marée. Ce déficit en hauteur est mis en évidence par la montée du plan d'eau interstitielle se poursuivant après le début du reflux (parfois pendant 1 à 3 heures, voir EMERY, 1945; DAVANT et SALVAT, 1961; REAUD DEBYSEN, 1963). Tant que le plan d'eau de marée est supérieur au plan d'eau interstitielle il y a infiltration continue de l'eau dans les sédiments immergés de la haute plage. Dès que les sédiments sont émergés par suite de l'abaissement du plan d'eau de marée (reflux), ils perdent leur eau de gravité, qui s'infiltre, et ne conservent que leur eau de rétention (voir paragraphe précédent sur teneur en eau et en air). Quand le plan d'eau de marée devient inférieur au plan d'eau interstitielle, il n'y a plus infiltration de l'eau, mais résurgence au niveau des sédiments qui sont émergés. Le déséquilibre entre les 2 plans d'eau est croissant pendant l'émergence. Le plan d'eau de marée s'abaisse rapidement tandis que le plan d'eau interstitielle s'abaisse plus ou moins en fonction de la topographie et de la structure de l'estran. Deux cas sont, en effet, à considérer :

a) le plan d'eau interstitielle peut s'abaisser de façon appréciable au cours de l'émergence. C'est le cas de La Vigne où, par marées de vives-eaux, la résurgence débute à la station 7-8, puis son niveau baisse et se stabilise entre la station 10 et 11, niveau que nous avons nommé horizon de résurgence. Cet abaissement explique pourquoi nous notions, dans l'étude de la porosité, des valeurs moyennes aux stations 8 et 9 (40 et 39 %), qui avaient été le siège de résurgence d'eau avant l'étape de basse mer. Cette résurgence permettait au grains de se disposer dans un arrangement plus serré, alors qu'à la station 7, en aval, la porosité était de 44 %, les grains étant sédimentés librement sous l'action du dernier jet de rive à ce niveau. La zone de résurgence se situe donc,

à La Vigne, au niveau des stations 8, 9, 10 et 11. Remarquons, d'ailleurs, qu'en mortes-eaux (coef. 45) le niveau de basse mer est à la station 10, et au cours de ces marées les sédiments des stations 9 et 10 sont fortement drainés, tout en ne perdant pas leur eau de gravité par la suite, comme c'est le cas en vives-eaux.

b) le plan d'eau interstitielle ne s'abaisse pas beaucoup au cours de l'émer-sion. Ainsi, au Camp, ou à Arguin, le niveau de l'horizon de résurgence, en raison de la topographie et de la structure des plages, est relativement stable quel que soit le coefficient de marée considéré; d'autre part, il ne varie que très peu au cours de la marée basse. Dans ce cas, la zone de résurgence est au niveau de cet horizon, et en aval, jusqu'à un niveau que la simple observation visuelle sur le terrain ne permet pas de préciser.

Si l'horizon de résurgence s'abaisse au cours de l'émer-sion, il détermine à la surface des sédiments un relief de ruisselets asséchés, témoins d'un ruissellement d'eau, interrompu par la baisse du plan d'eau interstitielle. Remarquons qu'à ces niveaux le sédiment de surface a perdu son eau de gravité, mais qu'en profondeur il y a circulation d'eau au niveau de la nappe d'eau interstitielle dont le plan incliné va couper, un peu plus en aval, le profil topographique à l'horizon de résurgence.

Avec la marée montante, tous les sédiments en amont du niveau de résurgence, au moment de l'arrivée du flot, sont le siège d'une infiltration d'eau, étant donné les décalages en hauteur du plan d'eau interstitielle (dans les sédiments superficiels) et du plan d'eau de marée. Quand le plan d'eau de marée devient supérieur au plan d'eau interstitielle, non plus des sédiments superficiels mais de la haute plage, la zone dans laquelle il y avait résurgence à marée basse est alors drainée par infiltration.

La circulation de l'eau, observée à marée montante et descendante, permet donc de distinguer deux zones.

- une zone supérieure dont le sédiment est continuellement drainé par l'eau, qui s'infiltre pendant toute la durée de son immersion (flot et jusant), et qui perd son eau de gravité à chaque émer-sion en ne conservant que son eau de rétention;
- une zone plus inférieure où la circulation se fait par résurgence au cours de l'émer-sion. La partie supérieure de cette zone peut parfois perdre son eau de gravité, comme à La Vigne, au cours des marées basses de vives-eaux. CALLANE (1961) avait déjà reconnu l'originalité de cette zone sur les plages charentaises et l'avait baptisée « biotope d'écoulement », alors que DAVANI et SALVAT (1961) lui donnaient le nom « d'horizon de résurgence » sur les plages arcachonnaises pour le différencier de « l'horizon des sources » de DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1955), dont la notion était liée à la nappe d'eau douce continentale.

Les durées de filtration, au laboratoire, et quelques durées d'infiltration sur le terrain à marée basse, réalisées dans les mêmes conditions opératoires (voir technique perméabilité), sont portées dans le tableau I. Ces durées ne sont pas comparables, pour les niveaux ayant perdu leur eau de gravité, car, sur le terrain, s'ajoute, au potentiel de gravité, un potentiel de capillarité qui provoque de la part du sédiment sous-jacent non saturé d'eau, une succion pouvant entraîner une infiltration deux fois plus rapide que le temps de filtration. Cependant, ces temps d'infiltration explorent l'exacte vitesse de circulation de l'eau, de la surface vers la profondeur, à l'arrivée du flot. Aux niveaux inférieurs, saturés d'eau, on remarque que le rapport du temps d'infiltration au temps de filtration est très peu variable (1,6 — 1,8 et 1,9). On peut en déduire qu'il y a, au sein de chaque sédiment, une circulation d'eau interstitielle proportionnelle au coefficient de perméabilité de celui-ci. L'eau interstitielle des sédiments continuellement saturés d'eau du bas de plage, subit, à marée basse et pendant une bonne partie du flux, le gradient hydraulique de la nappe d'eau interstitielle de la haute plage. Cette eau interstitielle présente un débit interstitiel « déter-

miné », au niveau de la station 12, par exemple (1), mais la diminution du coefficient de perméabilité et de la circulation de l'eau vers les bas niveaux (c'est-à-dire la diminution du débit) à la station 18, par exemple, provoque nécessairement une exurgence d'eau entre les deux stations, exurgence égale à la différence des débits. Ainsi, la diminution du coefficient de perméabilité vers les bas niveaux est la cause de l'exurgence d'eau, sur le bas de plage, qui se mêle à l'eau de l'horizon de résurgence pour s'écouler vers le niveau de basse mer. Ce phénomène est d'importance car il explique le renouvellement des eaux interstitielles du bas de plage sous l'influence du gradient hydraulique. L'étude expérimentale par coloration de l'eau montre, d'ailleurs, ce phénomène : l'eau colorée, injectée à une vingtaine de centimètres de profondeur en bas de plage, réapparaît après plusieurs minutes en surface et très légèrement en aval.

La nappe d'eau interstitielle du haut estran joue un rôle d'autant plus important dans le renouvellement des eaux interstitielles que sa pente est plus forte. La pente de la nappe d'eau interstitielle du haut de plage est très étroitement liée au profil topographique de celui-ci, facteur qui explique l'excellente oxygénation des estrans à forte pente, et la réduction des bancs de sable isolés (sans haute plage en amont) sauf s'ils sont continuellement remaniés. Nous considérons dans la 3^e partie, la lagune d'Arguin qui illustre parfaitement cette dernière remarque.

Il est important de souligner le rôle joué par les caractéristiques de l'eau de mer (viscosité et température) dans les phénomènes de perméabilité et de renouvellement de l'eau interstitielle, remarque dont l'importance paraît avoir échappé aux écologistes. La vitesse de circulation de l'eau dans un sédiment est 1,5 fois plus rapide à 20° qu'à 5°. Phénomène écologique de première importance car il démontre un renouvellement de l'eau interstitielle, donc une oxygénation du milieu, d'un tiers plus importante en été qu'en hiver. Phénomène simultané à la loi de Van't Hoff selon laquelle la vitesse des réactions chimiques est doublée par une augmentation de température de 10°.

7^e Résumé et Conclusions.

Les porosités sont fortes au-dessus de la zone de résurgence (42,2 %), et faibles en aval (36,7 %). Il est démontré que leurs valeurs différentes tiennent à 2 facteurs : éléments très fins et arrangement des grains. Les sédiments des hauts niveaux ont de fortes porosités par l'absence d'éléments très fins, dans les mailles du réseau grossier, et par un arrangement lâche du type cubique. Les sédiments des bas niveaux ont de faibles porosités par la présence d'une fraction très fine et par un arrangement orthorhombique. L'arrangement est déterminé par les conditions hydrodynamiques de sédimentation pour les niveaux supérieurs, et par les conditions hydrodynamiques de ruissellement pour les niveaux de résurgence et les niveaux inférieurs.

Tous les sédiments à forte porosité perdent leur eau de gravité à chaque émergence, mais conservent leur eau de rétention. Tous les sédiments à faible porosité conservent leur eau de saturation au cours de l'émergence. Il n'y a pas relation de cause à effet entre ces 2 facteurs, mais dépendance simultanée des 2 phénomènes à un autre facteur : le niveau de la zone de résurgence (déterminé par les conditions topographiques et marégraphiques).

La perméabilité dépend de la porosité, elle-même fonction de la granulométrie, de la proportion d'éléments très fins, et de l'arrangement des grains. L'absence d'éléments très fins à tous les niveaux, en amont de la zone de résurgence, explique un fort coefficient de perméabilité dont la valeur est relativement stable à tous les niveaux ($2,6 \times 10^{-4}$ Darcy). Au contraire, l'augmentation progressive des éléments très fins, vers les bas niveaux, provoque une diminution progressive du coefficient de perméabilité (de $4,9 \times 10^{-4}$ à $1,0 \times 10^{-4}$).

(1) STEARNS (1977) a montré que le débit à travers l'unité de section pendant l'unité de temps est proportionnelle à la perméabilité et à la pente exprimée en pourcentage pour des gradients hydrauliques compris entre 0,1 et 5 %. CALLAME (1981) a mis à nu à partir des travaux de STEARNS pour apprécier le renouvellement de l'eau interstitielle. Les conditions de nos estrans par leurs fortes pentes ne nous autorisent pas à procéder à des calculs analogues.

La pénétrabilité donne des valeurs qui varient parallèlement à celles de la porosité et de la perméabilité.

La circulation de l'eau interstitielle dans l'estran est fonction, à chaque niveau, et à tout moment, du coefficient de perméabilité du sédiment, de la position du plan d'eau interstitielle et du plan d'eau de marée, et des caractéristiques hydrologiques de l'eau (température, salinité). Il est rappelé que la vitesse de circulation de l'eau au sein du sédiment est 4,5 fois plus rapide à 20° qu'à 5°, phénomène écologique important, car il démontre un renouvellement de l'eau interstitielle, donc une oxygénation, d'un tiers plus importante en été qu'en hiver.

Au terme de cette étude des propriétés physiques du sédiment, nous pouvons définir 4 zones essentielles et préciser le schéma de circulation des eaux interstitielles dans l'estran, qu'avait établi DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1955 a et b) :

- une zone de sable sec, exceptionnellement atteinte par l'eau de mer et dont le sédiment perd jusqu'à son eau de rétention en période de mortes-eaux;
- une zone « de rétention » dont le sédiment perd, à chaque marée basse, son eau de gravité mais conserve son eau de rétention. En raison de la persistance du déficit en hauteur du plan d'eau interstitielle par rapport au plan d'eau de marée, les sédiments de cette zone sont continuellement drainés par une eau d'infiltration pendant toute la durée de leur immersion (flot et jusant) : La Vigne, en amont de la station 7. Ces sédiments sont toujours en amont du niveau moyen;
- une zone « de résurgence » dont le sédiment est le siège d'une intense circulation d'eau interstitielle provoquée, à l'émergence, par un déficit en hauteur du plan d'eau de marée sur le plan d'eau interstitielle du haut estran (La Vigne stations 8, 9 et 10);
- une zone « de saturation » dans laquelle la circulation de l'eau est bien moins rapide en raison d'un plus faible coefficient de perméabilité (dû aux éléments fins et à la porosité). La diminution régulière du coefficient de perméabilité vers les bas niveaux provoque une exurgence d'eau de plus en plus importante vers ceux-ci.

Ce schéma de circulation de l'eau interstitielle, qui fait intervenir toutes les conditions de milieu (marégraphiques, topographiques, édaphiques), assure en permanence le renouvellement de l'eau interstitielle de l'estran, même en profondeur, et explique l'oxygénation du milieu meuble intertidal.

Ce schéma de circulation est valable pour tous les estrans semi-abrités qui se différencient les uns des autres essentiellement par les conditions de milieu de la zone de saturation. En effet, les 3 premières zones existent sur tous les estrans et présentent un aspect identique, mais les facteurs qui contribuent au renouvellement des eaux interstitielles de la zone de saturation sont très variables. Les 2 principaux, pente du profil topographique conditionnant le gradient hydraulique, et colmatage des interstices par une fraction très fine plus ou moins abondante, peuvent créer tous les intermédiaires entre un bas de plage aux sédiments bien irrigués (La Vigne) ou réduits (Le Camp).

Sur les estrans océaniques, les mesures de perméabilité donnent toujours, à tous les niveaux, des valeurs importantes, ce qui est dû à l'absence de rétention porale d'éléments très fins. L'eau interstitielle des sédiments inférieurs est toujours convenablement renouvelée en raison du coefficient de perméabilité du sédiment et d'un gradient hydraulique suffisant, mais aussi par suite des actions hydrodynamiques occasionnant un remaniement sérieux des masses sédimentaires. La plage du Pylat, estran océanique très étroit (40 mètres), présente une pente très forte, et l'horizon de résurgence à une position très inférieure. La plage, compte tenu du coefficient de perméabilité de son sédiment (qui est à tous les niveaux identique au coefficient de perméabilité du sédiment du haut de plage à La Vigne), et du gradient hydraulique, « s'égoutte » presque totalement à chaque marée. L'absence de rétention porale d'éléments très fins sur les estrans océaniques, leur donne, du niveau de haute mer au niveau de basse mer, des propriétés édaphiques physiques de zones de rétention et de résurgence, mais pas de zone de saturation.

FACTEURS ÉDAPHIQUES CHIMIQUES

A. L'EAU INTERSTITIELLE

L'eau interstitielle possède initialement les caractéristiques hydrologiques de l'eau de mer qui surmonte le sédiment, mais son emprisonnement dans le sable modifie ses caractéristiques. Ces modifications sont la résultante des réactions qui s'établissent entre l'eau interstitielle et la matière organique, d'une part et l'eau interstitielle et la faune, d'autre part. Les facteurs que nous avons étudiés précédemment réduisent, plus ou moins, la circulation de l'eau interstitielle, et, par là, facilitent sa différenciation.

Les études de porosité et de perméabilité ont permis de distinguer sur tout estran, quatre zones essentielles, différentes par leurs conditions hydrodynamiques interstitielles :

- une zone de sable sec, exceptionnellement atteinte par l'eau de mer (équinoxe ou tempête);
- une zone de rétention, dont le sédiment atteint par toutes les marées perd son eau de gravité à l'émergence, s'enrichit en air, mais conserve son eau de rétention, circulation de l'eau par infiltration;
- une zone de résurgence, dont le sédiment est le siège d'une intense circulation d'eau interstitielle, à marée montante comme à marée descendante;
- une zone de saturation qui correspond au sédiment continuellement saturé d'eau, comme précédemment (même pendant l'émergence), mais dans lequel la circulation de l'eau est bien moins rapide en raison d'une perméabilité plus faible du sédiment.

La circulation de l'eau interstitielle est extrêmement rapide dans les deux premières zones, aussi les caractéristiques hydrologiques de leurs eaux d'imbibition correspondent-elles à celles de l'eau de mer qui vient à recouvrir ces niveaux pendant le flux. Nous retrouvons alors notre idée première : la circulation rapide ne permet pas la différenciation, d'autant plus que, quelques minutes après l'émergence, les sédiments de ces deux zones perdent leurs eaux d'imbibition. La faune a donc été baignée (baignée est le terme qui convient parfaitement) par l'eau de la marée montante. Nous avons envisagé précédemment les importantes variations thermiques, et le choc thermique, subis par la faune au cours de ces alternances : émergence-immersion (voir conditions climatiques).

Nous n'étudierons donc que les eaux interstitielles des sédiments continuellement imbibés, zones de résurgence et de saturation, puisque ces eaux sont susceptibles de différenciation, qu'il nous faut précisément mettre en évidence. Nous diviserons notre étude en deux parties principales : *étude d'un estran à très faible résurgence phréatique intertidale* (La Vigne); *étude d'un estran où la résurgence d'eau douce phréatique est importante* (Le Camp); enfin, nous donnerons quelques indications hydrologiques relatives aux eaux interstitielles des autres stations prospectées (Wimereux et Wissant).

1° Techniques de prélèvement et d'étude des eaux.

Les eaux interstitielles sont recueillies en creusant une dépression dans le sédiment, protégée par un cordon sédimentaire en amont et latéralement, de façon à éviter la pénétration des eaux de ruissellement. Les eaux doivent être prélevées en évitant toute turbulence, en particulier pour les dosages d'oxygène dissous; il convient également d'obtenir une eau relativement pure et ne comportant pas de particules en suspension, susceptibles de fausser le dosage. A cet effet, nous utilisons un cône tronqué dont l'ouverture inférieure, suffisamment large, est obstruée par une fine soie à bluter.

a) MESURE DE LA SALINITÉ.

Pour les prospections élémentaires, la salinité était calculée à partir de la température et de la densité, en utilisant le graphique de THOULET et les tables de KNUDSEN (voir BRAJNIKOV, FRANCIS BOEUF et ROMANOVSKY, 1943). Méthode rapide, mais qui nécessite une assez grande quantité d'eau pour mesurer la densité. Pour l'étude des séries d'eaux interstitielles, ou de ruissellement, à La Vigne ou au Camp, la méthode volumétrique de MOHR-KNUDSEN a été utilisée. Précision des mesures : première décimale, largement suffisante, comme le remarque CALLAME (1961), pour les recherches écologiques (1).

b) REPÉRAGE DES TEMPÉRATURES.

Avec des thermomètres à alcool, précision des repérages : 2/10° de degré.

c) MESURE DES TENEURS EN OXYGÈNE DISSOUS.

Nous avons choisi la méthode de WINKLER, mais en utilisant des flacons de 250 cm³ (voir D'USSART et FRANCIS BOEUF, 1949). Nous passons sur toutes les précautions à prendre pour réaliser des dosages corrects en renvoyant à la publication de JACOBSEN et KNUDSEN (1921), et, plus récemment, de AMOUREUX (1963, 1966); l'addition de chlorure de manganèse et de potasse iodée, au moment de la récolte sur le terrain, permet de faire le dosage, un peu plus tard, au laboratoire, avec une solution de thiosulfate de sodium ajustée à N/80. La méthode de WINKLER était préférable à la modification de cette méthode apportée par NICLOUX (1930), car il était, dans tous les cas, facile d'obtenir 250 cm³ d'eau, et la précision des mesures était bien plus grande. L'erreur absolue (erreur de lecture et de point de neutralisation) ne peut guère dépasser 0,05 cm³ (en accord avec AMOUREUX, 1963) et pour les teneurs habituellement mesurées, de 7 mg d'oxygène dissous par litre, cela ne correspond qu'à une erreur relative de 0,7 %, soit une teneur de $7 \pm 0,05$ mg d'oxygène dissous par litre.

d) MESURE DU pH.

Le pH a été mesuré pour les stations du Bassin d'Arcahon, avec un pH mètre Méthrom, moins de deux heures après les prélèvements. Pour les stations de la Manche, nous avons utilisé un pH mètre portatif Jouan, sur le terrain, mais ce dernier appareil laisse beaucoup à désirer sur la précision des mesures.

2° Etude d'un estran à très faible résurgence phréatique intertidale : la Vigne.

Le tableau J rend compte des caractéristiques hydrologiques interstitielles des stations 11 à 20 (5.5.62). — *Salinité* : La station 15 est le siège d'une très nette résurgence d'eau douce, mais son apport est très faible puisque la dilution font généralement ressortir des teneurs très faibles et parfois nulles (voir

(1) La plupart de ces dosages ont été réalisés par M. REAL, aide technique de l'Institut de Biologie Marine d'Arcahon, que je remercie tout particulièrement.

n'abaisse la salinité que d'un huitième. La nappe phréatique sous-jacente est sans doute aussi importante que celle du Camp, mais nous verrons plus loin pourquoi leurs effets sont quantitativement si différents. — *Oxygène dissous* : La teneur en oxygène dissous est très élevée pour des eaux interstitielles. Plusieurs travaux, qui rendent compte de teneur en oxygène dissous d'eaux interstitielles,

Stations	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
série 1	Salinité ‰ ..	31,4	30,6	29,1	29,0	26,7	28,3	28,3	27,6	27,6	29,1
	Oxygène dissous mg/l.	5,58	7,41	7,14	7,70	7,30	6,11	6,53	7,67	6,83	7,67
	Id. saturation %	92	122	116	122	118	99	105	123	109	124
série 2	Salinité ‰ ..	30,8	30,4	30,9	30,3	27,0					
	Oxygène dissous mg/l.	2,80	7,00	7,72	7,80	7,05					
	pH	7,60	7,75	7,75	7,80	7,90					

TABLEAU J. — La Vigne (AFCACHON). Caractéristiques hydrologiques interstitielles correspondant aux sédiments continuellement saturés d'eau, du niveau de l'horizon de résurgence au niveau de basse mer, pendant l'état de basse mer, Mai 1962.

JUGET, 1961, dans le domaine lacustre — GONDON, 1960, dans le domaine intertidal — et, plus récemment BLOIS, FRANCAZ, GAUDICHON et LE BRIS, 1961, sur les sédiments des herbiers à zostères — AMOUREUX, 1963 et 1966). Le sédiment, à La Vigne, est très correctement irrigué, et l'eau interstitielle est bien renouvelée; l'absence de réduction des sédiments, même en profondeur, est d'ailleurs significative à cet égard (ce qui ne sera pas le cas au Camp), aucun sable noirâtre ne peut être trouvé en bas de plage à La Vigne. Ceci est dû aux facteurs responsables de la circulation de l'eau interstitielle, c'est-à-dire le coefficient de perméabilité du sable et le gradient hydraulique de la plage. Pour la première série (tableau J), la teneur en oxygène dissous de l'eau de mer à marée haute était de 8,41 mg par litre. La teneur des eaux interstitielles est, bien entendu, un peu plus faible, en raison de l'activité biologique de la faune et de la présence de matières organiques dans le sable. Les deux séries reproduites dans le tableau font apparaître une eau interstitielle à la station 11 (un peu en aval de l'horizon de résurgence) dont la teneur en oxygène dissous est plus faible. D'une façon générale, les séries de mesures indiquent, pour les eaux interstitielles, des teneurs toujours supérieures à 4 mg par litre; les teneurs les plus faibles sont relevées au niveau de l'horizon de résurgence. Ces teneurs peuvent être exprimées en pourcentage de saturation. L'eau interstitielle, au niveau de l'horizon de résurgence, est très légèrement sous-saturée, alors que les autres sont sursaturées. Les teneurs en oxygène dissous se stabilisent rapidement dès l'émergence, phénomène constaté par AMOUREUX (1963); ainsi à la station 11, le 15 octobre 1962, les teneurs étaient les suivantes, d'heure en heure : 5,75 — 5,65 — 5,70 et 5,85 mg/litre. Le pH est toujours supérieur à 7, proche de la neutralité, mais toujours alcalin. La température de l'eau interstitielle est très voisine de l'eau du Bassin, et ceci en raison du rôle d'isolant thermique que joue l'eau de ruissellement, qui va de l'horizon de résurgence au niveau de basse mer. Nous avons précédemment envisagé, dans le chapitre « facteurs climatiques », la température

des sédiments perdant leur eau de gravité; ceux qui nous préoccupent ici, et qui conservent leur eau d'imbibition, subissent des variations thermiques qui, dans le temps, sont parallèles à celles de l'eau de mer, et ne dépassent pas 2 à 3° pendant un cycle de marée. Ce rôle d'isolant thermique de l'eau de ruissellement n'est pas étonnant, car la chaleur spécifique de l'eau est 5 fois plus grande que celle du sable sec; ainsi, pour augmenter de 1° un gramme de sable sec, il faut une calorie, alors qu'il faudra 5 calories pour augmenter de 1° un cm³ d'eau.

En conclusion, les sédiments en amont de l'horizon de résurgence, qui perdent leur eau de gravité, sont sujets à des variations thermiques importantes et brusques (voirs facteurs climatiques). Les sédiments de l'horizon de résurgence subissent des variations de faible amplitude, mais accusent les variations d'origine météorologiques (insolation, précipitations). Les sédiments en aval de l'horizon de résurgence, à la surface desquels ruisselle vers les bas niveaux l'eau de l'horizon de résurgence, sont peu sujets aux variations thermiques.

Pendant l'immersion les sédiments du bas de plage ont une eau interstitielle dont les caractéristiques hydrologiques sont très proches de l'eau qui surmonte le sédiment. Ainsi, le 22 octobre 1962, à la station 16 revouverte par 1 m d'eau, nous avons, pour l'eau interstitielle, pour l'eau au voisinage du fond, et pour l'eau de surface : la même température (15°,5), le même pH (7,20), une teneur en oxygène dissous peu différente (7,15 - 7,40 et 7,15 mg/litre) et une salinité presque identique (33,1 - 33,6 et 32,2 ‰).

3° Etude d'un estran où la résurgence d'eau douce phréatique est importante : Plage du Camp.

La résurgence d'eau douce au Camp, peut être mise en évidence par une étude de chlorinité d'eaux interstitielles des stations échelonnées de l'horizon de résurgence au niveau de basse mer (quelques séries ont déjà été publiées mais elles ne comportaient que les seules données de salinité). Nous donnerons les résultats de deux séries effectuées en mai 1962 (l'ahleau K) et en octobre 1962 (fig. 27). Le mélange et la circulation des eaux marines et des eaux phréatiques continentales dans les plages des mers à marées, ont été étudiés et leur importance écologique mise en relief par DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1955).

Stations		14	15	16	17	18
Eaux de ruissellement	S ‰	30,7	30,3	30,0	22,5	27,8
	O ₂ mg/l	6,94	6,08	6,60	5,67	5,68
	pH	7,9	7,8	7,8	7,9	8,0
Eaux Interstitielles	S ‰	30,3	30,3	30,2	24,1	22,7
	O ₂ mg/l	6,67	6,40	6,69	4,31	3,93
	pH	7,8	8,0	7,8	7,8	7,8
Nombre de <i>Corophium arenarium</i>	7.5.62	0	0	0	19	0
	19.5.62	0	0	0	16	?

TABLEAU K. — Le Camp (Arcahon). Caractéristiques des eaux interstitielles et de ruissellement au niveau de la nappe d'eau douce phréatique, les stations sont équidistantes de deux mètres.

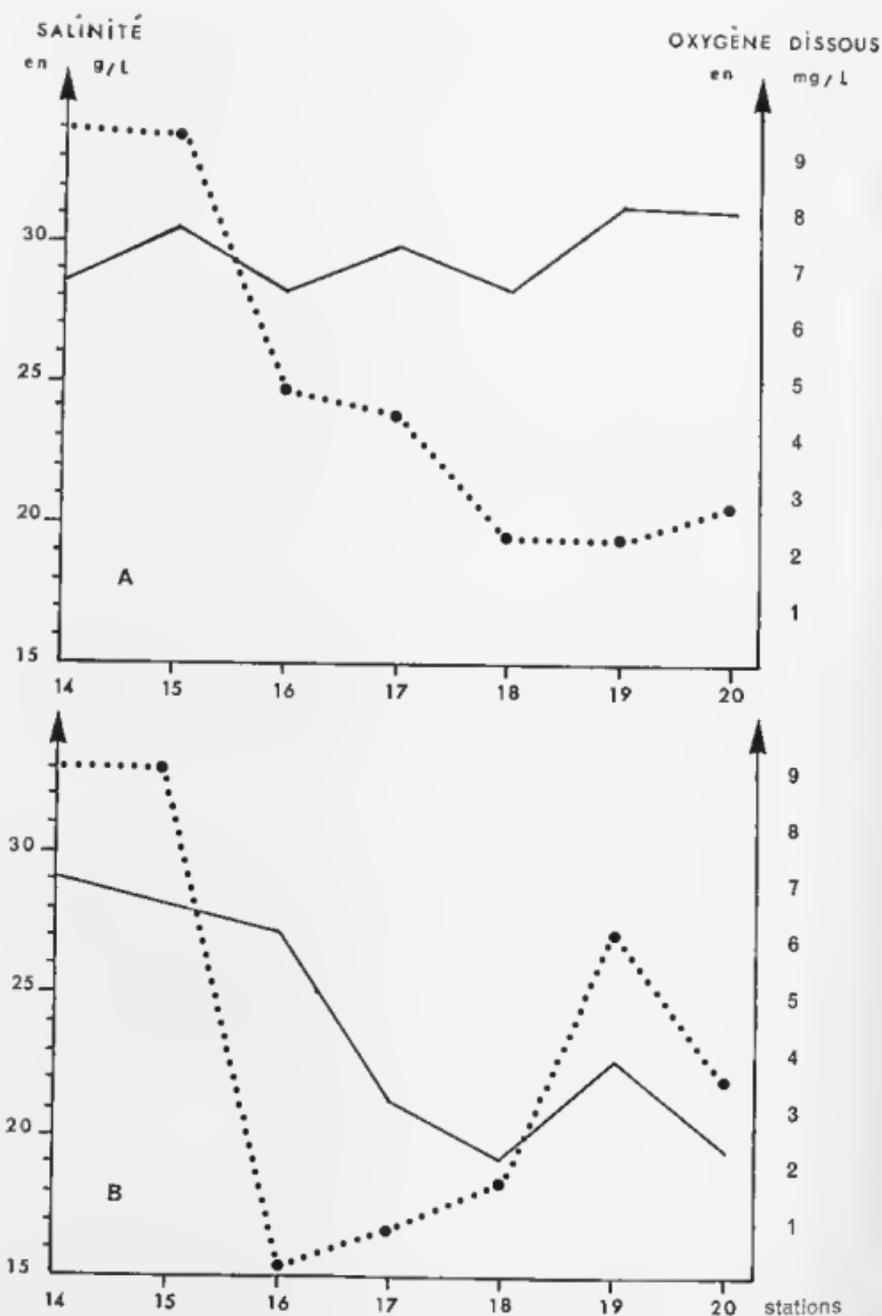


FIG. 27. -- Le Camp (Arcaehon). Modifications de la salinité et de la teneur en oxygène dissous des eaux interstitielles (B) et des eaux de ruissellement (A) avec l'arrivée de la nappe d'eau douce phréatique, Octobre 1962. Stations équidistantes de deux mètres. En trait plein la teneur en oxygène dissous et en pointillé la salinité.

En mai, comme en octobre, l'horizon de résurgence débute à la station 12 et toutes les stations étudiées étant situées en aval de ce niveau, il nous sera possible d'étudier les eaux interstitielles mais aussi les eaux de ruissellement. Le tableau K indique une chute de salinité à partir de la station 17, ainsi qu'une modification de la teneur en oxygène dissous particulièrement sensible pour les eaux interstitielles. Le graphique 27 fait ressortir une chute de salinité à partir de la station 16; seules les eaux interstitielles voient leurs teneurs en oxygène dissous considérablement réduites. La perturbation apportée par l'eau douce se situe, soit à la station 16, soit à la station 17 (variation imputable à des modifications de hauteur de la nappe phréatique et à des modifications du profil topographique, entraînant des variations de la cote d'une station en cours d'année). L'eau douce est décelée, suivant l'époque de l'année, aux stations 15, 16 ou 17. La dessalure enregistrée dans les eaux interstitielles des stations 15 à 18 peut être plus importante et aller jusqu'à 8 ‰ (eau interstitielle de la station 17, le 19 mai 1962). Alors qu'à La Vigne, la nappe d'eau phréatique, beaucoup moins importante, est à la cote 0,55 m, celle du Camp émerge au niveau 0,90 m. La résurgence à La Vigne est très faible, et ne perce pas la surface du sédiment; au Camp, l'eau douce apparaît en surface et se mélange à l'eau de ruissellement venant de l'horizon de résurgence. Chaque chute de salinité est accompagnée d'une baisse de la teneur en oxygène dissous, mais les valeurs restent généralement supérieures à 3 mg par litre. En amont de l'arrivée d'eau douce il y a presque saturation de l'eau interstitielle en oxygène dissous, et sous saturation en aval. Le pH ne semble guère affecté par cette résurgence. Les modifications des conditions hydrologiques sont décelables dans l'eau interstitielle de la station amont, avant d'être décelables dans l'eau de ruissellement de la station aval.

L'arrivée d'eau douce au Camp, plus importante qu'à La Vigne, permet la distinction des deux estrans, mais ceux-ci diffèrent également par les conditions de milieu des niveaux inférieurs. En effet, la circulation et le renouvellement de l'eau interstitielle dans la zone de saturation du Camp est bien moins rapide qu'à La Vigne, car, 1° la pente est plus faible et par conséquent le gradient hydraulique moins fort - 2° les débris coquilliers très abondants (voir facteurs éda-phiques physiques) gênent la circulation de l'eau interstitielle - 3° il n'est pas rare de trouver en bas de plage, au Camp, à une profondeur de 20 cm, des dépôts d'halos, qui, s'ils sont percés à la bêche, laissent sourdre l'eau douce sous-jacente de la nappe phréatique. Ces conditions expliquent la présence de sédiments réduits au Camp, à partir de la station 29 (la couche superficielle du sédiment est oxydée, de couleur normale, mais à quelques centimètres de profondeur le sable est noir). Tout l'estran n'est pas ainsi constitué de sédiments réduits, mais l'eau interstitielle n'a jamais une teneur en oxygène dissous supérieure à 4 mg/litre.

La résurgence d'eau douce aux stations 16 et 17 permettra-t-elle la colonisation du sédiment par des espèces saumâtres? D'autres espèces supporteront-elles cette dessalure? Rappelons que nous avons, au cours de l'étude climatique, retenu l'existence de variations saisonnières dans le débit de la nappe phréatique continentale. La faible oxygénation des sédiments du bas de plage au Camp réduira-t-elle la richesse faunistique de la faune endogée? Questions, qui trouveront leurs réponses dans l'étude faunistique au niveau de la résurgence d'eau douce au Camp, et dans l'étude comparative des faunes entre La Vigne et le Camp.

4° Autres stations prospectées.

b) BASSIN D'ARCACHON.

La plage d'Arguin, qui fut prospectée faunistiquement pendant un an, n'est perturbée par aucune arrivée d'eau douce. La rétention porale d'éléments très fins est pratiquement inexistante, ce qui, augmentant le coefficient de perméabilité, facilite la circulation de l'eau interstitielle; en revanche, la pente très faible du bas estran, ayant pour conséquence un faible gradient hydraulique aurait tendance à réduire cette circulation de l'eau interstitielle. En réalité, l'absence de colmatage l'emporte très largement sur le faible gradient hydraulique, pour déterminer sur tout le bas estran une oxygénation suffisante des sédiments meubles. Le bas de plage à Arguin n'a donc aucune des caractéristiques naturelles d'un bas

de plage semi-abritée ; il n'y a pas d'éléments très fins, donc pas de colmatage, le coefficient de perméabilité est très élevé, il n'y a aucune résurgence d'eau douce, les sédiments en aval de l'horizon de résurgence et de la rupture de pente sont très bien irrigués. En quelque sorte, au point de vue des conditions édaphiques physiques et chimiques, le bas de plage d'Arguin apparaît comme une « zone de résurgence » prolongée jusqu'au niveau de basse mer. Quelle sera en conséquence la répartition verticale de la faune sur cet estran ?

Au contraire, les sédiments bordant la lagune, donc à son niveau de basse mer, et qui n'ont pas de haute plage en amont, sont réduits en profondeur. L'absence d'une nappe interstitielle en amont de ces stations, donc de gradient hydraulique, ne provoque pas la circulation de l'eau interstitielle ni son renouvellement et contribue au confinement du milieu. On constate alors une chute considérable de la teneur en oxygène dissous (0,10 à 0,25 mg/litre), et une très faible diminution du pH. Ces milieux seront étudiés dans les recherches d'écologie dynamique réalisées à Arguin, étude qui s'attachera à éclaircir deux points : écologie des espèces en suivant horizontalement un même niveau cotidal — variations faunistiques avec les modifications dans le temps des conditions de milieu.

b) BOULONNAIS.

La station de la Pointe-aux-Oies, prospectée mensuellement, dans le Boulonnais pour l'étude du cycle reproducteur des amphipodes *Haustoriidae*, ne présente pas des conditions hydrologiques interstitielles particulières. La salinité et la température suivent les variations de l'eau à la côte, la teneur en oxygène dissous est relativement faible, mais la station correspond à un niveau de résurgence pour lequel nous avons également constaté à Arcaachon des eaux moins oxygénées. Le tableau L donne les caractéristiques hydrologiques de cette station le 4-7-1962 : la station est émergée à partir de 18 heures : la teneur en oxygène dissous se stabilise une heure après l'émergence, la salinité ne varie pas. Au moment de l'émergence, l'eau de mer à forte teneur en oxygène dissous (8,15 mg/litre) est retenue entre les rides de sable ; cette eau ne s'infiltré dans le sable que lorsque le niveau de la nappe interstitielle s'abaisse. La dilution avec l'eau interstitielle augmente au fur et à mesure que se prolonge l'émergence et que progresse l'infiltration de cette eau fortement oxygénée. Ceci explique une teneur en oxygène dissous décroissante, qui se stabilise une heure après l'émergence.

	Océan	Eaux interstitielles				
	18 h	18 h 15	19 h	20 h	21 h	22 h
Température °C	15°	14°,1	14°	13°,5	13°	13°
Oxygène dissous en mg/l	8,15	4,65	3,85	2,48	2,85	2,57
Salinité ‰	34,2	34,3	34,4	34,4	34,6	34,7

TABLEAU L. — Wimereux. Conditions hydrologiques interstitielles, et ses variations en cours d'émergence (station à *Bathyporeia plogica* et *B. earsti*) 4 juillet 1962.

A Wissant, une arrivée d'eaux résiduelles usées, en haut de plage, place parfois la faune dans des conditions hydrologiques particulières à marée basse. Sur le bord du courant descendant vers les bas niveaux, les *Haustorius* peuvent être récoltés dans des eaux de salinité inférieure à 8 ‰, mais ces conditions sont passagères. La concentration en oxygène dissous de l'eau interstitielle de la station à *Haustorius*, est toujours supérieure à 6 mg/litre ; la concentration au niveau de la station à *Urothoe* est moins importante et varie entre 2 et 4,5 mg/litre.

B. LA MATIÈRE ORGANIQUE

1° Techniques.

Les teneurs en matières organiques des sédiments prospectés sont bien trop faibles pour qu'il soit possible d'effectuer des dosages séparés d'azote et de carbone organiques. Les erreurs analytiques auraient été considérables; ARRHENIUS (1950) indique que, pour un même sédiment contenant moins de 1 % de carbone, et pour le même analyse, les rapports C/N peuvent être aussi bien attribués à la méthode, qu'au faciès. BLOIS, FRANCAZ, GAUDICHON et LE BUIS (1961) remarquent que pour un sédiment d'herbier, donc bien plus riche en matières organiques que nos sédiments, l'erreur relative sur C/N peut être de 70 %. Nous avons dû nous contenter d'une méthode globale, peu précise mais pratique, qui consiste à calciner 2 à 3 g de sédiment au rouge (à 900-1 000°, voir BRAJNIKOV, FRANCIS BOEUF et ROMANOVSKY, 1943). Les échantillons sont préalablement dessalés, décarbonatés et desséchés à l'étuve à 100°; WISEMAN et BENNETT (1940) ont montré qu'il n'y a pratiquement aucune perte de matières organiques dans cette dessiccation. Cette technique de l'ignition, a été utilisée par de nombreux sédimentologues et biologistes : TRASK (1930), DENNELL (1933), ENEQUIST (1949), LEFEVRE et LUCAS (1955). Les teneurs en matières organiques sont exprimées en pourcentage pondéral par rapport au poids sec du sédiment.

2° Résultats.

Le tableau E donne les teneurs en matières organiques, à La Vigne, pour les 18 stations, entre les niveaux de haute mer et de basse mer : moins de 0,20 % en haut de plage — entre 0,20 et 0,40 % en bas de plage. Une série sur la plage du Camp, du niveau de haute mer au niveau de basse mer, donnerait le même gradient qu'à La Vigne : niveaux supérieurs, teneurs inférieures à 0,20 % — niveaux de résurgence, 0,20 % en moyenne, l'arrivée d'eau douce ne provoque aucune modification de la teneur en matières organiques — niveaux inférieurs un peu plus riches. A Arguin, la teneur est à tous les niveaux inférieure à 0,20 %.

Dans le Boulonnais, la teneur est un peu plus importante à la Pointe-aux-Oies (0,34 %); à Wissant la matière organique est moins abondante au niveau moyen (0,25 % à la station à *Haustorius* et *Bathyporeia*) qu'au niveau de B.M.M.E.m. (station à *Urothoe*), où la teneur en matières organiques atteint 0,38 %. Ces valeurs doivent être considérées avec réserve, car la proportion de carbonates est importante dans ces sédiments, et bien que l'échantillon ait été décarbonaté par action chlorhydrique, il ne faut pas oublier que les carbonates sont décomposés vers 700°, ce qui peut causer une certaine imprécision des résultats, étant donné la méthode utilisée.

3° Interprétations.

Nous nous attacherons aux teneurs en matières organiques, des sédiments de La Vigne, car ces résultats sont susceptibles de généralisation à toutes les plages semi-abritées, de baies ou de bassins, dans lesquels les eaux saumâtres se mélangent aux eaux océaniques.

Deux rapports peuvent être établis : d'une part, entre la teneur en matières organiques et les éléments fins (voir granulométrie), et, d'autre part, entre la teneur en matières organiques et les débris végétaux (voir éléments détritiques-végétaux).

Il est commun de constater l'augmentation parallèle des matières organiques avec les éléments fins; cette analogie correspond en fait aux conditions hydrodynamiques de dépôts, favorables pour les deux constituants sédimentaires. Ces conditions de dépôts favorables, sont réunies en mode semi-abrité, alors que sur les plages océaniques, la rétention porale n'est pas plus importante en bas de plage qu'en haut de plage (ou très peu variable), et que les teneurs en matières organiques sont approximativement identiques (Arguin).

Le rapport, entre le dépôt d'éléments végétaux et la teneur en matières organiques du sédiment, a également été mis en évidence par de nombreux auteurs.

Nous avons précédemment établi la relation qui existe entre les éléments très fins et les éléments végétaux, aussi sommes-nous tentés de considérer que les débris végétaux, les éléments très fins, et la matière organique, sont indissolublement liés dans le complexe sédimentaire. Pour aborder ce problème, compte tenu de l'impossibilité de procéder à des dosages séparés de carbone et d'azote qui puissent être valables sur des sédiments aux teneurs en matières organiques si faibles, nous avons essayé d'établir le rapport C/N sur une fraction sédimentaire restreinte qui nous paraît être la plus riche en matières organiques; la fraction très fine. A cet effet, plusieurs litres de sédiments ont été brassés vigoureusement, et l'eau de lavage recueillie; de celle-ci on a obtenu, par décantation, un résidu qui fut desséché à l'étuve. Sur cette fraction préalablement décarbonatée, les dosages de carbone organique et d'azote total ont été réalisés par l'Institut Français du Pétrole grâce à la complaisance de M. DEBYSEN et de Mlle CALFER, que je remercie tout particulièrement. Les résultats du dosage sont les suivants : Carbone organique = 2,84 % — Azote total, premier dosage = 0,42 %, second dosage = 0,57 % —. Les techniques actuellement connues ne permettent de doser l'azote, avec une précision satisfaisante, que pour des teneurs supérieures à 1 %; dans le cas de notre échantillon, les résultats peuvent être d'une très grande imprécision. Cependant, le rapport C/N obtenu, égal à 5,0 ou à 6,8, ne permet pas de démontrer un apport végétal prépondérant sur l'apport animal. Les dosages de C et de N, et les interprétations du rapport C/N, nous paraissent extrêmement difficiles à aborder, car ces problèmes font intervenir des phénomènes très complexes. Nous pensons que quelques investigations devraient être poussées dans ce domaine, recherches que nous n'avons pas voulu aborder ici. Nous nous référons simplement, au sujet de cette matière organique, à deux travaux. Selon BOURCART et FRANCIS BOEUF (1939), l'essentiel de la matière organique est d'origine végétale, et constitue « l'algou ». Plus précisément dans le Bassin d'Archachon, nous citerons DEBYSEN (1957) : « Quelle est la source de la matière organique des sédiments dans le bassin ? L'étude du rapport C/N donne quelques indications à ce sujet. Celui-ci varie entre 2,5 et 29,30; 50 % des résultats sont compris entre 8 et 10. Ces chiffres sont légèrement plus élevés que ceux obtenus habituellement pour des vases planctoniques. Ils suggèrent une contribution des végétaux supérieurs à la matière organique du sédiment, confirmés, par ailleurs, par un certain nombre de valeurs supérieures à 12. Cette matière organique est vraisemblablement fournie par les herbiers à zostères, qui recouvrent les bancs découvants. »

De toutes façons, nous constatons que sur les plages semi-abritées, la rétention porale d'éléments très fins, l'abondance des débris végétaux, et une plus forte teneur en matières organiques, sont des conditions qui varient conjointement.

Quel est le rôle joué par la matière organique dans le sédiment ? Il est regrettable que les méthodes analytiques actuelles ne nous permettent pas d'effectuer des dosages plus précis, ni de séparer la fraction trophique de la fraction non susceptible de contribuer à l'alimentation de la faune. La matière organique comprend une phase dissoute dans l'eau interstitielle et une phase non soluble. fraction qui est intégrée à la charpente structurale du sédiment. La presque totalité de la matière organique (99 %) subit une minéralisation complète, et les éléments qui ne sont pas décomposés constituent l'humus (WAKSMAN, 1933). Les celluloses des végétaux supérieurs, les hémicelluloses des algues et la chitine des arthropodes sont décomposées par les bactéries; la minéralisation de la matière organique est d'autant plus rapide que la teneur en oxygène dissous est importante. A ce titre, les sédiments de La Vigne, aux eaux interstitielles bien oxygénées, constituent un milieu qui décompose rapidement les débris organiques incorporés au sédiment. La faune endogée digère-t-elle les produits de décomposition des zostères, ou trouve-t-elle son alimentation dans la flore bactérienne qui prospère ? C'est un problème qui n'a pas encore été résolu et qui demandera la collaboration de chercheurs de disciplines variées.

Quoiqu'il en soit, l'importance trophique de la matière organique du sédiment, a permis de distinguer de nombreux régimes alimentaires : détritivores, filtrants (filter feeders), microphages ciliaires, microphages agglutnants, mégalo-phages brouteurs... Ceux-ci seront considérés à propos de l'éthologie alimentaire de chaque espèce.

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

Au terme de cette étude du milieu, nous devons rappeler une des idées générales énoncées dans l'introduction : procéder à une étude précise et détaillée des conditions de milieu, dans l'espace et dans le temps, d'une plage en particulier, pour tenter de mettre en évidence et d'expliquer des groupements de facteurs réalisant dans l'intertidal meuble des zones distinctes.

Dans cette étude, nous avons procédé du simple au complexe, en partant des multiples « facteurs déterminants » pour arriver, en fin de compte, aux « facteurs déterminés ». Cette ligne de conduite fut particulièrement apparente dans l'étude des conditions édaphiques physiques, puis chimiques, où à partir des facteurs spécifiques des sédiments (répartition dimensionnelle, nature et proportion des différents éléments, morphoscopie des éléments) et des conditions marégraphiques, topographiques et climatiques, nous avons *expliqué* les propriétés d'ensemble (porosité, teneur en eau et teneur en air, perméabilité, pénétrabilité). A la fin de notre étude les facteurs édaphiques chimiques étaient inexorablement déterminés par ces facteurs précédents, mais aussi, bien entendu, par l'activité biologique de la faune endogée (microfaune et macrofaune). Cette « détermination », qui semble un peu mathématique, est en fait, une représentation très exacte de l'étroite dépendance de tous les facteurs, et de la complexité des conditions de milieu. L'analyse de tous les facteurs était nécessaire et indispensable pour comprendre leur dépendance et expliquer chacun d'eux, et pour situer la place et l'importance de chacun d'eux dans l'enchaînement des facteurs qui façonne le milieu meuble intertidal.

Ainsi, les caractéristiques hydrologiques de l'eau interstitielle, et en particulier son oxygénation, sont fonction de son éventuelle différenciation au sein du sédiment :

- la différenciation est fonction du renouvellement de l'eau, de sa circulation, de l'irrigation du sédiment;
- la circulation de l'eau interstitielle est fonction de la perméabilité du sédiment (facteur propre au sédiment), mais également du gradient hydraulique (pente, facteurs topographiques);
- la perméabilité est fonction non seulement de la granulométrie du sédiment, assurant le réseau structural du sable, et d'une fraction très fine pouvant colmater les interstices, mais aussi de l'arrangement des grains et de la porosité;
- la porosité d'un sédiment est fonction de sa situation en aval ou en amont de l'horizon de résurgence;
- l'horizon de résurgence est déterminé en grande partie par les facteurs topographiques et marégraphiques;
- la topographie d'un estran et la granulométrie de son sédiment sont fonction des conditions hydrodynamiques générales, c'est-à-dire du mode, et du matériel sédimentaire géologique local pour la granulométrie.

Au cours de cette étude, nous avons constaté que chaque facteur, déterminant ou déterminé, présente des valeurs différentes des niveaux supérieurs aux niveaux inférieurs. Cette variation est parfois progressive, comme le niveau cotidal ou la durée d'émersion, ou brutale, comme la porosité, dont la valeur, pour un sédiment,

est fonction de sa position en aval ou en amont de la zone de résurgence. La grande majorité des facteurs présente des valeurs très différentes de part et d'autre de l'horizon de résurgence. Pour rendre compte d'un étagement de zones physico-chimiques distinctes dans les sédiments meubles intertidaux étudiés, nous pourrions nous référer à un facteur qui semble primordial. C'est de cette façon que les niveaux cotidaux (hauteurs au-dessus du zéro marin), ou les niveaux marégraphiques (haute et basse mer de vives ou de mortes-eaux) ont été utilisés pour cadre de niveaux bionomiques. Il n'est pas encore question d'envisager ici la répartition verticale de la faune endogée des sédiments meubles intertidaux; notre but est simplement de mettre en évidence, et de définir, des zones distinctes, caractérisées par un ou plusieurs facteurs du milieu dans la zone de balancement des marées. Les niveaux cotidaux ou marégraphiques, s'ils sont valables pour le substrat rocheux où le facteur primordial est l'exondation (en durée, et avec les conséquences qu'elle entraîne), ne tiennent pas compte de l'originalité du substrat meuble.

Cette originalité présente deux aspects fondamentaux pour la faune :

- les caractéristiques du milieu qui importent sont endogées (les espèces vivent dans le substrat et non à sa surface);
- le milieu comprend trois phases : solide (matériaux sédimentaires), liquide (eau interstitielle) et gazeuse (air interstitiel), qui sont indissolublement liées. Le substrat meuble, parce qu'il est poreux, donne aux phénomènes de perméabilité et de capillarité, une importance de premier plan.

FRANCIS BOKUF (1948) n'avait-il pas conçu l'idée d'une physiologie des sédiments marins ?

Dans les sédiments meubles intertidaux, alternativement conquis, puis perdus par la mer, l'interdépendance, dans le milieu interstitiel, de la phase gazeuse et de la phase liquide, ainsi que la circulation de la phase liquide, nous semblent prépondérantes. La plage vit au rythme de son eau interstitielle, provoqué par le rythme des marées, et, cette étude des conditions de milieu étant terminée, nous constatons que la plupart des facteurs présentent des valeurs différentes de part et d'autre de la zone de résurgence, qui est le siège d'une intense circulation d'eau interstitielle à marée montante comme à marée descendante. Il semble donc normal de reconnaître l'originalité de cette zone de résurgence et des zones en amont et en aval. Ces trois zones peuvent être caractérisées par leurs conditions hydrodynamiques interstitielles auxquelles se rattachent les variations de la plupart des facteurs ou conditions du milieu meuble intertidal. Une quatrième zone peut être adjointe à cet ensemble, zone par laquelle nous débiterons :

Zone de sable sec : Sédiment au-dessus du niveau de haute mer de mortes-eaux et qui peut être émergé pendant plusieurs cycles successifs de marées. Sous l'effet des conditions météorologiques, ce sédiment, qui perd son eau de gravité dès l'émergence, perd également son eau de rétention. Il subit fortement les perturbations thermiques. Il se distingue des sédiments de la zone de rétention par une immersion non régulière.

Zone de rétention dont le sédiment, atteint par toutes les marées, perd son eau de gravité à l'émergence (lors de toutes les marées descendantes), s'enrichit en air, mais conserve son eau de rétention — sédiment en amont de la zone de résurgence — absence de fraction très fine, donc de colmatage, et faible taux de matières organiques — faible tassement allant jusqu'à un arrangement des grains de type cubique, grande porosité et importante perméabilité — excellente circulation et excellent renouvellement de l'eau interstitielle, toujours dans le même sens, de la surface vers la profondeur, au début de l'émergence comme pendant l'immersion — excellente oxygénation du milieu et caractéristiques hydrologiques interstitielles identiques à celles de l'eau qui surmonte et s'infiltre dans le sédiment — perturbations thermiques importantes en cours d'émergence. Activité possible de la macrofaune pendant la marée haute exclusivement, c'est-à-dire quand le sédiment saturé d'eau est en formation sensitive, et présente une consistance fluide très favorable au déplacement de la faune endogée.

Zone de résurgence dont le sédiment est le siège d'une intense circulation d'eau interstitielle pendant la marée haute comme pendant la marée basse. Dès l'émergence et au cours de celle-ci, les sédiments de la zone de résurgence sont drainés par une eau qui apparaît en surface et ruisselle vers les bas niveaux, il s'agit de l'eau de gravité des sédiments de la zone de rétention. Cette résurgence se poursuit tant que le plan d'eau interstitielle est supérieur au plan d'eau de marée. La circulation s'inverse quand le plan d'eau de marée devient supérieur au plan d'eau interstitielle. Au cours de l'émergence, l'abaissement du plan d'eau interstitielle provoque parfois l'abaissement du niveau de résurgence; dans ce cas, les sédiments perdent superficiellement leur eau de gravité. Cette partie de la zone de résurgence est visible sur toute plage, en marée de vives-eaux, par les ruisselets que l'eau de résurgence a dessinés sur le sédiment et qui se sont asséchés. Au contraire, en zone de rétention, il n'y a aucune trace de ruissellement car l'eau ne circule que par infiltration. — Ces sédiments sont les mieux drainés de l'estran, la vitesse de circulation de l'eau interstitielle est un peu moins grande que dans les sédiments de la zone de rétention, mais la circulation ne dure, dans cette zone, que le temps que dure l'immersion du sédiment alors qu'elle est de plus longue durée en zone de résurgence. Les sédiments de la zone de résurgence sont, en outre, caractérisés par les conditions suivantes : faible fraction très fine et faible taux de matières organiques — porosité réduite par arrangement plus serré des grains — excellente oxygénation du milieu à marée montante quand l'eau pénètre le sédiment, mais moins bonne oxygénation du milieu à marée basse quand l'eau de gravité de la zone de rétention, alors sous-saturée en oxygène dissous, résurgit au niveau de l'horizon de résurgence.

Zone de saturation, dont le sédiment est continuellement saturé d'eau — porosité et perméabilité faible, sédiments dans lesquels la circulation de l'eau est bien moins rapide, en raison de la présence d'une importante fraction très fine pouvant coaguler partiellement ou totalement les interstices, et d'un tassement serré du type orthorhombique — taux plus important de matières organiques lié à l'abondance des éléments très fins enserrant l'essentiel des débris organiques d'origine algale. La perméabilité du sédiment (facteur dans lequel intervient surtout la quantité d'éléments très fins) et le gradient hydraulique (topographie générale de la plage) conditionnent la vitesse de circulation de l'eau interstitielle et son renouvellement, déterminant une oxygénation suffisante (exemple : La Vigne) ou la réduction du sédiment (exemple : Le Camp). A marée basse, ces sédiments libèrent une partie de leur eau d'imbibition qui monte à la surface et ruisselle vers les bas niveaux, en conséquence de la diminution du coefficient de perméabilité, donc de la réduction du débit à travers une section verticale du sédiment, vers les bas niveaux. — Sédiments présentant, à marée basse, des caractères de dilatabilité, mais d'une pénétrabilité faible et d'une consistance rigide. — Différenciation de l'eau interstitielle plus ou moins prononcée en fonction de son renouvellement. — Perturbations thermiques très faibles en raison du rôle d'isolant joué par l'eau de ruissellement.

Dans ces zones, de rétention, de résurgence et de saturation, la quantité d'éléments très fins joue un rôle prépondérant, puisque le colmatage qu'elle provoque détermine, en partie, les conditions hydrodynamiques interstitielles. Nous avons noté que la rétention porale d'éléments très fins était une caractéristique exclusive des bas de plages semi-abritées (zone de saturation). Si les trois zones (ou les quatre, en incluant la zone de sable sec) se retrouvent sur les estrans semi-abrités, la zone de saturation fait défaut sur les estrans océaniques. L'exemple d'Arguin, où le bas de plage possède les caractéristiques physico-chimiques d'une zone de résurgence, n'est pas particulier, mais valable pour l'ensemble des plages océaniques, comme l'a montré l'étude granulométrique, que le profil soit régulier et l'estran étroit (plage du Pylat) ou ondulant et large (plages du Boulonnais).

La limite entre la zone de sable sec et la zone de rétention est déterminée par un niveau marégraphique : le niveau de H.M.M.E.; en amont de ce niveau, le sédiment peut perdre son eau de rétention si l'émergence se prolonge, il s'agit alors de la zone de sable sec. La limite entre zone de rétention et zone de résur-

gence ne peut être déterminée par un niveau marégraphique, car le niveau du plan d'eau interstitielle de la plage peut être surélevé, par des assises imperméables, par exemple, ou une topographie particulière de la plage, et le niveau marégraphique de la zone de résurgence s'en trouve affecté. C'est ainsi que COLMAN et SEGROVE (1955) ont étudié dans le Yorkshire des sédiments du niveau de H.M.M.E. dans lesquels le plan d'eau interstitielle reste voisin de la surface du sable, alors qu'à La Vigne tous les sédiments en amont du niveau moyen perdent, à chaque marée, leur eau de saturation.

Chaque zone, de sable sec, de rétention, de résurgence et de saturation, définie par les conditions hydrodynamiques interstitielles, est caractérisée par un groupement de facteurs du milieu interdépendants, qui semblent déterminer, dans les sédiments meubles intertidaux de mode battu et semi-abrité que nous avons étudiés, un étagement dont il nous reste à vérifier et à prouver la valeur biologique.

DEUXIÈME PARTIE

**ÉTHOLOGIE, RÉPARTITION VERTICALE
ET ÉCOLOGIE, CYCLE REPRODUCTEUR
DES TANAIÐACES, ISOPODES ET AMPHIPODES
DES SABLES INTERTIDAUX**

INTRODUCTION.

CHAPITRE I :	<i>Eurydice pulchra</i> Leach, 1815	
	<i>Eurydice affinis</i> H. J. Hansen, 1905 (1)	
CHAPITRE II :	<i>Haustorius arenarius</i> (Stabber, 1769)	100
CHAPITRE III :	<i>Apsuedes latreillei</i> (Milne Edwards, 1828)	121
CHAPITRE IV :	<i>Bathyporeia pilosa</i> Lindström, 1855	139
	<i>Bathyporeia sarsi</i> Winkl., 1939	139
	<i>Bathyporeia pelagica</i> Bate, 1856	139
	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (Bate, 1856)	139
CHAPITRE V :	<i>Urothoe brevicornis</i> Bate, 1862	161
	<i>Urothoe grimaldii</i> Chevreux, 1895	161
CHAPITRE VI :	<i>Leucothoe incisa</i> Robertson, 1892	181
CHAPITRE VII :	<i>Corophium arenarium</i> Crawford, 1937	189
CHAPITRE VIII :	<i>Cyathura carinata</i> (Krøyer, 1847) augm. Cléret, 1960	193
CHAPITRE IX :	<i>Ampelisca brevicornis</i> (A. Costa, 1853)	196

(1) L'étude de ces deux isopodes a été publiée par ailleurs : SALVAT B. (1966) *Eurydice pulchra* Leach, 1815; *Eurydice affinis* H. J. HANSEN, 1905 (Isopodes Cirrhanidae). Taxonomie, Ethologie, Ecologie, Répartition verticale et cycle reproducteur. *Act. Soc. Lin., Bordeaux*, Tome 103, Série A, n° 1, pages 1-72, 26 tabl., graph. et fig. hors-texte.

INTRODUCTION

Avant d'entreprendre l'étude des Tanaïdees, Isopodes et Amphipodes intertidaux, il faut situer ceux-ci dans l'ensemble faunique au milieu duquel ils évoluent. La majeure partie de nos prospections écologiques ont été réalisées dans le Bassin d'Arcachon, et plus particulièrement sur l'estran semi-abrité de La Vigne.

Pour une connaissance exacte des associations faunistiques des divers estrans, nous renvoyons aux récentes publications spécialisées relatives aux différents groupes systématiques :

- Foraminifères : LE CAMPION (1966).
- Faune interstitielle dans son ensemble : RENAUD-DEBYSER (1963, 1964).
- Annélides Polychètes : BOISSEAU (1952, 1962), AMOUREUX (1966), DAVANT (non publié).
- Annélides Oligochètes : LASSERRE (1964, 1966).
- Ostracodes : YASSINI (1966).
- Tanaïdaés, Isopodes et Amphipodes : SALVAT (1962), AMANIEU et SALVAT (1963).
- Insectes : CAUSSANEL (1965).
- Macrofaune dans son ensemble (sauf Annélides) : SALVAT (1962).
- Microfaune et macrofaune : RENAUD-DEBYSER et SALVAT (1963).

Nous indiquerons seulement les espèces signalées à La Vigne par les auteurs précédents, en ne retenant que les espèces abondantes et typiques des sédiments meubles intertidaux. Les espèces accidentellement récoltées sur cet estran, ou rares en provenance d'un autre biotope, ne sont pas portées dans la liste ci-dessous :

Hydraires :

Halammohydra octopodides Remane, 1927.

Nématodes :

Bathepsilonema pustulatum Gerlach, 1952.

Metepsilonema hagmeieri Steiner, 1931.

Desmoscolcx frontalis Gerlach, 1952.

Gastrotriches :

Acanthodasys aculeatus Remane, 1927.

Mesodasys littoralis Remane, 1951.

Turbanella cornuta Remane, 1926.

Diplodasys minor Remane, 1936.

Archiannélides :

Protodrilus ciliatus Jagersten, 1952.

Diurodrilus minimus Remane, 1925.

Annélides Polychètes :

Psammodrillus balanoglossoides Swedmark, 1952.

Hesionides arenaria Friedrich, 1937.

Nephtys cirrosa Ehlers, 1858.

Goniada emerita Audouin et M. Edwards, 1833.

Marphysa belli (Audouin et M. Edwards, 1834).

Nerine cirratulus (Delle Chiaje, 1828).

Spio filicornis (O. F. Muller, 1776).

Poecilochaetus serpens Allen, 1904.

- Ophelia bicornis* Savigny, 1820.
Notomastus latericeus Sars, 1851.
Stygocapitella subterranea Knollner, 1935.
Heteromastus filiformis (Claparède, 1864).
Lciochone chypeata Saint Joseph, 1894.

Annélides Oligochètes :

- Aktedrilus monospermathecus* Knollner, 1935.
Marionina subterranea (Knollner, 1935).
Marionina achaeta (Hagen, 1951) augm. Lasserre, 1964.
Marionina elongata Lasserre, 1964.
Marionina mesopsamma Lasserre, 1964.

Tardigrades :

- Batillipes mirus* Richters, 1909.
Batillipes littoralis Renaud-Debyser, 1959.
Orzeliscus belopus du Bois-Reymond-Marcus, 1952.
Stygarcus bradypus Schulz, 1951.

Copépodes Harpacticides :

- Pararcnosetella leptoderna* (Klie, 1929).
Amvria parvula (Claus, 1866).
Leptomsochra eulitoralis Noodt, 1952.
Cylindropsyllus laevis Brady, 1880.
Paraleptastacus spinicuuda (T. et A. Scott, 1895).
Arenopontia stygia Noodt, 1955.
Psammotopa phyllosetosa Noodt, 1952.
Psammotopa vulgaris Pennak, 1942.
Rhyzothrix borqueti Bozie, 1953.

Mystacocarides :

- Dicrocheilocuris remanci f. bisvagensis* Delamare, 1953.

Tanaïdaeés et Isopodes :

- Apsendes latreillei* (Milne Edwards, 1828).
Eurydice pulchra Leach, 1815.
Eurydice affinis H. J. Hansen, 1905.
Cyathura carinata (Kröyer, 1847).
Sphacrona serratum (Fabricius, 1780).

Amphipodes :

- Paracentromedon crenulatus* (Chevreux, 1900).
Ampelisca brevicornis (A. Costa, 1857).
Haustorius arcuarius (Slabber, 1769).
Bathyporeia pilosa Lindström, 1855.
Bathyporeia guilliamsoniana (Bate, 1856).
Crothoe brevicornis Bate, 1862.
Urothoe grimaldii Chevreux, 1895.
Leurothoe incisa Robertson, 1892.
Periculodes longimanus (Bate et Westwood, 1863).
Talitrus saltator (Montagu, 1808).
Talorchestia hrito Stebbing, 1891.
Talorchestia spinifera (E. Mateus, 1962).

Mollusques :

- Loripes lacteus* (Linné, 1758).
Cerastoderma edule (Linné, 1767).
Tellina tenuis Da Costa, 1778.

Douae trunculus (Linné, 1767).
Dentulium vulgare Du Costa, 1778.
Hinia reticulata (Linné, 1776).

Echinodermes :

Ophiocentrus brachiatus (Moulagu, 1804).
Echinocardium cordatum (Pennant, 1777).

L'examen des Foraminifères (LE CAMPION, communication orale) n'a donné qu'une thanatocénose à La Vigne; en revanche, au Camp, les tests correspondaient à 95 % de thanatocénose et à 5 % de biocénose (*Rotalia translucens*, *Prinaella pulchella* et *Verneuilina scabra*). Les Ostracodes sont absents des plages instables et demi-stables, mais la présence accidentelle d'une moulière intertidale à Arguin (nous reviendrons sur ce sujet dans la troisième partie) donnait 4 espèces d'Ostracodes (YASSIN, 1966) avec prédominance de *Semicytherura sella* (Sars).

Notre étude est limitée à la macrofaune carcinologique, mais toutes les espèces étudiées ne sont pas représentées à La Vigne; d'autre part, les Amphipodes *Haustoriidae* ont été également étudiés, en dehors du Bassin d'Arcachon, sur les côtes du Boulonnais (Wimereux et Wissant). Le tableau M donne la liste des espèces présentes, et étudiées, sur chacun des estrans arcachonnais. Il donne également la liste des espèces récoltées sur les deux estrans du Boulonnais dont nous n'avons étudié que les *Haustoriidae*.

	Arcachonnais			Boulonnais	
	La Vigne	Le Camp	Arguin	Wissant	Wimereux
<i>Apsudes latreillei</i>	X	X			
<i>Eurydice pulchra</i>	X	X	X	X	X
<i>Eurydice affinis</i>	X	X	X	X	X
<i>Cyathura carinata</i>	X				
<i>Ampelisca brevicornis</i>	X	X			
<i>Haustorius arenarius</i>	X	X	X	X	X
<i>Bathyporeia pilosa</i>	X	X	X	X	X
<i>Bathyporeia sarsi</i>		X	X	X	X
<i>Bathyporeia guilhausmanniana</i>	X	X			
<i>Bathyporeia pelagica</i>				X	X
<i>Urothoe brevicornis</i>	X	X	X	X	X
<i>Urothoe grimaldii</i>	X	X			X
<i>Leucothoe incisa</i>	X	X			
<i>Corophium arenarium</i>		X			

TABLEAU M. — Espèces récoltées et étudiées sur les estrans arcachonnais. Espèces récoltées sur les estrans du Boulonnais où les Amphipodes *Haustoriidae* ont seuls été étudiés.

Ces espèces correspondent à la presque totalité de la macrofaune carcinologique qui colonise les plages battues et semi-abritées des côtes françaises, (à l'exception des *Talitridae* que nous avons écartés de notre étude en raison de leur biologie particulière). En effet, tous les travaux faunistiques ou écologiques ne signalent, dans les sédiments intertidaux, propres et non réduits (et non couverts

de végétation), que quelques espèces ne figurant pas dans notre étude : Par exemple, *Hippomedon denticulatus*, *Urothoe pulchella*, *Bathyporeia elegans*, *Sextonia longirostris*, *Gucrnea coalita*, *Perioculodes longimanus* et *Pontocrates norvegicus*, si l'on se réfère aux deux plus récentes études faunistiques de ce genre (SALVAT, 1962, et TOULMOND, 1964).

L'ordre dans lequel peuvent être étudiées les espèces de la macrofaune carcinologique peut être établi de différentes manières : en suivant un ordre systématique, en groupant les espèces par type éthologique, en se référant à leur répartition verticale, ou encore selon le type du cycle reproducteur.

Nous étudierons dans le détail trois espèces extrêmement différentes à de nombreux points de vue, l'isopode *Eurydice pulchra*, l'Amphipode *Houstorius arenarius* et le Tanaïdace *Apscudes latreillei*. L'étude d'*E. pulchra*, conjointement à celle d'*E. affinis* a déjà été publiée (SALVAT, 1966).

Nous grouperons ensuite les Amphipodes *Haustoriidae*, caractéristiques des dépôts meubles : *Urothoe brevicornis*, *U. grimaldii*, *Bathyporeia sarsi*, *B. pilosa*, *B. pelagica*, *B. guilliamsoniana*.

Dans un troisième groupe, nous envisagerons quelques espèces, dont l'étude sera plus ou moins développée, en fonction de leur importance et de leur originalité dans les dépôts meubles intertidaux : *Leucothoe incisa*, *Corophium arenarium*, *Cyathura carinata* et *Ampetisea brevicornis*.



CHAPITRE II

HAUSTORIUS ARENARIUS (SLABBER, 1769)

I. TAXONOMIE ET BIBLIOGRAPHIE

A. TAXONOMIE.

B. BIBLIOGRAPHIE.

II. ÉTHOLOGIE

A. RÉGIME ALIMENTAIRE.

B. LOCOMOTION.

C. PÉRIODE D'ACTIVITÉ.

D. RÉPARTITION EN PROFONDEUR DANS LE SÉDIMENT.

III. RÉPARTITION VERTICALE ET ÉCOLOGIE

A. ESTRANS DU BASSIN D'ARCACHON :

- a) Répartition verticale à La Vigne.
- b) Répartition verticale au Camp.
- c) Répartition verticale à Arguin et au Pylat.

B. ESTRANS DU PAS-DE-CALAIS.

C. DENSITÉ DE PEUPEMENT ET IMPORTANCE NÉRIQUE DES *H. ARENARIUS* DANS LA FAUNE DES SÉDIMENTS MEUBLES INTERTIDUAUX.

D. CONCLUSIONS.

IV. CYCLE REPRODUCTEUR ANNUEL

A. GÉNÉRALITÉS.

- a) Caractères sexuels secondaires.
- b) Tailles maximales observées.
- c) Nombres d'embryons incubés.

B. CYCLE REPRODUCTEUR D'*H. ARENARIUS*.

- a) Cycle reproducteur à Wissant.
- b) Cycle reproducteur à Arcachon-Arguin.
- c) Comparaison et conclusions.

HAUSTORIUS ARENARIUS (SLABBER, 1769)

I. TAXONOMIE ET BIBLIOGRAPHIE

A. Taxonomie.

Haustorius arenarius (Slabber, 1769).

1769. *Oniscus arenarius* Slabber, Natuurk verlustig, 92, pl. 11, fig. 3-4.
1862. *Sulcator arenarius* Bate et Westwood, Brit. Sessile Eyed Crust., vol. I, p. 189.
1878. *Ptygocera arenarius* Bovallius, Bib. Sienska Ak., vol. 4, 8, p. 1, pl. 1-4.
1891. *Haustorius arenarius* G.O. Sars, Crust. Norway I, p. 135, pl. 46.
1906. *Haustorius arenarius* Stebbing, Das Tierreich Amphipoda I, XXI, p. 125, fig. 32-35.
1906. *Haustorius arenarius* Norman et Scott, Crust. Devon and Cornwall, p. 61.
1925. *Haustorius arenarius* Chevreux et Fage, Faune de France Amphipodes, p. 95.
1928. *Haustorius arenarius* Stephensen, Tierwelt der Nord und Ostsee, X, I, p. 81.
1934. *Haustorius arenarius* Loven, Iur. Kenntniss einiger Amphipoda und Isopoda od im oresund, p. 5.
1951. *Haustorius arenarius* Bulicheva, Faune de l'U.R.S.S., 41, p. 330, fig. 194.
1962. *Haustorius arenarius* Gurjanova, Faune de l'U.R.S.S., 74, 1, p. 398.

Haustorius arenarius est l'Amphipode le plus anciennement connu de la famille des *Haustoriidae*, c'est également le plus grand représentant de cette famille d'Amphipodes fouisseurs. Il est probable que plusieurs espèces sont, à l'heure actuelle, confondues sous le nom d'*Haustorius arenarius*; l'espèce a été signalée sur les côtes atlantiques européennes, mais aussi américaines. Il existe d'autres espèces carcinologiques connues des deux côtes de l'Atlantique nord, mais les recherches récentes tendent à constater l'existence d'espèces différentes jusqu'alors confondues (par exemple, *Cyathura curvata* Krøyer et *Cyathura polita* Swainson). ALLEE (1923) signale *H. arenarius* du Connecticut, et, dans un travail plus récent, sur les plages de cette même région, PEARSE, HUMM et WANTON (1942) indiquent, au sujet des *Haustorius* récoltés que : « M. Schoemaker believes that species on the atlantic coast need revision, and is not willing to give those we collected a specific name. » Une douzaine d'espèces nouvelles de la sous-famille des *Haustorinac* ont été récemment décrites de la baie de Fundy et du golfe du Maine, sur la côte atlantique de l'Amérique du Nord (BOUSFIELD, 1962 et 1965).

Répartition géographique : *H. arenarius* est une espèce atlantique, connue des côtes françaises, anglaises, hollandaises, danoises et suédoises. Elle est signalée, avec doute, sur la côte sud-ouest de la Norvège (LOVEN, 1934). Sa limite septentrionale est en Ecosse, à Sossiemouth (Mory firth, Bate et Westwood, 1863). Sa limite méridionale est descendue de l'île de Ré (CHEVREUX et FAGE, 1925), à Fedala, sur la côte atlantique marocaine (GIORDANI SOKA, 1955).

B. Bibliographie.

Les récoltes d'*H. arenarius* ont été particulièrement nombreuses sur les côtes anglaises, à l'occasion d'études faunistiques ou écologiques de plages sableuses ou sablo-vaseuses. Ces travaux présentent généralement le niveau d'abondance de l'espèce, ou ses limites d'extension verticale, en considérant les niveaux marégraphiques. Les données écologiques sont plus rares mais s'accordent à considérer *H. arenarius* comme une espèce de sable pur dans lequel la teneur en

eau joue un rôle déterminant; nous citerons ces travaux au cours de l'étude de la répartition verticale et de l'écologie de l'espèce.

L'éthologie d'*H. arenarius* est bien connue grâce aux travaux de DENNELL (1933) « Habits and feeding mechanism » et de SCHLICK (1943) « ein merkwürdiger Flohkrebs als Schwammgräber ».

L'existence du ♂, qui ne possède aucun caractère sexuel secondaire, n'a été mise en évidence qu'en 1944 par WATKIN. Les seuls renseignements que donne la littérature sur le cycle reproducteur annuel, correspondent aux comptages de diverses catégories (juvéniles, ♂, ♀) sur des récoltes effectuées à une époque déterminée de l'année, mais non suivie dans le temps; WATKIN (1944 c), donne quelques indications pour juillet (120 individus observés) et décembre — COLMAN et SAGNOVE (1955 a), pour juillet également (234 individus observés) — plus récemment, MOVAGHAR (1964), dans l'estuaire de l'Elbe, pour les mois d'avril (61 individus), d'août (164 individus), et de septembre (216 individus).

II. ÉTHOLOGIE

A. Régime alimentaire.

En 1940, REMANE décrivait *Haustorius* et *Bathyporeia* comme des Amphipodes fouisseurs raclant les particules organiques et les débris du sédiment (« sand-lecker »). Le travail nécessaire à l'alimentation s'effectue exclusivement à l'aide des pièces masticatrices, alors que tous les péripodites de l'animal sont anatomiquement adaptés à la locomotion. Nous devons à DENNELL (1933) une étude précise des mécanismes alimentaires d'*H. arenarius*; l'auteur distingue deux types d'alimentation :

- « feeding on small particles », par filtration de l'eau interstitielle : les pièces buccales créent un courant d'eau qu'elles filtrent, les maxilles fonctionnent comme des pompes et leurs soies retiennent les particules en suspension, tandis que les maxillipèdes amènent les particules alimentaires des maxilles à l'ouverture buccale;
- « feeding on large food masses ». DENNELL conclut à l'existence probable de ce type d'alimentation (très commun chez les Amphipodes, grâce aux modifications anatomiques des gnathopodes 2), pensant que le rôle préhensile des aliments peut être réalisé par les maxillipèdes et les maxilles, qui portent une rangée de fortes épines.

Ce type d'alimentation, s'il est réel, ne doit être exceptionnel chez *H. arenarius*, car les sédiments qu'il colonise sont extrêmement propres et ne comportent pas de débris organiques grossiers.

B. Locomotion.

H. arenarius est large, massif, peu adapté à une nage rapide, car il n'est pas comprimé latéralement, comme la plupart des Amphipodes. Le grand développement des plaques coxales antérieures, et des segments péripodiques postérieurs, avec des soies plumeuses nombreuses et bien développées, la forme dilaté des pédoncules des antennes I et II, et la forme générale en arche, sont autant de dispositions anatomiques qui font d'*H. arenarius* une espèce typiquement fouisseuse et très mal adaptée à la nage.

DENNELL (1933) a décrit la nage et le creusement de l'espèce; SCHLICK (1943), qui n'avait pas eu connaissance de ce travail, a rendu compte d'observations identiques sur la même espèce. En pleine eau, *H. arenarius* nage sur le dos (en position inverse) grâce aux battements des trois paires de pélopoies; sa forme, peu hydrodynamique explique une nage lente mais non saccadée, par l'existence d'un rythme métrachronique de battements. Pour creuser, l'animal s'enfonce dans le sédiment la partie dorsale orientée vers le haut; la cavité formée sous l'animal, par les plaques coxales et les segments péripodiques aplatis et largement ciliés,

contribuent à l'existence d'un fort courant d'eau qui expulse le sable. L'enfouissement et le cheminement dans le sédiment dépendent du courant d'eau créé par les pléopodes, et l'animal ne peut creuser que dans du sable saturé d'eau.

C. Période d'activité.

H. arenarius ne peut pas se mouvoir, pas plus qu'il ne peut s'alimenter, dans un sédiment ayant perdu son eau de gravité. S'il colonise un sédiment intertidal qui perd son eau de gravité à l'émergence, il est donc exclu qu'il puisse être en activité à ce moment-là. En revanche, s'il colonise un sédiment qui, à l'émergence, conserve son eau de saturation (zone de résurgence et zone de saturation), l'espèce aura la possibilité d'être continuellement active. Comme pour toutes les espèces intertidales, il est intéressant d'étudier la période d'activité d'*H. arenarius* (marée basse, marée haute) et de mettre en évidence une éventuelle phase pélagique.

SCOTT (1922) ayant constaté la présence d'*H. arenarius* dans le contenu stomacal de *Pleuronectes platessa*, DENNELL (1933) en avait déduit l'existence chez l'Amphipode d'une phase pélagique. Ces poissons se nourrissent d'animaux pélagiques et semi-pélagiques, mais ils se couvrent de saute quand ils se posent sur le fond, ce qui, inévitablement, met en pleine eau la faune endogée du sédiment. La présence d'*H. arenarius* dans l'estomac de *pleuronectes* ne nous semble pas une preuve suffisante de l'existence chez l'Amphipode d'une phase pélagique. DAHL (1942) suggère l'existence d'une phase pélagique pendant l'immersion et l'obscurité, ce qui est fortement contesté par SCHLICK (1943) ainsi que par COLMAN et SEGROVE (1955 b). Ces derniers, indiquent qu'*H. arenarius* nage en pleine eau pendant un temps égal au 1/150 du temps de l'immersion. Nous pensons que ces auteurs ont été trompés par l'effet du remaniement des premiers centimètres du sédiment à l'arrivée du flot, — voir première partie : conditions topographiques — qui met en suspension, donc en phase pélagique, quelques *H. arenarius*. Nous trouvons confirmation de cette hypothèse par la brièveté de cette phase pélagique (1/150 du temps d'immersion) qui concorde avec le flot, et par le très faible pourcentage d'individus qui y participent (11 individus en phase pélagique sur 2 150 individus supposés en phase benthique endogée).

Au laboratoire, en aquarium, les *H. arenarius* ne montrent aucune phase pélagique; ils restent exclusivement en phase endogée, quel que soit le moment (diurne ou nocturne) de la marée, recrée en aquarium.

Sur le terrain, les nombreuses pêches planctoniques à marée haute, avec ou sans source lumineuse, n'ont jamais permis la capture d'*H. arenarius*.

Cette absence de phase pélagique concorde d'ailleurs très bien avec ce que nous avons déjà vu de l'éthologie de l'espèce. En pleine eau, sa nage est extrêmement lente, et l'animal serait rapidement emporté par un courant, même très faible; l'animal est adapté au creusement, mais pas à la nage. D'autre part il présente une importante modification anatomique, témoin de sa vie endogée : ses yeux sont très peu développés et incolores.

H. arenarius montre des réactions de phototaxie positive. Quelques individus sont introduits dans un bac contenant de l'eau de mer — un coin du bac reçoit un faisceau lumineux par une ouverture pratiquée dans le couvercle — après 10 minutes d'éclairage, un système de cloisons est abaissé sur le fond du bac. Les individus peuvent alors être dénombrés dans les différents secteurs, qui sont plus ou moins éloignés du faisceau lumineux — on en déduit ainsi les réactions phototaxiques de l'espèce. Sur les *Haustorius* récoltés à Wissant le 22 avril 1961, vingt-six expérimentations ont été effectuées. Celles-ci ont été régulièrement échelonnées dans le temps sur un cycle quotidien, observations au moment des marées hautes et basses, en période nocturne et diurne. Des comptages témoins ont également été réalisés en notant la distribution quantitative des *Haustorius* dans les différents secteurs du bac, sans utiliser de source lumineuse (ces observations sont réalisées avant les observations de phototaxie). *H. arenarius* montre constamment des réactions phototaxiques positives lorsqu'il est en pleine eau, pendant le moment de la haute mer comme de la basse mer, en période diurne comme en période nocturne. Le tableau N rend compte de l'ensemble des comptages sous incidence lumineuse, et des comptages témoins en obscurité totale. Avec les *Haustorius* d'Arcachon, les résultats sont légèrement différents, puisque les

individus présentent des réactions positives au moment de la haute mer, alors qu'ils semblent présenter une réponse négative au moment de la basse mer. Les expérimentations ont été réalisées comme suit : — individus récoltés à 16 h le 14 mai 1962 — 3 expérimentations à 23 h 50, haute mer sur le terrain — 3 expérimentations à 5 h 20, basse mer sur le terrain — 3 expérimentations à 12 heures, haute mer sur le terrain. Le tableau N donne le total par série d'expérimentations. Les *Haustorius* présentent au moment de la haute mer des réactions de phototaxie positive très nettes, qui disparaissent au moment de la basse mer au profit de réactions négatives. Les résultats de Wissant et d'Arcachon ne peuvent être

11	52	644
6	7	72
14	23	17

a)

38	59	66
29	28	41
47	38	35

b)

Haustorius arenarius, Wissant (22.1.61)

Réactions de phototaxie positive

a) Total des 18 expérimentations avec faisceau de lumière incidente en haut et à droite (sur 816 individus).

b) Total cumulé des 8 expérimentations témoins sans lumière (sur 381 individus).

67	1	5
4	1	1
1	1	0

c)

6	11	9
4	9	8
9	4	16

d)

26	9	5
11	8	4
6	7	5

e)

Haustorius arenarius, Arcachon (11.5.62)

Réactions de phototaxie. Chaque cadre rend compte du total de 3 comptages, chacun sur 27 individus. Faisceau de lumière incidente en haut et à gauche.

c) Au moment de la haute mer, le 11.5.62 à 23 h 50

d) Au moment de la basse mer, le 12.5.62 à 5 h 20

e) Au moment de la haute mer, le 12.5.62 à 12 h

TABLEAU N

comparés, et la réaction phototaxique positive constante à Wissant tient, vraisemblablement à l'emploi d'une intensité lumineuse trop forte (indice de lumination : 8,5); dans le cadre des expérimentations à Arcachon, où l'intensité lumineuse était plus faible (indice de lumination : 3,5), nous pensons pouvoir avancer que ces réactions opposées, au moment de la marée haute et de la marée basse, traduisent en fait l'activité de l'espèce au cours de la marée haute, rythme d'activité qui, pour les individus en pleine eau, dans le cadre de nos expériences, se traduit par des réactions phototaxiques positives. Quoiqu'il en soit, ces réactions positives à haute mer, démontrent clairement l'absence de phase pélagique nocturne chez *H. arenarius* car, si celles-ci existaient, nous aurions, sans aucun doute, récolté des individus au cours de pêches planctoniques à la lumière.

D. Répartition en profondeur dans le sédiment.

H. arenarius est une des espèces qui vit le plus profondément. Les individus adultes sont souvent à une trentaine de centimètres (parfois plus) au moment de la basse mer, alors que les jeunes individus descendent rarement au-delà de 20 cm (distribution déjà constatée par WATKIN, 1942). Le sédiment colorisé par *H. arenarius* perd superficiellement son eau de gravité au cours de la marée

basse, et la distribution en profondeur des individus correspond à un enfouissement consécutif à l'abaissement du plan d'eau interstitielle. Cet enfouissement est indispensable pour les grands individus, qui trouvent des conditions défavorables dans un sédiment superficiel ne possédant plus son eau de gravité, alors que les jeunes individus se contentent, en raison de leur taille, des eaux adhésives et angulaires des sédiments superficiels.

III. RÉPARTITION VERTICALE ET ÉCOLOGIE

A. Estrans du Bassin d'Arcachon.

H. arenarius est largement répandu dans les sédiments intertidaux des plages semi-abritées (Le Canon, La Vigne, Le Camp, Arcachon-Pérelre, Bancot) et océaniques (Moulleau, Pylat, Corniche, Mamelle, Arguin, Pineau, et sur la côte des Landes). La figure 28 donne la répartition quantitative annuelle de l'espèce sur 4 estrans.

a) RÉPARTITION VERTICALE A LA VIGNE.

Bien que peu d'individus aient été récoltés en un an sur cet estran (135 individus), l'espèce a été régulièrement récoltée tous les mois et sa répartition verticale apparaît très étroite (fig. 28).

Limites d'extension : stations 7 à 10 :

- niveaux cotidaux : 1,88 m à 1,09 m;
- niveaux marégraphiques : B.M.M.E. (coefficient théorique 20) à B.M.M.E.m. (coefficient 45).

Zone d'abondance (75 % des individus) et zone optimale (50 %) : ces 2 zones sont confondues étant donné la répartition verticale extrêmement étroite de l'espèce :

- stations 8 et 9;
- niveaux cotidaux : 1,52 m à 1,27 m.

Quels sont les facteurs écologiques prédominants et responsables de la répartition verticale d'*H. arenarius* ?

La distribution d'*H. arenarius* correspond exactement à la zone de résurgence que nous avons définie dans la première partie. Il convient ici de rappeler la distinction entre horizon de résurgence et zone de résurgence : l'horizon de résurgence a été repéré aux stations 10 ou 11 au cours des prospections de février 1959 à janvier 1960. Au cours du reflux, dès que le plan d'eau baignant la plage est inférieur au plan d'eau interstitielle à l'intérieur de l'estran, il s'établit, au niveau de la station 7 à peine émergée, une résurgence d'eau qui correspond à une vidange de la haute plage. La marée descend plus vite que ne s'abaisse le plan d'eau interstitielle, le décalage entre les 2 plans d'eau va en augmentant au fur et à mesure que se prolonge l'émerison. L'horizon de résurgence se stabilise pour les marées de vives-eaux à la station 10 ou 11. Mais le « rythme » des marées de vives-eaux n'est qu'un rythme suivi par « l'observateur » et, pour la plupart des marées, qui sont des marées moyennes, l'horizon de résurgence est situé en amont de ces stations. C'est ainsi qu'il faut remarquer que, par coefficient 30, la station 8 reste continuellement submergée; par coefficient 45, la marée basse ne descend pas au-delà de la station 10. En mortes-eaux, la station 9 n'est émergée que pendant 2 heures. La durée d'émerison au niveau cotidal de la station 8 n'est jamais supérieure à 4 heures, quel que soit le coefficient. L'horizon de résurgence descend vers les bas niveaux au fur et à mesure que se prolonge l'émerison, en passant par tous les niveaux qui constituent la zone de résurgence. Les conditions hydrodynamiques interstitielles de cette partie de l'estran sont donc telles qu'à marée descendante le sédiment est littéralement drainé par l'eau.

NIVEAUX COTÉAUX

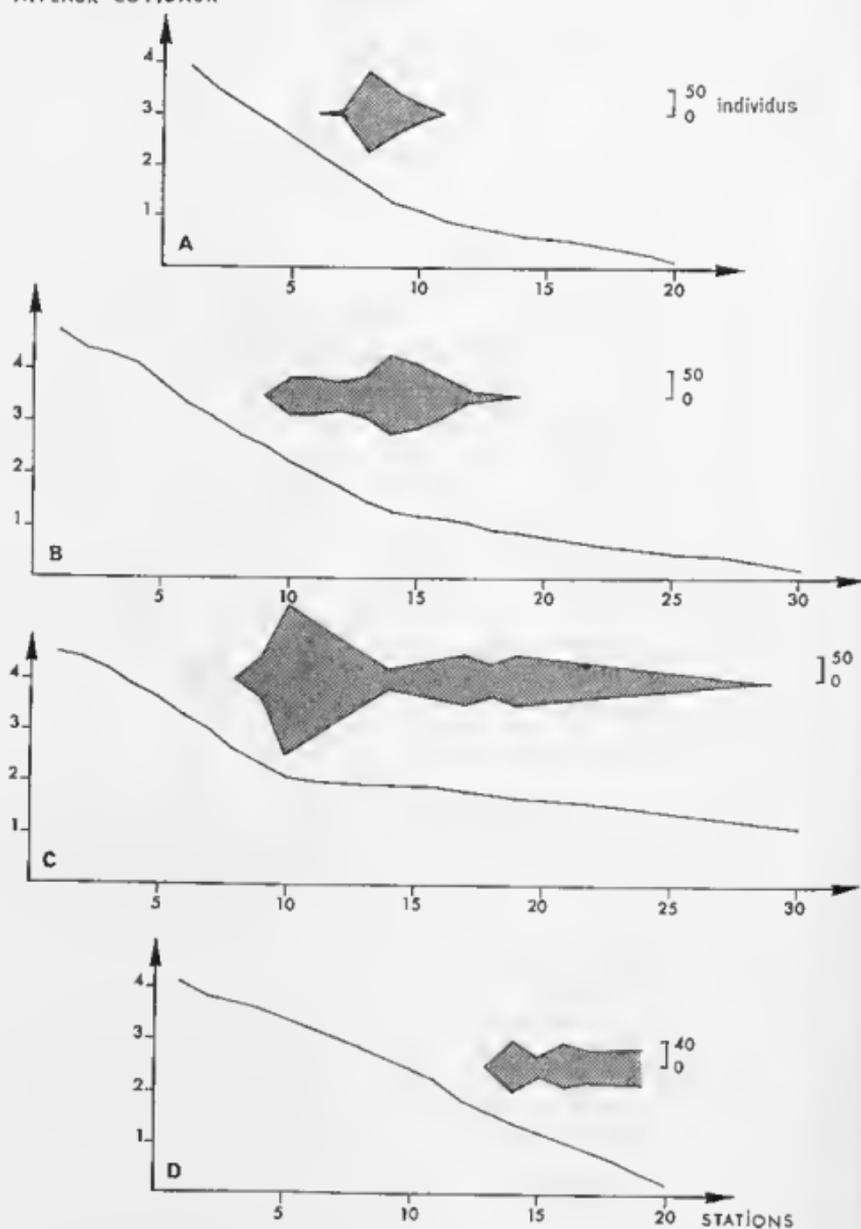


FIG. 28. — *Haustorius arenarius*. Bassin d'Arcachon. Répartition verticale quantitative sur deux estrans semi-abrités (La Vigue - A - et Le Caup - B -), et sur deux estrans océaniques (Arguin - C - et Le Pylat - D -). Diagrammes quantitatifs établis en cumulant la répartition verticale quantitative des douze prospections mensuelles (sauf pour l'estran du Pylat).

Au cours de la marée montante, cette zone est encore drainée par l'eau, mais, cette fois, par infiltration (voir première partie). Les conditions hydrodynamiques interstitielles de cette zone de résurgence sont évidemment extrêmement favorables à *Haustorius arenarius*, dont l'alimentation, du type filtreur, nécessite un courant d'eau créé par les pléopodes.

La limite supérieure d'*H. arenarius* correspond à un sédiment (station 7) dont la durée d'émersion moyenne détermine une perte en eau de gravité à chaque marée pendant un temps trop long. Compte tenu de la résurgence à la station 8 pendant l'émersion, résurgence qui prolonge l'activité possible des *H. arenarius* à cette station, la durée pendant laquelle les *H. arenarius* peuvent se déplacer et s'alimenter dans le sédiment n'est jamais inférieure à 8 h 30 quel que soit le coefficient de marée (entre 2 hautes mers successives). En amont de la station 8, les conditions ambiantes de la zone de rétention sont létales pour l'espèce à marée basse.

La limite inférieure doit nécessairement s'expliquer par l'existence en aval de conditions de milieu défavorables à l'espèce. *H. arenarius* étant limité à la zone de résurgence, les conditions de la zone de saturation lui sont létales, mais tous les facteurs attachés à cette zone ont-ils même importance écologique pour *H. arenarius*, ou un facteur est-il prépondérant ?

Entre les 2 zones, nous retenons comme facteurs distinctifs :

- présence d'une fraction fine : ce qui peut être favorable du point de vue trophique (fraction très fine et matières organiques), mais défavorable du point de vue dynamique pour le déplacement de l'espèce au sein du sédiment;
- porosité et pénétrabilité plus faibles, facteurs qui ne peuvent être que défavorables à l'espèce;
- diminution du coefficient de perméabilité ralentissant la circulation de l'eau interstitielle.

Les prospections et la répartition verticale sur d'autres estrans arcachonnais nous permettront de déterminer les facteurs du milieu important pour *H. arenarius*.

Variation de la répartition verticale avec les conditions marégraphiques. A l'occasion de recherches sur les isopodes du genre *Eurydice* concernant leur variation de répartition verticale avec les conditions marégraphiques (mortes-eaux et vives-eaux) nous avons étendu nos observations à la zone de résurgence. La répartition verticale d'*H. arenarius* reste inchangée au cours du cycle mortes-eaux - vives-eaux. Ce phénomène est une preuve supplémentaire de l'existence exclusivement endogée de l'espèce.

Variation de la répartition verticale avec la saison. Aucune modification de la répartition verticale de l'espèce n'a été observée en cours d'année. Les sédiments supérieurs colonisés par *H. arenarius* sont émergés pendant un temps trop court, ils perdent leur eau de saturation pendant un temps plus court encore, et l'atmosphère interstitielle est saturée de vapeur d'eau, de telle sorte qu'à ces niveaux, les perturbations thermiques ne sont que de quelques degrés au cours de l'insolation.

b) RÉPARTITION VERTICALE AU CAMP.

La figure 28 donne la répartition verticale quantitative annuelle d'*H. arenarius* au Camp, cette répartition est tout aussi constante dans le temps qu'à La Vigne (récoltes régulières tous les mois).

Limites d'extension : stations 10 à 17 (quelques individus isolés exceptionnellement récoltés plus bas).

- niveaux cotidaux : 2,22 m à 1,00 m;
- niveaux marégraphiques : approximativement compris entre le niveau moyen et le niveau de B.M.E.m.

Comme à La Vigne, la répartition verticale d'*H. arenarius* débute à la limite inférieure de la zone de rétention; rappelons qu'au Camp l'horizon de résurgence

s'alaise peu au cours de la marée, *H. arenarius* n'est présent qu'à partir de la station 10, alors que, par vives-eaux et au moment de l'étalement de basse mer, l'horizon de résurgence est à la station 11. Au Camp, on remarque que la majorité des individus est en aval de l'horizon de résurgence et que ceux-ci ne disparaissent qu'à partir de la station 19. Cette répartition verticale peut être mise en parallèle avec la proportion d'éléments très fins qui abondent (voir conditions édaphiques physiques, figure 25, précisément à partir de la station 19, limite inférieure d'*H. arenarius*, comme ils abondaient à partir de la station 11 à La Vigne, limitant également sur cet estran la répartition de l'amphipode. La proportion d'éléments très fins est donc un facteur défavorable limitant la distribution verticale inférieure d'*H. arenarius* sur les estrans semi-abrités. D'autre part, la résurgence d'eau douce aux stations 15 et 16 (février 1959-janvier 1960) n'affecte pas la distribution verticale de l'Amphipode.

c) RÉPARTITION VERTICALE A ARGUIN ET AU PYLAT.

Nous n'avons guère insisté, dans la première partie, sur l'estran d'Arguin. Celui-ci subit, en cours d'année, des modifications topographiques importantes, provoquant des modifications synchrones du niveau cotidal de l'horizon de résurgence. De mars à octobre, le niveau de l'horizon de résurgence était compris entre les stations 10 et 13 (ce n'est qu'exceptionnellement qu'il fut aux stations 17, 15, 18 et 19; respectivement, en février, novembre, décembre et janvier). La répartition verticale d'*H. arenarius* est cependant régulière chaque mois et fait apparaître les conclusions suivantes :

Limite supérieure — 3 ou 4 stations en amont de l'horizon de résurgence;

Limite inférieure — niveau de basse mer de la lagune, dont le plan d'eau se stabilise deux heures avant l'étalement de basse mer à la cote 1 m. Les niveaux cotidaux sur cet estran n'ont donc aucune valeur, puisque, à la cote 1 m, il y a submersion continue.

La figure 28 donne la répartition verticale moyenne d'*H. arenarius* à Arguin, entre mars et octobre, mois pendant lesquels le profil topographique a été relativement stable et l'horizon de résurgence compris entre les stations 10 et 13. L'Amphipode colonise tous les sédiments du niveau de résurgence aux stations les plus inférieures. Rappelons que le stock sédimentaire de base est identique à tous les niveaux à Arguin. Rappelons que les conditions ambiantes de ce bas de plage océanique sont profondément différentes des conditions de bas de plages semi-abritées; l'étude du milieu montre l'identité des niveaux inférieurs d'Arguin avec une zone de résurgence d'estran semi-abrité (en particulier, absence de rétention porale d'éléments très fins). Le facteur qui limite *H. arenarius* vers les bas niveaux à La Vigne et au Camp, c'est-à-dire les éléments fins, n'étant plus présent ici, l'espèce colonise toute la zone inférieure. Cependant, la distribution quantitative annuelle fait apparaître un maximum de densité au niveau de la rupture de pente, où les conditions hydrodynamiques interstitielles sont, en raison du gradient hydraulique créé par la haute plage, plus favorables à *Huustorius arenarius*.

L'exemple d'Arguin ne peut suffire à notre démonstration, car les niveaux cotidaux les plus inférieurs ne sont pas représentés sur cet estran. Aussi avons-nous prospecté la plage du Pylat (dont les conditions granulométriques ont été envisagées dans la première partie). La figure 28 donne la répartition verticale d'*H. arenarius*, qui colonise toute la zone inférieure, depuis le niveau de l'horizon de résurgence jusqu'au niveau de basse mer. Cette zone est caractérisée par une fraction granulométrique fine, à peine plus abondante qu'en haut de plage, et la courbe numérique en nombre de grains fait ressortir l'analogie du sédiment avec les sédiments de haut de plage semi-abritée. Donc, sur la plage océanique du Pylat, les *H. arenarius* peuvent coloniser toute la zone située en aval de l'horizon de résurgence, en raison de l'absence de fraction fine et des facteurs rattachés à la zone de saturation des estrans semi-abrités.

Pour les estrans arcaçonnais, de mode battu ou semi-abrité, la granulométrie (entendons le stock de base qui constitue la charpente du sédiment) n'est pas un facteur limitant. En mode battu, les sédiments sont un peu moins fins,

mais sont également habitées par l'*Haustorius*. Les caractéristiques granulométriques des sédiments dans lesquels furent récoltés des *H. arenarius* s'inscrivent dans les limites suivantes : Q_1 compris entre 180 et 250 μ — d_m compris entre 229 et 302 μ — Q_3 compris entre 288 et 380 μ — coefficient de dispersion variant de 1,45 à 1,76.

B. Estrans du Pas-de-Calais.

Compte tenu des résultats écologiques déjà obtenus sur *H. arenarius* en prospectant les plages arcachonnaises, nous limiterons notre étude sur les plages du Boulonnais dans le seul but de préciser quelques points.

Conditions granulométriques. Nous avons conclu de l'étude granulométrique que, sur les estrans océaniques du Boulonnais, en raison des actions hydrodynamiques, le tri dimensionnel du sédiment par niveaux était très net, les sédiments des bas niveaux étant plus fins que ceux des hauts niveaux. En revanche, sur les estrans océaniques, la rétention porale est toujours très faible quel que soit le niveau. *H. arenarius*, qui pourrait coloniser tous les sédiments saturés d'eau, n'est pas limité par une fraction fine comme sur les estrans semi-abrités, mais, généralement, par une trop grande finesse du sédiment qui rend son déplacement endogé plus difficile.

D'autre part, sur les estrans larges, l'Amphipode voit sa distribution verticale limitée par d'autres conditions de milieu, dont les deux principales sont les suivantes :

- l'existence, aux bas niveaux, de débris coquilliers grossiers formant souvent des strates à l'intérieur du sédiment, et conjointement, une plus grande finesse du sable;
- l'existence aux bas niveaux d'une pente trop faible avec absence de gradient hydraulique, habituellement important sur les plages étroites (La Vigne, Le Pylat), mais pratiquement inexistant ici, en raison de la largeur de l'estran et de sa faible pente. Nous avons noté ce phénomène dans la répartition quantitative d'*H. arenarius* à Arguin, où l'espèce était surtout abondante au niveau de la rupture de pente. Sur ces estrans larges du Boulonnais (voir conditions topographiques), qui ont un profil ondulant, il n'y a pas qu'un seul horizon de résurgence, bénéficiant d'un important gradient hydraulique de haute plage. Les bancs intertidaux se comportent, du point de vue hydrodynamique interstitiel, comme des zones de rétention qui perdent leur eau de gravité pendant une durée fonction de leur niveau marégraphique. Ces bancs sont généralement isolés par des lagunes intertidales, et déterminent à leur bord des horizons de résurgence où les *H. arenarius* sont en fortes densités.

Les *Haustorius* sont peu abondants à la station de la Pointe-au-Oies (station à Bathyporein, mode granulométrique 160-200 μ , 95 % du sédiment compris entre 125 et 315 μ), très vraisemblablement en raison de la présence des bancs de tourbe qui émergent du sédiment sur toute la plage et sont un obstacle à la circulation de l'eau interstitielle. En revanche, *H. arenarius* est très abondant à Wissant, au niveau moyen, dans un sédiment presque identique (90 % du sable compris entre 125 et 315 μ), à la rétention porale d'éléments fins un peu moins importante, mais surtout très bien drainé par l'eau interstitielle.

Conditions hydrologiques : A Wissant (voir l'étude des conditions édaphiques chimiques), une arrivée d'eaux résiduelles usées, en haut de plage, est suffisamment importante pour constituer un courant d'eau douce descendant l'estran jusqu'au niveau de basse mer, pendant l'émergence. Des *H. arenarius* ont été récoltés en grande concentration dans des eaux ne contenant parfois que 7,2 g de sels par litre, mais cette dessalure exceptionnelle ne dure que le temps de l'émergence et ces conditions doivent être considérées comme accidentelles.

C. Densité de peuplement et importance numérique des *H. arenarius* dans la faune des sédiments meubles intertidaux.

À La Vigne, la densité maximale observée fut de 216 individus au mètre carré (en juin 1959, station 8). À Arguin, les concentrations sont plus importantes, dans la zone de résurgence on comptait (en juin également) jusqu'à 960 individus au mètre carré.

Le tableau O rend compte de l'importance quantitative d'*H. arenarius* dans la faune intertidale de chaque estran prospecté. Dans les estrans semi-abrités, sa répartition verticale étroite en fait une espèce caractéristique d'un niveau, mais numériquement peu abondante par rapport à la faune totale de l'estran. En revanche, sur les plages océaniques, comme celle d'Arguin, la répartition verticale étendue en fait une espèce de premier plan du point de vue numérique.

	La Vigne	Le Camp	Arguin
Nombre d' <i>H. arenarius</i> récoltés en 12 mois	138	340	1 115
Pourcentage d' <i>H. arenarius</i> par rapport à la faune carcéologique	1,2	7,7	22,4
Pourcentage d' <i>H. arenarius</i> par rapport à la faune totale.	0,6	3,8	13

TABLEAU O. — *Haustorium arenarius*, importance numérique de l'espèce dans la faune intertidale de chaque estran.

À Wissant, les concentrations sont relativement importantes et trahissent, comme à Arguin, la préférence d'*H. arenarius* pour les estrans océaniques largement exposés à la houle. En avril et mai 1961, la densité maximale d'*H. arenarius* est voisine de 500 individus au m², le 8-7-61 on notait 980 individus au m² et le 21-10-61 : 1 215 individus au m².

Les concentrations au mètre carré que nous avons constatées sont largement plus importantes que celles signalées dans la littérature, qui sont comprises entre 164 (REES, 1939, North Dunegal), 210 (WATKIN, 1942, Kumps Bay, et PERKINS, 1956, Estuaire de la Dee), 220 (COLMAN et SIMMONS, 1955 a, Sloupe Beck), 470 (MORVAGNAN, 1961, Estuaire de l'Elbe) et 570 (GIORDANI SOTKA, 1955, Atrachon-Pylat).

D. Conclusions.

L'étude de la répartition verticale d'*H. arenarius* et l'étude de son écologie, tant sur les estrans semi-abrités que sur les estrans océaniques du Bassin d'Arachon et du Boulonnais, permettent d'avancer les conclusions suivantes :

- la position sur l'estran de la zone de résurgence est déterminante pour la répartition verticale de l'espèce. La limite d'extension supérieure d'*H. arenarius* correspond aux sédiments dont la perte d'eau gravifique n'exécède pas une durée de quatre heures. Le plus souvent les stations d'abondance de l'espèce correspondent à des sédiments où, au moment de l'Étale de basse mer de vives-eaux, tout creusement fait apparaître le plan d'eau interstitielle à moins d'une trentaine de centimètres. La position de l'horizon de résurgence sur l'estran est la résultante des conditions ambiantes de l'estran tout entier, mais, en particulier, des conditions topographiques et marigraphiques. *H. arenarius* présente une distribution quantitative optimale au niveau de la rupture de pente, si celle-ci se situe dans la zone de résurgence.

— la rétention porale d'éléments très fins dans le sédiment limite la colonisation de l'espèce vers les bas niveaux des estrans semi-abrités du Bassin d'Accouchon (La Vigne, Le Camp). Le stock sédimentaire formant le réseau structural des dépôts meubles étant identique, des hauts aux bas niveaux, et la rétention porale étant une caractéristique exclusive des estrans semi-abrités, il s'ensuit que sur les plages océaniques, *H. arenarius* colonise les sédiments jusqu'aux niveaux les plus inférieurs. Dans la région bouillonnaise, les sédiments sont triés par niveaux, par les fortes actions hydrodynamiques, et les conditions granulométriques favorables à certains niveaux à *H. arenarius* ne le sont plus aux niveaux les plus inférieurs, où d'autres conditions lui sont également défavorables.

La position sur l'estran de l'horizon de résurgence ne dépend qu'en partie des conditions marégraphiques, aussi, la répartition verticale d'*H. arenarius* ne peut-elle être exprimée en niveaux marégraphiques ou cotidaux. La rétention porale d'éléments très fins aux bas niveaux et l'absence corrélatrice d'*H. arenarius* dépendent du mode de la station étudiée, et, en cela, la répartition verticale d'*H. arenarius* ne peut être exprimée en niveaux cotidaux. La référence aux zones hydrodynamiques intersiltielles, qui peuvent être distinguées dans l'ouï estran, paraît la seule acceptable pour rendre compte de la répartition verticale d'*H. arenarius* et permettre des comparaisons d'un estran à l'autre. A Arcachon, *H. arenarius* colonise la zone de résurgence des estrans semi-abrités; il est éliminé des niveaux inférieurs qui correspondent à la zone de saturation. Sur les estrans océaniques, il colonise tous les sédiments inférieurs à l'horizon de résurgence, particulièrement ceux qui se situent au niveau de la rupture de pente. La répartition verticale de l'Amphipode fouisseur est dominée par l'exigence physiologique et écologique de conditions hydrodynamiques intersiltielles, réalisant un renouvellement optimal de l'eau dans un sédiment ne perdant que superficiellement son eau de gravité.

Les écologistes des sédiments meubles intertidaux ayant tous basé leurs étagements des populations sur les niveaux cotidaux ou marégraphiques, la répartition verticale d'*H. arenarius* présente des résultats qui ne peuvent pas être plus diversifiés puisque sa répartition dépend, en fin de compte, de la position de la zone de résurgence et des conditions de milieu de la zone de saturation. Ainsi, les *H. arenarius* ont été signalés :

— au niveau de haute mer de mortes-eaux (« just above E.H.W.N. ») :

WATKIN, 1942 : maximum de peuplement, Millport, Ecosse.

— entre le niveau de H.M.M.E. et le niveau moyen :

ELMHURST, 1931 : Millport, Ecosse.

STOPFORD, 1951 : Estuaire de la Dee, Ecosse.

GOLMAN et SEGHINE, 1955 a : Stoupe Beck, Yorkshire, Angleterre.

— au niveau moyen :

NEWELL, 1954 : Whitstable, Kent, Angleterre.

— au niveau de basse mer :

DENNEL, 1933 : Baie de Robin Hood, Yorkshire, Angleterre.

CRAWFORD, 1937 b : Plymouth, Angleterre.

HOLME, 1949 : Estuaire de l'Exe, Angleterre.

SPOONER, 1950 : Plymouth, Angleterre.

— à tous les niveaux (distribution variable) :

REES, 1939 : North Donegal, Irlande.

PEARSE, HUMM et WHARTON, 1942 : North Carolina, Etats-Unis.

JONES, 1948 : Isle of Man, Angleterre.

PERKINS, 1956 : Estuaire de la Dee, Ecosse.

Signalons que DAHL (1946) a recollé l'espèce par 11 m de fond, dans le S.-E. Kattgat, et que MCVAGHAR (1964), dans son étude écologique de l'estuaire de l'Elbe, signale l'espèce entre 3 et 20 m de profondeur, avec 80 % des individus

entre 10 et 14 m. Ce dernier auteur reconnaît comme facteurs prépondérants : le substrat et la salinité. Les récoltes de MOYAGIAR, dans l'estuaire de l'Èrbe, qui correspondent à des populations stables, posent un intéressant problème auquel la nécessité de réviser la systématique du genre n'est peut-être pas étrangère.

Parmi les facteurs écologiques prépondérants pour la distribution d'*H. arenarius*, en dehors du sable fin et pur signalé par de nombreux auteurs, les facteurs suivants avaient été reconnus :

- sable lâche de la partie supérieure de l'estran : ELMHORST (1941), dont les prospections devaient correspondre à la partie inférieure de la zone de rétention;
- degré d'imbibition du sédiment par l'eau interstitielle : DENNELL (1933) note l'abondance d'*H. arenarius* dans le sable humide surtout (comme précédemment, il s'agissait de la zone immédiatement en amont du niveau de résurgence);
- circulation de l'eau interstitielle dans le sédiment : PERKINS (1956);
- euryhalinité de l'espèce : la dessalure à Wissant est occasionnelle, mais celle du Camp (Arcachon) est permanente et ne semble pas modifier la répartition de l'Amphipode. COLMAN et SEGRUVE (1955 a) observent une diminution quantitative d'*H. arenarius* quand la salinité diminue; STOCK et DEVOS (1960) et VADER (1965) récoltent l'Amphipode dans les zones euhalines (plus de 16,5 ‰ de chlorinité) et polyhalines (16,5 à 10 ‰).

IV. CYCLE REPRODUCTEUR

Dans le Bassin d'Arcachon, le cycle reproducteur ne pouvait être étudié qu'à partir des récoltes mensuelles effectuées à Arguin, de février 1959 à janvier 1960, où un nombre suffisant d'individus avait été récolté; à La Vigne et au Camp, les récoltes numériquement trop faibles ne permettaient pas une telle étude.

Dans le Boulonnais, les récoltes de Wissant allaient nous fournir un matériel considérable pour l'étude du cycle de l'espèce, dans une localité plus septentrionale.

A. Généralités.

a) CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES.

Ce n'est qu'en 1941 que le mâle d'*Haustorius arenarius* fut découvert. Antérieurement, les auteurs avaient émis l'hypothèse d'une reproduction parthogénétique de l'espèce, ou de l'existence d'un mâle encore inconnu. Le mâle ne présente aucun caractère sexuel secondaire, même la longueur des antennes II et la forme des gnathopodes sont identiques chez le mâle et la femelle. La présence des oostégites avait été remarquée et les auteurs avaient même constaté l'existence de « femelles perdant leurs oostégites ». Vers 1940, divers travaux avaient été publiés, laissant supposer que les oostégites étaient des caractères sexuels secondaires permanents chez les Amphipodes, mais temporaires (liés à l'incubation) chez les Isopodes. WATKIN (1941 c) vérifia histologiquement son hypothèse : les « femelles perdant leurs oostégites », et en tous points identiques aux autres femelles morphologiquement, étaient, en réalité, des mâles.

Les oostégites sont très rudimentaires chez les femelles les plus jeunes; ils atteignent rapidement la taille des lobes branchiaux, et sont très allongés et ciliés pendant l'incubation. La ciliature des oostégites est un caractère sexuel secondaire temporaire lié à l'incubation. WATKIN (1941 c) indique que les femelles acquièrent leurs oostégites à partir d'une taille de 5 mm. L'étude comparative des populations arcachonnaises et boulonnaises fait ressortir une importante différence quant à la taille à laquelle apparaissent les caractères sexuels secon-

dures femelles. En effet, à Arcachon, les oostégites apparaissent chez les femelles à partir de 5,0 mm, alors qu'ils apparaissent à Wissant à partir de 4,0 mm. Les mensurations d'*Haustorius arenarius* sont réalisées au millimètre près (bord céphalique antérieur au bord postérieur du telson), et exprimées au millimètre par défaut, précision suffisante, compte tenu de la taille adulte de l'espèce, pour distinguer les différentes générations et considérer leur évolution. Les plus petites femelles à oostégites ont 4,0 mm à Wissant et 5,0 mm à Arcachon. Cette différence ne correspond pas à des tailles minimales exceptionnelles puisque, d'une part, dans les deux localités l'espèce a été étudiée toute l'année, et que, d'autre part, les comptages regroupés de l'année établissent les données suivantes :

Wissant : 26 % de femelles comprises entre 4 et 5 mm;

Arcachon : aucune femelle n'est comprise entre 4 et 5 mm et seulement 15 % sont comprises entre 5 et 6 mm.

La mue de prépuberté, au cours de laquelle les ♀ acquièrent leurs oostégites, n'a pas lieu à la même taille pour tous les individus. Parmi les individus compris entre 4 et 5 mm, à Wissant, bon nombre d'entre eux peuvent être classés dans la catégorie ♀ grâce à la présence d'oostégites, mais tous les autres possédant des caractères juvéniles sont, soit des jeunes avant la mue de prépuberté, soit des ♂ après la mue de prépuberté (qui ne se distinguent pas, morphologiquement, des juvéniles). Si nous considérons qu'à partir de 4,0 mm tous les individus sont différenciés et adultes, ceux qui ne possèdent pas d'oostégites seront considérés comme ♂; mais nous confondons alors avec eux un certain stock de jeunes. Il n'est pas possible d'échapper à cette difficulté, par examen morphologique, au niveau des classes dimensionnelles de la mue de prépuberté d'un Amphipode dont le mâle ne présente aucun caractère sexuel secondaire. C'est donc arbitrairement que nous classons tous les individus ne présentant pas d'oostégites, et d'une taille supérieure à 4,0 mm, à Wissant (5,0 mm à Arcachon), dans la catégorie ♂. Cette remarque est importante, car le rapport numérique des sexes s'en trouvera affecté. Néanmoins, nous pouvons connaître le rapport avec précision si la population d'*H. arenarius* ne présente, à une époque de l'année, que des individus adultes, sans individus inférieurs à 5 mm, puisque cette imprécision disparaîtra.

b) TAILLES MAXIMALES OBSERVÉES.

L'étude comparative Wissant-Arcachon fait apparaître une seconde différence relative aux tailles maximales atteintes par les individus des deux localités : les individus d'Arcachon deviennent bien plus grands que ceux de Wissant. Cette différence n'est pas le fait de prospections correspondant à des étapes différentes de croissance de l'espèce aux deux localités, puisque les tailles maximales ci-dessous sont celles observées au cours d'un cycle annuel complet aux deux localités.

— taille maximale à Arcachon : mâle = 13 mm (un près par défaut) — mars et janvier.

femelle = 13 mm — mai et janvier.

— taille maximale à Wissant : mâle = 9 mm — décembre.

femelle = 9 mm — avril et mai.

Ces tailles maximales différentes, atteintes par les individus des deux localités, ne correspondent pas à des longévités exceptionnelles, mais bien à des différences dimensionnelles atteignant la majorité de la population. Sur 2 462 individus mesurés à Wissant pour établir le cycle annuel, il n'y a que 1,5 % d'individus supérieurs à 8,0 mm alors qu'à Arcachon, pour 1 002 individus, 17,3 % sont supérieurs à 8,0 mm.

CHUVREUX et FAGG (1925) indiquent une taille maximale de 13 mm; WATKIN (1941 c) récolte des femelles de 5 à 14 mm et des mâles de 5 à 10 mm, dans l'estuaire de la Doye en juillet.

c) NOMBRES D'EMBRYONS INCUBÉS.

La distinction entre femelles incubantes et femelles vides (femelles à oostégites ciliés, mais sans embryon) qui, ensemble, constituent les femelles reproductrices, ne donne pas de résultat représentatif. En effet, les oostégites des ♀ ferment imparfaitement le marsupium, et le traitement (tamisage) par lequel

passer la faune avant d'être étudiée provoque assez souvent l'expulsion des embryons. Les comptages concernant le nombre d'embryons incubés ont été effectués sur des femelles ayant conservé la totalité de leurs embryons.

Les caractères sexuels secondaires apparaissent à une taille plus petite à Wissant qu'à Arcachon, et il en est de même de la phase reproductrice : les plus petites ♀ ovigères ont 5,0 mm à Wissant et 6,0 mm à Arcachon. Les individus d'Arcachon atteignent des tailles plus grandes que ceux de Wissant, et il en est de même des ♀ ovigères : en cours d'année les plus grandes ont 12 mm à Arcachon et 9 mm à Wissant.

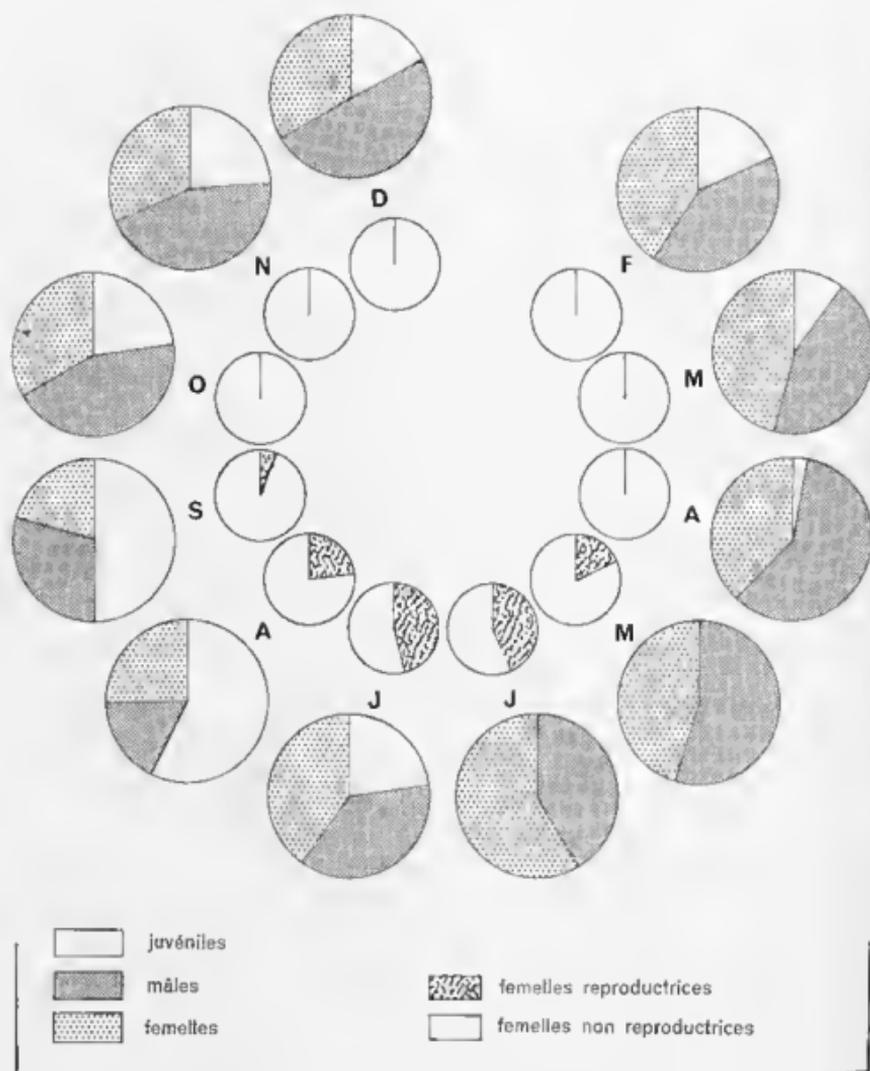


FIG. 29. — *Hanstoriopsis arenarius*, Wissant. Evolution mensuelle de la composition du peuplement. Absence de prospections en janvier.

— couronne externe : proportions relatives des catégories : juvéniles, mâles et femelles;

— couronne interne : proportions des ♀ reproductrices par rapport au nombre total de ♀ récoltées chaque mois

Etant donné cette différence dimensionnelle du stock des ♀ gestantes, entre les deux localités, une comparaison de fécondité (à taille égale de la ♀ gestante), aurait nécessité un plus abondant matériel. Nous avons procédé à une centaine de romptages et de mensurations, sur des ♀ d'Arcaelon et de Wissant, en prélevant des individus sur l'ensemble de la période reproductrice. Nous obtenons ainsi pour *H. arenarius*, une valeur moyenne annuelle de la portée en fonction de la taille de la ♀ gestante. Le nombre d'embryons incubés varie de 7 à 23 pour des ♀ comprises entre 6,0 et 12,0 mm. Pour des tailles moyennes de 6,5 - 7,5 - 8,5 - 9,5 - 10,5 - 11,5 et 12,5 mm, les portées sont en moyenne de 7,9 - 9,2 - 10,9 - 11,8 - 14,6 - 17 et 23 embryons. CHEVREUX et FAGE (1925) indiquent une portée de 9 embryons pour une femelle de 9 mm. Compte tenu de la taille plus réduite des ♀ de Wissant, les plus grandes portées sont de 13-15 embryons.

B. Cycle reproducteur d'*Haustorius arenarius*.

a) CYCLE REPRODUCTEUR A WISSANT (fig. 29 et 30, données établies sur 2 462 individus).

Juveniles. Les jeunes (individus inférieurs à 4 mm) sont particulièrement abondants de juillet à novembre, ils représentent alors plus de 20 % de la population. Leur nombre et leur proportion par rapport à la population totale diminuent ensuite de décembre à avril; en mai, il n'y a plus de juvéniles dans la population d'*H. arenarius*. L'évolution de cette catégorie rend compte de l'apparition d'une génération en été; le nombre des individus juvéniles diminue au fur et à mesure de leur croissance, et de leur différenciation en individus ♂ et ♀.

Mâles. Le nombre de ♂ et le pourcentage de ♂ récoltés chaque mois sont toujours relativement importants tout au long de l'année; ils sont plus importants en avril-mai. Entre les prospections de mai et juin (1), alors qu'il n'y a plus de juvéniles, le rapport numérique des sexes s'est inversé: au profit des ♂ en mai ($\delta/\varnothing = 1,2$), il est au profit des ♀ en juin ($\delta/\varnothing = 0,7$). Cette inversion, alors qu'il n'y a plus de juvéniles, donc plus de renforcement possible du stock ♂ au ♀ entre mai et juin (prospections séparées par une durée de 22 jours), démontre sans équivoque possible la mort d'une partie du stock ♂.

La répartition dimensionnelle des ♂ et des juvéniles (fig. 30), permet de constater l'existence de 2 générations en juillet:

1) les plus grands ♂, qui vont diminuer numériquement au cours de l'automne et de l'hiver. La coupe dimensionnelle entre les 2 générations, très nette de juillet à septembre, disparaît à partir d'octobre, en raison de la croissance des individus de la nouvelle génération.

2) les jeunes de la nouvelle génération, qui apparaissent en juillet. Le mode dimensionnel évolue progressivement pendant l'année quand les individus passent du stade juvénile au stade ♂ adulte: mode 2 en juillet-septembre — mode 4 d'octobre à avril — mode 5 de mai à septembre (ces individus constituent le stock ancien considéré dans le § 4 ci-dessus).

La croissance des ♂ est très lente en hiver: le mode reste à 4 mm d'octobre à avril, avant de passer à 5 mm entre avril et mai.

En conclusion: les premiers jeunes apparaissent avant le début du mois de juillet, ceux qui vont donner des ♂ se différencient plus ou moins tardivement au cours de l'automne et de l'hiver, ils sont tous différenciés à la fin du mois d'avril et leur croissance s'accélère brusquement; ils commencent à disparaître entre mai et juin. La durée moyenne de vie est donc d'une année, et il n'y a qu'une génération par an.

(1) Les prospections mentionnées « juin » ont été en réalité effectuées le 28 mai, de façon à suivre de près le début de la période reproductrice. Dans le texte et les graphiques ces récoltes sont mentionnées pour juin de façon à faciliter la compréhension de l'exposé.

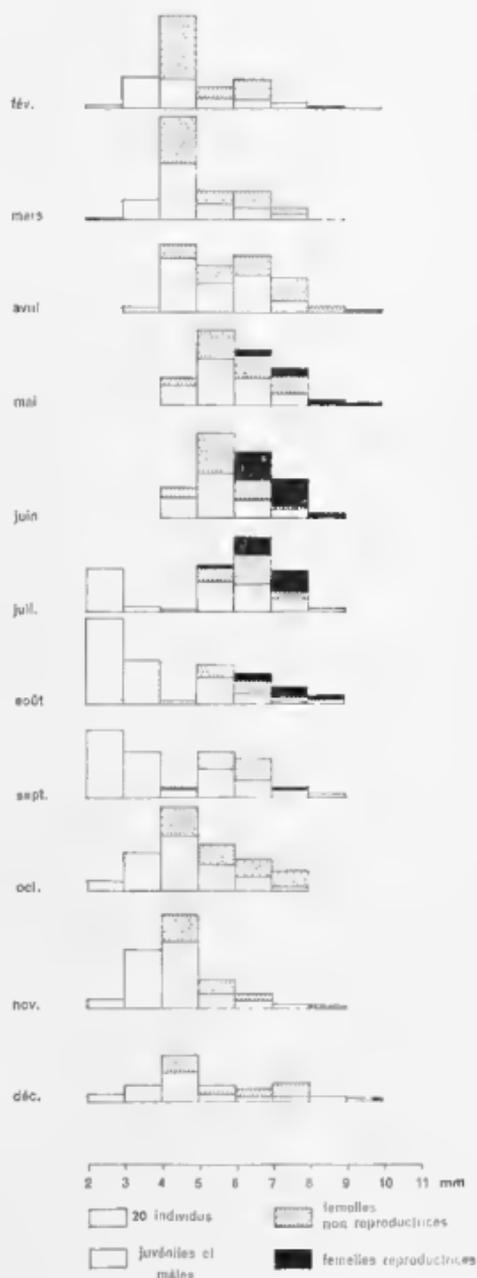


FIG. 30. — *Haustorius arcuatus*, Wissani. Histogrammes de répartition dimensionnelle de^s jeunes, ♂, ♀ non reproductrices et ♀ reproductrices, pour chaque population mensuelle au cours d'un cycle annuel (1961).

Femelles non reproductrices et reproductrices. La figure 20 montre que la période reproductrice d'*H. arenarius* à Wissant débute entre les prospections d'avril et mai (22 avril - 6 mai), et qu'elle s'achève entre septembre et octobre.

Si la population d'avril ne comporte pas de ♀ reproductrices, les *H. arenarius* avaient cependant élaboré leurs produits génitaux (aspect créneux en vue dorsale). Les premières ♀ reproductrices, récoltées en mai, sont toutes immanentes, mais parmi les ♀ reproductrices de juin (récoltées 22 jours plus tard) il y a des ♀ vides dans la proportion de 1 pour 5 ♀ gestantes. Ces premières ♀ vides traduisent une incubation de courte durée qui serait de l'ordre d'une vingtaine de jours, ou une mue de puberté, ou peut-être une ponte, qui ne serait pas suivie par l'incubation. Les récoltes de juin ne comprennent pas encore d'individus juvéniles. Il est difficile de savoir si les ♀ incubent plusieurs portées avant de disparaître. L'évolution de la répartition dimensionnelle des ♀ non reproductrices, des ♀ gestantes, et des ♀ vides, montre que les plus grandes ♀ meurent après libération de leur première portée. Les récoltes de septembre comportent des ♀ reproductrices et des ♀ non reproductrices de la même génération (fig. 30). Les premières sont peu nombreuses (6 % de la population ♀) et il s'agit exclusivement de ♀ vides ayant libéré leur progéniture; la période reproductrice d'*H. arenarius* est donc terminée puisqu'il n'y a plus de ♀ gestantes. Les ♀ non reproductrices peuvent correspondre à 2 catégories qu'il ne nous est pas possible de différencier : des ♀ encore immatures (au sens défini par CHARNIAUX COTTON, 1957, pour *Ochestia gammarella*, c'est-à-dire ♀ n'ayant pas encore pondu), ou des ♀ adultes en phase de repos sexuel, c'est-à-dire des ♀ ayant incubé une portée et qui auraient perdu la ciliature de leurs oostégites au cours d'une mue suivante (l'absence d'oostégites caractérise une phase de repos sexuel). De toutes façons ces ♀ disparaissent avant le printemps, comme l'indiquent les histogrammes de répartition dimensionnelle (fig. 30).

L'inversion du rapport numérique des sexes entre mai ($\delta/\varnothing = 1,2$) et juin ($\delta/\varnothing = 0,7$) qui traduit comme nous l'avons vu la mort d'une partie du stock δ , correspond à leur disparition après les premiers accouplements ayant débuté à la fin du mois d'avril.

Conclusions.

Cycle reproducteur du type annuel, espèce univoltine (1).

La période de reproduction débute entre le 22 avril et le 6 mai.

Les premières ♀ immanentes sont récoltées le 6 mai (18 % des ♀) et les dernières ♀ vides le 9 septembre.

Les jeunes de la nouvelle génération apparaissent en juillet dans les comptages.

Les premières ♀ incubantes n'ont qu'une seule portée et disparaissent après libération des embryons.

Les δ commencent à disparaître après l'accouplement, c'est-à-dire en mai dès le début de la période reproductrice.

La croissance des individus est extrêmement lente en automne, en hiver et au printemps, elle se décelente avant le début de l'été.

b) CYCLE REPRODUCTEUR A ARCAHON-ARGHIN (établi sur 1 022 individus en 1960 et sur 1 019 individus en 1961).

Le nombre d'individus examinés pour établir le cycle à Arcahon étant moins important que celui de Wissant, les diverses catégories présentent des variations numériques bien moins ordonnées. D'autre part, l'échelle des tailles étant plus grande pour les populations arcahonnaises que pour les populations brouillonaises, les histogrammes de répartition des tailles sont moins parlants. A ces difficultés d'analyse s'ajoute une autre difficulté qui tient à la nature même du cycle repro-

(1) Terme couramment employé par les entomologistes et que nous utiliserons, pour les espèces carolinologiques, en nous référant à la définition donnée par STEPHAN VON KLEIN (Entomologisches Worterbuch, Akademie Verlag Berlin, 1956, p. 1-679) page 601 : « *univoltina* (lat. unus etc., volvere, roller, dérouler) werden Insekten genannt die im Laufe des Jahres nur eine Generation herauszubringen. (Eigens = plurivoltina, bivoltina ».

ducteur d'*H. arenarius* à Arcachon. Néanmoins, les données établies permettent d'obtenir avec certitude les caractéristiques du cycle reproducteur de l'espèce.

Toutes les récoltes mensuelles comportent des individus juvéniles compris entre 2 et 5 mm, ce qui laisse supposer une période reproductrice continue tout au long de l'année, puisque la première classe dimensionnelle correspond aux juvéniles libérés par les ♀ gestantes. Les jeunes sont très abondants d'avril à septembre, mois pendant lesquels ils constituent plus de la moitié de la population. En fin avril et en mai, ils représentent plus de 80 % du peuplement. Le maximum d'abondance saisonnière se situe en mai-juin.

Les plus grands ♂ et les plus grandes ♀ ont été récoltés entre janvier et mai. Les ♀ reproductrices, ♀ gestantes et ♀ vides, ont été récoltées tout au long de l'année, expliquant la présence mensuelle régulière de juvéniles. Le pourcentage de ♀ reproductrices est plus important en automne (25 à 58 %) qu'en été. Nous remarquons qu'en octobre-novembre les plus petites ♀ reproductrices ont 7 mm, alors qu'en décembre, janvier et février les plus petites ont 8 mm. (Nous avions déjà observé un phénomène analogue chez *Eurydice pulchra* : la taille minimale des ♀ reproductrices est d'autant plus faible que la température est plus élevée).

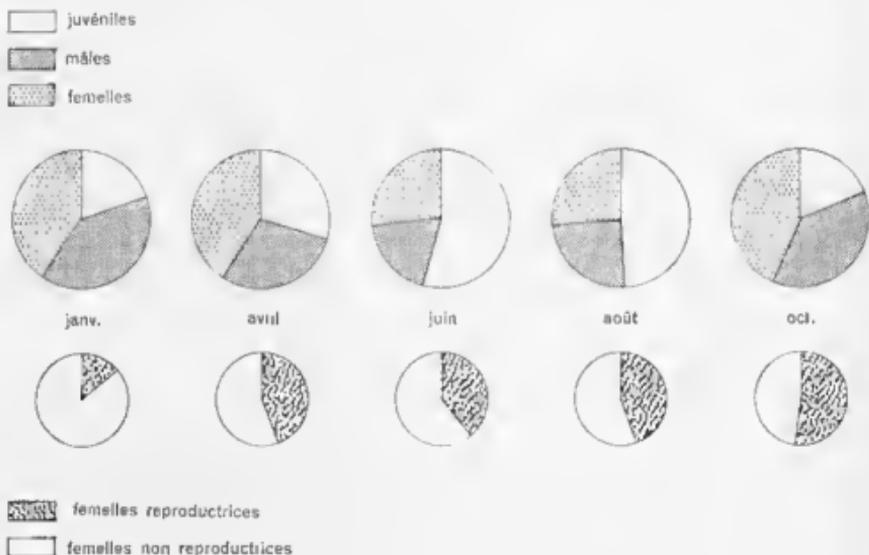


FIG. 31. — *Hunstochus arenarius*, Arcachon, Gironde. Etude de la composition du peuplement en 1961.

-- en haut : proportions des diverses catégories (juv., ♂ et ♀);

-- en bas : proportions des ♀ reproductrices par rapport au nombre total de ♀ récoltées au cours de chaque prospection.

D'autres prospections ont été réalisées en 1961 au cours des mois suivants : janvier, avril, juin, août et octobre. La figure 31 exprime les résultats établis sur l'observation de 1 019 individus. Elle fait également ressortir l'étalement de la période reproductrice sur toute l'année 1961. Les jeunes sont aussi abondants en juin 1961 (55 %), qu'en juin 1960 (51 %). Les ♀ reproductrices sont également nombreuses en automne (49 % le 3 novembre 1960 et 52 % le 27 octobre 1961).

c) COMPARAISON ET CONCLUSIONS.

La population boulonnaise d'*H. arenarius* présente une période reproductrice extrêmement bien délimitée dans le temps, comprise entre le 22 avril et le 9 septembre, alors que la période reproductrice de la population arcachonnaise s'étale sur toute l'année avec une phase d'activité un peu plus importante en automne qu'en été.

Peut-être faut-il rapprocher deux observations effectuées sur chacune des populations ? A Wissant, la période reproductrice s'est achevée avant le 9 septembre puisque les ♀ reproductrices ne sont, à cette date, que des ♀ vides. A Arcachon, la phase d'activité reproductrice est plus importante en automne qu'en été. Ces deux observations s'expliquent peut-être par la température trop élevée des eaux dans les deux localités : à Wissant, en août et septembre, et à Arcachon, de mai à octobre, la température de l'eau est supérieure à 16°.

On admet communément que la température détermine le démarrage du cycle reproducteur d'une espèce et qu'elle règle la durée de la phase reproductrice. Sans vouloir infirmer cette conclusion, il est indispensable de remarquer que les conditions climatiques jouent également un rôle important dans la croissance des individus et par voie de conséquence, comme nous allons le constater, sur la structure de son cycle reproducteur.

La côte du Boulonnais est la plus froide de France. Bourin (1959) remarquait que pendant les trois premiers mois de l'année, la température de la mer était inférieure en moyenne de 3° à celle des côtes bretonnes. A partir de février un certain écart s'établit chaque année entre les deux localités, température voisine de 6° dans le Boulonnais et de 8° à Arcachon. Mais la différence essentielle tient à la prolongation de basses températures en début d'année sur les côtes boulonnaises : alors que de février à mars, la température passe de 8 à 12° à Arcachon, elle reste inférieure à 12° à Wissant, jusqu'en mai-juin. On peut admettre que de janvier à mars les basses températures à Wissant, inférieures aux plus basses températures relevées dans l'année à Arcachon, ne permettent pas la reproduction d'*H. arenarius*. Mais comment expliquer la présence de ♀ reproductrices quand la température est à 8° à Arcachon (décembre-janvier), alors que la population de Wissant est en phase de repos sexuel à cette même température (décembre) et même à des températures un peu plus élevées en octobre-novembre ?

Nous avons constaté précédemment une limitation de la taille des individus de Wissant, qui ne concerne pas uniquement la taille maximale, mais qui affecte la majorité des individus. Il convient de rappeler ici l'observation faite sur *Eurydice pulchra* et *H. arenarius*, à Arcachon, et que nous vérifierons pour d'autres espèces par la suite : la taille minimale des ♀ reproductrices varie avec la saison, donc avec la température. Compte tenu de cette remarque, il est évident que le pourcentage de ♀ reproductrices dans une population donnée, et même leur absence ou leur présence, est non seulement fonction de la température mais aussi de la répartition dimensionnelle de la population. Or, le déficit thermique subi par *H. arenarius* dans le Boulonnais, en début d'année, a provoqué un développement tardif et a entraîné une diminution de la taille (phénomène déjà mis en évidence sur les algues de la région boulonnaise, voir Bourin, 1959). La population de Wissant est composée de plus petits individus que celle d'Arcachon ; en conséquence, sous les mêmes conditions thermiques, la proportion de ♀ reproductrices sera moins importante dans la première localité que dans la seconde. On peut ainsi noter qu'en octobre-novembre, alors que les températures côtières sont très proches dans les deux localités de Wissant et d'Arcachon, la population d'Arcachon est composée d'individus plus grands que ceux de Wissant. La figure 32 donne les histogrammes de répartition dimensionnelle des deux populations d'*H. arenarius* au cours de cette période. Les individus de Wissant présentent une distribution dimensionnelle qui reflète le déficit thermique subi en début d'année ayant entraîné un développement tardif. La population d'Arcachon présente de grands individus dont des ♀ reproductrices à des tailles qui ne sont pas représentées dans la population boulonnaise. Cet exemple met en évidence l'influence de la température sur le développement des individus et par voie de conséquence le rôle qu'elle joue en façonnant dans une certaine mesure le cycle reproducteur d'une espèce. Il n'est pas question de donner à ce phénomène plus d'importance qu'il n'en a : la côte du Boulonnais est caractérisée par une durée anormale des basses températures en début d'année qui provoque un développement tardif d'*H. arenarius* et limite sa taille, phénomène qui retentit sur le cycle reproducteur. Si une température déterminée est nécessaire au démarrage du cycle reproducteur, les conditions thermiques de l'année influent sur le développement et la croissance des individus, et déterminent leur répartition dimensionnelle. Pour entrer en phase reproductrice, les individus doivent avoir une taille minimale, variable avec

la température, si bien que la répartition dimensionnelle des individus conditionne, dans une certaine mesure, la durée et l'époque de la période reproductrice de l'espèce.

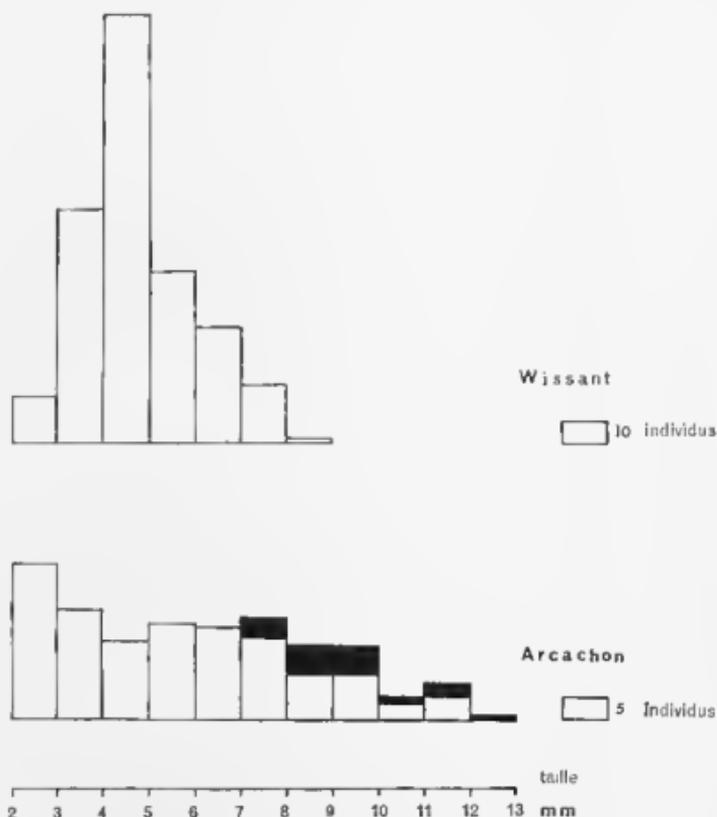


FIG. 32. — *Haustorius arenarius*. Comparaison de la répartition dimensionnelle des individus d'Arcachon et de Wissant, au cours de la période novembre-janvier. Les ♀ reproductrices sont figurées en noir.

WATKIN (1942) récolte des ♀ ovigères au début d'avril à Millport. En mer du Nord, les seuls renseignements sur la période reproductrice sont donnés par DENNELL (1933), COLMAN et SEGROVE (1955 a) et MOVAGHAN (1964). DENNELL, dans le Yorkshire, n'a observé que quelques ♀ ovigères en février, mais en élevage, et il ne mentionne aucune ♀ gestante récoltée sur le terrain. Cette observation ne nous paraît pas devoir être retenue, étant donné les conditions dans lesquelles elle a été réalisée. COLMAN et SEGROVE récoltent, dans la même région, deux fois plus de juvéniles que d'adultes en début juillet; la période reproductrice avait donc déjà débuté. MOVAGHAN observe de fortes proportions de juvéniles en août et septembre, dans l'estuaire de l'Elbe. Ces observations, non suivies dans le temps, confirment un repos sexuel d'*Haustorius arenarius* en hiver (à l'exception de l'observation de DENNELL et le début de la période reproductrice au printemps

CHAPITRE III

APSEUDES LATREILLEI (MILNE EDWARDS, 1828)

I. TAXONOMIE ET BIBLIOGRAPHIE

II. ÉTHOLOGIE

- A. LOCOMOTION. DÉPLACEMENT.
- B. RÉGIME ALIMENTAIRE.
- C. RÉPARTITION EN PROFONDEUR DANS LE SÉDIMENT.
- D. PHOTOTAXIE.
- E. RYTHME D'ACTIVITÉ.

III. RÉPARTITION VERTICALE ET ÉCOLOGIE

- A. RÉPARTITION VERTICALE A LA VIGNE.
- B. RÉPARTITION VERTICALE AU CAMP.
- C. DENSITÉ DE PEUPELEMENT ET IMPORTANCE NUMÉRIQUE DES *A. LATREILLEI* DANS LA FAUNE DES SÉDIMENTS.
- D. LES RÉCOLTES D'*A. LATREILLEI* DANS D'AUTRES BIOTOPES.

IV. CYCLE REPRODUCTEUR ANNUEL

- A. GÉNÉRALITÉS.
- B. NOMBRE D'EMBRYONS INCUBÉS DANS LE MARSUPIUM.
- C. CYCLE REPRODUCTEUR.
 - a) Méthodes.
 - b) Résultats et interprétation.
- D. VARIATION DU NOMBRE D'*A. LATREILLEI* RÉCOLTÉS MENSUELLEMENT A LA VIGNE.
- E. COMPARAISON DES DONNÉES PRÉCÉDENTES SUR LE CYCLE REPRODUCTEUR D'*A. LATREILLEI* AVEC LES DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES.

APSEUDES LATREILLEI (MILNE EDWARDS, 1828)

I. TAXONOMIE ET BIBLIOGRAPHIE

Apsudes latreillei (MILNE EDWARDS, 1828.)

1828. MILNE EDWARDS, Ann. Sc. Nat., 1^{re} série, XIII, p. 288 (*Rhoa Latreillii*).
1840. MILNE EDWARDS, Hist. Nat. des Crustacés, vol. 3, p. 141.
1868. BATE et WESTWOOD, Brit. Sessile eyed Crust., vol. 2, p. 153-154 (*Apsudes latreillei*).
1882. G. O. SARS, Archiv. For Malh. ig Naturvid VII, p. 11.
1886. NORMAN et STEBBING, Isop. Lightning, Porcupine, p. 82-85.
1906. NORMAN et SCOTT, Crust. of Devon and Cornwall, p. 33.
1923. MONOD, Ann. Soc. Sc. Nat. Charente inférieure, 37, 4, p. 40-41.
1930. NIERSTRASZ et STEKHOVEN, Die Tief. Nordl. und Ostsee, X, e 3, p. 141.

L'ordre des Tanaïdés comprend deux familles vivants sur les côtes européennes, les *Apsudidae* et les *Tanaïdidae*; la dernière famille est représentée par de nombreux genres et espèces alors que les *Apsudidae* ne comportent que quelques espèces du genre *Apsudes*. MILNE EDWARDS a décrit *Rhoa latreillii* en 1828, en considérant l'espèce comme un Amphipode, il faut attendre 1868 pour que BATE et WESTWOOD l'intègrent dans le genre *Apsudes*, antérieurement créé par LEACH, en 1812, pour une espèce voisine; *Apsudes talpa*, BACESCU (1961) dans une étude des Tanaïdés de la Méditerranée Orientale a créé une sous-espèce; *Apsudes latreillei mediterraneus*.

L'orthographe spécifique *Rhoa latreillii*, donnée par MILNE EDWARDS, en 1828, n'obéit pas aux règles de la nomenclature (SALVAT, 1962), l'entendement de l'orthographe originale incorrecte est justifiée et l'espèce dédiée à LATREILLE doit s'orthographier; *Apsudes latreillei* (MILNE EDWARDS, 1828).

La répartition bio-géographique de l'espèce donnée par MONOD (1923) reprend les indications bio-géographiques de MILNE EDWARDS (1828), de BATE et WESTWOOD (1868), de NORMAN et SCOTT (1906), de NIERSTRASZ et STEKHOVEN (1930): « Mer du Nord, Côtes anglaises, écossaises, Méditerranée, Adriatique. »

Apsudes latreillei n'a été l'objet d'aucun travail particulier. Parmi les Tanaïdés, deux espèces très voisines ont cependant été étudiées; *Apsudes acutifrons* G. O. SARS, 1882 et *Apsudes talpa* (MONTAGU, 1808) CLAUD (1884, 1885 et 1887) a réalisé un important travail anatomique sur un *Apsudes* qu'il nomme *Apsudes latreillei* MILNE EDWARDS, il s'agissait, en réalité, d'*Apsudes hastifrons* NORMAN et STEBBING, 1886; espèce qui fut introduite dans le genre *Apsudopsis* par NORMAN, en 1899 (voir; BACESCU et CARAFUS, 1947; LANG, 1955). LANG, par la suite, a montré que le genre *Apsudopsis* n'était pas justifié, et que de plus, *Apsudes hastifrons* NORMAN et STEBBING appartenait à *Apsudes acutifrons* G. O. SARS 1882. Si *Apsudes latreillei* a été signalé en Mer Noire, par divers auteurs (SOUVINSKY 1895), cette détermination avait pour origine l'identité des individus récoltés avec les exemplaires récoltés par CLAUD; il ne s'agissait donc pas d'*Apsudes latreillei*. BACESCU pour ses individus de la Mer Noire a proposé *Apsudopsis ostroumoui* n. sp., mais LANG (1955) considère finalement cette espèce comme synonyme d'*Apsudes acutifrons* G. O. SARS, 1882. *Apsudes talpa*, espèce également très voisine d'*Apsudes latreillei*, a été l'objet d'une remarquable étude de DENNELL (1937) quant au mécanisme d'alimentation de l'espèce, ainsi que sur les dispositifs anatomiques entrant en jeu pour créer le courant irrigant la chambre branchiale. Les conclusions de DENNELL sont valables pour tous les *Apsudidae*. Nous aurons également l'occasion de mentionner les travaux de ROUBALLET (1937) sur la croissance du Tanaïdés *Leptocheilia dubia* (KROYER, 1842). MINRO (1939) a comparé les rythmes cardiaques d'*Apsudes spinosus* et d'*Apsudes latreillei*; les individus étudiés provenaient de Plymouth.

Les récoltes sur les côtes françaises d'*Apsudes latreillei* ont été relativement fréquentes, mais les rares travaux qui signalent l'espèce apportent bien peu de renseignements sur son éthologie, son écologie, et à plus forte raison sur son cycle de reproduction. Ces localités de récoltes sur les côtes françaises et les observations s'y rapportant sont les suivantes :

- MILNE EDWARDS, 1828 : Port-Louis, dragages sur un banc d'algues.
 GRAY, 1847 : Marseille, d'après des spécimens conservés au British Museum.
 PRUYDT, 1897 : Côtes de Bretagne, Golfe du Lion, zone littorale supérieure sur les rochers ouverts d'algues.
 BERTRAND, 1940, 1941, 1942, 1943 et 1945 : région dinardaise, à marée basse ou en dragages, dans les herbiers (1941 dans le sable coquillier mêlé de maërl avec *Urothoe brevicornis* (1945)).
 GLEMAREC (1961) : Morbihan, partie orientale.
 SALVAT (1962), RENAUD-DEBYSEN et SALVAT (1961) : Bassin d'Arcachon, sables du niveau de basse mer de vives-eaux, plus de 4 000 individus au m².
 LANG, BACESCU, TOULMOND (1961), à Roscoff : communications personnelles pour les deux premiers auteurs.

Parmi les récoltes hors des côtes françaises (d'ailleurs très peu nombreuses), il convient d'indiquer celle de COLMAN (1940), qui récolte *Apsudes latreillei* dans les éponges de laminaires au sud de Plymouth.

II. ÉTHOLOGIE

A. Locomotion, déplacement.

Placé sur le sédiment, *Apsudes latreillei* cherche immédiatement à s'enfoncer : les antennes et les antennules pénètrent le sable, la partie céphalique et les deux premiers segments libres du thorax s'infléchissent vers le bas. *Apsudes latreillei* est un Tanaïdace à vie endogée typique et exclusive. Il ne nage pas et s'il se trouve en pleine eau son corps s'immobilise en extension totale ou en boule jusqu'à ce qu'il prenne contact avec le sédiment.

Comme chez tous les Isopodes et les Amphipodes, le rythme de battement des pléopodes détermine une locomotion lente ou une locomotion rapide. Le battement rapide des pléopodes ne s'observe que lorsque *Apsudes latreillei* désire s'enfoncer dans le sédiment; dans cette attitude tous les péréiopodes rejettent activement les grains de sable sur les côtés tandis que les antennes et les antennules (surtout les robustes pédoncules antennaires) « ameublissent » le sédiment, et que les dixième péréiopodes réalisent un effraie creusement. Dans le sédiment, les pléopodes battent lentement; ils assurent un courant d'eau interstitielle de l'avant vers l'arrière de l'animal, courant qui contribue à l'alimentation. Quand l'antenne et l'antennule droites sont dirigées vers l'avant l'antrème et l'antennule gauches sont appliquées contre le céphalon de l'animal; le gnathopode I présente un mouvement dans le seul sens antéropostérieur, alors que les péréiopodes ont un mouvement de plus en plus latéral et extérieur du péréiopode II vers le péréiopode VII; les mouvements des deux péréiopodes d'un même segment sont synchrones, ou alternatifs, alors que les mouvements antennaires sont exclusivement alternatifs.

Si l'animal est dérangé, il réalise une forme très imparfaitement volvationnelle, le telson et le pléon se repliant contre le thorax, le pléon vient se placer au niveau du péréiopode II alors que les endopodites des uropodes IV (de 31 articles) passent entre les deux antennes ou sur le côté et se prolongent vers l'avant au-delà des flagelles antennaires.

B. Régime alimentaire.

Les antennes et les antennules brassent activement le sédiment, ce qui permet à l'animal de progresser dans un milieu ameubli mais ce qui provoque la mise en suspension, dans l'eau interstitielle, des particules organiques qui sont

entraînées sous le céphalothorax de l'animal grâce au courant créé par les appendices buccaux, et par le battement des pléopodes à l'arrière. *Apsuodes latreillei* est un détritivore qui trouve sa nourriture dans les débris organiques du sédiment; nous avons vu (voir chapitre éléments fins, matière organique) que ceux-ci sont constitués de fines particules de décomposition presque exclusivement végétales (algues). L'examen au binoculaire du sédiment de bas de plage montre que cette neige organique dans l'eau interstitielle est abondante alors que la pellicule organique adsorbée à la surface des grains est imperceptible. *Apsuodes* obtient sa nourriture en filtrant les particules organiques amenées par le courant d'eau antéro-postérieur qui passent sous son céphalothorax. Il n'est pas exclu qu'il puisse se nourrir de larges masses alimentaires qui ne sont en fait que des agglomérats de plus fines particules, qui constituent cette neige si caractéristique des bas niveaux de la zone de saturation des plages semi-abritées. L'examen du conduit interstinal ne révèle pas la présence d'organismes particuliers; la matière ingérée est identique à la neige organique interstitielle. Au sujet d'un Tanaïdace très voisin de notre espèce (*Apsuodes talpa*), DENNELL (1937) a montré, qu'en dépit de la présence des éléments anatomiques nécessaires à une alimentation par filtration, ce procédé était de faible importance comparé à l'alimentation par raptation, au cours de laquelle de larges débris organiques sont retenus directement par les soies du maxillipède d'*Apsuodes talpa*. « The ultimate result of the adoption of a bottom-living habitat by members of the Peracarida appears to be the entire loss of filter feeding and its replacement by raptatory feeding ». DENNELL indique, d'autre part, la possibilité pour *Apsuodes talpa* de se nourrir directement par préhension de masses organiques grâce à ses chélicères et à ses maxillipèdes.

I.L. : 5

4	1	3
3	1	4
2	2	2

I.L. : 6,5

2	4	2
2	3	1
2	2	7

I.L. : 8

6	2	5
3	2	3
2	2	0

I.L. : 8,5

5	4	3
2	2	3
3	0	3

I.L. : 9

6	7	1
2	1	2
4	2	0

I.L. : 9,3

9	5	3
4	1	0
4	0	0

I.L. : 5

4	2	2
1	4	2
2	5	3

TABLEAU P. — *Apsuodes latreillei*. Expériences de phototaxie. I.L. : indices de luminosité — le faisceau lumineux n'éclairait que le coin droit en bas (voir le texte).

C. Répartition en profondeur dans le sédiment.

La pellicule superficielle du sédiment en tas de plage à La Vigne est extrêmement riche en débris organiques et, compte tenu de l'éthologie alimentaire d'*Apsuodes latreillei*, il serait possible que l'espèce soit abondante dans les premiers centimètres du sédiment. Il n'en est rien, et les comptages font ressortir une distribution maximale entre 3 et 9 centimètres (dix fois plus d'individus de 3 à 6 centimètres que de 0 à 3 centimètres). Cette distribution quantitative de l'espèce au sein du sédiment est peut-être en rapport avec son éthologie exclusivement endogée, et le remaniement dont est l'objet le substrat, sur deux à quatre centimètres d'épaisseur, entre deux marées hautes successives.

D. Phototaxie.

Les yeux d'*Apscudes latreillei* sont peu développés. A partir d'une certaine intensité lumineuse, *Apscudes latreillei* présente des réactions phototaxiques négatives très nettes; le tableau P donne les résultats de comptages effectués dans les conditions suivantes : 25 *Apscudes* sont introduits dans une boîte noire contenant de l'eau de mer, un couvercle percé permet de faire pénétrer un faisceau lumineux dans un des angles, l'intensité lumineuse est mesurée en indice de lumination à l'aide d'une cellule photo-électrique, chaque opération dure 15 mn après quoi un cadre est descendu dans la boîte permettant le comptage des individus, le comptage terminé l'intensité lumineuse est augmentée pour procéder à une nouvelle observation (sauf pour la dernière expérience où de l'intensité 9,3 nous sommes redescendus à l'intensité 5 de la première expérience, ce qui rend la distribution des individus à nouveau uniforme).

E. Rythme d'activité.

Nous avons essayé de mettre en évidence un rythme d'activité chez *Apscudes latreillei*, mais sans succès. Au laboratoire et dans une très faible épaisseur de sédiment pour permettre leur observation, les *Apscudes latreillei* étaient en activité aussi bien au moment de la marée haute que de la marée basse. Nous avons également essayé d'apprécier une éventuelle influence de la pression hydrostatique sur le cycle d'alimentation de l'espèce, mais ce fut sans résultat positif.

III. RÉPARTITION VERTICALE ET ÉCOLOGIE

Apscudes latreillei a été récolté à La Vigne et au Camp; l'espèce est absente d'Arguin. Les récoltes en douze mois de prospections sont bien plus abondantes à La Vigne (6 241 individus) qu'au Camp (1 006 individus).

La figure 33 rend compte de la répartition verticale moyenne de l'espèce dans l'année, à La Vigne. Les répartitions verticales mensuelles ne présentent aucune variation de type saisonnier, il est donc inutile de donner les résultats des comptages par mois et par stations. Nous étudierons la répartition verticale de l'espèce à La Vigne puis au Camp.

A. Répartition verticale à La Vigne.

Apscudes latreillei colonise les sédiments compris entre le niveau de basse mer de mortes-eaux moyennes (station 9) et le niveau de basse mer de vives-eaux moyennes (station 18). Le nombre d'*Apscudes* aux stations 17 et 18 est donné par défaut car la faune de ces stations a été, pour deux mois, incomplètement recensée à la suite de difficultés de tri. Néanmoins, si les récoltes de toutes les stations de ces deux mois sont supprimées, on arrive à une répartition verticale moyenne sur dix mois de l'année qui fait quand même ressortir un maximum d'abondance à la station 16. La zone d'abondance de l'espèce (75 % des individus) se situe aux stations 16, 17 et 18 et la zone optimale (50 %) aux stations 16 et 17.

La limite d'extension supérieure se situe à la station 9, mais des *Apscudes* n'ont été récoltés à cette station (6 individus dans l'année) que 4 mois sur 12, il s'agit donc d'une limite supérieure exceptionnelle. C'est à partir de la station 13 que les *Apscudes* sont présents chaque mois. Quelles sont les conditions physico-chimiques ambiantes de part et d'autre de la station 9 d'une part, et de la station 13 d'autre part, susceptibles d'expliquer la répartition verticale d'*Apscudes latreillei* à La Vigne ?

Conditions marégraphiques et topographiques : la station 9 de niveau cotidal moyen 1,27 m (plus au moins 7 cm, voir variations saisonnières du niveau cotidal des stations au cours d'un cycle annuel, conditions topographiques) est la station charnière de la rupture de pente du profil topographique de la plage. De la

station 9 à la station 18 la pente est faible (5 %). Par marée de vives-eaux moyennes la station est émergée pendant 3 heures mais les durées d'émerision sont sans répercussion sur le sédiment habité par *Apeudes latreillei* car à partir de la station 11 le sédiment est continuellement saturé d'eau. En aval de l'horizon de résurgence, les perturbations thermiques quotidiennes dans le sédiment sont très faibles, la température de l'eau interstitielle est à 1° ou 2° près celle de l'eau du bassin.

Facteurs édaphiques physiques. A partir de la station 8 une fraction grossière pondéralement faible s'ajoute au stock sédimentaire de base formant le réseau structural du sédiment (et commun à tous les niveaux). En revanche, il y a une

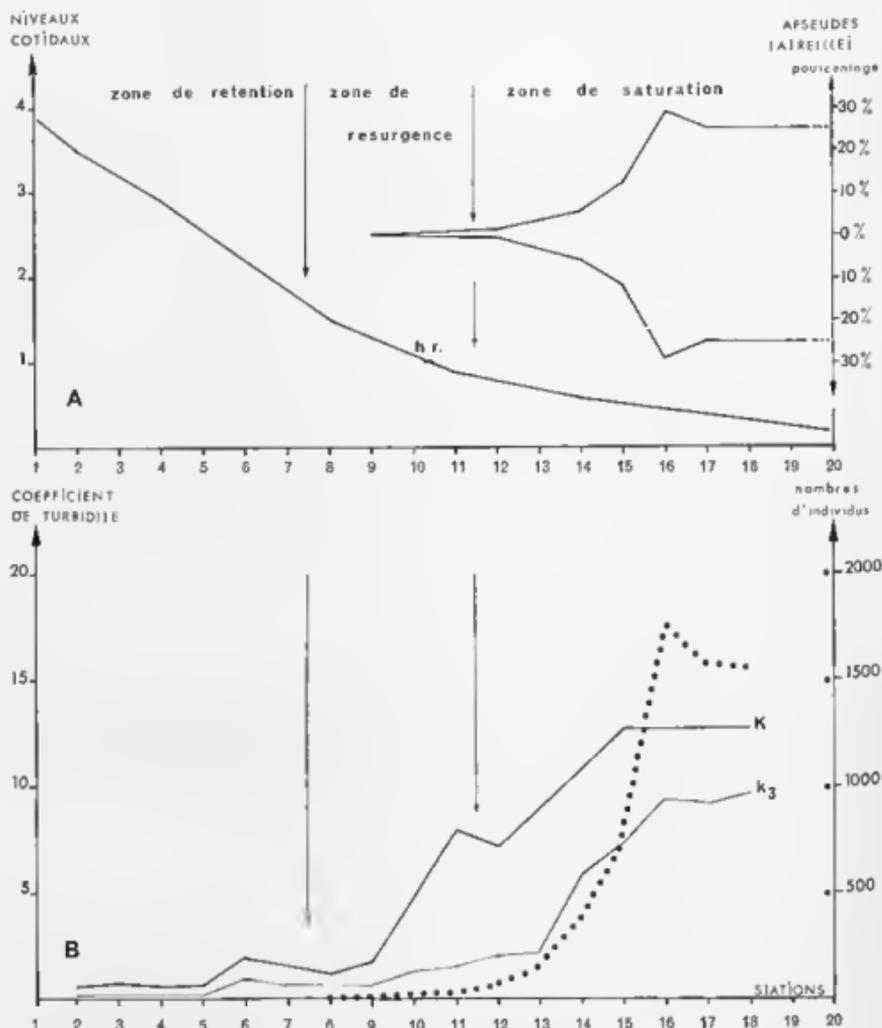


FIG. 33. — *Apeudes latreillei*. La Vigne. Répartition verticale :

A. Profil topographique de l'estran et répartition de l'espèce (fonction de son étiologie).
 B. Turbidité des eaux interstitielles (éléments très fins, débris végétaux, matières organiques);
 K = coefficient proportionnel aux éléments inférieurs à 90 μ — k3 = coefficient proportionnel aux éléments inférieurs à 8 μ . Répartition quantitative verticale de l'espèce en fonction de son étiologie alimentaire.

rétenion porale importante en aval de l'horizon de résurgence, rétenion porale d'éléments très fins qui croît vers les bas niveaux. Les débris végétaux allogènes sont abondants dès la station 8. Nous avons vu dans l'étude physico-chimique que : (1) les données relatives à la rétenion porale d'éléments très fins dans l'étude granulométrique, (2) la présence et l'abondance de débris végétaux allogènes, (3) la teneur en matières organiques, sont des conditions ambiantes dont les valeurs sont toutes croissantes, car liées les unes aux autres, vers les bas niveaux. *Apsudes latreillei* ne colonise que les sédiments de la zone de saturation avec tous les facteurs édaphiques physiques et chimiques qui lui sont caractéristiques.

La présence d'*Apsudes latreillei* est exclue dans un sédiment qui n'est pas continuellement saturé d'eau; en effet, il s'agit d'une espèce qui ne nage pas, à vie exclusivement endogée et qui pour se nourrir doit avancer dans le sédiment; pour des raisons mécaniques sa présence est donc exclue dans la zone de rétenion mais les conditions des zones de résurgence et de saturation pourraient lui convenir parfaitement. Si des facteurs éliminent de la zone de rétenion, le facteur alimentaire (entre autres facteurs probablement) va éliminer de la zone de résurgence pour limiter sa répartition verticale, à la zone de saturation. En effet, l'étude du régime alimentaire d'*Apsudes latreillei* nous a montré qu'il trouvait sa nourriture en cheminant dans le sédiment grâce à ses antennes qui collectent toutes les particules organiques. Or, ces particules organiques sont très abondantes dans la zone de saturation; elles en constituent d'ailleurs la caractéristique exclusive comparativement à la zone de résurgence, et s'expriment par divers facteurs comme la rétenion porale, les débris végétaux allogènes et la teneur en matières organiques. L'absence d'*Apsudes latreillei* à Arguin, jusqu'en bas de plage, est d'ailleurs un exemple de l'impossibilité pour l'espèce de coloniser un sédiment dont les caractéristiques physico-chimiques sont celles de la zone de résurgence, dans laquelle son alimentation est mécaniquement possible, mais où la source alimentaire est insuffisante.

En conclusion, si l'éthologie d'*Apsudes latreillei* limite sa répartition verticale aux zones de résurgence et de saturation, l'espèce ne peut trouver une alimentation suffisante que dans la zone de saturation. Il est d'ailleurs remarquable de constater, sur la figure 33, combien la courbe de turbidité de l'eau de lavage du sédiment se relève à partir de la station 10, où débute précisément les premiers *Apsudes latreillei*. Les matières en suspension dans l'eau interstitielle, les débris végétaux allogènes, la rétenion porale d'éléments très fins et la matière organique sont autant de caractéristiques du milieu qui varient conjointement, et croissent régulièrement vers les bas niveaux, comme la densité de peuplement d'*A. latreillei* (Le rapport entre l'abondance du Tanaïdacé, et la courbe k3 de turbidité qui correspond aux particules comprises entre 5 et 8 μ , est très étroit). Inversement, si les bas niveaux, bien que saturés d'eau, comme à Arguin ou au Pylat, ont des eaux interstitielles presque aussi limpides qu'en haut de plage, les *Apsudes* sont absents.

La faible résurgence d'eau douce à La Vigne, qui ne réduit la salinité de l'eau interstitielle aux stations 13 et 14 que d'un dixième, est sans aucun effet sur la répartition d'*Apsudes*. Les conditions hydrodynamiques interstitielles assurent une oxygénation suffisante du milieu pour éviter toute réduction du sédiment; le tassement (arrangement des grains de sable plus serrés du type orthorhombique, et pénétrabilité inférieure au coefficient 4) ne gêne nullement l'espèce dans les déplacements nécessaires à son alimentation.

La limite d'extension inférieure de répartition verticale descend au-dessous du niveau de basse mer de vives-eaux, où les conditions hydrodynamiques interstitielles sont rigoureusement identiques à celles de la station 18; la seule différence étant l'absence d'immersion qui ne fait intervenir aucune différenciation physico-chimique entre les deux milieux. Nous avons constaté la présence d'*A. latreillei* à la côte — 1 m, au bord du chenal qui longe la plage de La Vigne, et où les conditions ambiantes sont identiques à celles de la station 18 (émergée par 23 % des marées, pendant seulement 1 heure en vives-eaux moyennes). La répartition verticale d'*A. latreillei* indique que le niveau de basse mer de vives-eaux, niveau limite entre la zone de saturation intertidale et la zone infralittorale continuellement submergée, ne constitue pas un niveau bionomique.

B. Répartition verticale au Camp.

A. *latreillei* ne colonise la zone intertidale du Camp qu'à partir de la station 22. Plusieurs raisons expliquent cette répartition très infra-littorale, parmi lesquelles l'arrivée d'eau douce qui réalise un milieu interstitiel saumâtre aux stations 17 et suivantes, dessature que ne supporte pas *Apsudes latreillei*; d'autre part, les particules de 5 à 8 μ , en suspension dans l'eau interstitielle du sédiment, n'augmentent brusquement qu'à partir de la station 22, comme la densité d'*Apsudes*. Cependant, l'étude physico-chimique nous a permis de constater que les débris végétaux sont peu abondants au Camp et qu'à partir de la station 20 des lentilles de sédiment sont réduites, la teneur en oxygène dissous de l'eau interstitielle des sédiments non réduits n'est jamais supérieure à 4 milligrammes par litre. Le milieu insuffisamment oxygéné, et moins riche pour les *Apsudes* du point de vue alimentaire, avec l'existence d'une nappe d'eau douce sous-jacente à une couche d'argile, concourent à un milieu qui, s'il autorise la présence d'*Apsudes latreillei* à partir de la station 22, n'assure pas sa prospérité.

C. Densité de peuplement et importance numérique d'*Apsudes latreillei* dans la faune des sédiments meubles intertidaux.

La densité maximale d'*Apsudes latreillei* au mètre carré n'a jamais excédé 1 608 individus au Camp (janvier, station 27), alors qu'à La Vigne elle a atteint 4 560 individus (décembre, station 16).

Apsudes latreillei est l'espèce endogée la plus abondante des sédiments intertidaux de La Vigne et du Camp. A La Vigne, avec 6 241 individus, *Apsudes* constitue 54 % du nombre total de crustacés ramassés, et 31 % de la macrofaune totale. Au Camp, avec 1 006 individus, l'espèce représente 24 % de la faune parcnologique et 12 % de la macrofaune.

D. Les récoltes d'*Apsudes latreillei* dans d'autres biotopes.

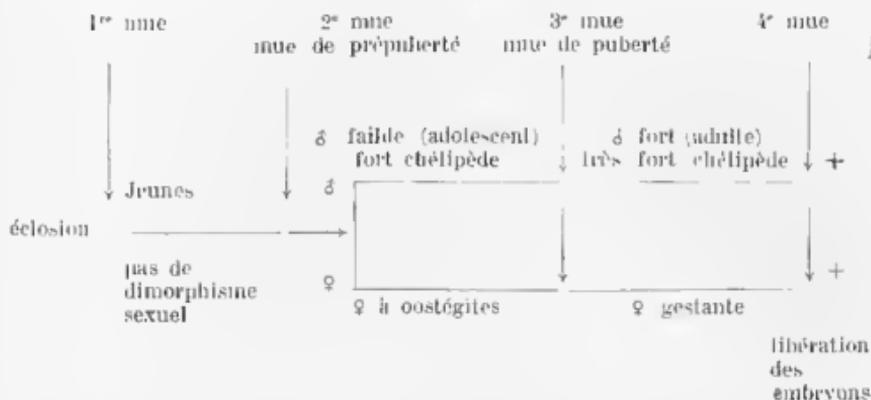
Si quelques auteurs signalent la présence de ce Tanaidacé dans certains biotopes, sa densité n'est jamais précisée. *Apsudes latreillei* a été récolté dans les biotopes les plus variés : dragué sur des bancs d'huîtres (MILNE EDWARDS, 1828) — sur des rochers couverts d'algues (PUCVOT, 1897) — dans les herbiers (BERTRAND, 1941, et TOULMOND, 1964) — dans du sable coquillier mêlé de maerl (BERTRAND, 1945) — dans les crampons de laminaires (COLMAN, 1940). L'espèce semble donc s'accommoder de nombreux biotopes, mais avec des densités de plus de 1 000 individus au mètre carré dans le sédiment intertidal du niveau de basse mer à La Vigne, nous avons lieu de penser qu'*Apsudes latreillei* trouve dans ce biotope les conditions ambiantes suffisantes à sa prospérité. Il convient, d'autre part, de signaler que les erreurs de détermination dans ce groupe ont été fréquentes et que certaines identifications demanderaient à être vérifiées.

IV. CYCLE REPRODUCTEUR

A. Généralités.

HUBAULT (1937) a étudié le dimorphisme et la croissance d'un autre Tanaidacé : *Leptocheilia dubia*; ses travaux, pour ce qui est des résultats qui nous intéressent, peuvent être résumés par le tableau ci-dessous, mettant en relief l'importance des mues critiques mises en évidence chez d'autres Crustacés par TEISSIER (1933, 1935) et DNACH (1936).

L'examen d'un lot d'*Apsudes latreillei* permet de reconnaître plusieurs catégories qui correspondent aux deux sexes, mais aussi à des étapes successives de croissance. Les caractères dimorphiques sexuels secondaires sont les suivants : forme du premier péripodite (carpopodite et dactylopodite), oostégite et poche inhalatrice, épine pénielle ou sternale sur le septième sternite.



Les ♀ sont facilement reconnaissables par la présence de quatre paires d'oostégites, à la base des péréiopodes II à V, et dont la longueur correspond, à leur apparition, au 1/6^e de la longueur de l'article basal du péréiopode. Les ♀ gestantes possèdent un marsupium formé par soudure des oostégites bien développés; le sac est transparent et s'étend du segment II au segment VI; la hauteur du marsupium atteint celle de l'article basal du péréiopode. Chez ces ♀ à oostégites, gestantes ou non, l'épine médiane du septième sternite est longue et effilée.

Les ♂ uni, au contraire, une épine pénale moins grande, forte et renflée à la base, mais peu effilée; à taille égale d'individu, sa longueur est un tiers plus petite que l'épine sternale de la ♀. Le péréiopode I est bien plus développé que chez la ♀, caractère dimorphique sexuel fréquent chez les Crustacés.

A côté des individus adultes, ♂ et ♀, figurent également deux autres catégories : les juvéniles et les préadultes. Après éclosion, les jeunes *Apsoudes latreillei* subissent une première mue au cours de laquelle ils acquièrent leur dernière paire de péréiopode. Jusqu'à la mue de prépuberté, qui voit l'apparition des caractères sexuels secondaires nous ayant permis de distinguer précédemment les catégories ♂ (premier péréiopode robuste) et ♀ (oostégites), les individus présentent tous des caractères juvéniles. Les plus petits individus (♂ ou ♀) à caractères sexuels secondaires apparents ont une taille minimale qui varie en cours d'année entre 3,3 mm et 4 mm. Mais, si tous les individus inférieurs à 3,3 mm peuvent être considérés comme des jeunes, tous les individus supérieurs à cette dimension ne sont pas obligatoirement des adultes ♂ ou ♀, car certains individus conservent une morphologie juvénile jusqu'à une taille de 5,6 mm (et, exceptionnellement, 6 mm). Ces individus peuvent être nommés : préadultes, catégorie déjà reconnue par BAGESSE (1961) sur divers *Apsoudidae* et, plus particulièrement, sur *Apsoudes latreillei mediterraneus*. Mais, pour les individus dont la taille est voisine de celle des premiers individus à caractères sexuels secondaires, il est impossible de distinguer les jeunes et les préadultes. Aussi, devons-nous les grouper dans une même catégorie. Tout au plus, pourra-t-on, dans chaque récolte, évaluer très approximativement la proportion d'individus d'une taille inférieure à la taille des individus sexuellement différenciés (il s'agira alors de jeunes) et la proportion d'individus d'une taille identique (il s'agira alors de préadultes). Il est probable que ce phénomène s'explique par une mue de prépuberté intervenant à une taille très variable, pour chaque individu, mais qui varie également en fonction de la saison.

B. Nombre d'embryons incubés dans le marsupium.

Les plus petits œufs observés dans le marsupium ont deux dixièmes de millimètre, ils sont sphériques et de couleur jaune d'or; le développement embryonnaire s'achève lorsque l'embryon atteint neuf dixièmes de millimètre. L'individu juvénile quitte alors le marsupium qui s'est déchiré. La poche incubatrice est constituée par soudure des oostégites, elle isole davantage les embryons

du milieu extérieur que les poches incubatrices des Amphipodes, constituées par de larges onstégites ciliés. Le dispositif d'incubation des embryons n'est cependant pas aussi perfectionné que chez les Isopodes, où nous avons constaté l'invagination du marsupium dans le pénion.

Le nombre d'embryons varie avec la taille de la ♀ incubante, comme le montre la figure 34, dont le diagramme a été tracé après une cinquantaine de comptages et de mensurations. Pour les tailles moyennes de la ♀ gestante de 3,6 — 4,3 — 5 — 5,6 et 6,3 mm, les portées sont, en moyenne, de 15 — 21 — 28 — 34 et 51 embryons, alors que les plus faibles portées enregistrées pour ces tailles sont, respectivement, de 10 — 11 — 18 — 22 et 24, et les plus importantes de 18 — 29 — 38 — 50 et 60 embryons. Le nombre d'embryons incubés varie donc de 10 à 60 pour des ♀ comprises entre 3,3 et 6,3 mm.

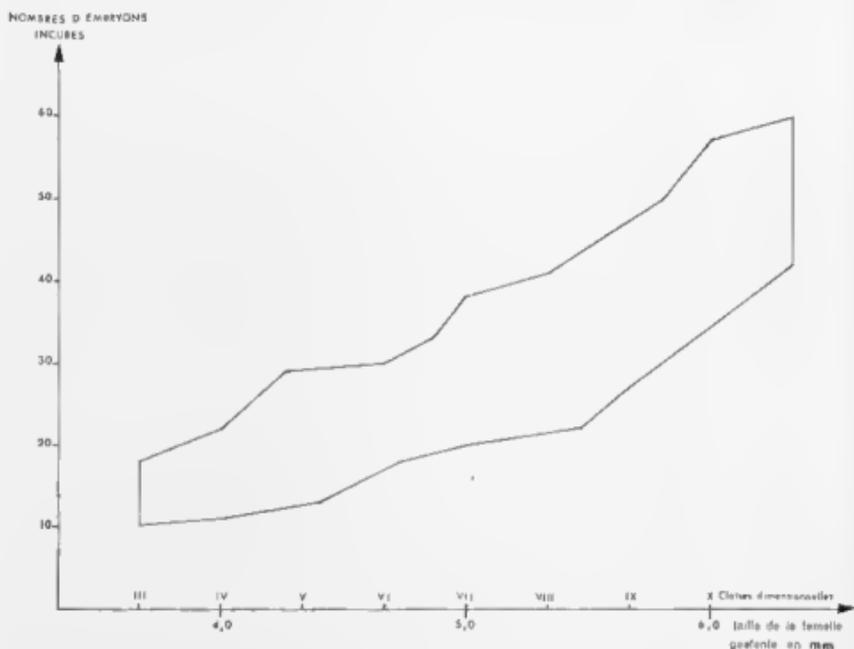


FIG. 34. — *Apsedes latreillei*. Diagramme du nombre d'embryons incubés en fonction de la taille de la femelle gestante. Le polygone enveloppe le nuage de points correspondant aux mesures effectuées.

Chez certains Isopodes, quelques auteurs ont montré la réduction du nombre d'œufs pendant l'incubation (JANCKE, 1926; HOWES, 1939). Nous ne constatons pas ce phénomène chez *Apsedes latreillei*, pas plus que nous ne l'avons constaté chez *Eurydice pulchra* ou *E. affinis*.

Nous n'avons pas pu mettre en évidence une éventuelle variation de fécondité avec la saison. L'étude du cycle reproducteur nous montrera que les ♀ gestantes de printemps, et d'été, n'appartiennent pas à la même génération (les premières ont passé l'hiver pour se reproduire et donner naissance aux secondes). Les deux populations ne sont pas constituées d'individus de tailles identiques et, de plus, les ♀ d'été se reproduisent à une taille plus petite que les ♀ gestantes de printemps; en été, 95 % sont inférieures à 5 mm, alors que de mars à mai 95 % sont supérieures à cette taille. La comparaison de la fécondité des ♀ des deux générations, en ne considérant que des individus de taille voisine, n'a pas donné de résultats significatifs. Si la fécondité des ♀ d'été était plus grande que celle des ♀ de printemps, nous aurions pu voir un nombre d'embryons incubés identique, pour une petite ♀ d'été et une grande ♀ de printemps, mais il n'en est rien, les portées des grandes ♀ de printemps sont plus importantes que les portées des petites ♀ d'été.

C. Cycle reproducteur.

a) MÉTHODES.

Les récoltes les plus abondantes de l'espèce ont été réalisées à La Vigne; elles serviront donc de base à nos comptages (6 241 individus).

Pour établir le cycle reproducteur, nous disposons :

- 1° de la variation du nombre d'individus récoltés mensuellement dans des conditions méthodologiques identiques;
- 2° du nombre d'individus de chaque catégorie (juvéniles, préadultes, mâles, femelles, femelles non reproductrices, femelles gestantes, femelles vides) récoltés chaque mois (et, par conséquent, du pourcentage de chaque catégorie); de la variation de ces données mensuelles au cours du cycle annuel complet;
- 3° de la répartition dimensionnelle d'une partie des individus de chaque catégorie récoltés chaque mois. Deux à trois cents individus ont été, chaque mois, mesurés au micromètre oculaire après avoir été préalablement triés par catégorie. Ce lot d'individus mesurés correspond toujours à l'ensemble des individus d'une ou plusieurs stations, il forme donc un lot homogène et non artificiellement constitué.

Comme pour les autres espèces, les mesures sont effectuées au micromètre oculaire avec une précision de l'ordre du dixième de millimètre. Les *Apscudes* sont généralement en extension, mais, même dans le cas contraire, leur mensuration ne pose aucun problème; elle est seulement plus imprécise mais le regroupement par classe dimensionnelle fait, de toute façon, disparaître cette imprécision de l'ordre de deux dixièmes de millimètre au maximum. Les mensurations s'entendent de la base de l'épine rostrale au bord postérieur du telson, antennes et uropodes exclus. Aucun autre caractère d'âge des individus ne convenait mieux que leur taille. Les résultats sont exprimés dans le cadre de 12 classes dimensionnelles, I à XII — de 3,00 à 6,99 mm — (les deux premières classes ont été rassemblées sur la figure 36).

b) RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION.

Le tableau Q et la figure 35 donnent les résultats des comptages, et pourcentages, pour chaque catégorie (juvéniles et pré-adultes, mâles, femelles, total; femelles non reproductrices, femelles gestantes, femelles vides), et pour chaque récolte mensuelle. Les pourcentages de femelles non reproductrices, de femelles reproductrices, de femelles gestantes et de femelles vides, ont été exprimés par rapport au nombre total de femelles.

La figure 36 représente les histogrammes de répartition dimensionnelle des individus de toutes les catégories en cours d'année.

b 1) Résultats des comptages et pourcentages de chaque catégorie (Tableau Q).

Les juvéniles et préadultes sont présents toute l'année mais particulièrement abondants en novembre (72 %), en décembre (61 %), en janvier (42 %) et en février (46 %).

Les mâles et les femelles sont généralement présents dans tous les comptages, mais la proportion de femelles est toujours deux fois plus importante que la proportion de mâles, sauf en hiver où le rapport numérique des sexes est voisin de l'unité (novembre à février). D'avril à octobre, à l'exception du mois de juillet, les femelles adultes représentent plus de 50 % de la population totale.

Les femelles reproductrices sont présentes de mars à décembre, seuls les mois de janvier et de février ne comportent que des femelles non reproductrices (100 %). La période de reproduction de l'espèce s'étend donc sur une grande partie de l'année, de mars à décembre; tous les individus sont au repos génital en janvier et février, les 2 mois de l'année les plus froids, aussi bien du point de vue météorologique (voir températures aériennes, chapitre météorologie) que du point de vue hydrologique (voir températures moyennes mensuelles de l'eau du bassin, chapitre hydrologie).

	COMPTAGES							POURCENTAGES						
	Juveniles et préadultes	Mâles	Femelles	Total	Femelles non reproductrices	Femelles gestantes	Femelles vides	Juveniles et préadultes total	Mâles total	Femelles total	% non reprod. ♀ total	% gestantes ♀ total	% vides ♀ total	% reprod. ♀ total
Février	353	159	193	705	193			46,1	26,5	27,4	100			
Mars	152	204	291	647	266	24		23,5	31,6	44,9	91,5	8,5		8,5
Avril	40	44	109	193	44	43	22	20,7	22,8	36,5	40,4	39,4	20,2	50,6
Mai	33	21	59	113	36	22	1	29,2	18,6	52,2	61,0	37,3	1,7	39,0
Juin	151	192	408	751	132	267	9	20,2	25,5	54,3	32,4	65,4	2,2	67,6
Juillet	131	115	144	390	66	57	21	33,6	29,4	36,9	45,8	39,7	14,5	54,2
Août	189	199	393	781	288	99	6	24,2	25,5	50,3	73,3	25,2	4,5	26,7
Septembre . .	154	176	357	687	157	168	32	22,4	25,7	51,9	44,0	47,0	9,0	56,0
Octobre . . .	144	69	410	423	114	90	6	34,0	16,3	49,7	54,3	42,9	2,8	45,7
Novembre . .	97	18	19	134	15	4		72,4	13,5	14,1	78,9	21,1		21,1
Décembre . .	490	176	135	801	104	25	6	61,2	21,9	16,9	77,4	18,4	4,5	24,9
Janvier . . .	256	171	189	616	189			11,6	27,7	30,7	100			

TABLEAU Q. — *Apscudes latreillei*. La Vigne, Noctures et pourcentages des diverses catégories récoltées mensuellement de février 1959 à janvier 1960.

Les femelles reproductrices, sauf en avril, juillet et septembre, comprennent presque exclusivement des femelles gestantes; les femelles vides (femelles venant de libérer leur progéniture et dont le marsupium vide est déchiré) ne sont abondantes qu'en avril (20 % de la population femelle), en juillet (15 %) et en septembre (9 %). Ces fortes proportions de femelles vides traduisent une libération de progéniture massive peu de temps avant les récoltes, car ce stade est extrêmement fugace. Les femelles gestantes représentent toujours au moins le cinquième de la population femelle totale, bien que peu nombreuses en mars, au début de la période de reproduction, ainsi qu'en décembre, à la fin de cette même période. Notons que la proportion de cette catégorie présente trois sommets en cours d'année : avril (39 %), juin (39 %) et septembre (47 %). Si l'on considère le pourcentage de femelles reproductrices (gestantes et vides) les maximums sont respectivement de 59, 67 et de 56 %.

Les juvéniles et préadultes ont une proportion très variable en cours d'année. Si leur pourcentage, par rapport à la population totale, monte, nous venons de le voir, leur abondance de novembre à février, il faut, cependant, remarquer qu'entre mars et octobre leur proportion présente trois maximums : en mai 29 %, en juillet 33 % et en octobre 34 %.

Le tableau Q sans être étudié dans le détail, semble révéler l'existence de trois séries puisque, aussi bien pour les femelles gestantes, pour les femelles vides, que pour les juvéniles et préadultes, trois maximums apparaissent en cours d'année.

b2 - Répartition dimensionnelle mensuelle (fig. 30) et enchaînement des générations.

La figure 36 permet de suivre l'évolution de la répartition dimensionnelle d'*Apscudes latreillei* en cours d'année. De février à avril, le vieillissement de la génération G I, qui vient de passer l'hiver, se traduit par l'augmentation de taille

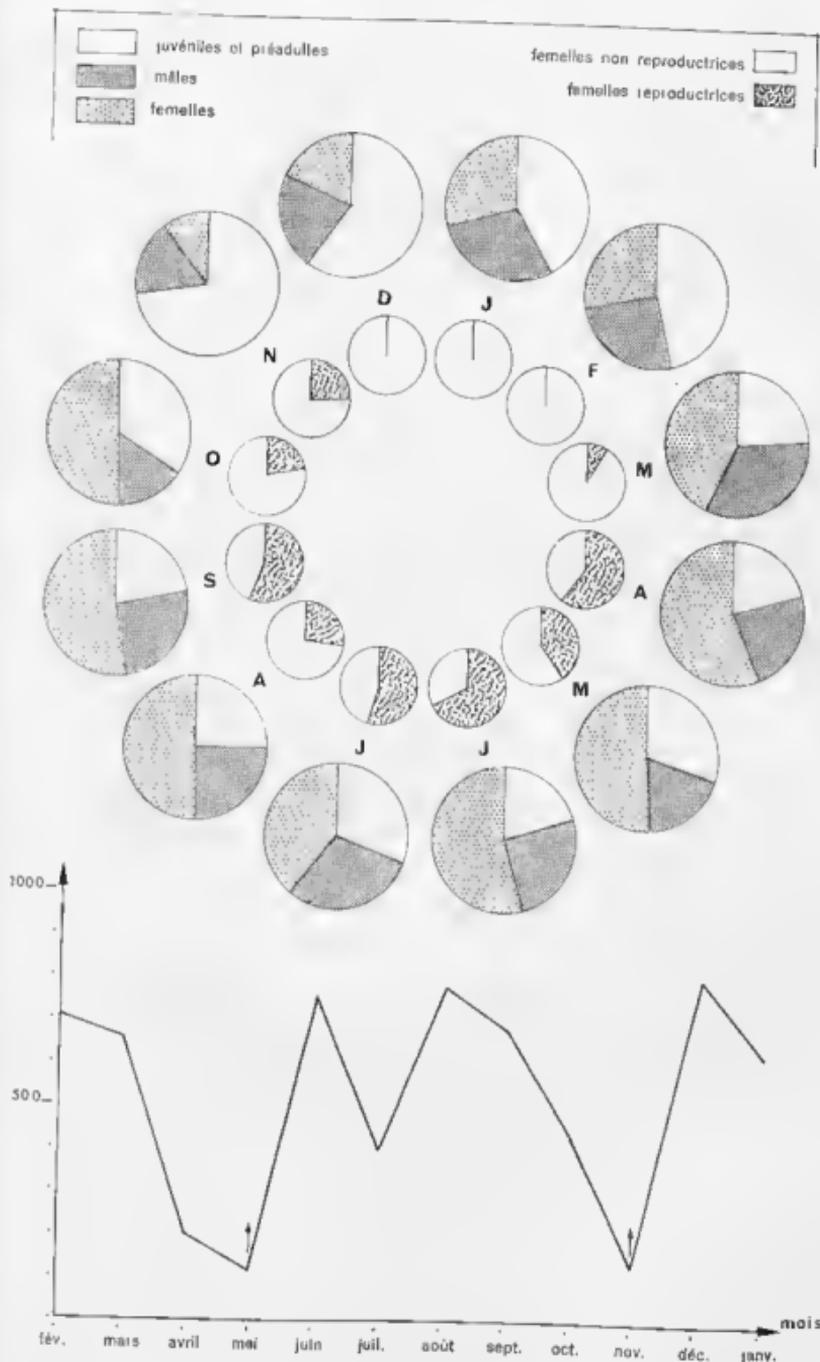


Fig. 35. — *Apseudes latreillei*. La Vigne. Evolution mensuelle de la composition du peuplement.
 — En haut : + couronne externe : proportions relatives des catégories : jeunes et préadultes, mâles et femelles; + couronne interne : proportions des ♀ reproductrices par rapport au nombre total des ♀ récoltées chaque mois.
 — En bas : + Variations de l'abondance mensuelle de l'espèce.

(le mode passe de la classe IV à la classe VIII, et par la disparition des plus petites tailles (classe I le 11 février, II le 10 mars, et III le 23 avril). Le 26 mai, une seconde génération (G2) apparaît, alors que G1 s'épuise; celle-ci, avec encore quelques représentants en juin, a totalement disparu en juillet où G2 a relayé la précédente. Le 24 juillet, G2 compose à elle seule la population d'*Apsodes*; les derniers individus de G1 sont morts comme l'indique la disparition des deux dernières classes dimensionnelles entre juin et juillet. Le mois suivant, le 19 août, l'histogramme de répartition est bimodal, mais il n'est pas net. Des renseignements complémentaires doivent être recherchés par ailleurs. La figure 36 donne la répartition dimensionnelle mensuelle des femelles reproductrices (gestantes et vides). On constate immédiatement un important éclivage entre les récoltes du 26 mai et celles du 24 juin. En mars, avril et mai, les femelles gestantes sont toutes comprises entre les classes VI à XI, elles appartiennent à G1 qui vient de passer l'hiver. En revanche, en juin, le stock de femelles gestantes, presque toutes des classes IV à VII, appartient à la nouvelle génération G2. Le 26 mai, G1 et G2 étaient présentes dans les comptages (voir figure 36), mais les femelles de G2 étaient de taille insuffisante pour procréer. Ces jeunes femelles non reproductrices de G2 sont cependant nombreuses, bien plus nombreuses que les femelles gestantes de G1, ce qui explique la faible proportion de femelles reproductrices que nous avons constatée en mai.

En conclusion le passage de G1 à G2 se fait selon les modalités suivantes :

Février : repos sexuel pour tous les individus G1.

10 mars : début d'incubation de G2 par G1.

23 avril : libération des jeunes embryons G2 par G1.

26 mai : apparition des jeunes G2 dans les comptages.

24 juin : début d'incubation d'une autre génération (G3) par G2, dernières femelles G1 incubant G2.

Les femelles gestantes de G1 se rencontrent de mars à mai et les plus tardives en juin; c'est-à-dire trois mois après les plus précoces. Comme le temps nécessaire à un embryon à peine formé pour atteindre la maturité sexuelle est également de trois mois, il s'ensuit une continuité parfaite de la période reproductrice de l'espèce. Le 26 mai, G2 est présente, alors que toutes les femelles ovigères sont de G1, mais le mois suivant, le 24 juin, il n'y a presque uniquement que des femelles gestantes de G2.

La G2 qui incube déjà dès le mois de juin (65 % de femelles gestantes) va libérer sa progéniture dès juillet (14 % de femelles vides), progéniture qui constitue la génération 3 déjà bien avancée au point de vue dimensionnel le 19 août.

La G3 incube à son tour une autre génération. Le développement de l'espèce étant extrêmement rapide les diagrammes de répartition dimensionnelle varient rapidement d'un prélèvement à l'autre; la génération 3 apparaît brusquement en dessinant un mode, relativement grand, à la classe IV dès le 19 août, mais il n'y a là rien d'exceptionnel et ce mode n'est supérieur que d'une classe au mode qu'avait dessiné la génération 2 en apparaissant dans le diagramme dimensionnel du 26 mai.

La durée maximale du développement embryonnaire est très voisine et même inférieure à 43 jours compte tenu du pourcentage important de femelles vides le 23 avril (20 %), alors que le 10 mars il n'y avait que 8 % de femelles gestantes; les jeunes apparaissent dans les récoltes un mois après leur sortie du marsupium (premières femelles vides le 23 avril, apparition de G2 le 26 mai) et les femelles sont susceptibles de se reproduire le mois suivant (les femelles gestantes en juin sont de G2).

La répartition dimensionnelle des femelles gestantes (figure 36) montre que cette génération 3 produit à son tour une autre génération, en septembre, mais les femelles gestantes de G3 sont extrêmement petites et limitées aux classes IV et V, alors qu'à la classe VI figurent les dernières femelles gestantes de G2. Cette phase reproductrice de G3 incubant G4 explique le troisième et dernier maximum de femelles gestantes et de femelles reproductrices constaté dans le tableau Q. Les récoltes d'octobre ont lieu au moment où les quelques individus de G4

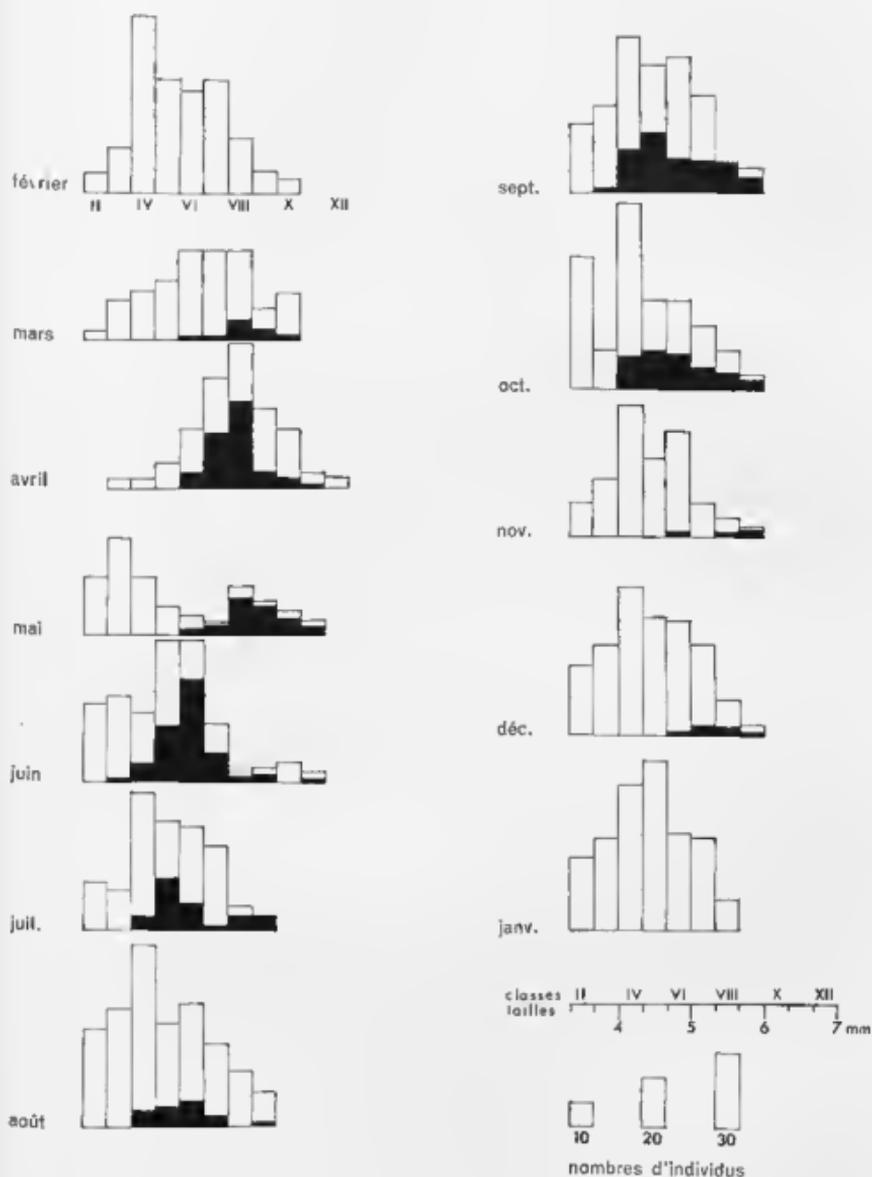


FIG. 36. — *Apsudes latreillei*, La Vigne. Histogrammes de répartition dimensionnelle mensuelle des individus de toutes les catégories. Les parties pleines correspondent aux ♀ reproductrices. Afin de conserver au graphique un aspect régulier, les récoltes de mai et de novembre, numériquement insuffisantes, ont été doublées.

incubés par les femelles précoces, sont encore très petits si bien qu'ils forment un mode à la classe II; néanmoins, deux mois après qu'il ait été notée leur incubation (septembre) ils apparaissent dans les récoltes à la classe IV (novembre). Cette durée de deux mois a été vérifiée pour la génération 2 (incubée le 19 mars, apparue le 26 mai, mode à la classe III), pour la génération 3 (incubée le 24 juin, apparue le 19 août, mode à la classe IV) et pour la génération 4 (incubée le 5 septembre, apparue le 5 novembre, mode à la classe IV). On remarque que la génération 2 a un développement moins rapide que les deux autres générations. La génération 4 va passer l'hiver et c'est autre que la génération mère G1 que nous avons initialement considérée en février. Il est vraisemblable qu'une partie des individus de G3 ceux qui ont été incubés par des femelles tardives de G2, va passer l'hiver avec la G4. En novembre et décembre, il n'y a plus que quelques femelles gestantes car, si le pourcentage des femelles ovigères est encore important (21 à 23 %) il faut remarquer qu'il est étalé par rapport au nombre total de femelles et qu'en réalité les femelles gestantes ne représentent que 6 % de la population totale.

b3 - Rapport numérique des sexes.

À la fin de l'automne la proportion de jeunes et de préadultes devient très importante, elle passe de 34 % en octobre, à 72 % en novembre, au moment où le nombre des ♂ devient presque égal à celui des ♀, en cette fin de période reproductrice. Le rapport numérique des sexes est voisin de 1 de novembre à février, mais chacun des stocks ♂ et ♀ augmente annuellement (variation d'abondance saisonnière) pendant que les jeunes et préadultes diminuent. Ce phénomène correspond à la différenciation de ces derniers, alors que la population dans son ensemble est quantitativement stable et que tous les individus sont en phase de repos sexuel. Cependant, de décembre à mai, le rapport numérique des sexes passe par des valeurs décroissantes : 1,2 - 0,9 - 0,8 - 0,7 - 0,4 - 0,3. La diminution régulière du rapport entre décembre et mai ne peut s'expliquer que par 2 phénomènes : soit une différenciation des préadultes plus importante vers le sexe ♀ que vers le sexe ♂, soit une fragilité plus grande des ♂ au moment de la mise de prépuce. La brusque diminution du rapport ♂/♀ entre mars et mai s'explique par la mort des ♂, qui viennent de passer l'hiver, après la période d'accomplissement. La prédominance des ♀ en cours d'année s'explique par la mortalité précoce des ♂ de chaque génération et par la brièveté de vie de chacune des générations qui se succèdent pendant la période reproductrice. En effet, une récolte à chaque prospection : les ♂ d'une génération, les ♀ de la même génération, mais aussi les ♀ incubantes de la génération précédente.

b4 - Durée moyenne de vie d'un individu.

La durée moyenne de vie d'un individu dépend de la génération dans laquelle il apparaît. Une femelle de G2 quitte le nœud-upium maternel le 23 avril, elle est gestante le 24 juin, et après avoir libéré sa progéniture le 21 juillet elle meurt; son existence est donc comprise entre deux et trois mois. Il en est approximativement de même pour la génération 3. En revanche la G4 (ou G1) dont les premiers individus libérés le 6 octobre vont se reproduire en mars, et disparaître après avoir libéré leur progéniture le 23 avril, ont une existence d'environ sept mois. Cette longévité accrue de la génération d'hiver, comparativement aux deux générations d'été, explique le clivage dimensionnel si net des femelles gestantes entre les mois de mai (G1) et de juin (G2). Ainsi, 90 % des femelles gestantes de la génération d'hiver ont une taille supérieure à 5 mm, alors qu'inversement, 90 % des femelles gestantes des deux générations d'été ont une taille inférieure à 5 mm.

Le plus grand individu mesuré était un mâle de 7 mm. Les plus grandes femelles (trois individus de 6,33 mm) d'ailleurs femelles gestantes de la génération 1 d'hiver ont été récoltées : une en avril, une en mai, et une en juin. Dans la génération 2 d'été les plus grandes femelles gestantes ne dépassent jamais 5,9 mm. Les plus petites femelles gestantes s'observent dans les générations 2 et 3, en juin et septembre (classe III, 3,66 - 3,99 mm), alors que les plus petites de la génération 4 d'hiver ont un millimètre de plus (classe VI, 4,66 - 4,99 mm).

b 5 - Cycle reproducteur schématique [espèce trivoltine (1)]

Le cycle reproducteur d'*Apsudes latreillei* à Arrachon est donc basé sur une génération d'hiver G 1 (longévité moyenne de 7 mois) qui, à partir de mars, incube une génération d'été G 2. Le développement de l'espèce est extrêmement rapide, de l'œuf fécondé à la mort : 3-4 mois; de sa libération du muretopium à la mort après procréation : 2-3 mois. La génération d'été G 2 incube à son tour dès le mois de juin, une génération G 3, qui en septembre incube la génération d'hiver G 4, qui reprend le cycle l'année suivante. Au printemps, la succession de la génération qui vient de passer l'hiver (G 1) par la génération fille (G 2) est très nette (figure 36) mais les suivantes sont moins apparentes en raison du chevauchement des générations (les individus précoces d'une génération apparaissant en même temps que les tardifs de la génération précédente).

b 6 - Répartition verticale préférentielle par catégories (femelles gestantes).

Aucune catégorie (juvéniles, mâles, femelles reproductrices, femelles non reproductrices) ne présente une répartition verticale particulière; en période reproductrice les femelles gestantes se rencontrent à tous les niveaux. Mais les plus précoces, au début du cycle reproducteur, sont aux stations des niveaux inférieurs; ainsi en mars il n'y a que 3,8 % de femelles gestantes mais celles-ci sont exclusivement aux stations 17 et 18, alors que l'espèce est présente des stations 12 à 18.

D. Variation du nombre d'*Apsudes latreillei* récoltés mensuellement à La Vigne.

La figure 35 représente le nombre d'*Apsudes latreillei* récoltés mensuellement sur l'ensemble des 18 stations de La Vigne. L'abondance quantitative de l'espèce doit être liée à l'alternance d'apparitions et de disparitions des différentes générations, dont nous avons constaté l'enchaînement régulier.

Remarques.

Les récoltes de mai et de novembre auraient dû donner un plus grand nombre d'individus, car pour ces deux mois un tri défectueux de deux stations n'a pas permis de recueillir tous les *Apsudes*. Cet inpondérable est dû à la technique de tri, et à l'abondance de débris de zostères qui colmatèrent le tamis sur lequel la faune était triée, provoquant le débordement de celui-ci et la perte d'une partie de la faune. Néanmoins, ces erreurs techniques n'affectent que deux stations pour les mois de mai et de novembre, sur les dix stations verticales que colonise *Apsudes*. Bien que les chiffres soient donnés par défaut, les comptages des autres stations permettent d'affirmer (en rectifiant les stations erronées par proportion avec les stations exactes) que les mois de mai et de novembre s'ils ne constituent pas des minimums absolus ne constituent pas non plus les maximums d'abondance; le nombre d'*Apsudes latreillei* en mai serait compris entre celui d'avril et de juin; le nombre d'*Apsudes latreillei* en novembre serait un peu supérieur à celui d'octobre. De toutes façons les minimums de la courbe de variation annuelle sont en avril-mai et en octobre-novembre, et les valeurs d'avril, d'une part, et d'octobre d'autre part, sont exemptes de toute erreur.

La figure 35 montre dans la variation annuelle de l'abondance d'*Apsudes latreillei* trois minimums et trois maximums qui chronologiquement trouvent leurs explications dans les aspects ci-dessous du cycle reproducteur de l'espèce :

maximum en décembre, janvier, février, mars : génération G 1 d'hiver qui est stable quantitativement, avec une légère diminution due à la mort naturelle des individus et aux diverses prédations.

minimum en avril-mai : disparition de la génération d'hiver G 1, mort des mâles puis des femelles après libération de leurs progénitures G 2.

(1) Voir note infrapaginale page 117.

maximum en juin : épanouissement quantitatif de G 2.

minimum en juillet : diminution quantitative de la population due à la disparition d'une fraction de G 2 après procréation.

maximum en août-septembre : épanouissement quantitatif de G 3 alors que G 2 disparaît progressivement.

minimum en octobre-novembre; disparition de G 3 avant que G 4 ne soit quantitativement abondant dans les récoltes.

Chaque minimum correspond donc à la mort d'une génération (avril : G 1, juillet : G 2 et octobre : G 3) incomplètement remplacée, quantitativement, par la génération qu'elle vient d'incuber, car les individus sont encore trop petits pour être récoltés.

Chaque maximum correspond à l'apparition et au maintien dans les comptages des individus des différentes générations (décembre, janvier, février et mars : G 1 - juin : G 2 - août : G 3).

E. Comparaison des données précédentes sur le cycle reproducteur d'*Apsudes latreillei* avec les données bibliographiques.

Les seuls renseignements bibliographiques ayant trait à cette espèce se rapportent à la sous-espèce créée par BACESCO en 1961 : *Apsudes latreillei mediterraneus*; ces renseignements sont les suivants :

« taille : mâle : 2,8 (1) - 4,3 mm (moyenne 3,4)

femelles œuvées : 3-5 mm (moyenne 3,8)

reproduction : des rares femelles ovigères même en hiver; produits génitaux : 4 (femelles de 3,1 mm) à 27 (femelles de 3,8 mm) ».

Apsudes latreillei mediterraneus est une sous-espèce de petite taille comparativement à l'*Apsudes latreillei* du bassin d'Arcachon (dont les plus grands mâles mesurent 7 mm et les plus grandes femelles gestantes 6,3 mm). Les femelles gestantes observées par BACESCO sont bien plus petites que celles qui peuvent être récoltées à Arcachon; le nombre d'embryons incubés sera plus faible et au lieu de 10 à 60 embryons incubés pour des femelles de 3,3 à 6 mm à Arcachon, BACESCO indique 4 et 27 embryons pour des femelles gestantes de 3,1 à 3,8 mm. D'autre part, BACESCO signale des femelles ovigères même en hiver. Si les deux populations méditerranéennes et atlantiques correspondent bien à la même espèce il n'y a rien d'exceptionnel, compte tenu du cycle que nous avons décrit à Arcachon, pour que des femelles soient ovigères, en hiver, en méditerranée orientale où la température de l'eau ne descend jamais au-dessous de 10°, ce qui à Arcachon provoque l'arrêt de la reproduction d'*Apsudes latreillei* en hiver.

CHAPITRE IV

BATHYPOREIA PILOSA LINDSTROM, 1855
BATHYPOREIA SARSI WATKIN, 1939
BATHYPOREIA PELAGICA BATE, 1856
BATHYPOREIA GUILLIAMSONIANA (BATE, 1856)

I. TAXONOMIE ET BIBLIOGRAPHIE

II. ÉTHOLOGIE ET ÉCOLOGIE

- A. NAGE ET CREUSEMENT.
- B. PÉRIODE D'ACTIVITÉ, PHASE PÉLAGIQUE.
- C. RÉPARTITION EN PROFONDEUR DANS LE SÉDIMENT.
- D. *B. PILOSA*, *B. GUILLIAMSONIANA* ET *B. SARSI* À ARCACHON.
- E. *B. PILOSA*, *B. SARSI* ET *B. PELAGICA* DANS LE BOLLONNAIS.
- F. VARIATIONS DE LA RÉPARTITION VERTICALE DE *B. PILOSA* AVEC LA SAISON.
- G. VARIATIONS DE LA RÉPARTITION VERTICALE AVEC LES CONDITIONS MARÉGRAPHIQUES.
- H. DENSITÉS MAXIMALES ET IMPORTANCE NUMÉRIQUE DES BATHYPOREIA.

III. CYCLE REPRODUCTEUR ANNUEL.

- A. CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES.
- B. TAILLES MAXIMALES OBSERVÉES.
- C. NOMBRE D'EMBRYONS INCUBÉS PAR LES FEMELLES GESTANTES.
 - a) Variation du nombre d'embryons incubés en fonction de la taille de la ♀ gestante. Etude d'une population de ♀ gestantes à une époque déterminée de l'année. *Bathyporeia pelagica*.
 - b) Etude de la variation de fécondité des ♀ d'une même génération avec la saison. *Bathyporeia pelagica*.
 - c) Variation de fécondité des ♀ en cours d'année.
 - d) Fécondité de *B. sarsi*, *B. pilosa* et de *B. guilliamsoniana*.
- D. CYCLES REPRODUCTEURS DES BATHYPOREIA.
 - a) Cycle reproducteur de *B. pilosa* à Wissant.
 - b) Cycle reproducteur de *B. pilosa* à Arcachon.
 - c) Cycle reproducteur de *B. pelagica* à Wimereux.
 - d) Cycle reproducteur de *B. sarsi* à Wimereux et à Arcachon.
 - e) Cycle reproducteur de *B. guilliamsoniana* à Arcachon.
 - f) Conclusions sur les cycles reproducteurs des *Bathyporeia*.

BATHYPOREIA PILOSA LINDSTROM, 1855.

BATHYPOREIA SARSI WATKIN, 1939.

BATHYPOREIA PELAGICA BATE, 1856.

BATHYPOREIA GUILLIAMSONIANA (BATE, 1856).

I. TAXONOMIE ET BIBLIOGRAPHIE

Le genre *Bathyporeia* a été révisé par WATKIN en 1939. Cet auteur clarifiait la systématique du genre en distinguant, d'une part *B. pelagica* Bate, 1856 et *B. elegans* WATKIN, 1939 confondues jusqu'alors sous le nom spécifique de la première espèce, et en distinguant, d'autre part, *B. pilosa* Lindström, 1855 et *B. sarsi* WATKIN, 1939 précédemment confondues, parfois même sous un autre nom ; *B. robertsoni*. Ainsi, dans CHEVREUX et FAGE (1925), *B. robertsoni* correspond à *B. sarsi* WATKIN.

Au cours de nos prospections nous avons étudié 4 espèces du genre *Bathyporeia*, soit à Arcachon, soit dans le Boulonnais, soit dans les deux régions afin de comparer les cycles reproducteurs. Il s'agit de :

<i>B. pilosa</i> Lindström, 1855	: Arcachon et Boulonnais.
<i>B. sarsi</i> WATKIN, 1939	: Arcachon et Boulonnais.
<i>B. pelagica</i> Bate, 1856	: Boulonnais.
<i>B. guilliamsoniana</i> (Bate, 1856)	: Arcachon.

La détermination des *Bathyporeia* est grandement facilitée par l'excellent travail de WATKIN (1939 a), en particulier par la clé dichotomique qu'il donne. Néanmoins, si la distinction entre *B. pilosa* et *B. sarsi* est extrêmement facile en observant l'article basal de l'antenne I, le nombre de groupes d'épines sur la troisième plaque épimérale ne semble pas être un caractère systématique aussi absolu que le premier.

WATKIN donnait, en 1939, la répartition géographique des différentes espèces. Compte tenu des travaux postérieurs, les limites géographiques actuellement connues de chaque espèce sont les suivantes :

+ *B. pilosa* : Mer Baltique (Kattegat, côtes danoises et norvégiennes), Mer du Nord (Allemagne : REMANE, 1940; STOCK et DEVOS, 1960; MOVAGHAR, 1964; et Hollande : VAEN, 1963). Côtes de Grande-Bretagne et des Hébrides. Dans la Manche, l'espèce a été signalée sur les côtes anglaises par GOODHART (1941), puis HOLME (1949), et sur les côtes françaises par RENAUD DEBYSER et SALVAT (1963) à Wissant, et par TUFELMOND (1964) à Roscoff. La limite méridionale de l'espèce est actuellement Arcachon (SALVAT, 1962 et 1964). Il est probable que les *B. robertsoni* récoltées par GIORDANI SOIKA (1955), sur les côtes françaises, se rapportent à la fois à *B. pilosa* Lindström, 1855, et à *B. sarsi* Watkin, 1939.

+ *B. sarsi* : L'espèce a été signalée des côtes de la mer du Nord (Danemark, Norvège, Grande-Bretagne, Hollande, Allemagne), ainsi que près de Liverpool par PERKINS (1956), sur la côte ouest anglaise, et sur les côtes françaises et anglaises de la Manche. Cette espèce est présente à Arcachon, dont la localité constitue la limite méridionale actuellement connue de son aire de répartition géographique.

+ *B. pelagica* : En 1939, selon WATKIN, l'espèce était strictement limitée aux plages sableuses de Grande-Bretagne. Depuis cette date, quelques publications signalent sa présence en dehors de cette région : en Allemagne (MOVAGHAR, 1964), en France (BERTHARD, 1940; BART, 1960; RENAUD DEBYSER et SALVAT, 1963; TUFELMOND, 1964). *B. pelagica* n'a pas été signalée au sud de Roscoff et l'espèce semble absente de la région arcachonnaise (la récolte de *B. pelagica* à Arcachon dans la

faune de France de CHEVREUX et FAGE, 1925, ne correspond pas à cette espèce, comme le montre nettement la forme de l'article basal de l'antenne I).

+ *B. guilliamsoniana* : Cette espèce a une répartition géographique beaucoup plus large que les précédentes. Elle a été récoltée sur toutes les côtes européennes, à l'exception des côtes baltiques. Elle fut récemment signalée dans l'Adriatique (GIORDANI SOIKA, 1955) et la mer Noire (GONOU, 1963).

L'essentiel de nos connaissances sur les *Bathyporeia* est dû aux remarquables travaux de WATKIN. Après une note préliminaire, en 1937, donnant la répartition verticale de 4 espèces du genre *Bathyporeia*, l'auteur poursuit ses recherches par la révision systématique du genre (1939 a), par son étude éthologique (nage et creusement, 1939 b, déjà étudiés par SCHELLENBERG, 1929; phase pélagique, 1939 c), et écologique (1941 b). D'autres auteurs ont publié d'intéressantes observations écologiques sur certaines espèces du genre. Il était inutile de reprendre les observations de WATKIN concernant la nage, le creusement et la phase pélagique. Nous résumerons donc brièvement ces observations. Nous traiterons ensuite d'observations écologiques effectuées à Arcachon, et dans le Boulonnais, en tenant compte d'observations analogues réalisées par d'autres auteurs, depuis les travaux de WATKIN. Enfin, nous étudierons les cycles reproducteurs des espèces, problème qui n'a été abordé que par MOVAGMAR (1964) grâce à quelques prélèvements au printemps et en été, dans l'estuaire de l'Elbe.

II. ÉTHOLOGIE ET ÉCOLOGIE

A. Nage et creusement.

Chez toutes les espèces du genre *Bathyporeia*, les mécanismes de nage et de creusement sont identiques. Les *Bathyporeia* nagent, comme les *Haustorius* et les *Urothoe*, grâce au rythme métachronique de leurs pléopodes, mais leur nage en position normale (alors que les *Haustorius* nagent la partie dorsale vers le bas) est bien plus rapide que celle des *Urothoe*, elle-même bien plus rapide que celle des *Haustorius*. Très comprimées latéralement, alors que les autres *Haustoriidae* sont peu hydrodynamiques, les *Bathyporeia* sont extrêmement bien adaptées à la vie en pleine eau; grâce à la forme en « soc de charrue » de l'article basal de l'antenne I, elles pénètrent très rapidement le sédiment (SCHELLENBERG, 1929). *Bathyporeia* creuse (WATKIN, 1939 b) grâce au balayage réalisé par les seconds gnathopodes, et les pérélopes III et IV, aidés par les deux premiers uropodes. Ce mécanisme de creusement est plus proche de celui d'*Ampelisca*, que de celui d'*Haustorius*.

B. Période d'activité; phase pélagique.

WATKIN (1939 c) a étudié la phase pélagique des *Bathyporeia* (*B. pilosa*, *B. pelagica*, *B. guilliamsoniana* et *B. elegans*) dans la baie de Kames. Après une étude de leur répartition verticale sur la plage, il a procédé à des séries de pêches planctoniques par niveaux cotidaux. Il constate qu'en phase pélagique les espèces conservent une répartition verticale analogue à celle qu'elles ont dans les sédiments meubles intertidaux. Il constate que les individus en phase pélagique correspondent à toutes les catégories de l'espèce (jeunes, ♂, ♀, imatures ou adultes), mais que le nombre d'adultes est plus grand que celui des imatures alors que c'est l'inverse dans le sédiment. Il constate également une phase pélagique numériquement importante au moment des pleines lunes. COLMAN et SEGROVE (1955 a et b) confirment, par la suite, quelques-unes des observations établies par WATKIN.

C. Répartition en profondeur dans le sédiment.

Selon WATKIN (1942), plus de 90 % des individus vivent dans le premier centimètre du sédiment. Cette observation est particulièrement importante pour

B. pilosa qui colonise des hauls niveaux subissant des variations de température, au cours d'insolations estivales, ou de refroidissements hivernaux. Nous avons effectué quelques comptages qui montrent une répartition effectivement superficielle. A la Pointe-aux-Oies *B. sarsi* et *B. pelagica* sont pour 87 % dans les 5 premiers centimètres (figure 37); les derniers individus se récoltent à 12 cm

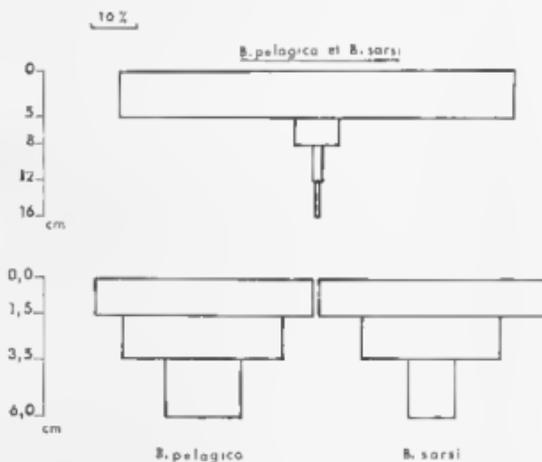


FIG. 37. — *Bathyporeia pelagica* et *B. sarsi*. Répartition quantitative en profondeur.
 en haut : Wimereux, le 18.2.61.
 en bas : Wimereux, le 26.3.61.

(1 % du nombre d'individus). Une seconde série de comptages plus détaillée, par strates de sédiment moins hautes, indique qu'il y a plus d'individus dans les quinze premiers millimètres que dans les quinze suivants; les comptages ont été effectués sur deux fois un quart de mètre carré et la répartition quantitative proportionnelle de *B. sarsi* et de *B. pelagica* est identique.

D. *B. pilosa*, *B. guilliamsoniana* et *B. sarsi* à Arcachon.

a) *B. PILOSA* ET *B. GUILLIAMSONIANA* A LA VIGNE (fig. 38).

B. pilosa a été récoltée au cours de chaque prospection mensuelle dans les sédiments situés en amont de l'horizon de résurgence à La Vigne (327 individus en un an). Les caractéristiques de sa répartition verticale sont les suivantes :

- limite d'extension supérieure : station 3, cote 3,18 m. niveau de H.M.M.E.m.;
- zone d'abondance (75 % des individus) : stations 6, 7 et 8, cote 2,22 à 1,52 m;
- zone optimale (50 % des individus) : stations 6 et 7, niveau moyen et légèrement en aval;
- limite d'extension inférieure : station 10, cote 1,09 m, entre le niveau de B.M.M.E.m. et le niveau de B.M.m., niveau de l'horizon de résurgence par marées de vives-eaux.

Les niveaux de forte densité de *B. pilosa* sont exclusivement limités à la zone de rétention, et l'espèce est exclue de la zone de saturation.

B. guilliamsoniana, bien que peu abondante (82 individus récoltés en un an) montre une répartition verticale inférieure, de la station 9 à la station 20, du niveau de B.M.M.E.m. au niveau de B.M.V.E.m. Il n'apparaît pas de zone d'abondance; les récoltes sont plus nombreuses aux niveaux inférieurs. L'espèce n'est pas limitée à la zone intertidale, et elle colonise les sédiments infralittoraux non exondables.

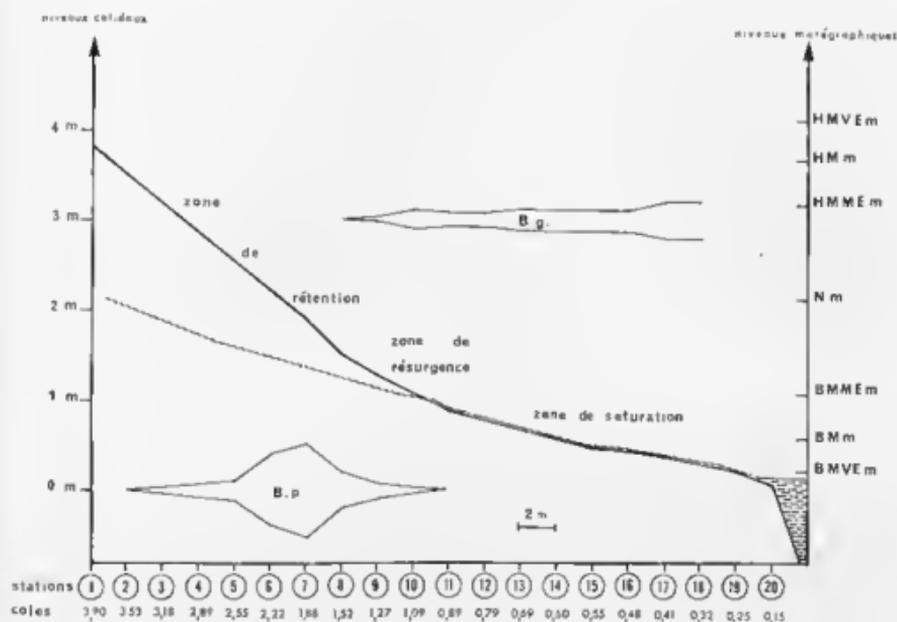


FIG. 38. — *Bathyporeia pilosa* et *B. guilliamsoniana*. Répartition verticale annuelle quantitative à La Vigne (Arzacq).

B. pilosa et *B. guilliamsoniana* se partagent l'estran de part et d'autre du niveau de B.M.E.m., ou encore de la zone de résurgence. Alors que *B. pilosa* est limitée à la zone rétention, *B. guilliamsoniana* est abondante dans la zone de saturation. Ces deux espèces sont présentes au Camp mais y sont plus rares.

La position supérieure sur l'estran de *B. pilosa* avait été signalée par de nombreux chercheurs de même que la position infralittorale de *B. guilliamsoniana* (signalée jusqu'à 34 m de profondeur par REIBISCH, 1906, et jusqu'à 26 m par MOVAGHAR, 1964).

b) *B. SARSI* ET *B. PILOSA* A ARGUIN.

Près de 450 *B. sarsi* ont été récoltées sur l'estran océanique d'Arguin, au cours des douze mois de prospection. Les récoltes des mois pendant lesquels le profil topographique de la plage est demeuré relativement stable font apparaître une répartition verticale de la station 9 à la station 22, c'est-à-dire dans des sédiments inférieurs au niveau moyen. Les fortes densités de population sont enregistrées juste en amont de l'horizon de résurgence, et au niveau de celui-ci.

Comparativement à la répartition verticale de *B. pilosa*, à La Vigne, les récoltes de *B. sarsi*, à Arguin, indiquent une répartition légèrement plus inférieure de cette seconde espèce par rapport à la première.

Sur ce même estran d'Arguin, 53 *B. pilosa* ont été également récoltées, toutes dans les sédiments proches du niveau de résurgence. Bien que la répartition verticale de *B. sarsi* soit légèrement plus inférieure que celle de *B. pilosa*, les deux espèces ont une répartition qui se recoupe. Leur distribution géographique à La Vigne (*B. pilosa* exclusivement) et à Arguin (9 *B. sarsi* pour 1 *B. pilosa*) est la conséquence d'une adaptation de *B. pilosa* aux eaux mésohalines alors que *B. sarsi* est une espèce océanique. Ce phénomène a été constaté par GOODHART (1941), STROCK et DEVOS (1960) et MOVAGHAR (1964). *B. guilliamsoniana*, espèce caractéristique, comme nous l'avons vu, de la zone de saturation, avec tous les facteurs du milieu qui s'y rattachent, ne peut coloniser Arguin où n'existe aucune zone semblable.

E. *B. pilosa*, *B. sarsi* et *B. pelagica* dans le Boulonnais.

WATKIN (1939 c et 1942) donne les diagrammes de répartition verticale pour deux de ces espèces : *B. pilosa* présente une répartition totalement en amont de celle de *B. pelagica* dans la baie de Kames; l'espèce *B. sarsi* est absente. COLMAN et SEGROVE (1955 a) donnent la répartition de *B. sarsi* et de *B. pelagica*, cette dernière ayant une répartition verticale légèrement plus inférieure que la première (mais cette fois, c'est *B. pilosa* qui est absente des prospections). HOLME (1949), dans l'estuaire de l'Exe, donne la répartition verticale de *B. pilosa* et de *B. sarsi*, mais, cette fois, c'est *B. pelagica* qui est absente; les deux répartitions se recoupent en aval du niveau de H.M.M.E. Nos observations à Wissant, qui concernent, cette fois, les trois espèces sur un même estrun, font ressortir une distribution verticale différente (figure 39, établie à la suite de prospections de stations d'un mètre carré en août 1964) :

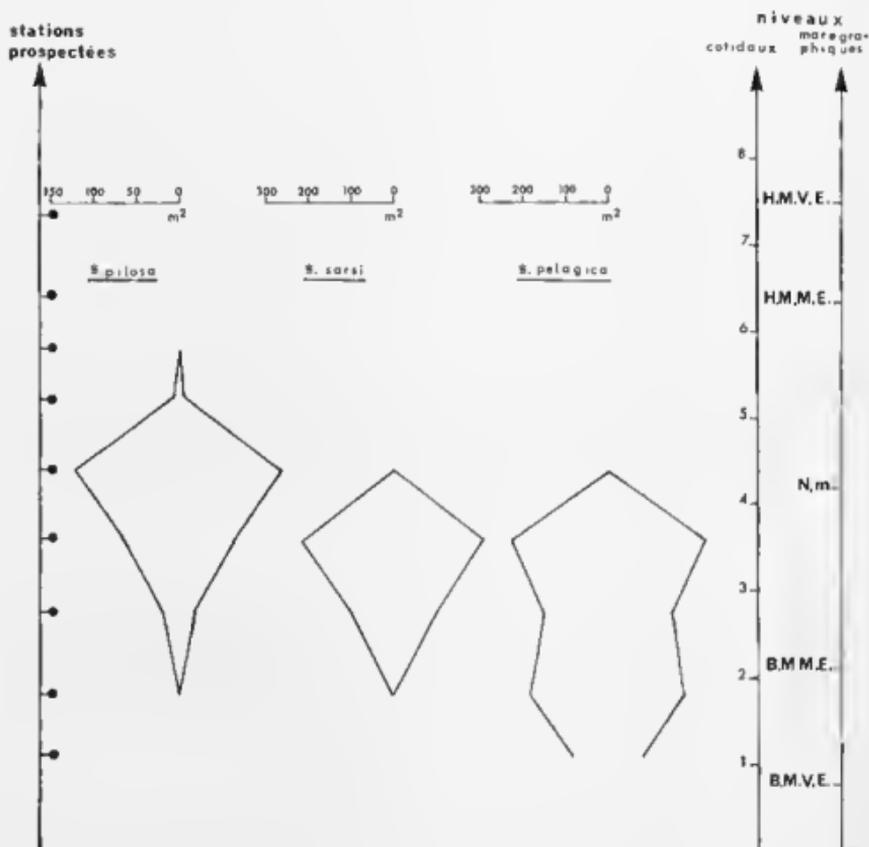


FIG. 39. — *Bathyporeia pilosa*, *B. sarsi* et *B. pelagica*. Répartition verticale à Wissant.

• *B. pilosa* ne dépasse pas le niveau de H.M.M.E., sa densité maximale est au niveau moyen; sa limite inférieure se situe au niveau de B.M.M.E. Cette répartition de *B. pilosa*, selon les niveaux marégraphiques, concorde avec la répartition observée à La Vigne dans le Bassin d'Arcachon.

• *B. sarsi* possède une répartition plus inférieure qui ne débute qu'au niveau moyen; elle trouve sa densité maximale légèrement en aval, et une limite inférieure vers le niveau de B.M.M.E., comme *B. pilosa*. Cette répartition verticale

de *B. sarsi*, à Wissant, concorde parfaitement avec nos observations dans les stations arcachonnaises : répartition en amont du niveau moyen à Arguin, et répartition plus inférieure de *B. sarsi* comparativement à *B. pilosa*.

• *B. pelagica* ne colonise que les niveaux inférieurs, au-dessous du niveau moyen; elle est abondante aux bas niveaux où sont absentes *B. pilosa* et *B. sarsi*.

Les trois espèces ci-dessus sont également présentes à Wimereux (Pointe-aux-Oies) mais *B. pilosa* est plus rare, alors que *B. sarsi* et *B. pelagica* atteignent sur cet estran de plus grandes concentrations qu'à Wissant.

Dans le Boulonnais, trois stations ont été prospectées mensuellement pendant un cycle annuel complet. La station de la Pointe-au-Oies permettait, au niveau étudié, de récolter *B. sarsi* et *B. pelagica*; ce n'est qu'exceptionnellement que furent récoltées quelques *B. pilosa* à ce niveau. A Wissant, deux stations furent prospectées : la première au niveau moyen de marée, pour l'étude d'*Haustorius arenarius* et de *B. pilosa*, et la seconde, de niveau plus inférieur pour *Urothoe brevicornis* (station dans laquelle on rencontrait également *B. pelagica*).

F. Variations de la répartition verticale de *B. pilosa* avec le saison.

En raison de sa position élevée sur l'estran, *B. pilosa* pourrait présenter, comme *Eurydice pulchra* et *E. affinis*, une répartition verticale variable avec la saison, sous l'influence des conditions climatiques. Au cours des mois les plus chauds, de juin à septembre, aucune *Bathyporeia pilosa* ne fut récoltée à La Vigne aux quatre premières stations; en revanche, d'octobre à mai, les individus récoltés aux stations 3 et 4 représentent respectivement 1 et 5 % de la faune de l'estran. Alors que d'octobre à mai 17 % des individus ont été récoltés aux stations 3, 4 et 5, de juin à septembre, cette proportion tombe à 2% seulement et ceux-ci exclusivement à la station 5. *B. pilosa* déserte donc les hauts niveaux au cours des mois les plus chauds, et les limites d'extension supérieures font apparaître entre les mois de janvier et de juillet une différence en hauteur de presque 1 m (station 3 et station 5).

Etant donné sa distribution superficielle dans le sédiment (tous premiers centimètres) il s'ensuit que *B. pilosa* supporte des variations thermiques très importantes, un peu inférieures à celles que nous avons envisagées pour *Eurydice pulchra* à la cote 2,70 m. Pour *B. pilosa*, dont la phase benthique se situe dans les 5 premiers centimètres du sédiment, le choc thermique à l'arrivée du flot est particulièrement important. Au niveau de sa zone optimale *B. pilosa* est émergée pendant 5 à 6 heures en vives-eaux, comme en mortes-eaux; à ces niveaux, le sédiment perd son eau de gravité dans les minutes qui suivent son émergence et il devient extrêmement sensible aux conditions thermiques aériennes. La faune est d'autant plus sensible à ces variations de température qu'elle vit dans la pellicule superficielle du sable. Des changements de température d'une amplitude de 15° ont été enregistrés à l'arrivée du flot au cours d'une journée ensoleillée en juillet-août.

B. guilliamsoniana, comme les autres espèces de la zone de saturation, ne présente aucune variation saisonnière dans sa distribution verticale.

G. Variations de la répartition verticale avec les conditions merégraphiques.

Des séries de prélèvements faunistiques, effectuées en octobre 1962 à La Vigne, par des coefficients de marées différents, montrent que *B. pilosa* présente une distribution verticale inchangée en vives-eaux, en mortes-eaux et en marées moyennes.

H. Densité maximale et importance numérique des *Bathyporeia*.

B. pilosa : La plus grande densité que nous ayons enregistrée à Arcachon fut de 372 individus au mètre carré en juin à La Vigne. A Wissant, l'espèce n'est guère plus abondante avec 238 ind./m². Ces concentrations sont très faibles

comparativement à celles relevées sur les côtes de Grande-Bretagne : WATKIN (1942), 17 000 ind./m² — HOLME (1949), 2 180 — ou dans l'estuaire de l'Elbe, MOVAGHAR (1964), 4 580 ind./m².

B. sarsi : concentration maximale de 446 ind./m² à Arcachon, en août 1959, et de 1 105 ind./m² à Wimereux, en mars 1961. La concentration à Wimereux, à l'inverse de l'espèce précédente, est plus importante que les concentrations relevées par HOLME (1949), PERKINS (1956), COLMAN et SEGROVE (1955 a), VADEN (1963) et MOVAGHAR (1964); le premier auteur donnait un maximum de 352 ind./m².

B. pelagica : concentration maximale de 1 805 ind./m², à Wimereux, en mars 1961. WATKIN (1939 c) avait recensé jusqu'à 1 260 ind./m² alors que CRAWFORD (1937 b) observait des concentrations plus faibles encore, ainsi que SOUTHWARD (1953), COLMAN et SEGROVE (1955 a), PERKINS (1956) et MOVAGHAR (1964).

B. guilliamsoniana : toujours en faible concentration de quelques individus par prélèvement. Nous notons, cependant, 72 ind./m² en novembre à Arcachon, alors que, dans une localité plus septentrionale, MOVAGHAR (1964) compte 240 ind./m² dans l'estuaire de l'Elbe, et que, dans une localité plus méridionale, GIORDANI SOIKA (1955) en recense 625 au m² à Vasto, dans l'Adriatique.

Dans l'ensemble faunique de la plage semi-abritée de La Vigne, *B. pilosa* est numériquement moins importante que *B. sarsi* sur l'esplan océanique d'Arguin. A La Vigne, *B. pilosa* constitue 2,1 % de la faune carcinologique et 1,7 % de la macrofaune totale. A Arguin, *B. sarsi* constitue 10,5 % de la faune carcinologique (comportant essentiellement les Amphipodes fouisseurs *Haustorius arenarius* et *Urothoe brevicornis*) et 6,2 % de la macrofaune totale. Ces valeurs étant établies sur l'ensemble des douze mois de prospections.

III. CYCLE REPRODUCTEUR

A. Caractères sexuels secondaires.

Chez les *Bathyporeia* les ♂ et les ♀ peuvent être facilement distingués grâce aux caractères sexuels secondaires :

Les ♀, qui possèdent 5 paires de lamelles branchiales (aux périopodes II à VI) ne possèdent qu'un petit nombre de lamelles incubatrices : trois paires aux périopodes III, IV et V. Ces oostégites sont des caractères sexuels constants qui apparaissent vers 3,5 mm et se bordent de soies en période reproductrice. Le temps nécessaire pour mener à terme une portée est extrêmement court chez les espèces du genre *Bathyporeia* (une quinzaine de jours, voir WATKIN, 1939 c) comparativement aux espèces étudiées précédemment, même parmi la famille des *Haustoriidae* (genre *Haustorius*, genre *Urothoe*). Selon la saison, des ♀ de grande taille peuvent être à oostégites ciliés, c'est-à-dire en période reproductrice, ou à oostégites non ciliés, c'est-à-dire en période de repos sexuel (*B. pilosa*, ♀ de 5,3 mm en février). Chez *Bathyporeia*, la ciliature des oostégites est un caractère sexuel secondaire lié à la période reproductrice et pas nécessairement à l'incubation; nous avons, en effet, observé des ♀ gestantes qui, isolées, muent après libération de leur progéniture et acquièrent à nouveau des oostégites ciliés sans qu'il y ait incubation d'œufs dans le marsupium. Les produits génitaux, dans l'ovaire, sont bleus, ainsi qu'une partie de chaque embryon dans le marsupium. La distinction entre ♀ à oostégites non ciliés et à oostégites ciliés permet, pour chaque population mensuelle, de connaître la proportion de ♀ en repos sexuel, et la proportion de ♀ reproductrices, catégories parfois nommées ♀ imatures, et ♀ adultes (COLMAN et SEGROVE, 1955 a). Compte tenu de la courte durée d'incubation, chaque ♀ mène plusieurs portées à terme dans le courant de l'année.

Les ♂ possèdent des antennes I et II robustes; chez les adultes, les antennes II sont grandes, elles sont égales ou dépassent la longueur du corps, selon les espèces. Le nombre d'articles de l'antenne II est toujours inférieur ou égal à 10, quelle que soit l'espèce, chez les individus ♀, alors qu'il est toujours supérieur à ce nombre chez les ♂. Les jeunes ♂, aux courtes antennes, peuvent

être facilement reconnus car si l'antenne II est courte elle possède un grand nombre d'articles très courts, qui s'allongent par la suite. Les apophyses génitales sont très nettement visibles sous le septième sternite.

Les individus ne présentant aucun caractère sexuel secondaire sont classés dans la catégorie des juvéniles, dont nous n'avons recueilli que peu d'individus car, en raison de leur forme et de leur taille, ils passent très facilement par les vides de maille du tamis.

B. Tailles maximales observées.

Les comparaisons de taille entre les populations arcachonnaises et boulonnaises, pour les deux espèces qui se retrouvent dans ces deux régions, ne donnent pas les mêmes résultats : Nous n'avons décelé aucune différence dans les tailles maximales atteintes par *B. sarsi* à Arcachon et à Wimereux; en revanche, pour *B. pilosa*, nous observons une très légère différence.

Les tailles maximales des ♂ sont généralement plus petites que celles des ♀, d'un dixième approximativement. Les tailles maximales des diverses espèces sont basées sur des mensurations de centaines d'individus de chaque espèce, tout au long de l'année; nous indiquerons entre parenthèse les tailles maximales observées par MOVAGHAR (1964) dans l'estuaire de l'Elbe :

B. guilliamsoniana : 7,8 mm (8 mm).

B. sarsi : 7,3 mm (7 mm).

B. pelagica : 6,8 mm (6 mm).

B. pilosa : 6,3 mm dans le Boulonnais et 6,8 mm dans le Bassin d'Arcachon (5,5 mm).

C. Nombre d'embryons incubés par les femelles gestantes.

Le nombre d'embryons incubés par une ♀ du genre *Bathyporeia*, à une époque déterminée de l'année, ne semble pas différer en fonction de son appartenance spécifique (à taille égale de la ♀, bien entendu). Nous étudierons à ce sujet *B. pelagica*, pour donner ensuite quelques valeurs relatives aux trois autres espèces.

a) VARIATION DU NOMBRE D'EMBRYONS INCUBÉS EN FONCTION DE LA TAILLE DE LA ♀ GESTANTE. ÉTUDE D'UNE POPULATION DE ♀ GESTANTES A UNE ÉPOQUE DÉTERMINÉE DE L'ANNÉE. *B. pelagica* (fig. 40).

Sur plus d'une centaine de ♀ ovigères, récoltées dans le Boulonnais, en mars 1961, nous avons noté : la taille de la ♀ — le nombre d'embryons incubés — et la taille moyenne des embryons.

JENSEN (1958) a montré, chez divers malacostracés, que le nombre relatif d'embryons incubés par une ♀ dépendait de son volume, de telle sorte que le nombre d'embryons et le cube de la taille de la femelle ont une relation qui répond à une loi linéaire.

Aucune relation n'est apparue, à taille identique de la ♀ incubante, entre le nombre d'embryons incubés et la taille de ces embryons en cours de développement; ceci indique qu'aucune expulsion d'embryons n'a lieu au fur et à mesure que se prolonge l'incubation. Une telle réduction pourrait intervenir, peut-être au cours des tous derniers jours d'incubation, mais il y a tout lieu de penser que les jeunes sont alors viables.

Sur la figure 40 se trouve porté le diagramme de dispersion représentant la variation du nombre d'embryons incubés, en fonction de la taille de la ♀ gestante, dans la population de *B. pelagica* recueillie le 26 mars 1961, à Wimereux. Pour les tailles des ♀, nous avons conservé l'échelle des dimensions du

micromètre oculaire : chaque unité de l'échelle des abscisses représente $1/15^e$ de millimètre. Avec les 106 couples de mesure, nous avons deux séries de mesures,

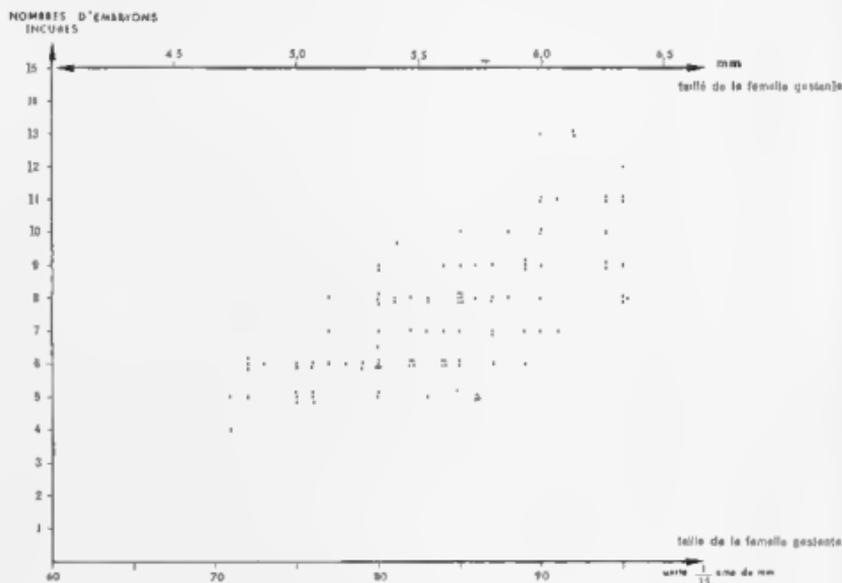


Fig. 40. — *Bathyporeia pelagica*. Wimeroux. Variation du nombre d'embryons incubés, en fonction de la taille de la femelle gestante, dans la population du 26 mars 1961.

l'une relative aux tailles des ♀ gestantes, l'autre relative aux nombres d'embryons incubés. Ces séries ont les caractéristiques suivantes :

taille des ♀ ovigères : moyenne et erreur type : 83,79 — 0,62;
valeurs extrêmes (amplitude) : 71 soit 4,73 mm;
95 soit 6,33 mm;

nombre d'embryons incubés : moyenne et erreur type : 7,46 — 0,20;
valeurs extrêmes : 3 et 13.

Une droite tracée à vue dans le diagramme de dispersion permet de calculer pour une ♀ de 75 (5 mm) une portée de 5 ou 6 embryons, et pour une ♀ de 90 (6 mm), une portée de 9 embryons.

b) ÉTUDE DE LA VARIATION DE FÉCONDITÉ DES ♀ D'UNE MÊME GÉNÉRATION AVEC LA SAISON. *B. pelagica* (fig. 41 et tableau R).

L'étude du cycle reproducteur de l'espèce montrera que la population de *B. pelagica* est en période reproductrice de février à juin. Tout au long de cette période, les ♀, qui viennent de passer l'hiver, incubent successivement plusieurs portées. Nous pouvons donc comparer la fécondité des ♀ d'une même génération au cours des mois de février, mars et avril, par exemple. Dans ce but, des mesures et des données statistiques, analogues à celles faites pour la population du 26 mars 1961, ont été réalisées et établies pour février (18.2.61 et 2.2.62) et avril (23.4.61).

La figure 41 donne les diagrammes de dispersion pour les mois de février, mars et avril. On constate graphiquement que la fécondité des ♀ augmente de février à avril. Les données statistiques du tableau R permettent les conclusions suivantes :

— les ♀ gestantes, en février, sont légèrement plus grandes (début du cycle reproducteur) qu'en mars et avril, car, au cours de ces deux derniers mois, les ♀

peuvent être en phase reproductrice à une taille plus faible qu'en février. Ceci provoque cette plus grande taille, apparente, des ♀ reproductrices de février,

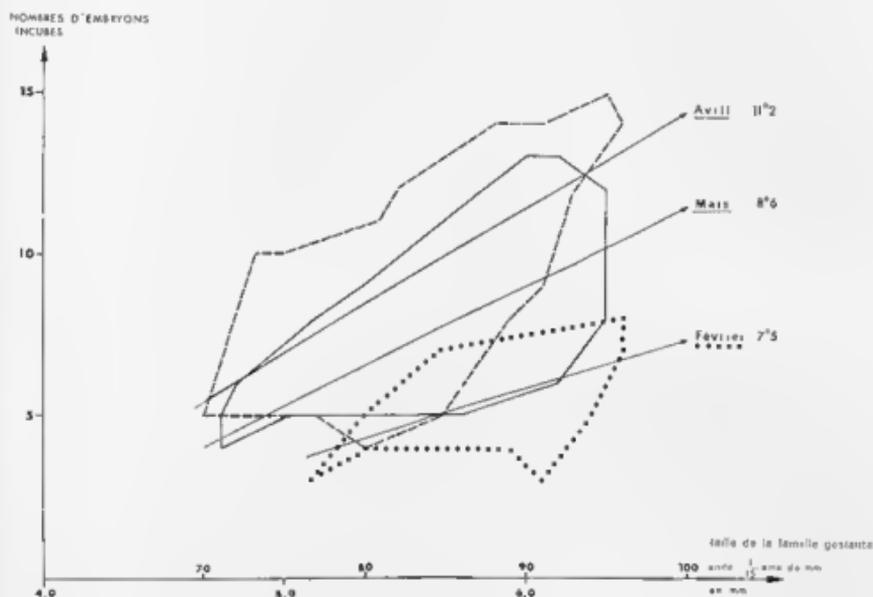


FIG. 41. — *Bathyporeia pelagica*. WIMEREUX. Variation de la fécondité des femelles de la même génération avec la saison. Les polygones enveloppent les nuages de points correspondant aux mesures effectuées.

alors qu'il s'agit, en réalité, d'une plus petite taille des femelles reproductrices à mesure que s'approche l'été (cette variation de la « taille moyenne » est, cependant, très faible);

MOIS		FEVRIER	MARS	AVRIL	MM JUIN	AOÛT
Nombre de mesures n =		28	104	36	43	35
Taille de la ♀ gestante	moyenne et erreur type	87,07—1,18	83,79—0,62	84,03—0,32	89,51—0,73	3,03 ± 0,58
	amplitude valeurs extr.	77 < x < 96	71 < x < 95	70 < x < 96	80 < x < 97	64 < x < 80
Nombre d'embryons incubés	moyenne et erreur type	3,35 — 0,31	7,15 — 0,20	9,69 — 0,51	10,71—0,14	4,03 ± 0,24
	amplitude valeurs extr.	3 < y < 9	3 < y < 13	4 < y < 15	5 < y < 17	2 < y < 7
Nombre d'embryons pour une ♀ de 80 (5,3 mm)		4,3	6,5	8,5	7,2	4,2
Nombre d'embryons pour une ♀ de 90 (6 mm)		5,8	9,0	11,5	10,9	(4,6)

TAB. II. — *Bathyporeia pelagica*. WIMEREUX. Variation de la fécondité des ♀ de la génération mère (avant passé l'hiver), de février à juin. Fécondité des ♀ de la génération fille en août.

— nombre d'œufs incubés : alors que la taille des ♀ varie relativement peu, de février à avril (ce qui apparaît nettement sur la figure 41), le nombre moyen d'embryons incubés varie du simple au double (de 5,3 en février à 10,7 en mai), et la valeur extrême supérieure passe de 9 à 13, à 15, et enfin à 17 embryons.

Les droites tracées au jugé dans les diagrammes de dispersion donnent, pour une ♀ de 6 mm, une portée de 6 embryons en février, de 9 en mars, et de 11 ou 12 en avril. La fécondité des ♀ de *B. petagica* varie donc du simple au double entre février et avril, pour une taille identique de la ♀ gestante, bien entendu.

Les comptages de mai et juin ne donnent plus une fécondité très supérieure à celle d'avril : alors que la taille est, cette fois, nettement plus grande, et les

NOMBRES D'EMBRYONS
INCUBÉS

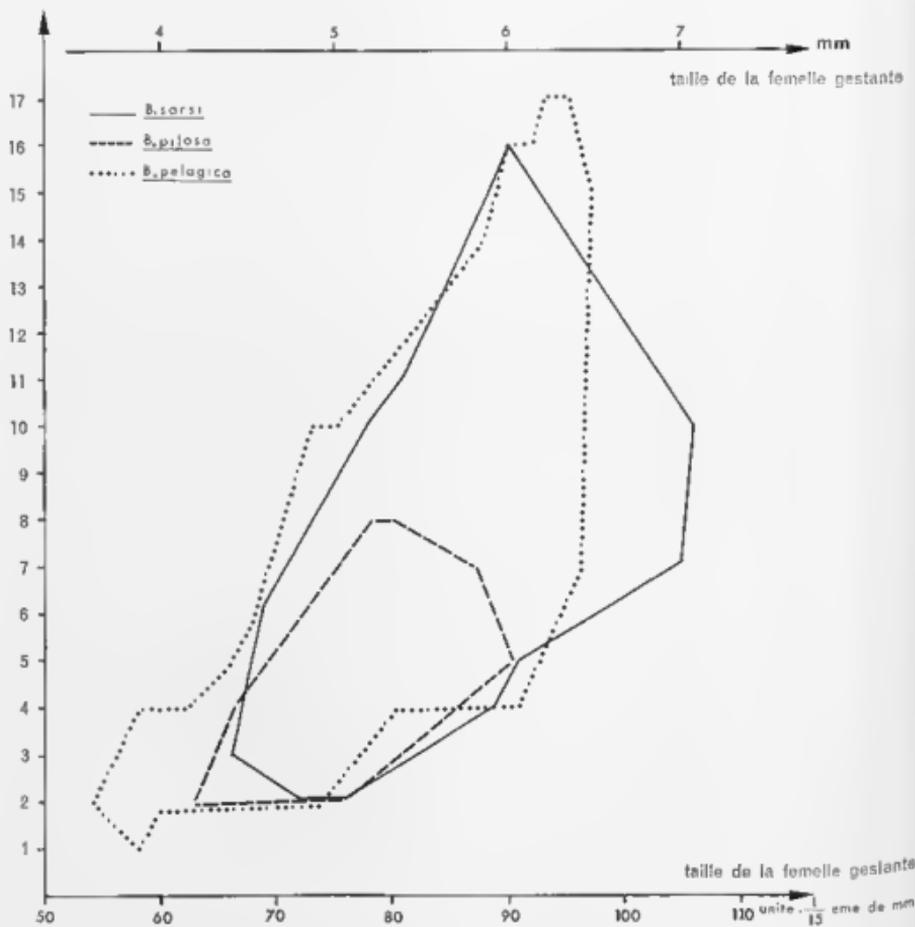


FIG. 42. — *Bathyporeia petagica*, *B. pilosa* et *B. sarsi*, Wimereux et Arcachon. Variation de la fécondité des femelles, au cours de l'année miliaire, en fonction de leur taille. Les polygones enveloppent les nuages de points correspondant aux mesures effectuées.

valeurs extrêmes plus grandes également (voir tableau R), la portée moyenne ne varie pas dans le même rapport qu'au cours des mois précédents. La droite tracée à vue dans le diagramme de dispersion permet de calculer les portées moyennes pour des femelles de 5,3 et 6 mm, portées qui sont inférieures à celles

d'avril. Il semble qu'en mai-juin, bien que la portée moyenne soit plus grande qu'en avril, il y ait une faible réduction de la fécondité.

c) VARIATION DE FÉCONDITÉ DES FEMELLES EN COURS D'ANNÉE.

La variation de fécondité envisagée précédemment, de février à mai, ne concerne que les ♀ d'une même génération en période reproductrice. En cours d'année, les tailles minimales des ♀ reproductrices sont variables en fonction de la saison, comme nous l'avons déjà dit, mais aussi en fonction de la répartition dimensionnelle du stock ♀. Ainsi, en août-septembre-octobre, une nouvelle génération est en période reproductrice, et les ♀ incubantes sont de petites tailles. Le tableau R donne la fécondité de ces jeunes ♀, qui sont toutes inférieures, par la taille, à toutes les ♀ gestantes du mois de mai. Les mensurations et comptages des ♀ incubantes, et de leurs portées, effectués tout au long de l'année permettent de tracer le diagramme général de dispersion (fig. 42), qui représente la variation de fécondité de *B. pelagica* en fonction de la taille de la ♀ gestante, en cours d'année. Les plus petites ♀ incubantes, avec le plus petit nombre d'embryons dans le marsupium, correspondent aux récoltes du 8 septembre 1961. Les plus grandes ♀, qui sont aussi les plus fécondes, correspondent aux récoltes de mai et juin 1961.

d) FÉCONDITÉ DE *B. Sarsi*, DE *B. pilosa* ET DE *B. GUILLIAMSONIANA* (fig. 42).

B. sarsi. La variation du nombre d'embryons incubés par les ♀ gestantes de *B. sarsi*, en fonction de leur taille et tout au long de l'année, est représentée par le diagramme de la figure 42, établi à partir de 177 ♀ gestantes de la région arachonnaise. Les comptages et mensurations mensuels montrent l'augmentation de fécondité des ♀, de février à mars, et de mars à avril. Le nombre d'embryons varie de 2 à 16 pour des ♀ incubantes comprises entre 4,5 et 6,4 mm.

B. pilosa. La figure 42 donne le diagramme de fécondité de *B. pilosa*, établi à partir de 93 ♀ gestantes dont certaines ont été récoltées pendant la période de fécondité maximale des autres espèces. Ce diagramme est inclus dans celui de *B. pelagica*, mais la fécondité de *B. pilosa* apparaît en moyenne plus faible que celle des deux autres espèces. Le nombre d'embryons varie de 2 à 8 pour les ♀ comprises entre 4,2 et 6 mm. A Arcachon, quelques ♀, exceptionnellement grandes, en mai et juin, comprises entre 6 et 6,8 mm, ne contiennent que 7 ou 8 embryons.

B. guilliamsoniana. Nos récoltes sont numériquement insuffisantes pour établir un diagramme de fécondité. Les quelques ♀ observées présentaient des portées de 20 à 24 embryons, mais leur taille (7,2 mm) est plus grande que celle des autres espèces; le nombre d'embryons incubés paraît proportionnel à la taille de la ♀, même lorsque l'on passe d'une espèce à une autre espèce du même genre. Nous avons déjà observé ce phénomène pour les *Eurydice*, comme nous l'observerons pour les *Crothoe*.

D. Cycle reproducteur des *Bathyporeia*.

Pour expliquer les cycles reproducteurs de *B. pelagica* à Wimereux (3 580 individus), de *B. sarsi* à Wimereux (1 922 individus) et à Arcachon (434 individus), et de *B. pilosa* à Wissant (1 425 individus) et à Arcachon (360 individus), nous avons établi les données suivantes, après examen des 7 721 individus :

— pourcentage mensuel des différentes catégories : mâles, femelles non reproductrices et ♀ reproductrices (comprenant les ♀ ovigères et les ♀ vides). Ces pourcentages ont été établis pour les populations boulonnaises et arachonnaises. A quelques exceptions près, mentionnées plus loin, les juvéniles ne figurent pas dans nos récoltes car la taille à partir de laquelle les individus du genre *Bathyporeia* sont retenus par le tamis est supérieure à la taille d'apparition des caractères sexuels secondaires;

— répartition dimensionnelle mensuelle des ♀ reproductrices et des ♀ non reproductrices, pour les populations boulonnaises et arachonnaises;

— répartition des ♂ en trois catégories, et proportions de chaque catégorie. Les ♂ des populations boulonnaises ont été classés en trois catégories en fonction de la longueur de l'antenne II, mais cette classification est différente selon les espèces puisque la taille de l'antenne II est, à l'état adulte, un caractère spécifique.

Catégories de	Pour <i>B. pelagica</i>	Pour <i>B. pilosa</i> et <i>R. sarri</i>
Petits ou jeunes	flagelle de l'antenne II plus petit que le tiers de la longueur du corps.	flagelle de l'antenne II plus petit que le pédoncule de l'antenne II.
Moyens	flagelle de l'antenne II compris entre le tiers et la longueur du corps.	flagelle de l'antenne II plus grand que le pédoncule, mais inférieur à deux fois sa longueur.
Grands ou adultes ..	flagelle de l'antenne II plus grand que la longueur du corps.	flagelle de l'antenne II égal ou supérieur à deux fois la longueur du pédoncule.

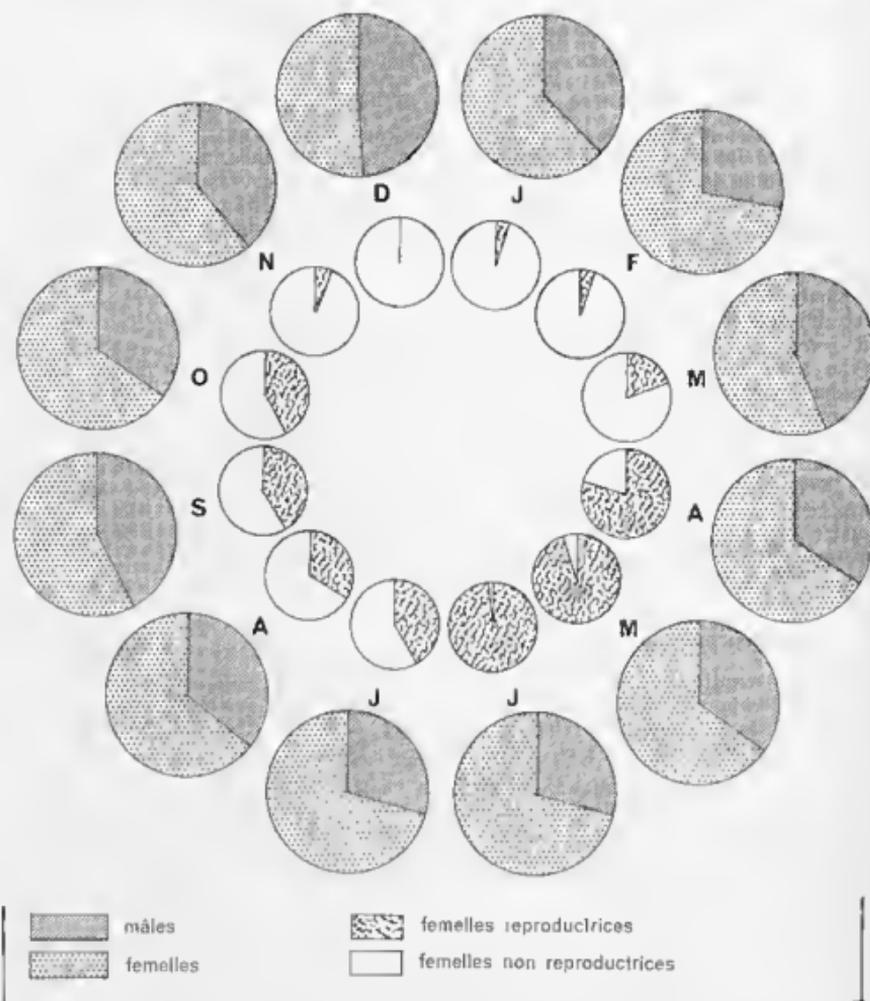


FIG. 43. — *Bathyporcia pilosa*. WISSART. Evolution mensuelle de la composition du peuplement.
 — couronne externe : proportions relatives des catégories ♂ et ♀.
 — couronne interne : proportions des ♀ reproductrices par rapport au nombre total des ♀ récoltées chaque mois.

a) CYCLE REPRODUCTEUR DE *B. PILOSA* A WISSANT (fig. 43, 44 et 45).

La figure 43 montre la prédominance numérique des ♀ sur les ♂ tout au long de l'année. Le rapport numérique des sexes n'est proche de l'unité qu'en décembre ($\delta/\text{♀} = 0,92$), et sa valeur minimale (0,40) se situe en juin-juillet.

B. pilosa se reproduit presque toute l'année à Wissant; les ♀ reproductrices sont extrêmement nombreuses d'avril à juin (79, 95 et 98 % du stock femelle), moins nombreuses le reste de l'année, avec un minimum de novembre à février, et totalement absentes en décembre. La valeur minimale du rapport numérique des sexes correspond à la fin de la phase reproductrice active des ♀ (en juillet), et pourrait correspondre à la disparition des ♂ après leurs derniers accouplements. Entre juin et début juillet, l'évolution du pourcentage des ♀ reproductrices (qui s'abaisse de 98 à 41 %), et corrélativement l'évolution du pourcentage des ♀ en repos sexuel (qui s'élève de 2 à 59 %), peut correspondre, soit à une phase de repos sexuel d'une génération après sa période reproductrice, soit à l'apparition d'une nouvelle génération dont les ♀ trop jeunes ne procréent pas encore. Pour expliquer le cycle saisonnier il est nécessaire de suivre l'évolution du stock ♂ d'une part (fig. 44), et du stock ♀, d'autre part (fig. 45).

En début d'année, le stock ♂ comprend 50 % de jeunes individus, les mâles moyens sont assez nombreux (40 %), alors que les grands ♂ sont peu nombreux (10 %). La croissance de ces individus est mise en évidence par l'évolution quantitative relative des trois catégories de ♂. La prépondérance numérique passe des jeunes (mars), aux moyens (avril, début mai), aux adultes (juin). En juillet, les jeunes sont à nouveau très abondants (77 %), alors que les adultes ne représentent plus que 6 % de la population : une nouvelle génération apparaît pendant que la précédente disparaît. La proportion de jeunes ♂ reste importante jusqu'en novembre, pour évoluer ensuite : les premiers ♂ moyens apparaissent en novembre et les premiers ♂ adultes en janvier; le cycle est ainsi repris à son début. La valeur minimale du rapport $\delta/\text{♀}$, en juin-début juillet, correspond

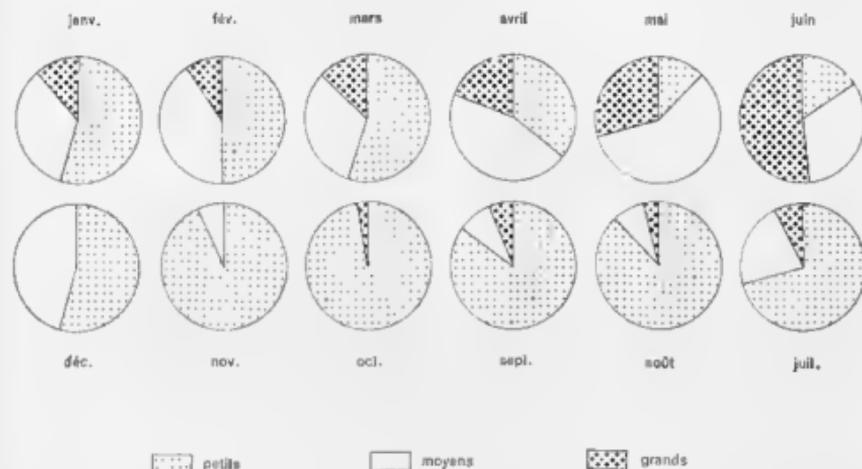


FIG. 44. — *Bathyporeia pilosa*. WISSANT. Evolution saisonnière proportionnelle des mâles, petits, moyens et grands.

bien à la disparition des grands ♂. Etant donné l'étalement de la période reproductrice de l'espèce, il n'y a pas une succession de générations distinctes, mais un enchaînement étroit. Le cycle que nous pouvons mettre en évidence est un cycle applicable à la majorité des individus, majorité qui détermine les forts pourcentages, de jeunes d'abord, puis d'adultes reproducteurs ensuite. Les jeunes, qui constituent 77 % de la population ♂ en juillet, sont issus de la période reproductrice d'avril à laquelle participèrent 79 % des ♀. Les jeunes ♂ qui constituent 94 % de la population ♂ en novembre, donneront les 52 % de ♂ adultes en juin.

La figure 45 donne la répartition dimensionnelle des ♀ au moment de l'enchaînement des deux générations. Toutes les ♀ reproductrices de juin sont de grande taille, et l'absence d'individus de petite taille s'explique par la période de repos sexuel en hiver (décembre). L'apparition de jeunes ♀ (fig. 45), en début juillet.

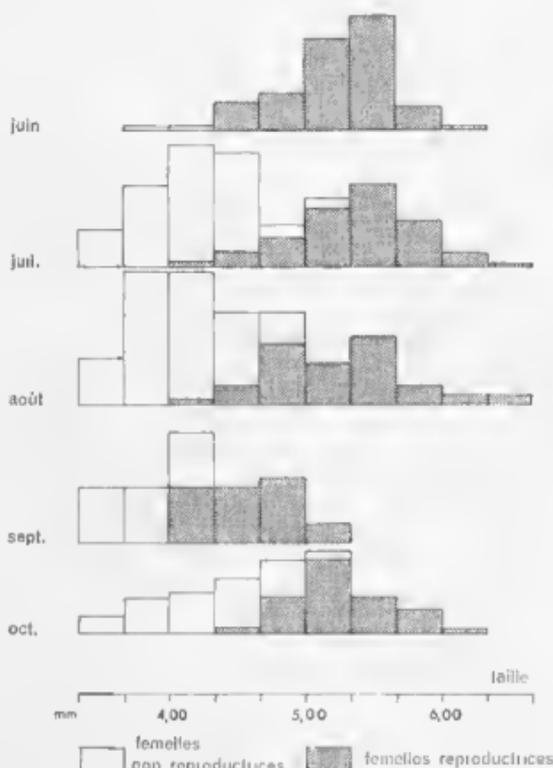


FIG. 45. — *Bathyporeia pilosa*, WISSANT. Histogrammes de répartition dimensionnelle du stock ♀, de juin à octobre 1961, ♀ reproductrices et ♀ non reproductrices.

concorde avec l'apparition de jeunes ♂ (fig. 44) que nous avons noté, en juillet également. La figure 45 montre surtout l'évolution du stock ♀ de la nouvelle génération, apparue dès juillet. Si l'on compare la répartition dimensionnelle des ♀ de juin, et de septembre, il ne fait aucun doute que les ♀ reproductrices de septembre sont les ♀ apparues en juillet dans nos comptages. Ainsi, les ♀ précoces nées suffisamment tôt dans l'année, peuvent se reproduire l'année même de leur naissance. Nous remarquons également un phénomène déjà constaté chez d'autres Amphipodes et Isopodes, précédemment étudiés (phénomène qui sera plus net chez *B. pelagica*) : la taille minimale des ♀ reproductrices est plus petite de juillet à septembre, qu'en mai et octobre. Les ♀ précoces, suffisamment grandes, peuvent ainsi procréer en automne, mais une partie seulement des ♀ nées celle année là participe à la phase reproductrice, dans une proportion qui peut être évaluée à 40 % environ. En effet, au début de l'automne il n'existe plus que des individus nés dans l'année, et 40 % seulement des ♀ sont reproductrices. Il est vraisemblable qu'à l'approche de l'hiver, les ♀ reproductrices passent en phase de repos sexuel, et perdent ainsi la cillature de leurs oostégites; elles procréent à nouveau au début de l'année suivante.

Ainsi, le cycle de *B. pilosa*, à Wissant, est un cycle annuel « étalé » qui peut être résumé de la façon suivante : une génération est initiée de février à juillet, par les ♀ nées l'année précédente, et qui viennent de passer l'hiver. Cette

génération fille commence à apparaître dans nos comptages en juillet. Les ♀ précoces de la génération fille sont capables de se reproduire à leur tour à la fin de l'été et en automne, l'année même de leur naissance; cette reproduction précoce concerne approximativement 40 % des ♀. En décembre tous les individus sont en phase de repos sexuel.

b) CYCLE REPRODUCTEUR DE *B. PILOSA* A ARCACHON (fig. 46).

Nous disposons d'un moins grand nombre d'individus pour établir le cycle de l'espèce, dans cette localité plus méridionale du Bassin d'Arcachon (306 individus à La Vigne, et 54 à Arguin). Les tableaux, qui peuvent être établis à partir de ces récoltes, font apparaître les résultats suivants : *B. pilosa* se reproduit toute l'année à Arcachon; des ♀ gestantes ont été récoltées en décembre, alors que tous les individus étaient au repos sexuel à cette époque, à Wissant. Des juvéniles, sexuellement non différenciés, ont été récoltés en mai, juin et en octobre-novembre. Les prélèvements d'Arcachon, quantitativement comparables d'un mois à l'autre, font ressortir deux maximums d'abondance saisonnière : en juin, et en novembre. Les histogrammes de répartition dimensionnelle de tous les individus montrent l'apparition d'une première génération en mai-juin, et d'une seconde en novembre. Toutes ces données s'accordent pour indiquer un cycle reproducteur basé sur deux générations dans l'année. Les variations du pourcentage des ♀ reproductrices, et des ♀ non reproductrices, en cours d'année (fig. 46), permettent de constater que le cycle reproducteur est effectivement basé sur deux générations : la première hiberne et se reproduit au printemps, la seconde procréée en été la génération qui va passer l'hiver. En effet : la proportion de ♀ reproductrices est croissante de janvier à avril (en avril toutes les ♀ sont reproductrices) — cette proportion diminue en mai lorsque les jeunes ♀ de la génération fille s'intègrent dans nos récoltes (en mai la répartition dimensionnelle des individus donne deux lots distincts) — la proportion de jeunes ♀ augmente, et celles-ci incubent à leur tour, d'août à octobre, une génération qui va passer l'hiver. L'espèce est typiquement bivoltine à Arcachon.

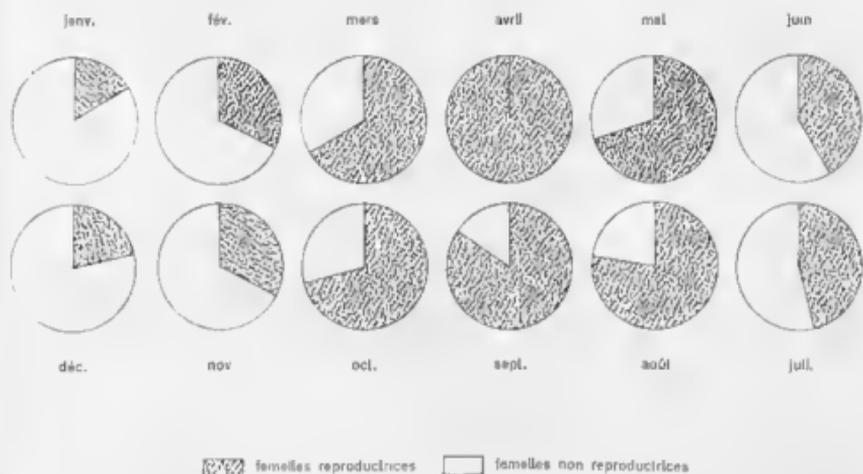


FIG. 46. — *Bathyporeia pilosa*, Arcachon. Proportions mensuelles des ♀ reproductrices et non reproductrices.

Le schéma du cycle saisonnier à Arcachon n'est pas fondamentalement différent de celui de Wissant. Les différences essentielles sont les suivantes :

— à Arcachon, la période reproductrice est continue tout au long de l'année avec en hiver des ♀ reproductrices proportionnellement bien plus nombreuses (22 et 17 % en décembre et janvier), qu'à Wissant (0 et 4 %).

— Toutes les ♀ sont reproductrices, en avril à Arcachon, alors qu'à Wissant il faut attendre le mois de mai pour avoir 95 % de ♀ reproductrices.

Ces différences ont pour unique conséquence une avance, dans le temps, de la population de printemps à Arcachon, comparativement à celle de Wissant. Cette avance, due aux conditions climatiques plus favorables dans la localité méridionale, permet à la génération de printemps de se développer rapidement, et à presque tous les individus de procréer, à leur tour, avant l'hiver. La différence essentielle, entre les deux cycles, tient aux deux pourcentages de ♀ reproductrices de la génération fille qui se reproduisent l'année même de leur naissance. A Wissant, 40 % seulement des ♀ sont concernées par cette phase reproductrice, alors qu'à Arcachon 84 % y participent.

Nous avons remarqué que les ♀, qui restent en phase reproductrice en hiver, sont proportionnellement plus nombreuses à Arcachon qu'à Wissant, mais il faut souligner qu'au printemps les deux populations présentent une caractéristique identique : la participation de toutes les ♀ adultes à la reproduction.

Nous pouvons utilement comparer les résultats obtenus à Wissant avec ceux de MOVAGHAR (1964), obtenu dans l'estuaire de l'Elbe sur *B. pilosa*. L'auteur a réalisé plusieurs prélèvements d'avril à octobre qui ne correspondent pas à la même année mais peuvent être cependant utilisés. En avril, l'auteur note 28,5 % de ♀ ovigères, et de juin à août presque toutes les ♀ sont reproductrices. Les juvéniles n'apparaissent qu'en août (55 % de la population). Ces données indiquent un retard très net du cycle, comparativement à Wissant où, en avril, il y a déjà 80 % de ♀ reproductrices, avec apparition des jeunes dès le début juillet. En août l'auteur distingue deux générations par leur taille, mais s'il précise le pourcentage de ♀ ovigères pour le comptage restreint d'une station (132 ♀ ovigères sur 158 ♀) il ne précise pas la taille de ces ♀; cette précision permettrait de savoir si les ♀ ovigères sont nées l'année précédente ou cette année là. En septembre, sur 166 individus, il observe 52 ♀ dont 19 ovigères et précise un peu plus loin qu'à cette époque, il n'y a plus que la génération de l'année en cours, bien qu'il indique dans son résumé la disparition de la génération de l'année précédente en septembre-octobre (?). Il est donc impossible de savoir si les ♀ reproductrices de la fin de l'été sont nées l'année précédente ou l'année en cours. Alors que 40 % des ♀ sont reproductrices le 21.10.1961 à Wissant, MOVAGHAR n'indique plus la présence de cette catégorie, à la même époque, dans l'estuaire de l'Elbe. L'auteur ne donne aucune précision sur la reproduction en hiver.

L'étude du cycle reproducteur de *B. pilosa* dans une localité plus septentrionale indiquerait probablement une espèce univoltine (une seule génération est produite par an). WATKIN (1942) donne les résultats d'un comptage effectué au début d'avril dans la baie de Kames : tous les individus sont sexuellement différenciés, et quelques ♀ reproductrices sont déjà présentes.

c) CYCLE REPRODUCTEUR DE *B. PELAGICA* A WIMEREUX (fig. 47, 48 et 49).

La figure 47 montre que le rapport numérique des sexes varie, en cours d'année, mais ne présente pas, comme pour *B. pilosa*, une prédominance continue des ♀. Le rapport ♂/♀ est très voisin de 1 de novembre à début mai, puis il passe brusquement de 1 (mai) à 0,4 (juin), ce qui doit correspondre à la disparition d'une grande partie du stock ♂.

La figure 47 montre les variations du pourcentage des ♀ reproductrices au cours d'année; la période reproductrice est continue mais présente deux maximums, précédés chaque fois par une croissance régulière du pourcentage des ♀ reproductrices. Entre les deux maximums reproducteurs, de juin (94 %) et de septembre (80 %), se place une période peu reproductrice (53 et 65 % de ♀ non reproductrices); il est vraisemblable qu'il s'agit d'un relai de génération, comme nous l'avons constaté pour *B. pilosa*.

Les figures 48 et 49 ont été établies sur les mêmes principes que les figures 44 et 45, relatives à *B. pilosa*. L'évolution de la population ♂ de *B. pelagica* est analogue, au cours du premier semestre, à celle des ♂ de *B. pilosa* : composée de 75 % de jeunes en début d'année, les ♂ moyens deviennent prépondérants avec les juvéniles, puis seuls, puis avec les ♂ adultes, et finalement ces derniers constituent 56 % de la population ♂ en juin 1961. Entre le mois de juin et le mois de

juillet, la plupart de ces grands δ disparaissent, ce qui explique la chute du rapport numérique des sexes (de 1 à 0,4). Mais le stock δ de *B. pelagica* ne va pas évoluer comme celui de *B. pilosa* au cours du second semestre. Alors que

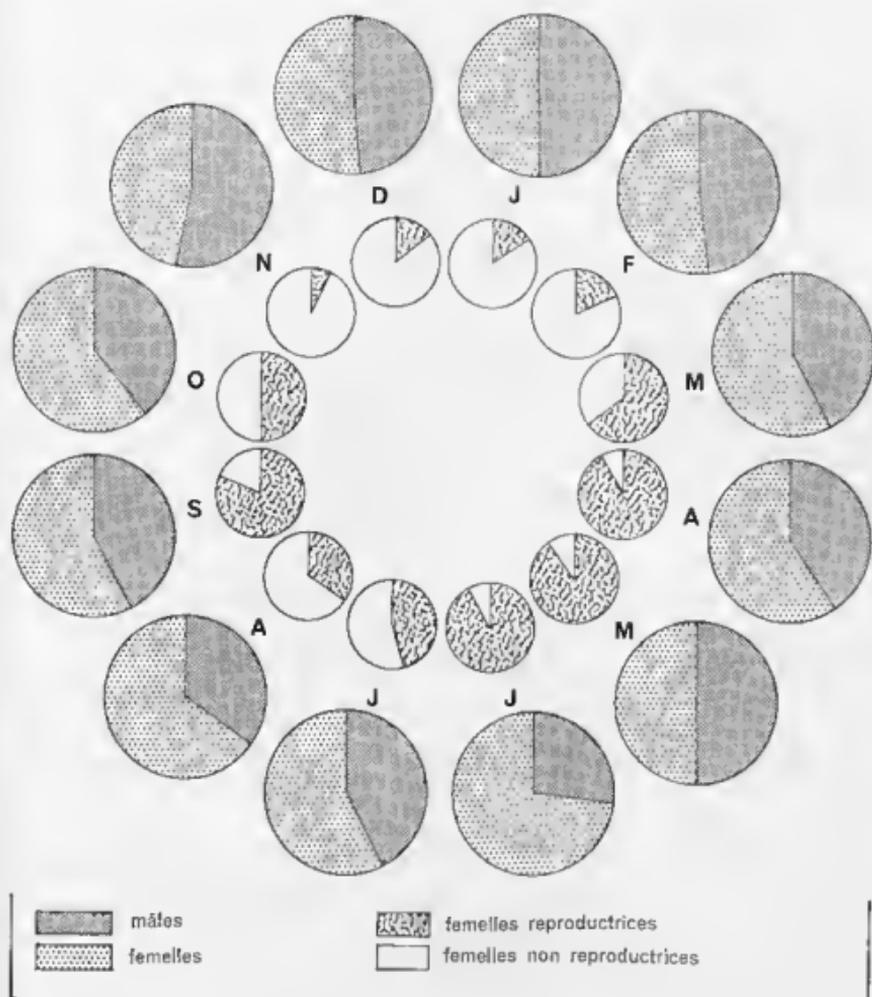


FIG. 47. — *Bathyporeia pelagica*. Wimereux. Evolution mensuelle de la composition du peuplement.

— couronne externe : proportions relatives des catégories δ et φ .

— couronne interne : proportions des φ reproductrices par rapport au nombre total des φ récoltées chaque mois.

chez *B. pilosa*, le pourcentage de δ adultes et moyens diminuait progressivement dès le mois de juin, traduisant la disparition progressive de la génération venant de passer l'hiver, chez *B. pelagica* les δ moyens et adultes redeviennent abondants en septembre. La figure 48 montre qu'une partie au moins du stock δ est devenue adulte entre juillet et septembre. Ces δ de la génération estivale vont disparaître, et un nouveau stock de juvéniles (constituant 98 % de la population δ) va évoluer à partir de novembre; nous retrouvons le cycle à son début.

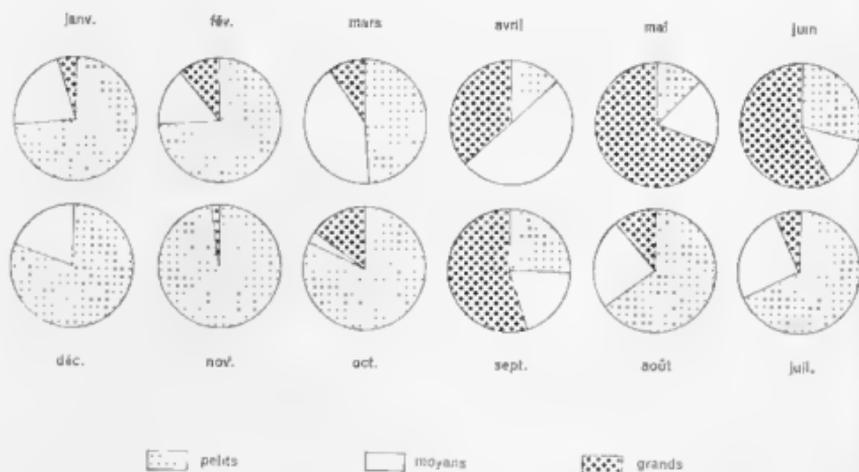


FIG. 48. — *Bathyporeia pelagica* Winereux. Evolution saisonnière proportionnelle des mâles, petits, moyens et grands.

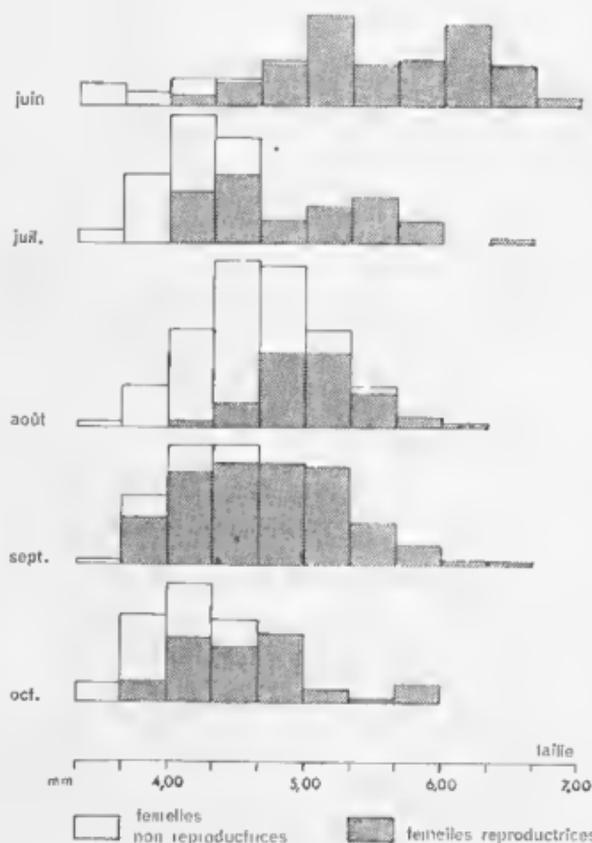


FIG. 49. — *Bathyporeia pelagica* Winereux. Histogrammes de répartition dimensionnelle du stock ♀, de juin à octobre 1961. ♀ reproductrices et ♀ non reproductrices.

L'existence d'une génération estivale n'est pas le privilège de la population δ ; la répartition dimensionnelle du stock φ (fig. 49), montre que les jeunes φ , immatures en juillet, sont à leur tour reproductrices en septembre, dans une proportion de 80 %.

Il faut remarquer que tout au long de l'année le pourcentage de φ reproductrices reste important, ce qui provoque un continu apport de jeunes. Il y a toujours des φ reproductrices, dont la proportion mensuelle est en réalité fonction de la répartition dimensionnelle du stock φ mensuel. En effet, à partir d'une certaine taille, variable avec les conditions climatiques de chaque mois, toutes les φ sont reproductrices. La taille minimale des φ reproductrices est variable (de la classe 55 — 3.6 mm — en septembre-octobre, à 65 en novembre, à 75 — 5 mm — en février). Cette taille minimale est plus grande en hiver qu'au printemps ou à l'automne, mais il semble qu'en été les conditions climatiques soient défavorables à une reproduction de l'espèce à une taille moindre qu'en automne. *B. peltagica* étant à la limite méridionale de son aire de répartition géographique (Roscoff, limite actuellement connue), cette hypothèse est peut-être valable.

Le cycle reproducteur de *B. peltagica* à Wimereux est donc basé sur deux générations. La génération qui passe l'hiver se reproduit dès le mois de mars, les φ incubent des portées successives qui vont constituer la génération fille estivale. La génération mère disparaît à la fin du premier semestre, alors que la génération fille se développant rapidement, assure le relai reproductif en incubant à son tour, à partir de septembre, la génération qui passera l'hiver. Bien que la reproduction ait lieu toute l'année et entraîne un apport continu de juvéniles, un cycle saisonnier arrive à se dessiner grâce, d'une part, à une phase reproductrice ralentie en hiver, et grâce d'autre part, à une population composée de grands individus au printemps et à une fécondité accrue à la fin du printemps, facteurs qui entraînent une nombreuse progéniture, et donnent au cycle reproducteur et saisonnier ses caractéristiques essentielles.

Il est intéressant de comparer le cycle reproducteur de *B. peltagica*, à Wimereux, avec les renseignements donnés par WATKIN (1942), COLMAN et SEGROVE (1955 b) et MOVAGHAR (1964) sur cette espèce.

WATKIN (1942) indique que l'espèce ne se reproduit que du printemps à l'automne dans la baie de Kames; il signale d'autre part, qu'en fin mai-début avril près de 40 % des φ sont gestantes dans la population. COLMAN et SEGROVE (1955 b) rendent compte des résultats d'un prélèvement en juillet dans le Yorkshire, qui donne approximativement 5 fois plus de φ que de δ ; cette proportion correspond vraisemblablement à la disparition de la majorité des δ ayant passé l'hiver et qui ont procréé. Les prospections des auteurs précédents étaient limitées au mois de mars pour le premier, et au mois de juillet pour les seconds. MOVAGHAR (1964), dans l'estuaire de l'Elbe, a récolté l'espèce en avril, juillet, août, et septembre, mais au cours d'années différentes. Cet auteur donne cependant quelques précisions intéressantes. En avril le rapport numérique des sexes est égal à 1, mais tous les individus ne sont pas encore adultes; il n'y a que 10 % de φ gestantes alors qu'à Wimereux, à la même époque, 92 % des φ sont reproductrices. L'auteur indique qu'il n'y a pas de reproduction en hiver et que les parents meurent quand l'été est avancé, pendant que la génération fille atteint la maturité sexuelle. *B. peltagica* se reproduit plus tôt à Wimereux que dans les localités précédentes, plus septentrionales; néanmoins, en affirmant l'absence de reproduction en hiver, les auteurs ne rendent compte d'aucun comptage, ni dans la baie de Kames, ni dans l'estuaire de l'Elbe. Il convient donc de vérifier ces faits ou mieux, d'établir le cycle de *B. peltagica* dans une localité plus septentrionale encore, où elle devrait avoir un cycle basé sur une seule génération dans l'année.

d) CYCLE REPRODUCTEUR DE *B. SARSI* A WIMEREUX ET A ARCACHON.

d1 - A Wimereux, Pointe-aux-Oies (fig. 50 et 51).

La figure 50 donne les caractéristiques du cycle reproducteur de *B. sarsi* à Wimereux avec le pourcentage des diverses catégories. La figure 51 précise l'évolution quantitative des 3 catégories de mâles précédemment définies.

La figure 50 présente un schéma tout à fait identique à celui de *B. peltagica* (fig. 47), avec toutefois une avance du cycle δ . Ainsi, en décembre, alors qu'il n'y

avait pas de grands δ chez *B. pelagica*, il y en a déjà 7 % chez *B. sarsi*. Dès le 26 mars, les grands δ représentent 50 % du stock δ chez *B. sarsi*, alors qu'ils ne représentent que 11 % chez *B. pelagica*, le même jour. Ces grands δ de

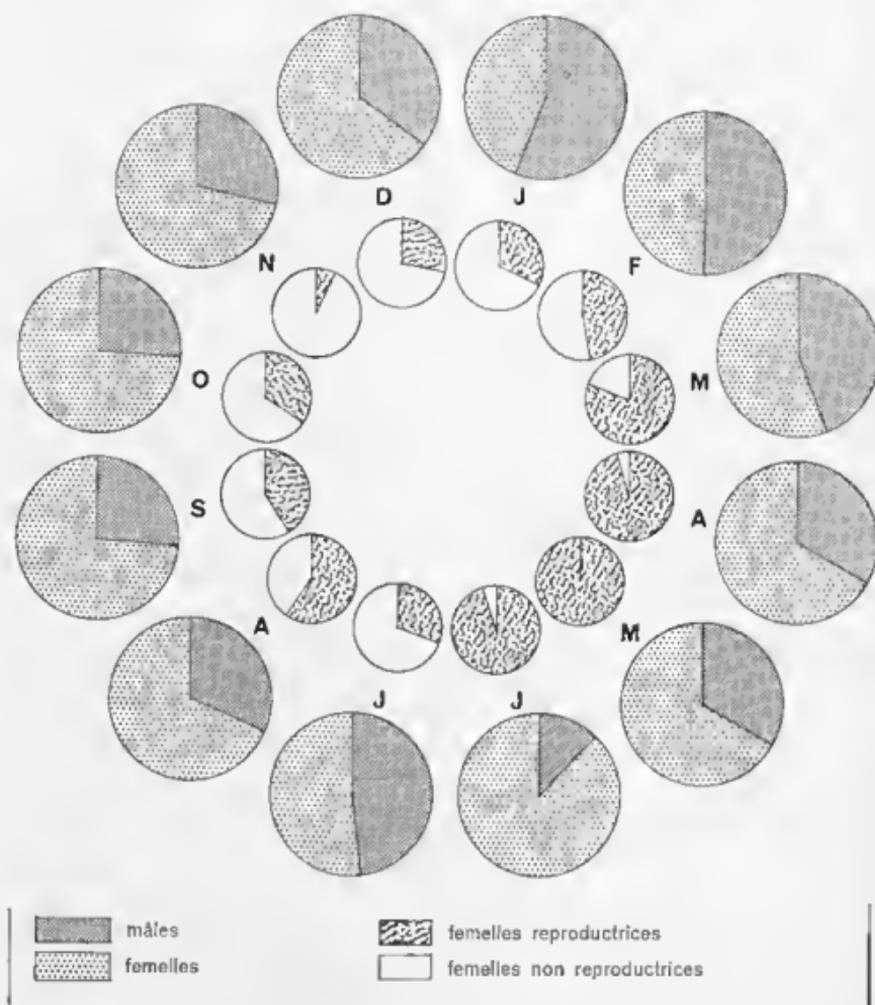


FIG. 50. — *Bathyporeia sarsi*. Wimereux. Evolution mensuelle de la composition du peuplement.

— couronne externe : proportions relatives des catégories δ et φ ;

— couronne interne : proportions des φ reproductrices par rapport au nombre total des φ récoltées chaque mois.

B. sarsi ont totalement disparu en juin alors qu'ils constituaient encore 56 % du stock δ chez *B. pelagica* à la même époque. On observe également une seconde génération apparaissant en mai (petits δ), dont les derniers grands représentants sont récoltés en septembre, alors que les derniers grands représentants δ de cette même génération furent récoltés en octobre pour *B. pelagica*.

Le rapport numérique des sexes est beaucoup plus fluctuant que chez *B. pelagica*. A la fin de l'hiver toutefois ce rapport est voisin de 1, mais après la période reproductrice, il s'abaisse à 0,15. En juin les *B. sarsi* de la génération qui vient

de passer l'hiver sont extrêmement rares et en juillet, le rapport numérique des sexes, redevenu voisin de 1, indique que la génération fille assure déjà la relève. Nous avons noté l'apparition d'individus juvéniles non différenciés en juillet, et en octobre, ils représentent, respectivement la génération d'été et la génération qui va passer l'hiver.

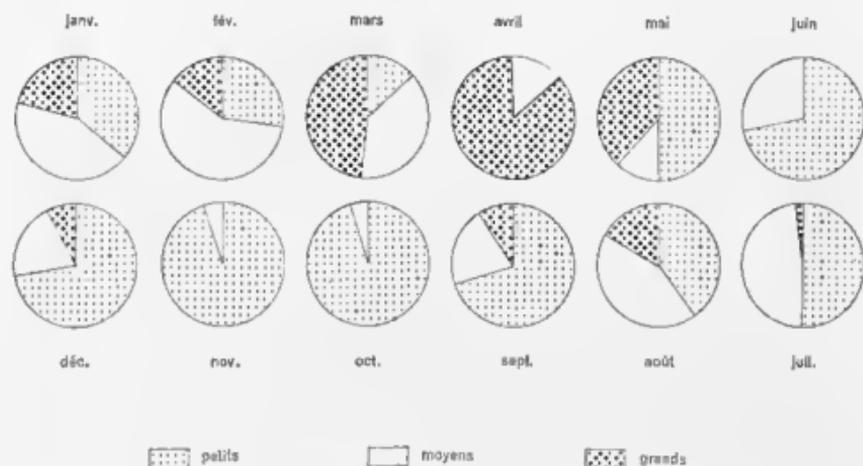


FIG. 31. — *Rathyporeia sarsi*. Wimereux. Evolution saisonnière proportionnelle des mâles, petits, moyens et grands.

Le cycle de *B. sarsi* à Wimereux apparaît dans son ensemble en avance d'un mois environ sur celui de *B. pelagica*.

d 2 - Dans le Bassin d'Arcachon (Arguin).

Le cycle saisonnier de *B. sarsi* à Arcachon est différent de celui de Wimereux. Les récoltes mensuelles dans le Bassin d'Arcachon ayant été menées quantitativement, l'espèce apparaît rare de novembre à avril, mois pour lesquels nos récoltes sont peu nombreuses; l'espèce est en revanche abondante de juin à octobre. Des individus juvéniles, non différenciés sexuellement, ont été récoltés presque tous les mois de l'année, de même que les ♀ gestantes ou vides. Les ♀ reproductrices sont toujours un peu plus nombreuses que les ♀ non reproductrices. Il est remarquable de constater que de mai à novembre, où nous avons récolté suffisamment d'individus, aucune répartition dimensionnelle des individus en générations distinctes ne se dessine. Toutes ces observations concordent avec un étallement complet de la période reproductrice de l'espèce, sans qu'il soit possible de mettre en évidence un enchaînement de générations; on peut cependant remarquer que les ♀ reproductrices sont deux fois plus nombreuses que les ♀ en repos sexuel, de juin à septembre. Les ♀ reproductrices ont une taille minimale de 5 mm en mai et de 4 mm d'août à octobre.

d 3 - MOVAGHAR (1964) a obtenu, d'année en année, des résultats contradictoires dans l'estuaire de l'Elbe. Il observe cependant des ♀ gestantes en avril, et des ♀ non reproductrices en août. COLMAN et SEGROVE (1955 b) donnent les résultats d'un prélèvement faunistique du début juillet, dans le Yorkshire; le rapport numérique des sexes est de 7/4, et 73 % des ♀ sont reproductrices. Ces données numériques doivent correspondre à la fin de la période reproductrice de la génération ayant passé l'hiver, les ♂ commencent à disparaître et les juvéniles de la nouvelle génération font leur apparition.

e, CYCLE REPROUCTEUR DE *B. GUILLIAMSONIANA* A ARCACHON.

Nos prospections quantitatives n'ayant permis que de récolter 82 individus en cours d'année, il est impossible de connaître le cycle saisonnier de *B. guilliam-*

soniana. L'espèce est plus abondante d'août à novembre, que d'octobre à juillet, dans les sédiments intertidaux de la zone de saturation à La Vigne. Des ♀ reproductrices ont été observées d'avril à novembre, mais les récoltes de décembre à mars sont numériquement insuffisantes pour assurer que l'espèce est en période de repos sexuel en hiver. MOVAGIAR (1964) n'a étudié que 70 individus dans l'estuaire de l'Elbe, à des époques différentes de l'année, et l'auteur ne peut en déduire de conclusions concernant le cycle saisonnier.

f) CONCLUSIONS SUR LES CYCLES REPRODUCTEURS DES BATHYPOREIA.

Au terme de cette étude, les cycles reproducteurs des différentes espèces apparaissent extrêmement proches. Ces cycles diffèrent des cycles d'espèces précédemment étudiées, en raison d'un étalement de la période reproductrice (presque tout au long de l'année), et en raison d'une extraordinaire fécondité (plusieurs portées successives incubées par une même ♀ au cours de la période reproductrice). Les cycles établis pour *Bathyporeia* concernent la « majorité numérique » des individus bien plus qu'un enchaînement de générations, comme c'est le cas pour *Haustorium arenarius* ou *Urothoe brevicornis*.

Il faut situer ces cycles reproducteurs des *Bathyporeia* dans le contexte de leur répartition géographique. Le genre *Bathyporeia* est typiquement septentrional, surtout à répartition boréale; toutes les espèces sont communes sur les côtes de Grande-Bretagne, et la plupart d'entre elles sont abondantes en mer du Nord et dans la Baltique. La situation géographique de nos lieux de prospection correspond à la limite méridionale de leur aire de répartition; *B. pilosa* et *B. sarsi* ont pour limite actuelle le Bassin d'Arcachon, quant à *B. pelagica* elle n'est pas signalée au sud de Roscoff; seule *B. guilliamsoniana* est connue de la Méditerranée mais absente dans la Baltique. Compte tenu de leur répartition géographique, et des localités prospectées, il est logique que les cycles présentent des périodes reproductrices étalées presque tout au long de l'année.

Néanmoins :

1° les cycles des trois espèces du Boulonnais ne sont pas identiques;

2° les cycles d'une même espèce, dans le Nord, et le Bassin d'Arcachon, révèlent quelques différences intéressantes.

B. pilosa présente, à Wissant, un cycle avec reproduction l'année même de sa naissance d'une partie de la génération incubée au cours du premier semestre. La même espèce présente à Arcachon un cycle hivoltin, cette phase reproductrice numériquement partielle à Wissant, devient presque totale à Arcachon et l'on arrive à deux générations : la génération qui passe l'hiver incube une génération estivale qui produit à son tour la génération qui passe l'hiver. *B. pilosa* est à Arcachon à la limite méridionale de son aire de répartition.

B. pelagica présente à Wissant un cycle bivoltin analogue au cycle de *B. pilosa* à Arcachon, mais *B. pelagica* n'est pas présente à Arcachon. Peut-être *B. pelagica* est-elle une espèce plus septentrionale que *B. pilosa*, mais il est intéressant de remarquer que chacune des deux espèces présente un cycle bivoltin à sa limite méridionale de répartition.

Cette étude a, d'autre part, permis de rompre le mode de compréhension du cycle univoltin d'une espèce (*B. pilosa*) aux limites de son aire de répartition; le cycle n'est pas fondamentalement différent, mais varie progressivement du type univoltin au type bivoltin, par une participation quantitativement plus importante de la génération estivale à la reproduction l'année même de sa naissance.

B. pilosa, *B. sarsi* et *B. pelagica* présentent, dans le Boulonnais, des cycles reproducteurs dont les caractéristiques communes, ou les différences, sont les suivantes :

— femelles reproductrices tout au long de l'année pour *B. sarsi* et *B. pelagica*; absence de ♀ reproductrices en décembre pour *B. pilosa*;

— phase reproductrice active principale en mai et juin, mois pendant lesquels il y a 95 % de ♀ reproductrices pour chacune des trois espèces;

— apparition de la génération estivale en juillet pour chacune des trois espèces;

— mort précoce des ♂ ayant passé l'hiver à la fin de la période reproductrice, entraînant, pour chacune des trois espèces, une chute du rapport numérique des sexes entre mai et juin;

— reproduction + d'une très grande partie de la génération estivale l'année même de sa naissance (avant l'hiver, d'août à octobre essentiellement) pour *B. pelagica* et *B. sarai* (bivoltinisme);

+ d'une partie seulement de la génération estivale l'année de sa naissance pour *B. pilosa* (intermédiaire entre l'univoltinisme et le bivoltinisme);

— phase reproductrice la moins active en novembre-décembre pour les trois espèces;

— taille minimale des ♀ reproductrices de plus en plus petite à mesure que s'avance l'été;

— rapport numérique des sexes toujours voisin de 1 en fin d'année, quand la majorité des individus sont au repos sexuel;

— le cycle d'abondance saisonnière de chaque espèce, est déterminé par son cycle reproducteur, mais aussi par les facteurs qui influent sur sa fécondité. En avril-mai, les grandes ♀ ont une fécondité deux fois plus grande que les ♀ de même taille récoltées en février; ceci détermine une descendance deux fois plus nombreuse, et façonne le cycle d'abondance saisonnière.

CHAPITRE V

UROTHOE BREVICORNIS BATE, 1862 **UROTHOE GRIMALDII CHEVREUX, 1895**

I. TAXONOMIE ET BIBLIOGRAPHIE

A. TAXONOMIE.

B. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.

C. BIBLIOGRAPHIE.

II. ÉTHOLOGIE

III. RÉPARTITION VERTICALE ET ÉCOLOGIE

A. *UROTHOE BREVICORNIS*.

- a) Répartition verticale à La Vigne.
- b) Données écologiques obtenues sur d'autres estrans.
- c) Densité de peuplement et importance d'*U. brevicornis* dans l'ensemble faunique de chaque estran.
- d) Conclusions.

B. *UROTHOE GRIMALDII*.

IV. CYCLE REPRODUCTEUR

A. GÉNÉRALITÉS.

- a) Tailles maximales observées en cours d'année à Arcachon.
- b) Dimorphisme sexuel.
- c) Catégories.
- d) Nombre d'embryons incubés par les femelles.
- e) Répartition verticale des diverses catégories.

B. CYCLE REPRODUCTEUR D'*UROTHOE BREVICORNIS*.

- a) Cycle d'*U. brevicornis* à Arcachon.
- b) Cycle d'*U. brevicornis* à Wissant.
- c) Taille minimale des ♀ reproductrices à Arcachon et à Wissant. Taille maximale de l'espèce dans les deux localités.
- d) Conclusions.

C. CYCLE REPRODUCTEUR D'*UROTHOE GRIMALDII* A ARCACHON.

UROTHOE BREVICORNIS BATE, 1862.
UROTHOE GRIMALDII CHEVREUX, 1895

I. TAXONOMIE ET BIBLIOGRAPHIE

A Taxonomie.

Urothoe brevicornis Bate, 1862.

1862. BATE. Cat. sp. Amphipodous Crustacea, coll. Brit. Mus., p. 116, l. 20, f. 1.
1863. BATE et WESTWOOD. A Hist. of Brit. Sessiled eyed Crust., vol. 1. p. 193.
1906. NORMAN et SCOTT. The Crust. of Devon and Cornwall, p. 62.
1906. STEBBING. Das Tierreich. Amphipoda I, XXI, p. 131.
1925. CHEVREUX et FAGE. Faune de France des Amphipodes, p. 100-101.
1928. STEPHENSEN. Tierwelt der Nord und Ost see, X, f. p. 81.

Urothoe grimaldii Chevreux, 1895.

1895. CHEVREUX. Mem. Soc. Zool. Fr. VIII, p. 428, fig. 1-4.
1905. REIBISCH. *Urothoe grimaldii* var. *poseidonis*. Wissensch. Meeres Unters, Kiel, VIII, p. 163.
1906. STEBBING. Das Tierreich. Amphipoda I, XXI, p. 130.
1925. CHEVREUX et FAGE. *Urothoe grimaldii* var. *inermis*. Faune de France des Amphipodes, p. 100.

Les *Urothoe* sont, avec les *Haustorius* et les *Bathyporeia*, les trois genres d'Amphipodes fouisseurs de la famille des *Haustoriidae* présents sur les côtes françaises.

Alors que *Bathyporeia* est très comprimée latéralement, *Haustorius* et *Urothoe* sont, au contraire, trapus; ils sont beaucoup plus proches morphologiquement l'un de l'autre qu'ils ne le sont des *Bathyporeia*. L'identification spécifique des *Urothoe* n'est pas toujours très facile, les caractères morphologiques les plus distinctifs sont : l'antenne I (le flagelle et le flagelle accessoire) — l'antenne II — le périopode V (surtout la forme du carpe) — la branche externe de l'uropode 1 — le telson — accessoirement la taille des individus et leur coloration. Nous nous devons d'ouvrir ici cette parenthèse car il nous semble impossible d'identifier catégoriquement nos échantillons aux descriptions originales (et ultérieures) des différentes espèces.

L'identification d'*Urothoe grimaldii* ne présente aucune difficulté, car la forme du carpe du périopode V est un caractère spécifique qui « isole » morphologiquement cette espèce de ses compagnes. REIBISCH a décrit, en 1905, une variété qu'il nomme *U. grimaldii* var. *poseidonis*, variété également reconnue par CHEVREUX et FAGE, en 1925, sous le nom de *U. grimaldii* var. *inermis*. Cette variété se distingue de *U. grimaldii* par l'absence d'épine sur le dactyle du périopode V. Par la suite, ces variétés ont parfois été élevées au rang d'espèces (TOULMOND, 1964 : *U. inermis*). Nos échantillons du Bassin d'Arcachon se rapportent à *U. grimaldii* *grimaldii*.

L'identification d'*U. brevicornis* est plus délicate. Nos échantillons provenant du Bassin d'Arcachon et de la côte du Boulonnais sont identiques, et leur détermination pose la même difficulté comparativement aux diagnoses d'*U. brevicornis* Bate, 1862, et d'*U. pulchella* (A. COSTA, 1857). Les caractères de l'antenne I, de l'antenne II, du telson, et la coloration des espèces (mâles en particulier), correspondent parfaitement à *U. brevicornis*; en revanche, les uropodes 1 sont proches de ceux d'*U. pulchella* et les proportions du carpe du périopode V sont intermédiaires entre *U. brevicornis* et *U. pulchella*. Les caractères de nos échantillons se référant à *U. brevicornis* sont plus nombreux et ceux-ci ne peuvent prêter

à discussion car ils s'expriment par des chiffres (nombre d'épines ou de soies pour l'antenne I, l'antenne II et le telson). Aussi, avons-nous choisi d'identifier nos échantillons à *U. brevicornis* Bate, 1862. Cette difficulté systématique devait, néanmoins, être signalée.

B. Répartition géographique.

U. brevicornis est connue des Îles britanniques et des côtes atlantiques françaises; les récoltes ont été particulièrement nombreuses dans la Manche. Le Bassin d'Arcachon constitue la limite sud-atlantique de l'aire de répartition de l'espèce.

U. grimaldii est une espèce à répartition plus méridionale. Elle est plus rarement signalée qu'*U. brevicornis*; sa limite septentrionale correspond au Kalltegat, au sud de l'Angleterre (REIBTSCH, 1905; CRAWFORD, 1937 *b* et HOLME, 1950) et à la Hollande (VADER, 1963 et 1965). Elle a été également signalée du Maroc atlantique (GIORDANI SOIKA, 1955) et de la Méditerranée (STEBBING, 1906, au Maroc; FAGE, 1933, à Banyuls). Les récoltes de CRAWFORD et de VADER, à la limite septentrionale de répartition de l'espèce, se réfèrent à la variété *inermis*.

Les côtes ibériques devraient être prospectées pour rechercher ces deux espèces : *U. brevicornis* n'est pas connue au sud du Bassin d'Arcachon et *U. grimaldii* récoltée à Saint-Jean-de-Luz et au Maroc ne doit pas être absente des côtes espagnoles et portugaises.

C. Bibliographie.

a) *Urothoe brevicornis*. Les renseignements érologiques sur *U. brevicornis* sont peu nombreux, bien que l'espèce figure dans d'assez nombreuses listes faunistiques; les auteurs s'accordent à signaler l'espèce dans un sédiment fin de la zone intertidale inférieure. Les observations de WATKIN (1941 *b*, 1942) et de TOULMOND (1964) sont les plus intéressantes concernant cette espèce; nous reviendrons sur ces travaux ainsi que sur ceux de CRAWFORD (1937 *b*), BERTRAND (1940, 1941, 1945), JONES (1948) et VADER (1965), qui signalent l'espèce à propos de travaux écologiques d'ensemble. Les seules données connues sur le rapport numérique des sexes d'*U. brevicornis* ont été établies par WATKIN (1942) sur 540 individus récoltés au début d'avril 1949 dans la baie de Kames. À l'exception de ce comptage, il n'y a aucune donnée bibliographique susceptible d'éclairer le cycle reproducteur de l'espèce. FAGE (1933) a récolté l'espèce à l'occasion de pêches planctoniques à la lumière, près de Concarneau.

b) *U. grimaldii* fut abondamment récoltée dans le plancton, par FAGE (1933, à Banyuls et à Concarneau, et dans les sédiments intertidaux, par CRAWFORD (1936 *a*), HOLME (1950), GOULLIART (1952), VADER (1963, 1965) et TOULMOND (1964). Il n'existe aucune donnée bibliographique concernant le cycle saisonnier de l'espèce.

II. ÉTHOLOGIE

La nage et le creusement d'*U. marina* ont été observés par WATKIN (1940). Ses observations sont tout à fait valables pour les autres espèces du genre *Urothoe*; elles ne sont pas, d'ailleurs, fondamentalement différentes de ce qui peut être observé sur *Haustorius*, et, à un degré moindre, sur *Bathyporeia*.

Chez tous les Amphipodes *Haustoriidae*, la nage en pleine eau repose sur un rythme métachronique des trois paires de pléopodes qui créent un courant d'eau ventral. Chez *Urothoe* comme chez *Haustorius*, les péréopodes forment, avec les sternites, un profond sillon dans le lequel s'engouffre l'eau aspirée par les pléopodes, ce qui détermine la progression de l'animal. L'eau pénètre dans ce sillon en passant sous les pièces buccales, mais aussi entre le deuxième gnathopode et le premier péréopode. *Urothoe* nage dans la même position qu'*Haustorius*, la région dorsale vers le bas, mais sa nage est plus rapide. Quand l'animal

se laisse tomber sur le fond, il descend la région dorsale dirigée vers le bas, et, pour creuser le sédiment, il se retourne. Les grains de sable passent dans le sillon ventral avec le courant d'eau créé par les pléopodes et sont rejétés vers l'arrière; les antennes I ameublissent le sédiment dans un mouvement alternatif alors que les antennes II entraînent les grains vers les gnathopodes.

Les *Urothoe*, comme les *Haustorius*, se nourrissent des particules organiques, en suspension dans l'eau, qu'ils récoltent par filtration ou directement par le rôle préhensile que peuvent jouer les maxilles et les maxillipèdes.

U. brevicornis ne vit pas aussi profondément dans le sédiment qu'*Haustorius arcuarius*. Nos complages font apparaître une proportion de 75 % d'individus dans les 8 premiers centimètres. WATKIN (1942) signale une répartition encore plus superficielle (80 % dans les 5 premiers centimètres et 20 % entre 5 et 1,5 cm).

Les pêches à la lumière ne permirent de récolter que des individus mâtes (Arguin-Arcachon). FAGE (1933) n'avait obtenu également que cette catégorie dans ses pêches autour d'un « foyer lumineux à Concarneau ». Les pêches planctoniques que nous avons réalisées au cours de la marée montante, sans source lumineuse, ne nous ont également permis que la capture de ♂. Ces récoltes sont numériquement très faibles comparativement à la densité de l'Amphipode dans l'estran. WATKIN (1942) est arrivé aux mêmes conclusions dans les pêches planctoniques qu'il effectua dans la baie de Kames, pêches étalées dans le temps et à plusieurs niveaux, au cours desquelles il ne récolta que 14 individus, c'est-à-dire un nombre dérisoire comparativement au peuplement benthique de l'espèce. Cependant, parmi ces 14 individus il y a, avec les ♂, des ♀ et des juvéniles. LIAO (1951), dans une étude sur les crustacés pélagiques dans la baie de Port-Erin, récolte l'espèce au cours de pêches planctoniques nocturnes, en mai et juin 1949, mais ne précise ni le sexe ni la maturité des individus récoltés. L'observation des *Urothoe* au laboratoire ne nous a pas permis d'éclaircir ce problème, les animaux restent continuellement enfouis dans le sédiment; en revanche, s'ils sont maintenus en pleine eau, on constate une activité plus grande au moment correspondant à la haute mer sur le terrain, qu'au moment de la basse mer.

Les pêches planctoniques à la lumière font intervenir des réactions phototaxiques qui interfèrent avec l'existence ou l'absence de phase pélagique. Compte tenu de la répartition superficielle de l'espèce dans le sédiment, et compte tenu de l'existence d'une phase pélagique qui n'arrive pas à être « démontrée » aussi facilement que celle des *Eurydice* ou des *Bathyporeia*, nous pensons que les *Urothoe* se trouvent dans la pellicule superficielle du sédiment pendant la marée haute et qu'ils effectuent de courtes incursions pélagiques au voisinage du fond (sauf les ♂ qui peuvent être attirés par la lumière).

III. RÉPARTITION VERTICALE ET ÉCOLOGIE

A. *Urothoe brevicornis*.

L'espèce a été récoltée chaque mois sur les trois estrans prospectés pendant un cycle annuel : plages semi-abritées de La Vigne (974 individus) et du Camp (168 individus), plage océanique d'Arguin (1 505 individus).

a) RÉPARTITION VERTICALE A LA VIGNE.

La figure 52 représente la répartition quantitative verticale annuelle d'*U. brevicornis* à La Vigne. Le diagramme donne les limites d'extension d'une espèce strictement intertidale :

Limite supérieure : station 7 — cote 1,88 m — niveau marégraphique situé entre le niveau moyen de marée et le niveau de basse mer de mortes-eaux théoriques de coefficient 20. Au cours de l'année, 6 individus seulement ont été récoltés à cette station supérieure, et au cours de deux prospections mensuelles uniquement. En revanche, la station 8 — cote 1,51 m — qui est la

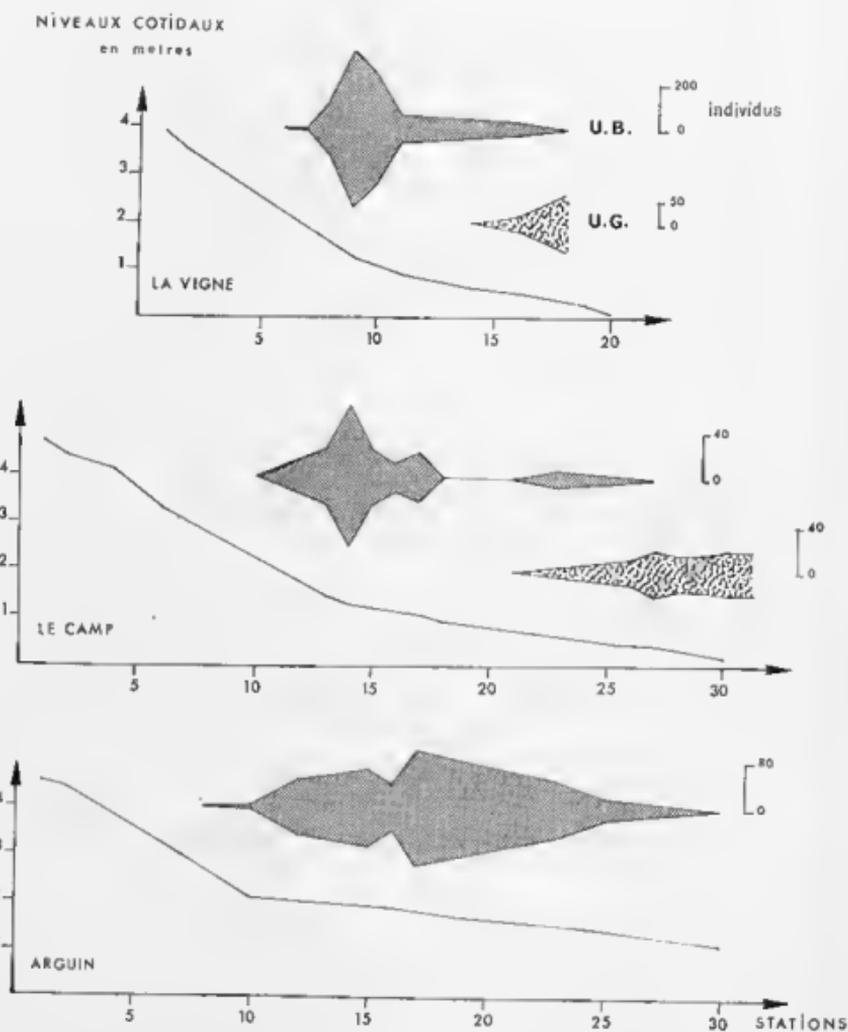


FIG. 52. — *Erothoe brevicornis* et *E. grimaldii*, Arcachon. Répartition verticale quantitative sur trois estrans. Diagrammes quantitatifs établis en cumulant la répartition verticale quantitative des douze prospections mensuelles.

limite supérieure de la zone de résurgence (voir à ce sujet la répartition verticale d'*H. arenarius* à La Vigne).

Limite inférieure : déjà rare à la station 18 (7 individus dans l'année), les *U. brevicornis* ne descendent pas au-dessous du niveau de B.M.V.E.

Zone d'abondance (75 % des individus) : stations 8 à 11 (73 %) ou 8 à 12 (80 %), stations qui encadrent la zone de résurgence.

Zone optimale (50 % des individus) : stations 9 et 10 dans la zone de résurgence.

U. brevicornis présente une profonde analogie avec *H. arenarius*, car leurs limites supérieures sont communes (sta. 7) et leurs zones optimales sont non seulement étroites mais identiques à une station près (*H. arenarius* stations 8 et 9, *U. brevicornis* stations 9 et 10). En revanche, une profonde différence les distingue du point de vue écologique : alors qu'*H. arenarius* n'a été récolté que dans la zone de résurgence, *U. brevicornis* est présente dans celle-ci mais également dans toute la zone de saturation du bas de plage de La Vigne. Etant donné l'identité pour les deux espèces, de leurs limites d'extension supérieure et de leurs zones d'abondance, ce que nous avons dit des conditions écologiques requises pour *H. arenarius* est valable pour *U. brevicornis* : les conditions hydrodynamiques interstitielles de la zone de résurgence sont extrêmement favorables à *U. brevicornis*.

L'espèce colonise la zone de saturation mais n'y prospère pas; les conditions ambiantes ne sont pas létales pour *U. brevicornis*, comme ce fut le cas pour *H. arenarius*. Les facteurs distinctifs que nous avions retenus pour la zone de saturation comparativement à la zone de résurgence sont cependant défavorables à l'espèce sans être limitatifs.

Remarquons que la zone optimale d'*U. brevicornis* (stations 9 et 10) est décalée d'une station vers l'aval par rapport à la zone optimale d'*H. arenarius* (stations 8 et 9), ce qui s'explique par la présence de la première espèce dans la zone de saturation.

Comme pour *H. arenarius*, la répartition verticale d'*U. brevicornis* reste inchangée au cours du cycle mortes-eaux-vives-eaux et les répartitions verticales mensuelles présentent les mêmes limites d'extension.

b) DONNÉES ÉCOLOGIQUES OBTENUES SUR D'AUTRES ESTRANS.

b1 - Répartition verticale au Camp (fig. 52 et 53).

Au Camp, *U. brevicornis* a sensiblement la même limite d'extension supérieure qu'*H. arenarius*, à une station près, puisque *H. arenarius* colonise la station 10 et que les premières *U. brevicornis* récoltées proviennent de la station immédiatement en aval (station 11), soit une différence de niveau d'une trentaine de centimètres. L'abondance de l'espèce aux stations 13 à 15 est analogue à son abondance à La Vigne, et correspond aux sédiments de la zone de résurgence ne contenant qu'une faible fraction très fine (fig. 53). En revanche, le diagramme quantitatif de répartition montre une rupture de distribution au niveau des stations 18 à 21, alors qu'en aval de la station 21 l'espèce est encore présente dans la zone de saturation (comme à La Vigne). La résurgence d'eau douce est la cause de cette rupture de répartition; pas une seule *U. brevicornis* ne fut récoltée au cours des 12 prospections mensuelles aux stations 19, 20 et 21. *U. brevicornis*, comparativement à *Haustorius arenarius*, présente un degré d'euryhalinité moins grand, puisque cette dernière espèce était présente au niveau de la résurgence d'eau douce. Les conditions de milieu de la zone de saturation à La Vigne autorisent la présence d'*U. brevicornis*, il en est de même au Camp (stations 22 à 26), mais l'espèce est beaucoup moins abondante, montrant une faible adaptation aux sédiments en voie de réduction, ou réduits (de toutes façons insuffisamment irrigués et oxygénés). Nous verrons que le problème est exactement inverse pour *U. grimaldii*.

b2 - Répartition verticale à Arguin et au Pylat.

La répartition verticale d'*U. brevicornis* apparaît nettement plus inférieure que celle d'*H. arenarius*. Bien que les deux espèces soient présentes dans tous les

sédiments du bas de plage et que leurs limites d'extension soient très proches, leurs zones d'abondance, qui n'étaient décalées que d'une station à La Vigne, sont ici totalement distinctes : la zone optimale d'*H. arenarius* se situe en amont et au niveau de l'horizon de résurgence, et la zone optimale d'*U. brevicornis* se situe en aval de l'horizon de résurgence. Alors qu'*H. arenarius* peut coloniser des

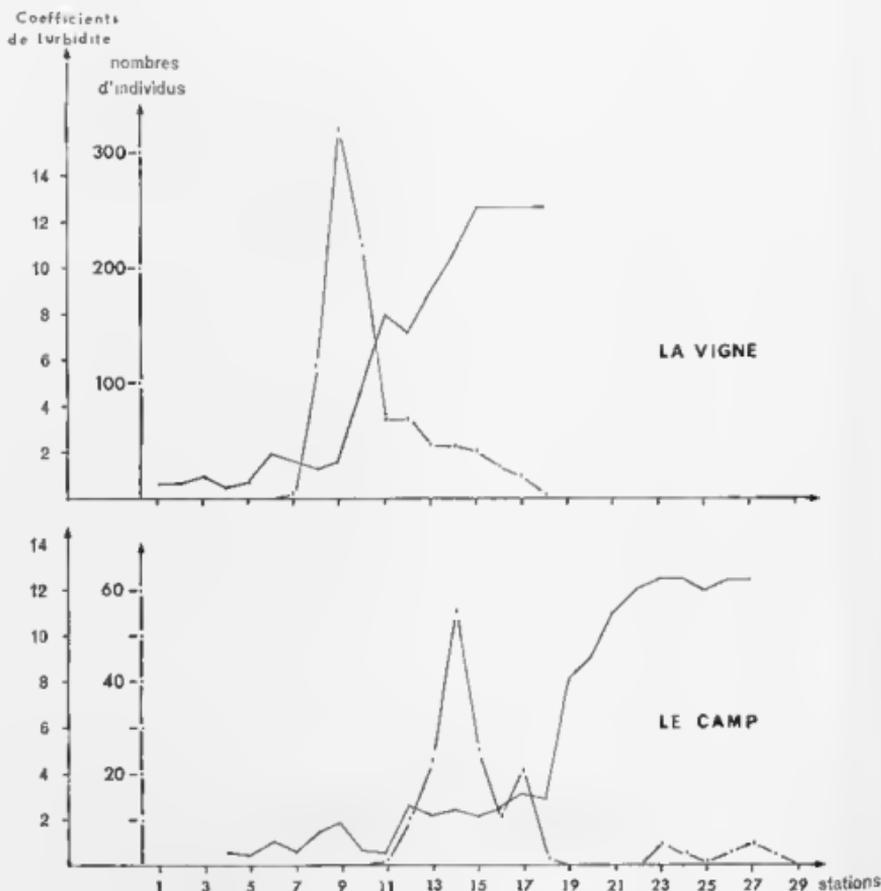


FIG. 33. — *Crothoe brevicornis*. La Vigne et Le Camp. Répartition verticale quantitative en rapport avec la turbidité des eaux interstitielles (témoin de la teneur en éléments très fins, en débris végétaux, et en matières organiques).

sédiments pendant superficiellement, à l'émergence, leur eau de gravité pendant une courte durée, *U. brevicornis* exige des sédiments presque continuellement saturés d'eau, mais suffisamment irrigués. Sur l'esplan océanique du Pylae *U. brevicornis* colonise exclusivement les niveaux inférieurs entre 1 m et le niveau de basse mer de vives-eaux; sa répartition verticale est inférieure à celle d'*Haustorius arenarius* qui est présent à partir du niveau cotidal 1,40 m.

b 3 - Répartition verticale à Wissant.

L'espèce est très abondante au niveau de B.M.M.E.m., donc en position infra-littorale; en revanche, elle est absente au niveau moyen où les *Haustorius* atteignent une grande densité de peuplement. L'étude des conditions de milieu nous a montré que la station inférieure possède une fraction grossière coquillière

importante, absente au niveau à *Haustorius*; en raison de leur différence de niveau, la station à *Haustorius* est émergée à chaque marée alors que la station à *Urothoe* ne découvre qu'aux marées moyennes et de vives-eaux. La station à *Urothoe* est presque continuellement saturée d'eau.

c) DENSITÉS DE PEUPELEMENT ET IMPORTANCE D'*U. brevicornis* DANS L'ENSEMBLE FAUNIQUE DE CHAQUE ESTRAN.

Les densités maximales de peuplement, observées en cours d'année, furent de 128 individus au m² à La Vigne (en septembre, station 3), de 480 à Arguin, alors qu'au Camp elles ne dépassèrent pas 168 individus au m². WATKIN (1942) a observé une densité maximale de 420 individus au m² à Kaines Bay.

U. brevicornis représente 8 % de la faune carcinologique et 4,6 % de la macrofaune totale à La Vigne. Au Camp, l'importance numérique de l'espèce est moindre (3,7 et 1,9 %). En revanche, à Arguin, plage océanique dont toute la zone inférieure est colonisée par l'Amphipode, la proportion est considérable : 31 et 18,2 %.

d) CONCLUSIONS.

La différence écologique déterminante entre *H. arenarius* et *U. brevicornis* nous paraît être une moins grande dépendance d'*U. brevicornis* comparativement à *H. arenarius*, vis-à-vis des conditions du substrat. Cette hypothèse est avancée en considération des observations éthologiques et écologiques des deux espèces. *H. arenarius* a une vie exclusivement endogée; pour son déplacement comme pour son alimentation il dépend des conditions édaphiques physiques, et des conditions hydrodynamiques interstitielles. *U. brevicornis* est moins « liée » au substrat, elle présente une phase pélagique active et une adaptabilité plus grande au milieu dans lequel elle effectue sa phase benthique endogée. Ainsi, la rétention porale d'éléments très fins ne l'empêche pas de coloniser la zone de saturation à La Vigne — l'oxygénation insuffisante de la zone de saturation au Camp ne l'élimine pas totalement — la présence d'une fraction coquillière grossière dans le sédiment à Wissant ne la gêne pas. Mais, si l'espèce est plus tolérante qu'*H. arenarius* vis-à-vis du substrat, elle exige un sédiment presque continuellement saturé d'eau, peut-être en raison d'une distribution moins profonde dans le sédiment. Sur les estrans océaniques du Boulonnais, *U. brevicornis* est limitée aux sédiments inférieurs qui seuls conservent leur eau de saturation. Sur les estrans arcachonnais elle colonise tous les sédiments à partir de la zone de résurgence puisque l'eau de ruissellement, à partir de ce niveau, maintient la saturation totale (voir conditions topographiques sur l'horizon de résurgence des plages arcachonnaises et boulonnaises). Sur les estrans semi-abrités arcachonnais sa répartition verticale est limitée vers les hauts niveaux par la zone de rétention, mais elle l'est, cette fois, également vers les bas niveaux. En effet, s'il y a saturation en eau (facteur primordial pour l'espèce), d'autres facteurs deviennent défavorables (éléments très fins, résurgence d'eau douce, oxygénation insuffisante). Ces facteurs n'éliminent pas l'espèce, mais réduisent sa densité, et, par voie de conséquence, font apparaître un maximum de densité dans la zone de résurgence. Il est plus valable d'expliquer la répartition verticale d'*U. brevicornis* à La Vigne en disant que l'espèce « trouve des conditions défavorables en bas de plage et ne se trouve en abondance qu'aux niveaux de résurgence », qu'en écrivant qu'*U. brevicornis* « caractérise la zone de résurgence sans être totalement éliminée de la zone de saturation ». En fait, nous choisissons d'exprimer la distribution d'*U. brevicornis* en se référant aux zones hydrodynamiques interstitielles. Sur les estrans semi-abrités *U. brevicornis* est abondante dans la zone de résurgence, elle est présente dans la zone de saturation où les conditions de milieu, sans être limitatives, lui sont défavorables. Sur les estrans océaniques arcachonnais, *U. brevicornis* colonise tous les sédiments en aval du niveau de résurgence. Sur les estrans du Boulonnais, l'espèce est limitée aux niveaux inférieurs qui sont presque continuellement saturés d'eau. Les conditions granulométriques (entendons charpente structurale du sédiment) sont limitatives sur bien des estrans, aux sables trop grossiers ou trop fins, mais nous n'avons pas étudié

ce facteur, sauf dans le cadre étroit de la comparaison des estrans arcachonnais ou boulonnais.

De par sa dépendance aux sédiments saturés d'eau, *U. brevicornis* présente une répartition verticale conditionnée par la position de la zone de résurgence sur les estrans au profil régulier (Arcachon), ou par le niveau marégraphique (compte tenu d'autres facteurs), auquel est rattachée la persistance de l'eau interstitielle de gravité, sur les estrans à profil ondulant (Boulonnais). Sa répartition sur les estrans semi-abrités dépend des conditions ambiantes de la zone de saturation, l'espèce présentant une abondance maximale pour les sédiments bien propres et bien irrigués.

Comme pour *H. arenarius*, les niveaux marégraphiques ou colidaux ne peuvent permettre la comparaison d'un estran à l'autre, c'est pourquoi la bibliographie indique des répartitions différentes, fonction des estrans prospectés. WATKIN (1941 b et 1942), seul auteur à avoir étudié quantitativement la répartition verticale de l'espèce, constate une distribution du niveau de H.M.E. au niveau de B.M.V.E. avec abondance au-dessous du niveau moyen, il précise également l'absence de l'espèce au-dessous du niveau de basse mer. CRAWFORD (1937 b), BERTRAND (1940-1941-1945), GOODHART (1941) et JONES (1948) signalent *U. brevicornis* aux niveaux inférieurs. VADER (1965) récolte abondamment l'espèce entre 5 et 10 m en Hollande (Deltaïc région), mais indique que l'espèce est relativement commune dans la zone intertidale. TOULMOND (1964) indique que les sédiments à *U. brevicornis* sont très propres et très pauvres en carbonates (moins de 2 %). (Notons qu'à Wissant le sédiment contient plus de 7 % de carbonates.) La teneur en carbonates apparaît comme un facteur « passif » du milieu meuble, dépendant de la faune malacologique du voisinage, et des conditions hydrodynamiques de fragmentation et de dépôt. Il ne nous semble guère important de considérer ce facteur du point de vue chimique, mais l'abondance de carbonates est souvent liée à l'abondance de débris coquilliers qui influent sur les caractéristiques structurales du sédiment. VADER récolte *U. brevicornis* dans un sable proche de nos sédiments du point de vue granulométrique (diamètre médian compris entre 210 et 280 μ), et proche de ceux de TOULMOND (maximum unique entre 200 et 400 μ).

B. *Urothoe grimaldii*.

La figure 52 donne la répartition verticale moyenne annuelle d'*U. grimaldii* à La Vigne. Les récoltes sont peu abondantes (97 individus des stations 10 à 18 puis 63 individus aux stations 19, 20 et 21 irrégulièrement prospectées). *U. grimaldii* a été récoltée à partir de la station 10 (légèrement en aval du niveau de B.M.E.m.), mais des stations 10 à 14 il s'agit d'individus isolés; la répartition verticale normale débute à la station 15 (cote 0,55 m) donc à un niveau intertidal très inférieur. C'est à partir de la station 15 que la proportion d'éléments très fins forme un palier d'abondance, et que tous les sédiments sont caractérisés, comme l'a montré l'analyse granulométrique, par une rétention porale croissante à mesure que le diamètre des grains diminue. *U. grimaldii* n'est pas limitée à la zone de balancement des marées et sa zone d'abondance ne peut être précisée. Quelques prospections inférieures à la station 18 montrent de plus grandes densités de peuplement (204 individus au m²). La répartition verticale d'*U. grimaldii*, comme celle d'*Apsudes latreillei* dont les peuplements sont abondants en aval de la station 18, fait ressortir la continuité faunistique de la zone de saturation intertidale et des sédiments infratitoraux continuellement submergés.

La figure 52 donne également la répartition verticale moyenne annuelle d'*U. grimaldii* au Camp (120 individus). Seules les 27 premières stations furent prospectées tous les mois. Nous donnons cependant le nombre d'individus récoltés pour les quatre stations suivantes, qui n'ont été prospectées que 5 fois dans l'année, mais qui permettent une intéressante observation. En effet, le sédiment en bas de plage au Camp est localement réduit (voir étude physico-chimique), et l'eau interstitielle possède toujours une teneur en oxygène dissous inférieure à 4 mg par litre. *U. grimaldii* est à peine moins abondante au Camp qu'à La Vigne et s'accommode donc d'un sédiment moins oxygéné et même réduit.

L'espèce est absente d'Arguin, comme *Apscudes latreillei*.

Presque toutes les observations écologiques sur *U. grimaldii* se réfèrent à la variété *inermis* sauf celles de TOULMOND (1964) qui distingue *U. grimaldii* et *U. inermis*. HOLME (1949) et GOULLIART (1952) ne précisent pas la variété. *U. grimaldii* est souvent récoltée comme commensale d'autres espèces endogées des sédiments meubles intertidaux. CRAWFORD (1937 b) la récolte couramment avec *Echinocardium cordatum* et *Acrochorda brachiata*, espèces également présentes à La Vigne au niveau des *U. grimaldii*. GOULLIART (1952) observe l'Amphipode en abondance dans les parois des tubes d'*Arenicola marina* au niveau de basse mer de vives-eaux, association que nous ne rencontrons pas à Arcachon. HOLME (1949) indique une densité maximale de peuplement identique à nos observations (236 individus au m² dans l'estuaire de l'Exe, 240 à La Vigne), alors que VADER (1963, 1965) observe en Hollande des concentrations de 1 240 individus au m². TOULMOND (1964) classe *U. grimaldii* comme espèce préférante des sables à *Aupe-lisca brevicornis*; ces sédiments présentent un maximum entre 200 et 350 μ et un maximum secondaire vers 80 μ . Les sédiments à Arcachon présentent un mode unique à 250-315 μ . Nous avons également récolté *U. grimaldii* au niveau de basse mer de vives-eaux à la Pointe-aux-Oies dans un sédiment plus fin (voir granulométrie fig. 22 B) dont le mode est 100-125 μ , et dont 80 % des éléments sont compris entre 100 et 200 μ . *U. grimaldii* apparaît donc comme une espèce très ubiquiste qui colonise les sédiments fins ou moyens des niveaux inférieurs pouvant être très insuffisamment oxygénés.

IV. CYCLE REPRODUCTEUR

A. Généralités.

a) TAILLES MAXIMALES OBSERVÉES EN COURS D'ANNÉE A ARCACHON.

Urothoe brevicornis : mâle 7,2 mm d'avril à juin.
femelle 7,9 mm en juin et juillet (♀ reproductrices).

Urothoe grimaldii : mâle 6,3 mm en mars et avril.
femelle 6,6 mm de février à juillet.

b) DIMORPHISME SEXUEL.

Les antennes II permettent de différencier facilement les ♂ des ♀. Chez la ♀, quelle que soit la taille, le flagelle de l'antenne II n'est composé que de 2 articles, le second étant égal au quart du premier; chez le ♂ d'*U. brevicornis* comme d'*U. grimaldii* le flagelle comporte plus de 2 articles. Ce flagelle de l'an-

Longueur des individus en mm	UROTHOE BREVICORNIS		UROTHOE GRIMALDII	
	Longueur du flagelle antennaire en mm	Nomb. d'articles du flagelle antennaire	Longueur du flagelle antennaire en mm	Nomb. d'articles du flagelle antennaire
3,33	0,27	5	0,55	9
4,00	0,38	7	0,50	15
4,60	0,51	11	2,32	26
5,33	0,60	14	2,62	29
6,00	1,13	24	6,66	46

TABLEAU 8. — *Urothoe brevicornis* et *U. grimaldii*. Nombres d'articles du flagelle antennaire et longueur de celui-ci en fonction de la taille des individus.

tenne II pour les ♂ est beaucoup plus grand chez *U. grimaldii* que chez *U. brevicornis*. Le tableau S montre qu'il comporte deux fois plus d'articles chez les plus grands ♂ d'*U. grimaldii*, que chez les plus grands ♂ d'*U. brevicornis*; d'autre part, alors que la longueur de ce flagelle atteint au plus le cinquième de la longueur du corps d'*U. brevicornis*, il dépasse la taille du ♂ chez *U. grimaldii*.

Le pédoncule de l'antenne II des ♂ porte des calcéoles qui sont absentes chez les femelles. Les ♀ sont plus grandes que les ♂, mais ces derniers possèdent des yeux deux fois plus grands que ceux des ♀, à taille égale des individus.

Les apophyses génitales des ♂ sont visibles sous le dernier segment mésosomique. Elles sont constituées par 2 tubes aplatis qui partent de la base interne du péréiopode VII (conjointement à la lamelle branchiale qui existe au péréiopode VII chez *Urothoe*) et se dirigent ventralement, appliqués contre le sternite; au milieu du sternite ces 2 tubes se recourbent vers le bas.

Les oostégites des péréiopodes II à V sont des caractères sexuels secondaires ♀ permanents, comme chez *Haustorius*. Chez les très jeunes ♀ les oostégites sont très petits et difficiles à observer sans dissection. Les oostégites sont très étroits et s'allongent avec la croissance de la ♀; ceux des péréiopodes IV et V arrivent à être plus longs que la lamelle branchiale. La ciliature des oostégites est un caractère sexuel secondaire temporaire lié à l'incubation, mais le marsupium est peu efficace car les cils sont peu nombreux et les lamelles incubatrices trop étroites. Cependant, la conformation générale du corps détermine une cavité bien protégée pour les embryons incubés. Quand les péréiopodes sont repliés ventralement, de très longues soies des parties distales de l'article basal du gnathopode I. et des articles ischial et basal du gnathopode II, s'appliquent contre le marsupium.

c) CATÉGORIES.

A leur sortie du marsupium les jeunes mesurent entre 1,3 et 1,4 mm et leurs péréiopodes VII sont déjà bien développés. La distinction entre les ♂ et les ♀ n'est possible qu'après la mue de prépuberté, lorsque les individus atteignent 3,3 mm; à cette taille les oostégites des jeunes ♀ sont extrêmement petits, mais les antennes II (plus ou moins de 2 articles) permettent de distinguer les ♂ des ♀.

— individus inférieurs à 3,3 mm	Juveniles
— individus supérieurs à 3,3 mm	
— flagelle de l'antenne II à plus de 2 articles, absence d'oostégites, présence d'apophyses génitales	Mâles
— flagelle de l'antenne II à 2 articles, présence d'oostégites	Femelles
— oostégites non ciliés	Femelles non reproductrices
— oostégites ciliés	Femelles reproductrices
+ marsupium avec les embryons .	Femelles gestantes
+ marsupium vide	Femelles vides

Il faut indiquer que la différenciation des juvéniles, en ♂ et ♀, décelable par l'apparition de caractères sexuels secondaires, n'intervient pas à une taille rigoureusement identique pour chaque individu. Ainsi, en juin et particulièrement en juillet, les récoltes d'*U. brevicornis* à Arcachon comportaient quelques très jeunes ♂ dont la taille était comprise entre 2,6 et 3,3 mm, mais ceux-ci étaient peu nombreux et ne représentaient que 15 % du stock total de l'espèce pour cet intervalle dimensionnel. La limite dimensionnelle de part et d'autre de laquelle on considère que les individus sont différenciés correspond à une taille à partir de laquelle on rencontre en nombre important des individus différenciés ♂ (plus de 2 articles au flagelle de l'antenne II) et ♀ (oostégites). Cette taille est de 3,3 mm, aussi les jeunes ♂ précédemment envisagés, d'une taille inférieure à 3,3 mm, sont finalement classés dans la catégorie juvénile, de façon à ne point perturber le rapport numérique des sexes.

d) NOMBRE D'EMBRYONS INCUBÉS PAR LES FEMELLES.

Chez *U. brevicornis* le nombre d'embryons incubés est fonction de la taille de la femelle gestante. Tous les embryons évoluent simultanément dans le marsupium; il n'y a pas expulsion d'embryons au cours du développement embryonnaire. La figure 54 donne la variation moyenne annuelle du nombre d'embryons incubés, de 8 à 38, en fonction de la taille de la femelle gestante, de 4,8 à 7,9 mm (données établies sur la population arcachonnaise). Le nombre moyen d'œufs augmente comme suit :

Femelles gestantes comprises entre 4,8 et 5,2 mm : 10 embryons;

Femelles gestantes comprises entre 5,3 et 5,9 mm : 14 embryons;

Femelles gestantes comprises entre 6,0 et 6,6 mm : 17 embryons;

Femelles gestantes comprises entre 6,7 et 7,2 mm : 23 embryons;

Femelles gestantes comprises entre 7,3 et 7,9 mm : 30 embryons.

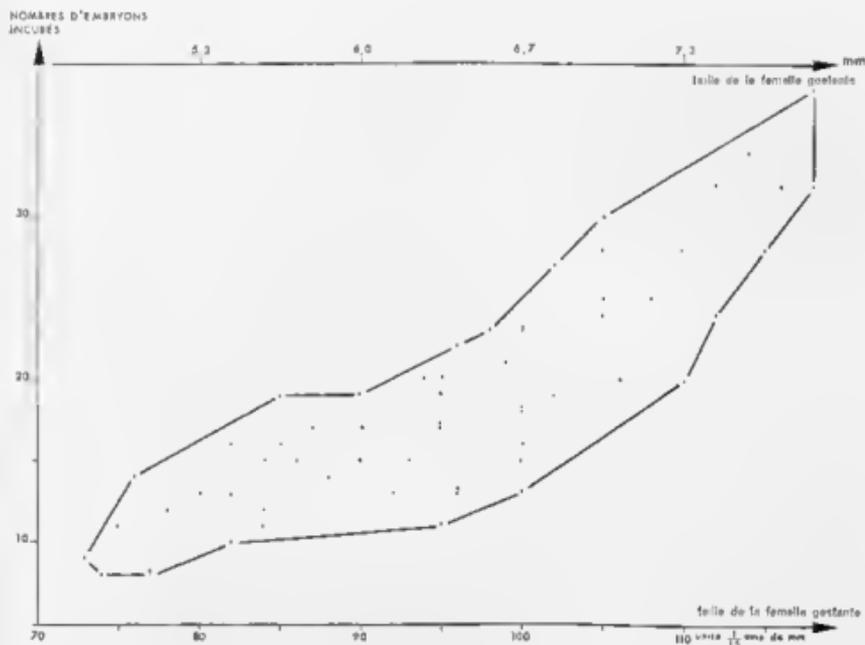


FIG. 54. — *Urothoe brevicornis*, Arcachon, Arguin. Nombres d'embryons incubés en fonction de la taille de la femelle gestante. Le polygone enveloppe le nuage de points correspondant aux mesures effectuées.

Chez *U. grimaldii* le nombre d'embryons incubés est bien moins important, mais normal en considération de la taille plus réduite de cette espèce comparativement à *U. brevicornis*. Le nombre d'embryons n'excède pas la quinzaine pour des femelles gestantes de 6 mm.

e) RÉPARTITION VERTICALE DES DIVERSES CATÉGORIES.

Pour *U. brevicornis*, dont les comptages par catégories ont été effectués à partir des récoltes d'Arguin, aucune catégorie (juvénile, ♂ ou ♀, ne présente une répartition verticale particulière. Il en est de même d'*U. grimaldii* à La Vigne et au Camp.

B. Cycle reproducteur d'*Urothoe brevicornis*.

a) CYCLE REPRODUCTEUR D'*U. BREVICORNIS* A ARCACHON.

Les plus abondantes récoltes d'*U. brevicornis* réalisées à Arguin (1 505 individus) en douze mois serviront de base à nos comptages. Pour établir le cycle reproducteur nous disposons, comme pour les autres espèces :

— de la variation du nombre d'individus récoltés mensuellement dans des conditions méthodologiques identiques (fig. 55).

— du nombre d'individus de chaque catégorie récoltés chaque mois et de la variation de ces données mensuelles au cours du cycle annuel complet. Ceci permet d'obtenir les proportions des diverses catégories (fig. 56).

nombre d'individus

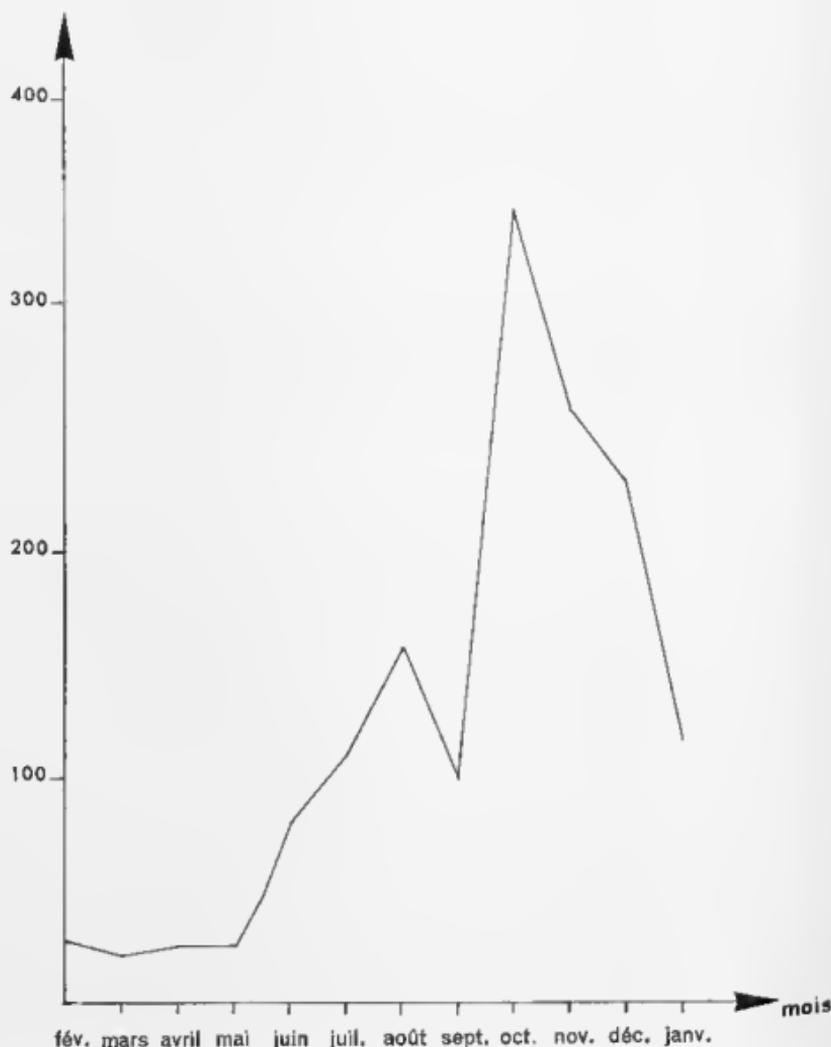


FIG. 55. — *Urothoe brevicornis*. Arguin. Variations d'abondance saisonnière dans les sédiments intertidaux. Nombre d'individus récoltés chaque mois dans les mêmes conditions.

— de la répartition dimensionnelle des individus, de chaque catégorie, récoltés chaque mois. Mesurées au dixième de millimètre au micromètre oculaire les *U. brevicornis* ont été groupées en 9 classes dimensionnelles dont les valeurs sont indiquées sur la figure 57. Nous avons choisi de figurer la répartition dimensionnelle des populations mensuelles comprenant toutes les catégories, et d'indiquer sur le même graphique la répartition dimensionnelle des femelles reproductrices.

Les juvéniles sont totalement absents en mars et en avril ce qui démontre une période de repos sexuel en hiver. Apparaissant en mai, leur pourcentage par rapport à la population totale croît pour présenter un maximum en juillet, puis diminue et présente un nouveau maximum en octobre, avant de diminuer pour s'annuler en mars. Ce second maximum de juvéniles, en octobre, peut s'expliquer soit par une effective apparition de jettes, soit par une disparition d'adultes ce qui aurait pour effet d'augmenter le pourcentage des jeunes par rapport à la population totale. Le maximum noté en octobre est un maximum de pourcentage, mais il correspond également à un sommet d'abondance saisonnière (voir la variation quantitative d'abondance mensuelle d'*U. brevicornis* sur la figure 55). L'augmentation du pourcentage de jeunes n'est pas due à la disparition d'adultes, ce qui aurait entraîné une diminution de la population, mais à l'apparition de jeunes dans cette population. Il y a donc deux phases d'apparition de jeunes, la première en mai-juin, la seconde en octobre.

Les mâles et les ♀ sont présents toute l'année, les ♀ sont toujours plus nombreuses que les ♂ sauf en décembre et janvier où leurs nombres s'équilibrent presque. Le rapport numérique des sexes est voisin de 1 pendant la période de repos sexuel.

Les ♀ reproductrices, présentes toute l'année, sauf en février, sont très peu nombreuses en décembre et janvier (fig. 56 et 57). Ce repos sexuel en hiver correspond à l'absence de juvéniles notée en mars et avril. On pourrait penser qu'*U. brevicornis* est une espèce univoltine dont la reproduction débute en mars et qui procréé tout au long de l'année une génération qui grandit et passe l'hiver. En réalité, il n'en est rien et les données sur les femelles (fig. 56), ainsi que les diagrammes de répartition dimensionnelle (fig. 57) vont nous permettre de constater qu'il y a en réalité deux périodes reproductrices successives de deux générations distinctes. La période d'activité sexuelle, si l'on considère le pourcentage de ♀ reproductrices par rapport à la population ♀ totale (fig. 56), s'étale principalement de mars à novembre; mais ce pourcentage présente deux maximums : le premier en avril-mai — le second en août-septembre : ce qui correspond aux données sur les juvéniles, présentant deux maximums en juillet et en octobre. S'agit-il de la même génération de ♀ incubant 2 portées successives ou de 2 générations distinctes de ♀ gestantes ? la figure 57 montre que jusqu'en juillet toutes les ♀ gestantes appartiennent aux classes dimensionnelles égales ou supérieures à la classe VII (toutes supérieures à 6 mm), alors que par la suite, les femelles gestantes présentent un mode dimensionnel à la classe VI (5,3-6 mm) et sont en majorité inférieures à 6 mm. L'apparition de ♀ gestantes inférieures à 6 mm, en août et septembre, peut correspondre, soit à une nouvelle génération de jeunes ♀ qui deviennent reproductrices, soit à une entrée en période reproductrice de femelles de la même génération mais d'une taille plus petite. La répartition dimensionnelle des individus (fig. 57), de février à juin montre nettement que la génération qui vient de passer l'hiver grandit, procréé et disparaît. Alors que les juvéniles apparaissent en mai, et surtout en juin, la génération qui a passé l'hiver s'isole, au point de vue dimensionnel, de cette nouvelle génération de printemps à laquelle elle vient de donner naissance. Les ♀ reproductrices d'août sont des ♀ de cette génération de printemps, et à cette époque la génération mère a disparu. Il s'agit donc de 2 lots distincts de ♀ reproductrices correspondant à 2 générations différentes. Cette interprétation concorde d'ailleurs avec les observations précédentes sur les juvéniles. Les figures 55, 56 et 57 permettent de préciser cette succession de générations dans la continuité reproductrice de l'espèce. Les premiers juvéniles de la génération de printemps apparaissent le 25 mai; le 23 juin, les ♂, d'une part, et les ♀, d'autre part, dessinent un mode de la classe III (3,5 mm); le 22 juillet, ces deux catégories dessinent, séparément encore, un même mode, mais, cette fois, à la classe VI (5,5 mm).

Les ♀ gestantes du 22 juillet correspondent à un stock dimensionnel des classes VII à IX qui n'est peut-être pas issu en totalité des populations de juin, il y a peut-être quelques ♀ précoces de la nouvelle génération de printemps qui incubent à leur tour dès le mois de juillet. La génération qui a passé l'hiver n'est représentée, en août et septembre, que par les très grandes ♀

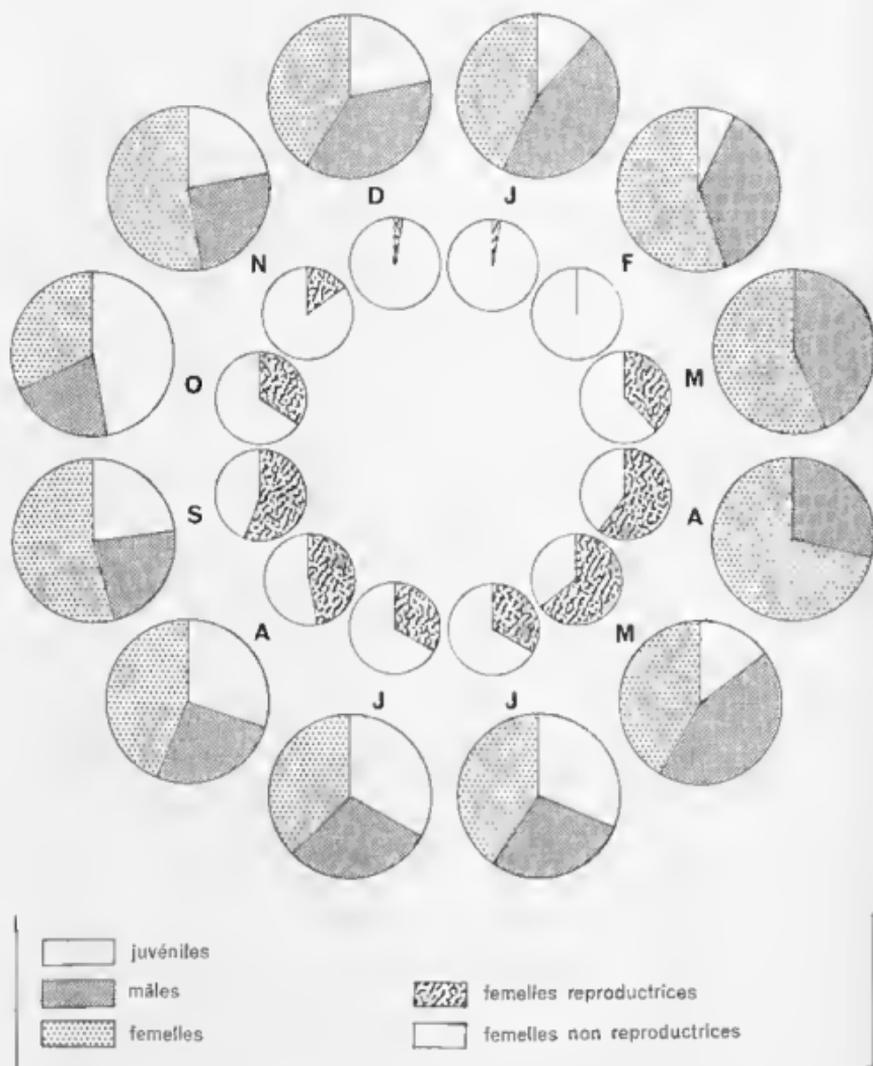


Fig. 56 — *Urothos brevicornis*. Argna. Evolution mensuelle de la composition du peuplement, — couronne externe : proportions relatives des catégories : juvéniles, ♂ et ♀; — couronne interne : proportions des ♀ reproductrices par rapport au nombre total des ♀ récoltées chaque mois.

reproductrices tardives de la classe IX. La génération d'automne apparaît massivement en octobre, et explique le second maximum de juvéniles. Le mode passe des classes I-III, en octobre, aux classes III-V, en novembre, et aux classes IV-V, en janvier; il s'agit de la génération mère initiale.

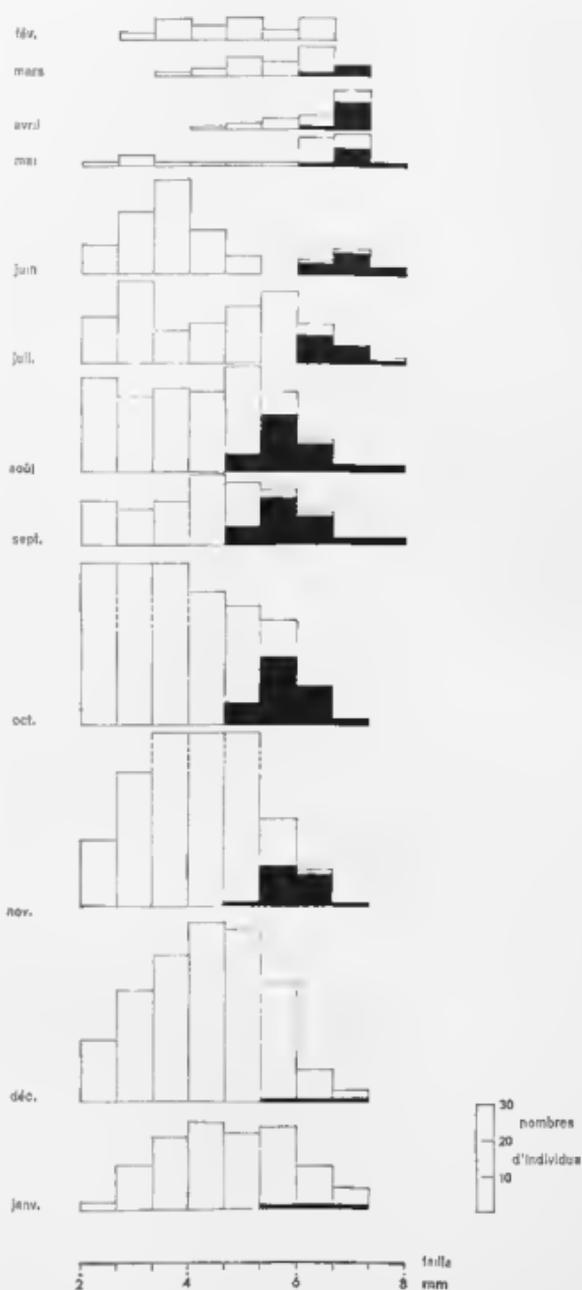


FIG. 57. — *Urothoe brevirostris*, Argul. Histogrammes de répartition dimensionnelle mensuelle des individus de toutes les catégories. Les parties pleines correspondent aux femelles reproductrices. De 2 à 4 mm = classes I, II et III; de 4 à 6 mm = classes IV, V et VI; de 6 à 8 mm = classes VII, VIII et IX.

La succession des générations peut donc être établie de la façon suivante :

- la génération mère qui passe l'hiver (en repos sexuel de décembre à février) incube de mars à août une génération de printemps; la très grande majorité des individus de cette génération (δ et \varnothing) a disparu fin août.
- la génération de printemps apparaît dans nos récoltes en mai et surtout en juin, et, par un développement rapide, les plus précoces des femelles procèdent dès le mois d'août (peut-être dès le mois de juillet) une génération d'automne. La période de reproduction se poursuit jusqu'en novembre (quelques \varnothing reproductrices tardives en décembre et janvier).
- la génération d'automne apparaît massivement en octobre, elle va hiberner et n'est autre que la génération mère initialement considérée.

Le rapport numérique des sexes est voisin de 1 pendant la période de repos sexuel, de décembre à mars. Il s'abaisse brusquement à 0,4 en avril, traduisant la disparition des δ après l'accouplement.

La durée d'incubation au printemps est de l'ordre de 2 mois; elle semble plus courte en été (47 % des \varnothing reproductrices le 18 août, et les jeunes apparaissent déjà dans la classe dimensionnelle II le 4 octobre), mais il est impossible d'en préciser la durée.

Les premières \varnothing n'ont qu'une portée et disparaissent généralement après libération de leur progéniture. Les plus grandes \varnothing gestantes (7,9 mm) se rencontrent en juin-juillet et appartiennent à la génération qui a passé l'hiver. Les plus petites \varnothing gestantes se rencontrent en septembre-octobre et appartiennent à la génération de printemps; elles mesurent 4,6 mm, alors que les plus petites de la génération mère, en juin, mesurent déjà 6 mm. Cette différence tient à l'acquisition du stade physiologique nécessaire à la reproduction à une taille différente pour chacune des 2 générations, au printemps, et en été. En mars et avril, il existe des \varnothing non reproductrices aux dimensions des \varnothing qui seront incubantes en août.

Durée de vie des individus de chaque génération : La génération d'automne, apparue entre le 3 septembre et le 4 octobre, passe l'hiver, et ses derniers représentants (\varnothing reproductrices) disparaissent en août; la durée maximale de vie est donc de 10 mois. Les résultats ne permettent pas de donner avec certitude la durée de vie moyenne des individus de la génération de printemps, mais celle-ci n'excède pas 7 mois (mai à octobre).

Importance des portées de chaque génération : La majorité des \varnothing gestantes de mars à juin (génération mère) ont une taille supérieure à 6,3 mm, et incubent des portées 2 fois plus nombreuses en embryons que les \varnothing gestantes d'août à novembre, qui sont en majorité inférieures à 6,3 mm (voir fig. 54 et 57).

b) CYCLE REPRODUCTEUR D'*U. brevicornis* A WISSANT (874 individus).

A Wissant, le cycle d'*U. brevicornis* est bien plus net que celui d'Arcachon, car l'espèce présente une période reproductrice limitée à l'été et à l'automne, et son cycle est typiquement univoltin (fig. 58).

Les juvéniles sont absents de février à juin et n'apparaissent dans nos comptages que le 8 juillet; leur proportion croît pour présenter un maximum en août, puis décroît pour s'annuler avant la fin de l'année.

Les δ et les \varnothing sont présents toute l'année; leur rapport est toujours en faveur des \varnothing . Les \varnothing reproductrices, totalement absentes le 22 avril, représentent 11 % du stock \varnothing le 6 mai, soit une quinzaine de jours plus tard; la reproduction débute donc à Wissant, à la fin du mois d'avril. Le pourcentage de \varnothing reproductrices est croissant jusqu'en juillet, puis diminue, et, le 21 octobre, il n'y a plus de \varnothing reproductrices. La période reproductrice est donc comprise entre fin avril et début octobre, et correspond à l'apparition de juvéniles de juillet à novembre. Le rapport numérique des sexes δ/\varnothing est voisin de 0,8 en période de repos sexuel et au début de la période reproductrice.

Le cycle d'*U. brevicornis* à Wissant est un cycle annuel typique. La génération qui vient de passer l'hiver, exclusivement composée d'individus adultes, se reproduit à partir de fin avril et a totalement disparu en octobre avec la mort des dernières \varnothing reproductrices. Cette génération mère incube une génération

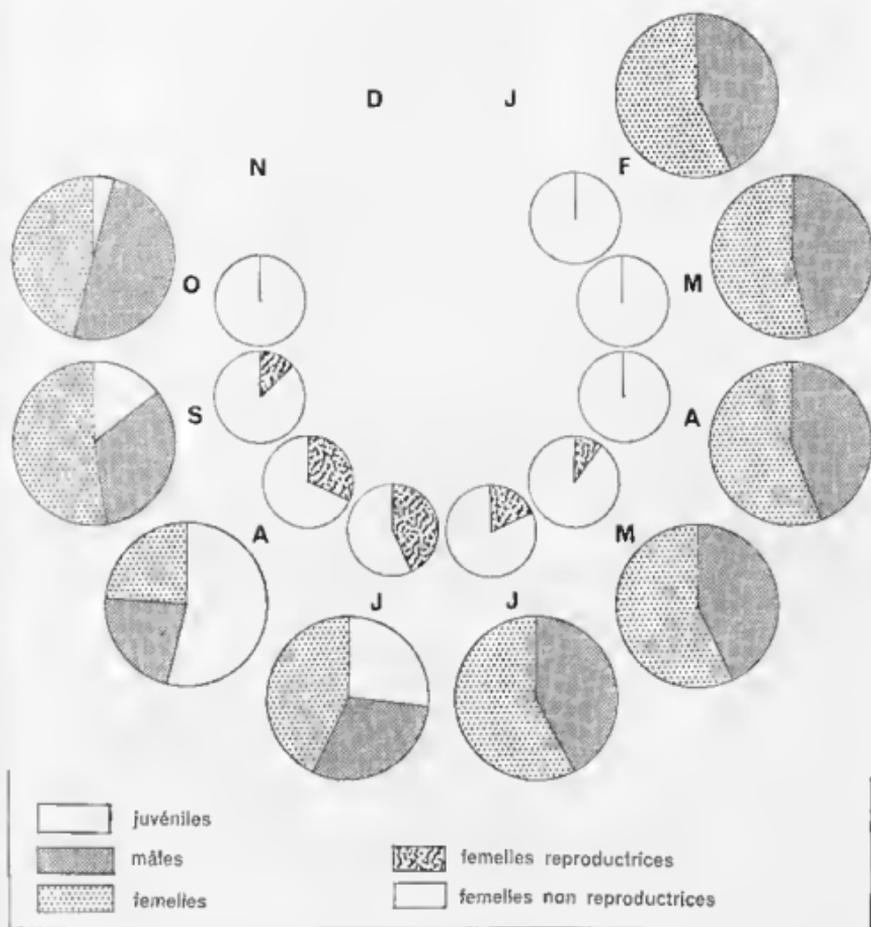


FIG. 58 — *Prothoe brevicornis*, Wissant, Evolution mensuelle de la composition du peuplement. Absence de prospections entre novembre et janvier.

— couronne externe : proportions relatives des catégories : juvéniles, ♂ et ♀ ;
— couronne interne : proportions des ♀ reproductrices par rapport au nombre total des ♀ récoltées chaque mois.

filles, qui est libérée à partir du mois de juin, qui va grandir et passer l'hiver pour se reproduire l'année suivante (alors que la population arcachonnaise a le temps de se reproduire l'année même de sa naissance).

Bien que les données précédentes nous aient paru suffisantes pour établir le cycle de l'espèce à Wissant, nous avons cherché à vérifier nos conclusions en procédant à l'étude dimensionnelle des populations de juin à septembre. En juin, presque tous les individus sont compris entre 4 et 6 mm. En juillet, les deux générations sont très nettement distinctes par leur taille : tous les juvéniles appartiennent à la génération fille, et tous les individus supérieurs à 4 mm sont de la génération mère. En août, les individus de la génération mère sont supérieurs à 4,6 mm, alors que, dans la génération fille, apparaissent les premières différenciations en ♂ et ♀, si bien que ce mois-là le rapport numérique des sexes devrait être établi séparément pour la génération mère ($\delta/\varnothing = 0,5$, il reste surtout des ♀ reproductrices) et la génération fille ($\delta/\varnothing = 1,1$). En sep-

tembre, la génération mère n'est plus représentée que par des ♀ gestantes de grande taille, alors que les premiers individus de la génération fille commencent à grandir, mais ne dépassent pas 4 mm. Entre juin et juillet, le retai est donc assuré entre la génération mère et la génération fille.

c) TAILLE MINIMALE DES ♀ REPRODUCTRICES A ARCACHON ET A WISSANT, TAILLE MAXIMALE DE L'ESPÈCE DANS LES DEUX LOCALITÉS.

L'étude d'*Haustorius arenarius* a montré que la période reproductrice débutait chez les ♀ à une taille plus faible à Wissant qu'à Arcachon. Nous avons essayé de vérifier s'il en était de même pour *U. brevicornis*.

ARCACHON. En juin, la plus petite ♀ reproductrice mesure 6 mm, mais la population ♀ est partagée en deux stocks distincts dont chacun présente les caractéristiques suivantes :

- groupe des petites ♀ : toutes inférieures à 5,6 mm
toutes non reproductrices;
- groupe des grandes ♀ : toutes supérieures à 6 mm
toutes reproductrices.

Il n'est donc pas possible, étant donné le partage dimensionnel du stock ♀, d'avoir une certaine précision sur la taille minimale à laquelle procréent les ♀ à Arcachon; tout au plus peut-on affirmer qu'à 5,6 mm elles n'incubent pas encore. En juillet, le partage dimensionnel du stock ♀ n'existe plus; nous rencontrons des ♀ comprises entre 3,3 et 7,9 mm, mais les plus petites incubantes ont 6 mm.

WISSANT. Dès le 28 mai, nous rencontrons des ♀ comprises entre 3,3 et 6 mm, et les plus petites ♀ reproductrices ont seulement 4,6 mm. Donc, alors qu'à Wissant, en fin mai, comme à Arcachon, en juillet, les ♀ de toutes tailles existent dans chacune des populations, les ♀ de Wissant procréent à une taille bien plus faible que leurs congénères d'Arcachon, tant et si bien que toutes les ♀ reproductrices de Wissant ont une taille inférieure à celle de la plus petite ♀ reproductrice d'Arcachon. Cependant, il faut remarquer que, brusquement, avec l'apparition de la nouvelle génération, en août à Arcachon, les plus petites ♀ gestantes ont 4,6 mm, taille qui correspond à celle des plus petites ♀ ovigères de Wissant en cours d'année.

Si l'on considère l'ensemble de la période reproductrice, les tailles minimales des ♀ reproductrices sont identiques à Arcachon et à Wissant, mais si l'on considère les ♀ qui viennent de passer l'hiver, celles-ci se reproduisent à une taille plus faible à Wissant qu'à Arcachon.

La taille maximale atteinte par *U. brevicornis* est plus grande à Arcachon qu'à Wissant : sur les 1505 individus mesurés à Arcachon, 98 sont plus grands que 6,3 mm, alors que sur les 428 individus mesurés à Wissant au cours de leur période reproductrice, pas un seul individu ne dépasse cette taille. Nous constatons le même phénomène que chez *Haustorius arenarius*.

d) CONCLUSIONS.

U. brevicornis présente un cycle reproducteur hivoltin dans le bassin d'Arcachon et un cycle typiquement univoltin sur les côtes du Boulonnais. Nous n'insisterons pas davantage sur les conditions thermiques de la côte boulonnaise, comparativement à celles d'Arcachon, qui furent précédemment considérées à propos d'*Haustorius arenarius*. La génération qui passe l'hiver commence à procréer dès le 11 mars à Arcachon, alors qu'il faut attendre le début mai pour constater la présence de jeunes ♀ gestantes dans la population boulonnaise. La période reproductrice s'étend jusqu'en novembre à Arcachon (quelques ♀ gestantes sont encore récoltées en décembre et janvier), alors qu'elle cesse en fin septembre à Wissant.

Sur les côtes boulonnaises, le déficit thermique provoque, pour *U. brevicornis*, comme pour *Haustorius arenarius*, un retard de la période reproductrice ainsi qu'une réduction de la taille. Ces deux facteurs influent sur la structure du cycle reproducteur de l'espèce. Alors qu'*Haustorius arenarius* présentait une période reproductrice continue tout au long de l'année à Arcachon et qu'elle était univoltine à Wissant, *U. brevicornis* est bivoltine à Arcachon et univoltine à Wissant.

WATKIN (1942) est le seul auteur à avoir procédé à un comptage des diverses catégories (♂, ♀ et jeunes), à la suite d'une récolte au début d'avril 1939. Il indique un rapport numérique des sexes égal à 1, et n'observe (sur 540 individus) aucune ♀ ovigère. Ces données s'inscrivent parfaitement dans le cadre établi à Wissant. Au début du printemps, les individus sont encore en repos sexuel, et les stocks ♂ et ♀ sont quantitativement équivalents.

C. Cycle reproducteur d'*Urothoe grimaldii* à Arcachon.

Le nombre d'*U. grimaldii* récoltés, de février 1959 à janvier 1960, sur les estrans de La Vigne et du Camp, ne s'élève qu'à 254 individus, de sorte qu'il est difficile d'établir avec précision le cycle reproducteur de l'espèce. La période reproductrice se situe entre mars et septembre, elle est bien moins étendue que chez *U. brevicornis*. Les récoltes de décembre et janvier sont relativement abondantes et comportent de grands individus ♂ et ♀, mais aucune ♀ reproductrice. Les jeunes apparaissent à partir de juillet, alors que les premières ♀ gestantes sont observées en mars; la période d'incubation est donc de l'ordre de 3 à 4 mois. Contrairement à *U. brevicornis*, les plus petites ♀ reproductrices ont la même taille d'avril à août. Les limites étroites de la période reproductrice et la répartition dimensionnelle des individus (grands individus en hiver et au printemps, puis juvéniles à partir de juillet) indiquent un cycle reproducteur annuel (univoltinisme).

MOVAGHAR (1964) récolte, dans l'estuaire de l'Elbe, des ♀ gestantes en juillet et août; il n'observe, en octobre, que des ♀ à petits oostégites. Ces observations sur 3 mois de l'année concordent avec les nôtres, mais ne permettent pas de comparer les périodes reproductrices d'*U. grimaldii* de l'estuaire de l'Elbe et du Bassin d'Arcachon. Cependant, MOVAGHAR indique que les adultes sont compris entre 2,5 et 4 mm, alors que la même espèce atteint, à Arcachon, une taille plus grande (♂ : 6,3 mm; ♀ : 6,6 mm). Cette observation est intéressante dans le cadre des comparaisons de tailles que nous avons effectuées, sur *Haustorius arenarius* et *U. brevicornis*, entre les populations arcachonnaises et boulonnaises.

LEUCOTHOE INCISA ROBERTSON, 1892.

Leucothoe incisa fut décrite par ROBERTSON, de l'Estuaire de la Clyde en Ecosse. Depuis cette date, l'Amphipode a été rarement signalé sur les côtes britanniques, et ce n'est que dans un additif à la faune de Plymouth que CRAWFORD (1936 a) signale cette espèce dans la région de la station biologique anglaise. L'espèce est connue des côtes britanniques, des côtes atlantiques françaises et des côtes méditerranéennes (Corse et Baléares; CHEVREUX et FAGE, 1925 - Tunisie et Algérie; CHEVREUX, 1910).

I. Répartition verticale sur les plages semi-abritées du Bassin d'Arcachon.

L. incisa a été récoltée sur les deux plages semi-abritées de La Vigne et du Camp; l'espèce est absente de la plage océanique d'Arguin comme *Apsudes latreillei*, *Urothoe grimaldii* et *Ampelisca brevicornis*.

Au Camp, 138 individus furent récoltés en un an, contre 884 à La Vigne. La figure 59 donne la répartition verticale annuelle de *L. incisa*, à La Vigne, dont les caractéristiques sont les suivantes :

- limite d'extension supérieure : station 8, niveau 1,52 m, limite supérieure de la zone de résurgence à La Vigne;
- zone d'abondance (75 % des individus) : stations 11 à 16;
- zone optimale (50 % des individus) : stations 11 à 14, partie supérieure de la zone de saturation;
- limite d'extension inférieure : *L. incisa* ne colonise pas exclusivement la zone intertidale et, comme les espèces précédemment étudiées dont les zones d'abon-

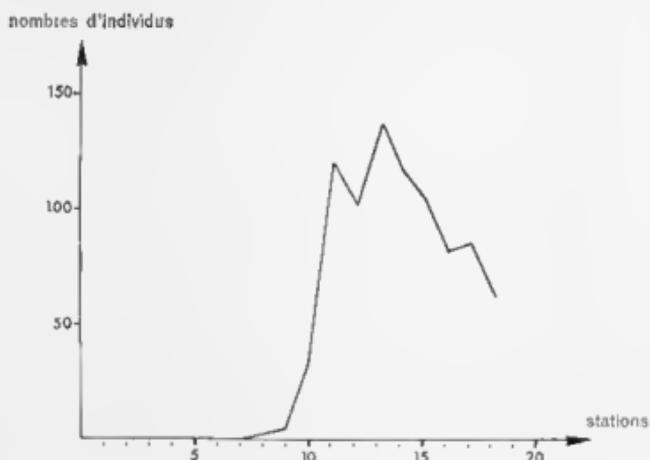


FIG. 59. — *Leucothoe incisa*. La Vigne. Répartition verticale annuelle, du niveau de haute mer (station 1) au niveau de basse mer (station 18). Graphique établi par cumul des 12 prospectifs mensuels quantitatives.

dance se situent dans la zone de saturation, elle est présente au-dessous du niveau de basse mer (continuité des peuplements en milieux saturés d'eau, en amont et en aval du niveau de basse mer de vives-eaux).

La répartition verticale de *L. incisa* peut être utilement comparée à celle d'*Urothoe grimaldii*. Alors que *L. incisa* est plus abondante aux niveaux supérieurs de la zone de saturation (en amont de la station 15) qu'aux niveaux inférieurs, c'est l'inverse pour *U. grimaldii*.

La répartition verticale au Camp montre que *L. incisa*, comme *U. grimaldii*, n'est pas exclue du bas de plage, où l'oxygénation insuffisante du milieu amène la réduction du sédiment à faible profondeur. Les populations de *L. incisa* au Camp sont cependant moins denses qu'à La Vigne. Dans la zone de résurgence, au Camp (stations 11 à 17), et au niveau de la résurgence phréatique d'eau douce (stations 17 à 20), les *L. incisa* sont très peu nombreuses (10 individus récoltés dans l'année); elles sont, en revanche, mieux représentées en aval de la station 22 (126 individus entre les stations 22 et 27). *L. incisa* peut donc se trouver dans le sédiment continuellement saturé d'eau de la zone de résurgence, mais elle affectionne la zone de saturation dans laquelle augmente, conjointement à la fraction fine, la quantité de matières et de débris organiques.

À La Vigne, *L. incisa* est l'Amphipode le plus abondant de la zone de saturation; il constitue 7,3 % de la macrofaune carcinologique annuelle de l'estran, et 4,3 % de la macrofaune totale. La densité maximale observée fut de 360 individus au mètre carré, à la station 13, en septembre 1959.

La bibliographie fournit peu de renseignements concernant l'écologie de *L. incisa*. COLMAN (1940) a récolté deux individus sur *Laminaria*, près de Plymouth. BERTRAND (1942) signale l'espèce sur le littoral de la Rance, mais sans apporter de précisions écologiques. CHEVREUX et FAGE (1925) signalent l'espèce jusqu'à 60 m de profondeur. BELLAN SANTINI (1962) et BELLAN SANTINI et PICARD (1963) ont récolté l'espèce dans des sables fins terrigènes, au large de Marseille, avec *Nototropis swanmerdami*, *Pariambus typicus* et *Periculodes longimanus*.

II. Cycle reproducteur.

a) DIMORPHISME SEXUEL.

Le Gnathopode II est armé d'un propode qui peut atteindre la moitié de la longueur du mésosome chez les ♂. La proportion de cet article, par rapport à la grandeur de l'individu ne permet de différencier les ♂ des ♀ que lorsque ceux-ci sont déjà grands; en dessous de 4,3 mm, ce caractère est difficile à apprécier. Les ♂ possèdent des apophyses génitales sous le sternite VII (identiques aux apophyses génitales des *Urothoe*), qui nous permettront d'identifier les jeunes ♂. Les ♀ présentent des lamelles incubatrices, des péviopodes II à VI; la ciliature des oostégites, courte et peu fournie, est liée à la période reproductrice.

b) CYCLE REPRODUCTEUR ET SAISONNIER (fig. 60 et 61).

Les femelles gestantes expulsent leurs embryons avant de mourir, de sorte que les récoltes fournissent peu de ♀ incubantes présentant une portée complète. Sur 302 ♀ à oostégites ciliés (♀ reproductrices) nous n'avons observé que 32 ♀ contenant encore quelques embryons dans la poche incubatrice. Il ne fait cependant aucun doute que la ciliature des oostégites est un caractère sexuel secondaire temporaire lié à la période reproductrice, car toutes les femelles vides présentent, sous les oostégites, une cavité vide, témoin de la place occupée par les embryons.

La figure 61 donne les histogrammes de répartition dimensionnelle de chaque population mensuelle, en cours d'année. La variation d'abondance saisonnière de l'espèce, à La Vigne et au Camp, est portée sur la figure 60; les variations sont parallèles sur les deux estrans, aussi avons-nous additionné les totaux de chaque mois. Compte tenu des récoltes numériquement insuffisantes de novembre à avril, les proportions relatives des diverses catégories (jeunes, ♂ et ♀) doivent être considérées avec réserves durant cette période.

Les plus grands ♂, récoltés en mai et juin, mesurent 5,6 mm, et les plus grandes ♀ atteignent 5 mm en juin également (figure 61). Les jeunes individus inférieurs à 3 mm sont présents toute l'année, ce qui laisse supposer une période reproductrice continue, mais les comptages des diverses catégories montrent

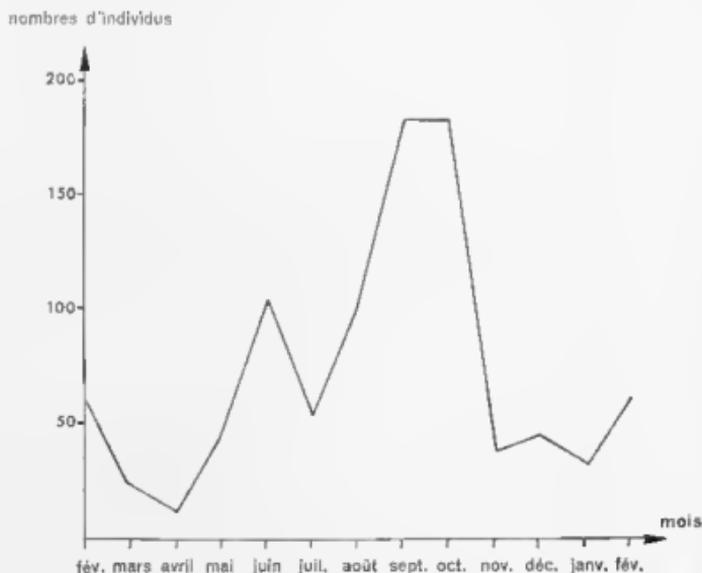


FIG. 60. — *Leucothoe incisa*, La Vigne. Variations d'abondance saisonnière dans les sédiments intertidaux. Nombres d'individus récoltés chaque mois dans les mêmes conditions.

l'absence des ♀ reproductrices en janvier et février (fig. 61). Les plus petites ♀ reproductrices ont une taille de plus en plus réduite du printemps à l'été : mesurées du bord céphalique antérieur au dernier segment du mésosome (car le mésosome présente une courbure qui gêne la mensuration de la longueur totale), les plus petites ont : 3,3 mm en mars-avril; 3 mm de mai à juin et 2,6 mm d'août à octobre.

La figure 61 montre un décalage très net entre les stocks dimensionnels des peuplements de juin et d'août. Entre juin et août, les individus qui dessinaient un mode entre 3,3 et 5 mm disparaissent presque totalement. Cette disparition est relayée par une jeune génération qui dessine un mode entre 2,6 et 3,6 mm en août, génération déjà en phase reproductrice. D'août à octobre, il y a stabilité dimensionnelle de la population, et, en particulier, des ♀ gestantes, ce qui correspond à l'incubation de portées successives par les femelles d'une même génération. Cet aspect du cycle reproducteur est analogue à celui des *Bathyporeia*.

La période reproductrice se poursuit jusqu'en novembre-décembre. A cette époque, le mode dimensionnel devient plus petit, ou s'étale vers les classes inférieures, par suite de la disparition des grands individus à la fin de l'année (à la fin de la période reproductrice). Nos récoltes sont numériquement trop faibles pour définir l'évolution de la population en début d'année. La variation d'abondance saisonnière quantitative de *L. incisa* présente deux maximums en cours d'année (fig. 60), un premier en juin, et un second en septembre-octobre. Le premier maximum correspond à l'apparition, dans nos comptages, des jeunes incubés à partir de mars par les ♀ ayant passé l'hiver, mais la population adulte est également plus importante que les mois précédents. Ceci peut être dû, soit à une migration vers la zone intertidale d'individus vivant dans des fonds meubles non exondables, soit à un développement rapide des embryons incubés à partir de mars, puisque, dans cette nombreuse population d'adultes, 95 % des ♀ sont déjà reproductrices. Les histogrammes dimensionnels permettraient d'opter pour

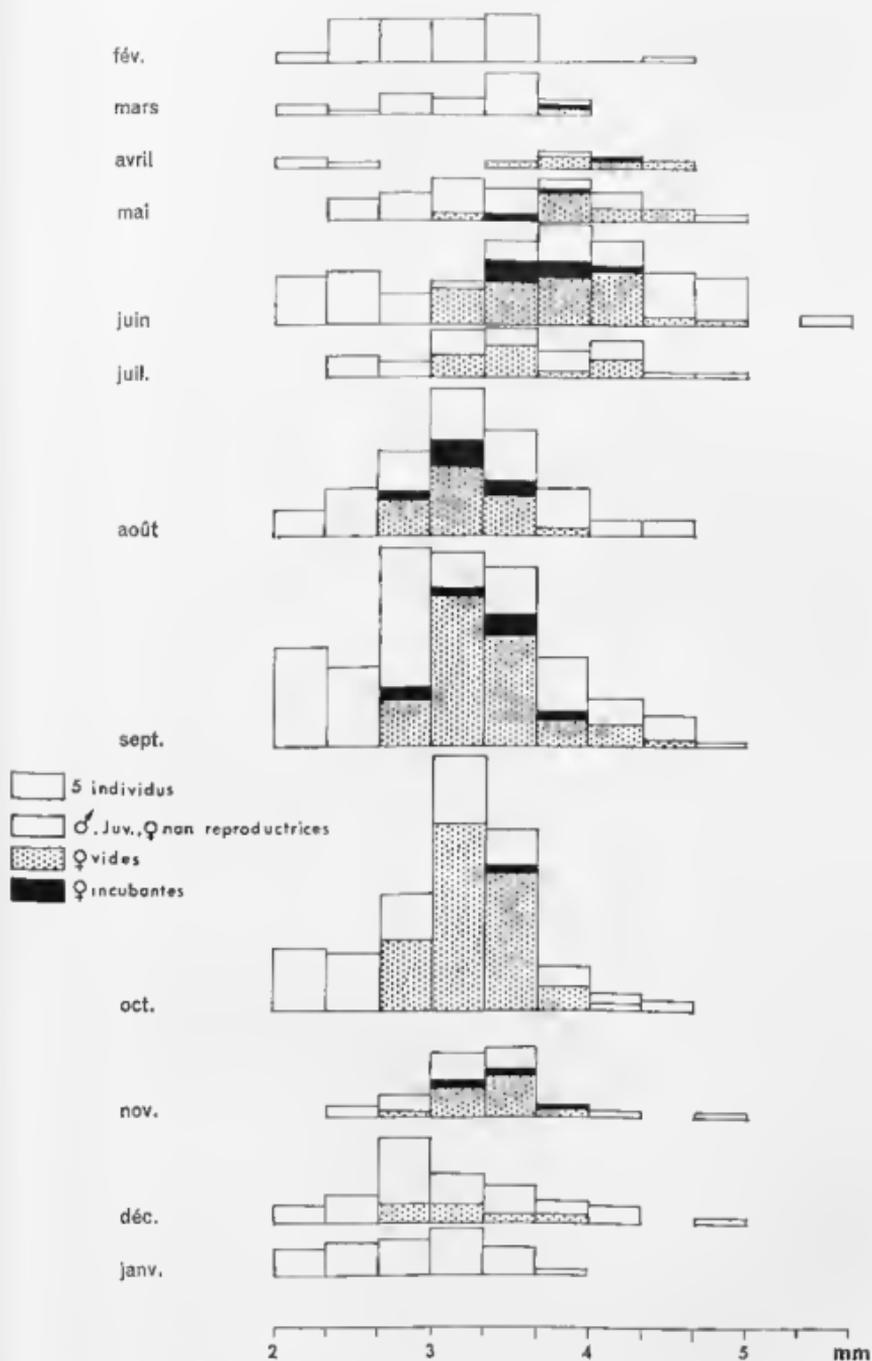


FIG. 61. — *Leucothoe incisa* La Vigne. Histogrammes de répartition dimensionnelle mensuelle des individus de toutes les catégories.

cette seconde hypothèse, qui nous paraît d'ailleurs la plus vraisemblable, mais ces histogrammes ont été construits sur des récoltes numériquement trop faibles (en début d'année), et l'hypothèse devient incertaine à nos yeux. Le second maximum, en septembre-octobre, correspond à l'épanouissement de la génération incubée en juin que nous avons considérée précédemment.

Le rapport numérique des sexes est favorable aux ♀ tout au long de l'année, sauf en décembre où il présente une valeur que nous ne nous expliquons pas (56 ♂/23 ♀, soit $\delta/\varnothing = 2,4$), et, en janvier-février où, pendant la période de repos sexuel, les deux stocks sont presque aussi nombreux l'un que l'autre ($\delta/\varnothing = 0,8$ et $0,9$).

COROPHIUM ARENARIUM CRAWFORD, 1937

La littérature relative à *Corophium volutator* (PALLAS, 1766) et à *Corophium arenarium* Crawford, 1937, est aussi abondante à elle seule que l'ensemble de la littérature relative à toutes les espèces précédemment étudiées.

Après quelques renvois à des publications sur la systématique, la biologie, l'éthologie, l'écologie, et le cycle reproducteur de l'espèce, nous nous contenterons d'exposer :

- la présence de *C. arenarium* au Camp, à un niveau très particulier en raison de conditions hydrologiques interstitielles particulières;
- la période reproductrice de l'espèce, en la comparant aux nombreuses données bibliographiques établies dans différentes localités de son aire de répartition géographique. Nous étudierons également les variations de l'abondance saisonnière de l'espèce en cours d'année.

En 1937, CRAWFORD décrit *C. arenarium*, qu'il distingue de *C. volutator* par divers caractères, dont le nombre d'épines portées par les segments de l'antenne II, mais l'auteur précise bien que la première espèce n'est peut-être qu'une variété de la seconde. A la suite de ce travail, les auteurs distinguent, ou rapprochent, les deux espèces. CHEVENS (1937), après étude biométrique des deux espèces de différentes localités, conclut d'ailleurs à l'existence de races locales qu'à l'existence d'espèces distinctes; c'est également la position qu'adopte BERTRAND (1938). Espèces distinctes ou variétés, les études écologiques se poursuivent, chaque auteur se référant à *C. volutator* ou à *C. arenarium*. Les individus récoltés sur la plage du Camp, dans le Bassin d'Arcachon, correspondent très exactement à la description de *C. arenarium* Crawford, 1937. Tous les individus sont typiques et la variation du nombre d'épines aux segments 4 et 5 de l'antenne II, décrite par CRAWFORD dans la population qu'il avait étudiée et de laquelle provient le type, n'existe pas dans la population étudiée au Camp. Une telle population totalement typique a déjà été rencontrée par STOCK (1952), qui considère *C. arenarium* comme une espèce distincte et valable. Nous nommerons notre espèce *C. arenarium*, puisque tous les individus correspondent à la forme typique, mais nous ne prendrons pas position sur sa valeur spécifique.

Pour l'éthologie et l'écologie de *C. volutator* ou de *C. arenarium*, nous renvoyons aux principaux travaux : CALLAME, 1961; GEE, 1961; HART, 1930; HOLME, 1949; LINKE, 1939; MOVAGHAR, 1964; PERKINS, 1958; REES, 1940; RULLIER, 1959; SCHELLENBERG, 1929; SEGESTRALE, 1933, 1937, 1940 et 1959; SOUTHWARD, 1953; SPOONER et MOORE, 1940; STOCK, 1952; THAMDRUP, 1935; TULKKI, 1960, 1964; WATKIN, 1941 a.

Postérieurement à la révision systématique de CRAWFORD, certains travaux se sont référés à *C. volutator* ou à *C. arenarium*; d'après ceux-ci, il semble que les espèces, ou les deux variétés, aient une répartition écologique sensiblement différente. *C. volutator* affectionne les sédiments plutôt vaseux, souvent réduits, il se situe à un niveau cotidal élevé où il creuse des galeries. En revanche, *C. arenarium* habite des sédiments non réduits, moins saumâtres, plus océaniques. Les récents travaux éthologiques et expérimentaux de MEADOWS (1964 a, b et c) et de MEADOWS et REID (1966), sur les *Corophium*, sont intéressants. L'auteur admet nettement la spécificité de *C. arenarium* et de *C. volutator*, et il montre (1964 a) que : « *C. volutator* prefers a substrate previously maintained under anaerobic conditions, *C. arenarium* vice versa ».

I. Répartition de *C. arenarium* au Camp.

C. arenarium n'a été récolté que sur l'estran du Camp, entre les stations 15 et 20. Sa distribution est donc étroite (fig. 62), entre les niveaux cotidaux 0,79 m et 1,17 m, c'est-à-dire au niveau de basse mer moyenne de mortes-eaux; répartition d'autant plus étroite que la zone d'abondance et la zone optimale (75 et 50 % des individus) se situent à une unique station : la station 16 (76 % des individus).

C. arenarium vit dans la zone de saturation du Camp, seul estran où nous avons mis en évidence une nappe d'eau douce phréatique importante, précisément entre les stations 15 et 16. Cette résurgence entraîne une chute de la salinité des eaux interstitielles jusqu'à 8 ‰, ces conditions sont extrêmement favorables à *C. arenarium*, et plus ou moins défavorables à d'autres espèces, en fonction de leur degré d'euryhalinité. Cette partie de l'estran a été l'objet, dans une publication précédente (RENAUD-DEBYSER et SALVAT, 1963), d'une étude faunistique et écologique concernant 41 espèces, de la macrofaune et de la microfaune, qui réagissent diversement à l'arrivée de la nappe d'eau douce phréatique. Il ne convient pas de reprendre ici ce travail. Les conditions de milieu des stations à *C. arenarium* au Camp s'inscrivent dans les données écologiques déjà publiées sur cette espèce.

En douze mois de prospections, 251 individus ont été récoltés; ceux-ci représentent 5,8 % de la population carcinologique totale de l'estran. La densité maximale fut de 1 008 individus au mètre carré, à la station 16 en mai, mais elle était exceptionnelle et comprenait de nombreux individus juvéniles; les plus fortes densités observées dans la nature sont de l'ordre de 11 000 individus au mètre carré (SPOONER et MOORE, 1940, sur *C. volutator*) et même 40 000 au mètre carré (LANKE, 1939, pour *C. volutator* également).

II. Cycle reproducteur et abondance saisonnière de *C. arenarium*.

Le nombre d'individus récoltés mensuellement est très variable; l'espèce n'est abondante que de mars à juin; au cours de cette période, représentant le tiers de l'année, 84 % de la faune annuelle fut recueilli. Il convient de rechercher la cause de cette variation saisonnière (fig. 63). Précisons, tout d'abord, que, si les récoltes de mars, mai et juin sont de 53, 94 et 61 individus, celles d'avril ne comptent que 5 individus; d'autre part, en dehors de la période mars à juin, nous n'avons récolté mensuellement qu'entre 2 et 8 individus (sauf 12 en juillet).

Les techniques de prélèvements ne sont-elles pas responsables de cette « variation saisonnière » ? Étant donné l'étroite répartition de *C. arenarium*, dont en fin de compte 76 % des individus ont été récoltés en une seule station, on peut penser que les faibles récoltes de certains mois sont causées par la prospection de sédiments encadrant l'étroite zone habitée par *C. arenarium*. Les stations sont équidistantes de deux mètres et les prospections de mars (ou de mai, ou de juin) montrent que s'il y a 40 *Corophium* à la station 16, il n'y en a plus que 2 en amont (à la station 15) et 5 en aval (à la station 17). Si, aux prospections d'avril, les stations sont légèrement décalées, ou si la faune s'est légèrement déplacée, les prélèvements pourraient tomber de part et d'autre de la zone des *C. arenarium*. Nous pensons pouvoir rejeter cette éventualité, car il aurait été surprenant qu'en mars, mai et juin, nous tombions sur la bonne station et que tous les autres mois nous tombions à côté. Une telle probabilité étant faible, nous devons, d'autre part, préciser :

1° chaque mois, les séries verticales, par stations équidistantes de deux mètres, couvrent tout l'estran : la rareté de *C. arenarium* après le mois de juin ne peut donc s'expliquer par un déplacement de sa répartition dans la zone intertidale, ce que nous n'aurions pas manqué de constater. Toutefois, un déplacement en profondeur dans le sédiment n'est pas exclu;

2° nous avons vérifié, en 1962, l'abondance des *Corophium*, en mai, et leur rareté en octobre : Deux séries verticales, les 7 et 19 mai 1962, donnent 42 *C. arenarium*, répartis sur trois stations, alors que deux séries verticales, le 17 octobre 1962, ne donnent que 6 individus sur deux stations.

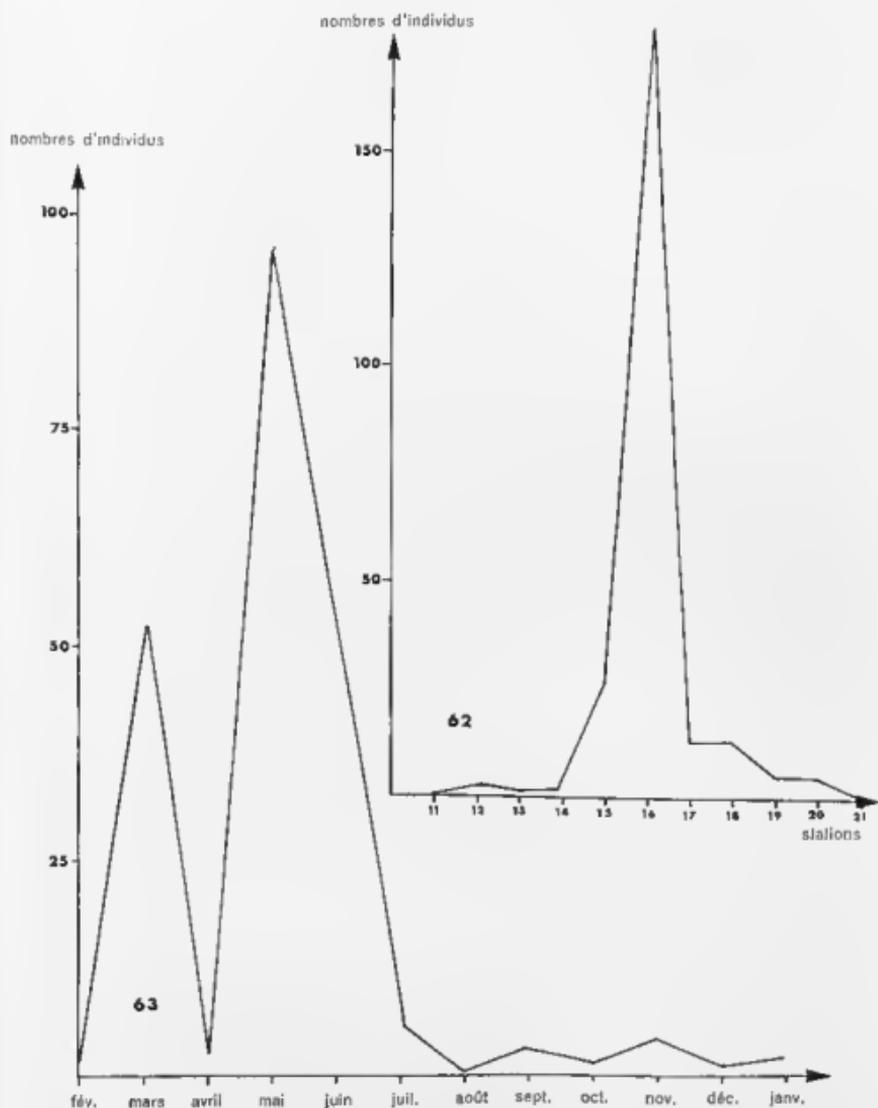


FIG. 62. — *Corophium arenarium*, Le Camp. Répartition verticale annuelle. Graphique établi par cumul des 12 prospections mensuelles quantitatives.

FIG. 63. — *Corophium arenarium*, Le Camp. Variations d'abondance saisonnière dans les sédiments intertidaux. Nombres d'individus récoltés chaque mois dans les mêmes conditions.

Compte tenu de ce qui précède, il nous semble donc extrêmement probable que, de juillet à février, il y a rareté des *Corophium* et abondance de ceux-ci de mars à juin; les faibles récoltes d'avril restent toutefois à expliquer.

Les variations d'abondance saisonnière sont-elles en rapport avec le cycle reproducteur de l'espèce dans le Bassin d'Arcachon? Même les récoltes numériquement faibles du second semestre ont toujours donné des ♀ ovigères et à oostégites bien développés. L'espèce se reproduit toute l'année à Arcachon; il en est d'ailleurs de même à Roscoff (CHEVAIS, 1937). Le tableau ci-dessous, complété de MOVAGHAR (1964), permet de constater que la période reproductrice est de plus

en plus longue vers les latitudes méridionales (précisons, cependant, qu'il s'agit de *C. volutator* pour certaines études).

Auteurs	Année	Localité	Période reproductrice	
			Début	Fin
Segestråle =	1940	Sud de la Finlande	Mai	Sept. ou octobre
Schijfsma =	1931	Zuidersee	Mai	Novembre
Thaandrup =	1935	Danemark	Avril	Septembre
Movaghgar =	1964	Allemagne (Elbe)	Avril	Octobre
Hart =	1930	Est Angleterre, Whitby	Avril	Septembre
Watkin =	1941a	Ouest Pays de Galles	Mars	Octobre
Chevals =	1937	France, Roscoff	Toute l'année	
Présent travail		France, Arcachon	Toute l'année	

Pour étudier l'évolution dimensionnelle de la population, nous avons choisi de mesurer la longueur du troisième article de l'antenne; les valeurs obtenues sont plus précises que ne l'auraient été les mesures de la longueur totale des individus. Les plus petits ♂, et les plus petites ♀, ont été récoltés en mai. La rareté de l'espèce, en avril, s'explique par la disparition de la génération qui vient de passer l'hiver avant que les jeunes d'une nouvelle génération n'apparaissent dans nos récoltes. En effet, 92 % des individus ♀ ont le 3^e article de l'antenne d'une taille supérieure à 0,9 mm en mars, alors qu'en mai 81 % ont le 3^e article de l'antenne d'une taille inférieure à cette même valeur. Il s'agit de deux stocks différents; le premier représente la génération mère qui disparaît en avril, et le second la génération fille, qui apparaît dans nos comptages en mai. La variation du pourcentage des ♀ ovigères traduit ce même phénomène: en mars, il y a 73 % de ♀ en phase reproductrice, dont 48 % d'ovigères; en avril, les deux seules femelles récoltées sont ovigères; en mai 18 % seulement des ♀ sont ovigères, le stock ♀ comprend les dernières ♀ gestantes de la génération mère, et les plus précoces ♀ de la génération fille.

Bien que s'étendant sur l'année entière, la période reproductrice n'a pas pour conséquence la prospérité continue de l'espèce. Sa rareté, à partir de juillet, ne s'explique pas par son cycle reproducteur, d'autant plus qu'en juin 67 % des ♀ sont reproductrices (dont la moitié ovigères); la génération incubée n'apparaît pas, ou déserte Pestran. Cette modification d'abondance saisonnière doit être mise en parallèle avec des conditions de milieu variables dans le temps. La répartition de *C. arcenarium* au Camp est étroitement liée à la résurgence d'eau douce phréatique, comme nous l'avons constaté, mais l'étude hydrologique nous a également montré l'influence des précipitations sur le niveau et l'écoulement de la nappe phréatique continentale. Précisément, nous retenons de l'étude de LE DANTEC (1960), un écoulement abondant de la nappe phréatique de novembre à juin, alors que l'eau capillaire imprègne le sol de l'arrière-pays jusqu'à la surface. Nous pensons que l'abondance saisonnière de *C. arcenarium* au Camp, où l'espèce est intimement liée, du point de vue écologique, à la zone de résurgence phréatique, est déterminée par le débit et le niveau de cette nappe d'eau douce.

CYATHURA CARINATA (KROYER, 1847) augm. CLÉRET, 1960**1. Ecologie.**

L'Isopode Anthuridae *Cyathura carinata* (KROYER) est une espèce très cosmopolite, signalée d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Afrique du Sud, et de Chine. Les études systématiques sur le genre *Cyathura* se sont développées ces dernières années. CLÉRET (1960) a redécrit *Cyathura carinata* et MILLER et BURBANCK (1961) ont, sur les côtes nord-américaines, restitué à *Cyathura polita* (STIMPSON, 1855), son rang spécifique qu'une mise en synonymie, par NORMAN et STEBBING (1886), avait éliminé en faveur de *Cyathura carinata*.

L'Isopode a été fréquemment signalé en France; les observations écologiques de BERTRAND (1939, 1940, 1942, 1943) et de RULLIER (1959) sont les plus précises. *Cyathura carinata* a été signalée dans le Bassin d'Arcachon par LUBER (1957). CLÉRET (1962) a étudié un lot d'individus expédié par AMANIEU, sous-directeur à la Station Biologique d'Arcachon, qui poursuit, par ailleurs, l'étude de cet isopode dans un faciès habituel de l'espèce; c'est pourquoi nous n'insisterons guère sur cette espèce, en ne précisant que quelques données intéressantes, en raison du biotope particulier où nous l'avons récoltée.

Cyathura carinata habite généralement des sédiments assez fins (du moins à fraction fine importante), parfois vaseux, souvent réduits en profondeur; espèce euryhaline, elle creuse des galeries tapissées de mucus; elle est fréquente dans les estuaires, les étangs et les canaux; elle est détritivore mais doit s'attaquer également à des petites proies vivantes (BURBANCK, 1961 sur *Cyathura polita*).

Cyathura carinata a été régulièrement récoltée à La Vigne à chaque prospection mensuelle: bien qu'elle ne soit pas en grande concentration sa constance, et sa reproduction dans le biotope, en fait un élément faunistique intéressant de l'estran semi-abrité. L'espèce est absente au Camp et à Arguin, mais nous l'avons retrouvée au Canon dans un biotope analogue à celui de La Vigne.

À La Vigne *Cyathura carinata* est présente des stations 10 à 18, c'est-à-dire de 1,09 m à 0,32 m. Les densités de population sont maximales aux stations 13, 14 et 15; les 116 individus récoltés en un an se répartissent numériquement des stations 10 à 18 d'après les pourcentages suivants: 1 - 6 - 15 - 18 - 18 - 21 - 13 - 6 et 2 %. Cette répartition verticale se situe en totalité dans la zone de saturation et reste inchangée en cours d'année. Ces sédiments, dont le mode granulométrique est compris entre 250 μ et 315 μ , comporte une fraction très fine qui n'existe pas dans la zone de rétention; mais cette fraction est pondéralement faible et ne correspond jamais à une rétention porale extrême qui pourrait gêner la circulation de l'eau interstitielle et provoquer la réduction du sédiment. La teneur en oxygène dissous de l'eau interstitielle est toujours supérieure à 4 mg/litre, témoin d'une bonne circulation d'eau interstitielle et d'une bonne irrigation du sédiment, en raison du coefficient de perméabilité du sable et du gradient hydraulique. Cet habitat de *Cyathura carinata* diffère profondément de ceux que décrit la littérature. L'espèce vit dans des sédiments à fraction fine importante, généralement réduits, et creuse des galeries dans la couche superficielle du sédiment.

RULLIER (1959) récolte l'espèce à des niveaux élevés, où la teneur en air varie de 1,6 à 11,6 %, alors qu'à La Vigne le sédiment est totalement saturé d'eau. La chlorinité des stations à *C. carinata* dans l'aber de Roscoff est très variable, et correspond à des salinités comprises entre 14 et 31 ‰. L'étude hydrologique interstitielle à La Vigne nous a permis de mettre en évidence une résurgence

d'eau douce, faible et diffuse, dans la zone de saturation de cet estran. *C. carinata* trouve dans le bas estran de La Vigne les conditions hydrologiques interstitielles peut-être favorables, mais qui ne sont pas défavorables aux autres espèces océaniques. En effet, l'abaissement de la salinité n'est pas supérieur au huitième de la salinité de l'eau de mer et les autres Isopodes et Amphipodes résistent très bien à cette faible dessalure.

Si nous nous référons aux niveaux marégraphiques pour situer l'espèce dans la zone intertidale, nous remarquons qu'elle est infralittorale à La Vigne alors qu'elle ne colonise que des niveaux élevés dans l'aber de Roscoff (RULLER, 1959, ou même la base du schorre (BERTRAND, 1940). Sans vouloir revenir sur l'utilisation des niveaux marégraphiques pour définir l'étagement des espèces endogées des sédiments meubles, il est important de souligner que *C. carinata* vit et se reproduit à La Vigne dans un sédiment continuellement saturé d'eau.

Nous avons pensé que les *C. carinata* pouvaient rechercher la dessalure de la nappe phréatique. La nappe d'eau douce arrivant en profondeur, tangentiellement au profil du bas de plage, la dilution avec les eaux de résurgence est plus importante dans les sédiments superficiels, alors qu'en profondeur la dessalure est plus grande. Les prises faunistiques réalisées en profondeur (à 20 et 50 cm) ne livrent aucune *C. carinata*, aussi pensons-nous, comme BURBANCK (1961) pour *C. polita*, que l'espèce européenne peut non seulement creuser des galeries mais vivre également dans des tubes d'annélides polychètes, puisque la station 15, niveau d'abondance de *C. carinata*, est aussi la station de densité optimale de *Leiochone clypeata* (communication orale de P. DAVANT).

L'espèce a été rarement dénombrée sur une surface déterminée; SPOONER et MOORE (1940) font état de 378 individus au mètre carré; la concentration maximale à La Vigne est d'une centaine d'individus à la station 15, en février, mais dans son biotope habituel où elle construit des galeries l'espèce est bien plus abondante.

II. Cycle saisonnier et reproducteur.

Les récoltes de *C. carinata* ne sont pas très abondantes puisque 116 individus seulement furent récoltés dans l'année; néanmoins, compte tenu des publications de CLÉRET (1959, 1960 et 1962) et de LEGRAND et JUCHAULT (1961, 1963), nous pouvons apporter quelques précisions sur cette espèce, à Arcachon et dans ce biotope inhabituel pour l'espèce.

Les oostégites des ♀ sont, comme chez *Eurydice*, des caractères sexuels secondaires liés à la période reproductrice. Les ♂ adultes peuvent être distingués par la présence de stylets copulateurs aux seconds pléopodes et par l'aspect en brosse du fouet antennulaire. Les individus qui ne possèdent aucun caractère sexuel secondaire ♂ ou ♀ sont des immatures.

De novembre à février il n'y a que des immatures. Les premiers ♂ apparaissent en mars (10.3.1959), et la première ♀ ovigère est récoltée en avril. Le dernier ♂ est récolté en août (19.8.60) alors que la dernière ♀ à oostégites, mais non ovigère, est observée en octobre. La période reproductrice s'étend donc d'avril à octobre. Dans le lot récolté le 13 mai 1960, qu'il recevait d'Arcachon, CLÉRET (1962) observait que la quasi totalité des ♀ étaient ovigères. Il en est de même dans nos récoltes (4 ovigères sur 5, le 25 mai), mais la période reproductrice a débuté en avril. Comparativement à la population de Luc-sur-Mer nos récoltes, ainsi que celles de CLÉRET, montrent bien une période reproductrice plus précoce à Arcachon qu'à Luc-sur-Mer.

Les individus immatures qui passent l'hiver, puis procréent à partir de mars, disparaissent totalement avant la fin du mois d'octobre. Sur 36 individus récoltés de juillet à octobre, il n'y a que 3 adultes; les autres, immatures, correspondent à la nouvelle génération. Alors qu'en juin la taille moyenne est de 9 mm, en août, à l'exception de deux individus adultes de 6 et 7 mm, les 11 autres individus sont compris entre 4,5 mm et 5,5 mm. La période reproductrice est suffisamment étalée pour que des individus immatures soient présents toute l'année dans nos récoltes mais l'espèce a un cycle typiquement annuel, aucun individu ne procréé l'année même de sa naissance.

CLÉRET (1959, 1962) a montré que le taux de masculinité, fondamentalement égal à 1, décroît régulièrement de 1 à 0 pour les populations de Luc-sur-Mer entre mai et septembre. Nos récoltes sont numériquement faibles mais semblent correspondre à cette disparition précoce des ♂ : de mars à mai il y a 6 ♂ pour 6 ♀, alors que de juillet à octobre il n'y a que 2 ♂ pour 9 ♀. La mort précoce des ♂ a d'ailleurs été également signalée par BINDANCK (1963 c et 1964 a), sur *C. polita* (Stimpson). LEGRAND et JUCHAULT (1961 et 1963), ont mis en évidence un hermaphroditisme protogynique fonctionnel chez l'espèce, ce qui rend plus délicate l'explication de l'évolution saisonnière du rapport numérique des sexes. Les observations de ces auteurs ne peuvent être mises en doute, car elles ont été réalisées en suivant les individus en élevage, mais ce phénomène ne rend pas compte de l'évolution saisonnière de la population arcachonnaise. En effet, si de mars à mai il y a autant de ♂ que de ♀, et s'il y a hermaphroditisme protogynique fonctionnel, le rapport ♂/♀ devrait augmenter avant la disparition de la population. Il n'en est rien puisque tous les individus disparaissent avant octobre, et que de juillet à octobre les ♂ sont bien moins nombreux que les ♀. Cette évolution ne peut s'expliquer que par la disparition des ♂, ou à la rigueur par un hermaphroditisme protandrique fonctionnel, mais exclut un hermaphroditisme protogynique fonctionnel. LEGRAND et JUCHAULT (1963) signalent bien que ce changement de sexe atteint de nombreux individus dans la population en élevage; la correspondance ne peut être établie sur la population arcachonnaise (mais il faut convenir que le nombre d'individus récoltés est très faible).

CLÉRET (1959, 1960 et 1962) a étudié le polytypisme antennulaire chez les ♂ et les ♀ de *C. carinata*. Les individus que nous avons récoltés donnent des observations concordantes avec les conclusions de CLÉRET. Sur les 24 individus sexuellement différenciés et récoltés dans l'année, nous constatons que, chez les ♀ le flagelle type 2-articulé prédomine (13 individus) sur le type 4-articulé (2 individus), alors que chez les ♂ le type 4-articulé prédomine (6 individus) sur le type 2-articulé (2 individus).

AMPELISCA BREVICORNIS (A. COSTA, 1853)

Cet Amphipode est numériquement peu représenté dans nos récoltes (103 individus au Camp, de février 1959 à janvier 1960; 31 individus pour la même période à La Vigne) mais celles-ci permettent de préciser quelques données relatives à l'écologie et au cycle saisonnier, et reproducteur, de l'espèce.

Ampelisca brevicornis est connue de l'Atlantique nord au Sénégal; elle a été signalée en Norvège, en Suède, au Danemark, en Allemagne, dans les Iles Britanniques et sur les côtes atlantiques françaises et ibériques, en Méditerranée, et au Sénégal. CHEVREUX et FAGE (1925) signalent également sa présence au Cap de Bonne-Espérance. Il s'agit donc d'une espèce boréale, atlantique et méditerranéenne.

I. Ethologie.

Ampelisca brevicornis, au corps très comprimé latéralement, ne pénètre pas le sédiment à la manière des Amphipodes fouisseurs précédemment étudiés de la famille des *Haustoriidae*; le courant créé par les pléopodes ne joue pas le rôle essentiel car la pénétration dans le sédiment est réalisée par les gnathopodes aidés par l'urosome (CRAWFORD, 1937 b). HUNT (1925) a effectué quelques observations éthologiques sur *Ampelisca* (sans préciser l'espèce). Par le muco qu'elle produit, *Ampelisca brevicornis* façonne un tube presque à la surface du sédiment; dans ce terrier elle se tient en position inverse et courbée. Les pléopodes créent un courant d'eau qui passe par la partie antérieure de l'animal, où les gnathopodes peuvent saisir les particules alimentaires (voir également ENEQUIST, 1949). Ce mécanisme alimentaire n'est pas fondamentalement différent de celui des *Haustoriidae* puisqu'il repose sur un courant d'eau créé par les pléopodes, mais à la différence des *Haustoriidae*, *Ampelisca* se façonne une loge dans le sédiment et filtre l'eau qui surmonte le sédiment, alors que les *Haustorius* vivent dans le milieu interstitiel et filtrent l'eau interstitielle.

II. Ecologie.

Ampelisca brevicornis a été récoltée aux niveaux infralittoraux exondables, et non exondables. HULME (1953) la signale par 60 mètres de fond au large de Plymouth; la plupart des auteurs la récolte entre 0 et 30 m.

Pour PENES et PICARD (1958) et BELLAN SANTINI et PICARD (1963) *Ampelisca brevicornis* est une espèce caractéristique des sables fins terrigènes (produits de la désagrégation des roches littorales, avec apports fluviaux). L'espèce est plus souvent récoltée dans les sédiments assez fins et un peu vaseux (CRAWFORD, 1937 b - BERTRAND, 1941, 1945 - JONES, 1948). GLÉMAHRC (1964) indique qu'elle affectionne les vases à *Melinna palmata*, dans le golfe du Morbihan, où les teneurs en matières organiques sont fortes (8,5 à 11,3 %). BERTRAND (1941) signale l'espèce dans les herbiers à *Zostera marina*.

Dans le Bassin d'Arcachon *Ampelisca brevicornis* est également présente dans les herbiers à zostères. Dans la zone infralittorale exondable elle est peu abondante et sa concentration, à La Vigne ou au Camp, n'excède pas 3 ou 4 individus par prélèvement soit des densités maximales d'une cinquantaine d'individus au

mètre carré. Les récoltes d'*Ampelisca brevicornis* ne sont jamais très abondantes (BELLAN SANTINI et PICARD, 1963 - MOYAGHAR, 1964...) à l'exception de celle de SOUTHWARD (1953) qui dénombre 540 individus au mètre carré, au niveau de basse mer dans l'île de Man. Les prospections à Arguin (voir plus loin l'étude écologique de la lagune) donnent une concentration maximale de 95 individus au mètre carré.

A La Vigne et au Camp, les *Ampelisca brevicornis* ont été récoltées en aval du niveau de basse mer moyenne de mortes-eaux, dans la zone de saturation des deux estrans. Les récoltes sont numériquement, trois fois plus importantes, au Camp (103 individus) qu'à La Vigne (31 individus), alors que la répartition verticale de l'espèce intéresse sur les deux estrans un même nombre de stations pour une surface prospectée identique. *A. brevicornis* est absente de l'estran d'Arguin aux conditions physiques et chimiques de zone de rétention, et de résurgence; en revanche, l'étude écologique de la lagune d'Arguin et de ses variations envisagées dans le temps, nous montrera que l'Amphipode présente une distribution en rapport étroit avec la sous-oxygénation du milieu et la réduction du sédiment. Par le tube qu'elle façonne superficiellement dans le sédiment, *A. brevicornis* présente une éthologie très différente de celle des Amphipodes fouisseurs *Haus-toriidae*. Elle colonise des sédiments qui ne subissent pas de violents courants de surface, et qui ne sont pas remaniés (ou très faiblement). C'est pourquoi, il est habituel de la récolter dans des sédiments fins, un peu vaseux, et souvent réduits en profondeur.

III. Cycle saisonnier et reproducteur.

La présence d'oostégites, et la grandeur des antennes, permettent de distinguer les mâles et les femelles. Les oostégites, des péripodes II à V, sont longs et en lanterne. Le corps étant très comprimé latéralement, la cavité incubatrice est haute et longue, de sorte que pour une femelle de 14 mm, le nombre d'embryons incubés est de l'ordre de la quarantaine.

Les récoltes d'*A. brevicornis*, dans les sédiments meubles intertidaux, sont numériquement trop faibles au cours des prospections mensuelles pour qu'il soit possible d'en déduire le cycle saisonnier à Arcachon.

Toutefois, les 134 individus récoltés permettent d'appuyer les prévisions suivantes :

— la période reproductrice s'étend de mars à décembre. En janvier et février, les deux mois les plus froids de l'année, les femelles possèdent des oostégites sans riliature; elles sont parfois de grande taille, et cette absence de riliature traduit bien la période de repos sexuel. De juin à octobre, presque toutes les femelles en âge de procréer sont reproductrices (ovigères ou à oostégites ciliés).

— les jeunes sont très abondants dans nos récoltes en juin et juillet.

La littérature offre très peu de renseignements sur le cycle d'*A. brevicornis*. CASPERS (1939) et SCHELLENBERG (1942), dans la mer du Nord, récoltent des femelles reproductrices en mai, juin et juillet. MOYAGHAR (1964) ne disposait que de 17 individus, sur une année de récoltes, dans la partie océanique de l'estuaire de l'Elbe, il n'observe d'avril à octobre (sur les 9 individus récoltés) que des femelles à oostégites plus ou moins bien développés, mais non ovigères. Les leur permettent pas de mettre en évidence une variation saisonnière d'abondance, en raison du petit nombre d'individus récoltés (34 individus), peut-être une plus grande abondance au printemps ?

Si *A. brevicornis* ne se reproduit effectivement qu'entre mai et juillet dans la mer du Nord, il est intéressant de constater que la période reproductrice s'étend de mars à décembre à Arcachon.

TROISIÈME PARTIE

**ÉTUDE ÉCOLOGIQUE EN SUIVANT
UN MÊME NIVEAU COTIDAL HORIZONTAL
MODIFICATIONS, DANS LE TEMPS,
DES CONDITIONS DE MILIEU ET DE LA FAUNE**

INTRODUCTION

CHAPITRE I : ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DE LA LAGUNE D'ARGUIN EN
JUN 1961

A. LES CONDITIONS DE MILIEU.	201
B. DISTRIBUTION QUANTITATIVE DE LA MACROFAUNE TOTALE	205
C. DISTRIBUTION HORIZONTALE DES ESPÈCES	207
a) <i>Haustorius arenarius</i> .	
b) <i>Urothoe brevicornis</i> .	
c) <i>Urothoe grimaldii</i> .	
d) <i>Ampelisca brevicornis</i> .	
e) <i>Nephtys cirrosa</i> .	
f) <i>Tellina tenuis</i> .	
g) <i>Donax trunculus</i> .	
h) <i>Cerastoderma edule</i> .	

CHAPITRE II : ÉVOLUTION ÉCOLOGIQUE DANS LE TEMPS	210
--	-----

CHAPITRE III : CONCLUSIONS	215
----------------------------------	-----



ÉTUDE ÉCOLOGIQUE
EN SUIVANT UN MÊME NIVEAU COTIDAL HORIZONTAL.
MODIFICATIONS, DANS LE TEMPS,
DES CONDITIONS DE MILIEU ET DE LA FAUNE

Les observations écologiques relatives aux espèces étudiées dans la seconde partie ont été obtenues à partir de prélèvements faunistiques, échelonnés dans le sens vertical, du niveau de haute mer au niveau de basse mer, parallèlement à l'étude des conditions de milieu réalisée dans le même sens. Nous avons également envisagé les éventuelles variations de répartition verticale, phénomène n'intéressant que la faune des hauts niveaux (*Eurydice pulchra*, *E. affinis* et *Bathyporeia pilosa*).

A cette étude, du milieu et de la faune, des variations de milieu et des variations de faune, menée dans le sens vertical, nous avons voulu adjoindre une étude analogue, mais plus restreinte, dans le sens horizontal : Étude de la répartition des organismes sur un même niveau horizontal, en fonction de la variation des conditions de milieu le long de ce niveau horizontal, et étude échelonnée dans le temps pour considérer les éventuelles modifications faunistiques parallèles aux éventuelles modifications de milieu.

En raison de l'évolution morphologique et topographique, continue et rapide, dont est l'objet l'entrée du Bassin d'Arcachon, nous avons choisi de suivre dans le temps les conditions de milieu et la faune des sédiments bordant la lagune d'Arguin. Nos observations débutèrent en août 1960, se poursuivirent en octobre 1960, janvier, avril, juin, août et octobre 1961, pour s'achever en janvier 1962; la lagune disparaissant au printemps 1962. Au cours de cette période, les sédiments bordant la lagune ont suivi une évolution intéressante. Lors de chaque prospection, le plan de la lagune était relevé par triangulation de points équidistants; les principales caractéristiques du milieu étaient également notées (une étude détaillée a surtout été réalisée en avril, juin et août 1961), et la faune était recensée sur la base de larges prélèvements, 1/5 m², doublés à chaque station.

Nous procéderons, tout d'abord, à l'étude écologique de la lagune, en juin 1961 : bref exposé des conditions de milieu et de la répartition de la faune, sur un même niveau horizontal. Une étude écologique dynamique envisagera ensuite les modifications, dans le temps, des conditions de milieu entraînant parallèlement celles de la faune.

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DE LA LAGUNE D'ARGUIN EN JUIN 1961

A. LES CONDITIONS DE MILIEU

a) DESCRIPTION GÉNÉRALE.

A marée basse, la lagune a un périmètre de 205 m environ, dont le contour est représenté sur la fig. 64. Nous avons choisi d'étudier 17 stations, équidistantes de 25 m, à l'exception des stations 16 à 5 équidistantes de 12 à 13 m seulement. La lagune est orientée dans le sens nord, nord-est - sud, sud-ouest par son grand axe, passant par les stations 5 et 12. A l'ouest de la lagune se situe la partie continuellement émergée, quel que soit le coefficient, du banc d'Arguin; à l'est de la lagune, après les bancs de sable émergés à marée basse, se situe la passe sud d'entrée du Bassin d'Arcachon, en face de la dune du Pylat. La figure 64 schématise la topographie de l'ensemble par trois coupes; le plan d'eau de la lagune est à un niveau intertidal intermédiaire et ne correspond pas au zéro marin.

b) CONDITIONS MARÉGRAPHIQUES.

Toutes les stations étant situées sur le bord de la lagune à marée basse subissent des conditions marégraphiques identiques. Le plan d'eau de la lagune est approximativement à la cote + 1 m; il se stabilise bien avant l'étale de basse mer. Cette stabilisation est une conséquence des apports d'eau par les courants, des conditions topographiques générales des bancs de sable, et du courant de sortie qui déverse vers la passe le trop plein de la lagune. Etant donné sa cote élevée et sa stabilité, les stations bordant la lagune sont émergées par marées de vives-eaux comme par marées de mortes-eaux, mais pendant une durée variable. Le niveau cotidal correspond, *en principe*, au niveau de basse mer de mortes-eaux moyennes (en principe, car, par vives-eaux, le plan d'eau de la lagune ne s'abaisse pas plus qu'en mortes-eaux), et détermine une émergence moyenne de quelques minutes en mortes-eaux et de trois heures en vives-eaux.

A marée montante, le flot arrive par les stations 16-1 en refoulant le courant de sortie de la lagune; les bancs de sable en arrière des stations 13 à 16 sont rapidement submergés, puis les bancs de sable en arrière des stations 1 à 5, d'une part, et 11 et 12, d'autre part, avant que la marée montante n'attaque la haute plage.

c) CONDITIONS TOPOGRAPHIQUES.

La haute plage détermine, de la station 5 à la station 10, un faciès identique à celui du niveau de résurgence, en raison de la résurgence à marée basse de l'eau infiltrée dans la haute plage pendant la marée haute. Les autres stations sont continuellement saturées d'eau, sans résurgence apparente, et correspondent à une zone de saturation.

Les sédiments des stations 1, 17 et 16 sont fortement remaniés au cours d'un cycle de marée, de 3 à 6 cm, en raison de leur proximité du courant de sortie, au débit toujours rapide, et par lequel arrive également le flot, ce qui crée une certaine turbulence.

d) CONDITIONS HYDROLOGIQUES.

Salinités et températures ont été mesurées et repérées en période diurne et nocturne, au moment de l'étale de basse mer. L'ensoleillement (30 juin 1961) influe nettement sur la température de l'eau. Vers midi, les courants 10-11 et

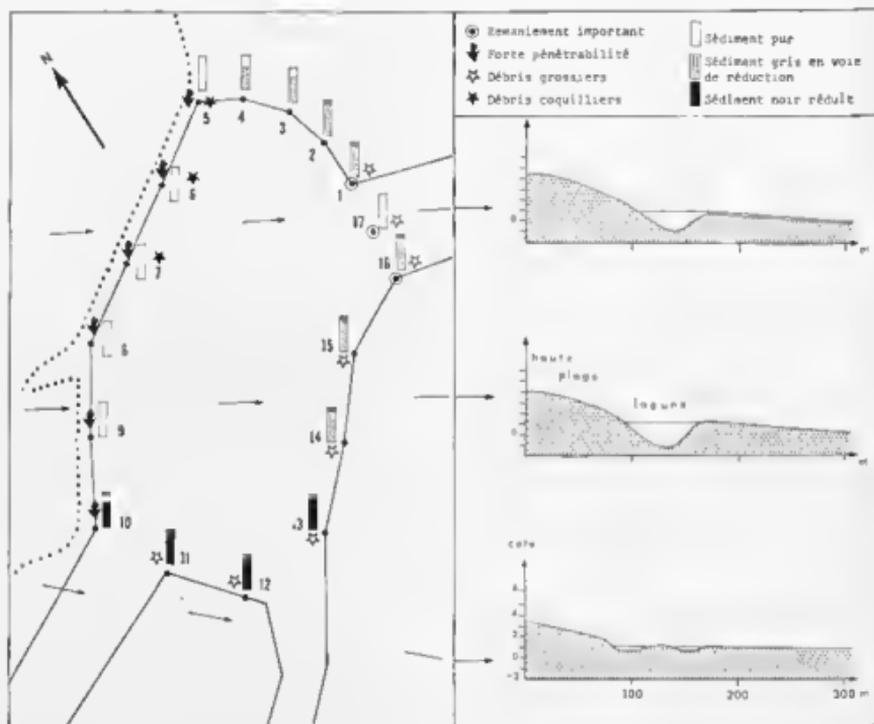


FIG. 61. — Lagune d'Arguin à marée basse. Juin 1961. Conditions de milieu permettant de différencier les diverses stations prospectées.

12-13 amènent à la lagune des eaux à températures élevées : 27 et 29°. Ces eaux de gravité des sédiments plus en amont ont été échauffées par le soleil avant même qu'elles ne quittent le sédiment et au cours du ruissellement en surface sur très faible épaisseur. A la sortie de la lagune, l'eau est moins chaude (24°), car la lagune joue le rôle de tampon puisqu'elle ne contient, au début de la marée basse, que des eaux océaniques non échauffées, mais aussi parce que l'eau gravifique de la haute plage, infiltrée à marée haute, réurgit des stations 5 à 10. En période nocturne, tous ces effets disparaissent, et les eaux qui arrivent et qui sortent de la lagune sont bien moins chaudes et à la même température (19°).

La salinité des eaux varie entre 32,25 et 34,30 ‰; la lagune d'Arguin est toujours baignée par les eaux océaniques. Dans la journée, les eaux ont une salinité légèrement plus grande, probablement en raison de l'évaporation intense pendant l'ensoleillement. Les eaux sont à leur sortie de la lagune un peu plus alcaline (pH : 7,70), qu'à leur entrée (7,30 et 7,48).

e) FACTEURS ÉDAPHIQUES PHYSIQUES.

e 1 - Granulométrie.

Dans l'étude granulométrique de la 1^{re} partie, nous avons noté que les sédiments de la plage d'Arguin étaient un peu plus grossiers que ceux de La Vigne et du Camp, par suite des actions hydrodynamiques plus fortes en mode battu qu'en mode semi-abrité. Tous les sédiments étudiés présentent néanmoins le même mode et des « points critiques » (courbes en nombre de grains) aux abscisses identiques à 0,2 unité près. La plage d'Arguin, étudiée en 1959, se situait en arrière des stations 5 à 8, mais, à cette époque, il n'y avait pas uniquement une haute plage bordant la lagune mais un estran complet avec haut de plage en forte pente et bas de plage en pente douce. Nous avons montré que les sédiments

Station	Q1 en μ	d m en μ	Q3 en μ	Q3/Q1	% éléments inférieurs à 80 μ
1	202	275	351	1,74	0,0038
3	195	269	335	1,72	0,0108
5	219	272	335	1,53	0,0000
8	209	260	320	1,53	0,0000
10	266	321	389	1,46	0,1118
13	182	248	320	1,76	0,1996
15	254	343	436	1,72	0,1070

TABLEAU T. — Lagune d'Arguin, Avril 1961. Caractéristiques granulométriques de 7 sédiments bordant la lagune.

de ce bas de plage ne présentaient aucune fraction très fine, la rétention porale d'éléments très fins étant une caractéristique des bas de plages semi-abritées et d'eux seuls.

Les sédiments qui bordent la lagune (étudiés au cours des prospections du 13.4.61) sont également un peu plus grossiers et moins bien classés que ceux des plages semi-abritées; le tableau T donne les caractéristiques granulométriques des sédiments de 7 stations. Le sédiment 15 est plus grossier que les autres, et contrairement aux autres stations, le mode granulométrique n'est plus compris entre 250 et 315 μ , mais entre 400 et 500 μ , avec des pourcentages pondéraux régulièrement croissant du tamis 160 μ , au tamis 500 μ . Les courbes numériques en nombre de grains sont un peu plus significatives que les histogrammes pondéraux et les courbes cumulatives semi-logarithmiques, mais aucune d'entre elles n'indique une rétention porale d'éléments très fins; jamais il n'y a saturation des vides, et, après le point critique, la courbe est décroissante, dans tous les cas. Aucune des stations qui bordent la lagune ne peut donc être comparée du point de vue granulométrique à une station de la zone de saturation des bas de plages semi-abritées. Toutes les stations offrent sensiblement les mêmes conditions granulométriques (mais peut-être pas structurales) à la circulation de l'eau interstitielle. Néanmoins, si la rétention porale d'éléments très fins est extrêmement faible, certaines stations présentent une fraction fine plus importante que d'autres (voir tableau T). Alors que les stations 1, 3, 5 et 8 ont peu ou pas d'éléments inférieurs à 80 μ , les stations 10, 13 et 15 en possèdent pondéralement entre 1 et 2 millièmes.

e 2 - *Éléments grossiers.*

Les recensements faunistiques sont basés sur le tamisage d'un volume déterminé de sédiment; ce tamisage permet d'évaluer la fraction grossière du sable. Dans cette fraction grossière, nous avons distingué trois parties :

- éléments détritiques (grains grossiers, graviers) : les stations 11 à 17 et la station 1 possèdent plus de 100 g d'éléments grossiers par prélèvements d'1/5 m² sur 20 cm de profondeur, alors que les autres stations en possèdent moins de 60 g;
- les débris coquilliers ont une distribution toute différente; ils ne sont abondants qu'aux stations 5, 6 et 7 (plus de 90 μ);

— les débris de zostères, toujours très peu abondants, ne gênent la récupération de la faune qu'aux stations 3, 8, 9 et 10.

Les éléments détritiques grossiers sont abondants dans la partie de la lagune où les sédiments présentent une fraction fine, il s'agit donc d'une plus grande dispersion dimensionnelle des sédiments due aux actions hydrodynamiques que subit cette partie de la lagune, en rapport avec la houle à marée haute. L'abondance de débris coquilliers des stations 5 à 7 sera expliquée au cours de l'étude faunistique.

e 3 - Carbonates.

La proportion de CO_3Ca est plus importante sur les estrans océaniques que sur les plages semi-abritées (voir 1^{re} partie). Les dosages de carbonates aux 17 stations font apparaître une teneur variant entre 0,39 et 3,16 %. La plus forte teneur est enregistrée à la station 6 (où fut également repérée la plus grande teneur en débris coquilliers), puis aux stations 5 et 7, d'une part, et des stations 13 à 3, d'autre part. Ces proportions de carbonates seront mises en parallèle avec la répartition de la faune malacologique.

e 4 - Porosité, pénétrabilité.

Le volume des vides varie entre 36,8 et 44,5 %; il correspond toujours à un sédiment de zone de résurgence ou de saturation, mais aucun groupement cohérent des résultats numériques ne peut être mis en évidence sur le pourtour de la lagune. En revanche, les teneurs en air sont plus faibles aux stations 5 à 9 (2,5 à 4 %) qu'aux autres stations (3,2 à 8,9) car les premiers sédiments sont presque saturés d'eau puisqu'ils se situent au niveau de résurgence, alors que les autres sédiments perdent sur deux ou trois centimètres leur eau de gravité. Ces résultats sont nettement recoupés par une étude de pénétrabilité qui indique un enfoncement de 5 à 10 cm pour les stations 5 à 10, alors qu'aux autres stations cet enfoncement est toujours inférieur à 5 cm.

f) FACTEURS ÉDAPHIQUES CHIMIQUES.

La salinité des eaux interstitielles est, à 1 g près par litre, celle de l'eau de la lagune. Les dosages d'oxygène dissous des eaux interstitielles révèlent de profondes différences. Aux stations 10 à 16 et 1 à 4, il y a une très nette sous-saturation (teneur inférieure à 2 mg/litre) avec des valeurs extrêmement basses, par exemple aux stations 11 (0,10 mg/litre) et 14 (0,25). En revanche, les eaux des stations 5 à 9 ont une oxygénation voisine de la saturation. L'irrigation du milieu détermine la réduction ou l'oxygénation du sédiment, et la couleur de celui-ci va nous permettre de distinguer nos stations. Par l'action des sulfobactéries sur les sulfates alcalins de l'eau de mer interstitielle, les sédiments mal irrigués sont de plus en plus réduits; leur couleur est un témoin de leur état de réduction. Ainsi, de la couleur rouge des hydroxydes ferriques, nous passons aux couleurs brune, puis grise, et enfin noire, du monosulfure ferreux. Pour chaque station, nous avons noté les différentes colorations, centimètre par centimètre; ces observations permettent les conclusions suivantes :

- les sédiments 5 à 9 sont purs sur toute leur épaisseur;
- les sédiments 10 à 16, 1 et 2 présentent tous une pellicule superficielle première centimètre; rougeâtre, caractéristique de la présence d'hydroxydes ferriques;
- les sédiments des stations 1 à 4, et 10 à 16, sont plus ou moins réduits à partir d'une certaine profondeur. Les stations 10, 11, 12 et 13 sont les plus réduites (couleur noire du monosulfure ferreux), les autres ont des sédiments gris et gris-noirs attestant la réduction des sulfates alcalins. Les sédiments 3 et 4 sont gris en profondeur (au-dessous de 5 et 7 cm respectivement).

Les teneurs en matières organiques sont peu significatives, étant donné leur faible valeur. Les stations bien irriguées présentent une teneur inférieure à 0,20 %, quant aux sédiments réduits, les teneurs sont comprises entre 0,30 et 0,45 %. Ces dosages ont été effectués sur des prises de sédiment à 10 cm de profondeur et non pas superficielles.

g) CONCLUSIONS.

Les conditions morphographiques sont identiques à toutes les stations. Les autres conditions de milieu s'accroissent pour distinguer 3 zones qui peuvent être caractérisées par l'irrigation et l'oxygénation du sédiment :

- excellente oxygénation par suite d'une bonne irrigation grâce au gradient hydraulique créé par la haute plage : stations 5 à 9;
- forte réduction du sédiment : stations 10 à 13;
- sédiment en voie de réduction :
 - sur toute leur épaisseur : stations 14 à 2;
 - en profondeur : stations 3 et 4.

Il est important de souligner que la réduction du sédiment n'est pas liée obligatoirement à une importante rétention porale d'éléments très fins. Si, sur les estrans semi-abrités l'abondance d'éléments très fins peut réduire la circulation de l'eau interstitielle (La Vigne), ou amener la réduction du sédiment quand le gradient hydraulique est trop faible (Le Camp), à Arguin, la seule absence de gradient hydraulique dans un sédiment ne comportant qu'une très faible fraction très fine peut provoquer une certaine stagnation de l'eau interstitielle, et, par voie de conséquence, la réduction du sédiment. C'est la raison pour laquelle la haute plage, et le gradient hydraulique qu'elle crée vis-à-vis des stations 5 à 9, provoque le renouvellement de l'eau interstitielle au sein de ces sables, et, par suite, l'oxygénation de leur milieu interstitiel.

B. DISTRIBUTION QUANTITATIVE DE LA MACROFAUNE TOTALE

Nous n'avons pas restreint notre étude écologique aux seuls Amphipodes; il était préférable, dans cette étude, en suivant un même niveau horizontal, de choisir quelques espèces significatives de la macrofaune parmi les trois groupes essentiels : Amphipodes, Annélides et Mollusques.

La richesse faunistique de chaque station est portée sur la figure 65. L'abondance de chacun des groupes a été représentée séparément, et les valeurs correspondent au nombre d'individus par cinquième de mètre carré.

Si l'on considère la macrofaune totale, les stations 5, 6 et 7 sont les plus riches. La faune malacologique présente une densité maximale à ces mêmes stations en raison de l'abondance d'un Lamellibranche : *Tellina tenuis*. La faune carcinologique est également abondante à ces stations (5, 6 et 7), ainsi qu'aux stations 2 et 12; ces 3 zones d'abondance correspondent, chacune, à la densité maximale d'une espèce différente. La faune annélide est surtout abondante aux stations 1, 5, 6 et 12 à 15. Remarquons qu'il y a abondance dans les sédiments bien oxygénés (stations 5, 6 et 7), mais aussi dans les sédiments réduits (station 12).

Les espèces suivantes ont été récoltées :

Isopodes :	<i>Eurydice pulchra</i>	<i>Idotea viridis</i>
Amphipodes :	<i>Haustorius arenarius</i>	<i>Annelisca brevicornis</i>
	<i>Urothoe brevicornis</i>	<i>Pontocrates norvegicus</i>
	<i>Urothoe grimaldii</i>	<i>Paracentromedon crenulatus</i>
	<i>Nototropis swammerdami</i>	
Décapodes :	<i>Carcinus maenas</i>	<i>Crangon vulgaris</i>
Annélides :	<i>Nephtys cirrosa</i>	<i>Glycera unicornis</i>
	<i>Nephtys hombergii</i>	<i>Lumbriconereis sp.</i>
	<i>Ophelia radiata</i>	
Mollusques :	<i>Loripes lacteus</i>	<i>Donax trunculus</i>
	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Macra glauca</i>
	<i>Callista chione</i>	<i>Lutraria lutraria</i>
	<i>Tellina tenuis</i>	<i>Hinia reticulata</i>
	<i>Tellina incarnata</i>	
Aulres groupes :	<i>Labidoplax galliennae</i>	
	<i>Sipunculus nudus</i>	
	<i>Branchiostoma lanceolatum</i>	

L'herbier à zostères, au fond de la lagune, abrite une bioécnose typique avec les espèces suivantes : Isopodes : *Eurydice pulchra*, *Zenobiana prismatica*. Amphipodes : *Dezaminia spinosa*, *Microdeutopus stationis*, *Eriethouius difformis*, *Ampelisca brevicornis*, *Pherusa fucicola*, *Gammarus duebeni*. Décapodes : *Macropodia rostrata*, *Crangon vulgaris*. Echinodermes : *Asterias rubens*, *Ophiura terturata*, *Amphipholis squamata*.

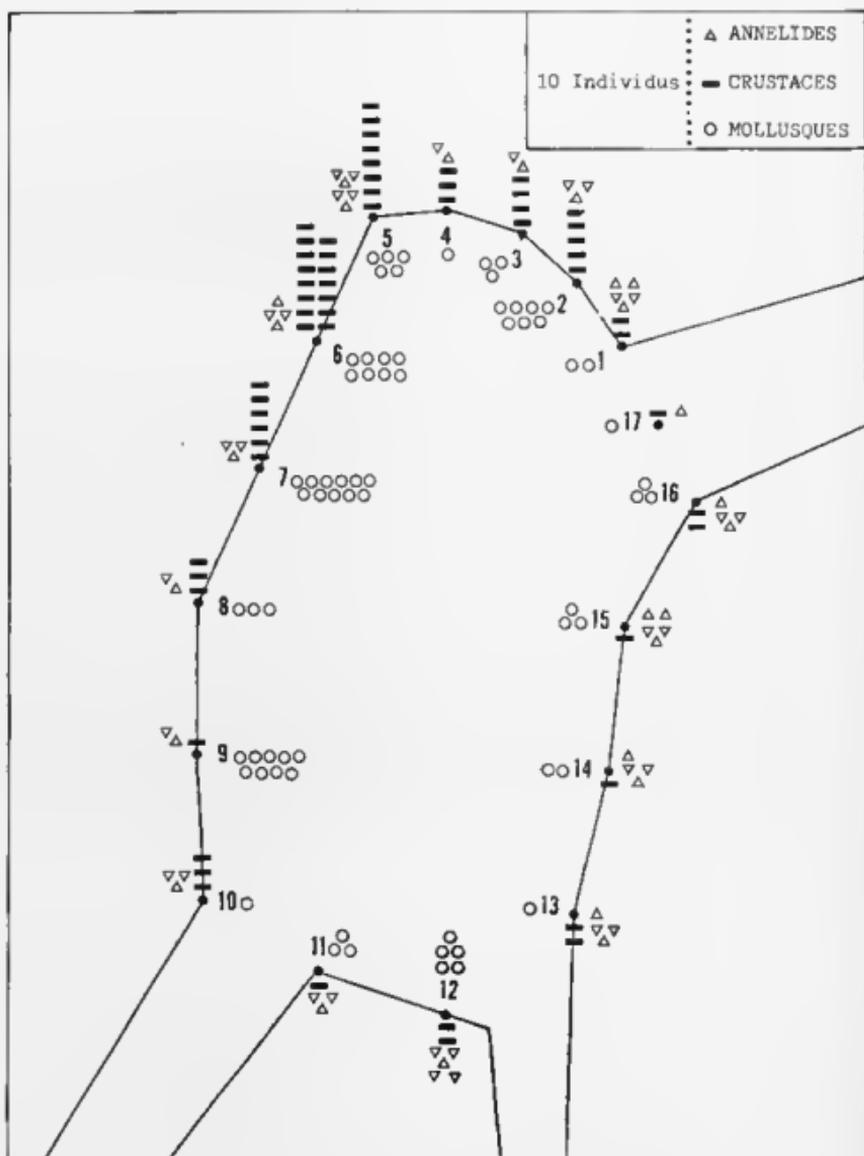


FIG. 65. — Lagune d'Arguin, Juin 1961. Richesse faunistique en Amphipodes, Annelides et Mollusques, aux différentes stations (densités de peuplement par $1/5^e$ de m^2).

C. DISTRIBUTION HORIZONTALE DES ESPÈCES (fig. 66).

a) HAUSTORIUS ARENARIUS.

Cet Amphipode ne colonise que les sédiments des stations 5, 6, 7, 8 et 9. Au pied de la haute plage, ces sédiments sont bien irrigués et correspondent parfaitement aux conditions ambiantes de la zone de résurgence, extrêmement favorable à *H. arenarius*. Les sédiments réduits des stations 11 à 2 et même 3 et 4, insuffisamment irrigués, par suite de l'absence de gradient hydraulique, ne permettent pas la présence d'*H. arenarius*. L'exemple de la station 10 est significatif : bien que située au bord de la haute plage, la réduction du sédiment rend impossible la présence de l'Amphipode.

b) UROTHOE BREVICORNIS.

Alors que l'espèce était abondante sur la plage d'Arguin l'année précédente, elle est peu représentée dans les sédiments bordant la lagune en juin 1961. Quelques individus ont été cependant récoltés dans les sédiments non réduits ou faiblement réduits du nord de la lagune (station 14 à 7). Aucun individu n'est présent dans la partie sud où se trouvent les sédiments les plus réduits.

c) UROTHOE GRIMALDII.

Cette espèce est plus abondamment représentée que la précédente. Elle est présente à toutes les stations, mais particulièrement aux stations 2 et 3; dans toutes les autres stations il y a seulement 1 ou 2 individus par prélèvement. *U. grimaldii* est une espèce caractéristique de la zone de saturation sur les estrans semi-abrités. Alors qu'*Haustorius arenarius* exige un sédiment très bien irrigué et oxygéné, *U. grimaldii* peut coloniser un sédiment en voie de réduction. En effet, l'étude du Camp nous a montré que l'espèce est aussi abondante qu'à La Vigne, alors que le bas de plage du premier estran est réduit contrairement au second. La répartition horizontale d'*U. grimaldii* dans la lagune correspond bien à nos précédentes observations écologiques. Il est même remarquable de constater qu'*U. grimaldii* était totalement absente de la plage d'Arguin en 1959, comme toutes les espèces de la zone de saturation des estrans semi-abrités; sa colonisation prouve donc une modification de certains facteurs vers des conditions de milieu caractéristiques de bas de plages semi-abrités. Ainsi, à un même niveau horizontal (le plan d'eau de la lagune) rencontre-t-on des espèces qui ont une répartition verticale totalement différente, et dont les limites d'extension ne se recoupent même pas, mais s'excluent sur les plages semi-abritées. Ceci montre, une fois encore, que les niveaux cotiaux ou inarégraphiques ne peuvent servir de cadre à une distribution de la faune, mais que les conditions hydrodynamiques interstitielles s'y prêtent beaucoup mieux : *Haustorius arenarius* colonise les sédiments de la zone de résurgence dans lesquels l'irrigation est excellente par suite du gradient hydraulique de la haute plage; *U. grimaldii* colonise au même niveau les sédiments dans lesquels une moins bonne irrigation amène la réduction du sédiment, ce qui correspond à la zone de saturation de bas de plages semi-abritées.

d) AMPELISCA BREVICORNIS.

Exclusivement présente des stations 11 à 15, elle est abondante aux stations 11 et 12. Sa distribution coïncide avec celle des sédiments totalement réduits. Les observations précédentes sur *Urothoe grimaldii*, relatives à sa répartition sur les estrans semi-abrités comparativement à sa distribution à Arguin, sont valables pour *A. brevicornis*. L'espèce est caractéristique des bas de plages semi-abritées en voie de réduction, et trouve dans les stations sud de la lagune des conditions ambiantes comparables.

e) NEMPHYS CIRROSA.

L'Annélide est présente à toutes les stations, elle abonde aux stations 5-6, d'une part, et 12 à 16, d'autre part. L'espèce supporte des conditions hydrolo-

giques interstitielles très variables, allant de la sursaturation en oxygène dissous à une sous-saturation importante.

f) *TELLINA TENUIS*.

Ce Lamellibranche colonise essentiellement les sédiments des stations 2 à 9 (dans les autres stations, il y a tout au plus 1 ou 2 individus par prélèvement). La distribution horizontale de *T. tenuis* correspond à tous les sédiments qui ne

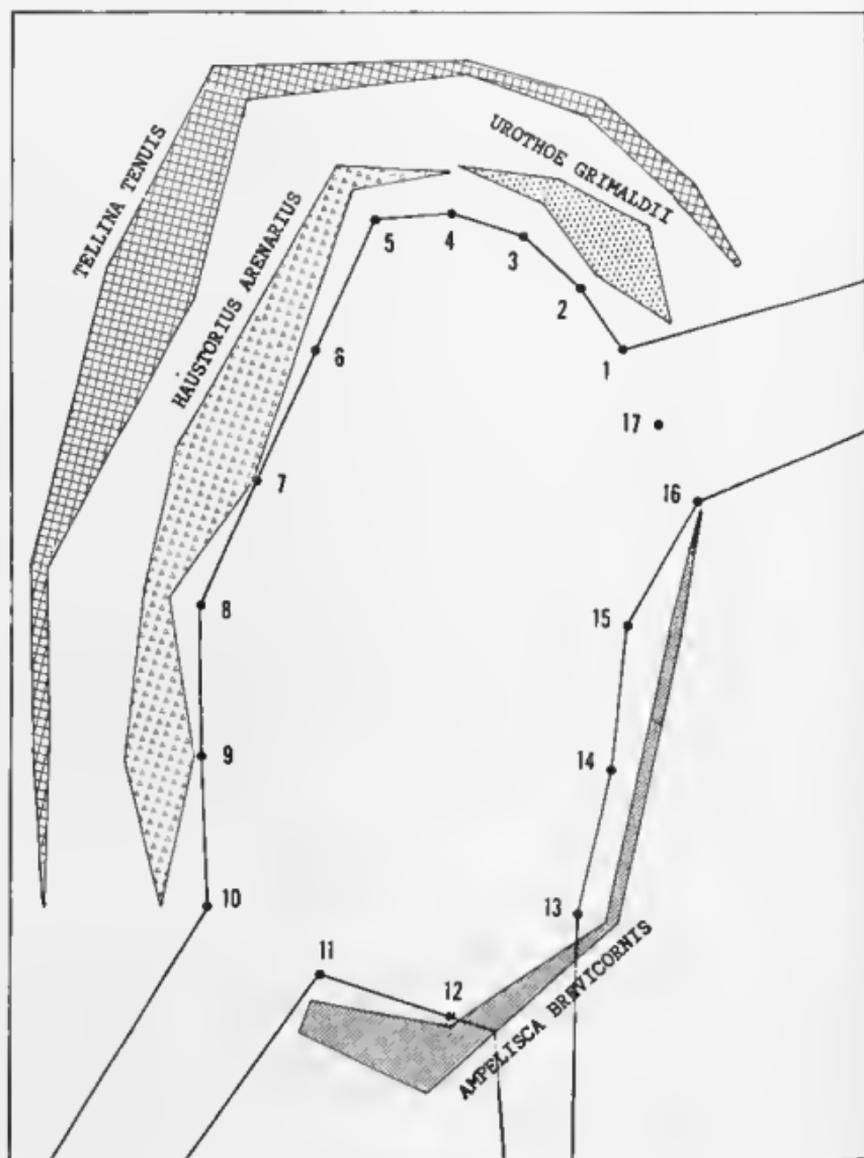


FIG. 66. — Lagune d'Arguin. Juin 1961. Distribution horizontale de quelques espèces endogées significatives.

sont pas réduits, que ceux-ci soient fortement irrigués (stations 5 à 7) ou modérément irrigués (stations 2 à 4), mais l'espèce trouve les conditions les plus favorables dans les premiers. La distribution horizontale de *T. tenuis* explique la proportion plus importante de débris coquilliers, et de carbonates, que nous avons constaté précédemment. La teneur en carbonates apparaît bien comme une conséquence de l'activité biologique et non comme un facteur déterminant pour la faune endogée.

g) *DONAX TRUNCULUS*.

Il colonise uniquement les stations 15 à 4, dont la station 17 dans le courant de sortie de la lagune. Cette partie de la lagune correspond aux sédiments qui ne sont pas totalement réduits. D'autres prospections (13.1.61) montrent, d'ailleurs, d'importantes densités de *Donax trunculus* dans le courant de sortie de la lagune. Ce Lamellibranche vit à plusieurs centimètres dans le sable et possède la faculté de fouir rapidement.

h) *CERASTODERMA EDULE*.

Donax trunculus et *C. edule* ont une répartition opposée. Le premier vit exclusivement dans le courant de sortie de la lagune, alors que le second prospère dans les courants d'eau alimentant la lagune. Cette répartition horizontale distincte tient à l'éthologie des espèces et aux courants. *C. edule* vit dans les premiers centimètres du sédiment, la réduction du sable en profondeur ne le gêne pas, mais le remaniement ne doit pas être trop important, car il entraînerait très facilement les individus étant donné leur forme. *Donax trunculus* vit en profondeur dans le sédiment, et, s'il est emporté par le courant, sa forme se prête fort bien pour qu'il soit plaqué contre la surface du sable dans lequel il peut s'enfoncer très rapidement.

ÉVOLUTION ÉCOLOGIQUE DANS LE TEMPS (AOÛT 1960 - JANVIER 1962)

Le banc d'Arguin se situe dans une zone extrêmement instable du point de vue morphologique, et topographique. La lagune, en évolution constante, change de forme, les conditions de milieu de ses différentes parties se modifient. Après avoir envisagé la distribution horizontale de quelques espèces dans un cadre écologique, à la suite des prospections de juin 1961, il est intéressant de suivre les modifications écologiques de la lagune dans le temps. Nos observations débutèrent en août 1960 et s'achevèrent en janvier 1962, la lagune disparaissait ensuite. La figure 67 donne la morphologie successive de la lagune en août 1960 - octobre 1960 - janvier 1961 - avril 1961 - juin 1961 - août 1961 - octobre 1961 et janvier 1962. Quelques stations seulement furent prospectées en 1960. Par la suite, les stations, plus nombreuses sont équidistantes de 25 ou 12-13 mètres.

L'évolution de la lagune peut être brièvement exposée en se référant aux plans de la figure 67 :

— haute plage : En août 1960, la plage d'Arguin, encore existante, présentait une haute et basse plage; sur la pente douce de la basse plage, l'eau ruisselait (sur une quinzaine de mètres), à partir de l'horizon de résurgence avant d'arriver à la lagune. En octobre 1960, le bas de plage a été totalement comblé, et la haute plage borde immédiatement la lagune. En janvier 1962, la haute plage borde encore les stations 1 à 5;

— la surface de la lagune diminue progressivement d'août 1960 à janvier 1961, par suite du comblement des parties nord et nord-ouest de la lagune.

— le courant d'arrivée d'eau, au sud, se dédouble à la fin de 1960, ces deux courants s'individualisent progressivement et s'isolent; le banc de sable qui prend naissance entre eux permet l'apparition d'une moulière entre juin et août 1961, moulière bien développée en septembre. Cette moulière provoque un envasement superficiel, et accélère la réduction des sédiments de cette partie sud de la lagune.

— les sédiments des parties sud et est de la lagune se réduisent progressivement. En octobre 1960, seule la station 6 est réduite; pour les stations 1 à 4, la réduction n'intervient qu'à 8, 10, 14 et 8 cm. Mais, à la suite des modifications morphologiques importantes que subit le banc à la fin de 1960, et en raison des apports sédimentaires, les sables sont très peu réduits en janvier 1961 (sauf les stations 10 et 13; les sédiments 2 et 3 sont gris). À partir de janvier 1961, les sédiments de la partie sud se réduisent. Ceux-ci sont noirs aux stations 9 et 10, en avril 1961, mais seulement à partir de 10 cm; en revanche, les sédiments 10 à 13 sont réduits sur toute leur épaisseur à partir de juin 1961. À partir d'avril 1961, les sédiments des stations 12 à 14 se réduisent également : ainsi, le sédiment au bord du courant de sortie est gris en avril, à partir de 14 cm, puis gris sur toute son épaisseur en juin, et enfin noir en totalité en septembre (il en est de même de la station qui le précède). Cette réduction des sédiments de la partie est, de la lagune, s'étend même de l'autre côté du courant de sortie, aux premières stations.

— les plus importantes modifications morphologiques interviennent en fin d'année, après les périodes de mauvais temps.

— en mai 1962, la lagune n'existe plus, car, entre les stations 9 à 11, du 30 janvier 1962, et la passe sud du Bassin, une haute avancée de sable remontant vers le nord a donné naissance à une lagune beaucoup plus grande, englobant la précédente. En mai 1962, les stations 6 à 12, du 30 janvier, sont recouvertes par les eaux.

Tous les deux ou trois mois, d'août 1960 à janvier 1962, nous avons effectué sur la lagune d'Arguin des observations analogues à celles du 30 juin 1961 (étude du milieu et de la faune). Nous reprendrons l'évolution dans le temps de la distribution horizontale de quelques-unes des espèces significatives.

a) HAUSTORIUS ARENARIUS.

En août 1960, aucun *H. arenarius* n'est récolté dans les sédiments bordant la lagune. Sur la plage d'Arguin, encore existante, les *H. arenarius* se situent au niveau de résurgence. En octobre 1961 (la haute plage borde la lagune, l'Au-
phipode est présent à toutes les stations, sauf à la 6, seule station réduite dès le premier centimètre (monosulfure ferreux). L'espèce est abondante à la station 5 au sable bien irrigué (25 individus pour 1/5 m²; en revanche, elle est moins abondante aux stations 1, 3, 2, 4 et 7 qui contiennent entre 1 et 9 individus, mais dont le sédiment n'est réduit qu'à partir de 8, 14, 10, 8 et 20 cm respectivement. L'apparition d'*H. arenarius*, en octobre 1960, dans les sédiments bordant la lagune, correspond à une expansion de l'espèce par les jeunes individus, au printemps et en été. La distribution horizontale de l'espèce est bien moins étendue en janvier 1961, les sédiments des stations 10 à 15 sont plus ou moins réduits, et les jeunes ne prospèrent pas dans ces sédiments; seuls quelques *Haustorius* colonisent les stations 14 et 15, et ils sont abondants dans les sédiments bien irrigués qui bordent la haute plage. La population d'*H. arenarius*, qui était aux stations 14 et 15, en janvier 1961, va progressivement diminuer en avril et juin 1961, par suite de la modification des conditions ambiantes, qui tendent vers une augmentation des conditions réductrices des sédiments. Cette disparition est nettement mise en évidence par les diagrammes de la figure 67. Quant à la population abondante qui bordait la haute plage en janvier 1961, la figure 67 montre que cette distribution horizontale se précise en avril et en juin 1961, puis reste identique jusqu'en janvier 1962. A cette époque les *Haustorius* ne colonisent plus que les sédiments non réduits, très bien irrigués.

L'évolution de la distribution d'*H. arenarius* à Arguin montre qu'en octobre 1960 l'espèce tente de coloniser tous les sédiments bordant la lagune; elle parvient à subsister dans les sédiments bien irrigués, en aval de la haute plage d'une part, et dans les sédiments faisant face à celle-ci d'autre part. Cette seconde population disparaît progressivement par suite des conditions réductrices de plus en plus défavorables à l'espèce, alors que la première population reste toujours florissante.

b) AMPELISCA BREVICORNIS.

Totalement absente en août et octobre 1960, quelques individus de cette espèce sont récoltés en janvier puis en avril 1961, mais en très petit nombre (2 individus en janvier et 4 en avril). En juin et août 1961 l'espèce devient brusquement abondante dans les sédiments réduits du sud de la lagune, en particulier entre les 2 courants d'arrivée d'eau où apparaît la moulière. Quelques *A. brevicornis* sont également récoltés dans les sédiments plus ou moins réduits, entre la moulière et le courant de sortie de la lagune, sédiments où les *Haustorius arenarius* et les *Urothoe brevicornis* ont été éliminés. *A. brevicornis* apparaît dans la lagune quand les modifications de milieu permettent la formation de la moulière, et son expansion horizontale est liée aux conditions réductrices du sédiment.

c) UROTHOE BREVICORNIS.

La distribution horizontale d'*U. brevicornis* peut être utilement comparée à celle d'*Haustorius arenarius*. Il convient de rappeler la répartition verticale des 2 espèces sur la plage d'Arguin en 1959 : la zone d'abondance d'*Haustorius arenarius* se situe immédiatement en amont du niveau de résurgence par marée de vives-eaux, mais l'espèce est également présente dans toute la basse plage; la zone d'abondance d'*U. brevicornis* correspond aux sédiments de cette basse plage.

En août 1960 la haute plage existe encore; les *Urothoe* sont bien représentées dans les sédiments bordant la lagune alors que les *Haustorius arenarius* en sont

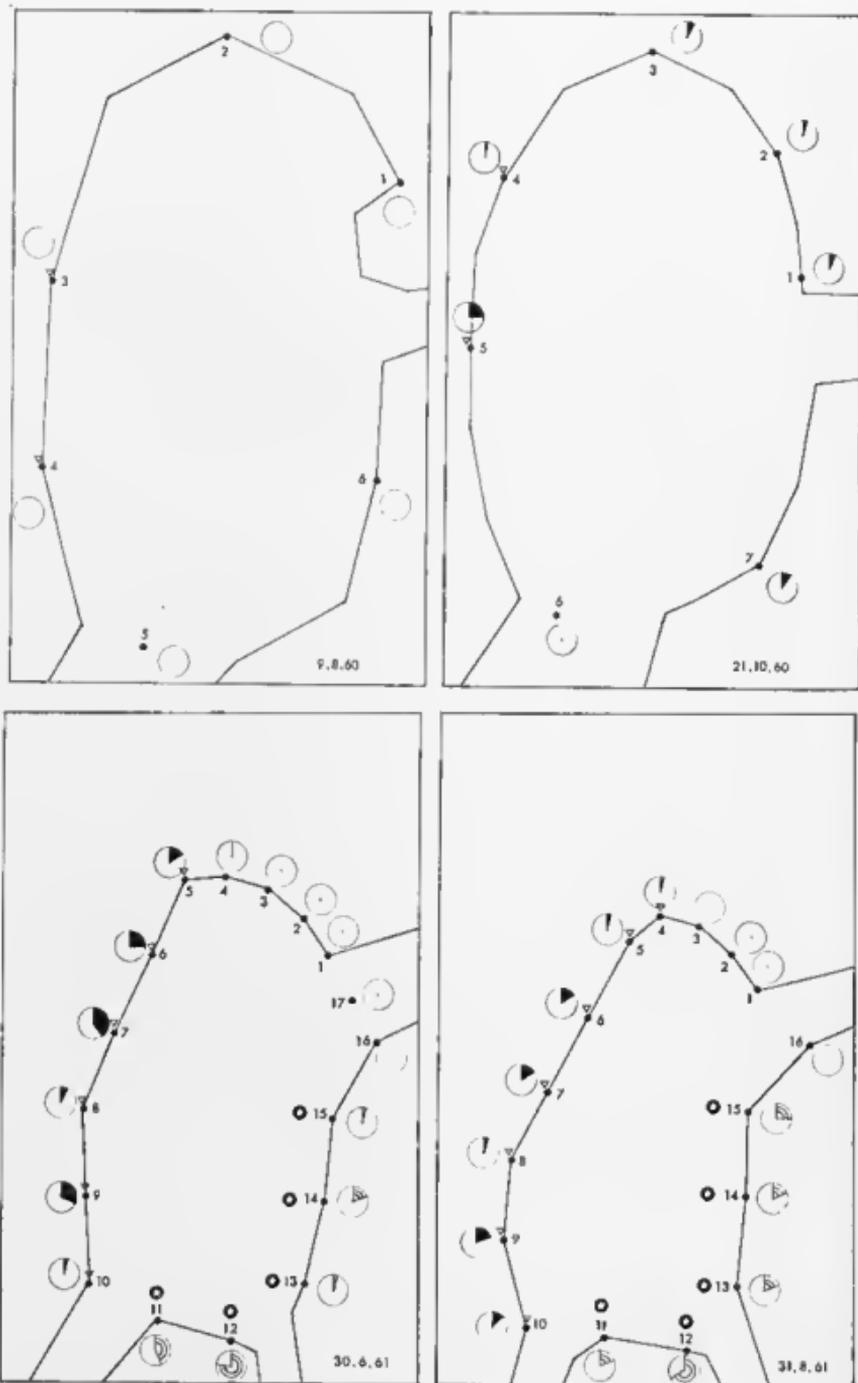


FIG. 67. — Lagune d'Argente. Evolution morphologique d'août 1960 à janvier 1961.
Evolution de la distribution horizontale quantitative de deux Amphipodes.

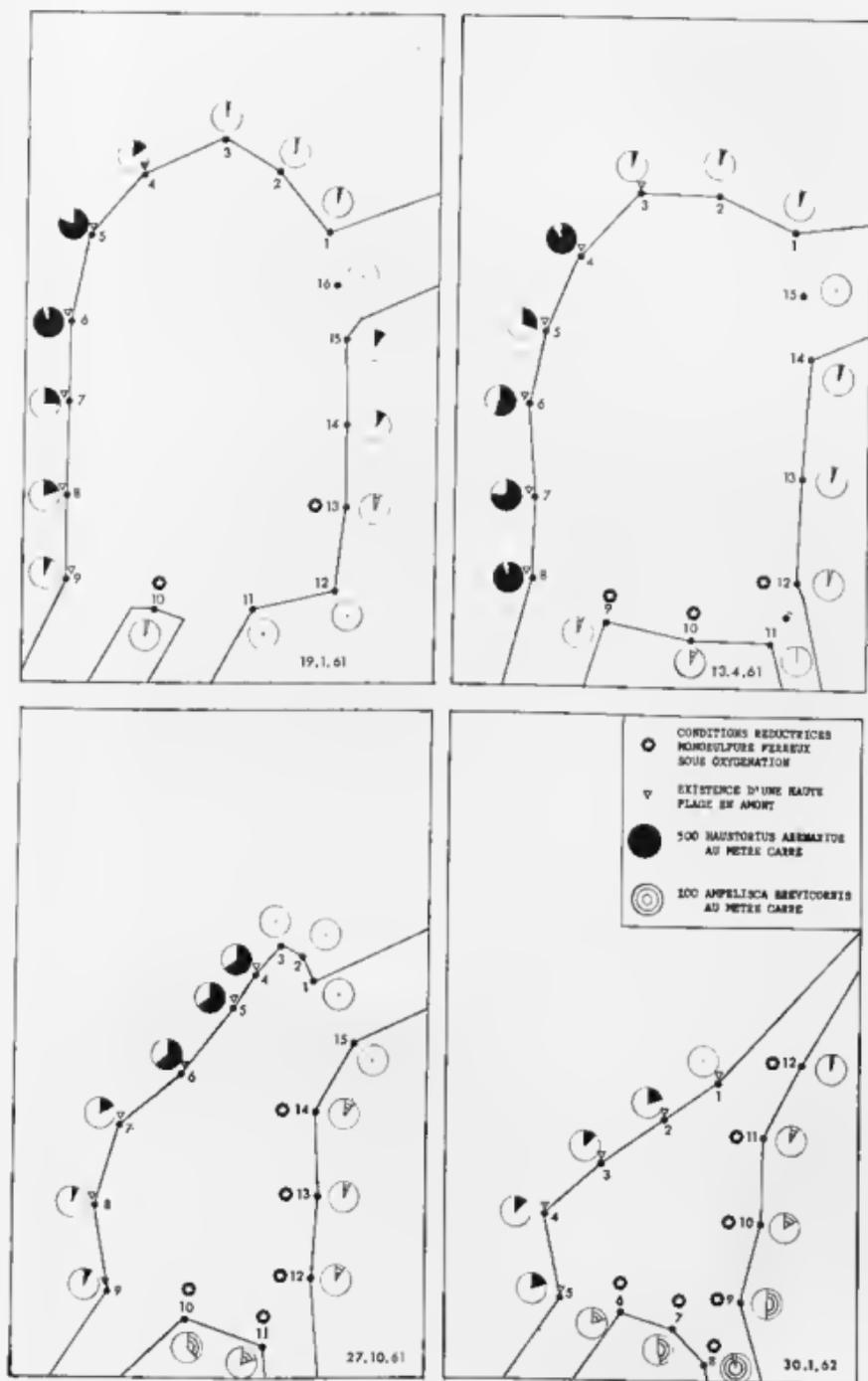


FIG. 67. — Lagune d'Arguin. Evolution morphologique d'août 1960 à janvier 1962. Evolution de la distribution horizontale quantitative de deux Amphipodes.

absents puisqu'ils colonisent la zone de résurgence à 15 m de la lagune. En septembre 1960, après le comblement de la basse plage, les *Haustorius arenarius* toujours dans la zone de résurgence (et au pied de la haute plage) bordent cette fois la lagune (ils colonisent d'ailleurs presque tous les sédiments), alors que les *U. brevicornis* sont limitées aux stations est de la lagune. Les 2 espèces vont progressivement disparaître des stations est, où la réduction des sédiments s'accroît. La distribution horizontale d'*Haustorius arenarius* se restreint aux sédiments très bien irrigués bordant la haute plage, mais *U. brevicornis* disparaît pratiquement puisque la zone est, où les conditions lui étaient favorables, est en voie de réduction. Ainsi le 30 juin 1961 les *Haustorius arenarius* sont limités aux stations 5 à 10, alors que les stations 14 à 7 ne contiennent au plus que 2 *Urothoe brevicornis* par prélèvement. La population d'*U. brevicornis*, faute de conditions ambiantes favorables, disparaît progressivement; le nombre total d'individus récoltés au cours de chaque série de prospections le montre d'ailleurs clairement :

août 1960	:	6 stations - 69 individus
octobre 1960	:	7 stations - 96 individus
janvier 1961	:	16 stations - 50 individus
avril 1961	:	15 stations - 8 individus
juin 1961	:	17 stations - 13 individus
août 1961	:	16 stations - 10 individus
octobre 1961	:	15 stations - 25 individus
janvier 1962	:	12 stations - 18 individus

d) UROTHOE GRIMALDI.

L'espèce présente une abondance variable, dans les sédiments nord de la lagune, au cours des prospections. *U. grimaldi* s'adapte mieux aux sédiments en voie de réduction que déserte *Urothoe brevicornis*, mais elle ne colonise pas les sédiments compris entre le courant d'entrée sud-est et le courant de sortie est de la lagune.

e) NEMITHYS CIRROSA.

L'Annélide a une distribution horizontale uniforme dans la lagune, tout au long des prospections. Il n'y a pas une seule station où l'espèce ne fut récoltée. *N. cirrosa* manifeste cependant sa préférence pour les sédiments nord de la lagune; mais à partir de juin 1961 un second foyer d'abondance se constitue dans les sédiments sud de la lagune.

f) TELLINA TENUIS.

En juin 1961 nous avons constaté la présence de ce Lamellibranche dans tous les sédiments non réduits, bien ou modérément irrigués. *T. tenuis* colonise les sédiments nord et ouest de la lagune, du début à la fin des prospections. L'espèce est numériquement très abondante en hiver, en raison de l'apparition des jeunes; ainsi, en janvier 1961, la densité maximale était de 2 450 individus au m² à la station 4. La distribution horizontale de *T. tenuis* ne présente pas de variation remarquable au cours des prospections, sauf une répartition plus large en hiver due aux jeunes individus qui essayent de s'établir dans tous les sédiments, mais qui disparaissent des sédiments réduits au printemps suivant.

CHAPITRE III

CONCLUSIONS

L'étude écologique des sédiments bordant la lagune d'Arguin en juin 1961 nous a permis d'étudier la répartition horizontale de quelques espèces sur un même niveau cotidal. Nous avons constaté que les conditions de milieu n'étaient pas uniformes dans tous les sédiments. L'existence (ou l'absence) d'une haute plage en amont de certains sédiments est le facteur primordial qui détermine les conditions édaphiques chimiques interstitielles (surtout teneur en oxygène dissous) liées aux conditions hydrodynamiques interstitielles. Entre un sédiment bien irrigué dont l'eau interstitielle est rapidement renouvelée, et un sédiment entièrement réduit dans lequel il y a stagnation de l'eau interstitielle, il existe des sédiments aux conditions intermédiaires (en voie de réduction, par exemple), et les diverses espèces, sans tenir compte du niveau cotidal, se répartissent en fonction de leurs exigences écologiques. Des espèces dont la répartition verticale ne se recouvrait même pas sur un estran au profil régulier colonisent des sédiments voisins sur un même niveau cotidal.

L'évolution écologique de la lagune dans le temps montre que la répartition horizontale de chaque espèce se modifie autant que se modifient les conditions de milieu. Chaque espèce reste liée aux conditions écologiques qui lui sont spécifiques, et sur le plan horizontal son maintien, son expansion ou sa disparition dépendent des éventuelles modifications des conditions de milieu. Entre *Haustorius arenarius* qui exige des sédiments bien irrigués et *Ampelisca brevicornis* qui colonise des sédiments réduits il n'y a pas compétition inter-spécifique à un même niveau, mais expansion horizontale de la seconde espèce en raison de la progression horizontale des conditions réductrices dans le sédiment bordant la lagune.

QUATRIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE MILIEU MEUBLE INTERTIDAL ET SA MACROFAUNE CARCINOLOGIQUE ENDOGÉE

CHAPITRE I : AFFINITÉS BIOGÉOGRAPHIQUES DE LA MACROFAUNE CARCINOLOGIQUE DES SABLES INTERTIDIAUX ÉTUDIÉS	219
CHAPITRE II : STABILITÉ, DANS LE TEMPS, DES PEUPELEMENTS INTERTIDIAUX DE SUBSTRAT MEUBLE. STABILITÉ OU VARIATION DE LA RÉPARTITION VERTICALE ET HORIZONTALE DES ESPÈCES	224
CHAPITRE III : FAUNE CARCINOLOGIQUE ORIGINALE DES SÉDIMENTS MEUBLES INTERTIDIAUX.	
A. Limite d'extension supérieure des peuplements intertidaux marins	223
B. La limite inférieure des peuplements intertidaux ..	223
C. Faune originale des sédiments intertidaux : espèces caractéristiques et strictes des zones de rétention et de résurgence	224
CHAPITRE IV : RÉPARTITION VERTICALE ET HORIZONTALE DES ESPÈCES. JUSTIFICATION DE L'INTÉRÊT BIONOMIQUE DES ZONES DE RÉTENTION, DE RÉSURGENCE ET DE SATURATION, DÉFINIES PAR LEURS CONDITIONS HYDRODYNAMIQUES INTERSTITIELLES.	
A. L'étagement des conditions de milieu a-t-il valeur bionomique ?	225
B. L'étagement par zones en définissant celles-ci par leurs conditions hydrodynamiques interstitielles est-il justifié ? Etagement dans un cadre défini par les niveaux marégraphiques	227
C. L'étagement spécifique correspond-il à un étagement éthologique ?	229
D. L'étagement spécifique correspond-il à un étagement des régimes alimentaires ?	230

CHAPITRE V : CYCLES BIOLOGIQUES

A. Fécondité des espèces	231
1° Variation du nombre d'embryons incubés en fonction de la taille de la femelle gestante.	
2° Variation du nombre d'embryons incubés en fonction de la température.	
3° Variation du nombre d'embryons au cours de l'incubation.	
4° Nombre de portées incubées par chaque femelle.	
5° Diagrammes de fécondité des espèces, dans les conditions naturelles de leur habitat en cours d'année.	
B. Durée et époque de la période reproductrice	234
1° Reproduction estivale de toutes les espèces.	
2° Période reproductrice, et répartition géographique des espèces.	
3° Importance des changements climatiques entre février et mars dans le Bassin d'Arcachon.	
4° Conséquence de l'hiver rigoureux dans le Boulonnais, et du déficit thermique de la région en début d'année, sur la période reproductrice des espèces.	
C. Caractères sexuels secondaires, présents ou absents, temporaires ou permanents	238
D. Rapport numérique des sexes	239
E. Taille des premières femelles reproductrices. Taille minimale des femelles reproductrices au cours du cycle reproducteur	243
F. Cycles reproducteurs	243
1° Cycle reproducteur d'une espèce univoltine.	
2° Cycle reproducteur d'une espèce bivoltine.	
3° Cycle reproducteur de type trivoltin.	
4° Passage de l'univoltinisme au bivoltinisme.	
5° Cycle reproducteur des espèces à période reproductrice continue.	

CHAPITRE VI : ABONDANCE ET PROSPÉRITÉ. BIOMASSES ET BIOVOLUMES.

A. Abondance et prospérité	248
B. Biomasse, poids en cendres, biovolume et production.	253

CHAPITRE VII : IMPORTANCE QUANTITATIVE DE LA MACROFAUNE GADGÉOLOGIQUE ENDOGÉE, PAR RAPPORT A LA MACROFAUNE, ET A L'ENSEMBLE DE LA FAUNE (MICROFAUNE ET MACROFAUNE).

257

AFFINITÉS BIOGÉOGRAPHIQUES DE LA FAUNE CARCINOLOGIQUE DES SABLES INTERTIDIAUX ÉTUDIÉS

Dans l'introduction de la deuxième partie nous remarquons que les espèces étudiées correspondaient à la presque totalité des espèces, d'ailleurs fort peu nombreuses, colonisant les plages intertidales de mode battu et semi-abrité. Des 14 espèces envisagées, il nous semble préférable d'éliminer *Corophium arenarium* et *Cyathura carinata* qui vivent généralement dans des sédiments plus protégés (mode calme). Bien que les espèces étudiées soient en nombre très réduit, elles forment un ensemble faunique caractéristique d'un milieu déterminé qui est celui de nos côtes sableuses; aussi est-il intéressant de situer cet ensemble faunique des côtes atlantiques françaises dans le cadre des diverses provinces géographiques déjà reconnues, et de préciser plus particulièrement ses affinités.

Les 12 espèces étudiées peuvent être classées en trois groupes, en fonction de leur répartition géographique :

a) 6 espèces : Mer du Nord, côtes atlantiques. (Boréales et boréales atlantiques.)

— non signalées au sud du Bassin d'Arcachon.

Bathyporeia pilosa

Bathyporeia sarsi

Bathyporeia pelagica (limite sud : Roscoff)

Urothoe brevicornis

— signalées au Maroc.

Haustorius arenarius

Eurydice pulchra

b) 5 espèces : Mer du Nord, côtes atlantiques françaises, Méditerranée. (Boréales-atlantiques-méditerranéennes.)

Apeudes latvilliei

Bathyporeia guillaumsoniana

Urothoe grimaldii

Leucothoe incisa

Ampelisca brevicornis

c) 1 espèce : côtes atlantiques françaises, Méditerranée. (Iusitanienne.)

Eurydice affinis.

Ces répartitions géographiques doivent être considérées avec certaines réserves compte tenu :

— des difficultés systématiques de détermination ayant pu entraîner des confusions spécifiques;

— de l'absence de prospections faunistiques en certains points, en particulier sur les côtes ibériques.

Nous pensons, cependant, pouvoir avancer les conclusions suivantes :

1° A l'exception d'*E. affinis*, toutes les espèces de nos côtes atlantiques sont présentes sur les côtes britanniques, dans la mer du Nord, et elles pénètrent plus ou moins dans la Baltique. Parmi les 12 espèces carcinologiques des côtes

atlantiques, six sont également connues en Méditerranée. Les espèces strictement atlantiques peuvent être qualifiées de boréales (au sens de STEPHENSON, 1940), de la mer du Nord à la Manche, ou de boréales-atlantiques de la mer du Nord au Maroc, selon leur limite méridionale de répartition. Il n'y a aucun représentant de la province arctique. Les espèces communes aux côtes françaises atlantiques et méditerranéennes peuvent être qualifiées de boréales-atlantiques-méditerranéennes puisqu'elles sont également présentes en mer du Nord.

Les plages françaises ne constituent pas, quant à la faune carcinologique endogée, une zone biogéographique intermédiaire entre une faune boréale et une faune lusitanienne. Il s'agit, pour les espèces communes à l'Atlantique et à la Méditerranée, d'une extension de la distribution géographique d'espèces boréales.

2° *E. affinis*, dont nous indiquons Wissant comme limite septentrionale dans un travail préliminaire, vient d'être signalée sur les côtes de Hollande par WOLFF (1966), et cet auteur note bien l'absence de l'espèce sur les côtes belges également prospectées. *E. affinis*, espèce méditerranéenne, est l'unique représentante d'une faune lusitanienne au sens défini par WOODWARD (1870) et FISCHER (1887). La répartition de *E. affinis* est comparable à celle d'un autre Isopode lusitanien, *Sphaeroma serratum*, dont HOESTLANDT (1955) signale l'absence à l'est du Boulonnais, alors qu'une espèce très voisine, également lusitanienne (*Sphaeroma monodi*, voir BOCCUET, HOESTLANDT et LEVI, 1954), pénètre en mer du Nord.

Il est intéressant de remarquer que la région d'Arcachon n'est habitée par aucune espèce méditerranéenne qui soit absente sur les autres plages atlantiques françaises.

3° L'absence de prospections sur les côtes ibériques ne nous permet pas de conclure sur les limites méridionales des espèces atlantiques et leur distribution, ce qui est fort regrettable, car nous aurions peut-être pu apporter quelques éléments concernant l'anomalie biogéographique du golfe de Gascogne, qui présente un caractère méridional très accusé par rapport à la Bretagne et la côte nord espagnole (voir FISCHER PIERRE, 1938). *Bathyporeia pelagica* est la seule espèce qui soit présente à Roscoff et à Wissant, mais absente dans le Bassin d'Arcachon.

La faune carcinologique endogée des plages battues et semi-abritées des côtes atlantiques françaises présente en fin de compte une affinité boréale incontestable. Celle-ci est due en très grande partie aux Amphipodes fouisseurs de la famille des *Haustoriidae* dont l'origine septentrionale ne peut être mise en doute.

**STABILITÉ, DANS LE TEMPS,
DES PEUPELEMENTS INTERTIDIAUX DE SUBSTRAT MEUBLE.
STABILITÉ OU VARIATION DE LA RÉPARTITION VERTICALE
ET HORIZONTALE DES ESPÈCES**

Il est important de souligner la stabilité de la composition faunistique des sédiments meubles intertidaux tout au long de l'année. Toutes les espèces typiquement intertidales sont continuellement présentes. Même si la densité de peuplement d'une espèce est très faible (cas de *Cyathura carinata* à La Vigne) sa présence est constante, et elle se reproduit dans ce milieu. Nous n'avons récolté que 116 *Cyathura carinata* en un an, contre 6 241 *Apsides lateilletii*, mais si la proportion quantitative des deux espèces est de 1/54, l'une comme l'autre sont caractéristiques de l'estran, par la stabilité de leurs populations. Cette remarque est une appréciable garantie pour les chercheurs, désireux d'établir des recensements faunistiques de la macrofaune endogée, qui peuvent ainsi travailler à une époque quelconque de l'année. D'autre part, cette constatation élimine l'hypothèse de migrations saisonnières d'espèces, qui (particulièrement pour la reproduction) coloniseraient temporairement les sédiments meubles intertidaux. Il n'est cependant pas exclu que certaines espèces de la zone de saturation, également présentes dans les sédiments non exondables, se portent vers les sédiments intertidaux au début de leur période reproductrice. Nous avons retenu cette éventualité pour *Leucothoe incisa*, mais sans l'affirmer; elle est probablement valable pour *Eurydice pulchra*, mais tous les individus reproducteurs ne se situent pas nécessairement dans la zone intertidale.

Nous avons mis en évidence la variation de répartition verticale de quelques espèces sous l'influence des conditions morphographiques (cycle vives-eaux-mortes-eaux), et des conditions thermiques saisonnières (cycle annuel).

Eurydice affinis, *E. pulchra* et *Bathyporeia pilosa*, sont les seules espèces intéressées par ces variations de répartition verticale. Ces trois espèces sont les seules qui colonisent la zone de rétention. *Haustorium arenarius* et *Crothoe brevicornis* ne présentent pas de variations dans leur répartition verticale, pas plus que les espèces de la zone de saturation.

1. La variation de répartition verticale sous l'influence des conditions morphographiques n'intéressent que les deux *Eurydice*, les deux plus hautes espèces sur l'estran. *E. pulchra* et *E. affinis* ont une répartition verticale moyenne inchangée en marées moyennes et en mortes-eaux, mais colonisent des sédiments plus élevés en vives-eaux. Cette extension de la limite supérieure, vers les hauts niveaux, est d'une trentaine de centimètres pour *E. affinis*, et d'une cinquantaine pour *E. pulchra*, à Arcachon (amplitude de marée en vives-eaux : 4 m). La durée de la phase pélagique alimentaire reste inchangée.

2. Les variations saisonnières de répartition verticale, sous l'influence des conditions météorologiques, intéressent les trois espèces de la zone de rétention :

— *E. pulchra* déserte les hauts niveaux au cours des mois les plus chauds. Sa limite d'extension supérieure s'abaisse, du niveau de haute mer moyenne à un niveau inférieur au niveau moyen, en juillet et août, soit une différence en

hauteur de près de deux mètres, représentant la moitié du marnage en vives-eaux. *E. pulchra* subit, en cours d'année, des températures comprises entre 0 et 30°; les variations thermiques, au cours d'une journée ensoleillée, peuvent atteindre une douzaine de degrés. C'est une espèce septentrionale qui déserte le haut de plage, en été, dans cette localité méridionale (Arcachon) de son aire de répartition géographique.

— *E. affinis* est beaucoup moins sensible aux perturbations thermiques de l'été. Sa répartition verticale ne se modifie que quantitativement. L'espèce subit des températures comprises entre 0 et 40°; les variations thermiques, au cours d'une journée ensoleillée, peuvent dépasser une vingtaine de degrés. C'est une espèce lusitanienne qui ne déserte cependant pas les hauts niveaux en hiver. En hiver, tous les sédiments colonisés par *E. affinis*, le sont également par *E. pulchra*, mais, en été, tous les *E. affinis* (83 individus) sont récoltés sans exception en amont de tous les *E. pulchra* (293 individus).

— *Bathyporeia pilosa*. Nous notons que, d'octobre à mai (à Arcachon), 17 % des individus étaient récoltés aux stations 3, 4 et 5 (3,18 m à 2,55 m), mais que, de juin à septembre, cette proportion tombait à 2 % seulement avec des individus exclusivement présents à la station 5 (2,55 m).

Ces variations de répartition verticale n'ont été constatées que chez les espèces de la zone de rétention, espèces dont la phase pélagique est importante (1). Si la phase pélagique est à l'origine, chez les *Eurylice*, de la montée vers le haut en vives-eaux, c'est la phase benthique qui est à l'origine des modifications de répartition saisonnière. C'est, en effet, au cours de l'émersion que les espèces ne peuvent supporter les conditions de température, et qu'elles désertent les hauts niveaux.

Nous avons étudié les variations, dans le temps, de la distribution horizontale des espèces en prospectant la lagune d'Arguin. La stabilité d'un peuplement spécifique ne dure qu'autant que durent les conditions de milieu qui lui sont favorables. Ainsi, à Arguin, entre *Haustorius arenarius*, qui exige un sédiment bien irrigué et propre, et *Ampelisca brevicornis* qui colonise des sédiments réduits, il n'y a pas compétition interspécifique, à un même niveau, mais expansion horizontale de la seconde espèce, en raison de la progression horizontale des conditions réductrices dans les sédiments bordant la lagune.

(1) Ces considérations doivent retenir l'attention des écologistes des sédiments meubles intertidaux, qui établissent la répartition verticale des organismes : en vives-eaux et en mortes-eaux, en hiver et en été, la répartition des espèces dans la zone de rétention est variable et parfois dans de grandes proportions.

FAUNE CARCINOLOGIQUE ORIGINALE DES SÉDIMENTS MEUBLES INTERTIDUAUX

Les espèces qui colonisent les sédiments meubles intertidaux tout au long de l'année, et qui se reproduisent dans ce milieu forment-elles une faune vraiment originale et particulière à ce domaine ? S'agit-il d'espèces définitivement adaptées aux conditions intertidales ou d'espèces s'adaptant et s'accommodant de ces conditions, mais également présentes dans d'autres biotopes ? SOUBIZ (1957) avait déjà soulevé ce problème : « La présence d'une espèce dans la plage, même si cette espèce y vit constamment, n'est peut-être que la conséquence de la proximité de son habitat normal en zone infralittorale. »

A. Limite d'extension supérieure des peuplements intertidaux marins.

Les Amphipodes *Talitridae* sont des espèces subterrestres ou terrestres déjà bien affranchies du milieu marin. Ils s'inscrivent, dans l'ensemble faunique de l'estran, comme le type extrême d'une ligne adaptative ayant réussi à s'affranchir presque totalement du milieu marin. Alors que les *Apsuedes* ou les *Haustorius* vivent continuellement dans le sédiment, alors que les *Eurydice* et les *Bathyporeia* présentent une vie pélagique importante et supportent (ou exigent) l'émergence pendant plusieurs heures, les *Talitridae* vivent en émergence continue.

Le niveau de haute mer moyenne est un niveau marégraphique dont nous avons reconnu la valeur biologique, comme limite d'extension supérieure des *Eurydice* en cours d'année. Au-delà de ce niveau, les conditions ambiantes sont létales pour les espèces endogées franchement marines. Ce sont les conditions marégraphiques (fréquence de l'alternance émergence-immersion; durée de la phase pélagique des espèces; durée maximale d'émergence en cours d'année) qui sont responsables de ce niveau biologique infranchissable par les espèces marines (1). Ce niveau n'est valable que pour les plages battues et semi-abritées, pour lesquelles la zone de rétention est un milieu propre continuellement remanié. En mode calme, d'autres espèces franchement marines peuvent vivre plus haut, en raison des phénomènes interdépendants capillarité-granulométrie qui retiennent l'eau de mer, elles peuvent également relever ce niveau en construisant des terriers.

B. La limite inférieure des peuplements intertidaux.

Au cours de l'étude de chacune des espèces de la zone de saturation, nous avons noté la continuité du peuplement des sédiments infralittoraux exondables et continuellement immergés. Nous n'avons pas pu préciser les limites inférieures de répartition d'*Apsuedes latreillei*, d'*Urothoe grimaldii*, de *Bathyporeia guilliamsoniana*, d'*Ampelisca brevicornis*, d'*Eurydice pulchra*..., celles-ci se trouvaient au-dessous du niveau de basse mer de vives-eaux. La faune de la zone de saturation n'est pas constituée d'espèces propres aux sédiments intertidaux; sa composition faunistique est sous la dépendance des peuplements infralittoraux non exondables du voisinage, dont les espèces, compte tenu des conditions favorables

(1) Nous ne considérons ici que la macrofaune carcinologique endogée.

en zone intertidale, remontent l'échelle marégraphique. Cette colonisation des niveaux infralittoraux exondables n'est possible qu'en mode semi-abrité puisque la zone de saturation n'existe pratiquement pas sur les estrans océaniques.

Ainsi, la faune carcinologique des sédiments meubles est strictement limitée vers le haut, par des conditions marégraphiques, au niveau de haute mer moyenne, mais elle n'est pas limitée vers le bas où il y a continuité biotique entre les sédiments exondables ou non, du moins en mode semi-abrité.

1. Faune originale des sédiments intertidaux : espèces caractéristiques et strictes des zones de rétention et de résurgence.

Les espèces qui se rencontrent à la fois dans les sables intertidaux et dans les sédiments continuellement immergés s'adaptent aux conditions intertidales qui ne leur sont pas défavorables : ces espèces ne sont pas caractéristiques de la zone intertidale. C'est le cas de la faune des niveaux inférieurs en mode semi-abrité, mais c'est également le cas d'espèces à répartition beaucoup plus large comme *Eurydice pulchra*. En revanche, les espèces strictement intertidales sont adaptées au milieu meuble intertidal de façon irréversible et constituent la faune originale de ce domaine. Ces espèces ne se rencontrent que dans les zones de rétention et de résurgence : *Eurydice affinis* et *Bathyporeia pilosa* dans la zone de rétention, *Haustorius arenarius* et *Urothoe brevicornis* dans la zone de résurgence (il faut ajouter *B. sarsi* récolté à Wissant et à Arguin). Ces espèces se retrouvent sur les estrans océaniques comme sur les estrans semi-abrités. DAMI (1952) avait déjà reconnu l'existence sur les plages de trois ceintures : frange subterrestre, avec les *Talitridae* et les *Ocypodes*, zone médiolittorale, avec les Isopodes *Cirolanidae*, et frange sublittorale, à la faune riche et variée.

Le milieu meuble intertidal possède donc une faune originale. Ces espèces sont adaptées à des conditions de milieu qui ne se retrouvent nulle part ailleurs dans le domaine marin : perte régulière de l'eau interstitielle et aération régulière du sédiment (zone de rétention) — intense circulation de l'eau interstitielle, non pas en raison de la perméabilité du sédiment, qui peut être identique à celle d'un sédiment infralittoral, mais, en raison du phénomène des marées et de la topographie de la plage, qui provoquent un déséquilibre hydrodynamique constant des plans d'eau (plan d'eau interstitielle de la plage et plan d'eau de marée) entraînant une circulation continue de l'eau interstitielle dans la zone de résurgence.

La faune originale du milieu meuble, caractéristique des zones de rétention et de résurgence, doit être recherchée sur les estrans océaniques où n'existent que ces deux zones. La prospection des zones de saturation de plages semi-abritées, par marées de vives-eaux, est une incursion dans le domaine des fonds continuellement immergés du voisinage.

**RÉPARTITION VERTICALE ET HORIZONTALE DES ESPÈCES.
JUSTIFICATION DE L'INTÉRÊT BIONOMIQUE
DES ZONES DE RÉTENTION, DE RÉSURGENCE ET DE SATURATION,
DÉFINIES PAR LEURS CONDITIONS
HYDRODYNAMIQUES INTERSTITIELLES**

En admettant avec FISCHER (1929) que le but de la bionomie marine est non seulement de connaître la répartition des organismes, mais aussi d'expliquer cette répartition, nous devons souligner que le premier point pose une importante difficulté : celle du cadre dans lequel il faut rendre compte de la répartition des organismes. La distribution verticale d'une espèce peut être exprimée en hauteur cotidiale, en niveau marégraphique, par référence à une espèce dont la répartition est connue (espèce bionomique), ou par toute autre condition du milieu. Notre problème n'est pas encore d'expliquer la répartition de l'ensemble des organismes mais de trouver un cadre pour l'exprimer, cadre qui doit permettre la comparaison d'un estran à l'autre.

A. L'étagement des conditions de milieu a-t-il valeur bionomique ?

Dans la première partie, nous avons procédé à une étude précise des conditions de milieu pour conclure à un étagement vertical de zones distinctes, essentiellement basées sur les conditions hydrodynamiques interstitielles.

Dans la deuxième et la troisième parties, nous avons étudié la répartition verticale, et horizontale, de chacune des espèces. Les zones de rétention, de résurgence et de saturation ont-elles fourni un cadre valable pour exprimer la distribution des organismes ?

La figure 68 résume nos observations écologiques concernant l'étagement vertical des espèces à La Vigne : les limites d'extension inférieure et supérieure, la zone d'abondance (75 % des individus récoltés dans l'année) et la zone optimale (50 % des individus) de chaque espèce sont portées sur le graphique. L'horizon de résurgence par marées de vives-eaux est entre les stations 10 et 11, la zone de résurgence comprend les stations 8 à 11.

- *Eurydice affinis* est strictement limitée à la zone de rétention.
- *Eurydice pulchra* n'est limitée à aucune zone, mais elle est abondante dans la zone de résurgence.
- *Haustorius arenarius* est strictement limité à la zone de résurgence.
- *Urothoe brevicornis* est limitée aux zones de résurgence et de saturation, mais elle est plus abondante dans la zone de résurgence.
- *Apeudes latreillei*, *Bathyporeia guilliamsoniana*, *Urothoe grimaldii*, *Leucothoe incisa* et *Ampelisca brevicornis* sont totalement absentes de la zone de rétention; elles sont parfois présentes dans la zone de résurgence, mais n'abondent que dans la zone de saturation. Leur limite inférieure s'étend en aval du niveau de B.M.V.E.

Il faut rappeler ici la méthode utilisée, pour établir l'étagement vertical des espèces, méthode qui offre de sérieuses garanties : objectivité des prospections et validité des prospections quantitatives. Cet étagement repose sur la prospec-

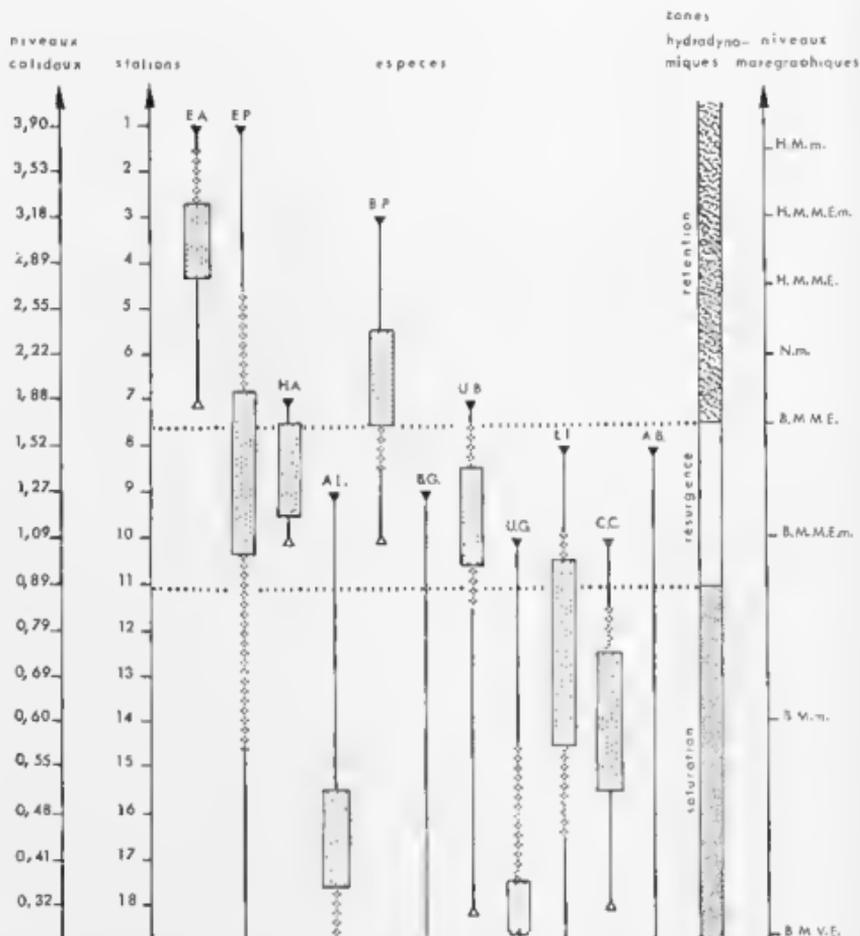


Fig. 68. — Répartition verticale des espèces à La Vigne (Arenthon). Graphique établi d'après les 12 prospections quantitatives mensuelles aux 18 stations, décalquées du niveau de haute mer, au niveau de basse mer, et équidistantes de deux mètres.

tion quantitative mensuelle, pendant un an, de 18 stations sur un estran de 36 m pour 4 m d'amplitude de marée. L'homogénéité apparente du milieu meuble et l'impossibilité de déceler la présence d'une espèce dans un sédiment, en regardant simplement celui-ci, élimine, de la part du chercheur, tout facteur subjectif dans le choix des stations. C'est pourquoi les prospections sont plus impartialement menées qu'en substrat rocheux, où bien des auteurs voudraient posséder cette objectivité de prospection que leur refuse le substrat qu'ils étudient dans des recherches quantitatives. Les limites d'extension supérieure et inférieure, par espèce, sont données avec une grande précision et une certitude absolue; en amont et en aval de ces limites, pour chaque espèce, pas un seul individu ne fut récolté dans les 216 prélèvements effectués en douze mois et sur quelque 20 000 individus récoltés. Nos prélèvements étant quantitatifs, nous attachons une très grande valeur à la position sur l'estran de la zone d'abondance et de la zone optimale de chaque espèce. Il faut d'ailleurs remarquer, surtout pour les espèces strictement intertidales, combien la zone optimale de chacune d'elles est étroite. Pour *Eurydice affinis*, *Bathyporeia pilosa*, *Haustorius arenarius* et *Crothoe brevicornis*, elle ne comprend que deux stations.

Les zones d'abondance et les zones optimales de peuplement des espèces ne sont pas réparties de façon quelconque dans l'estran. Chacune est inscrite dans une des zones physico-chimiques définies dans la première partie. Chaque zone, de rétention, de résurgence, et de saturation, peut être ainsi définie par des espèces caractéristiques plus ou moins strictement liées à cette zone :

Zone de rétention : *Eurydice affinis* (caractéristique et stricte).

Bathyporeia pilosa.

Zone de résurgence : *Haustorius arenarius* (caractéristique et stricte).

Urothoe brevicornis.

Zone de saturation : *Apeudes latreillei* (caractéristique et stricte).

Urothoe grimaldii.

Leucothoe incisa.

Bathyporeia guilliamsoniana.

Ampelisca brevicornis.

Cette correspondance est la preuve que l'étagement des conditions de milieu que nous avons établi est valable puisque ressenti par la faune endogée. En effet, si nous avons constaté un étagement faunistique sans aucun rapport avec les zones de rétention, de résurgence et de saturation, c'est que l'étagement de zones physico-chimiques distinctes dans lesquelles les conditions de milieu présentaient, selon nous, des variations corrélatives, aurait été erroné.

B. L'étagement par zones en définissant celles-ci par leurs conditions hydrodynamiques interstitielles est-il justifié ? Etagement dans un cadre défini par les niveaux marégraphiques.

L'étagement des conditions de milieu correspond à un étagement de la faune; les zones reconnues ont donc valeur biotique, mais leur dénomination et leur définition est-elle juste ? Nous avons cru reconnaître le facteur essentiel de cet étagement en désignant chacune de ces zones par ses conditions hydrodynamiques interstitielles. Mais nous avons vu que, dans la complexité de l'interaction des facteurs du milieu, aucun d'entre eux ne peut être considéré comme déterminant tous les autres; le choix des conditions hydrodynamiques interstitielles, pour rendre compte de la répartition des conditions de milieu et de la faune, n'est que le choix d'un facteur qui nous semble plus déterminant que tout autre.

Pour exprimer la répartition verticale des organismes, la plupart des auteurs se réfèrent à un cadre de niveaux marégraphiques qui leur permettent la comparaison d'un estran à l'autre [WATKIN (1942), COLMAN et SEGROVE (1955 a), GORDAN et SOJKA (1955), parmi les principaux]; d'autres [comme TOULMOND (1963)] utilisent parfois les espèces végétales biotiques de substrat rocheux comme cadre pour exprimer la répartition verticale des Amphipodes sableux intertidaux (horizon à *Fucus spiralis*, niveau des laminaires...). PERES et PICARD (1955), à partir de leurs recherches en Méditerranée occidentale, ont divisé la zone de balancement des marées en trois étages : l'étage supralittoral, situé au-dessus du niveau des plus hautes eaux — l'étage mesolittoral ou médiolittoral, compris entre le niveau de H.M.V.E. et le niveau de B.M.M.E.m. — enfin, l'étage infralittoral, en aval de ce dernier niveau jusqu'à la limite inférieure des peuplements végétaux denses.

Si ce cadre d'étagement est appliqué à la distribution verticale des organismes à La Vigne, on obtient la succession suivante :

— étage supralittoral :

Talitridae.

— étage médiolittoral :

Eurydice affinis.

Eurydice pulchra.

Bathyporeia pilosa (B. sarsi, à Arguin).

Haustorius arenarius.

Urothoe brevicornis.

— étage infralittoral :

Leucothoe incisa.
Cyathura carinata.
Apsedes latveillei.
Eurydice pulchra.
Urothoe brevicornis.
Urothoe grimaldii.
Ampelisca brevicornis.

Nous avons noté précédemment la valeur biogéographique du niveau marégraphique de H.M.m. [niveau biotique également reconnu par GIORDANI SOKKA, qui distingue une zone supralittorale à *Talitrus*, et une zone médiolittorale déboulant avec l'Annélide polychète *Nereis* (1)]. L'étage médiolittoral groupe toutes les espèces des zones de rétention et de résurgence. La faune de l'étage infralittoral existante, c'est-à-dire les espèces de la zone de saturation, est en continuité biotique avec les sédiments continuellement immergés.

Ce cadre apparaît donc très valable pour l'étagement des organismes à La Vigne, en mode semi-abrité, mais : 1° sa généralisation suppose des conditions d'habitabilité du sédiment nécessairement identiques, pour au même niveau marégraphique, sur tous les estrans; 2° il doit être subdivisé et précisé, comme l'indique PERES (1961) pour la faune carcinologique endogée.

1° La faune des zones de rétention et de résurgence des estrans semi-abrités se retrouve sur les estrans océaniques. En revanche, la faune de la zone de saturation (en particulier *Apsedes latveillei*, *Ampelisca brevicornis*, *Urothoe grimaldii*, *Leucothoe incisa*) très riche sur les estrans semi-abrités (plus de 60 % de la macrofaune carcinologique de l'estran) est absente sur les plages océaniques. A Arguin, tout le bas de plage est colonisé par la faune de la zone de résurgence des estrans semi-abrités (*Haustorius arenarius* et *Urothoe brevicornis*) mais l'exemple n'est pas très démonstratif, car le niveau de basse mer correspond au niveau cotidal + 1 m. Au Pylat, *Haustorius arenarius* et *Urothoe brevicornis* sont présents jusqu'au niveau de basse mer de vives-eaux; de même, *U. brevicornis* sur l'estran océanique de Wissant. Cette absence de faune « infralittorale » des estrans semi-abrités, sur les plages océaniques, a été mise en rapport avec l'absence des conditions de milieu de la zone de saturation sur ces mêmes estrans, en particulier l'absence de rétention porale d'éléments très fins dont nous avons vu qu'elle était la caractéristique exclusive des bas de plages semi-abrités. L'étude de la lagune d'Arguin nous a montré que des espèces caractéristiques de la zone de résurgence (*Haustorius arenarius*, *Urothoe brevicornis* : « espèces médiolittorales à La Vigne ») et de la zone de saturation (*Urothoe grimaldii*, *Ampelisca brevicornis* : « espèces infralittorales à La Vigne ») peuvent coloniser un même niveau cotidal. En fait, leur distribution horizontale dépend des conditions hydrodynamiques interstitielles assurant un renouvellement, ou un confinement, de l'eau au sein du sédiment. Dans le premier cas, le milieu présentait les caractéristiques de la zone de résurgence avec ses espèces caractéristiques; dans le second cas, certaines conditions de la zone de saturation étaient réalisées comme dans les bas de plages semi-abrités, ce qui permettait la présence d'espèces correspondantes. L'étude écologique d'Arguin, menée sur un même niveau cotidal, nous paraît très démonstrative de l'importance des conditions hydrodynamiques interstitielles, en même temps qu'elle relègue à l'arrière-plan l'importance des niveaux marégraphiques. Si les niveaux marégraphiques constituent un cadre valable pour le substrat rocheux, ils ne tiennent pas suffisamment compte, à nos yeux, de l'origine et du substrat meuble : milieu à trois phases (solide, liquide et gazeuse) et faune endogée. Sur substrat rocheux, la faune est ou n'est pas baignée par l'eau, tandis qu'en substrat meuble le sédiment est ou n'est pas imbibé d'eau, mais surtout l'eau circule ou ne circule pas. Rappelons le cas d'*Haustorius arenarius*, Amphipode lié à la zone de résurgence, dont la présence exclusive a été signalée tour à tour à chacun des niveaux marégraphiques par

(1) A La Vigne, *Nereis cirratulus* évacue les sédiments des stations 3 (3,53 m) à 8 (1,52 m), et *Ophelia borealis* des stations 5 (2,55 m) à 7 (1,88 m) communication orale de F. DAVANT.

différents auteurs, du niveau de haute mer au niveau de basse mer. L'exemple d'*Urothoe brevicornis* est, à cet égard, également intéressant : l'Amphipode est très peu abondant en zone infralittorale en mode semi-abrité, alors qu'il est abondant en zone de résurgence; il peut alors être considéré comme caractéristique du médiolittoral en mode semi-abrité, en revanche, en mode battu il est caractéristique de l'infralittoral (Pylat, Wissant, observations de GIORDANI SOJKA, 1955).

2° Il est difficile de préciser l'étagement des espèces carcinologiques dans le cadre de l'étagement défini par les niveaux marégraphiques, si nous désirons adopter un tel cadre. Si GIORDANI SOJKA a pu diviser l'étage médiolittoral, qui regroupe les espèces des zones de rétention et de résurgence, nous ne pensons pas pouvoir généraliser cette division pour la macrofaune carcinologique, compte tenu des phénomènes suivants :

— Toutes les espèces qui colonisent la zone de rétention ont une répartition verticale variable en cours d'année, sous l'influence des conditions climatiques. L'étagement serait donc différent en été, et en hiver, particulièrement pour *Eurydice pulchra* qui réduit son amplitude de répartition verticale de moitié en été. Dans d'autres localités plus septentrionales ou plus méridionales, cette répartition verticale sera sous la dépendance de conditions climatiques différentes. GIORDANI SOJKA (1955) ne rencontre pas pour la faune annélide de semblables difficultés, auxquelles nous ne pouvons échapper en raison de la phase pélagique active qui caractérise toutes les espèces carcinologiques présentes dans la zone de rétention.

— En revanche, pour *Haustorius arenarius*, dont la vie est continuellement endogée, cet inconvénient devrait disparaître et nous permettre de créer un sous-étage pour cette espèce si caractéristique, mais ce sous-étage ne peut pas être défini du point de vue marégraphique. En effet, la répartition d'*H. arenarius* est sous la dépendance du niveau de la zone de résurgence, et, là encore, aucune généralisation n'est possible. COLMAN et SEGROVE (1955) signale *H. arenarius* et *Urothoe brevicornis* à partir du niveau de H.M.M.E. dans le Yorkshire, alors que sur les plages arcachonnaises ceux-ci ne sont jamais en amont du niveau moyen, et, dans les deux cas, la distribution des Amphipodes est liée à la présence d'eau interstitielle aux niveaux correspondants pendant la marée basse, ce qui ne dépend pas exclusivement des conditions marégraphiques.

Une zone de rétention sous-entend toujours un niveau marégraphique élevé, mais la limite entre la zone de rétention et la zone de résurgence ne peut être marégraphiquement fixée. Les espèces qui colonisent, en mode semi-abrité, les zones de rétention et de résurgence, colonisent, en mode battu, toute la zone intertidale, du niveau de haute mer au niveau de basse mer. Tout se passe comme si l'étage infralittoral en mode semi-abrité, disparaissait en mode océanique. Il est évidemment difficile, dans ces conditions, d'adopter un système d'étagement valable basé sur les niveaux marégraphiques pour toutes les plages. Pour exposer la distribution des organismes endogés intertidaux des sédiments meubles, le cadre des trois zones nous paraît plus acceptable parce qu'il exprime une variation corrélative de la plupart des facteurs du milieu, de part et d'autre de leurs limites. Mais il n'est qu'un cadre dans lequel quelques facteurs ou conditions doivent être mesurés, en particulier pour la zone de saturation qui peut être très différente d'un estran à l'autre.

La zone de rétention présente, sur tous les estrans, des conditions analogues; de même que la zone de résurgence qui peut être, cependant, plus ou moins perturbée par la nappe pluviale continentale. La zone de saturation quant à elle présente tous les intermédiaires entre un sédiment aussi bien oxygéné que les sédiments de la zone de résurgence, et un sédiment réduit sur toute son épaisseur. Les conditions de milieu de cette zone sont extrêmement variables, et déterminent la composition faunistique qualitative et quantitative.

G. L'étagement spécifique correspond-il à un étagement éthologique ? (aptitude à la vie en pleine eau ou à la vie endogée, phase pélagique active).

Les deux espèces caractéristiques de la zone de rétention, *Eurydice affinis* et *Bathyporeia pilosa*, ainsi qu'*Eurydice pulchra* abondante dans cette zone, ont

une nage extrêmement rapide; elles pénètrent le sédiment saturé d'eau avec facilité et efficacité. Ces trois espèces, pour lesquelles la phase pélagique est primordiale, sont parfaitement adaptées à la vie en pleine eau. En revanche, *Haustorius arenarius*, de la zone de résurgence, est très mal adapté à la nage; il évolue très lentement en pleine eau en position inverse; cet Amphipode montre d'ailleurs une vie endogée continue. Quant à *Apsudes latreillei*, caractéristique de la zone de saturation, il est incapable de nager et mène une vie endogée permanente. *Haustorius arenarius* et *Apsudes latreillei* présentent une modification anatomique témoin de leur vie endogée : réduction et décoloration des yeux. Au contraire, les espèces à vie pélagique des hauts niveaux possèdent des yeux bien développés. *Urothoe* présente un type intermédiaire entre *Haustorius* et *Bathyporeia*. Les autres espèces qui colonisent avec *Apsudes latreillei*, la zone de saturation ne sont pas des espèces exclusivement endogées, bien au contraire, mais il est intéressant de constater que les trois seules espèces de la zone de rétention (*E. affinis*, *E. pulchra* et *B. pilosa*) présentent une phase pélagique active. Ces espèces ne peuvent être en activité qu'à marée montante, compte tenu de la perte en eau du sédiment dès l'émersion.

D. L'étagement spécifique correspond-il à un étagement des régimes alimentaires ?

Du niveau de haute mer au niveau de basse mer, chaque espèce caractéristique et stricte de chaque zone présente un régime alimentaire différent : *E. affinis* est une espèce carnassière qui colonise les hauts niveaux de la zone de rétention — *H. arenarius* est un filtreur interstitiel qui colonise exclusivement la zone de résurgence — *Apsudes latreillei* est un broyeur-lécheur qui colonise exclusivement la zone de saturation. Toutes les espèces présentes dans chaque zone n'ont pas obligatoirement le même régime alimentaire mais tous les types d'alimentation ne sont pas représentés dans chaque zone. A cet égard on peut ajouter les Amphipodes *Talitridae* supralittoraux qui sont détritivores.

Les espèces carnassières peuvent exister à tous les niveaux : *Eurydice pulchra* colonise toute la zone intertidale, même au-dessous du niveau de B.M.V.E., elle est surtout abondante dans la zone de résurgence — *Leuothoe incisa* (espèce très vraisemblablement carnassière) est caractéristique de la zone de saturation.

Les espèces filtrantes sont limitées aux sédiments presque continuellement saturés d'eau, *Haustorius arenarius* est le seul filtrant interstitiel, et la zone de résurgence continuellement irriguée lui convient parfaitement. Dans la zone de saturation les filtrants ne peuvent plus filtrer l'eau interstitielle, en raison du colmatage partiel par les éléments très fins, et d'une circulation d'eau moins rapide; en conséquence, les filtrants de cette zone vivent à la surface du sédiment et filtrent l'eau qui surmonte le sable (*Ampelisca brevicornis*).

Les espèces qui vivent de débris organiques endogés ne peuvent exister que là où ces débris s'accumulent; c'est pourquoi les *Apsudes latreillei* ont un régime alimentaire très caractéristique de la zone de saturation. Cette zone faisant défaut sur les estrans océaniques, les espèces qui y sont liées, en sont absentes.

CYCLES BIOLOGIQUES

A. FÉCONDITÉ DES ESPÈCES

L'incubation est plus ou moins efficace selon l'espèce considérée. Chez *Eurydice pulchra* et *E. affinis*, il y a invagination du marsupium dans le péréion; les embryons remplissent pratiquement la ♀ gestante et sont extrêmement bien protégés, mais la ♀ ne mène plus qu'une vie lentique et ne s'alimente plus. Chez le Tanaïdae *Apsudes latreillei*, le dispositif d'incubation est moins perfectionné car la poche incubatrice fait saillie sous le péréion de la ♀, mais les embryons sont isolés et protégés de l'extérieur car la poche est constituée par soudure des oostégites. Chez les Amphipodes, dont le corps aplati latéralement ménage une cavité sous le péréion, les œufs sont maintenus par des oostégites ciliés; l'isolement est plus ou moins efficace selon les espèces, ou plus exactement le genre: les embryons sont bien retenus chez *Bathyporeia*, ils le sont moins chez *Urothoe* et *Haustorius*. Pour *Bathyporeia*, l'incubation n'entraîne pas l'absence de phase pélagique, comme pour *Eurydice*, mais les conséquences de l'incubation sur l'anatomie des ♀ gestantes, sont sans commune mesure chez les deux crustacés.

Les ♀ reproductrices ne présentent jamais, en tant que telles, une répartition verticale particulière. Nous avons vu que pour *E. pulchra* cette répartition verticale, apparemment distincte (en considérant l'ensemble des prospections mensuelles), correspondait à un changement de répartition de la totalité de la population pendant les mois les plus chauds, et s'expliquait également par l'absence de phase pélagique chez la ♀ incubante. Pour *Apsudes latreillei* cependant, les toutes premières femelles ovigères se rencontrent aux niveaux les plus inférieurs.

Les espèces du genre *Bathyporeia* présentaient pour l'étude de la fécondité des avantages qui n'étaient réunis chez aucune des autres espèces qu'il nous fut donné d'étudier: période reproductrice continue tout au long de l'année avec deux générations reproductrices, et plusieurs portées successives par femelle. La fécondité varie en fonction de la taille de la ♀ gestante, et en fonction des conditions climatiques (température).

1° Variation du nombre d'embryons incubés en fonction de la taille de la ♀ gestante.

Nous avons constaté, pour toutes les espèces, une fécondité proportionnelle à la taille de la femelle incubante. Cette variation est très importante si l'on considère l'ensemble de la période reproductrice, qui correspond le plus souvent à des ♀ reproductrices de générations différentes, donc à des stocks dimensionnels variables. Ainsi les portées varient de 1 à 17 embryons pour *Bathyporeia pelagica*, de 7 à 23 pour *Haustorius arenarius*, de 8 à 38 pour *Urothoe brevicornis*, de 10 à 60 pour *Apsudes latreillei*, de 14 à 35 pour *Eurydice affinis* et de 21 à 63 pour *E. pulchra*. Cette augmentation de fécondité est un phénomène général déjà mis en évidence chez de nombreux Amphipodes et Isopodes (voir CHENG, 1942 - JENSEN, 1958 - KINNE, 1959 et 1961 - MOVAGHAR, 1964). Il était intéressant de préciser la fécondité de nos espèces, et de fixer les valeurs limites du nombre d'embryons incubés.

2° Variation du nombre d'embryons incubés en fonction de la température.

Grâce aux espèces du genre *Bathyporeia* nous avons pu aborder ce problème, dont les conséquences sont importantes sur le cycle d'abondance saisonnière, et par suite sur le cycle reproducteur des espèces considérées. Sous l'influence de la température, la fécondité de *B. pelagica* passe du simple au double entre février et avril, pour une taille identique de la ♀ gestante bien entendu. Chaque ♀ menant à terme plusieurs portées successives, celles d'avril sont deux fois plus productives que celles de février, et déterminent une plus nombreuse progéniture donc un cycle d'abondance saisonnière. L'augmentation de température d'avril à mai, chez *Bathyporeia pelagica*, n'est plus suivie par une augmentation de fécondité : la température contrôle la fécondité, mais entre des limites précises pour chaque espèce.

Quelques auteurs ont déjà mis en évidence cette augmentation de la fécondité, consécutive à une augmentation de la température ambiante (en particulier GÜENÉ, 1942 et KINNE, 1959). Par des études expérimentales au laboratoire KINNE (1961 p) indique une fécondité de *Gammarus zaddachi* moins grande à 18-20° qu'à 14-16°, phénomène qui correspondrait à notre observation sur *B. pelagica* (la fécondité est moindre en mai qu'en avril).

Pour les autres genres et espèces des sélicéens intertidaux (*Hasturina*, *Eurothoe*, *Eurydice*, *Apsencles*) nous avons simplement établi la variation annuelle du nombre d'embryons incubés, en fonction de la taille de la ♀ gestante. Il n'était d'ailleurs pas toujours possible d'examiner une variation de fécondité en fonction des conditions climatiques (voir l'appendice).

3° Variation du nombre d'embryons incubés au cours de l'incubation.

JANCKE (1926) a montré que la portée initiale d'*Astellus aquaticus* se trouve réduite de moitié en cours d'incubation, par suite du manque de place, quand les embryons se développent. Le même auteur signale un phénomène identique chez *Idotea viridis*, en accord avec ZIMMER (1927), ce que confirme HOWES en 1939. Quelques auteurs ont essayé, sans succès, de mettre en évidence ce phénomène chez d'autres espèces (*Idotea emarginata* - voir NAYLOR, 1955; ou *Idotea neglecta* - voir KJENNERUD, 1950). Nous avons cherché à vérifier ce phénomène chez *E. pulchra*, *B. pelagica* et *B. sarsi* : la mensuration des embryons, conjointement à celle de la ♀ gestante, et au comptage du nombre d'embryons, ne fait apparaître aucune réduction de la portée en cours d'incubation. A notre connaissance, les observations de JANCKE et de HOWES n'ont pas été signalées depuis chez d'autres Amphipodes ou Isopodes.

Pour chacune des espèces étudiées, la totalité des embryons incubés par une ♀ est à un même stade de développement. HOWES (1939) a signalé chez *Idotea viridis* des portées contenant des embryons à divers stades de développement; cette observation ne nous semble pas avoir été reprise par d'autres chercheurs, il paraissait utile de préciser ce point pour les espèces présentement étudiées.

4° Nombre de portées incubées par chaque femelle.

Notre étude ne nous permet pas de connaître avec certitude, pour chaque espèce, le nombre de portées incubées par une ♀ au cours de son existence. Néanmoins, la distinction entre les ♀ gestantes et les ♀ vides, la durée qui sépare l'observation des premières ♀ gestantes des premières ♀ vides et des premiers juvéniles, la répartition dimensionnelle des populations mensuelles, permettent d'aborder ce problème.

Pour quelques espèces dont le cycle biologique a été étudié, le nombre de portées par femelle est connu : une unique portée chez *Pontoporeia affinis* (selon SEGESTRALE, 1937), *Idotea neglecta* (selon KJENNERUD, 1950) et *Sphaeroma hookeri* (selon KINNE, 1954), par exemple — plusieurs portées chez d'autres espèces, du genre *Gammarus* en particulier (selon SEXTON, 1924 et KINNE, 1959) mais aussi *Idotea emarginata* (selon NAYLOR, 1955), *Jaera albifrons* (selon FORSMAN, 1944) ou

Orchestia yammarctia (selon CHARNAUX COTTON, 1957), par exemple. Ce nombre de portées apparaît donc très variable, pour des espèces appartenant à une même famille (*Haustoriidae* : *Pontoporeia* et *Bathyporeia*) mais aussi pour des espèces du même genre (*Idotea neglecta*, une portée — *Idotea emarginata*, plusieurs portées).

En ce qui concerne les espèces que nous avons étudiées, il ne semble pas exister de règle absolue applicable à toutes les ♀ d'une espèce. Il est probable que dans chaque espèce, quelques ♀ arrivent à incuber au moins une deuxième portée, même si la majorité de leurs compagnes n'en incubent qu'une seule.

Chez *E. pulchra*, *E. affinis* et *Apscudes latreillei* chaque ♀ n'incube qu'une seule portée; les modifications anatomiques qu'entraîne l'incubation ne leur permettent généralement pas de survivre après libération de leur progéniture. Cette portée unique est absolument certaine pour les premières grandes ♀ reproductrices d'*E. pulchra*, qui incubent leur portée pendant une durée de deux mois environ. ROUBAULT (1937) avait déjà indiqué, chez *Leptochelia dubia*, que selon lui les ♀ n'avaient qu'une seule portée et disparaissaient après la mue suivant la libération des jeunes. Nos observations semblent identiques chez *Apscudes latreillei*.

Chez les Amphipodes, il est vraisemblable que chaque femelle incube plus d'une portée, mais chez *H. arcuarius* par exemple, les premières femelles reproductrices au début de la période reproductrice (grandes femelles) n'incubent qu'une seule portée. Chez *Bathyporeia pelagica*, *B. pilosa*, *B. sarsi* et *Leucothoe incisa*, toutes les femelles sont, en période reproductrice, des ♀ gestantes ou vides à partir d'une certaine taille. Ce détail intéressant semble démontrer qu'il n'y a aucune phase de repos sexuel entre l'incubation de portées successives. Ces phases de repos sexuel seraient mise en évidence (voir CHARNAUX COTTON, 1957) par la disparition de la ciliature des oostégites qui constitue un caractère sexuel secondaire temporaire lié à l'incubation. Signalons à ce sujet que la persistance de la ciliature des oostégites, chez *Bathyporeia*, a été observée chez une femelle venant de muer (libération de la portée) sans que celle mue soit précédée d'accouplement ni suivie de ponte et d'incubation. Chez *H. arcuarius* en revanche, certaines jeunes ♀ repassent en phase de repos sexuel après incubation d'une portée, notamment à l'approche de l'automne à Wissant, mais elles meurent toutes avant l'hiver.

3° Diagrammes de fécondité des espèces, dans les conditions naturelles de leur habitat en cours d'année.

Pour chacune des espèces importantes de notre étude, nous disposons d'un nombre de mesures et de comptages suffisants, pour établir le diagramme de fécondité en cours d'année. Ce diagramme de fécondité spécifique ne s'applique avec précision que dans la localité étudiée (cette année-là), car dans une station plus méridionale ou plus septentrionale la température déterminera des portées plus ou moins nombreuses.

La figure 69 donne les diagrammes de fécondité des principales espèces des sédiments meubles intertidaux; ce graphique doit être accompagné de trois remarques :

1. Si le nombre d'embryons incubés par les ♀ de *Bathyporeia* est faible, comparativement à celui des ♀ d'*Eurydice*, les premières incubent plusieurs portées successives avant de disparaître, alors que les secondes n'incubent qu'une seule portée.

2. La fécondité de plusieurs espèces, appartenant à différents genres d'une même famille, ne paraît pas s'inscrire dans un cadre commun (*Haustorius*, *Bathyporeia*, *Urothoe*). En revanche, une fécondité « d'ordre générique » paraît évidente. Les diagrammes d'*E. affinis* et d'*E. pulchra* sont dans le prolongement l'un de l'autre. La fécondité d'*Urothoe grimaldii* s'inscrit dans celle d'*U. brevicornis*, la première espèce étant plus petite que la seconde. Nous avons déjà constaté une fécondité presque identique chez *B. sarsi* et *B. pelagica*; en revanche *B. pilosa* incube des portées moins nombreuses que ces deux espèces (en comparant les individus de taille identique récoltés tout au long de la période reproductrice).

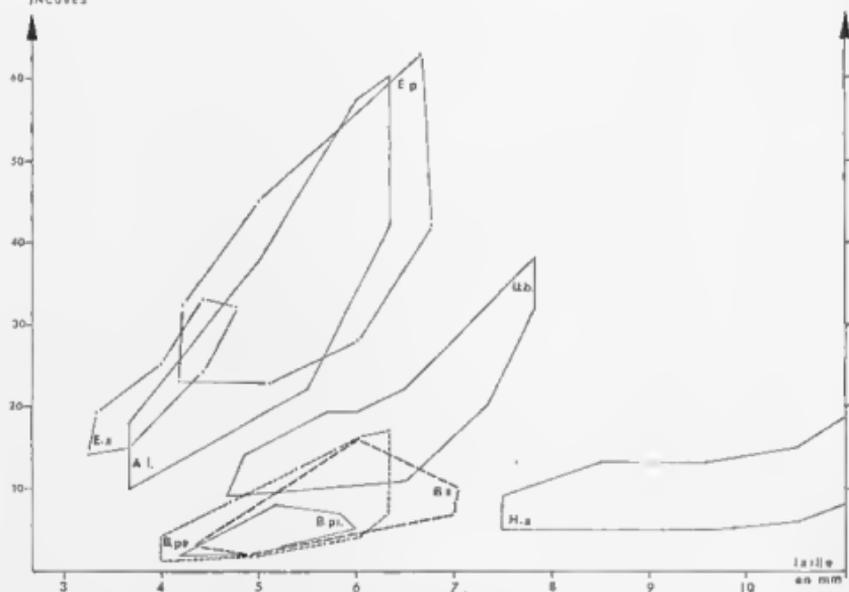
NOMBRES D'EMBRYONS
INCUBÉS

FIG. 69. — Diagrammes de fécondité des espèces, dans les conditions naturelles de leur habitat en cours d'année (voir le texte). Les polygones, pour chaque espèce donnée, enveloppent les diagrammes de points correspondant aux mesures effectuées.

3. A partir d'une fécondité spécifique ou générique, les facteurs influant sur le nombre d'embryons incubés ont d'importantes conséquences sur le cycle d'abondance saisonnière de chaque espèce. D'une façon générale l'hiver est une période de repos sexuel ou une période reproductrice moins active, selon les espèces (dans les localités étudiées). Les individus qui se reproduisent au printemps, et qui viennent de passer l'hiver, sont de grande taille et donnent une progéniture nombreuse. Si cette génération fille est à son tour reproductrice avant l'hiver, les individus qui la composent ne sont pas d'aussi grande taille et déterminent une progéniture moins nombreuse. Ce phénomène fut particulièrement net pour *Urothoe brevicornis*, dont la majorité des ♀ gestantes de mars à juin (génération mère qui a passé l'hiver) ont une taille supérieure à 6,3 mm, et incubent des portées deux fois plus nombreuses, en embryons, que les ♀ gestantes de la génération fille, celles-ci incubent d'août à novembre et sont en majorité inférieures à 6,3 mm. Ce phénomène est également très net pour *Apscudes latreillei*. Pour les espèces du genre *Bathyporeia*, les ♀ reproductrices de printemps sont grandes, d'où une forte fécondité, encore accrue par l'augmentation de température du printemps à l'été; ces deux phénomènes déterminent une très nombreuse progéniture, et expliquent une abondance saisonnière que la période reproductrice continue dans l'année ne permettait pas de prévoir.

B. DURÉE ET ÉPOQUE DE LA PÉRIODE REPRODUCTRICE

Le tableau U donne pour chaque espèce la durée de la période reproductrice, et il situe celle-ci dans l'année. Le début de la période reproductrice correspond à la récolte de la première ♀ gestante, alors que la fin correspond à la récolte de la dernière ♀ vide venant de libérer sa progéniture (les dernières ♀ gestantes sont généralement récoltées au cours de la prospection mensuelle précédente). Pour les espèces dont la période reproductrice est continue tout au long de

l'année, les récoltes fournissent chaque mois des ♀ gestantes et des ♀ vides. Nous assimilons la période reproductrice d'une espèce à la présence de ♀ reproductrices, dans la population, mais il convient de signaler que la phase proprement reproductrice (maturation des produits génitaux et accouplement) est un peu plus réduite que la précédente. En particulier quand les dernières ♀ gestantes sont observées, les accouplements ont cessé et la période reproductrice, au sens où nous l'entendons, se poursuit autant que dure l'incubation et ne se termine qu'avec la mort de la dernière femelle vide. Compte tenu du fait que l'observation de la première femelle gestante, et de la dernière femelle vide, est réalisée après examen de plusieurs centaines d'individus de chaque espèce dans l'année, les limites de la période reproductrice données ci-dessous sont, en fait, extrêmes (mis à part les fluctuations pouvant résulter de la variation des conditions climatiques d'année en année, dans une même localité). Le tableau U ne rend pas compte de la variation quantitative du nombre de femelles participant à la phase reproductrice, au cours de la période reproductrice de l'espèce, il en fixe simplement les limites.

BASSIN D'ARCACHON	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Isopodes :												
<i>Eurydice pulchra</i>	-----XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX-----											
<i>Eurydice affinis</i>	-----XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX-----											
<i>Cyathura entolata</i>	-----XXXXXXXXXXXXXXXXXXXX-----											
Tanaïdés :												
<i>Apsentes luticollis</i>	-----XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX-----											
Amphipodes :												
<i>Bathyporeia pilosa</i>	XX											
<i>Bathyporeia saesi</i>	XX											
<i>Hausorius arenarius</i>	XX											
<i>Prothoe brevicornis</i>	X X-----XXX XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX X X											
<i>Prothoe grandis</i>	-----XXXXXXXXXXXXXXXXXXXX-----											
<i>Leurothoe lucida</i>	-----XXX XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX-----											
<i>Ampelisca brevicornis</i>	-----XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX-----											
<i>Corophium arenarium</i>	XX											
BOULONNAIS (Wissant, Wimereux).												
<i>Bathyporeia pilosa</i>	-----XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX-X-X-----											
<i>Bathyporeia saesi</i>	XX											
<i>Bathyporeia pelagica</i>	XX											
<i>Hausorius arenarius</i>	-----XXXXXXXXXXXXXXXXXX-----											
<i>Prothoe brevicornis</i>	-----XXXXXXXXXXXXXXXXXX-----											

TABLEAU U. — Périodes reproductrices des espèces étudiées, dans les régions arcachoises et boulonnaises.

Pour les espèces dont une génération hibernée en phase de repos sexuel, les conditions printanières créent une poussée reproductrice qui atteint rapidement la majorité des ♀ de la population. Cette poussée, que traduit un fort pourcentage de ♀ reproductrices, s'explique par l'apparition de conditions climatiques favorables mais aussi par la taille des individus au printemps. En effet, en hiver, la phase de repos sexuel ne donne plus de juvéniles et tous les individus nés

l'année précédente sont adultes (la presque totalité des femelles ont une taille suffisante pour se reproduire). Pour les espèces dont la période reproductrice est continue, la poussée reproductrice printanière est plus délicate à expliquer, mais elle est également la résultante des conditions climatiques, et de la répartition dimensionnelle des individus. Nous reviendrons plus loin sur l'importance de la répartition des tailles au sein d'une population pour la structure du cycle reproducteur.

Le tableau U appelle plusieurs observations générales qu'il nous semble intéressant de développer.

1° Reproduction estivale de toutes les espèces.

Dans le Bassin d'Arcachon, toutes les espèces, sans exception, sont reproductrices d'avril à septembre.

Aucune espèce ne présente une période reproductrice strictement limitée à l'hiver.

Pour une faune dont nous avons constaté l'affinité, et même l'origine boréale incontestable, ces remarques ne manquent pas d'intérêt : ce, d'autant plus que plusieurs espèces sont, à Arcachon, à la limite méridionale de leur aire de répartition géographique (actuellement connue, bien entendu). Les conditions climatiques estivales ne sont donc jamais limitatives pour la reproduction des espèces, mêmes boréales. Remarquons, cependant, que, pour *H. nemorosus*, nous avons noté à Arcachon une activité reproductrice plus importante en automne qu'en été.

2° Période reproductrice, et répartition géographique des espèces (Tableau V).

Toutes les espèces à période reproductrice continue dans l'année sont boréales-atlantiques, mais ne sont pas méditerranéennes (*B. sarsi*, *B. pelagica*, *H. arenarius* et *Corophium arenarium* dans le Bassin d'Arcachon). En revanche, les espèces boréales-atlantiques-méditerranéennes ne se reproduisent pas en hiver dans le bassin d'Arcachon (*Leucothoe incisa*, *Ampelisca brevicornis*, *Cyathura carinata*, *Apseudes latreillei*). Quelques exemples sont particulièrement significatifs à cet égard. *Urothoe grimaldii*, présente en Méditerranée, a une période reproductrice plus limitée qu'*Urothoe brevicornis* qui est une espèce exclusivement atlantique. *Eurydice affinis*, la seule espèce lusitanienne, a une période reproductrice plus limitée que celle d'*E. pulchra*, espèce exclusivement atlantique. Il est étonnant qu'*E. pulchra* ne soit pas en phase reproductrice tout au long de l'année, dans le Bassin d'Arcachon, étant donné sa répartition géographique. Bien que le cycle reproducteur de *Bathyporeia guilliamsoniana* n'ait pu être établi avec certitude, on peut remarquer que les ♀ reproductrices ne furent observées que d'avril à novembre. Si la phase reproductrice est effectivement limitée à cette période, *Bathyporeia guilliamsoniana* serait un cas analogue aux précédents.

Les périodes reproductrices des espèces offrent donc une correspondance parfaite avec leur distribution géographique; le tableau V le montre nettement.

De nombreux travaux ont été publiés, depuis ceux de APPELLOR (1912) et de ORTON (1920), sur la température, la distribution géographique et l'époque reproductrice des espèces. Si l'on admet, comme un phénomène général, que les espèces se reproduisent en hiver dans la partie méridionale de leur aire de répartition, il faut alors admettre que la région arcachonnaise ne constitue la limite méridionale d'aucune espèce, et que celles-ci doivent être recherchées et trouvées plus au sud, où elles présenteraient une période reproductrice hivernale. S'il ne nous est pas possible de résoudre ce problème, du moins peut-on conclure que les espèces boréales qui colonisent les plages des côtes atlantiques françaises présentent une période reproductrice du printemps à l'automne, ou toute l'année, mais jamais exclusivement en hiver. (Seul *Haustorius arenarius* pourrait tendre vers ce phénomène par une période reproductrice plus active en automne qu'en été dans le Bassin d'Arcachon.) Les températures estivales, à Arcachon, sont en deçà des limites maximales de reproduction de toutes les espèces.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
ESPECES BOREALES-ATLANTIQUES :												
<i>Bathyporeia pilosa</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Bathyporeia sarsi</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Urothoe brevicornis</i>	(x)		X	X	X	X	X	X	X	X	X	(x)
<i>Haustorius arenarius</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Eurydice pulchra</i>		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
ESPECES BOREALES-ATLANTIQUES MEDITERRANEEENNES :												
<i>Bathyporeia guillamsoniana</i> ..				X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Urothoe grimaldii</i>			X	X	X	X	X	X	X			
<i>Leucothoe incisa</i>			X	X	X	X	X	X	X	X	(x)	
<i>Impetisca brevicornis</i>			X	X	X	X	X	X	X	X	X	(x)
<i>Apsenculus latreillei</i>			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
ESPECE LUSITANIENNE :												
<i>Eurydice affinis</i>				X	X	X	X	X	X	X	X	
Température moyenne mensuelle de l'eau	7° 8	8° 2	11° 9	13° 7	16° 2	19° 8	21° 8	20° 8	20° 3	16° 1	11° 0	9° 7

TABLEAU V. — Bassin d'Arcachon. Périodes reproductrices des espèces carcinologiques des sédiments meubles intertidaux en rapport avec leur répartition géographique.

3° Importance des changements climatiques entre février et mars dans le Bassin d'Arcachon.

Nous avons noté, dans l'étude de la première partie, que la variation de température des eaux dans le Bassin d'Arcachon était très importante entre février et mars. Les températures mensuelles moyennes de l'eau en novembre, décembre, janvier et février sont plus basses qu'en mars. Alors que de novembre à janvier la température descend lentement, et se stabilise en janvier-février; elle remonte brusquement de 8° à 12° de février à mars. Cette brusque augmentation de température, et la température atteinte, sont suffisantes pour déclencher la période reproductrice de la plupart des espèces dans le Bassin d'Arcachon (*E. pulchra*, *U. brevicornis*, *U. grimaldii*, *L. incisa*, *A. brevicornis*, *A. latreillei*). Quelques espèces attendent une température un peu plus favorable et ne se reproduisent qu'à partir d'avril, tel est le cas de *Cyathura carinata*, de *Bathyporeia guillamsoniana* (avec doute) et de l'isopode lusitanien *Eurydice affinis*.

4° Conséquence de l'hiver rigoureux dans le Boulonnais, et du déficit thermique de la région en début d'année, sur la période reproductrice des espèces.

L'étude comparative des cycles reproducteurs, entre Boulogne et Arcachon, a été réalisée sur les Amphipodes fouisseurs de la famille des *Haustoriidae*. Si l'on considère uniquement la durée et l'époque de la période reproductrice, il

faut distinguer deux groupes. Le premier concerne les *Bathyporeia* qui sont en période reproductrice continue aussi bien à Arcachon qu'à Wissant. Le second concerne *Hanstorius arenarius* et *Urothoe brevicornis*. La période reproductrice de ces deux espèces ne débute dans le Boulonnais qu'au début du mois de mai pour s'achever en septembre-octobre, alors qu'à Arcachon la reproduction est continue pour *Hanstorius arenarius* et bien plus étalée pour *Urothoe brevicornis*.

Cette période reproductrice plus tardive et de moins longue durée dans le Boulonnais tient, nous l'avons vu, aux conditions climatiques plus rigoureuses, comparativement à la région arcachonnaise, mais nous avons constaté que la température influait doublement sur le cycle reproducteur :

- les températures dans le Boulonnais sont très basses en hiver (région la plus froide des côtes françaises), ces températures sont inférieures à la limite minimale de température requise par les deux espèces pour se reproduire, si bien que la période reproductrice est repoussée jusqu'à l'arrivée de conditions plus favorables (en avril);
- le réchauffement des eaux dans le Boulonnais intervient plus tardivement qu'à Arcachon car les températures se maintiennent basses pendant les trois premiers mois de l'année. Ce déficit thermique provoquant une phase reproductrice plus tardive a pour conséquence une limitation de la taille (constatée sur *Hanstorius arenarius* et *Urothoe brevicornis*). La répartition dimensionnelle permet, ou ne permet pas, pour une température donnée, la reproduction, et détermine quantitativement la proportion de ♀ y participant. Nous revenons sur ce sujet ultérieurement.

C. CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES, PRÉSENTS OU ABSENTS, TEMPORAIRES OU CONSTANTS

La durée et l'époque de la période reproductrice d'une espèce ne peuvent suffire pour connaître son cycle biologique; il faut analyser l'enchaînement ou le chevauchement éventuel des générations qui forment le cycle reproducteur. Une période reproductrice limitée au printemps et à l'été, par exemple, peut s'appliquer à deux types de cycles reproducteurs : les ♀ gestantes peuvent correspondre, tout au long de la période reproductrice, à une même génération ou à deux générations distinctes; dans le premier cas, il s'agit d'une espèce univoltine, et, dans le second cas, d'une espèce bivoltine. Si la période reproductrice est plus étalée (compte tenu des conditions climatiques subies par l'espèce dans la localité) il peut même y avoir trois générations. Enfin, si la période reproductrice est continue, il n'y a plus de générations au sens strict du mot, puisque, à tout moment, toutes les catégories et tous les stades sont représentés. Certains facteurs donneront, cependant, du relief à ces cycles, permettant ainsi de considérer, non des générations avec un individu précoce et un individu tardif, mais des générations « de majorité ».

Pour établir les cycles reproducteurs des différentes espèces, nous avons analysé chaque population mensuelle, pendant un cycle annuel, en classant les individus par catégories. Pour effectuer ce classement, nous avons, chaque fois que ce fut possible, tenu compte de la présence d'un caractère sexuel secondaire, mais parfois de son absence. Il arrive, en effet, que pour certaines espèces, l'un des sexes ne présente aucun caractère sexuel secondaire et que les individus de ce sexe soient morphologiquement identiques aux juvéniles; c'est, dans ce cas, par absence de caractère sexuel secondaire de l'autre sexe qu'ils sont placés dans le sexe qui est le leur. Cette difficulté a été rencontrée chez les Isopodes, les Tanaïdés et les Amphipodes.

Les oostégites sont des caractères sexuels secondaires ♀ temporaires (liés à l'incubation) chez les Isopodes, mais permanents chez les Amphipodes et les Tanaïdés; chez ces derniers, le caractère sexuel secondaire ♀, lié à l'activité reproductrice, donc temporaire, est la ciliature des oostégites pour les Amphipodes, et la poche incubatrice pour les Tanaïdés. Les caractères sexuels secondaires ♂ sont, quand ils existent, permanents dans les deux groupes + Pour les

Isopodes, *Eurydice pulchra* et *Eurydice affinis*, par exemple, compte tenu du fait que le seul caractère sexuel secondaire ♀ (les oostégites) soit lié à l'incubation, les juvéniles et les ♀ non reproductrices sont morphologiquement identiques. Les caractères sexuels secondaires ♂ étant constants, les individus qui, à partir d'une certaine taille, ne présentent ni oostégites ciliés (♀ reproductrices) ni caractères sexuels secondaires ♂ (apophyses génitales et organes copulateurs) sont classés dans la catégorie ♀ en repos sexuel. Cette méthode parfaitement justifiée (mais cause d'imprécision) a été utilisée par AMANIKU (1965) sur *Porcellio scaber*. + Exceptionnellement, chez l'Amphipode *Haustorius arenarius*, les caractères sexuels secondaires ♂ sont inexistant, la morphologie des ♂ est identique à celle des juvéniles; c'est donc à partir d'une taille « adulte » que les individus ne présentant pas de caractères sexuels secondaires ♀ (oostégites, permanents chez les Amphipodes) sont classés dans la catégorie ♂. Cette hypothèse a été vérifiée histologiquement par WATKIN (1941 c). + Bien entendu, l'identité morphologique des juvéniles et des ♀ non reproductrices pour *Eurydice pulchra* et *Eurydice affinis*, des juvéniles et des ♂ pour *Haustorius arenarius*, crée une difficulté à laquelle on ne peut échapper au niveau des classes dimensionnelles de la mue génitale, qui devrait permettre le classement en juvéniles et adultes. Cette mue n'intervenant pas à une taille exactement identique pour tous les individus, il s'ensuit qu'au niveau de ces classes dimensionnelles les proportions de jeunes ♀ et de juvéniles pour les deux Isopodes, et de jeunes ♂ et de juvéniles pour l'Amphipode, devront être considérées avec réserves. Nous allons voir l'inlérêt de cette remarque au sujet du rapport numérique des sexes de ces espèces. Chez le Tanaïdarcé *Apsudes latreillei*, nous avons adjoint aux juvéniles, une catégorie « préadultes », composée d'individus de grande taille, mais non différenciés sexuellement, c'est-à-dire ne présentant ni oostégites (caractères sexuels secondaires ♀ constants) ni épine pénielle ou chélicède bien développé (caractères sexuels secondaires ♂ constants).

D. RAPPORT NUMÉRIQUE DES SEXES

Avant d'exposer quelques résultats, nous indiquerons, par trois exemples, les principales explications qui ont été retenues au sujet de la valeur et des variations du rapport numérique des sexes, chez divers Amphipodes et Isopodes.

— **Rapport ♂/♀ fondamentalement égal ou voisin de 1, mort précoce des ♂.** SEGESTIALE (1937) constate que chez *Pontoporeia affinis* (Amphipode *Haustoriidae*) le ♂ meurt après l'accouplement, alors que la ♀ incube les œufs — le ♂ disparaît 6 mois avant la ♀ — en été et en automne; ♂ et ♀ — en hiver et au printemps; ♀ seulement. KJENNERUD (1950) rend compte sur l'Isopode *Idotea neglecta* d'un rapport voisin de 1 en hiver, et de sa diminution quand débute la reproduction au printemps. Voir également CLENER (1959) sur *Cyathura carinata*.

— **Détermination du sexe par la température.** KINNE (1959) explique la variation du rapport ♂/♀, en cours d'année, chez *Gammarus duebeni*, par un contrôle de la température sur le déterminisme du sexe; les premières portées, en février, donnent exclusivement des ♂, alors que les portées de mai ne donnent que des ♀. Ce phénomène a été fortement contredit par TRAUT (1960), pour qui un effet significatif de la température peut être exclu avec certitude, la détermination du sexe étant géopolyploïque et pratiquement indépendante de l'environnement. KINNE (1961) a réaffirmé ses conclusions en procédant à une étude critique des travaux de TRAUT.

— **Complications chromosomiques.** NAYLOR, SLINN et SPOONER (1961), en comparant *Jaera nordmanni* (♂/♀ voisin de 1) et *Jaera albifrons* (♂/♀ voisin de 0,3), expliquent la prédominance des ♀ chez cette dernière espèce par l'existence de ♀ hétérogamétiques découvertes par STAIGER et BOUQUET (1954, 1956). Ces complications chromosomiques seraient responsables d'un rapport numérique des sexes anormal.

— **Inversion sexuelle.** LEGRAND et J'CHAUPT (1963) ont mis en évidence, chez *Cyathura carinata*, un hermaphroditisme protogynique fonctionnel (voir le paragraphe concernant cet Isopode).

Si nous calculons, pour chaque espèce étudiée, le rapport δ/\varnothing sur la base de l'ensemble des prospections de l'année, les valeurs obtenues sont, pour toutes les espèces, sauf *Haustorius arenarius*, inférieures à l'unité, traduisant la prépondérance des \varnothing sur les δ .

<i>Haustorius arenarius</i>	Wissant	$\delta/\varnothing = 1,16$
<i>Urothoe brevicornis</i>	Wissant	0,76
<i>Bathyporeia pelagica</i>	Wimereux	0,70
<i>Urothoe brevicornis</i>	Arcachon	0,67
<i>Bathyporeia pilosa</i>	Arcachon	0,64
<i>Apsudes latreillei</i>	Arcachon	0,61
<i>Urothoe grimaldii</i>	Arcachon	0,55
<i>Eurydice pulchra</i>	Arcachon	0,38
<i>Eurydice affinis</i>	Arcachon	0,37

Mais cette valeur moyenne n'a que peu de représentativité spécifique, car elle est essentiellement fonction des dates de récoltes du matériel (abondance numérique respective des récoltes mensuelles en période de repos sexuel ou en période de phase reproductrice). Les variations du rapport numérique des sexes sont importantes en cours d'année, et parfois brusques d'un mois à l'autre; elles sont, comme nous allons le voir, liées au cycle reproducteur de l'espèce. Néanmoins, la valeur supérieure pour *Haustorius arenarius*, et les deux valeurs inférieures pour *Eurydice pulchra* et *E. affinis*, sont nettement à l'écart des autres valeurs, nous les considérerons séparément à la fin de ce paragraphe.

1° **Les valeurs du rapport δ/\varnothing voisines de l'unité** peuvent être observées chez toutes les espèces à une époque de l'année. Cette valeur est toujours légèrement inférieure à l'unité. Cette époque correspond : 1° à la phase de repos sexuel ou au tout début de la période reproductrice pour les espèces à période reproductrice débutant au printemps — ou 2° à la phase reproductrice minimale pour les espèces à période reproductrice continue :

Haustorius arenarius en mai à Wissant.

Apsudes latreillei en janvier et février à Arcachon.

Urothoe brevicornis en mars à Arcachon, de mars à juin à Wissant.

Bathyporeia pilosa en décembre à Wissant.

Bathyporeia pelagica de décembre à février à Wimereux.

Leucothoe incisa en janvier et février à Arcachon.

2° **Les valeurs minimales du rapport δ/\varnothing** se situent toujours au cours de la période reproductrice. Sa valeur change brusquement au début du cycle reproducteur chez de nombreuses espèces :

Haustorius arenarius entre mai et juin à Wissant.

Apsudes latreillei entre mai et avril à Arcachon.

Urothoe brevicornis entre mars et avril à Arcachon.

Bathyporeia pelagica entre mai et juin à Wissant.

Bathyporeia sarsi entre mai et juin à Wimereux.

Cette diminution du rapport δ/\varnothing peut être due, soit à un apport de \varnothing , soit à une disparition précoce de δ . Pour quelques espèces, nous avons pu montrer (*Haustorius arenarius*, *Urothoe brevicornis*, *Apsudes latreillei*) que

l'absence de juvéniles excluait le renforcement éventuel du stock ♀, et qu'en conséquence, la diminution du rapport ♂/♀ correspondait, sans aucun doute, à une disparition précoce des ♂. On constate cette disparition après avoir observé les premières ♀ gestantes dans la population. La chute du rapport ♂/♀ en début de période reproductrice traduit la mort des ♂ après l'accouplement: Pour *Bathyporeia*, dont les ♀ incubent de nombreuses portées successives, les ♂ ne disparaissent massivement qu'à la fin de la période reproductrice, et provoquent une chute spectaculaire du rapport ♂/♀ (de 1,0 à 0,39 entre mai et juin). Ceci laisserait, d'ailleurs, supposer que chaque ♀ doit être fécondée à chaque ponte, comme chez *Idotea* et *Sphaeroma* (LEMERCIER, 1960) ou *Gammarus chevreuxi* (SEXTON et MARTINEWS, 1913), alors que VANDEL (1945) signale qu'un seul accouplement suffit à assurer, chez les Isopodes terrestres, la fécondation des portées successives d'une même ♀ (voir AMANIEU, 1965).

3° **Tout au long de la période reproductrice il y a prédominance des ♀ et le rapport ne redevient voisin de l'unité que lorsque la population ne compte que de petits adultes, alors que les dernières ♀ incubantes de la génération mère ont disparu.** Si deux générations reproductrices se relaient au cours de la période reproductrice de l'espèce, il peut y avoir à nouveau un rapport ♂/♀ se rapprochant de l'unité: Par exemple *Bathyporeia pelagica* à Wimereux, en juin, le rapport ♂/♀ est voisin de 1/3, car la génération mère comporte essentiellement des ♀ reproductrices — en juillet, avec l'apparition de la génération fille, il y a apport d'autant de ♂ que de ♀ ($\delta/\varphi = 1/1$), et cette addition provoque une augmentation du rapport ♂/♀. Dans le cas de générations successives rapprochées, le rapport ♂/♀ reste toujours en faveur des ♀; ainsi, l'étude d'*Apsudes latreillei* a montré qu'à chaque prospection mensuelle on récoltait: les ♂ d'une génération, les ♀ de la même génération, mais aussi les ♀ femelles incubantes ou vides de la génération précédente.

4° **Les rares valeurs du rapport ♂/♀ légèrement supérieures à l'unité ne se rencontrent qu'en fin d'année, à l'approche de l'hiver.** Pour chaque espèce, ces valeurs (δ/φ entre 1,0 et 1,2) ne s'observent qu'au cours d'une seule prospection mensuelle, encadrée par des valeurs ♂/♀ inférieures à l'unité. *Bathyporeia pelagica* en novembre à Wimereux, *B. sarsi* en janvier à Wimereux, *Urothoe brevicornis* en octobre à Wissant, *Apsudes latreillei* en décembre à Arachon. Ces valeurs, sans aucune exception, se situent à la fin de la période reproductrice active de chaque espèce. Nous pensons que ce phénomène s'explique par l'entrée en phase reproductrice de quelques ♀ très précoces de la génération qui doit passer l'hiver. Ces ♀ reproductrices ne survivent pas et le rapport numérique des sexes, très voisin de 1, s'en ressent légèrement pour devenir favorable aux ♂. Si cette explication ne correspond pas à la réalité, il faut alors admettre un rapport numérique fondamentalement en faveur des ♀ pour ces espèces, et ce, conjointement à une fragilité plus grande des ♂, ce qui rétablirait, au cours de l'hiver, le rapport ♂/♀ en faveur des ♀.

5° **Le rapport ♂/♀ est-il fondamentalement en faveur des ♀, ou existe-t-il une fragilité du sexe ♂ au moment de la mue génitale?**

Nous avons, en effet, constaté que le rapport numérique des sexes était voisin de l'unité en période de repos sexuel, mais nous avons souligné qu'il était légèrement inférieur à l'unité. Il ne nous est pas possible de répondre à la question que nous venons d'énoncer. Il faudrait pour cela suivre les populations à partir de la libération des portées par les ♀ incubantes. Cependant, l'étude d'*Apsudes latreillei* nous permet une intéressante observation: de décembre à mars, le rapport ♂/♀ reste voisin de 1, mais décroît régulièrement: 1,2 — 0,9 — 0,8 — 0,7. Au cours de cette période, les stocks ♂ et ♀ sont tous les deux renforcés par la différenciation de préadultes (presque exclusivement, car les juvéniles sont très peu nombreux). La variation du rapport ♂/♀ se fait comme si les

préadultes se différencient davantage vers le sexe ♀ que vers le sexe ♂ (rapportons qu'à cette époque de l'année il n'y a pas reproduction), mais il pourrait tout aussi bien s'agir d'une plus grande fragilité des ♂ au moment de la mue de prépuberté.

Nous avons volontairement laissé trois espèces à l'écart de cette étude. *Hous-torius arenarius* présente un rapport numérique des sexes presque toujours voisin de l'unité, et très souvent favorable aux ♂. Il convient de rappeler la remarque technique faite précédemment au sujet d'*H. arenarius*, dont les ♂ ne possèdent aucun caractère sexuel secondaire, sont en tous points identiques aux juvéniles. Au niveau des classes dimensionnelles de la mue génitale, il y a imprécision pour le classement des individus dans les catégories ♂ et juvéniles. Au-dessus d'une certaine taille, nous considérons les individus comme adultes et, s'ils ne présentent pas de caractères sexuels secondaires ♀ (qui sont constants), ce sont des ♂. Cette opération fait entrer inévitablement dans la catégorie ♂ des individus non encore différenciés, qu'en raison de leur taille nous croyons adultes, ce qui explique la prédominance des ♂ sur les ♀, particulièrement quand les juvéniles sont présents. C'est un phénomène analogue, mais inverse, cette fois, qui explique le rapport ♂/♀ toujours favorable aux ♀ chez *Eurydice pulchra* et *E. affinis* (les ♀ non reproductrices sont morphologiquement identiques aux juvéniles). Nous aurions peut-être pu retenir l'existence d'une migration affectant une seule catégorie ♂ ou ♀ pour *E. pulchra*, dont la limite inférieure de répartition verticale est en zone non intertidale, mais cette explication est exclue par le fait qu'*E. affinis*, strictement liée à la zone de rétention, présente un rapport numérique des sexes identique à celui d'*E. pulchra* (0,37 contre 0,38). Pour essayer d'évaluer le rapport ♂/♀, sans que celui-ci soit perturbé par l'imprécision quantitative du classement des juvéniles et ♀ non reproductrices aux tailles voisines de la mue génitale, il n'est pas possible de ne considérer que les individus de grande taille. En effet, la taille est un caractère dimorphique sexuel, d'ailleurs particulièrement sensible chez les *Eurydice* (tailles maximales, *E. pulchra* : ♂ = 7 mm et ♀ 7,6 mm; *E. affinis* : ♂ = 3,6 mm et ♀ = 4,8 mm). Une valeur représentative du rapport ♂/♀ doit donc être recherchée à l'époque de l'année au cours de laquelle il n'y a plus de classes dimensionnelles correspondant à la mue génitale. Ce rapport est de 0,72 en avril et de 0,76 en mai pour *E. pulchra*, mais il est déjà perturbé car la période reproductrice a débuté entre février et mars. Nous notons, cependant, qu'il s'abaisse en juin à 0,32, avec la disparition d'une grande partie du stock ♂. Le rapport de 0,72 est faible, malgré tout, comparativement aux autres espèces. Remarquons que, sur l'isopode terrestre, *Porcellio scaber*, dans le Bassin d'Arcachon, AMANIEU (1965) est arrivé à une valeur ♂/♀ de 0,85, en évitant les mêmes difficultés.

Au terme de cette étude, le rapport numérique des sexes des espèces envisagées est fondamentalement voisin de 1. Ce rapport est proche de l'unité pendant toute la période de repos sexuel, ou pendant l'activité reproductrice réduite en hiver des espèces à période reproductrice continue. Il s'abaisse brusquement au cours du premier semestre, traduisant, au début de la période reproductrice, la mort précoce des ♂ après accomplissement. A la fin de la période reproductrice, la procréation de quelques femelles précoces de la génération qui doit passer l'hiver, et leur mort, pourrait entraîner un rapport numérique légèrement supérieur à l'unité.

Des trois solutions initialement proposées sur la valeur et les variations du rapport numérique des sexes en cours d'année, nous ne pouvons retenir, pour nos espèces, que la première, reposant sur un rapport ♂/♀ voisin de 1 et une mort précoce des ♂. Cette disparition précoce des ♂ est également évidente chez *E. pulchra* et *E. affinis*, mais leurs rapports ♂/♀ présentent des valeurs faibles dont il conviendrait de rechercher, par ailleurs, l'explication.

E. TAILLE DES PREMIÈRES ♀ REPRODUCTRICES TAILLE MINIMALE DES ♀ REPRDDUCTRICES AU COURS DU CYCLE REPRODUCTEUR

Les premières ♀ reproductrices, en début d'année, sont les plus grandes du stock ♀ alors disponible. Ce phénomène, déjà signalé par CHANNIAUX COTTON (1957) sur *Orchestia gammarella*, est ici vérifié pour les principales espèces étudiées.

Le même auteur avait également remarqué : « Dans les populations naturelles, au fur et à mesure que s'avance la saison et que la température s'élève, des ♀ de plus en plus petites entrent en reproduction. » L'étude dimensionnelle de chaque population mensuelle nous amène pour nos espèces à des conclusions identiques; ce phénomène est particulièrement net quand il s'agit d'une espèce présentant un relai de deux générations reproductrices distinctes. Dans le cas d'une seule génération en phase reproductrice il y a effectivement une diminution de la taille minimale des ♀ reproductrices, du printemps à l'été, mais de faible amplitude. En revanche, au moment du relai des générations reproductrices (fin de la période reproductrice de la génération mère et début de la période reproductrice de la génération fille), les ♀ reproductrices de la nouvelle génération peuvent être d'une taille si inférieure à celles de la génération mère, que les deux stocks dessinent des modes dimensionnels qui s'écartent presque : *Apsidocaris larcellei* entre mai et juin; *Urothoe brevirostris* entre juillet et août à Arcachon.

Ces deux phénomènes prouvent que la reproduction chez une espèce ne débute, à une température donnée, qu'à partir d'une taille déterminée. Il est important de souligner que ce phénomène est valable, non seulement au début de la période reproductrice, mais également au cours de celle-ci, et à la fin. En période reproductrice active le pourcentage de ♀ reproductrices, sous la dépendance de la température ambiante, est directement fonction de la distribution dimensionnelle du stock ♀. Il en est de même sur la fin de la période reproductrice, ce sont toujours les plus grandes femelles qui sont gestantes ou vides, alors que la température diminue. A mesure que la température diminue, la limite minimale pour qu'une ♀ soit reproductrice augmente, et le stock dimensionnel ne présente parfois que très peu de ♀ supérieures à cette taille : la phase reproductrice touche à sa fin. Il n'est pas question de dire que la reproduction serait possible pour toute température à partir d'une taille déterminée, mais cette dépendance joue un rôle incontestable dans la structure du cycle reproducteur. L'étude d'*Haustorius areuarius* et d'*Urothoe brevirostris* à Wissant nous a montré que le déficit thermique de la côte boulonnaise, en début d'année, provoquait une période reproductrice tardive et une limitation de la taille. Au début du printemps les individus sont petits, alors que les basses températures exigeraient de grands individus pour que la reproduction ait lieu. Il y a donc une phase reproductrice plus tardive motivée par ces deux phénomènes (température, et tailles des individus) qui joignent leurs effets. En fin d'année, alors que les températures sont équivalentes à Arcachon et à Boulogne, l'étude comparative d'*H. areuarius* dans les deux localités nous a montré que les ♀ reproductrices d'Arcachon étaient d'une taille qui n'était pas (ou très peu) représentée dans la population boulonnaise. Ainsi, le déficit thermique en début d'année, mais aussi les conditions climatiques plus rigoureuses tout au long de l'année dans le Boulonnais, ont pour conséquence une taille moindre en fin d'année et un stock de printemps aux ♀ trop petites pour qu'elles puissent se reproduire dans les conditions thermiques ambiantes. A Wissant, l'absence de ♀ reproductrices d'*Haustorius areuarius* en automne ne doit pas être interprétée comme l'unique conséquence de conditions thermiques défavorables à ce moment-là, mais aussi comme la conséquence d'une population composée d'individus de trop petites tailles.

F. CYCLES REPRODUCTEURS

N. B. Nous entendons par « génération mère », ou G1, l'ensemble des individus qui ont passé l'hiver.

Nous entendons par « génération fille », ou G2, l'ensemble des individus nés de l'activité reproductrice de G1, en début d'année.

1° Cycle reproducteur d'une espèce univoltine (fig. 70).

La génération qui passe l'hiver est en phase de repos sexuel; elle est constituée d'individus adultes, généralement de grande taille, et de juvéniles dont la proportion dépend de la date à laquelle s'est achevée la reproduction l'année précédente. Au début de la période reproductrice, les individus sont tous de grande taille et la catégorie juvénile n'est plus représentée. La première ♀ gestante (♀ reproductrice la plus précoce de la génération mère) ne libère sa progéniture qu'après une incubation dont la durée est variable selon l'espèce. Ces jeunes individus ne se reproduisent pas l'année même de leur naissance, mais hibernent et entrent en reproduction l'année suivante, à l'époque où eux-mêmes ont été incubés. Ce type de cycle reproducteur est le plus simple : une seule génération est produite par an, et elle précède à son tour l'année suivante. Tout au long d'une année solaire on récolte des individus appartenant à deux générations.

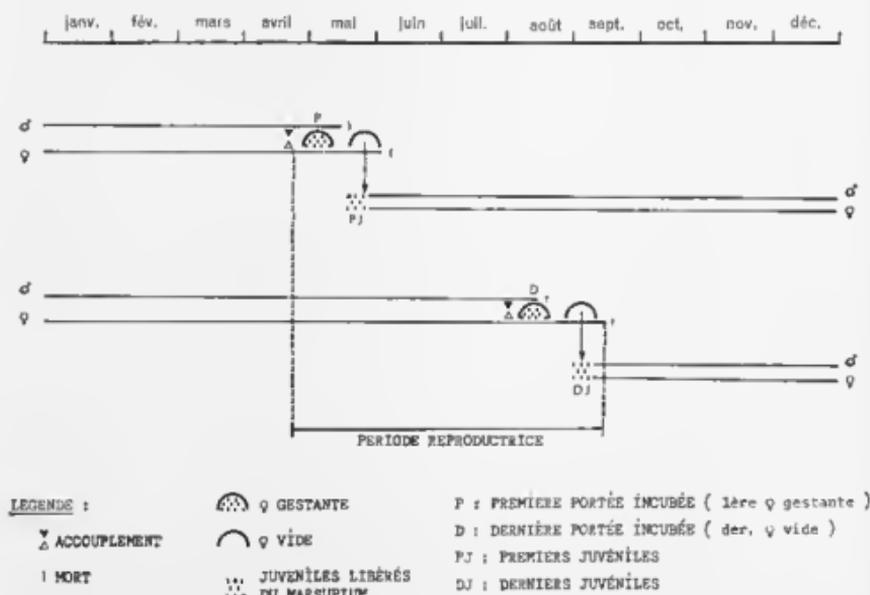


FIG. 70. — Cycle reproducteur d'une espèce univoltine : *Haustorius arenarius* à Wissani. Les précédentes portées de la dernière femelle incubante ne sont pas représentées. Ce type de cycle reproducteur s'applique également à *Urothoe brevicornis* à Wissani, et *Urothoe grimaldii* à Arcachon.

Toutes les ♀ n'entrent pas en phase reproductrice au même moment, et certaines ♀ incubent plusieurs portées, si bien que la période reproductrice de l'espèce s'étale sur une durée plus ou moins longue. La figure 70 schématise le cycle reproducteur d'*Haustorius arenarius* à Wissani. Pour la première et la dernière ♀ incubante, nous avons représenté : l'accouplement, l'incubation et la libération des jeunes qui vont hiberner. La première ♀ gestante disparaît généralement après libération de sa progéniture; la dernière ♀ incubante peut correspondre à une ♀ tardive, ou à une ♀ ayant déjà mené à terme une portée. La récolte de la première ♀ gestante et de la dernière ♀ vide marque les limites de la période reproductrice.

Ce cycle reproducteur de type annuel s'applique aux espèces ci-dessous (les dates de la figure 70 devant être rectifiées, selon chaque espèce) :

Haustorius arenarius à Wissani.

Urothoe brevicornis à Wissani.

Cyathura carinata à Arcachon.

Urothoe grimaldii à Arcachon.

2° Cycle reproducteur d'une espèce bivoilvine (fig. 71).

La figure 71 schématise un tel cycle, qui s'applique à *Urothoe brevicornis* à Arcachon; sur ce graphique ne figure que le couple précoce de chaque génération, alors que les traits discontinus replacent, dans le temps, la dernière portée incubée par chaque génération reproductrice.

La différence essentielle avec le cycle précédent est la suivante : les individus incubés par la génération mère G1 sont libérés suffisamment tôt dans l'année pour qu'ils puissent se développer et se reproduire l'année même de leur naissance. La G2 incube à son tour une génération qui va passer l'hiver et qui correspond à la G1 initialement considérée. Le schéma montre bien l'époque de la période reproductrice de chaque génération; les plus tardives de G1 n'ont pas encore disparu quand apparaissent les premières femelles reproductrices de G2.

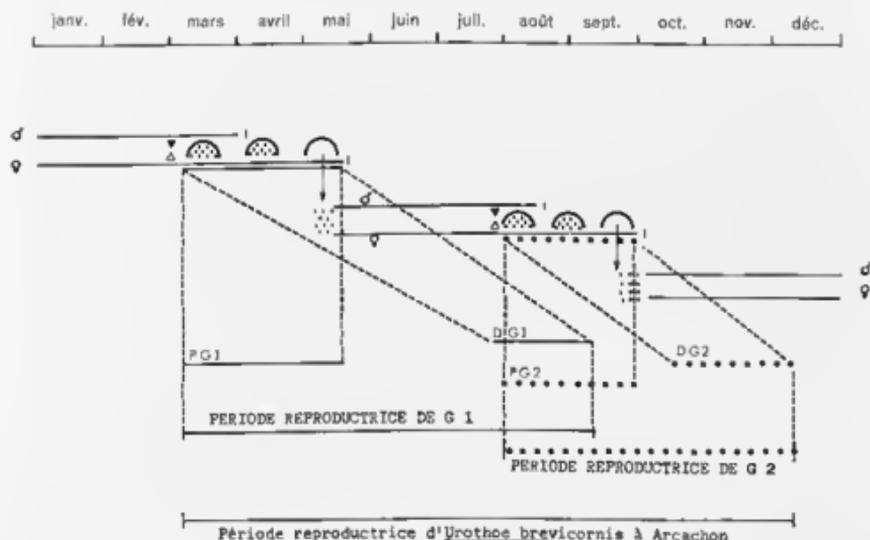


FIG. 71. — Cycle reproducteur d'une espèce bivoilvine : *Urothoe brevicornis* à Arcachon. Même légende que la figure 70 :

- G1 : génération qui a passé l'hiver; génération mère.
- G2 : génération estivale; génération fille.
- PG1 : première portée incubée par G1.
- DG1 : dernière portée incubée par G1.
- PG2 : première portée incubée par G2.
- DG2 : dernière portée incubée par G2.

Ce chevauchement des périodes reproductrices est facilité par la reproduction des ♀ à partir d'une taille de plus en plus faible à mesure que les températures d'été sont plus élevées, ce qui « avance » l'entrée en phase reproductrice des ♀ de la génération fille. La période reproductrice de l'espèce masque en réalité deux périodes reproductrices de deux générations distinctes.

Le cycle d'une espèce bivoilvine peut être résumé comme suit : la génération mère qui passe l'hiver incube au printemps une génération fille, qui se développe rapidement et procréé à son tour l'année même de sa naissance, et donne une génération qui hiberne et reprend le cycle l'année suivante.

La figure 71 se rapporte à *Urothoe brevicornis* à Arcachon; le schéma de ce cycle est valable pour les générations de « majorité » de *Bathyporeia pelagica* et de *B. sarsi*, dans le Boulonnais, sur lesquels nous reviendrons un peu plus loin.

3° Cycle reproducteur de type trivoltin.

Ce cycle est basé sur 3 générations successives incubées dans l'année. Il ne s'applique, pour les espèces étudiées, qu'au Tanaïdace *Apsedes latroillei*. La G1 qui passe l'hiver puerée la génération fille G2, dès le début du mois de mars. G2 arrive très rapidement à maturité et produit G3 qui, avant l'hiver, procréé à son tour la génération qui reprendra le cycle l'année suivante. Ce type de cycle suppose un développement et une croissance des individus extrêmement rapide.

Les individus récoltés tout au long d'une année solaire appartiennent à quatre générations.

4° Passage de l'univoltinisme au bivoltinisme.

Le bivoltinisme s'applique à une espèce dont l'ensemble des ♀ de la génération fille, incubée en début d'année, puerée à son tour avant la fin de l'année. On conçoit qu'une telle éventualité ne peut se réaliser que si la génération fille apparaît suffisamment tôt dans l'année, si sa croissance est rapide et si les conditions thermiques du second semestre permettent à tous les individus, même aux plus tardifs, de procréer avant l'hiver. C'est ce qui est réalisé pour *Crothce hircornis*, à Arcachon. Mais la distinction entre l'univoltinisme et le bivoltinisme n'est pas absolue car tous les intermédiaires peuvent exister. Tout dépend de la croissance de la génération fille et des températures d'automne : quelques ♀ précoces de G2 peuvent se reproduire avant l'hiver, la grande majorité devant hiberner, le cycle reproducteur est alors très proche du type univoltin — une partie de la génération fille se reproduit l'année même de sa naissance (les individus nés de parents précoces), l'autre partie devant hiberner, le cycle est alors intermédiaire — presque toutes les ♀ de G2 se reproduisent en automne, le cycle est alors très proche du type bivoltin.

Au cours de notre étude, nous avons rencontré certaines espèces présentant un cycle reproducteur intermédiaire que nous avons nommé « cycle reproducteur annuel étalé ». Ainsi, *Eurydice pulchra*, dont les ♀ précoces de la génération fille se développent rapidement et incubent à leur tour, en moins d'un mois, des portées qui se mêlent aux portées des ♀ tardives de la génération mère. Un cycle analogue à celui d'*Eurydice pulchra* a été reconnu chez *Sphaeromu hookeri* par KINNE (1954). Les espèces du genre *Bathyporeia* nous ont permis d'étudier le passage d'un cycle univoltin à un cycle bivoltin. Celui-ci peut être quantitativement apprécié par le pourcentage de ♀ de la génération fille (ensemble des ♀ ayant été incubées par l'ensemble des ♀ ayant passé l'hiver) participant à la phase reproductrice, avant l'hiver. *Bathyporeia* présente à Wissau un cycle de type annuel étalé avec reproduction d'une partie de la génération fille l'année même de sa naissance, mais d'une partie seulement que nous évaluons à 40 % d'après les comptages. La même espèce présente à Arcachon un cycle très proche du type bivoltin, puisque la participation des ♀ de la génération fille à la phase reproductrice avant l'hiver devient presque totale : 84 %. *Bathyporeia pelagica* et *B. sarsi* présentent un cycle bivoltin dans le Boulonnais.

5° Cycle reproducteur des espèces à période reproductrice continue.

Une espèce dont la période reproductrice débute au printemps, après une phase de repos sexuel en hiver, va produire une génération qui évoluera globalement, produira une autre génération, et ainsi de suite. Plus la période reproductrice de chaque génération est distincte de la suivante dans le temps, plus les générations seront distinctes et leur enchaînement facile à reconnaître; le cas le plus simple étant celui d'un cycle reproducteur annuel. En revanche, si la période reproductrice s'étale tout au long de l'année, tous les stades de croissance et de développement des individus sont représentés dans la population, à un moment quelconque de l'année. Si la période reproductrice est continue, on peut penser que chaque individu procréé dès qu'il atteint la taille adulte et, par suite, qu'aucun enchaînement de générations n'existe. En réalité il n'en est rien, car même si la

période reproductrice d'une espèce est continue, les conditions climatiques déterminent, nous allons voir comment, une variation quantitative saisonnière qui, par voie de conséquence, fait apparaître des générations « de majorité ».

Les températures, au printemps et en été, sont plus favorables à la reproduction qu'en hiver. Si la période reproductrice est continue, c'est que les plus basses températures enregistrées dans l'année sont supérieures à la limite minimale de température exigée par l'espèce pour se reproduire. Mais nous avons vu que l'entrée en phase reproductrice des ♀ se faisait à une taille de plus en plus réduite, avec l'augmentation de la température du printemps à l'été. Donc, au cours du premier semestre, le nombre d'individus potentiellement aptes à la reproduction (par leur taille) croît chaque mois, puisque la limite minimale nécessaire pour entrer en phase reproductrice diminue et que, de plus, ces individus grandissent. Ceci explique les pourcentages croissant de ♀ reproductrices au début de la période reproductrice, phénomène d'ailleurs valable pour les espèces à période reproductrice débutant au printemps (voir *Haustorius arenarius* ou *Urothoe brevicornis* à Wissant), ou continue dans l'année (voir *Bathyporeia pilosa* à Wissant ou *B. pelagica* à Wimereux). L'étude de la fécondité nous a permis de constater que le nombre d'embryons incubés par une ♀ est fonction de sa taille mais aussi de la température. Donc, non seulement les ♀ reproductrices sont de plus en plus nombreuses, mais leur fécondité est accrue par les conditions favorables de température (fécondité doublée entre février et avril pour *Bathyporeia pelagica*, par exemple). Ces phénomènes provoquent une progéniture très abondante, comparativement à la période reproductrice au cours de l'hiver, où les ♀ gestantes étaient peu nombreuses et à fécondité réduite. Cette progéniture abondante, ou peu nombreuse, détermine le cycle d'abondance saisonnière de l'espèce, dont l'évolution sexuelle permet de distinguer des générations que nous avons qualifiées « de majorité ».

ABONDANCE ET PROSPÉRITÉ - BIOMASSES ET BIOVOLUMES

L'ensemble de la faune carcinologique d'un estran présente, en cours d'année, des fluctuations quantitatives, qui sont la résultante des fluctuations saisonnières spécifiques. Nous considérerons l'estran de La Vigne pour essayer d'évaluer quantitativement la macrofaune carcinologique de la totalité de l'estran, et pour suivre ses variations en cours d'année.

L'abondance et la dominance des espèces nous permettent d'apprécier les facteurs de prospérité de la macrofaune carcinologique de substrat meuble (influence du mode, du niveau, de la salinité).

Les données établies tout au long de ce travail permettent d'aborder certains problèmes que nous envisagerons très sommairement, à propos d'un seul estran semi-abrité (La Vigne) : biomasse, poids en cendres, biovolume et production, relatif à la macrofaune carcinologique.

A. ABONDANCE ET PROSPÉRITÉ

Quelques rappels et remarques méthodologiques sont indispensables pour la compréhension du développement qui va suivre :

Chaque mois, les prélèvements à La Vigne sont échelonnés du niveau de haute mer au niveau de basse mer, sur l'estran de 36 m de large; les stations sont équidistantes de 2 m. Chaque station correspond au lamisage, sur une toile métallique dont le vide de maille est égal au millimètre, de 25 dm² de sédiment, correspondant à une surface de 1/12^e de mètre carré sur 30 cm de profondeur. Les résultats quantitatifs doivent être multipliés par 12 pour obtenir les densités au mètre carré. Ce mètre carré se situe au niveau du point de prélèvement et chacun d'eux, aux différentes stations, est séparé du suivant par un autre mètre carré, puisque les stations sont équidistantes de 2 m. La richesse faunistique quantitative de ce mètre carré « entre stations » est intermédiaire entre celle du mètre carré amont et celle du mètre carré aval. Cette hypothèse, qui paraît logique, a été vérifiée par des prélèvements plus rapprochés, soit pour tester nos techniques, soit pour l'étude des variations de répartition verticale avec les conditions marégraphiques, par exemple. Il suffit donc de doubler nos valeurs au mètre carré, à chaque station, pour obtenir la richesse faunistique mensuelle de l'estran, correspondant à une bande continue de sédiment allant du niveau de haute mer (station 1) au niveau de basse mer (station 18). Ceci n'est qu'une approximation mais elle paraît très valable, étant donné la largeur de l'estran, le nombre important de stations prospectées et les garanties qu'offrent nos techniques quantitatives de prospection. Nous pourrions tout aussi bien ne comparer que les résultats quantitatifs de nos comptages mensuels, mais les données numériques seraient moins parlantes que si nous considérons la richesse faunistique d'une bande continue de sédiment d'un mètre de large sur 30 cm de profondeur, allant du niveau de H.M. au niveau de B.M.

La figure 72 représente la variation mensuelle du nombre de Crustacés pour une section de plage de 1 m de large. Sur cet estran semi-abrité de La Vigne, le nombre de Crustacés varie entre 10 000 et 34 000 individus en cours d'année, et cette variation est la résultante des fluctuations quantitatives saisonnières des

espèces. La figure 72 doit être complétée par le tableau W qui donne l'abondance et la dominance (PRENANT, 1927) de chaque espèce carcinologique. Pour l'abondance, nous avons choisi de donner la densité maximale au mètre carré observée en cours d'année. La dominance de chaque espèce est ici exprimée par rapport à la macrofaune carcinologique de l'estran tout entier, d'une part, et, par

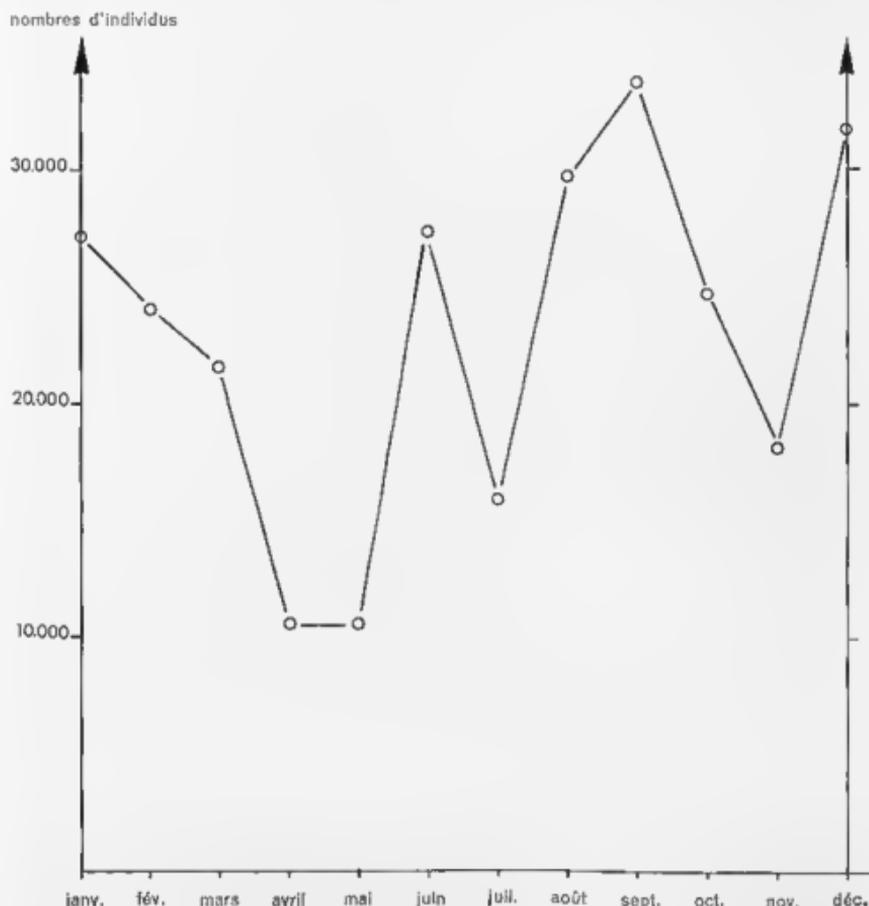


FIG. 72. — La Vigne (Arenthon). Variation mensuelle du nombre de Tanaïdaces, Isopodes et Amphipodes dans une bande de l'estran délimitée comme suit : largeur = 1 mètre, profondeur = 30 cm, longueur = tout l'estran dans le sens vertical, c'est-à-dire du niveau de haute mer au niveau de basse mer, soit 36 mètres.

rapport à l'ensemble de la macrofaune, d'autre part (Crustacés, Annélides, Mollusques et divers); nous avons trouvé plus commode d'exprimer ces dominances en pourcentage. *Apsudes latreillei* occupe une place de premier plan dans cet ensemble faunistique, puisque ses individus représentent le tiers de la faune totale, et plus de la moitié de la macrofaune carcinologique. Ceci explique une variation d'abondance saisonnière de l'ensemble des Crustacés qui suit, dans ses grandes lignes, le cycle reproducteur du Tanaïdacé en question (comparer la figure 72 avec la figure 35 d'*A. latreillei*). Sur cet estran semi-abrité, on remarque (tableau W) que la faune des niveaux inférieurs (zone de saturation) est largement prépondérante, 70 %, *Apsudes latreillei*, *Urothoe grimaldii*, *Leucothoe incisa*, *Bathyporeia guilliamsoniana*, *Cyathura carinata*, *Eurydice pulchra* — comparativement à celle de la zone de rétention, 12 %, *E. affinis*, *E. pulchra*,

Bathyporeia pilosa -- ou de la zone de résurgence, 18 %, *Haustorius arcuarius*, *Urothoe brevicornis*, *Eurydice pulchra*. En revanche, sur l'estran océanique d'Arguin, le cycle d'abondance saisonnière de la macrofaune carcinologique donnerait un schéma grandement influencé par le cycle saisonnier d'*Haustorius arcuarius* et d'*Urothoe brevicornis*.

La densité maximale de peuplement, en septembre, 34 000 individus dans une bande de 1 mètre de large du niveau de H.M. au niveau de B.M., correspond à 1 million de Tanaidacés, Isopodes et Amphipodes sur une surface de 1 080 m² (36 mètres dans le sens vertical -- station 1 à station 18 --, et 30 mètres dans le sens horizontal).

Ces résultats numériques ne peuvent être généralisés; ils ne sont valables (et approchés) que pour La Vigne. Nous donnons cependant ces chiffres car ils sont, à notre connaissance, les premières évaluations numériques de peuplement d'un estran meuble dans toute son étendue (pour la macrofaune carcinologique).

ESPECES	Abondance maximale en cours d'année au m ²	Dominance en % par rapport à la macrofaune totale	Dominance en % par rapport à la macrofaune carcinologique
<i>Eurydice affinis</i>	768	3,9	6,6
<i>Eurydice pulchra</i>	924	9	15
<i>Haustorius arcuarius</i>	216	0,6	1,1
<i>Bathyporeia pilosa</i>	372	1,7	2,1
<i>Urothoe brevicornis</i>	1 128	4,6	8
<i>Leuwinthoe incisa</i>	360	4,3	7,3
<i>Apsides latreillei</i>	4 560	31,3	53,9
<i>Urothoe grimaldii</i>	144	0,5	1
<i>Bathyporeia guillemouchei</i>	x	0,4	0,8
<i>Cyathura carinata</i>	168	0,5	1
<i>Ctenostoma divers</i>	-	1,6	3,1

TABLEAU W. -- La Vigne (Acraboule). Pour chaque espèce : densité maximale au mètre carré observée en cours d'année, -- dominance en pourcentage par rapport à la macrofaune totale de l'estran, -- dominance en pourcentage par rapport à la macrofaune carcinologique de l'estran.

Pour apprécier la prospérité des différentes espèces ou de groupements faunistiques, nous disposons de données comparatives établies dans les localités suivantes : Bassin d'Arzacq ; plages du Camp et d'Arguin pour lesquelles les tableaux analogues au tableau W ont été établis -- lagune d'Arguin -- Le Camp -- Nord de La Vigne -- Sud de La Vigne -- Cap Ferret -- Baie de La Vigne -- Le Mouleau -- Le Pylat -- Pibean -- La Corniche -- La Manelle -- Baie de Bernat -- Pierre -- Bancot -- Eyrae, Baulonnais ; stations sur les estrans de Wissant et de Wimerenx.

Dans ce qui suit nous entendons par « abondance » la prospérité d'une espèce exprimée par les densités maximales qu'elle peut atteindre. L'analyse suivante sera très sommaire car les phénomènes généraux qui vont être exposés trouvent leur explication dans les études éthologiques et écologiques spécifiques que nous avons déjà exposées.

1° Influence du mode.

Les espèces de la zone de saluration des plages semi-abritées n'existent pas sur les estrans océaniques pour des raisons qui furent précédemment développées. La faune des zones de réentran et de résurgence présente selon les espèces une prospérité identique ou différente en mode battu ou semi-abrité.

Dans la zone de rétention *Eurydice affinis* est plus abondante en moule semi-abrité qu'en mode océanique. *Bathyporeia pilosa* dans le bassin d'Arcachon, est abondante en mode semi-abrité alors qu'en mode océanique elle est presque entièrement remplacée par *B. savai*; *Eurydice pulchra*, qui colonise tout l'estran, est aussi abondante en mode battu qu'en mode océanique (densités maximales au mètre carré : La Vigne, 924 - Le Camp, 960 - Arguin, 720). La faune de la zone de résurgence est plus abondante sur les plages océaniques que sur les plages semi-abritées. Pour *Haustorius arcuatus* nous avons signalé une densité maximale à La Vigne de 216 individus au mètre carré, et de 396 au Camp, entre des concentrations plus élevées en mode battu : 960 à Arguin, 1 215 à Wissanl. Dans une précédente publication où l'étude de la microfaune et de la macrofaune était menée conjointement (RENAUD-DEBYSSER et SALVAT, 1963) nous avons conclu :

« A niveau sensiblement égal, et quelle que soit la densité de population (microfaune et macrofaune), les faciès semi-abrités des sédiments meubles sont colonisés par un plus grand nombre de familles et d'espèces d'invertébrés que les faciès battus. Pour un niveau semblable : *Bathyporeia Haustorius* zone, l'influence du mode sur l'établissement des Crustacés dans le sédiment se fait en raison inverse pour la microfaune et la macrofaune. Les Crustacés interstitiels sont plus abondants en mode semi-abrité et ceux de la macrofaune en plus grand nombre en mode battu. »

2° Influence du niveau.

La figure 73 donne le nombre d'individus récoltés à chaque station dans l'année sur la plage de La Vigne; celui-ci est croissant vers les bas niveaux mais la courbe dessine trois sommets qui correspondent aux niveaux d'abondances d'*Eurydice affinis* (station 3), d'*Eurydice pulchra* - *Haustorius arcuatus* - *Urothoe hericornis* (station 9), et d'*Apsentes latreillei* (stations 16 à 18).

Nous avons également établi le nombre d'espèces récoltées à chaque station qui permet de calculer un coefficient de diversité (DINICU, 1956) par station concernant la macrofaune carcinologique endogée (rapport du nombre d'espèces récoltées à chaque station sur le nombre d'espèces à toutes les stations). Ce coefficient dont les valeurs sont portées sur la figure 73 est croissant des niveaux supérieurs aux niveaux inférieurs, traduisant une sélectivité de plus en plus grande en remontant l'échelle marégraphique. De plus amples commentaires de ces résultats seraient sans grand intérêt puisque les espèces ont déjà été étudiées séparément au point de vue éthologique et écologique.

3° Influence de la salinité.

La nappe d'eau douce phréatique au Camp perturbe la distribution qualitative et quantitative de la macrofaune endogée, mais il ne nous a pas été donné de considérer cet estran dans le détail, sauf pour l'étude de *Carophium arvarinum*. La distribution verticale de cet Amphipode est liée aux sédiments saumâtres (distribution très étroite d'ailleurs) de même que ses variations saisonnières sont liées au défilé de la nappe d'eau douce continentale. La figure 74 représente la répartition quantitative annuelle de la macrofaune carcinologique au Camp. La résurgence d'eau douce (à partir de la station 16) provoque une importante diminution du nombre d'individus. Vers les bas niveaux la concentration augmente à nouveau, mais elle n'atteint pas des densités aussi fortes qu'à La Vigne pour d'autres raisons édaphiques. En amont de l'arrivée d'eau douce le sédiment correspond à la zone de résurgence où la faune est abondante. Cette partie de l'estran du Camp a été l'objet d'une étude écologique, relative à la microfaune comme à la macrofaune, portant sur la distribution de 41 espèces qui supportent plus ou moins, ou recherchent, la dessalure (RENAUD-DEBYSSER et SALVAT, 1963).

Des conclusions générales sur la prospérité de la macrofaune carcinologique sont difficiles à énoncer car les espèces réagissent individuellement et non en groupe aux conditions de milieu. Si nous avons essayé d'évaluer la prospérité

nombres d'individus

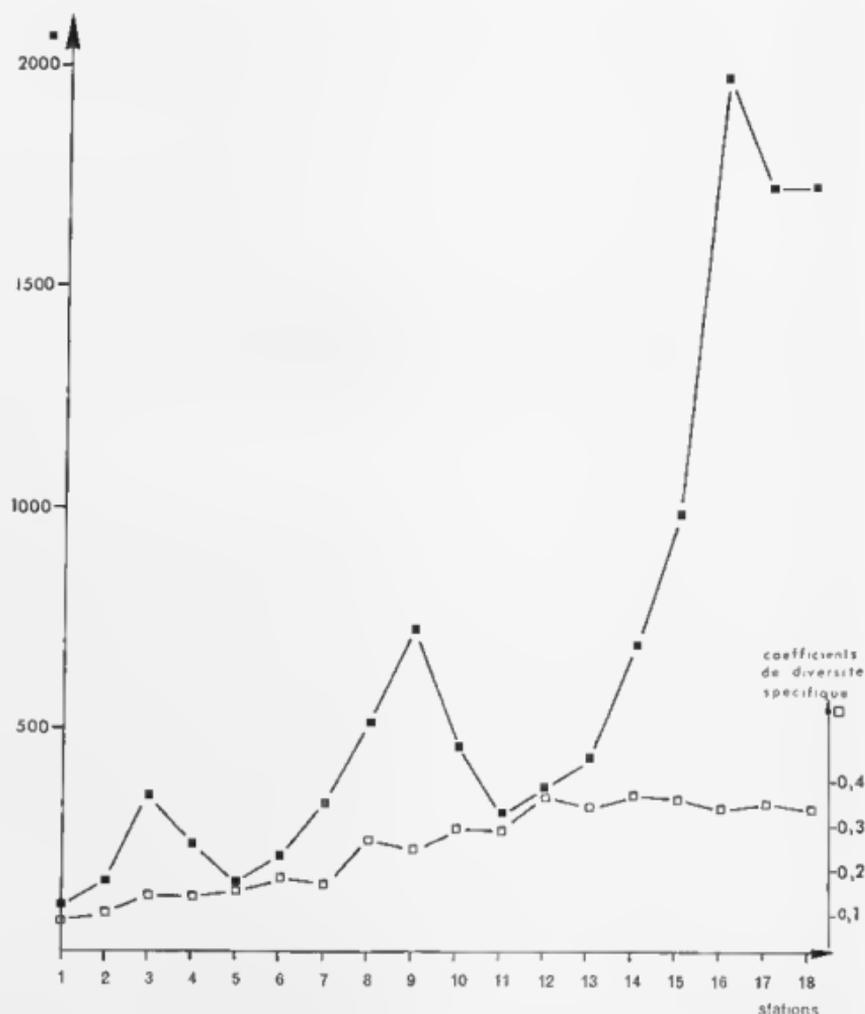


FIG. 73. — La Vigne (Arrachon). Nombres d'individus récoltés à chaque station en cumulant les 12 séries de prospections mensuelles quantitatives. Coefficients de diversité spécifique par station par rapport à la macrofaune carcéologique de Pestrin.

de la faune en fonction de trois critères : mode, niveau, salinité, il faut reconnaître qu'il s'agit là de facteurs composés chacun d'une multitude de conditions physico-chimiques dont une seule peut être déterminante pour assurer la prospérité d'une espèce ou au contraire limitative pour expliquer son absence. Néanmoins quelques conclusions, dont certaines ne sont pas nouvelles, peuvent être ici réaffirmées car l'ensemble de ce travail les confirme :

- la diversité spécifique croît des niveaux supérieurs au niveaux inférieurs;
- la diversité spécifique croît des sédiments battus océaniques vers les sédiments semi-abrités car la plage inférieure de ces estrans est une enclave faunistique intertidale de la zone continuellement immergée du voisinage, ce qui n'est généralement pas le cas en mode océanique.

les espèces de la zone de rétention présentent une prospérité différente ou identique en mode battu et semi-abrité, mais il ne semble pas que le mode, en temps que tel soit responsable des éventuelles différences de prospérité de cette faune. D'autres recherches comparatives sont nécessaires sur ce point. Les espèces de la zone de résurgence, et plus particulièrement *Haustorius arcnarius*, atteignent leur prospérité maximale en mode océanique.

nombre d'individus

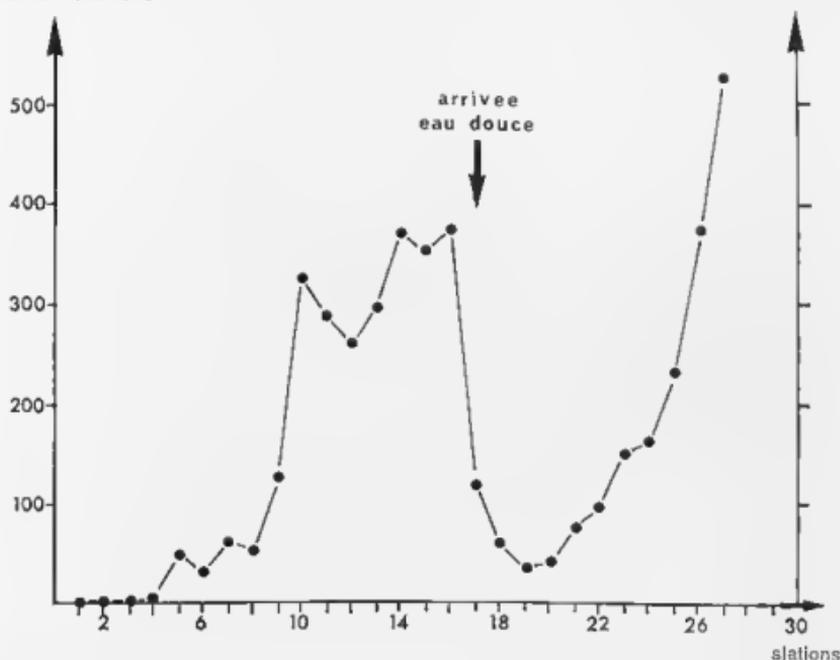


FIG. 71. — Le Camp (Arcachon). Perturbations fauniques quantitatives causées par la résurgence d'eau douce pyrénéenne au niveau de la station 17. Données annuelles par cumul des prospections mensuelles.

B. BIOMASSE, POIDS EN CENDRES, BIOVOLUME ET PRODUCTION

La biomasse au sens premier du terme correspondait au poids frais de la faune, c'est-à-dire au poids des animaux superficiellement séchés; le but des chercheurs travaillant sur la grosse macrofaune était d'évaluer la quantité de matière vivante à la disposition des poissons. L'utilisation des biomasses, encore nommées « poids frais » ou « poids humide », est impossible pour les groupes systématiques sur lesquels nous travaillons. Récemment encore, BELLAN (1964, p. 337) a ressenti cette difficulté en étudiant la faune annélide de Méditerranée. Pour exprimer nos résultats d'une autre manière que par le nombre d'individus, il ne reste guère que les volumes, ou les poids secs si ceux-ci ne dépendent pas de conditions opératoires incontrôlables comme c'est le cas pour le poids humide. Les volumes ont déjà été utilisés pour des études écologiques quantitatives, c'est d'ailleurs la seule solution pour la microfaune interstitielle (MARE, 1942; WIESER, 1960; RENAUD-DEBYSER et SALVAT, 1963). Le poids sec peut être utilisé mais la technique opératoire pour son obtention doit être définie. Compte tenu du contexte écologique dans lequel s'effectuent nos recherches de la petite macrofaune, il semble logique que la détermination du poids sec de la faune soit établie de la même manière que la teneur en matières organiques du

sédiment (par ignition, four à moufle à 900°). Nous rejetons donc le poids humide qui est trop sujet à variation, et nous retenons les biovolumes ou les poids en cendres. Le choix entre les deux est une question de commodité puisque le passage de l'un à l'autre se fait en connaissant la densité relativement uniforme pour les animaux qui nous intéressent (Amphipodes : 1 264 *Corophium arenarium* adultes = 10,10 cur³ = 0,4176 g de cendres, soit 0,044 mg/mm³ — sur *Haustorius arenarius* : 0,045 mg/mm³ — sur *Apsudes latreillei* : 0,041 mg/mm³, Isopodes : sur *Eurydice pulchra* : 0,077 mg/mm³).

Compte tenu de ces préliminaires méthodologiques, comment exprimer la richesse faunistique d'un biotope quand le nombre d'individus montre des variations du simple au triple en cours d'année ? Si nous n'avions réalisé qu'une seule série de prélèvements le problème aurait été plus simple, mais combien plus imprécis. Les biovolumes ou les poids en cendres n'ont été mesurés pour aucune série, mais ceux-ci peuvent être calculés. Pour donner une valeur représentative de la quantité de matière vivante (limitée à la macrofaune caréologique) de l'estran, il nous semble justifié de choisir les comptages du mois de mars plutôt que tout autre mois et plutôt qu'une valeur moyenne annuelle. En effet, cette époque de l'année présente de nombreux avantages pour évaluer valablement l'importance du bios dans l'estran : la population de chaque espèce est quantitativement stable — la très grande majorité des individus sont adultes — les juvéniles sont très peu nombreux en raison du repos sexuel hivernal ce qui augmente la précision de notre évaluation car s'ils étaient nombreux un certain nombre échapperait à notre récolte — presque toutes les espèces sont au début de leur période reproductrice, leur stock présente donc une certaine valeur d'équilibre avec le milieu après l'hiver — si un autre mois était choisi, nos résultats seraient grandement perturbés par les cycles d'abondance saisonnière et les cycles reproducteurs des différentes espèces.

Le volume moyen d'un individu adulte de chaque espèce a été mesuré directement à partir de récoltes d'un lot d'adultes correspondant. Le poids moyen en cendres a été calculé directement pour plusieurs espèces (*Haustorius arenarius*, *Apsudes latreillei*, *Corophium arenarium*, *Eurydice pulchra*).

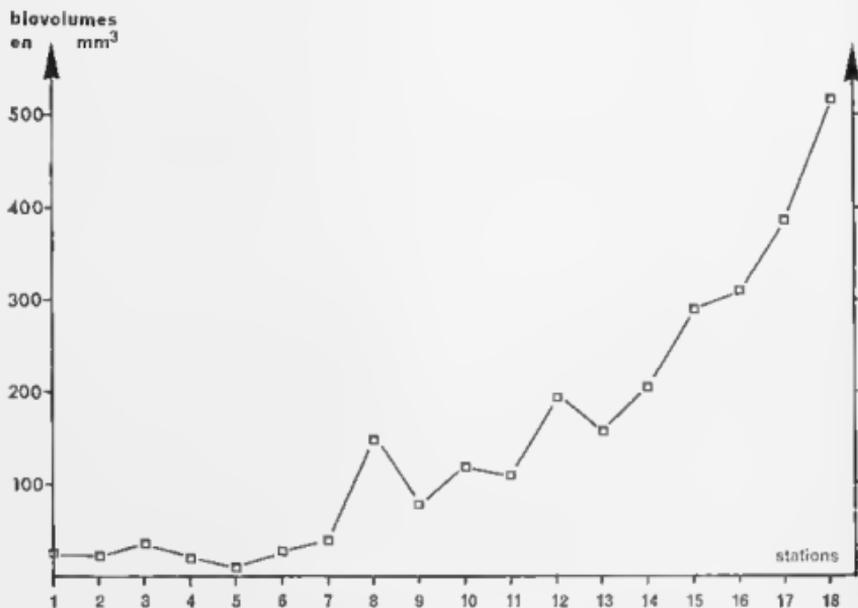


FIG. 75. — La Vigne (Arcachon). Biovolumes de la macrofaune caréologique dans les prélèvements d'un douzième de mètre carré à chaque station, du niveau de haute mer au niveau de basse mer; prospections de mars 1959.

Les valeurs ci-dessous ne peuvent être qu'approximatives mais les garanties sur lesquelles elles sont établies permettent de penser qu'elles sont suffisamment représentatives de l'estran et de la macrofaune carcinologique étudiée : la figure 75 donne, par station, le biovolume des Crustacés en mars à La Vigne; ces biovolumes correspondent au 1/12^e de mètre carré prospecté à chaque station. Nous pouvons exprimer la richesse de la macrofaune carcinologique en biovolumes et en poids en cendres, par mètre carré, pour 4 niveaux particuliers : le tableau X donne ces résultats. La richesse en zone de saturation est une dizaine de fois plus importante qu'en zone de rétention. Aux niveaux inférieurs le biovolume est de 6 cm³ par mètre carré.

Station	Niveau marégraphique	Niveau cotidal	Zone hydro-dynamique	Espèces	Biovolumes en mm ³	Poids en cendres mg
3	H.M.M.E.m.	3,18	rétention	<i>Eurydice pulchra</i> <i>Eurydice affinis</i>	404	19
8	B.M.M.E.	1,52	réurgence	<i>Haustorius arenarius</i> <i>Eurydice pulchra</i> <i>Urothoe brevicornis</i>	1 774	119
12	B.M.M.E.m. B.M.m.	0,79	début de la zone de saturation	<i>Apsedes latreillei</i> <i>Cyathura carinata</i> <i>Urothoe brevicornis</i> <i>Eurydice pulchra</i>	2 376	151
18	B.M.V.E.m.	0,32	saturation	<i>Apsedes latreillei</i> <i>Eurydice pulchra</i> <i>Urothoe grimaldii</i> <i>Leucothoe incisa</i> <i>Buthyporeia guillemsoniana</i>	6 365	297

TABLEAU X. — La Vigne (Arzachon). Biovolumes et poids en cendres de la macrofaune carcinologique, par mètre carré, pour 4 niveaux sur l'estran. Valeurs établies sur les prospections de mars qui offrent une représentativité valide de la richesse faunistique de l'estran, indépendamment des variations d'abondance saisonnière.

D'autres prospections permettent d'observer des densités bien plus importantes. Ainsi, à Wissant, en avril-mai, les *Haustorius arenarius*, tous adultes avant la période reproductrice, sont 500 au mètre carré; ils représentent un biovolume d'une dizaine de cm³ et un poids en cendres de 423 mg. La prospérité d'*H. arenarius* en mode battu donne donc une richesse en biovolume bien plus importante qu'aux niveaux inférieurs des estrans semi-abrités (nous ne considérons toujours que la macrofaune carcinologique).

Sur la base des données biovolumétriques de mars, nous pouvons obtenir des valeurs approchées correspondant à une bande de sédiment d'un mètre de large du niveau de H.M. au niveau de B.M. Dans cette section verticale de l'estran, la macrofaune carcinologique aurait un volume de l'ordre de 65 cm³ et un poids en cendres de 3,6 g. On conçoit l'approximation de ces données mais, compte tenu de la rareté de données analogues dans la littérature, et compte tenu du travail présentement réalisé, qui nous permet d'envisager ce problème avec quelques garanties, il nous a semblé utile de rendre compte de ces résultats.

Il n'est guère possible d'envisager avec précision le problème de la production en macrofaune carcinologique de l'estran au cours d'une année. Bien que nous

ayons défini les cycles biologiques des principales espèces et évalué leur abondance, facteurs essentiels pour tenter d'évaluer la production, il nous manque trop de données : en particulier la décroissance quantitative de chaque génération qui apparaît, et le taux de mortalité aux différents stades de développement des espèces. Les espèces très fécondes comme les *Eurydice* et les *Apsuedes* ont une abondante progéniture qui se stabilise quantitativement très rapidement et nous ne pouvons calculer la quantité de matière vivante produite correspondant à ces jeunes qui disparaissent. Au début et à la fin de nos prospections, de nombreuses espèces ont une densité voisine par suite de l'équilibre naturel ayant éliminé une partie de la progéniture, élimination pour ainsi dire proportionnelle à la fécondité de chaque espèce. D'autres recherches plus étalées, sur une longue période, sont nécessaires pour étudier cette stabilité numérique des peuplements; mais l'interprétation des résultats est rendue difficile par les modifications du milieu lui-même. Nous pouvons, cependant, essayer d'évaluer une production minimale très approximative à partir du nombre de générations produites dans l'année pour chaque espèce.

En ne considérant que les individus adultes participant à la reproduction et en admettant qu'ils ont tous une taille égale à la taille moyenne, la production minimale par espèce peut être calculée en multipliant le nombre d'individus adultes, au début du cycle reproducteur par le nombre de générations dans l'année. Ce calcul est plus complexe qu'il ne paraît, car certaines espèces ne présentent pas un nombre de générations défini dans l'année; ainsi, pour *Eurydice pulchra*, la reproduction de la génération fille l'année même de sa naissance n'indresse que les individus précoces de cette génération. Cependant, à La Vigne, les biovolumes sont surtout abondants aux niveaux inférieurs qui constituent le biotope préférentiel d'*Apsuedes latreillei* (le biovolume de cette espèce représente à lui seul la moitié du biovolume de la faune carcinologique de l'estran tout entier). Ce Tanaïdace ayant un cycle reproducteur basé sur la succession de trois générations dans l'année, la production annuelle minimale des niveaux inférieurs est triple de la quantité de matière vivante représentée par le stock d'*Apsuedes latreillei* en début d'année. En reprenant l'évaluation du biovolume en mars (pour une bande continue de l'estran du niveau de H.M. au niveau de B.M. sur un mètre de large) qui était de trente centimètres cubes pour *A. latreillei*, compte tenu des 3 générations, la production minimale serait de l'ordre d'une centaine de cm³ dans l'année. Pour les espèces restantes, compte tenu du fait que la plupart présentent un cycle bivoltin (ou intermédiaire avec un cycle annuel) nous serons en deçà de la vérité en estimant que la production est égale au double du stock en mars. Ces données nous donnent une production annuelle minimale de 170 cm³, c'est-à-dire un poids en cendres d'une dizaine de grammes. Pour faciliter les éventuelles comparaisons, cette production de 10 g en poids en cendres correspond approximativement à 37 g de poids sec après passage à l'étuve à 90°, et à 725 g de poids frais. Si la zone de balancement des marées à La Vigne est prise dans sa totalité cela correspond à une production annuelle en macrofaune carcinologique endogée de l'ordre de 200 kg à l'hectare (en poids frais).

IMPORTANCE QUANTITATIVE DE LA MACROFAUNE CARCINOLOGIQUE ENDOGÉE, PAR RAPPORT A LA MACROFAUNE, ET A L'ENSEMBLE DE LA FAUNE (MICROFAUNE ET MACROFAUNE)

Les paragraphes qui vont suivre sont volontairement succincts. Leurs données ont pu être établies à la suite de collaboration avec d'autres chercheurs spécialisés dans d'autres domaines que celui de l'auteur : avec P. DAVANT (faune annélide du Bassin d'Arcachon), avec J. RENAUD-DEBYSER (microfaune intersticielle). Il nous est apparu indispensable à la fin de cette étude « biologique » des principales espèces carcinologiques des sédiments meubles intertidaux de mode battu et semi-abrité, de situer cette faune dans l'ensemble biocénétique complet dans lequel elle se trouve et dans lequel elle évolue saisonnièrement. C'est dans cette optique, qu'au début de la deuxième partie, nous avons donné une liste systématique détaillée de toutes les espèces signalées sur un estran particulièrement étudié. Nous nous attacherons ici à préciser l'importance quantitative de la macrofaune carcinologique endogée dans la biocénose intertidale. Cet exposé ne présentera pas un grand développement, qui serait, certes, très intéressant, mais qui n'a pas fondamentalement sa place dans ce mémoire.

A. Importance de la macrofaune carcinologique par rapport à l'ensemble de la macrofaune.

La figure 76 représente la proportion relative mensuelle de chacun des groupes de la macrofaune à la Vigne : Crustacés (Tanaïdés, Isopodes et Amphipodes) — Annélides polychètes — Mollusques et divers (voir introduction, deuxième partie). Le nombre de Crustacés est presque toujours prépondérant dans l'ensemble faunistique de l'estran, sauf en mai et juin où la proportion d'Annélides est un peu plus importante. La faune malacologique est numériquement peu abondante. La proportion moyenne annuelle est de 58,7 % pour les Crustacés contre 39,2 % aux Annélides et 2,1 % aux Mollusques et divers. Nous avons



FIG. 76. — La Vigne (Arcachon). Proportions relatives du nombre d'individus de chacun des trois groupes d'invertébrés endogés de la macrofaune, évolution mensuelle.

évalué la densité du peuplement carcinologique de l'estran en septembre (densité maximale de l'année) à 1 million d'individus pour 1 080 m²; cette même surface correspond à un peuplement en macrofaune de l'ordre de 1 530 000 individus.

Sur d'autres estrans prospectés dans les mêmes conditions, la proportion moyenne annuelle des Crustacés est également majoritaire :

Le Camp : Crustacés, 49,6 %; Annélides, 17,5 %; Mollusques et divers, 2,9 %.

Arguin : Crustacés, 58,4 %; Annélides, 33 %; Mollusques et divers, 8,6 %.

Remarquons que, sur l'estran océanique d'Arguin, la faune carcinologique est largement prépondérante; ceci correspond à un phénomène général dû à l'abondance des Amphipodes *Haustoriidae*.

B. Importance de la macrofaune carcinologique par rapport à l'ensemble de la faune (microfaune et macrofaune) intertidale.

Une étude écologique des sédiments meubles intertidaux tenant compte de la microfaune et de la macrofaune, tant du point de vue qualitatif que quantitatif, a été précédemment publiée. Cette étude (RENAUD-DEBYSER et SALVAT, 1963)

Groupes zoologiques	Nombres d'individus	Pourcentages numériques	Pourcentages biovolumétriques
Hydriaires	92		
Turbellariés	2 063	4	1,1
Nématodes	16 963	34	3,4
Gastrotriches	319	0,6	
Echinodères			
Archiannélides	559	1,1	
Annélides interstitielles	25		
Oligochètes	251	0,5	
Tardigrades	798	1,6	
Acaréens	479	1	
Ostracodes	92		
Copépodes	26 580	57	4,2
Insectes	11		
Annélides polychètes	5	0,01	34
Mollusques bivalves	3	0,01	17
Tanaïdés			
Isopodes	21	0,04	6,8
Amphipodes	5	0,01	1,7
Microfaune	19 232	99,94	9,0
Macrofaune	34	0,06	94,0
Total	49 266	100	100

TABLEAU Y. — Le Camp, niveau de B.M.M.E., zone de résurgence (*Bathyporeia*, *Haustorius*, *Trochoe*, *Eurydice*). Nombres, pourcentages numériques et biovolumétriques de chaque groupe zoologique enduré, contenus dans 16 dm³ de sédiment.

avait pour but d'apprécier la prospérité en microfaune et macrofaune de quelques stations intertidales correspondant à des niveaux d'abondance d'une espèce carcinologique ou malacologique : La Vigne, niveau à *Apsudes latreillei* — Le Camp, niveau à *Corophium arenarium* (perturbation créée par une résurgence d'eau douce phréatique) — Arguin, station à *Tellina tenuis* — Wissant, station à *Haustorius arenarius*, puis à *Urothoe brevicornis* — Wimereux, station à *Bathyporeia* — Authie, station à *Corophium arenarium*.

Groupes zoologiques	Nombres d'individus	Pourcentages numériques	Pourcentages biovolumétriques
Hydraires	35		
Turbellariés	330	4	0,5
Nématodes	6 874	80	3
Gastrotriches	11		
Echinodères	57	0,7	
Archilannéides	11		
Annélides interstitielles	34		
Oligochètes	513	6	1
Tardigrades	23		
Ostracodes	57	0,7	
Cupépodes	433	5	
Acaréens	92	1	
Annélides polychètes	16	0,20	61
Mollusques bivalves			
Tanaïdés	141	1,6	26
Isopodes	6	0,07	1
Amphipodes	4	0,05	2
Microfaune	8 470	98,1	1,5
Macrofaune	167	1,9	95,5
Total	8 637	100	100

TABLEAU Z. — La Vigne, niveau de B.M.V.E., station à *Apsudes latreillei*, zone de saturation. Nombres, pourcentages numériques et biovolumétriques de chaque groupe zoologique endogé contenus dans 16 dm² de sédiment.

Nous ne retiendrons de cette étude que deux stations à titre d'exemple. La première se situe dans la zone de résurgence au Camp (*Haustorius arenarius*, *Bathyporeia pilosa*, *Urothoe brevicornis*). La seconde se situe dans la zone de saturation au niveau d'abondance d'*Apsudes latreillei* à La Vigne. Nous renvoyons à la publication originale pour une étude détaillée. Les résultats numériques peuvent être groupés dans les tableaux Y et Z. Numériquement, la macrofaune est inexistante comparativement à la microfaune; un seul exemple suffit pour saisir cette incroyable disproportion; alors que la densité, maximale en cours d'année, pour l'estran entier était évaluée à 1 500 000 individus de la macrofaune pour 1 080 m², une population de même importance en microfaune est

atteinte pour seulement 3 m² au niveau de la zone de résurgence. Quelles que soient les caractéristiques du sédiment étudié, mode battu ou semi-abrité, niveau supérieur ou inférieur, résurgence d'eau douce ou non, la microfaune rase numériquement la macrofaune. Cependant, cette dernière est plus ou moins importante; ainsi, au niveau de la zone de résurgence, l'influence du mode sur l'établissement des Crustacés dans le sédiment se fait en raison inverse pour la microfaune et la macrofaune : les Crustacés interstitiels sont plus abondants en mode semi-abrité et ceux de la macrofaune en plus grand nombre en mode battu.

Du point de vue numérique, les Annélides sont généralement aussi peu représentées que les Crustacés, vis-à-vis de la microfaune. Si nous utilisons les biovolumes, ou les poids en cendres, plutôt que les résultats numériques, c'est alors la macrofaune, et particulièrement les Annélides polychètes, qui écrasent la microfaune. Les tableaux Y et Z indiquent, pour deux niveaux différents en mode semi-abrité (zone de résurgence et zone de saturation), l'importance respective de chaque groupe zoologique endogé du point de vue numérique et biovolumétrique. L'utilisation des biovolumes a pour effet de rendre plus compréhensible la composition biotique du milieu étudié. D'autre part, le biovolume de chaque groupe est une valeur représentative de l'importance de celui-ci à la fois en tant que volume de matière consommatrice et volume de denrée consommable. Les deux exemples dont rendent compte les tableaux Y et Z permettent d'apprécier l'importance de la macrofaune carcinologique par rapport à la faune totale dans les deux stations qui sont caractéristiques l'une des *Haustoriidae* et l'autre d'*Apeudes latreillei*.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les conclusions relatives aux conditions physico-chimiques du milieu meuble intertidal ont été exposées à la fin de la première partie; nous avons conclu, à la suite d'une étude non seulement descriptive mais surtout explicative de l'ensemble des facteurs ambiants, à un « étagement vertical » des conditions de milieu. Dans la deuxième partie, l'éthologie, l'écologie, la bionomie et le cycle reproducteur de chacune des espèces ont été étudiés, après mise au point bibliographique et biogéographique. La troisième partie est une étude d'écologie dynamique en suivant, dans le temps, l'évolution du milieu et de la faune des sédiments bordant une lagune intertidale. La quatrième partie est un exposé à tendance monographique sur la macrofaune carcinologique endogée habitant nos plages atlantiques. Il ne sera fait qu'un court résumé des conclusions essentielles.

L'étude des Tanaïdacés, Isopodes et Amphipodes intertidaux a été réalisée sur les plages océaniques et semi-abritées du Bassin d'Arcachon, en particulier sur trois estrans, par des prélèvements mensuels quantitatifs échelonnés tous les deux mètres du niveau de haute mer au niveau de basse mer (amplitude de marée : 4 m — largeur moyenne des estrans : 50 m). Une étude d'écologie dynamique a été entreprise dans la lagune d'Arguin, en suivant l'évolution des conditions de milieu et de la faune pendant une période de dix-huit mois, tout au long d'un même niveau cotidal horizontal. Des prélèvements faunistiques et des observations écologiques ont également été réalisés sur deux estrans océaniques du Boulonnais (Wissant et Wimereux), afin d'établir les cycles reproductifs de plusieurs espèces d'Amphipodes *Haustoriidae* et de les comparer aux cycles des mêmes espèces dans le Bassin d'Arcachon.

A partir d'une étude précise des facteurs et conditions de milieu des sédiments meubles intertidaux, nous avons mis en évidence un étagement de zones distinctes, essentiellement caractérisées par leurs conditions hydrodynamiques interstitielles, qui paraissent fournir un cadre plus valable que les niveaux marégraphiques ou cotidaux pour rendre compte de l'étagement de la macrofaune carcinologique. Ces zones ne se situent pas nécessairement au même niveau marégraphique sur tous les estrans et, leurs conditions hydrodynamiques interstitielles étant déterminantes, elles ont une valeur bionomique plus importante que les niveaux (zone de rétention, de résurgence, de saturation). La circulation de l'eau interstitielle apparaît comme un des phénomènes majeurs réglant la différenciation du milieu intérieur sableux. A chaque zone sont liées des espèces caractéristiques et strictes, d'éthologie et de régime alimentaire différents.

Les peuplements intertidaux sont quantitativement stables tout au long de l'année; même en faible concentration, les espèces se maintiennent et se reproduisent en zone intertidale. La répartition verticale des organismes est stable en cours d'année, à l'exception des espèces de la zone de rétention qui colonisent les niveaux supérieurs et sont sensibles à l'augmentation de la température estivale; ceci peut provoquer une différence d'amplitude de répartition du simple au double entre l'été et l'hiver (*Eurydice pulchra*). Ces espèces présentent une phase pélagique active. Pour les *Eurydice*, espèces remontant au maximum l'échelle marégraphique, une variation de leur répartition verticale en fonction de l'amplitude de la marée (coefficient de marée) a été mise en évidence. La stabilité de la répartition horizontale d'une espèce ne dure qu'autant que durent les conditions écologiques indispensables à son maintien dans le sédiment.

Le niveau de haute mer moyenne est un niveau marégraphique dont la valeur bionomique est certaine; il correspond à la limite d'extension supérieure des espèces carcinologiques endogées marines (marrofaune), en mode ballu et semi-abrité. Il y a continuité biotique entre les niveaux inférieurs d'une plage semi-abritée (zone de saturation) et les niveaux continuellement immergés. La faune originale et adaptée à la zone de balancement des marées des sédiments meubles correspond aux espèces des zones de rétention et de résurgence, zones qui se retrouvent sur les estrans océaniques et semi-abrités. Cette originalité biotique est liée à l'originalité même de la zone intertidale sableuse, où sont créées des conditions ne se retrouvant nulle part ailleurs dans le domaine marin : perte régulière de l'eau interstitielle et aération régulière du sédiment (zone de rétention), intense circulation de l'eau interstitielle (zone de résurgence). Des douze espèces étudiées, qui constituent la majorité des espèces carcinologiques endogées de nos plages atlantiques battues et semi-abritées, six sont boréales-atlantiques, cinq sont boréales-atlantiques-méditerranéennes et une est lusitanienne. La région d'Arcachon n'est habitée par aucune espèce méditerranéenne qui soit absente sur les autres plages atlantiques françaises.

La durée et l'époque de la période reproductrice de chaque espèce, dans la ou les localités étudiées (Bassin d'Arcachon, Boulonnais), sont mises en rapport avec leurs répartitions géographiques. Dans le Bassin d'Arcachon, quelques espèces seulement se reproduisent toute l'année, mais toutes sont reproductrices de mai à septembre; aucune ne présente une période reproductrice strictement limitée à l'hiver. Toutes les espèces à période reproductrice continue dans l'année sont boréales-atlantiques, mais n'existent pas en Méditerranée. En revanche, les espèces boréales-atlantiques-méditerranéennes ne se reproduisent pas en hiver dans le Bassin d'Arcachon. L'augmentation de température de l'eau entre février et mars, de 8 à 12° à Arcachon, est déterminante pour les cycles reproducteurs de la plupart des espèces. Les températures plus basses sur la côte boulonnaise, et le déficit thermique pendant les trois premiers mois de l'année, induisent une période reproductrice plus tardive des espèces, mais aussi une limitation de la taille. Ceci restreindra la période reproductrice d'*Haustorius arenarius* et d'*Urothoe brevicornis* à l'été, alors que dans la région arcachonnaise la période reproductrice est continue pour la première espèce, et bien plus étalée pour la seconde. Il nous paraît intéressant de souligner cette réduction de taille qui s'explique fort bien par suite du déficit thermique du début de l'année sur les côtes boulonnaises. Cette limitation de la taille, consécutive à une reproduction plus tardive, a été mise en évidence sur la côte boulonnaise par BOREL, 1959, sur les algues Phéophycées.

Les cycles reproducteurs, établis à partir de l'étude statistique (analytique — juvéniles, mâles et femelles — et dimensionnelle) des récoltes mensuelles des principales espèces, ont permis d'aborder un certain nombre de problèmes d'intérêt général :

Fécondité (nombre d'embryons incubés par une femelle) : Pour un groupe d'espèces du genre *Bathyporeia* (*B. pilosa*, *B. sarsi*, *B. pelagica*) les facteurs influant la fécondité ont été étudiés : celle-ci varie en fonction de la taille de la femelle gestante et des conditions de température. Pour *B. pelagica*, par exemple, la fécondité est comprise entre 1 et 17 en fonction de la taille de la femelle, mais elle varie du simple au double entre février et avril (à taille égale de la femelle, bien entendu). Ces variations importantes sont à l'origine, entre autres facteurs, d'un cycle d'abondance saisonnière, même pour les espèces à période reproductrice continue tout au long de l'année. Pour les autres espèces intéressantes des sédiments meubles (*Eurydice pulchra*, *Eurydice affinis*, *Haustorius arenarius*, *Urothoe brevicornis* et *Apseudes latreillei*) les diagrammes de fécondité dans les conditions naturelles de leur habitat en cours d'année ont été établis. L'augmentation de fécondité avec la taille est générale. Si une fécondité « d'ordre générique » est mise en évidence, la fécondité de différents genres d'une même famille est sans aucun rapport.

Rapport numérique des sexes et évolution saisonnière du stock mâle et femelle : À l'exception de l'Amphipode *Haustorius arenarius* et des Isopodes *Eurydice pulchra* et *Eurydice affinis*, pour lesquels l'absence de caractères sexuels secondaires constants (mâle pour l'Amphipode et femelle pour les deux Isopodes) a perturbé le classement en catégories, le rapport numérique des sexes est, pour toutes les espèces, fondamentalement voisin de 1. Ces rapports sont proches de l'unité pendant toute la période de repos sexuel ou pendant l'activité reproductrice réduite, en hiver, des espèces à période reproductrice continue. Ils s'abaissent brusquement au cours du premier semestre, traduisant la mort précoce des mâles après l'accouplement. En hiver, le rapport mâles/femelles est voisin de 1, mais il présente toujours une valeur inférieure et non supérieure; il n'a pas été démontré si ce phénomène était dû à un léger avantage initial du sexe femelle ou à une plus grande fragilité des mâles au moment de la mue génitale.

La taille minimale des femelles reproductrices en cours d'année varie en fonction de la température : les premières femelles reproductrices, au printemps, et les dernières en hiver, sont les plus grandes du stock femelle; du printemps à l'été, la taille minimale des femelles reproductrices diminue. Ce phénomène est important pour *Haustorius arenarius*, dont nous avons comparé le cycle reproducteur à Arcachon et dans le Boulonnais : à Wissant, l'absence de femelles reproductrices en automne ne doit pas être interprétée comme l'unique conséquence de conditions thermiques défavorables à ce moment-là, mais aussi comme la conséquence d'une population composée d'individus trop petits.

Cycle reproducteur. La succession des différentes générations en cours d'année a été mise en évidence pour les espèces principales; nous avons pu reconnaître des espèces à cycle reproducteur de type annuel : une seule génération est produite par an et elle procède à son tour l'année suivante (*Haustorius arenarius* à Wissant, *Urothoe brevicornis* à Wissant, *Cyathura carinata* à Arcachon, *Urothoe grimaldii* à Arcachon); à cycle reproducteur basé sur deux générations par an : la génération qui passe l'hiver incube au printemps et procède une génération fille qui se reproduit à son tour l'année même de sa naissance, en donnant une génération qui hiberne et reprend le cycle l'année suivante (*Urothoe brevicornis* à Arcachon, *Bathyporeia pelagicu* et *Bathyporeia sarsi* dans le Boulonnais); à cycle reproducteur basé sur trois générations par an : une génération qui hiberne puis incube une génération printanière, laquelle mène à terme une génération estivale qui incube à son tour les individus qui hiberneront (*Apsicules latreillei* à Arcachon).

Phénomène plus intéressant encore, le passage du type annuel au type à deux générations par an n'est pas tranché, mais il comporte tous les intermédiaires : un pourcentage plus ou moins grand d'individus de la génération fille peut se reproduire l'année même de sa naissance, alors que le reste de la population hiberne et se reproduit l'année suivante (voir cycle comparé de *Bathyporeia pilosa* à Wissant et à Arcachon; cycle d'*Eurydice pulchra*).

L'ensemble des prospections faunistiques a permis de préciser les phénomènes suivants : la diversité spécifique croît des niveaux supérieurs aux niveaux inférieurs; la diversité spécifique croît des sédiments battus océaniques vers les sédiments semi-abrités, car la basse plage de ces estrans est une enclave faunistique intertidale de la zone continuellement immergée du voisinage.

L'ensemble des prospections qualitatives réalisées à tous les niveaux, et tout au long de l'année, a permis d'évaluer l'abondance numérique et le biovolume de la macrofaune carcinologique endogée d'une plage semi-abritée, dans la totalité de sa zone de balancement des marées (indépendamment des variations d'abondance saisonnières, autant qu'il fut possible). Le nombre de Tanaïdés, d'Isopodes et d'Amphipodes sur l'estran semi-abrité de La Vigne, dans une bande de sédiment large de 1 m, du niveau de haute mer au niveau de basse mer (36 m), peut être évalué à 22 000 individus (mais il varie entre 11 000 et 34 000 en cours

d'année) ce qui correspond sensiblement à un volume de la matière vivante de 65 cm³. Les études d'abondance et de dominance des espèces ont permis d'apprécier quelques facteurs de prospérité des espèces étudiées : mode, niveau, salinité. Compte tenu de ces données, et du fait que les cycles biologiques des principales espèces avaient été établis, il fut possible d'évaluer la production minimale annuelle d'un estran semi-abrité en macrofaune curculionologique (170 cm³ de matière vivante pour la bande de sable considérée précédemment, ou encore 200 kg en poids frais à l'hectare pour 270 m de plage dans le sens horizontal).

Grâce aux travaux en collaboration avec deux spécialistes, l'importance de la macrofaune carcinologique des plages, dans l'ensemble de la macrofaune, d'une part, et dans l'ensemble de la faune totale — microfaune et macrofaune — d'autre part, a pu être considérée : étude du point de vue numérique (écrasante prépondérance de la microfaune) et en utilisant les biovolumes (prépondérance de la macrofaune).

Enfin, cette étude montre, d'une façon générale, l'interaction de tous les phénomènes entre eux, aussi bien en ce qui concerne les facteurs et propriétés des sédiments qui façonnent le milieu meuble, qu'en ce qui concerne la faune.

L'étude bionomique, non seulement descriptive mais explicative d'une espèce, exige l'étude de son éthologie et de son cycle biologique. Nous pensons, d'autre part, avoir montré l'intérêt des recherches qui peuvent résulter de prélèvements et d'observations faunistiques mensuelles statistiques de populations, études qui sont encore trop rarement réalisées de nos jours.

Ce travail n'a pas la prétention d'être complet; bien au contraire, son auteur considère qu'il doit être poursuivi dans deux directions. La première doit avoir pour but de le compléter, en étudiant la bionomie et le cycle biologique de ces mêmes espèces dans des localités plus septentrionales, d'une part, et plus méridionales, d'autre part. La seconde représente l'étape suivante, qui nous fournira les ultimes renseignements sur la distribution des organismes : leur étude physiologique. Avant d'aborder cette étude, et de façon à l'orienter, il était indispensable d'analyser, pour les comprendre, les phénomènes qui se déroulent dans le champ d'expériences qu'est la nature.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLER (W. C.), 1923. — Studies in Marine Ecology "The distribution of common littoral invertebrates of the Woods Hole Region". *Biol. Bull.* 44, p. 167-191.
- AMANIEU (M.), 1965. — Cycle reproducteur annuel à Arcachon d'une population marilline de *Porcettio scaber scaber* Latreille, 1804 (Isopode terrestre). *C. R. Acad. Sci.*, 260, p. 5907-5910.
- AMANIEU (M.), 1956. — Introduction à l'étude des plages abritées et des étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon. *Act. Soc. Lin. Bordeaux*, t. 103, ser. A, n° 9, p. 1-60. Publication reçue entre le dépôt du manuscrit et la correction des épreuves.
- AMANIEU (M.) et SALVAT (B.), 1963. — Note sur la présence à Arcachon de deux *Talitridae* : *Talorchestia spinifera* (E. Mateus, 1962) et *Orchestia microphialma* sp. n. *P. V. Soc. Lin. Bordeaux*, C, p. 69-72.
- AMOUREUX (L.), 1960 a. — Quelques observations sur l'utilisation et la valeur des méthodes de lamassage mécanique. *C. R. Acad. Sc.*, 251, p. 1895-1897.
- 1960 b. — Quelques observations de base concernant les méthodes granulométriques. *Rap. et P. V. des réunions de la C.I.E.S.M.M.*, XVI, 3, p. 704-710.
- 1963. — Etude des teneurs en oxygène dissous dans les eaux interstitielles de l'Aber de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, IV, p. 23-32.
- 1966. — Etude biologique et écologique de quelques Annélides Polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. *Thèse Fac. sc. de Paris*, 7 juin 1966, p. 1-218.
- APPELLOF (A.), 1912. — Über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen. *Verhandl. 8 Internat. Zool.-Kongr. Graz*, p. 303-311.
- AURBENIUS (G.), 1950. — Carbon and nitrogen in subaquatic sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 1, 1, p. 15-21.
- BACESCO (M.), 1940. — Les Mysidacés des eaux roumaines : étude taxonomique, morphologique, biogéographique et biologique. *Ann. Sc. Univ. Jassy*, 26, p. 453-803.
- 1961. — Contribution à la connaissance des Tanaïdacés de la Méditerranée orientale. — I, Les Apseudidae et Kaillapseudidae des côtes d'Israël. *The Bull. of the Res. Council of Israel*, B, Zoology, 10 B, 4, p. 137-170.
- BACESCO (M.) et CARAUSU (A.), 1947. — *Apseudopsis ostroumoffi* n. sp. dans la Mer Noire. *Bull. Sect. Sc. Acad. Roumaine*, 29, 6, p. 366-383.
- BAHT (A.), 1960. — Contribution à l'étude des Amphipodes de la région de Wimereux. *D.R.S. Fac. Sc. Lille*, 15 décembre 1960.
- BATE (C. B.) et WESTWOOD (J. O.), 1863-1868. — A history of the British sessile-eyed Crustacea. *London, Faorit*, vol. I (p. 1-507), vol. II (p. 1-536).
- BELLAN (G.), 1964. — Contribution à l'étude systématique, biologique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Thèse Fac. d'Aix-Marseille*, 22 juin 1964, p. 1-371.
- BELLAN SANTINI (D.), 1962. — Contribution à l'étude des Amphipodes de la région de Marseille. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 25, 39, p. 39-45.
- BELLAN SANTINI (D.) et PICARD (J.), 1963. — Etude des variations au cours d'une année des Amphipodes de quelques stations de fonds meubles dans la région de Marseille. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 28, 43, p. 21-32.
- BENARD (F.), 1965. — Essai de mesure des facteurs écologiques dans la zone des marées. *Thèse Fac. Sc. de Caen*, 14 juin 1965, p. 1-121.
- BENNETT (H. S.) et MARTIN KAYE (P.), 1951. — The occurrence and derivation of an angule rich beach sand, Grenada, B.W.I. *J. Sedim. Petrol.*, XXI, p. 200-204.
- BERTHOIS (L.), 1958. — Technique de l'analyse granulométrique. *C.D.U., Place de la Sorbonne*, Paris, 1958, p. 1-64.
- BERTHOIS (L.) et AUBERT (M.), 1950 a. — Etude de l'effet de broyage au cours des tamisages mécaniques. *C. R. Séances Soc. Géol.*, 4, p. 41-54.
- 1950 b. — Remarques sur l'influence de la durée des tamisages dans les analyses granulométriques. *Ann. Ecole. Nat. Agric. Rennes*, 13, p. 164-188.

- BERTRAND (H.), 1938. — Amphipodes nouveaux pour la faune française. *Bull. Lab. Mar. Dinard*, XVIII, p. 34-37.
- 1939. — Sur quelques Crustacés Malacostracés de la région dinardaise. *Bull. Lab. Mar. Dinard*, XX, p. 23-31.
- 1940. — Les Crustacés Malacostracés de la région dinardaise. *Bull. Lab. Mar. Dinard*, XXII, p. 8-33.
- 1941. — Les Crustacés Malacostracés de la région dinardaise (2^e note). *Bull. Lab. Mar. Dinard*, XXIII, p. 3-23.
- 1942. — Les Crustacés Malacostracés de la région dinardaise (3^e note). *Bull. Lab. Mar. Dinard*, XXIV, p. 7-40.
- 1943. — Récoltes de Crustacés Malacostracés et de Pycnogonides dans la rivière du Tréaux. *Bull. Lab. Mar. Dinard*, XXV, p. 6-18.
- 1945. — Les Crustacés Malacostracés de la région dinardaise. *Bull. Lab. Mar. Dinard*, XXVI, p. 2-8.
- BIETLOT (A.), 1941. — Méthodes d'analyses granulométriques. Applications à quelques sables éocènes belges. *Mém. Soc. Géol. Belgique*, 64, 2, p. 81-170.
- BLOIS (J. C.), FRANCAZ (J. M.), GAUDICHON (M. et S.) et LE BRIS (L.), 1961. — Observations sur les herbiers à zostères de la région de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, II, p. 223-262.
- BOCQUET (C.), HOESTLANDT (H.) et LEVI (C.), 1954. — Sur un *Sphaeroma* « nouveau » des côtes occidentales d'Europe : *Sphaeroma monodi* n. sp. (Isopoda Flabellifère). *C. R. Acad. Sc.*, 239, p. 1864-1866.
- BODIN (G.) et PRENANT (M.), 1960. — *Electra verticillata* (Eulis et Solander, 1786), Lamouroux, 1816 (Bryozoaire Chilostome). *Cah. Biol. Mar.*, I, p. 121-156.
- BOILLOT (G.), 1964. — Géologie de la Manche occidentale, fonds rocheux, dépôts quaternaires, sédiments actuels. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, XLII, 4, p. 1-219.
- BOISSEAU (J. P.), 1952. — Note sur la faune d'Arcachon. *Bull. Soc. Zool.*, 77, p. 148-151.
- 1962. — Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. *P. V. Soc. Lin. Bordeaux*, 99, p. 113-126.
- BORRI (A.), 1959. — A propos des zones de Phéophycées du littoral boulonnais. *Bull. Soc. Botanique du Nord de la France*, XII, 2, p. 47-54.
- BOUCHET (J. M.), 1966. — Bassin d'Arcachon. Carte Marine des chenaux, bancs de sable et écrassats au 1/20.000^e. *Ferret et Fils Editeurs, Bordeaux*, 1966.
- BOURCART (J.), 1941. — Essai d'une classification raisonnée des matériaux meubles. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 5, XI, p. 117-153.
- 1953. — Sur la nécessité d'étudier les propriétés d'ensemble des sédiments actuels pour en déterminer le faciès. *Rev. Inst. Fr. Pétrole*, 8, p. 100-104.
- BOURRIANT (J.) et FRANCIS BOKUP (Cl.), 1939. — Sur la véritable signification des sables vaseux et des vases saboteuses. *C. R. Acad. Sc.*, 209, p. 568-570.
- 1942. — La Vase. *Act. Sc. Indust.*, n° 927, Hermann éd., Paris, p. 1-67.
- BOUSFIELD (E. L.), 1962. — New Haustoriid Amphipods from the Bay of Fundy region. *Bull. Nat. Mus. Can.* n° 183, p. 63-75.
- 1965. — Haustoriidae of New England (Crustacea : Amphipoda). *Proc. United States Nat. museum*, n° 3512, 117, p. 159-240.
- BRAJNIKOV (B.), 1941. — Sur quelques propriétés des limons. *C. R. Acad. Sc.*, 43, p. 271-273.
- BRAJNIKOV (B.), FRANCIS BOEUF (Cl.) et ROMANOVSKY (V.), 1943. — Techniques d'étude des sédiments et des eaux qui leur sont associées. *Act. Sc. Indust.*, Hermann éd., Paris, p. 1-110.
- BRUCE (J. R.), 1928. — Physical factors on the sandy beach. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 15, p. 535-552 et 553-565.
- BURBANCK (W. D.), 1961. — The biology of *Cyathura* sp., an estuarine Isopod of eastern North America. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, XIV, p. 969-971.
- BURBANCK (W. D.) and BURBANCK (M. P.), 1964. — A comparison of dorsal pattern of the estuarine isopods *Cyathura polita* of North America and *C. carinata* of Europe. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, XV, p. 865-870.
- CALLANE (B.), 1961. — Contribution à l'étude du milieu intercotidal (côtes charmantaises). *Trav. Cent. Rech. Etud. Océanogr.*, (N. S.), 4, 1-2-3, p. 1-118.
- 1963 a. — Sur la thixotropie apparente et la dilatibilité de certains sédiments. *C. R. Acad. Sc.*, 256, p. 228-230.

- 1963 b. — Le milieu interstitiel dans les sédiments sableux intercotidiaux. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 60, n° 1271, p. 1-32.
- CASPERI (H.), 1939. — Die Bodenfauna der Heigaländer Tiefen Rinne. *Helv. Wiss. Anzeiger*, 2, p. 1-112.
- GAUSSANEL (C.), 1965. — Recherches préliminaires sur le peuplement de coléoptères d'une plage sableuse atlantique. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N. S.)*, 1, (1), p. 197-248.
- CHAPMAN (G.) and NEWELL (G. E.), 1947. — The role of the body fluid in relation to movement in soft-bodied invertebrates. I. The burrowing of *Arenicola*. *Proc. Roy. Soc., B*, 134, p. 431-455.
- CHARNIAUX COTTON (H.), 1957. — Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels secondaires d'*Orchestia gammarella*. *Ann. Sc. Nat. Paris*, 19, p. 411-560.
- CHENG (C.), 1942. — On the fecundity of some Gammarids. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 25, p. 467-475.
- CHEVAIS (S.), 1937. — Croissance et races locales de *Corophium volutator*. *Trav. Sta. Biol. Rascoff*, 15, p. 101-131.
- CHEVREUX (E.), 1910. — Campagnes de la Melita. Les Amphipodes d'Algérie et de Tunisie. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 23, p. 145-285.
- CHEVREUX (E.) et FAGE (L.), 1925. — Amphipodes. *Faune de France*, Le Chevalier éditeur, n° 9, p. 1-488.
- CLARK (R. B.), ALDER (J. R.) et MACINTYRE (A. D.), 1962. — The distribution of *Nephtys* on the Scottish Coast. *J. Animal Ecology*, 31, p. 359-372.
- CLARK (R. B.) et HADERLIE (E. C.), 1962. — The distribution of *Nephtys californiensis* and *N. caecoides* on the Californian coast. *J. Animal Ecology*, 31, p. 339-357.
- CLAUS (C.), 1884. — Ueber *Apseudes Latreilli* Edw. und die Tanaliden. Pars I. *Jrb. Zool. Inst. Wien*, 3, p. 1-14.
- 1885. — Zur Beirhellung des *Apseudes*-Artikels des Herrn Bons. *Morphol. Jahrb.*, 11, p. 316-320.
- 1887. — Ueber *Apseudes Latreilli* Edw., und die Tanaliden. Pars II. *Jrb. Zool. Inst. Wien*, 7, p. 139-220.
- COBBET (J. J.), 1959. — Polytypisme antennulaire et rapport numérique des sexes chez *Cyathura carinata* (Kröyer). *C. R. Acad. Sc.*, 248, p. 2508-2510.
- 1960. — Etude de *Cyathura carinata* (Kröyer) (Isopode Anhuridae). I : Redescription de l'espèce et discussion systématique. *Cah. Biol. Mar.*, 1, 1960, p. 433-452.
- 1962. — Sur un lot de *Cyathura carinata* (Kröyer) (Isopode Anhuridae) provenant du Bassin d'Arcachon. Comparaison aux *C. carinata* vivant sur les côtes de la Manche. *Bull. Soc. Lm. Normandie*, 10^e série, 3, p. 142-144.
- COLMAN (J.), 1940. — On the fauna inhabiting intertidal seaweeds. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 24, p. 129-183.
- COLMAN (J. S.) et SEGROVE (F.), 1955 a. — The fauna living in Stoupe Beck sands, Robin Hood's Bay (Yorkshire, North Riding). *J. Animal Ecology*, 24, p. 426-444.
- COLMAN (J. S.) et SEGROVE (F.), 1955 b. — The tidal plankton over Stoupe Beck sands, Robin Hood's Bay (Yorkshire, North Riding). *J. Animal Ecology*, 24, p. 445-462.
- CHARTIER (M. A.), 1934. — Données numériques concernant les marées des côtes de France. *Service Hydrographique de la Marine*, n° 14-1016, Imprimerie Nationale, Paris, p. 1-71.
- GRAFFOHD (G. J.), 1937 a. — A review of the Amphipod genus *Corophium*, with notes on the British species. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 21, p. 589-630.
- 1937 b. — Notes on the distribution of burrowing Isopoda and Amphipoda in various soils on the sea bottom near Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 21, p. 631-646.
- 1937 c. — The fauna of certain Estuaries in West England and South Wales, with special reference to the Tanalidacea, Isopoda and Amphipoda. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 21, p. 647-662.
- DAHL (E.), 1946. — The Amphipoda of the Sound. Part II : Aquatic Amphipoda with notes on changes in the Hydrography and fauna of the area. *Acta Universitatis Lund N. F.*, 2, 42, 16, p. 1-49.
- 1952. — Some aspects of the ecology and zonation of the fauna of sandy beaches. *Oikos, Danmark*, 4, 1, p. 1-27.

- DAVANT (P.) et SALVAT (B.), 1961. — Recherches écologiques sur la macrofaune intercotidale du Bassin d'Arcachon. I : Le milieu physique. *Vie et Milieu*, 12, 3, p. 405-471.
- DEBYSER (J.), 1957. — La sédimentation dans le Bassin d'Arcachon. *Bull. Cent. Et. Rech. Sc. Biarritz*, 3, p. 405-418.
- 1961. — Contribution à l'étude géochimique des vases marines. *Thèse Fac. Sc. Paris*, 6 avril 1959, Soc. Ed. Technip., 1961, p. 1-249.
- DEBYSER (J.) et FONDEUR (C.), 1956. — Application des méthodes granulométriques à l'interprétation d'une série détritique actinétique. *Rev. Inst. Fr. Pétrole*, XI, 5, p. 551-572.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1955. — Sur la circulation des eaux marines et des eaux pluviales continentales dans les plages des mers à marées. *C. R. Acad. Sc.*, 240, p. 555-557.
- 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Hermann, Paris*, p. 1-740.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (Cl.), GERLACH (S.) et SIEWING (B.), 1954. — Recherches sur la faune des eaux souterraines littorales du Golfe de Gascogne. *Littoral des Landes, Vie et Milieu*, 5, 3, p. 373-407.
- DEMOLON (A.), 1948. — Principes d'Agronomie, tome I : Dynamique du sol. *Dunod, Paris*, p. 1-114.
- DENNELL (R.), 1933. — The habits and feeding mechanism of the Amphipud *Haustorium arenarius*. *J. Lin. Soc. London*, 38, p. 363-368.
- 1937. — On the feeding mechanism of *Apsedes talpa*, and the evolution of the Peracaridan feeding mechanism. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 59, 1, 2, p. 57-78.
- DIACH (P.), 1936. — Croissance allométrique et dimorphisme sexuel chez les Brachyures. *C. R. Acad. Sc.*, 203, p. 820-822.
- 1956. — Perspectives in the study of benthic fauna of the Continental shelf. *Symposium Perspectives in Marine Biology, California*, 24 mars-2 avril 1956, p. 33-46.
- DISSART (B.) et FRANCIS BOEUF (Cl.), 1949. — Technique du dosage de l'oxygène dissous dans l'eau basée sur la méthode de Winkler. *Circulaires du C.R.E.O.*, 49, 1, p. 1-8.
- EKMAN (S.), 1953. — Zoogeography of the sea. *London, Sidgwick and Jackson ed.*, p. 1-417.
- ELMHURST (R.), 1931. — Studies in the Scottish marine fauna. The Crustacea of the sandy and muddy areas of the tidal zone. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 51, 2, 21, p. 169-175.
- EMERY (K. O.), 1945. — Entrapment of air in beach sands. *J. Sedim. Petrol.*, XV, p. 39-49.
- ENEQUIST (P.), 1949. — Studies on the salt bottom Amphipods of the Skagerrak. *Zool. Bidrag. Uppsala*, 28, p. 295-492.
- ENRIGHT (J. T.), 1963 a. — Endogenous tidal and lunar rhythms. *Proc. Congr. Zool. Washington*, 4, p. 355-359.
- 1963 b. — The tidal rhythm of activity of a sand beach Amphipod. *Z. vergl. Physiol.*, 46, p. 276-313.
- FAGE (L.), 1933. — Pêches planctoniques à la lumière effectuées à Banyuls-sur-Mer et à Concarneau, III : Crustacés. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, LXXVI, p. 205-248.
- FAGE (L.) et DIACH (P.), 1956. — Colloque international sur la biologie comparée des espèces marines dans les différents districts de leur aire de répartition. Avant-projet. *Secrétariat de l'U.I.S.B.*, série B, n° 24, p. VII-XI.
- FISCHER (P.), 1887. — Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique. *Librairie Savy, Paris*, 1887, p. 1-1369.
- FISCHER (E.), 1929. — Recherches de bionomie et d'océanographie sur la Rance et le littoral de la Manche. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 5, III, p. 1-429.
- FISCHER-PIETTE (E.), 1934. — Sur la distribution verticale des organismes fixés dans la zone des littoralisations de la mer. *C. R. Acad. Sc.*, 198, p. 1724-1723.
- 1938. — Sur le caractère méridional du bios littoral du golfe de Gascogne. *C. R. Soc. Biogéog.*, 130, p. 61-65.
- 1940. — Sur quelques progrès récents et sur les méthodes et tendances actuelles en bionomie intercotidale (sublittoral rocheux, régions tempérées). *Mém. Soc. Biogéog.*, 7, p. 393-434.
- FOHSMAN (B.), 1944. — Beobachtungen über *Jaera albifrons* Leach an der Schwedischen Westküste. *Ark. Zool. Stockholm*, 35, A, 11, p. 1-33.
- FOURMARIER (P.), 1958. — Hydrogéologie. *Manson, Paris*, p. 1-294

- FRANCIS BOKUP (CL.), 1948. — Sur la possibilité de concevoir une physiologie des sédiments marins. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Marsette*, 1, p. 37-46.
- FRANKENBERG (D.) et BURBANCK (W. D.), 1963. — A comparison of the physiology and ecology of the estuarine isopod *Cyathura polita* in Massachusetts and Georgia. *Biol. Bull.*, 125, 4, p. 81-95.
- FRASEN (H. J.), 1935. — Experimental study of the porosity and permeability of elastic sediments. *J. Geol.*, 43, p. 910-1010.
- GRE (J. M.), 1961. — Ecological studies in Soufli Benfeet Creek, with special reference to the Amphipod genus *Corophium*. *Essex Nat.*, 30, p. 291-309.
- GIORDANI SOIRA (A.), 1954. — Caratteristiche generali dell'ambiente intercotidale e della sua zonazione. *Atti dell'Istituto Veneto di Scienze, lettere ed arti*, CXVI, p. 171-173.
- 1955. — Ricerche sull'ecologia e sul popolamento della zona intercotidale delle spiagge di sabbia fina. *Boll. Mus. Civico di Storia Nat. Venezia*, VIII, p. 1-151.
- GLANGEAUD (L.) et GANDIL (G.), 1939. — Phénomènes dynamiques intervenant dans le triage granulométrique des sables sur la dune du Pyla (Arcachon). *C. R. Acad. Sc.*, 209, p. 893-895.
- GLEMAREC (M.), 1961. — Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. *Cah. Biol. Mar.*, V, p. 33-96.
- GOMOU (M. T.), 1963. — L'analyse granulométrique des sables de quelques plages de la Mer Noire (rôte roumaine). *Rap. et P. V. des réunions de la C.I.E.S.M.M.*, XVII, 2, p. 123-131.
- GOODHART (C. B.), 1941. — The ecology of the Amphipoda in a small estuary in Hampshire. *J. Animal Ecology*, 10, 2, p. 306-322.
- GORDON (M. S.), 1960. — Anaerobiosis in Marine Sandy Beaches. *Amer. Iss. for Advances of Sciences*, 132, p. 616-617.
- GOULLIANT (M.), 1952. — Observations biologiques et recherches sur le pigment respiratoire chez l'Amphipode *Urothoe grimaldii*. *Bull. Soc. Zool.*, 77, 5-6, p. 388-394.
- GRATON (L. C.) et FRASEN (H. J.), 1935. — Systematic packing of spheres, with particular relation to porosity and permeability. *J. Geol.*, 43, p. 785-909.
- GRAY (J. E.), 1847. — List of the specimens of Crustacea in the collection of the British Museum. *London, Newman ed.*, p. I-VIII et 1-143.
- GURJANOVA (E. F.), 1962. — Amphipoda Gammaridea. *Tableaux analytiques de la Faune de l'U.R.S.S.*, 74, 1, p. 1-441.
- HAIT (T. J.) 1930. — Preliminary notes on the bionomics of the Amphipod *Corophium volutator* Pallas. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 16, p. 761-789.
- HAUTREUX (A.), 1909. — Bassin d'Arcachon et Région côtière des Landes. Températures et densités. *Bull. Sta. Biol. Arcachon*, 12^e année, p. 277-290.
- HOESTLANDT (H.), 1955. — Limite nordique de l'extension d'un crustacé marin de la faune lusitanienne, *Sphaeroma serratum*. *C. R. Acad. Sc.*, 240, p. 683-685.
- HOLME (N. A.), 1949. — The fauna of sand and mud banks near the mouth of the Exe estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 28, p. 189-237.
- 1953. — The biomass of the bottom fauna in the English Channel off Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 32, p. 1-49.
- 1961. — The bottom fauna of the English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 41, p. 397-461.
- HOWES (N. H.), 1939. — Observations on the biology and post embryonic development of *Idotea viridis* (Slabber) (Isopoda Valvifera) from New England Creek, south east Essex. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 23, 279-310.
- HUNT (O. D.), 1925. — The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 13, p. 560-599.
- JACOBSEN (J. P.) et KNIBSEN (M.), 1921. — Manuel pratique de l'analyse de l'eau de mer. II : Dosage de l'oxygène dans l'eau de mer par la méthode de Winkler. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 390, p. 1-16.
- JANCKE (O.), 1926. — Über die Brutpflege einiger Malacostraken. *Archiv f. Hydrobiol. B. Stuttgart*, XVII, p. 678-698.
- JENSEN (J. P.), 1958. — The relation between body size and number of eggs in marine malacostrakes. *Nedl. Danmarks Fisk. og Havunders.*, V S., II, 19, p. 1-25.

- JONES (N. S.), 1948. — The ecology of the Amphipoda of the south of the Isle of Man. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 27, p. 400-439.
- JUGUET (J.), 1964. — Le milieu interstitiel des sables submergés faucustes. *C. R. Acad. Sc.*, 253, p. 2392-2394.
- KING (C. A. M.), 1951. — Depth of disturbance of sand on sea beaches by waves. *J. Sediment Petrol.*, 21, p. 131-140.
- KINNE (O.), 1954. — Eidonomie, anatomie und Lebenszyklus von *Sphaeroma hookeri* Leach (Isopoda). *Kiel Meer.*, X, 1, p. 100-120.
- 1959. — Ecological data on the Amphipod *Gammarus duebeni*. A Monograph. *Ver. Inst. Meer.*, VI, p. 177-202.
- 1961. — Die Geschlechttsbestimmung des Flohkrebsses *Gammarus duebeni* Lillj. (Amphipoda) ist temperaturabhängig. Eine Entgegnung. *Crustaceana*, 3, 1, p. 56-69.
- 1961 a. — Growth, molting frequency, heart beat, number of eggs, and incubation time in *Gammarus zaidachi* exposed to different environments. *Crustaceana*, 2, 1, p. 26-36.
- KJENNERUD (J.), 1950. — Ecological observations on *Idothea neglecta* G.O. Sars. *Unt. Bergen Arb. natur.*, B. 7, p. 1-48.
- KNUDSEN (M.) et SMITH (K.), 1905. — La salinité de la Mer du Nord et des eaux adjacentes. *Rap. et P. V. des réunions du C.I.E.S.M.M.*, VI, p. XXVI-XXX et planches I à XV.
- LAFON (M.), 1953. — Recherches sur les sables côtiers de la basse Normandie et sur quelques conditions de leur peuplement zoologique. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 28, 3, p. 113-161.
- LAFOND (E. C.), 1939. — Sand movements near the beach in relation to tides and waves. *Proc. Sixth Pac. Sc. Cong.*, 2, p. 795-799.
- LANG (K.), 1955. — Tanaidacea from tropical West Africa. *Atlantide Rep.*, 3, p. 57-81.
- LADRAS (J.), 1957. — Plages et côtes de sable. *Collection du Laboratoire National d'Hydraulique. Eyrolles éd.*, p. 1-117.
- LASSERRE (P.), 1964. — Note sur quelques Oligochètes Enchytraeidae présents dans les plages du Bassin d'Arcachon. *P. V. Soc. Lin. Bordeaux*, 101, p. 1-5.
- 1966. — Oligochètes marins des côtes de France I : Bassin d'Arcachon. Systématique. *Cah. Biol. Mar.*, sous presse.
- LAUBIER (L.), 1966. — Le coralligène des Albères. Monographie biocéanologique. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 43, 2, p. 137-316.
- LE CAMPION (J.), 1966. — Contribution à l'étude des foraminifères du Bassin d'Arcachon et du proche Océan. *Thèse 3^e cycle. Aix-Marseille*, 30 juin 1966, p. 1-128 et 1-127.
- LE DANTEC (J.), 1956. — Observations sur un essai d'élevage d'huîtres portugaises en caisses ostréophiles. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 20, 2, p. 171-182.
- 1957. — Le Bassin d'Arcachon : conditions de milieu et gisements naturels d'huîtres. *Cons. Inter. Expl. Mer, Comité des Mollusques et des Crustacés*, n° 49, 5 pages ronéotypées.
- 1960. — Observations complémentaires sur les conditions de milieu du Bassin d'Arcachon. *Cons. Inter. Expl. Mer, Comité des Mollusques et des Crustacés*, n° 28, 8 pages ronéotypées.
- 1963. — L'ostréiculture dans le Bassin d'Arcachon et ses rapports avec les variations du milieu. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 27, 2, p. 203-210.
- 1965. — Remarques sur un cycle saisonnier des variations de la température de l'eau de mer au cours de la marée en une station fixe du Bassin d'Arcachon. *Cons. Inter. Expl. Mer, Comité des Mollusques et des Crustacés*, n° 51, 5 pages ronéotypées.
- LEFEVRE (P.) et LUCAS (G.), 1955. — Etudes de quelques sédiments marins des environs de Concarneau (Finistère). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 1 062, p. 1-36.
- LAGAÏÈRE (J.-P.), 1966. — Recherches sur la biologie et l'écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte des Landes et de la côte Basque. *Bull. Cent. Etud. Rech. sci. Biarritz*, 6, 2, p. 143-202. Publication reçue entre le dépôt du manuscrit et la correction des épreuves.
- LEGENDE (R.), 1909. — Recherches sur les variations de température, de densité et de teneur en oxygène de l'eau de la côte à Arcachon. *Bull. Sta. Biol. Arcachon*, 12^e année, p. 95-123.
- LEGRAND (J. J.) et JUHAULT (P.), 1961. — Glande androgène, cycle spermatogénétique et caractères sexuels temporaires ♂ chez *Cyathura carinata* Krøyer (Crustacé Isopode Anhuridé). *C. R. Acad. Sc.*, 252, 2318-2320.

1963. — Mise en évidence d'un hermaphroditisme prologynique fonctionnel chez l'isopode Aniluridé *Cyathura carinata* (Kröyer) et étude du mécanisme de l'inversion sexuelle. *C. R. Acad. Sc.*, 256, p. 2931-2933.
- LEMEUCIER (A.), 1960. — Essais de mise en évidence du rôle des antennules et des antennes dans les rencontres sexuelles chez *Sphaeroma serratum* (Fabr.) et *Idotea baltica* (Pallas). *Bull. Soc. Lin. Normandie*, 9, 10, p. 66-69.
- LIAO (H. H.), 1951. — Seasonal, diurnal and tidal movements and breeding of the free swimming malacostraca of Port Erin Bay. *Thesis presented for the degree of Ph. D. of University of Liverpool*, p. 1-161.
- LINKER (O.), 1939. — Die Biota des Jadebusenwattes. *Helv. Wiss. Meer.*, 1, p. 201-348.
- LOVEN (P. M.), 1934. — Undersökningar öfver Öresund XVII. Zur Kenntnis einiger Amphipoden und Isopoden im Öresund. *Acta Univ. Lund*, 30, 2, p. 1-14.
- LUBET (P.), 1957. — Considérations écologiques sur les herbiers du Bassin d'Arcachon. *P. F. Soc. Lin., Bordeaux*, 96, p. 95-104.
- LUNBY (J. R.), 1935. — Salinity and Temperature of the English Channel. Atlas of Charts. *Fish. Invest., London*, ser. 2, 14, 3, p. 1-67.
- MADE (M.), 1942. — A study of a marine benthic community with special reference to the micro organisms. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 25, p. 517-534.
- MEADOWS (P. S.), 1964 a. — Experiments on substrate selection by *Corophium* species : Films and Bacteria on sand particles. *J. Exp. Biol.*, 41, 499-511.
- 1964 b. — Experiments on substrate selection by *Corophium volutator* (Pallas) : depth selection and population density. *J. Exp. Biol.*, 41, p. 677-687.
- 1964 c. — Substrate selection by *Corophium* species : the particle size of substrates. *J. Animal Ecology*, 33, p. 387-394.
- MEADOWS (P. S.) et REID (A.), 1966. — The behaviour of *Corophium volutator* (Crustacea : Amphipoda). *J. Zool. London*, 150, p. 387-399.
- MILLER (M. A.) et BURBANCK (W. D.), 1961. — Systematics and distribution of an estuarine isopod crustacean, *Cyathura polita* (Stimpson, 1835), new comb., from the Gulf and Atlantic sea board of the United States. *Biol. Bull.*, 120, 1, p. 62-84.
- MILNE EDWARDS (M. H.), 1828. — Mémoire sur quelques Crustacés nouveaux. *Ann. Sc. Nat.*, 13, p. 287-304.
- MONON (Th.), 1923. — Prodrome d'une faune des Tanaïdaeco et des Isopoda des côtes de France. *Ann. Soc. Sc. Nat. Charente-Inférieure*, 37, 4, p. 19-125.
- MOVAGHAR (C. A.), 1964. — Verbreitung und ökologie der Amphipoden im Elbe-Aeslnar. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, XXIX, 11, 1-2, p. 97-119.
- MUNRO (F. H.), 1939. — The activity and metabolism of polkilothermal animals in different latitudes. *V. Proc. Zool. Soc. London*, A, 109, p. 141-156.
- NAYLOR (E.), 1955. — The life cycle of the isopod *Idothea emarginata* (Fabricius). *J. Animal Ecology*, 24, p. 270-281.
- NAYLOR (E.), SLINN (D. J.) et SPOONER (G. M.), 1961. — Observations on the British species of *Jassa* (Isopoda : Asellota). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 41, p. 817-828.
- NEWELL (G. E.), 1954. — The marine fauna of Whillstable. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 12, 7, p. 321-350.
- NICLOUX (M.), 1930. — Le dosage de l'oxygène dissous dans l'eau de mer. *Bull. Inst. Océanog., Monaco*, n° 563, p. 1-20.
- NORMAN (A. M.) et SCOTT (T.), 1906. — The Crustacea of Devon and Cornwall. *London*, W. Wesley and Son, p. 1-232.
- NORMAN (A. M.) et STEBBING (T. R. R.), 1886. — On the Crustacea Isopoda of the "Lightning", "Porcupine", and "Valorous" Expeditions. *Trans. Zool. Soc. London*, 42, p. 77-141.
- ORTON (J. M.), 1920. — Sea temperature breeding and distribution in marine animals. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 12, p. 339-366.
- PEARSE (A. S.), HUMM (H. J.) et WHARTON (G. W.), 1942. — Ecology of sand beaches at Beaufort, N. C. *Ecol. Monographs*, 12, 2, p. 135-190.
- PENNAK (R. W.), 1940. — Ecology of the microscopic Metazoa inhabiting the sandy beaches of some Wisconsin lakes. *Ecol. Monographs*, 10, p. 537-615.
- PERES (J. M.), 1961. — Océanographie biologique et Biologie Marine, I, la vie benthique. *Collection Euclide, P.U.F. Paris*, p. 1-154.

- PERES (J. M.) et PICARD (J.), 1955. — Biotopes et biocénoses de la Méditerranée occidentale comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique Nord-Oriental. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, XCII, 1, p. 1-72.
- 1958. — Manuel de Bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 23, 14, p. 1-122.
- PERKINS (E. J.), 1956. — The fauna of a sand bank in the mouth of the Dee Estuary. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 98, 9, p. 112-128.
- 1958. — The food relationships of the microbenthos, with particular reference to that found at Whistable, Kent. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 103, 1, p. 64-77.
- PETIT (G.), 1954. — Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie et Milieu*, IV, 4, p. 569-604.
- PETTICORN (F. J.), 1949. — Sedimentary rocks. *Harper and Bros.*, New York, 2nd, éd., p. 1-718.
- PIEDRE (F.), 1951. — Les conditions écologiques et le peuplement des vases d'eau douce. *Ann. Geogr. et Ecologique*, Le Chevalier, Paris, 1951.
- PIENANT (M.), 1927. — Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoa. Association de la faune fixée. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, 6, p. 3-58.
- 1932 a. — L'analyse mécanique des sables littoraux et leurs qualités écologiques. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 74, 29, p. 581-595.
- 1932 b. — Etude de bionomie intercoastale. La baie et la pointe de Quiberon. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, 10, p. 35-103.
- 1934. — Adaptation, écologie et biocénose. *Act. Sc. Indust.*, n° 103, p. 1-59.
- 1934 a. — Contribution à l'étude écologique des sables littoraux. *C. R. Soc. Biogéog.*, 11, p. 17-19.
- 1934 b. — Modifications récentes de faune et flore, baie de Quiberon et Murbihan. *Bull. Inst. Océanog. Monaco*, n° 648, p. 1-8.
- 1936. — Sur quelques types de sables littoraux. *C. R. Soc. Biogéog.*, 13, p. 1-3.
- 1939. — Etudes de Bionomie intercoastale. La baie de Donarnenez et ses abords. *Bull. Biol.*, 73, 4, p. 451-476.
- 1958. — Ecologie des sables intercoastaux et traduction approximative des données granulométriques en nombre de grains. *C. R. Acad. Sc.*, 246, p. 1582-1585.
- 1960. — Etudes écologiques sur les sables intercoastaux. I. Questions de méthode granulométrique. Application à trois anses de la baie de Quiberon. *Cah. Biol. Mar.*, 1, p. 295-340.
- 1961. — Faune des plages marines et granulométrie des sédiments. *Bull. Soc. Zool.*, LXXXVI, 4, p. 412-424.
- 1963. — Etudes écologiques sur les sables intercoastaux. II. Distribution des granulométries sur les plages bretonnes exposées au large. *Cah. Biol. Mar.*, II, p. 353-397.
- PRUVOT (G.), 1897. — Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale comparée à ceux du golfe du Lion. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, V, p. 511-639.
- REDEKE (H. C.), 1922. — Zur Biologie der Niederländischen Brackwasser Typen. *Bijdr. Dierk. Amsterdam*, 1922, p. 329-335.
- REES (C. B.), 1940. — A preliminary study of the ecology of a mud flat. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 24, p. 185-199.
- REIBISCH (J.), 1906. — Faunistisch-biologische Untersuchungen über Amphipoden der Nordsee I. II. *Wissensch. Meeres. Unters. Kiel*, VIII, 147-188 et IX, 185-237.
- REMANE (A.), 1940. — Einführung in die Zool. Ökologie der Nord und Ostsee. *Tierwelt der Nord- und Ostsee*, Lfg. 34 I, 238 S, 76 Abb.
- RENAUD-DEBYSER (J.), 1963. — Recherches écologiques sur la faune intersticielle des sables. Bassin d'Arcachon, Ile de Blinval, Bahamas. *Suppl. n° 15, Vie et Milieu*, p. 1-157.
- 1964. — Note sur la faune intersticielle du Bassin d'Arcachon et description d'un gastrotriche nouveau. *Cah. Biol. Mar.*, V, p. 111-123.
- RENAUD-DEBYSER (J.) et SALVAT (B.), 1963. — Eléments de prospérité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie et Milieu*, XIV, 3, p. 463-550.
- RIVIÈRE (A.), 1937. — Contribution à l'étude géologique des sédiments sableux. *Ann. Inst. Océanog. Monaco*, 17, 4, p. 213-240.
- RIVIÈRE (A.) et VERNHET (S.), 1957. — Contribution à l'étude physico-chimique de la sédimentation calcaire. *C. R. Acad. Sc.*, 244, p. 2080-2083.

- RODIER (E.), 1899. — Observations et expériences comparatives sur l'eau de mer, le sang et les liquides internes des animaux marins. *Trav. des Lab. Sta. Zool. d'Arcachon*, 1899, p. 103-123.
- ROUBAULT (A.), 1937. — Dimorphisme et croissance chez un Tanaïdaccé. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, 15, p. 135-152.
- ROUCH (J.), 1946 a. — Traité d'Océanographie physique. I : Sundages, 1943, p. 1-256; II : L'eau de mer, 1946, p. 1-349; III : Les mouvements de la mer, 1948, p. 1-413. Payot, Paris.
- 1946 b. — Température et salinité de la mer sur les côtes de France et d'Afrique du Nord. *Bull. Inst. Océanog. Monaco*, n° 904, p. 1-8.
- ROUVILLE (A. de), 1953. — Résultats de quelques études sur les variations du niveau des plages. *Ann. Ponts et Chaussées*, Paris, 1953, p. 1-8.
- RUGLIER (F.), 1959. — Etude biologique de l'Aber de Roscoff. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, 10, p. 1-350.
- SALVAT (B.), 1962. — Faune des sédiments meubles intertidaux du Bassin d'Arcachon. Systématique et Ecologie. *Cah. Biol. Mar.*, 11, p. 219-244.
- 1964. — Les conditions hydrodynamiques interséquentielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *C. R. Acad. Sc.*, 259, p. 1576-1579.
- 1966. — *Eurydice pulchra* Leach, 1815 et *Eurydice affinis* H. J. Hansen, 1905 (Isopodes Cirrallidae). Taxonomie, Ethologie, Ecologie, Répartition verticale et Cycle reproducteur. *Act. Soc. Lin., Bordeaux*, 103, A, 1, p. 1-77, 26 graphiques hors-texte.
- SCELLENBERG (A.), 1929. — Koperbau und Grabweise einiger Amphipoden. *Zool. Anz. Leipzig*, 85, p. 186-190.
- 1942. — Flohkrebse oder Amphipoden in : DAHL, *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresstelle*, teil 40, p. 1-252.
- SCHIJPSMA (K.), 1931. — Amphipoda van de Zuidersee. *Meded. Zuidersee Comm. Vltgeg. Nedert. Dierk.*, ver. 3.
- SCHLICK (W.), 1943. — *Haustorium arenarius* (Slabber) Ein merkwürdiger Flohkrebs als Schwammgraber im feuchten Sandstrand der Nordsee. *Zool. Anz Leipzig*, 142, p. 160-172.
- SCHOLLER (H.), 1955. — Hydrogéologie. Paris, *Institut Français du pétrole*, 2 volumes, p. 1-4-12.
- SCOTT (A.), 1922. — The food of the young Plaice (*Pleuronectes platessa*). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 12, p. 678-687.
- SEGESTRALE (S. G.), 1933. — Studien über die Bodentierwelt in südfinnischen Küstengewässern. *Acta Soc. Sc. Fenn. Comm.*, 4, p. 1-77.
- 1937. — Zur Morphologie und Biologie des Amphipoden *Pontoporeia affinis*, nebst einer Revision der Pontoporeia Systematik. *Commentat. Biol.*, 7, 1, p. 1-183.
- 1937. — Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. IV. Betandesschwankungen beim Amphipoden *Corophium arenarium*. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.*, 60, p. 245-255.
- 1940. — Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. VI. Zur Biologie der Amphipoden *Corophium volutator*, nebst Angaben über die Entwicklung und Rückbildung der Oostegitenborsten bei dieser Art. *Soc. Sc. Fenn. Comment. Biol.*, VII, 46, p. 1-40.
- 1959. — Synopsis of Data on the Crustacean *Gammarus locustra*, *Gammarus oceanicus*, *Pontoporeia affinis* and *Corophium volutator* (Amphipoda Gammaridae). *Commentat. Biol.*, 20, 5, p. 1-23.
- SEXTON (E. W.), 1924. — The moulting and growth stages of *Gammarus*, with description of the normal and intersexes. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 13, p. 340-364.
- SEXTON (E. W.) et MATTHEWS (A.), 1913. — Notes on the life history of *Gammarus chevreuxi*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 4, p. 546-556.
- SHEPARD (F. P.), 1948. — Submarine geology. *Harper and Brothers*, New York, p. 1-348.
- SHEPARD (F. P.) et LAFOND (E. G.), 1940. — Sands movements along the Scripps Institution pier, California. *J. Sc.*, 1940, 238, p. 272-285.
- SOURIE (R.), 1957. — Etude écologique des plages de la côte sénégalaise aux environs de Dakar (Macrofaune). *Inst. Hautes Etudes de Dakar*, III, p. 1-110.
- SOUTHWARD (A. J.), 1953. — The fauna of some sandy and muddy shores in the south of the Isle of Man. *Proc. and Trans. Liverpool Biol. Soc.*, 59, p. 51-71.

- SOWINSKY (B.), 1895. — Les Crustacés malacostraquies recueillis par deux expéditions pour les explorations des profondeurs de la Mer Noire en 1890-1891. *Vier. Mün. Soc. Nat.*, 14, p. 225-283.
- SPOONER (G. M.), 1950. — Notes on the Plymouth Marine Fauna. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 29, p. 247-255.
- SPOONER (G. M.) et MOORE (H. B.), 1950. — The ecology of the Tamar Estuary VI : an account of the macrofauna of the intertidal muds. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 25, p. 283-330.
- STAIGER (H.) et BOCQUET (C.), 1954. — Cytological demonstration of female heterogamety in Isopods. *Experientia*, 10, p. 64-69.
- 1956. — Les chromosomes de la super-espèce *Jaera murina* (F.) et de quelques autres Juuiriidae (Isopodes Asellotes). *Bull. Biol.*, 90, 1, p. 1-32.
- STEARNS (N. D.), 1927. — Laboratory tests on physical properties of water bearing materials. *U. S. Geol. Surv., Water Supply*, Pap. 596 P, p. 121.
- STEHNING (T. R. R.), 1906. — Amphipoda. I : Gammaridae. *Das Tierreich, Arsg. v. F. E. Schultze Lfg. 21. Berlin, R. Friedländer et S.*, 1906, p. I-XXXIX et p. 1-806.
- STEPHEN (A. C.), 1928. — Biology of *Tellina tenuis*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 15, p. 683-702.
- 1930. — Studies on the Scottish Marine fauna. Additional observations on the fauna of the sandy and muddy areas of the tidal zone. *Trans. Roy. Soc., Edinburgh*, LV1, II, 22, p. 521-535.
- 1932. — Notes on the biology of some lamellibranchs in the Clyde area. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 18, p. 51-68.
- STEPHENSEN (K.), 1940. — Marine Amphipoda. *Zoology of Iceland*, III, 26, p. 1-111.
- STOCK (J. H.) et DEVOS (A. P. C.), 1950. — Einige Wirbellose Tiergruppen des Dollartens-estuariums. *Verh. Kon. Ned. Geol. Mijnb. K. Gen. Geol. ser., DLXIX*, S. p. 203-220.
- STOPPORD (S. C.), 1951. — An ecological survey of the Cheshire foreshore of the Dee Estuary. *J. Animal Ecology*, 20, p. 103-122.
- THEISSER (G.), 1933. — Etude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Micropodia rostrata* (L.). *Bull. Biol.*, LXVII, 4, p. 401-404.
- 1935. — Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado*. *Trav. Sta. Biol. Rosoff*, 13, p. 93-130.
- TRANDRUP (H. M.), 1935. — Beiträge zur Ökologie der Wallenfauna auf experimentelles Grundlage. *Nord. Komm. Havundersog. Kbt. Ser. Fish.*, 10, 2, p. 1-125.
- THOMSON (G.), 1957. — Bottom communities (Sublittoral or shallow shelf). *Geol. Soc. America, Memoir* 67, p. 461-534.
- TROULET (M. J.), 1900. — Analyse mécanique des sols sous-marins. *Ann. des Mines*, 17, p. 401-447.
- TOULMOND (A.), 1964. — Les Amphipodes des faciès sableux intertidaux de Roscoff. Aperçus faunistiques et écologiques. *Ch. Biol. Mar.*, V, p. 319-342.
- TOULMOND (A.) et TRUCHOT (J. P.), 1964. — Faune marine de Roscoff : Amphipodes, Cumacés. *Suppl. Trav. Sta. Biol. Roscoff*, 1964, p. 1-42.
- TRASK (P. D.), 1930. — Mechanical analyses of sediments by centrifuge. *Economic Geology*, 25, p. 132-164.
- 1931. — Recent marine sediments. *Amer. Ass. Petrol. Geol.*, p. 1-736.
- TRAUT (W.), 1960. — Ist die Geschlechtsbestimmung des Flohkrebse *Gammarus duebeni* Lillj. (Crust. Amphipoda) temperaturabhängig ? *Naturwissenschaften*, 47, p. 454-455.
- TULKKI (P.), 1960. — Studies on the Bottom fauna of the Finnish Southwestern Archipelago. I : Bottom fauna of the Årslå Sound. *Ann. Zool. Soc. "Fenniae"*, 21, 3, p. 1-26.
- 1964. — Studies on the Bottom fauna of the Finnish Southwestern Archipelago. II : Bottom fauna of the polluted harbour area of Turku. *Arch. Soc. "Fenniae"*, 18, 3, p. 175-188.
- TURMEL (J. M.), 1959. — Ecologie des dunes littorales. I : La Porosité — II : Percolation et mouillabilité. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 31, p. 448-453 et 546-554.
- TWENHOPEL (W. H.) et TYLER (S. A.), 1941. — Methods of study of sediments. *Mc Grav Hill*, p. 105-120.
- VADER (W. J. M.), 1963. — Crustacea van Schiermonnikoog. *Her Zeeplan, Orgaan van de Strandgroep*, J. 3, 6, p. 96-107.

- 1965. — Intertidal distribution of Hainstorliid Amphipods in the Netherlands. *Botanica Gotoburgensia III*, p. 233-246.
- VANDEL (A.), 1945. — Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. IX : Recherches de génétique sur quelques Oniscoides. *Bull. Biol.*, 79, p. 168-216.
- WARSMAN (S. A.), 1933. — On the distribution of organic matter in the sea bottom and the Chemical nature and origine of marine humus. *Soil Sc.*, XXXVI, 2, august 1933.
- WATKIN (E. E.), 1937. — The Amphipod genus *Bathyporeia*. *Ann. Rep. Scot. Mar. Biol. Ass.*, 1936-1937, p. 1-3.
- 1939 a. — A revision of the Amphipod genus *Bathyporeia* Lindstrom. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 23, p. 211-236.
- 1939 b. — The swimming and burrowing habits of some species of the Amphipod genus *Bathyporeia*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 23, p. 457-465.
- 1939 c. — The pelagic phase in the life history of the Amphipod genus *Bathyporeia*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 23, p. 467-481.
- 1940. — The swimming and burrowing habits of the Amphipod *Urothoe marina*. *Proc. Roy. Soc. Edinburg*, 60, p. 271-280.
- 1941 a. — The yearly life cycle of the Amphipod *Corophium volutator*. *J. Animal Ecology*, 10, p. 77-93.
- 1941 b. — Observations on the night tidal migrant Crustacea of Kames Bay. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 25, p. 81-96.
- 1941 c. — The male of *Haustorius arenarius*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 25, p. 303-305.
- 1942. — The macrofauna of the intertidal sand of Kames Bay, Millport, Buteshire. *Trans. Roy. Soc. Edinburg*, LX, II, 16, p. 543-561.
- WIESER (W.), 1960. — Benthic studies in Buzzards Bay. II : The meiofauna. *Limnology and Oceanography*, 5, 2, p. 121-137.
- WISEMAN (J.) et BENNETT (H.), 1940. — In John Murray expedition, 1940, volume III, 33-34, 4, 1940.
- WISZNIEWSKI (J.), 1934. — Recherches écologiques sur le psammon et spécialement sur les Rotifères psammoniques. *Arch. Hydrobiol. Rybactwa*, 8, p. 149-272.
- WOLFF (W. J.), 1966. — Notes on Eurydice (Isopoda, Flabellifera) from the Netherlands. *Zool. Mededelingen*, 41, 14, p. 221-227.
- WOODWARD (S. P.), 1870. — Manuel de Conchytiologie. Paris, Savy éd., p. 1-657.
- YASSINI (I.), 1966. — Ecologie des associations d'Ostracodes du Bassin d'Arcachon et du littoral atlantique. Application à l'interprétation de quelques populations du tertiaire aquitain. Thèse, Fac. Sc. Bordeaux, 1966, n° 169.
- ZIMMER (C.), 1927. — Mysidacea, Cumacea, Tanalidacea Isopoda in : Kökenhuf u. Kru nbach, « Handbuch der Zoologie », 3 pt., 1, p. 607-766. Berlin. Gruyter.



Achévé d'imprimer le 31 Juillet 1967.

Printed in France.

Le Directeur-Gérant : Professeur CHABAUD.

60717. — Imp. LAHURE, 9, rue de Fleurus, Paris (6^e).
Dépôt légal : 2^e trimestre 1967.

