

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ANNÉLIDE POLYCHÈTE *OPHELIA BICORNIS* SAVIGNY 1920

par Gérard BELLAN

Au cours d'un séjour à la station de Biologie marine de Roscoff en mars 1960, j'ai été amené à considérer le problème de la répartition des *Ophelia* et, plus particulièrement, de l'espèce *Ophelia bicornis* SAVIGNY, dans la zone intertidale.

Cette étude était, à l'origine, purement bionomique puisqu'il s'agissait, pour moi, de comparer la répartition dans l'étagement biocoenotique de *Ophelia bicornis* en Manche par rapport à la place qu'occupe, en Méditerranée, l'espèce *Ophelia radiata* DELLE CHIAJE. Cependant, je devais vite me rendre compte que je ne pouvais me limiter au champ, somme toute étroit, que je me proposais tout d'abord d'explorer et mes recherches ne devaient pas tarder à m'entraîner vers l'étude d'un certain nombre d'*Ophelia*, d'un point de vue d'abord systématique puis, biogéographique.

Sur le plan systématique, j'ai cru utile de chercher à savoir quelle pouvait être la valeur exacte des coupures spécifiques et intraspécifiques pratiquées par les auteurs entre *Ophelia bicornis* SAVIGNY, *Ophelia radiata* DELLE CHIAJE, *Ophelia radiata* var. *barquii* FAUVEL et, plus récemment, entre les formes A, B et C de *Ophelia radiata*, distinguées par GIORDANI SOIKA en Méditerranée (1955).

C'est pourquoi j'ai été amené à développer l'étendue géographique de mes recherches ; c'est ainsi que j'ai pu étudier des *Ophelia* provenant de la région de Roscoff (anse de Kernic, Perharidy, banc de Batz), des îles Baléares (plage d'Alcudia de Majorque), de Corse (Campo di Loro, Santa Manza, Solenzara) de la côte nord de la Mer Egée (Salonique et Samothrace).

Avant de présenter les résultats qu'il m'a été possible d'obtenir, je voudrais remercier ceux qui ont bien voulu me prêter leur concours et plus particulièrement J. PICARD et tous mes camarades étudiants de troisième cycle d'Océanographie à Endoume.

Je ne prétends pas que ces quelques résultats soient exhaustifs, je me garderai d'émettre des théories mais, tout au plus, des hypothèses de travail.

I. — Techniques de récolte et d'étude.

1^o) Récolte des *Ophelia*.

Les *Ophelia* dont je me suis plus particulièrement préoccupé et dont j'ai précédemment donné la liste, vivent toutes dans les hauts niveaux sableux de l'étage médiolittoral (J. M. PÉRÈS et J. PICARD, 1959), ceci tant en Manche qu'en Méditerranée.

La récolte des *Ophelia* est justiciable de deux méthodes. Sur les grandes plages de sable un peu grossier de la Manche, il faut retourner ce sable avec une bêche, au-dessus de l'horizon à *Convoluta roscoffensis* ou du moins, là où cet horizon n'est pas net, au niveau supérieur des sillons verdâtres que font les Convolutés entraînés avec l'eau de rétention du sable vers la haute plage infralittorale à *Arenicola marina*. Il semble que les *Ophelia* soient disposées en des zones privilégiées qui sont moins remarquables par leur niveau au-dessous de la limite supérieure de l'étage médiolittoral que par leur répartition, en quelque sorte horizontale, dans une étendue plus ou moins restreinte de la plage. Il y a concentration des *Ophelia* en des endroits particuliers et le peuplement s'interrompt brusquement ; on passe, en quelques mètres, de l'abondance relative des *Ophelia* à leur totale absence. Ceci se produit notamment à Perharidy et sur le banc de Batz. A Kernic, les *Ophelia* sont localisées dans les cuvettes où stagne un peu d'eau ; ces cuvettes se trouvent alignées

entre les rides que forme le banc de sable ; ces rides, très grands ripple-marks, sont sensiblement perpendiculaires au ruisseau qui serpente dans l'anse, seules les cuvettes les plus proches du ruisseau, qui sont aussi les plus petites, étaient peuplées par les *Ophelia*, mais il semblerait, d'après CORNET et RULLIER (1951), que leur localisation varie d'une année à l'autre, sûrement avec les bancs de sable et le tracé du ruisseau. J'ajouterai qu'on récolte parfois, avec les *Ophelia bicornis*, des *Nerine cirratulus* ; nous verrons ultérieurement ce que représente ceci.

En Méditerranée, l'étage médiolittoral, et plus précisément sa partie supérieure, dans laquelle on trouve *Ophelia radiata* et ses différentes formes, est, altitudinalement, fort restreint. L'emploi d'une bêche ne se justifie plus et il est préférable de creuser un trou ; lorsqu'il est assez profond, il a tendance à se remplir d'eau et en remuant le fond avec la main, on met « en suspension » les *Ophelia* qui sont entraînées avec l'eau dans le fond de l'excavation. Cette méthode, préconisée par GIORDANI SOIKA, donne d'excellents résultats, surtout par mer calme. En cas de déferlement ou si les eaux sont hautes, on peut projeter des poignées de sable à la limite supérieure qu'atteignent les vagues ; les *Ophelia* se ramassent alors directement sur le sable et ne risquent pas d'être entraînées par le ressac ; d'ailleurs, si les poignées de sable sont trop importantes, le peu d'eau qui les atteint suffit à entraîner la partie superficielle du sable et à mettre « à nu » les *Ophelia* ; ce procédé, utilisé notamment à Solenzara, nous a donné de très bons résultats. Dans la Mer méditerranée et ses dépendances, en règle générale les *Ophelia radiata* se trouvent en dessus des *Nerine cirratulus* ainsi que l'affirment J. M. PÉRÈS et J. PICARD (1959) ; plus rarement, ces deux espèces sont mélangées, mais alors toujours avec très nette dominance de l'une ou de l'autre, suivant le niveau ; parfois, dans toute l'étendue du médiolittoral, on ne rencontre que l'une de ces deux espèces, selon l'indice granulométrique du sable, semble-t-il. Là où le sable est très pauvre en calcaire, ce qui est le cas des sables granitiques des plages corses, on trouve en abondance, le Pélécy-pode calcifuge (d'après P. MARS) *Mesodesma corneum*. Nous aurons de nouveau l'occasion de revenir sur le mélange des deux espèces de Polychètes *Ophelia radiata* et *Nerine cirratulus* au cours du chapitre que nous consacrerons à la Bionomie.

Pour chaque station, nous avons, dans la mesure du possible, recueilli cent individus au minimum (en fait, 110 ou 120 afin d'éviter l'étude des exemplaires abimés au cours de la récolte), et nous les avons immédiatement plongés dans des flacons préalablement à demi remplis d'alcool à 75°, ce qui tue instantanément les Polychètes et les durcit.

2°) *L'étude au laboratoire des échantillons recueillis.*

La distinction entre les deux espèces d'*Ophelia* considérées : *Ophelia bicornis* et *Ophelia radiata*, entre *Ophelia radiata* et *Ophelia radiata* var. *barquii* et entre les formes A, B et C (selon GIORDANI SOIKA) se fait suivant le nombre de paires de branchies et leur disposition. Je rappellerai sommairement, dans un petit tableau, les différenciations spécifiques et intraspécifiques de ces *Ophelia*.

Branchies commençant	} 15 paires de branchies	<i>Ophelia bicornis</i> .		
éventuellement			} 14 paires de branchies	<i>O. radiata</i> typique (forme A).
au 10 ^e sétigère				
Branchies commençant au 11 ^e sétigère, 14 paires de branchies				
ou, plus souvent, moins (13 ou 12)		<i>O. radiata</i> (f. B).		
Branchies commençant au 12 ^e sétigère, 11 ou 12 paires de branchies		<i>O. radiata</i> (f. C).		

Ces caractères sont les seuls, ainsi que l'a fait remarquer GIORDANI SOIKA, qui différencient les espèces et les races les unes des autres. Il nous a donc fallu séparer, au laboratoire, par comptage du nombre de branchies de chaque côté des animaux que nous avons examinés les différentes espèces ou formes présentes dans une même population, dans un groupe de 100 individus provenant d'une même localité. Par ailleurs, contrairement à GIORDANI SOIKA, je ne considère pas comme individus anormaux ceux dont le nombre de branchies ou la répartition des branchies n'est pas la même de chaque côté d'un même individu. Ce cas m'a paru trop fréquent ; on ne peut considérer comme anormaux le quart,

voire le tiers des individus d'une population, sauf à admettre qu'il s'agit d'un peuplement en voie de dégénérescence, d'une espèce en voie d'extinction, ce qui me paraît difficilement soutenable, ce groupe d'espèces d'*Ophelia* ayant toute apparence, au contraire, d'être en pleine évolution dynamique ; les individus sont souvent abondants, de belle taille. Un tel dynamisme ne peut être que le fait d'une espèce encore («jeune»), dont l'évolution est un fait récent. Par ailleurs, la branchie qui peut manquer sur un côté de l'animal est toujours la dernière, sauf pour les exemplaires bretons auxquels il manquait, parfois, une ou deux branchies au milieu des segments branchifères ; il s'agissait alors d'exemplaires abimés au cours de la récolte que je me suis efforcé de ne pas utiliser dans mes comptages.

En outre, j'ai tenu compte, d'une manière assez grossière, des branchies que je considère comme atrophiées. Ces branchies, les premières ou les dernières, étant pour moi celles dont la longueur n'atteint pas la moitié de celle des branchies normales de l'animal.

Dans les tableaux récapitulatifs que je donnerai, l'atrophie des branchies postérieures sera indiquée par le signe < et seule cette atrophie apparaîtra d'emblée dans le tableau, l'atrophie ou la tendance à l'atrophie des branchies antérieures sera mise en évidence, de façon globale pour une population donnée, par une courte citation dans le texte lui-même.

II. — Valeur des coupures spécifiques et intraspécifiques entre les espèces *Ophelia bicornis* SAVIGNY et *Ophelia radiata* DELLE CHIAJE.

1^o) Travaux antérieurs sur les *Ophelia* des hauts niveaux sableux.

Depuis la description de ces deux espèces par leurs inventeurs, un certain nombre d'auteurs ont étudié, voire redécrit ces espèces. Parmi ceux-ci, nous pensons qu'il serait utile d'analyser les travaux de SAINT JOSEPH (1898), FAUVEL (1925 et 1927) et GIORDANI SOIKA (1955).

a) Travaux de SAINT JOSEPH. — Dans le tome III des Annélides Polychètes des côtes de France, de SAINT JOSEPH donne une description assez complète de *Ophelia bicornis* ; ainsi que l'avait déjà noté FAUVEL (1925), il commet une erreur en n'attribuant à cette espèce que neuf segments antébranchiaux ; sûrement n'a-t-il pas vu les soies du premier sétigère.

Au cours d'une description très documentée d'*Ophelia neglecta*, espèce infralittorale possédant 18 paires de branchies, de SAINT JOSEPH évoque rapidement *Ophelia radiata* à laquelle il attribue dix segments antérieurs abranchés et 14 segments branchifères.

b) Travaux de FAUVEL. — Dans une révision des Ophéliens des côtes de France, il donne, en 1925, une diagnose des espèces *Ophelia bicornis* SAV. et *Ophelia radiata* D. CH. qu'il différencie exclusivement par le nombre de paires de branchies : 15 pour la première, 14 pour la seconde. Il est d'ailleurs curieux de noter que FAUVEL, trouvant au Croisic une *Ophelia* à 14 paires de branchies, la nomme *Ophelia bicornis* et non *Ophelia radiata*, pour ce simple fait qu'elle se trouvait en compagnie d'authentiques *Ophelia bicornis* à 15 paires de branchies. Toutefois, bien qu'en insistant sur la constance dans la différenciation spécifique de ces deux espèces, en fonction du nombre de paires de branchies, FAUVEL s'interroge pour savoir s'il s'agit vraiment de «deux espèces distinctes ou seulement de deux races géographiques». Le problème est déjà posé.

En 1927, FAUVEL décrit sommairement une variété *barquii* de *Ophelia radiata*. Cette variété est longuement étudiée dans l'ouvrage que DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1960) consacre à la «Biologie des eaux souterraines littorales» et dans lequel il publie une lettre que lui a envoyée FAUVEL. La variété *barquii* se distingue du type par la présence de 13 paires de branchies, nombre qui peut descendre à 12 et même 11 paires. Tous les autres caractères sont ceux de *Ophelia radiata* typique.

c) Travaux de GIORDANI SOIKA. — Dans le remarquable mémoire qu'il a consacré aux «Ricerche sull'ecologia e sul popolamento della zona intercotidale delle spiagge di sabbia fina», GIORDANI SOIKA (1955) a étudié, d'un point de vue systématique, les *Ophelia radiata*.

Il cite aussi *Ophelia bicornis* et semble admettre qu'il y ait deux espèces. Ses recherches ont surtout porté sur *Ophelia radiata* pour laquelle il distingue trois formes : une forme A, dont la première paire de branchies débute au dixième sétigère, une forme B, dont la première paire de branchies se trouve au onzième sétigère et une forme C, rarissime, localisée à Gallipoli (Mer ionienne) et Circeo (Mer tyrrhénienne), dont la première paire de branchies est repoussée au douzième sétigère. GIORDANI SOIKA ne semble pas tenir compte de la variété *barquii*, laquelle rentrerait, indifféremment dans l'une ou l'autre forme. La forme A possède de 12 à 14 paires de branchies ; il en est de même pour la forme B, étant toutefois entendu que les individus à 14 paires de branchies sont les plus rares. La distribution de ces formes et des individus à nombre de branchies plus ou moins important varie géographiquement, mais cela étant partie intégrante du problème, non plus systématique, mais biogéographique, nous en discuterons dans le chapitre suivant. Par ailleurs, nous verrons, dans le dernier paragraphe du présent chapitre, quelle valeur il est possible d'accorder aux formes distinguées par GIORDANI SOIKA. Auparavant, nous allons présenter les résultats des études qu'il nous a été personnellement possible d'effectuer.

2^o) *Recherches personnelles sur la différenciation spécifique et intraspécifique des Ophelia médiolittorales.*

Nous avons pu étudier quelques centaines d'*Ophelia bicornis* et d'*Ophelia radiata* provenant de diverses localités de la Manche, de la Méditerranée occidentale et de la Mer Egée. Comme je l'ai déjà dit, il a été récolté, autant que pouvait ce faire, une centaine d'individus dans chaque localité prospectée. Pour différencier les espèces, sous-espèces et formes, nous avons compté le nombre de branchies, comme il a été indiqué dans le chapitre précédent.

a) *Région de Roscoff.* — Nous avons trouvé des *Ophelia* à Kernic, Perharidy et Batz. Dans cette dernière localité, le nombre trop faible d'individus récoltés ne nous a pas permis de faire un comptage branchial.

TABEAU I

	Kernic sur 55 individus		Perharidy sur 108 individus	
	Nombre	%	Nombre	%
15 branchies de chaque côté.	45	81,81	81	75
15 branchies d'un côté, 14 de l'autre côté.....	7	12,73	20	18,5
15 branchies d'un côté, 13 de l'autre.....	3	5,45	7	6,5

De la première localité, j'ai pu examiner 55 individus, et 108 de la seconde. Je résumerai dans le tableau I, les résultats que m'ont donné ces comptages.

La perte d'une ou de deux branchies sur un des côtés n'est pas le fait d'individus anormaux sinon il faudrait admettre que 18 à 25 % des individus d'une population sont des anormaux ; par ailleurs, la tendance, légère, à la réduction de la dernière paire de branchies commence à se manifester.

A Roscoff, nous avons l'espèce *Ophelia bicornis* mais un certain nombre d'individus marquent une certaine tendance à l'évolution vers *Ophelia radiata*, voire *Ophelia radiata* var. *barquii* par perte d'une ou de deux branchies postérieures.

b) *Côte orientale de l'île de Majorque.* — J. PICARD m'a confié l'étude de 14 *Ophelia* qu'il avait récoltées en 1956 au cours d'une mission aux Baléares.

Sur les 14 individus, deux possédaient 13 paires de branchies normales, un, 13 paires de branchies, mais la dernière paire était régressée, passage vers les formes à 12 paires représentées par 11 individus dont quelques-uns avaient leur ultime paire de branchies plus courte que les précédentes. Par ailleurs, la majorité des individus avaient leur première paire de branchies régressée, ce qui indique un stade précédent la forme B.

c) *Côtes de la Corse.* — Je rappellerai avoir récolté des *Ophelia* dans les sables médiolittoraux de trois stations corse : Campo di Loro, golfe de Santa Manza dans le sud-est de l'île, Solenzara sur la côte orientale.

Pour chaque localité, nous avons étudié 100 individus, selon les critères précédemment fixés.

Nous allons noter, dans le tableau ci-joint, le nombre d'exemplaires présentant le même nombre de branchies sur chaque côté, ainsi que les individus ayant leurs dernières branchies réduites. Dans le cas où la première branchie serait absente, sur l'un des côtés, nous l'indiquerons par le signe « f B » (tabl. II).

TABLEAU II

	Campo di Loro	Santa Manza	Solenzara
14 et 14	10		
14 et 14 <		5	
14 < et 14 < ...	35	19	11
14 et 13	6	14	8
14 < et 13 < ...	7	19	16
13 et 13	11	22	21
13 < et 13 < ...	27	11	40
13 et 12	2	10	2
13 fA et 12 fB ..	2		2
type <i>radiata</i>	58	57	35
type <i>barquii</i>	42	43	65

A ce tableau, j'ajouterai que presque tous les individus provenant de Corse ont leur première paire de branchies réduite, il y a toutes les formes de passage entre les individus à première paire de branchies de longueur normale, les plus rares, jusqu'aux exemplaires dont la longueur des branchies de la première paire n'atteint pas la moitié de celle des autres branchies, et qui sont la majorité. Ce phénomène était particulièrement net pour les exemplaires de Campo di Loro et de Solenzara qui étaient de grande taille. Après l'étude de ce tableau, nous pouvons dire qu'il existe toutes les formes de passage possibles entre les individus à 14 paires de branchies et ceux à 13 paires de branchies, entre les *Ophelia radiata* typiques et les *Ophelia radiata* var. *barquii* à 12 ou 13 paires de branchies. Il arrive même qu'une forme de passage, c'est-à-dire les individus ayant 12 paires de branchies normales et la treizième paire atrophiée dominant, c'est ce qui se passe à Campo di Loro et à Solenzara. Nous pourrions multiplier les exemples. Sur 100 individus, nous en avons 89 à Campo di Loro, 88 à Santa Manza et 89 à Solenzara qui peuvent être considérés comme des formes de passage vers l'une ou l'autre variété. Ce phénomène n'est pas valable seulement pour les formes typiques de *Ophelia radiata* et *O. radiata* var. *barquii*, celles dont les branchies débutent au dixième sétigère et qui constituent la forme A de GIORDANI SOIKA, si l'on considère la réduction subie très fréquemment par la première paire de branchies, et même la disparition complète

sur l'un des côtés de l'une de ces branchies, nous sommes conduits à envisager le passage, vers la forme B du même auteur, d'un certain nombre d'individus que l'on devrait logiquement ranger parmi la forme A, si l'on considérait le seul critère de la présence ou de l'absence de branchies au dixième sétigère et si l'on négligeait la réduction que peuvent subir ces branchies chez certains individus.

d) *Côte nord de la Mer Egée.* — Je dois à l'obligeance de J. PICARD et J. LABOREL d'avoir pu examiner deux très intéressantes récoltes d'*Ophelia* provenant de Salonique et de Samothrace.

Nous avons examiné 100 exemplaires recueillis à Salonique, tous de la forme A, mais plus du quart d'entre eux manifestaient un début ou moins marqué d'atrophie de la première paire de branchies. Il en était de même pour les 40 individus récoltés à Samothrace. Nous présenterons, dans un tableau, les résultats chiffrés de nos comptages (tabl. III).

TABLEAU III

	Salonique	Samothrace	
	100 individus	nombre	%
15 et 15	6	6	15
15 et 15 <.....	9	4	10
15 < et 15 <...	38	17	42,5
15 et 14	9	4	10
14 et 14	37	9	22,5
13 et 13	1		
type <i>bicornis</i>	62	31	77,5
type <i>radiata</i>	37	9	22,5
type <i>barquii</i>	1		

L'étude de ce tableau nous permet de constater que ces deux populations se composent d'un mélange d'*Ophelia bicornis* et d'*Ophelia radiata*. A Salonique, un exemplaire de la variété *barquii* a été recueilli. Il y a toutes les formes de passage entre les *Ophelia bicornis* et les *Ophelia radiata*. Nous notons un phénomène tout à fait analogue à celui que nous avons constaté pour *Ophelia radiata* et *Ophelia radiata* var. *barquii* : l'abondance des formes de passage qui se manifeste, dans le cas des populations grecques, pour *Ophelia bicornis* et *O. radiata*. Nous assistons là à une évolution parallèle. A cela, s'ajoute une tendance à l'évolution de la forme A vers la forme B.

3°) Conclusions.

Devant l'accumulation des faits, je pense qu'il me sera facile de conclure.

En considérant la fréquente instabilité des critères qui avaient présidé aux coupures spécifiques et intraspécifiques, en remarquant que l'examen de populations d'origines géographiques très différentes et de races variées nous montre une évolution parallèle dans ces populations, en montrant combien les critères utilisés varient faiblement et que tous les types de passage possibles existent à l'intérieur d'une même communauté, je pense être en mesure de proposer la réunion en une seule espèce, des différentes espèces, variétés et formes qu'avaient créées les auteurs sous les noms d'*Ophelia bicornis* SAVIGNY, *Ophelia radiata* DELLE CHIAJE, *Ophelia radiata* var. *barquii* FAUVEL et même *Ophelia taurica* BACESCÙ connue de la Mer noire, et assimilée à *Ophelia bicornis* par MOKIEVSKY (1949).

L'espèce *Ophelia bicornis*, décrite en 1820 par SAVIGNY ayant, du fait d'ancienneté, la priorité, je propose que ce nom soit conservé pour désigner l'espèce globale que j'ai

étudiée. Toute autre coupure n'a de valeur que raciale, ou ne distingue que de simples formes.

Cependant, je tiens à préciser que si le nombre de paires de branchies n'a qu'un intérêt relatif, dans les limites fixées, l'idée de formes A, B et C introduite par GIORDANI SOIKA me semble beaucoup plus féconde. Elle est d'ailleurs basée sur un caractère morphologique plus constant : la perte d'une ou deux paires de branchies antérieures. Si même l'on considère que ce critère n'a guère plus de valeur, sur le plan strictement systématique, que la réduction du nombre de branchies à partir des dernières, il est tentant de le conserver pour l'intérêt qu'il présente d'un point de vue, cette fois biogéographique, et surtout pour l'aide qu'il apporte à une esquisse sur l'origine possible du peuplement en *Ophelia bicornis* de la Méditerranée.

Allant même au-delà de ce qu'avait GIORDANI SOIKA, je considérerai que les individus de la forme B à 14 paires de branchies qu'il a recueillis à Alassio et Forte dei Marmi dérivent directement d'*Ophelia bicornis* à 15 paires de branchies ayant perdu leurs premières paires et ne sauraient être des formes B d'*Ophelia radiata*, lesquelles se seraient enrichies d'une paire de branchies postérieure.

Cette question de la répartition biogéographique d'*Ophelia bicornis* que je viens de poser sera développée tout au long du prochain chapitre.

III. — Répartition biogéographique de *Ophelia bicornis* SAVIGNY et origine possible du peuplement méditerranéen.

Sous les noms de *Ophelia bicornis*, *Ophelia radiata*, *Ophelia radiata* var. *barquii*, *Ophelia radiata* formes A, B et C, *Ophelia taurica*, de nombreuses citations chez les auteurs nous renseignent sur l'extension, le long des côtes européennes, de cette *Opheliidae*. Nous rappellerons succinctement les principales stations où furent récoltées des *Ophelia* médiolittorales et sous quels noms elles furent désignées. Ensuite, nous nous efforcerons d'expliquer ce qu'a pu être l'évolution du peuplement méditerranéen de cette espèce.

1^o) *Extension géographique de l'espèce Ophelia bicornis.*

a) *Répartition d'Ophelia bicornis sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique.* — En 1915, ALLEN signalait la présence d'*Ophelia bicornis* dans la région de Plymouth. WILSON étudie les larves de cette espèce depuis plusieurs années ; il récolte les adultes dans la région d'Exmouth.

Sur les côtes de France, *Ophelia bicornis* est assez commune dans la région de Roscoff, CORNET et RULLIER (1951) affirment la présence d'*Ophelia radiata* et de sa variété *barquii* à Kernic. PRENANT signale et étudie *Ophelia bicornis* de la baie de Quiberon. Au Croisic, il semble que de très rares *Ophelia bicornis* à 14 paires de branchies soient mélangées aux *Ophelia bicornis* typiques. On ne connaît aucune station à *Ophelia bicornis* sur les côtes de la Manche, à l'est de Roscoff.

BOISSEAU (1952), étudiant la répartition d'*Ophelia bicornis* dans la région d'Arcachon, note que cette espèce, qui se trouve d'abord seule à l'intérieur de la baie, voit ses peuplements progressivement envahis par *Ophelia radiata* au fur et à mesure qu'on se rapproche de la haute mer pour disparaître complètement et céder la place à un peuplement homogène d'*Ophelia radiata* à Pilat-Plage.

RIOJA indique la présence d'*Ophelia bicornis* à Marin, sur les côtes de Galicie (1923). FAUVEL (1927), citant RIOJA (1917), signale *Ophelia radiata* de Santander.

Sur les côtes occidentales du Maroc, des populations d'*Ophelia bicornis* à 15, 14 et 13 paires de branchies ont été étudiées par GIORDANI SOIKA, les exemplaires examinés appartenaient tous à la forme A. Il en est de même, d'ailleurs, pour tous les exemplaires récoltés sur les côtes de la Manche et de l'Océan atlantique.

b) *Répartition d'Ophelia bicornis en Méditerranée.* — Il semble bien que ce soit en

Méditerranée que les populations d'*Ophelia bicornis* présentent les plus grandes variations d'ordre systématique. De nombreux travaux anciens la citent, le plus souvent, sous le nom d'*Ophelia radiata*, espèce qui fut longtemps considérée comme propre à la Méditerranée. Le récent travail de GIORDANI SOIKA n'indique pas moins de 28 stations où elle fut récoltée, soit sous sa forme typique à 15 paires de branchies, soit sous ses formes à nombre de paires de branchies réduits. Il semble exceptionnel que les populations soient homogènes, mais il arrive que tel ou tel indice branchial prédomine dans elle ou telle localité.

D'après GIORDANI SOIKA (1955 et 1956), sur la côte occidentale de l'Espagne et jusqu'à Sète, il y a un mélange d'*Ophelia* à 15, 14 et 13 paires de branchies, le stock d'individus pourvus de 15 paires de branchies allant en augmentant du sud vers le nord, la majorité des individus sont du type A ; il y a renversement de la majorité à partir du golfe de Gênes et, en longeant la côte occidentale de l'Italie, la forme B l'emporte très nettement et immédiatement, à l'extrémité sud de l'Italie, à Circeo et Gallipoli, existe même une forme C. GIORDANI SOIKA note aussi la décroissance de la moyenne branchiale du nord vers le sud : à Alassio, la moyenne branchiale est de 13,862, à Gallipoli, elle n'est plus que de 12,267.

En Corse, Sardaigne et Sicile et sur les côtes d'Afrique du nord, on retrouve la forme A, mais à dominance d'individus ayant 14 ou moins de 14 paires de branchies ; dans le sud de l'Italie, en Sardaigne, en Sicile et à Oran, on trouve des individus appartenant à la forme B.

Il faut cependant aller sur la côte italienne de l'Adriatique pour rencontrer un mélange important des formes A et B, avec, comme il est normal, une moyenne branchiale diminuant du nord vers le sud.

GIORDANI SOIKA a aussi étudié des *Ophelia* du type A à 13 ou 14 paires de branchies, provenant de Paros, Zea et Santorin, dans le sud de l'archipel égéen et des *Ophelia* du type B à 13 paires de branchies, recueillies en Crète.

J'évoquerai ici les *Ophelia bicornis* que j'ai récoltées en Corse et celles qui m'ont été rapportées de Majorque et de la Mer Egée.

1°) *Ophelia* récoltées en Corse. — Toutes ces *Ophelia*, je l'ai dit, appartenaient au type A à 13 ou 14 paires de branchies, mais évoluaient vers le type B.

On peut montrer l'évolution possible de trois peuplements. La première population, celle de Campo di Loro étant à forte majorité du type à 14 paires de branchies, la troisième (Solenzara), du type à 13 paires de branchies, la seconde (Santa Manza), bien qu'à dominance du type à 14 paires de branchies, peut toutefois être considérée comme formant passage avec la population orientale (fig. 1).

2°) *Ophelia* recueillies aux Baléares. — Seule la forme A était représentée (avec tendance vers la forme B) par des exemplaires à 12 paires de branchies, en majorité et 13 paires pour quelques individus.

3°) Les *Ophelia* du nord de la Mer Egée. — Le type à 15 paires de branchies était nettement dominant, tout particulièrement à Samothrace où il était représenté par 31 individus sur 40. La dominance de ce type est, par ailleurs, à mettre en relation avec le caractère septentrional de la faune de la Mer Egée dont les peuplements ressemblent, trait pour trait, à ceux que l'on peut rencontrer dans la Méditerranée nord-occidentale.

c) *Présence d'Ophelia bicornis en Mer noire.* — *Ophelia bicornis* est souvent citée de la Mer noire, particulièrement par VALKANOV de Sosopol (Bulgarie) et MOKIEVSKY (1949) qui, par ailleurs, considère que l'*Ophelia taurica* signalée des côtes de Roumanie par BACESCO (1940) n'est autre que notre *Ophelia bicornis*.

Je résumerai l'état actuel de nos connaissances sur la répartition des *Ophelia bicornis* en Europe par une carte qui indiquera la forme dominante et le nombre de paires de branchies qu'elle possède, pour les localités les plus importantes. Les peuplements où le mélange des diverses formes est notable verront cette particularité mise en évidence par l'indication des formes A, B ou C présentes et le nombre de paires de branchies dominant pour chacune d'entre elles (fig. 2).

2^o) *Origine du peuplement méditerranéen en Ophelia bicornis.*

C'est à GIORDANI SOIKA que revenait le mérite, en 1955, puis en 1956, d'avoir proposé, le premier, un schéma expliquant l'origine possible du peuplement de la Méditerranée par l'espèce *Ophelia radiata* et plus particulièrement par sa forme B. Pour lui, la population ancestrale vient de la forme A à 14 paires de branchies d'*Ophelia radiata* vivant en Atlantique, laquelle,

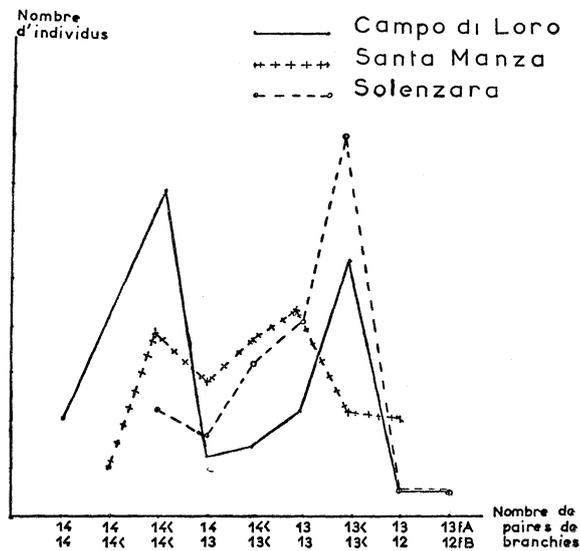


FIG. 1. — *Evolution possible des trois peuplements d'Ophelia récoltés en Corse.*

une fois entrée en Méditerranée, aurait évolué sous l'influence d'un climat plus chaud. Cette réduction du nombre de paires de branchies se serait faite de deux manières, à partir des premières, pour les populations crétoises, à partir des dernières pour les populations nord-africaines.

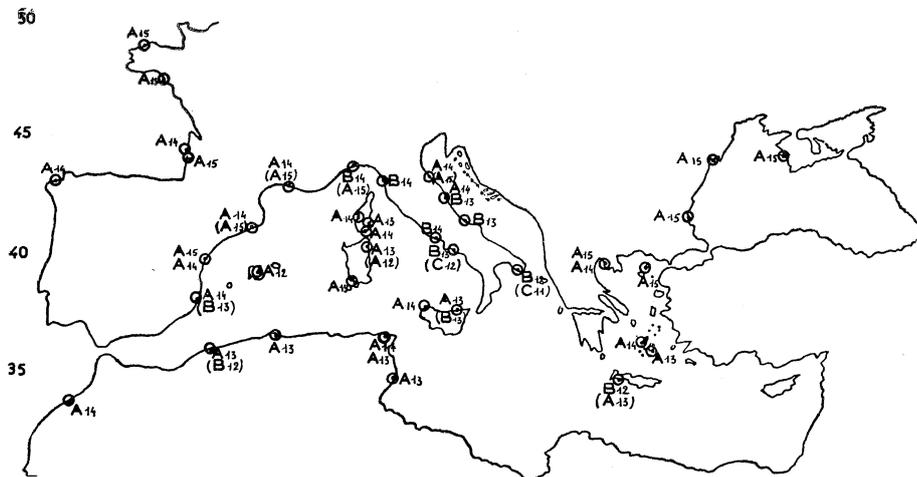


FIG. 2. — *Types dominants sans parenthèse; types remarquables avec parenthèses.*

Le peuplement actuel de la Méditerranée serait plutôt un repeuplement. C'est ainsi

que le peuplement quasi pur de la Crète, par la forme B, serait le point de départ d'une migration post-glaciaire en direction de la péninsule italienne avec, pour stade ultime, la forme B à 14 paires de branchies qui se rencontre à Alassio et Forte dei Marmi, la diminution de la température ayant entraîné la réapparition d'une nouvelle paire de branchies et cette forme aurait «récupéré», à un segment postérieur, ce qu'elle avait perdu à un sétigère antérieur. On serait revenu au type le plus primitif en Méditerranée, celui à 14 paires de branchies ; le cycle serait bouclé, ainsi que l'écrit GIORDANI SOIKA «l'interessante è che si verificò non il ritorno della prima branchia sull'XI setigero, lensi la comparsa *ex novo* di un paio di branchie sul 24° setigero, che nella forma tipica non porta mai branchie.»

Le peuplement des îles de Sicile, Sardaigne et Corse se serait fait à partir de populations nord-africaines et de nouvelles branchies auraient réapparu dans les derniers sétigères.

Par ailleurs, le peuplement adriatique dériverait, pour les formes A, du peuplement des îles du Dodécanèse. Ces dernières populations à dominance du type A s'expliqueraient, compte tenu de la coupure intervenue au pliocène entre la Crète et le reste de la Mer Egée. La localisation en Méditerranée occidentale des formes A et B, est expliquée par l'existence de la grande fosse extra-alpine et de l'ancienne réunion de la Corse à la France continentale.

Ces considérations nous amènent à formuler quelques remarques. La diminution du nombre de paires de branchies est sans doute due à l'augmentation de la température, mais il nous paraît difficile d'admettre que la diminution de la température ait pu avoir pour conséquence la formation de nouvelles paires de branchies. Un organe perdu ne se reforme jamais, sauf cas tératologique. Aussi, nous paraît-il difficile d'admettre que les exemplaires de la forme B à 14 paires de branchies proviennent d'individus de la même forme à 13 paires, lesquels dériveraient d'exemplaires à 12 paires comme il en est en Crète ; n'est-il pas plus simple d'admettre que les exemplaires à 14 paires de branchies dériveraient d'individus typiques à 15 paires de branchies par perte de la première paire, laquelle pourrait, dans le cas de la forme C, être suivie de la perte de la paire la suivant immédiatement.

D'autre part, si l'on admet que le peuplement de l'Italie occidentale par la forme B provient de la population crétoise, comment admettre la forme C (manifestement dérivée de la forme B) à Gallipoli et à Circeo, localités de la côte italienne les plus rapprochées de la Crète parmi celles où ont été récoltées des *Ophelia* ? Faudrait-il admettre que les individus italiens dérivent de la forme C et qu'il leur soit repoussé une paire de branchies au onzième sétigère ce qui reviendrait à enfreindre, plus gravement encore que précédemment, la loi de DOLLO ? Il ne faut pas non plus oublier quelle barrière représente la portion la plus méridionale de l'Italie (détroit de Messine et côte calabraise) pour les échanges faunistiques entre les deux bassins de la Méditerranée.

De surcroît, il y a des formes B à Oran, en Sardaigne et en Sicile, hors de la route tracée par GIORDANI SOIKA pour la migration de cette forme.

Si l'on admet, comme lui, que le repeuplement du bassin occidental s'est fait après les glaciations quaternaires, il ne me paraît pas utile d'invoquer le sillon extra-alpin et le rattachement de la Corse au continent pour expliquer la différence de peuplements qui existe entre cette île (et la Sardaigne) et la côte italienne. D'ailleurs, la Sicile, si proche de la Calabre, n'a jamais été rattachée à la Sardaigne.

Pour ce qui est du peuplement de la Méditerranée orientale, je signalerai qu'une thanatocoenose à *Chlamys septemradiata* vient d'y être récemment découverte (communication personnelle de J. PICARD) ; elle atteste la continuité des échanges entre le nord de la Mer Egée et le reste de la Méditerranée. Il est donc probable que la forme B aurait pu coloniser les îles du Dodécanèse, après le Würmien, si l'évolution et la marche des migrations avaient été sud-nord.

Il me paraît difficile d'expliquer les causes ayant présidé à la différenciation vers telle ou telle forme, en tel ou tel endroit d'*Ophelia bicornis*. Il me paraît cependant hautement probable que l'augmentation de la température ait pu entraîner une diminution du nombre de paires de branchies sans que l'on puisse dire pourquoi exactement cela s'est produit et, sans que l'on puisse dire, davantage, pourquoi cette diminution a porté sur les branchies

antérieures ou les branchies postérieures. Il me paraît tout aussi prématuré d'avancer la moindre hypothèse tendant à expliquer pourquoi l'évolution a débuté par telle forme dans une région donnée et par telle autre dans une région voisine.

Cependant, je pense qu'il m'est possible de proposer un canevas de l'extension géographique de l'espèce en Méditerranée. À l'origine, il n'existait sûrement que la seule forme typique d'*Ophelia bicornis* à 15 paires de branchies qui devait occuper toute l'aire considérée puisqu'on la retrouve en Manche et en Mer noire et, à l'état relictuel, dans les «culs de sac» les plus nordiques de la Méditerranée (golfs du Lion et de Gênes, nord de l'Adriatique et de la Mer Egée). À partir de cette forme ancestrale, se seraient diversifiées les diverses formes. Nous allons, pour des raisons de commodité, étudier l'évolution des populations, indépendamment pour chaque bassin, occidental, oriental adriatique de la Méditerranée, ceci en se basant sur les données numériques de GIORDANI SOIKA (1956), complétées par mes propres observations.

En ce qui concerne le bassin occidental, il y avait, à l'origine, un peuplement d'*Ophelia bicornis* à 15 paires de branchies, lequel devait s'étendre de la Manche à la Mer noire et dont il reste des témoins dans les golfs de Gênes et du Lion. Il faut cependant distinguer deux zones dépendant chacune de l'un de ces golfs considérés, l'un et l'autre, comme noyaux originels de l'actuel peuplement de la Méditerranée occidentale. Dans le golfe de Gênes, il a pu se créer une forme B à 14 paires de branchies dérivant directement de la forme typique à 15 paires et qui a colonisé la côte occidentale de l'Italie. Cette forme aura trouvé le stade ultime de son évolution dans les individus de la forme C de Circeo. À ce propos, il serait intéressant de connaître la composition exacte des populations d'*Ophelia bicornis* depuis Naples jusqu'au détroit de Messine. Du golfe du Lion, l'accélération de l'évolution se fait selon deux branches divergentes. Une branche «orientale» qui colonise la région d'Agay (Var), la Corse, la Sardaigne, la Sicile et l'Afrique du nord. Cette lignée est du type A ; tant qu'on la suit régulièrement, elle passe d'individus à 14 paires de branchies à des individus à 13 paires et, finalement, à 12 paires à Oran où se termine, selon nos connaissances actuelles, son aire d'extension géographique. Son intérêt est renforcé par les branches latérales qu'elle émet, la première, peuple Agay (FAUVEL, 1927), La Napoule (SAINT JOSEPH) et est formée d'individus pour la plupart à 13 paires de branchies (et peut-être moins), la seconde, remonte le long de la côte orientale de la Corse, à Solenzara où domine le type 13 paires de branchies alors que la côte occidentale a des peuplements du type 14 paires de branchies, une troisième branche a été reconnue dans le nord-est de la Sardaigne à golfo Aranci où domine nettement la forme A à 13 paires de branchies et où quelques individus de la forme B font leur apparition ; en Sicile, à Spadolflora, existe un peuplement de la forme A à 13 paires de branchies, voire 12 paires tandis qu'il apparaît quelques individus du type B à 13 paires de branchies, issus d'*Ophelia* du type A à 14 paires, lesquels ne semblent même plus exister dans la localité. Une deuxième lignée suit la côte orientale de l'Espagne à partir de la zone où l'on rencontre encore des exemplaires à 15 paires de branchies et qui s'étend de Sète à Valence, zone soumise à l'influence des eaux froides du golfe du Lion. À Bénidorm, le changement est radical : on ne trouve que des individus à 14 paires de branchies ainsi que quelques échantillons de la race B à 13 paires de branchies qui en dérivent. C'est dans cette région que la température de la côte est de l'Espagne est la plus élevée, les peuplements y ont d'ailleurs, dans leur ensemble, un caractère nettement xénotherme. Cette constatation est, d'autre part, renforcée par l'étude des individus recueillis aux Baléares, dans une zone de même type de peuplement où la forme A à 12 paires de branchies domine. La branche majeure qui longe l'Espagne poursuit, semble-t-il, sa migration et se retrouve sur la côte basque puis à Arcachon. Comme les températures, après la région de Bénidorm, se sont abaissées, la lignée n'a plus évolué et s'est perpétuée, inchangée, elle a donné, à la sortie du détroit de Gibraltar, une branche marocaine, étudiée à Fedhala, et qui ne comprend que des individus à 14 paires de branchies.

La Mer adriatique se serait peuplée à partir d'individus à 15 paires de branchies que l'on trouve encore à Cervia et San Benedetto del Tronto ; l'évolution aurait été plus diversifiée que partout ailleurs puisqu'on récolte, dès les localités ci-dessus, des formes A et B en proportions assez importantes ; les formes ont 14 ou 13 paires de branchies ; le cas le plus

intéressant est celui de San Benedetto del Tronto où GIORDANI SOIKA a recueilli des exemplaires du type A à 15, 14 et 13 paires de branchies et des individus du type B à 14 et 13 paires. Finalement, l'évolution ultime se serait réalisée, dans cette lignée, à Gallipoli où existent la forme A à 13 paires de branchies, la forme B à 13 et 12 paires et enfin la forme C à 11 paires.

Le peuplement du bassin oriental a subi une évolution analogue. On part d'exemplaires à 15 paires de branchies en Mer noire pour arriver, progressivement, à la forme B à 12 paires.

On voit donc que dans chaque lignée, on part de formes à 15 paires de branchies pour aboutir à des formes à 12 paires, le plus souvent du type B, mais pouvant appartenir au type A (fig. 3).

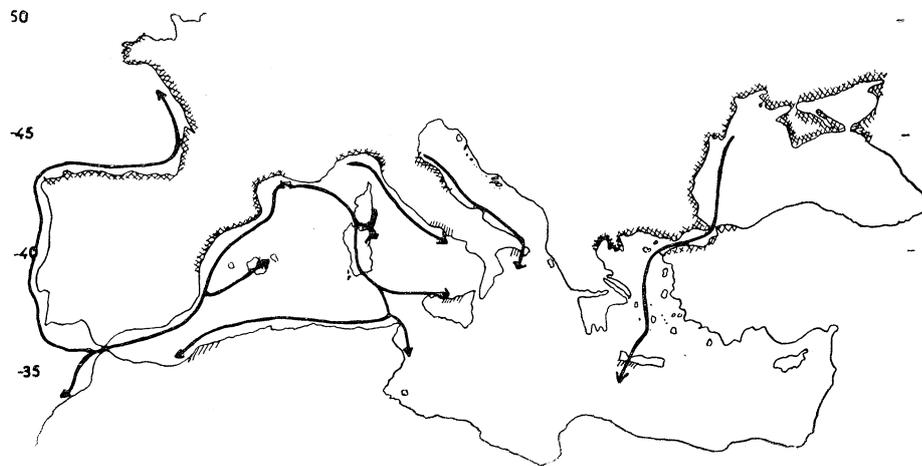


FIG. 3. — ××××× Ophelia à 15 paires de branchies;
||||| Ophelia à 12 paires de branchies;
—————> lignées évolutives.

Comment s'est opéré ce peuplement ? Deux hypothèses se présentent à nous : soit de proche en proche, par migration nord-sud à partir de populations relictuelles à 15 paires de branchies, soit par différenciation, *in situ*, de formes nouvelles à nombre de branchies de plus en plus faible au fur et à mesure que l'on tend vers des températures plus élevées des eaux, c'est-à-dire le plus souvent, mais non obligatoirement, à mesure que l'on descend en latitude.

La première hypothèse est très séduisante, en particulier pour la branche la plus occidentale, celle qui peuple les côtes espagnoles. Elle a le mérite de donner une explication au peuplement de la région arcachonnaise. En effet, on trouve deux populations, une à l'intérieur du bassin à 15 paires de branchies, la plus archaïque, et une autre à 14 paires de branchies, plus récente, qui a supplanté probablement une ancienne population à 15 paires ; la grande difficulté qu'ont ces populations à se mélanger semble indiquer que la forme à 14 paires de branchies a évolué depuis longtemps et était bien fixée lorsqu'elle a atteint Arcachon et ne pouvait que disparaître ou supplanter celle qui se trouvait primitivement dans la région. Le fait qu'il y ait une étroite zone de contact où le peuplement est mélangé indique, d'autre part, qu'il ne s'agit pas d'espèces distinctes mais de deux races géographiques, fixées séparément. Il m'est impossible de dire pour quelles raisons, l'intérieur du bassin a pu conserver sa population d'origine, alors que la forme nouvelle venue réussissait à s'imposer à l'extérieur, côté haute mer.

La deuxième hypothèse tient compte du fait qu'au fur et à mesure que se serait produit un réchauffement post-Würmien, les formes à 15 paires de branchies se seraient vues supplantées là où elles se trouvaient, par des génotypes mieux adaptés, cette tendance irait s'accroissant vers le sud, vers les extrémités des lignées actuelles, non point par déplacement géographique de populations mais par supplantation progressive des génotypes les mieux adaptés qui tendraient, peu à peu, dans le temps et dans l'espace, à remplacer le type primitif à 15 paires de branchies. Ceci est particulièrement visible dans le cas des populations des branches latérales, plus évoluées que ne le sont les populations de la lignée directe, se trouvant sous des latitudes similaires, dans des stations voisines. L'évolution est plus ou moins accentuée selon la température (et non obligatoirement la latitude) dans ces branches latérales. Par exemple, sur la côte est de la Corse, la forme à 13 paires de branchies domine à Solenzara, tandis que c'est la forme à 14 paires qui domine au sud-est, à Santa Manza ; de même, en Sardaigne, nous avons des formes A à 12 paires de branchies au nord-est dans le golfe Aranci et, à l'autre extrémité, au sud-est, à Porto Botte, il n'existe que des formes à 13 et 14 paires ; de même encore sur la côte tunisienne orientale (Hamman Lif : A14, 23 ; A13, 24 et Bou Fichta : A14, 6 ; A13, 56). Cette hypothèse explique les peuplements adriatiques extrêmement mélangés en formes nombreuses. Elle permet de comprendre que dans un même peuplement, on puisse observer fréquemment toutes les formes de passage possibles, représentées par des individus plus ou moins nombreux selon les localités. Cela ne s'observe pas seulement en Méditerranée mais se retrouve également à Roscoff, comme nous avons pu le constater dans un chapitre précédent.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas possible de conclure. Il n'est d'ailleurs pas impossible qu'un mélange des deux possibilités (par migration et par évolution «*in situ*») corresponde à la réalité, par exemple prépondérance de l'évolution «*in situ*» pour le bassin Méditerranéen lui-même, suivie d'une migration vers l'Atlantique par la Mer d'Alboran jusqu'aux rivages français tributaires de l'Atlantique.

IV. — Aperçu et conséquences de la répartition biotique de *Ophelia bicornis* SAVIGNY.

1^o) Observations biotiques concernant *Ophelia bicornis* en Manche et en Atlantique.

Quelques auteurs ont signalé avec assez de précision la présence d'*Ophelia bicornis* sur les plages de la Manche et de l'Atlantique. Ils ont donné la liste, très courte d'ailleurs, des espèces vivant avec *Ophelia bicornis* et indiqué le niveau où elles vivent par rapport à d'autres populations, notamment les *Arenicola marina* et les *Cardium edule*. J'ai, au cours des récoltes qu'il m'a été donné de faire dans la région roscovite, noté avec autant de précision que possible, le niveau biotique dans lequel j'ai récolté les *Ophelia bicornis*.

a) Observations recueillies dans la littérature scientifique. — A Exmouth, WILSON (1955) considère que les *Ophelia bicornis* se trouvent soit seules dans un sable assez grossier (moins toutefois, dit-il, que sur les plages des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique), soit en compagnie de *Nerine cirratulus*, *Nephtys cirrosa*, *Bathyporeia sarsi* et *Eurydice pulchra*.

Dans tous les cas, pour cet auteur, les *Ophelia bicornis* se rencontrent au-dessus des *Arenicola marina*, laquelle est une espèce caractéristique de la haute plage sableuse infralittorale. On peut donc conclure qu'*Ophelia bicornis*, dans l'embouchure de l'Essex, est une espèce confinée à l'étage médiolittoral, qu'elle l'occupe seule ou avec d'autres espèces, notamment *Nerine cirratulus*.

Au Croisic, FAUVEL, longuement cité par WILSON, a trouvé des *Ophelia bicornis* avec *Nerine cirratulus*, *Nephtys hombergi* et une Telline indéterminée ; la présence de *Nephtys hombergi*, espèce plutôt infralittorale peut paraître surprenante ; cependant, il faut noter que cette espèce est psammophile et vit essentiellement dans les hauts niveaux infralittoraux, elle peut pénétrer (surtout si le sable conserve suffisamment d'eau à la basse-mer) dans les niveaux supérieurs, dont le caractère médiolittoral est renforcé par la présence de *Nerine cirratulus*.

Il apparaît que les *Ophelia bicornis* vivent en Manche (côte anglaise) et en Atlantique,

en compagnie de *Nerine cirratulus* dans les niveaux sableux supérieurs qui peuvent être référés à l'étage médiolittoral et qui se trouvent immédiatement au-dessus des sables infralittoraux à *Arenicola marina*. Nous allons voir que cette première opinion va se trouver renforcée par les observations qu'il m'a été donné d'effectuer à Roscoff.

b) *Observations personnelles.*

1^o) Plage de l'anse de Kernic. J'ai déjà, au cours du chapitre I, donné une description de l'anse de Kernic et des conditions dans lesquelles ont été recueillies les *Ophelia*. Je rappellerai, simplement, que nous les avons récoltées dans les cuvettes dont la profondeur n'excédait pas dix centimètres, remplies d'eau provenant de l'essorage du sable grossier. Les bosses qui enserraient ces dépressions m'ont paru azoïques ; en revanche les cuvettes étaient très richement garnies par un tapis épais de 2 à 3 mm de *Convoluta roscoffensis* ; ces *Convolutes* sont, de toute évidence, entraînées par l'eau d'imprégnation du sédiment qui abandonne aisément ce sable grossier, à marée basse.

En creusant dans les cuvettes les plus proches de la rivière, ainsi que je l'ai indiqué précédemment, nous avons récolté, en assez grande quantité, *Ophelia bicornis*. Il faut creuser juste au-dessous du niveau de l'eau de la cuvette ; des tentatives faites systématiquement au-dessus du niveau de l'eau n'ont rien donné.

Les cuvettes à *Ophelia* sont éloignées de la ligne de rivage, mais elles ne sauraient en aucun cas être considérées comme se trouvant dans les bas niveaux. La surface des bancs, tourmentée par de grands ripple-marks, lesquels déterminent les bosses et les cuvettes, est exactement au-dessus des peuplements à *Arenicola marina* qui occupent les deux berges du ruisseau. Il ne semble pas faire de doute que les *Ophelia bicornis* et les *Convoluta roscoffensis* soient en position médiolittorale.

2^o) Banc de l'île de Batz. Ce banc relie un îlot à la côte nord-est de l'île. Sa pente est très forte et le sable en est très grossier. Les *Convolutes* sont entraînées très bas, dans le peuplement à *Arenicola marina*, elles ne forment absolument pas un horizon au «niveau des sources» tel qu'il a été si souvent décrit, lequel niveau de résurgence des sources est, bien entendu, absent sur les versants de ces bancs sableux reliant deux îles granitiques.

En retournant le sable dans la partie supérieure du Banc, en prenant comme référence l'horizon à *Fucus spiralis* qui prospère sur les roches voisines, nous avons recueilli des *Ophelia bicornis*, assez profondément enfoncées dans le sable, jusqu'au niveau, sensiblement, de la nappe d'eau provenant de l'essorage du sable grossier. Nous n'avons pas trouvé de *Nerine cirratulus*, le sable étant probablement trop grossier. Là encore, les *Ophelia* étaient en-dessus des premières *Arenicola marina*.

3^o) Plage de Perharidy. Au pied du sanatorium de Perharidy, s'étend une plage de superficie relativement réduite et dont les hauts niveaux, juste au pied des murs et des solarium, sont constitués par un sable relativement fin, formant une pente accusée. Au bas de la pente et surtout à mi-hauteur, dans les écoulements d'eau qui sourdent, il y a de très nombreuses *Convoluta roscoffensis* ; au-dessous de ces écoulements débute le peuplement à *Arenicola marina*, de petite taille.

Dans l'ensemble, cette pente sableuse, si l'on excepte les *Convolutes*, nous a paru très pauvre en faune macroscopique. Cependant, sensiblement au niveau où débute les écoulements, nous avons pu localiser une bande de terrain, longue d'une centaine de mètres, large de quatre à cinq mètres au maximum ; nous l'avons très soigneusement explorée et elle s'est révélée être riche en *Ophelia bicornis* (notre groupe en a récolté une centaine en moins d'une demi heure, à l'aide de sept bêches). Les *Ophelia* étaient en compagnie de *Nerine cirratulus*, lesquelles nous ont paru être légèrement plus communes. Le sable, assez fin, ou, plus exactement, mal pourvu en particules grossières, semblait convenir aux deux espèces, les *Ophelia*, trouvant à faible profondeur l'eau dont elles ont besoin ne s'enfouissent guère (dix centimètres au maximum) ; les *Nerine*, sûrement plus exigeantes, avaient tendance à être davantage enfoncées.

A Perharidy, nous avons trouvé, réunies en quantités à peu près égales (sans qu'il soit possible de parler de dominance de l'une ou l'autre de ces deux espèces), *Ophelia bicornis* et *Nerine cirratulus* qui, en Méditerranée, sont, d'après GIORDANI SOIKA (1955) et J. M. PÉRÈS et J. PICARD (1959), caractéristiques, la première de l'horizon supérieur, la seconde de l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral, comme nous allons le voir dans le paragraphe qui suit.

2°) *La distribution bionomique de Ophelia bicornis en Méditerranée.*

GIORDANI SOIKA (1955) a montré qu'il existait, dans l'étage médiolittoral des plages sableuses de la Méditerranée, deux horizons distincts, l'un supérieur, à *Ophelia radiata* DELLE CHIAJE (que nous venons de rattacher à *Ophelia bicornis* SAVIGNY), l'autre, inférieur, à *Nerine cirratulus*. Il note aussi que l'une ou l'autre de ces espèces peut être absente.

Cependant, GIORDANI SOIKA fait remarquer que quand bien même les deux espèces cohabitent sur une même plage, il n'y a pas, à la limite inférieure de la population à *Ophelia*, une exclusion entre cette espèce et la *Nerine cirratulus*. Il n'est pas rare que *Ophelia* et *Nerine* vivent ensemble dans une zone intermédiaire, d'une manière stable, sans qu'il y ait, pour l'une ou l'autre espèce, aucun signe de désagrément. Je ne puis que me ranger à l'avis de GIORDANI SOIKA ; en effet, il est aisé d'admettre que dans une mer sans marées ou à marées faibles, il y ait une zone de transition où les caractères physico-chimiques du sédiment soient tels qu'ils permettent la vie en commun des deux espèces.

MOKIEVSKY (1949) a été le premier à donner d'une façon très précise l'emplacement bionomique des *Ophelia bicornis* qu'il a étudiées en Mer noire. Il les inclut dans un « pseudo-littoral » dont le peuplement : niveau supérieur à *Ophelia bicornis* et niveau inférieur à *Mesodesma* (*Donacille*) *corneum* est la réplique exacte du médiolittoral méditerranéen. Il a aussi noté que les *Ophelia* vivaient dans des petites taches très localisées qu'on ne repérait pas d'emblée.

En Corse, j'ai récolté *Ophelia bicornis* soit seule soit en compagnie de *Mesodesma corneum*, espèce de l'horizon inférieur qui remonte lorsque la mer est agitée, ainsi, d'ailleurs, que l'avait déjà indiqué MOKIEVSKY. Les sables grossiers, systématiquement prospectés afin d'être assuré de récolter un maximum d'*Ophelia*, étaient peu propices à *Nerine cirratulus*.

Cependant, je pense qu'il faut se rendre aux raisons de J. M. PÉRÈS et J. PICARD qui voient deux biocoenoses distinctes sur substrat sableux dans l'étage médiolittoral en Méditerranée : une biocoenose des sables médiolittoraux supérieurs caractérisée par *Ophelia bicornis* et une biocoenose des sables médiolittoraux inférieurs, caractérisée par *Nerine cirratulus* avec *Mesodesma corneum* (sur substrat pauvre en calcaire) et *Eurydice*.

Il est normal de mettre cette division de l'étage en deux biocoenoses superposées en parallèle avec ce qui est observé pour les peuplements de substrat rocheux de ce même étage médiolittoral des mers sans marées du type Mer méditerranée dans lequel on distingue une biocoenose de la roche médiolittorale supérieure à *Chtamalus stellatus* et une biocoenose de la roche médiolittorale inférieure à *Lithophyllum tortuosum*.

3°) *Le problème de l'étagement médiolittoral de substrat sableux dans une mer à marées du type Manche ou Atlantique.*

De ce qui précède, nous tirerons aisément deux remarques.

La première, c'est que dans une mer sans marée comme la Méditerranée, l'étage médiolittoral de substrat sableux se compose de deux biocoenoses superposées. Cet étagement peut être, momentanément, perturbé dans certaines limites, lorsque les eaux demeurent hautes un certain laps de temps ou lorsque la mer est agitée, ceci semble bien acquis.

La deuxième remarque a trait au problème de l'étagement du médiolittoral de substrat sableux dans les mers à marées. Nous avons vu, par les exemples de WILSON à Exmouth, de FAUVEL au Croisic ainsi que par ce que j'ai pu constater à Perharidy, qu'*Ophelia bicornis* et *Nerine cirratulus* vivaient réunies, pour autant que les conditions biotopiques fussent telles que ces deux espèces puissent les supporter. On a là un peuplement mixte qui s'enrichit encore à Exmouth par la présence d'*Eurydice pulchra*. Le mélange des deux espèces de Polychètes qui,

en Méditerranée, caractérisent chacune une biocoenose distincte, n'est pas lié, en Manche et en Atlantique, à une zone de transition ; on trouvera l'une ou l'autre des espèces ou bien on les rencontrera associées intimement et normalement et ce, pour une plage donnée, il ne paraît pas y avoir une superposition mais un mélange. D'ailleurs, cette opinion se trouve renforcée, ce me semble, lorsqu'on remarque que *Nerine cirratulus* remonte jusqu'au niveau des Talitres qui sont des Amphipodes supralittoraux ou que les *Ophelia* descendent, si le sable est trop essoré, juste au-dessus du niveau d'accumulation des *Convoluta roscoffensis*, niveau marquant souvent, mais pas nécessairement, nous l'avons vu, la limite entre les étages médiolittoral et infralittoral.

En bref, nous pouvons dire que le phénomène des marées amène une égalisation des conditions biotopiques dans l'étage médiolittoral et, par conséquent, il en résulte la confusion en une seule des deux biocoenoses que l'on distingue à l'intérieur de cet étage dans les mers sans marées et sur des substrats identiques. Il faut rapprocher ce fait de ce que J. PICARD (1957) a observé sur substrat médiolittoral rocheux dans les mers à marées où l'on ne distingue plus qu'une biocoenose, issue, en quelque sorte, de la fusion des deux biocoenoses que l'on reconnaît dans les mers sans marées.

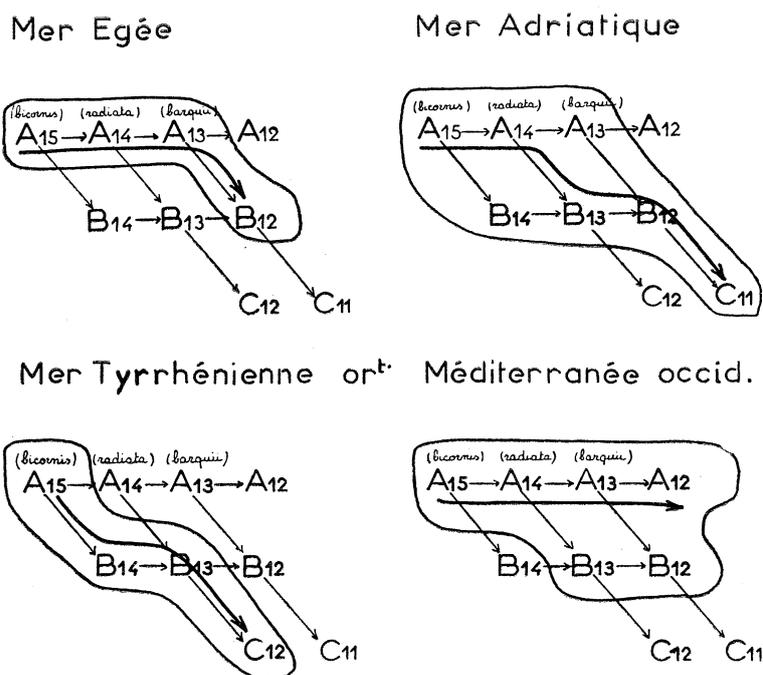


FIG. 4. — Lignées évolutives.

- a) le trait englobe les types connus d'une région ;
- b) la flèche indique le sens de l'évolution selon les types dominants.

De surcroît, en Méditerranée, sur substrat sableux, lorsque le bel équilibre des deux biocoenoses superposées se trouve perturbé par des facteurs édaphiques d'ordre hydrodynamique, telles montée ou agitation des eaux, l'étagement est lui-même perturbé ; la zone de transition que décrit GIORDANI SOIKA s'accroît, ou bien les *Ophelia* descendent ou bien les espèces de la biocoenose inférieure tels *Mesodesma corneum* remontent, cela en fonction des éléments perturbateurs.

En fait, le problème de la présence de telle ou telle espèce à tel ou tel endroit du médiolittoral sableux est lié, semble-t-il, au facteur humectation d'une part, et au facteur

granulométrie d'autre part (les hauts niveaux sableux médiolittoraux en Méditerranée semblent plus grossiers que les niveaux inférieurs, toujours à l'intérieur de l'étage médiolittoral, lesquels sont soumis, plus directement, à l'agitation de l'eau). Dans une mer à marées, le balayage régulier du sédiment par les eaux assure l'uniformisation des conditions ambiantes et, par voie de conséquence, celle des peuplements. Dans une mer sans marées, les eaux, en temps normal, par mer calme ou peu agitée, se maintiendront longuement à un certain niveau qui peut être considéré comme le niveau moyen. On conçoit que de part et d'autre de ce niveau moyen, variant faiblement, les conditions de milieu ne soient pas les mêmes ce qui entraîne des différenciations dans les peuplements. Lorsque se produira une variation de ce niveau moyen, phénomène brusque et se produisant à intervalles irréguliers, le plus souvent en liaison avec une perturbation atmosphérique, les conditions biotopiques auront tendance à être uniformisées, il en résultera des migrations de faunes et le mélange des communautés lesquelles retrouveront leur individualité propre lorsque le phénomène perturbateur aura disparu.

Station marine d'Endoume.

RIASSUNTO

Dopo aver studiato popolamenti di *Ophelia* di origine diverse è segnalato i lavori dei precedenti autori, proposito di unire sotto il nome di *Ophelia bicornis* SAVIGNY 1820 le diverse forme di *Ophelia* che possiedono di 11 a 15 paia di branchie, vivendo nella zona la più alta del mediolittorale sabbioso.

Presento l'ipotesi d'un'evoluzione verso la riduzione del numero di branchie delle popolazioni settentrionale verso le più meridionale, secondo aumento di temperatura. Questo fenomeno si ritrova nel Mediterraneo occidentale come nel Mediterraneo orientale.

Considero il problema della zonazione biocenotiche del mediolittorale sabbioso nei mari con marea e concludo a l'esistenza in questi mari di una sola biocenosa delle spiagge di sabbia mediolittorale.

SUMMARY

After the study of some stockings of *Ophelia* from various origins and after having pointed out the works of previous Authors, I suggest to join together, under the name of *Ophelia bicornis* SAVIGNY 1820, the various forms of *Ophelia* owning 11 to 15 pairs of gills and living in the high sandy mediolittoral levels.

I submit the hypothesis of an evolution characterized by the decrease of number of gills, from the northern stockings, in relation with the increase of mean temperature when the latitude is diminishing ; this evolution takes place, parallelly, in the two basins of Mediterranean sea.

I broach the problem of biocoenotic zonation of mediolittoral upon sandy bottom of tidal seas and inferred therefrom that only one biocoenosis is located on sandy bottom, in mediolittoral, in this seas.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, 1915. — Polychaeta of Plymouth and south Devon Coast. — *J.M.B.A.*, x.
BACESCU, 1940. — Les Mysidacées des eaux roumaines. — *Ann. sci. Univ. Jassy*, 26.
BACESCU et DUMITRESCU, 1957. — Sables à *Corbulomya maotica*, base trophique de premier ordre pour les poissons de la Mer noire. — *Trav. Mus. Hist. nat. « Gr. Antipa »*, vol. 1.
BEAUCHAMP (de), 1914. — Les grèves de Roscoff.
BOISSEAU, 1952. — Note sur la faune d'Arcachon. — *Bull. Soc. Zool. France*, 77.
BROWN, 1938. — The anatomy of the Polychaete *Ophelia cutblensis* MC GU. — *Proc. R. Soc. Edinburgh*, vol. 58.

- CORNET et RULLIER, 1951. — Inventaire de la faune marine de Roscoff. Annélides. — *Suppl. 3. Trav. stat. biol. Roscoff.*
- DELLE CHIAJE, 1828. — Memoria sulla storia et notonomia degli animali senza vertebre del Regno di Napoli, vol. 11.
- 1841. — Descrizione et anatomia degli animali invertebrati della Sicilia anteriore osservati vivi negli anni 1821-1830.
- DUMITRESCU, 1960. — Contribution à la connaissance des Polychètes de la Mer noire. — *Trav. Mus. Hist. nat. « Gr. A », vol. II.*
- FAUVEL, 1925. — Sur les Ophéliens des côtes de France. — *Bull. Soc. zool. de France*, 4.
- 1927. — Annélides Polychètes. — *Faune de France.*
- GIORDANI SOIKA, 1955. — Ricerche sull'ecologia e sul popolamento della zona intercotidale delle spiagge di sabbia fina. — *Boll. Mus. Civ. St. nat. Venezia*, vol. 8.
- GIORDANI SOIKA et SANDRINI, 1958. — Biogeographia, origine ed evoluzione delle popolazioni mediterranee di *Ophelia radiata*. — *Rapp. et P.V. Comm. int. Explor. sci. Mer méditer.*, vol. 140.
- MC' GUIRE, 1935. — Note on a new Species of Polychaete (*Ophelia cutblensis*). — *Scot. Nat.*
- MOKIEVSKI (O.B.), 1949. — Faune des sols meubles des rivages du littoral ouest de la Crimée. — *Trav. Inst. océanog. Acad. Sci., U.R.S.S.*, IV.
- PERES (J.M.), 1954. — Contribution à l'étude des Polychètes benthiques de la Méditerranée occidentale. — *Rec. Trav. stat. mar. Endoume*, bull. 8 (13).
- PERES (J.M.) et PICARD (J.), 1958. — Manuel de Bionomie benthique. — *Ibid.*, Bull. 14 (23).
- RIOJA, 1917. — Note sobre algunos Annelidos Poliquetos interesantes de Santander. — *Boll. R. Soc. Esp. Hist. nat.*, 17.
- 1923. — Algunas especies de Annelidos Polichetos de las costas de Galicia. — *Ibid.* 23.
- SAVIGNY, 1820. — Système des Annélides. Description de l'Égypte. Histoire Naturelle. vol. 21.
- SAINTE JOSEPH (DE), 1898. — Annélides Polychètes des côtes de France. — *Ann. Soc. sci. nat. Zool.* V. (8)
- VALKANOV, 1955. — Katalog unserer Scharzmeerfauna. — *Arbeiten aus der biologischen Meerstation in Varna. (Bulgarien)*, XIX.
- WILSON, 1952. — The influence of the nature of the substratum on the metamorphosis of the larvae of marine animals, especially. *Ophelia bicornis*. SAV. — *Ann. Inst. océanog. Paris*, 27.