

REFLEXIONS SUR LE BENTHOS MEDITERRANEEN DES SUBSTRATS MEUBLES DE
HAUTS-NIVEAUX DANS L'ETAGE INFRALITTORAL.

par J. PICARD

Station Marine d'Endoume, rue Batterie des lions, 13007 Marseille, FRANCE.

RESUME :

Au cours des vingt dernières années, de nombreuses recherches biocoenotiques effectuées par les chercheurs français sur les côtes de la Méditerranée occidentale ont permis de modifier ou de préciser la signification des diverses unités de peuplement antérieurement décrites. Une synthèse de ces données et des résultats personnels de l'auteur est, ici, tentée.

ABSTRACT :

During the past 20 (twenty) years, a large amount of biocenotic research undertaken by French marine scientists has yielded results permitting modification, and better comprehension of the significance of the "population units" earlier described. A "synthetic" view of these results, combined with data resulting from the author's own research, is developed here.

I.- COMMENT CLASSIFIER LES PEUPEMENTS DES HAUTS-NIVEAUX DES SUBSTRATS MEUBLES ?

La notion de base reste la biocoenose telle qu'elle a été définie par MÖBIUS : elle correspond à une structure intégrant à la fois des conditions de milieu similaires, un équilibre qualitatif et quantitatif entre benthontes, l'existence d'interactions entre ses composants, et une certaine permanence topographique, ce qui permet, d'ailleurs, la cartographie de son biotope. On a coutume de considérer le biotope comme étant l'espace de vie où se localise la biocoenose, mais, du fait qu'il existe des milieux extrêmes où certaines biocoenoses n'atteignent pas l'achèvement de leur structuration, il paraît préférable de considérer le biotope comme étant l'espace de vie dans lequel il y a potentialité d'existence d'une biocoenose déterminée, même si cette dernière ne s'y réalise pas pleinement.

Du fait de la diversification des contraintes subies par les peuplements des hauts-niveaux, il est souvent difficile de percevoir l'aspect typique d'une biocoenose, celle-ci se présentant souvent sous plusieurs aspects différents les uns des autres du fait de variations limitées dans la composition qualitative du peuplement. Lorsqu'il y a forte prédominance d'une espèce ou d'un petit nombre d'espèces (qu'il s'agisse ou non d'espèces caractéristiques de la biocoenose), on est alors en présence de faciès que l'on peut classer, en fonction de la dégradation progressive des structures biocoenotiques, en faciès de diversification (la composition qualitative de la biocoenose n'est pas altérée), en faciès d'appauvrissement (diminution des espèces représentatives), et en faciès de substitution (les espèces constituant le faciès subsistent à peu près seules, et la notion même de structure biocoenotique a disparu).

Toutes les fois qu'un milieu devient disponible pour l'installation d'une biocoenose, en particulier après des disparitions accidentelles de peuplements fréquentes dans les hauts-niveaux, s'installent d'abord les espèces pionnières qui sont, bien sur, des espèces particulièrement opportunistes. Deux processus d'invasion par les espèces pionnières se présentent alors :

- invasion immédiate (déplacement actifs ou passifs) d'espèces exogènes très mobiles représentées très généralement par des individus, soit adultes soit à un stade larvaire avancé, proies et prédateurs s'installant simultanément (les prédateurs sont souvent représentatifs du peuplement) ;

- invasion par développement rapide *in situ* de cellules reproductrices ou de larves exogènes d'espèces peu ou pas mobiles à l'état adulte, les prédateurs n'apparaissant guère qu'après constitution d'un stock suffisant de proies (les prédateurs sont généralement non représentatifs du peuplement).

J'avais déjà, en 1962, attiré l'attention sur le fait que ces deux processus pouvaient se succéder dans le temps (certaines espèces participant même successivement à l'un et à l'autre) dans le cas d'un peuplement que j'avais alors considéré comme étant une entité biocoenotique autonome caractérisée par *Callianassa tyrrhena* (= *laticauda*) et *Kellya* (*Bornia*) *corbuloides*, mais dont on sait, depuis les recherches de LE GALL en 1969, qu'il ne s'agit que de l'aspect le plus exposé à l'hydrodynamisme de la Biocoenose des Sédiments Vaseux de Mode Calme ou SVMC. En partant de ce cas presque moyen quant à l'hydrodynamisme, et en considérant les milieux extrêmes pour ce même facteur, on constate qu'il y a alors disjonction des deux processus, le premier (invasion immédiate d'espèces très mobiles) se présentant presque seul dans les modes les plus battus (Biocoenose des Sables Fins des Hauts-Niveaux ou SFHN), le second existant à peu près seul dans les modes les plus calmes (Biocoenose Lagunaire Euryhaline et Eurytherme ou LEE). En fait, dans ces biocoenoses des milieux extrêmes des hauts-niveaux (SFHN et LEE), toutes les espèces représentatives s'installent rapidement et simultanément, et l'ensemble des espèces caractéristiques du peuplement correspond alors à un lot d'espèces pionnières : d'ailleurs, en 1982, STORA insiste sur le fait que la plupart des espèces des peuplements SVMC et LEE sont des opportunistes.

Si l'on recherche, en dehors du domaine marin, les équivalences de ces biocoenoses de milieux extrêmes quant à l'hydrodynamisme, on constate alors que les milieux extrêmes de mode battu (SFHN) peuvent être utilement comparés aux groupements d'invertébrés ripicoles, pélophiles et péricionophiles du domaine terrestre, tandis que les milieux extrêmes de mode calme (LEE) apparaissent proches de la notion de "groupement permanent" des phytosociologues.

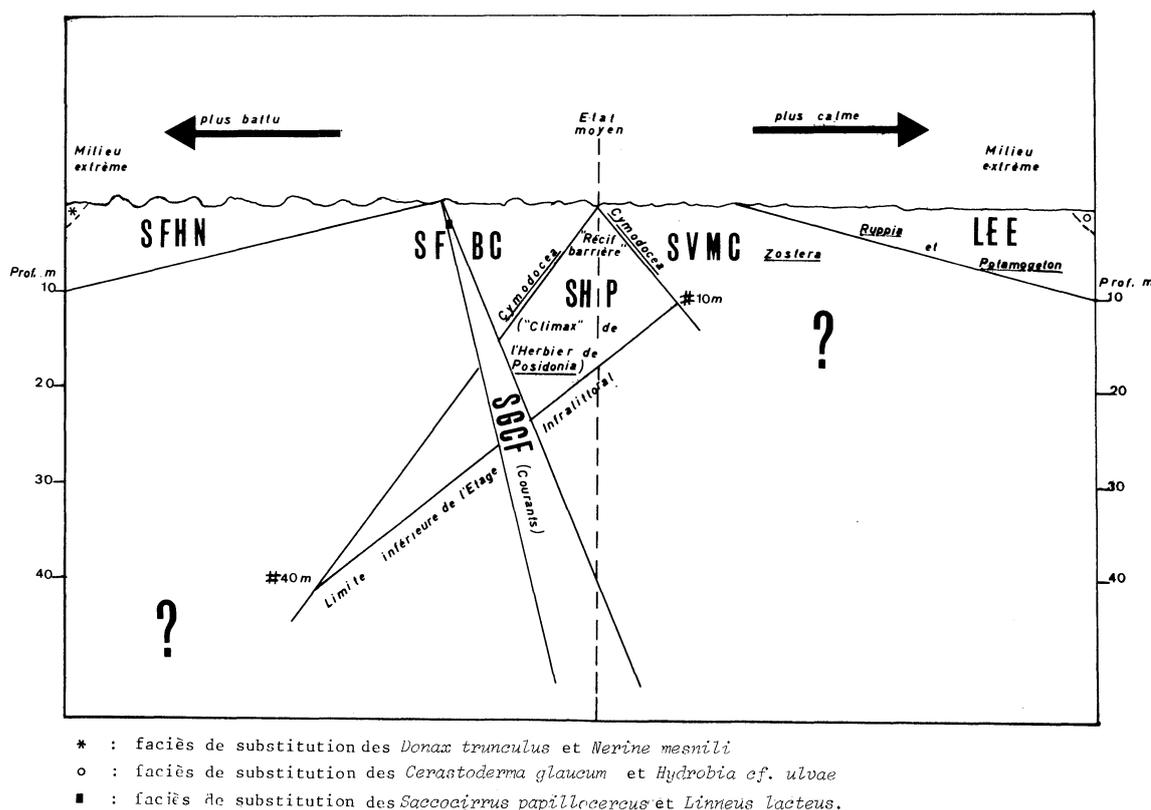


Fig. 1 : Situation des biotopes infralittoraux de substrat meuble en fonction du mode.

II.- LOCALISATION BIONOMIQUE DES PEUPELEMENTS MEDITERRANEENS DES HAUTS-NIVEAUX DES SUBSTRATS MEUBLES.

Si l'on excepte le peuplement des galets qui n'est pas pris ici en considération en raison de son apparentement à celui des cavités des substrats rocheux, on constate (Fig. 1) que cinq sur six des biocoenoses de substrats meubles présentes dans l'Etage Infralittoral peuvent être aisément situées le long d'un gradient d'hydrodynamisme dû à l'agitation de l'eau superficielle par les houles, vagues et clapots.

Il est logique de considérer que l'état moyen de cet hydrodynamisme correspond à ce que l'on peut appeler Biocoenose du Sédiment de l'Herbier de Posidonies ou SHP, qui coïncide avec le climax de l'Herbier de Posidonies lui-même, du fait que le facteur climatique éclairement reste dominant par rapport aux facteurs édaphiques perturbateurs qu'engendrent soit un trop fort, soit un trop faible hydrodynamisme. La texture du sédiment est, dans ce cas, sous la dépendance de la frondaison de l'Herbier de Posidonies (piègeage par les feuilles de particules fines en transit dans l'eau, chute de bioclastes ou de petits tests calcaires provenant des feuilles). Dans les hauts niveaux, ce SHP correspond à la possibilité d'édification des "récifs barrières" des "mattes" de Posidonies, tandis que vers le bas il s'arrête à des profondeurs variant entre une quarantaine de mètres en eau renouvelée et claire, et une dizaine de mètres en eau peu renouvelée et trouble : ces fluctuations bathymétriques, dues aux possibilités de photosynthèse des Posidonies, sont aussi, par définition, celles de la limite inférieure de l'Etage Infralittoral lui-même. Du fait de l'abondance des espèces gravellicoles, le peuplement des SHP s'apparente fortement à celui de la Biocoenose des fonds Détritiques Côtiers ou DC de l'Etage Circalittoral, ainsi que cela ressort du travail de HARMELIN (1964).

Lorsque l'on progresse vers les modes battus, on rencontre d'abord, dans les hauts niveaux, divers aspects et faciès de la Biocoenose des Sables fin Bien Calibrés ou SFBC, en particulier le faciès d'appauvrissement des *Bathyporeia* spp., mais les espaces où l'on observe cette biocoenose dans les hauts-niveaux sont rares, du fait de l'importance que prennent, aux intensités hydrodynamiques qui lui conviendrait, les grèves de graviers et galets ; en profondeur, la biocoenose SFBC n'admet pas de limite précise, car on l'a même observée (Canal de Talante en Grèce) dans l'Etage Circalittoral là où subsistent des sables fins purs. Dans les modes les plus fortement battus, la Biocoenose des Sables Fins des Hauts-Niveaux ou SFHN borde généralement toutes les plages de sable : parmi les aspects et faciès qu'elle peut présenter, on remarquera le faciès de diversification de *Corbylomya (Lentidium) mediterranea* dans les milieux où intervient une légère dessalure, et MASSE (1972) a noté que certaines espèces de cette biocoenose, telles que *Donax semistriatus*, tendent à se localiser plus profondément lorsque l'hydrodynamisme s'accroît, ce phénomène restant cependant limité car la biocoenose SFHN est remplacée par la biocoenose SFBC au-delà d'une dizaine de mètres tout au plus.

Si l'on progresse vers les modes calmes, on observe d'abord, toujours dans les hauts-niveaux, les nombreux aspects et faciès de la Biocoenose des Sédiments Vaseux de Mode Calme ou SVMC, qui ont fait l'objet de nombreuses études de la part de TRUE-SCHLENZ (1965), FEBVRE (1968), de GAILLANDE (1968), LE GALL (1969), FEBVRE-CHEVALIER (1969) et STORA (1982); la limite inférieure de cette biocoenose SVMC se situe en dessous de celle de l'Etage Infralittoral et reste peu précise (SVMC à *Corbula (Aloidis) gibba*). Dans les modes les plus calmes, on aboutit à la Biocoenose Lagunaire Euryhaline et Eurytherme ou LEE, dont les aspects et faciès commencent à être mieux connus grâce aux travaux de GUELORGET et MICHEL (1976), et de STORA (1982): cette biocoenose, qui exige un minimum d'oxygène dissous dans l'eau, ne semble pas dépasser une dizaine de mètres de profondeur.

Une attention particulière doit être portée aux faciès de substitution. Dans les modes les plus battus, le faciès des *Donax trunculus* et *Nerine mesnili* apparaît là où la biocoenose SFHN ne peut se réaliser, tandis que, dans les modes les plus calmes, le faciès des *Cerastoderma glaucum* et *Hydrobia cf. ulvae* se développe là où la bio-

coenose LEE ne peut se structurer : dans les deux cas, ces faciès sont constitués à partir d'espèces caractéristiques des biocoenoses auxquelles ils se substituent. Lorsque la Biocoenose des Sables Grossiers sous influence des Courants de Fond ou SGCF atteint (souvent du fait de courants de décharge) les hauts-niveaux, elle est alors remplacée par le faciès des *Saccocirrus papillocercus* et *Lirneus lacteus*; dans ce cas, les espèces constituant le faciès sont absentes ou rares dans la biocoenose à laquelle le faciès se substitue. Lorsque la matière organique est excédentaire ou s'accumule par suite d'un blocage de son recyclage, on voit apparaître le faciès des *Scolelepis fuliginosa* et *Capitella capitata* : ce faciès de substitution peut supplanter toutes les biocoenoses des hauts-niveaux, et il est maintenant établi (BELLAN, 1967) qu'il n'existe pas de biocoenose propre aux substrats meubles pollués en Méditerranée. Lorsque les conditions de vie sont encore plus rigoureuses, il n'y a même plus de faciès de substitution, et le macrobenthos est absent. On constate que, pour chacun de ces quatre couples d'espèces constituant des faciès de substitution, la première espèce citée est essentiellement tributaire de la qualité de l'eau surmontant le sédiment ou transitant dans sa maille, alors que la seconde espèce citée est surtout tributaire de la qualité du sédiment dans lequel elle s'enfouit ou à la surface duquel elle se déplace, et il est alors fréquent d'observer une disjonction entre les aires occupées par les deux espèces, chacune d'entre elles pouvant proliférer seule s'il n'y a pas superposition topographique des conditions optimales requises pour l'épanouissement des deux espèces : par exemple, *Scolelepis fuliginosa* prospère seule dans les sables fins mobiles des modes très battus à l'embouchure du Rhône, alors que *Capitella capitata* prolifère souvent seule dans certains fonds de décantation en mode très calme dans les étangs et lagunes salés du delta de ce même fleuve.

Reste à déterminer la signification des faciès d'épiflore, en particulier de ceux qui correspondent aux herbiers de Phanérogames marines. Si l'on met à part le cas des *Posidonia* qui correspondent au climax de l'Etage Infralittoral et qui conditionnent la texture et l'accroissement en épaisseur de leur propre substrat, on constate (Fig. 1) que les autres Phanérogames marines de Méditerranée occidentale se superposent à des biocoenoses de substrats meubles préexistantes, et que les limites de la répartition biotique de chacun de ces végétaux ne sont pas calquées sur les limites des biocoenoses sur lesquelles elles s'installent : les *Cymodocea* se rencontrent aussi bien dans les modes les plus calmes des SFBC que dans les modes les moins calmes des SVMC, les *Zostera* prennent le relais sur les SVMC de mode moyennement calme ou calme, et les *Ruppia* et *Potamogeton* se répartissent dans les LEE essentiellement en fonction de la salure des eaux. Le peuplement des rhizomes, des feuilles et de l'"eau phytale" des herbiers de Phanérogames marines présentant de grandes analogies avec celui des crampons, des thalles et de l'"eau phytale" des Algues établies sur substrat rocheux, il paraît, dès lors, évident que son étude relève de l'activité des spécialistes des substrats durs et non de ceux des substrats meubles. La même appréciation s'applique aussi aux faciès constitués d'Algues non calcifiées, telles que les *Caulerpa*. Il en est de même pour les faciès à base d'Algues Calcaires libres sur le substrat meuble, qu'elles soient ramifiées ("faux-maerl") ou en boules, d'autant plus qu'elles comportent souvent un peuplement d'anfractuosités que l'on ne saurait comparer qu'avec celui des milieux cavitaires des substrats rocheux ou bioconstruits.

En conclusion, on remarquera que les peuplements actuels des hauts-niveaux des substrats meubles sont également susceptibles d'intéresser les spécialistes des paléoenvironnements : par exemple, les tests des Mollusques Pélécy-podes peuvent s'accumuler sur les rivages (litages de *Donax* ou de *Corbulomya* dans les sables, accumulation de *Cerastoderma* en milieu pélitique) et préfigurer ainsi, dans le cas des faciès des milieux extrêmes, des "lumachelles" à dominance monospécifique.

BIBLIOGRAPHIE

- BELLAN G., 1967- Pollution et peuplements benthiques sur substrat meuble dans la région de Marseille. 2. L'ensemble portuaire marseillais. *Rev. intern. Océanogr. méd.*, 8 : 75-83.
- BIGOT L., PICARD J., ROMAN M.L., 1982- Contribution à l'étude des peuplements d'Invertébrés des milieux extrêmes. 1. La plage et les dunes vives de l'Espiguette (Grau-du-Roi, Gard). *Ecologia mediterranea*, sous presse.
- FEBVRE J., 1968- Etude bionomique des substrats meubles de l'étang de Berre. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 44(60) : 297-355.
- FEBVRE-CHEVALIER C., 1969- Etude bionomique des substrats meubles dragables du golfe de Fos. *Téthys*, 1(2) : 421-476.
- GAILLANDE D. (de), 1968- Monographie des peuplements benthiques d'une calanque des côtes de Provence : Port-Miou. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 44(60) : 358-401.
- GUELORGET O., MICHEL P., 1976- Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne : l'étang du Prévost (Hérault). 2. Les peuplements benthiques. Thèse 3ème cycle, Univ. Sc. et Tech. Languedoc : 122 p.
- HARME LIN J.G., 1964- Etude de l'endofaune des "mattes" d'herbiers de *Posidonia oceanica* Delile. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 35(51) : 43-106.
- LE GALL J.Y., 1969- Etude de l'endofaune des pelouses de Zostères superficielles de la baie de Castiglione (Côtes d'Algérie). *Téthys*, 1(2) : 395-420.
- MASSÉ H., 1971(1972)- Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. 5- La côte de Camargue. *Téthys*, 3(3) : 539-568.
- PERES J.M., PICARD J., 1964- Nouveau manuel de Bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 31(47) : 3-137.
- PICARD J., 1962- Remplacements expérimentaux de biocoenoses des substrats meubles dans la partie supérieure de l'étage infralittoral. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 25(39) : 245-251.
- PICARD J., 1965- Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 35(52) : 3-160.
- STORA G., 1982- Recherches de bionomie descriptive et expérimentale (*in vivo* et *in vitro*) dans quelques biotopes littoraux soumis à des variations naturelles ou artificielles des conditions de milieu (notamment dans l'étang de Berre et le golfe de Fos). Thèse d'Etat, Univ. Aix-Marseille II : 237 p.
- TRUE-SCHLENZ R., 1965- Données sur les peuplements des sédiments à petites Phanérogames marines (*Zostera nana* Roth et *Cymodocea nodosa* Ascherson) comparés à ceux des habitats voisins dépourvus de végétation. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 39(55) : 97-124.

