



**HAL**  
open science

# ZONATION SUPERFICIELLE DES COTES ROCHEUSES DE L'ÉTANG DE BERRE ET COMPARAISON AVEC CELLES DES COTES DU GOLFE DE MARSEILLE (de Carry à Sausset)

P. Huvé, H. Huvé

► **To cite this version:**

P. Huvé, H. Huvé. ZONATION SUPERFICIELLE DES COTES ROCHEUSES DE L'ÉTANG DE BERRE ET COMPARAISON AVEC CELLES DES COTES DU GOLFE DE MARSEILLE (de Carry à Sausset). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1954, 5 (3), pp.330-365. hal-02572749

**HAL Id: hal-02572749**

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02572749v1>

Submitted on 13 May 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ZONATION SUPERFICIELLE  
DES COTES ROCHEUSES DE L'ÉTANG DE BERRE  
ET COMPARAISON AVEC CELLES  
DES COTES DU GOLFE DE MARSEILLE  
(de Carry à Sausset)

par P. et H. HUVÉ

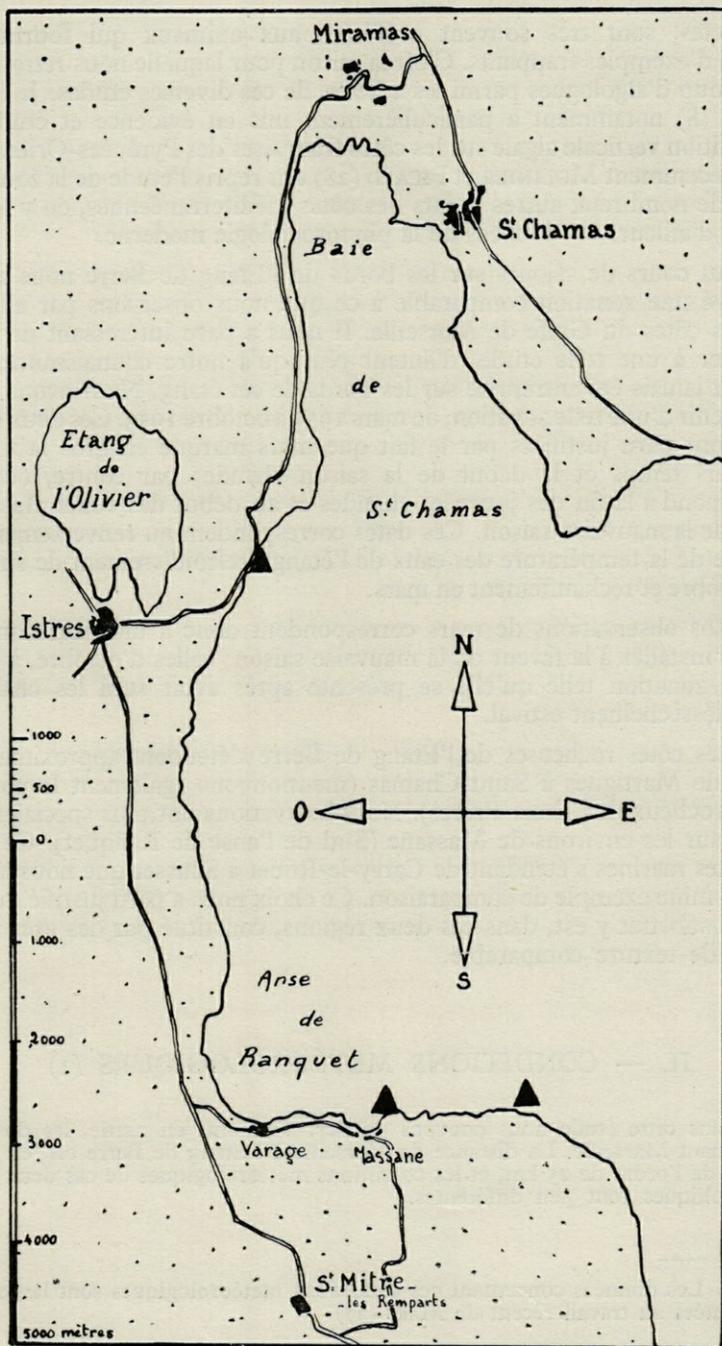
I. — INTRODUCTION

L'étude de la répartition des organismes sessiles marins montre que certains d'entre eux se répartissent préférentiellement entre deux niveaux maxima et minima déterminés où ils forment l'élément dominant. Les conditions écologiques que ces organismes y rencontrent sont non seulement les plus compatibles avec leurs propriétés physiologiques, mais encore les placent dans une situation privilégiée, pour la conquête du substrat, par rapport à des espèces concurrentes dont les besoins sont légèrement différents.

Leurs populations, s'étageant dans des limites stratigraphiques plus ou moins étroites, peuvent ainsi former des zones, des bandes ou des ceintures.

De nombreux travaux de bionomie marine (dont il ne nous appartient pas de retracer ici l'historique d'ailleurs assez confus) mentionnent la présence de tels peuplements à dominance monospécifique formant, sur les côtes marines, des zones caractéristiques. L'observation de la superposition plus ou moins régulière de ces zones a conduit à établir une zonation marine. Comme leurs limites de séparation coïncident souvent avec un niveau tidal, la plupart des auteurs ont été amenés à envisager l'action prépondérante du jeu des marées sur cette répartition. Or « l'influence vraie du phénomène de la marée, réduit à lui-même, » fait l'objet de remarques pertinentes de FISCHER-PIETTE (10) sur lesquelles nous reviendrons.

Pour la désignation de ces zones, les algues, du fait qu'elles vivent toujours fixées sur le substrat et qu'elles constituent des régions bien



▲ Stations plus spécialement étudiées

distinctes, sont très souvent préférées aux animaux qui fournissent moins d'exemples frappants. C'est la raison pour laquelle nous retrouvons beaucoup d'algologues parmi les auteurs de ces diverses études. J. FELDMANN (8) notamment a particulièrement mis en évidence et étudié la répartition verticale algale sur les côtes françaises des Pyrénées-Orientales. Plus récemment MOLINIER et PICARD (28) ont repris l'étude de la zonation pour de nombreux autres points des côtes méditerranéennes, en y appliquant d'ailleurs les données de la phytosociologie moderne.

Au cours de séjours sur les bords de l'Étang de Berre nous avons observé une zonation comparable à ce que nous observons par ailleurs sur les côtes du Golfe de Marseille. Il nous a paru intéressant de nous attarder à une telle étude, d'autant plus qu'à notre connaissance, elle n'avait jamais été entreprise sur les bords de cet étang. Nous avons suivi le devenir d'une telle zonation, de mars 1953 à octobre 1953. Ces deux dates nous ont paru justifiées par le fait que mars marque en gros la fin du mauvais temps et le début de la saison chaude; par contre, octobre correspond à la fin des journées chaudes et au début des vents plus violents de la mauvaise saison. Ces dates correspondent au renversement de régime de la température des eaux de l'étang : refroidissement de surface en octobre et réchauffement en mars.

Nos observations de mars correspondent donc à une zonation qui a pu s'installer à la faveur de la mauvaise saison; celles d'octobre, à cette même zonation telle qu'elle se présente après avoir subi les chaleurs et le dessèchement estival.

Les côtes rocheuses de l'Étang de Berre s'étendent approximativement de Martigues à Saint-Chamas (mentionnons également le pointement rocheux des Trois-Frères). Nos observations ont plus spécialement porté sur les environs de Massane (Sud de l'anse de Ranquet). Ce sont les côtes marines s'étendant de Carry-le-Rouet à Sausset que nous avons pris comme exemple de comparaison. Ce choix nous a paru justifié du fait que le substrat y est, dans ces deux régions, constitué par des grès miocènes de texture comparable.

## II. — CONDITIONS MÉTÉOROLOGIQUES (1)

Dans cette étude nous pouvons utiliser, au moins en partie, les données concernant Marseille. La distance de Marseille à l'Étang de Berre est, en ligne droite, de l'ordre de 25 km, et les conditions météorologiques de ces deux lieux géographiques sont peu différentes.

---

(1) Les données concernant ces conditions météorologiques sont largement empruntées au travail récent de MARS (27).

1. *Température de l'air.*

La température moyenne annuelle à Marseille est de 14° 26 (moyenne portant sur les années 1866 à 1945). Le mois le plus froid est janvier (moyenne des maxima 10° 4, moyenne des minima 1° 2, moyenne absolue 5° 8). Le mois le plus chaud est juillet (moyenne des maxima 28° 7, moyenne des minima 15° 6, moyenne absolue 22° 1).

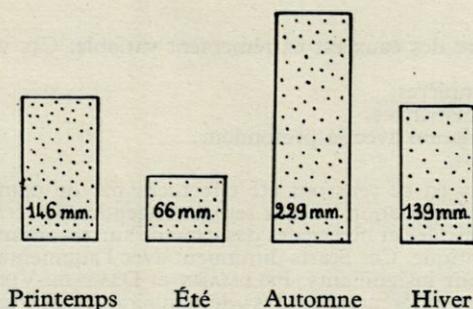
2. *Pluies.*

La moyenne annuelle générale des hauteurs de pluies enregistrées à Marseille, de 1866 à 1945, est de 580 mm. L'importance de ces précipitations atmosphériques présente des variations assez sensibles selon les années et également selon les localités.

	Marseille	Saint-Chamas	Berre	Port-de-Bouc	Marignane
1940	634 mm	523 mm	378 mm	579 mm	483 mm
1941	870 mm	826 mm		827 mm	
1942	581 mm	521 mm	483 mm	516 mm	508 mm
1943	664 mm	755 mm	581 mm		
1944	437 mm	387 mm	362 mm	381 mm	
1945	323 mm	379 mm	338 mm	325 mm	

(d'après MARS)

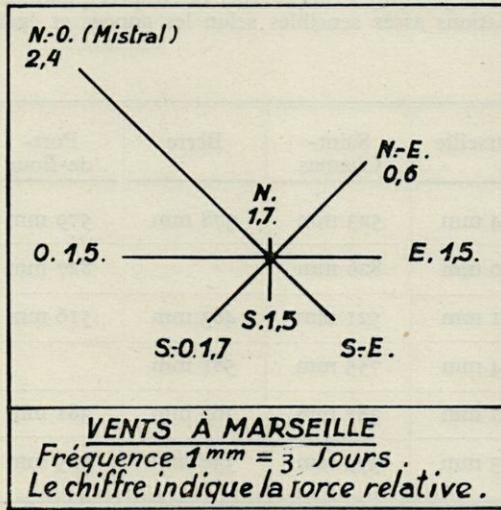
La répartition moyenne saisonnière à Marseille peut être résumée par le graphique suivant :



### 3. Vents.

Dans la région Étang de Berre-Marseille, il faut surtout considérer deux secteurs opposés : le quart N.O.-S.O., vents généralement secs, et le quart N.E.-S.E. dont les vents s'accompagnent souvent de pluies. Il faut signaler tout particulièrement le « Mistral », vent sec et froid, dont la direction N.O. est assez variable et peut s'infléchir vers l'Ouest. Ce vent dominant est le plus violent et souffle en moyenne 107 jours par an. Les côtes basses de la partie sud de l'étang sont plus spécialement soumises au déferlement des vagues qu'il soulève.

Nous empruntons au travail de MARS (27) le diagramme suivant traduisant les fréquences annuelles moyennes à Marseille.



## III. — PRINCIPAUX CARACTÈRES PHYSICO-CHIMIQUES DES EAUX DE L'ÉTANG DE BERRE

### 1. Température.

La température des eaux est extrêmement variable. Ces variations peuvent être :

- saisonnnières,
- nycthémérales,
- en relation avec la profondeur,
- locales.

Des recherches en ce sens ont été effectuées par de nombreux auteurs en Méditerranée dont la situation de mer fermée engendre des écarts ( $= 12^{\circ}$ ) entre les températures estivales et hivernales des eaux de surface, écarts plus importants que ceux de l'Atlantique. Ces écarts diminuent avec l'augmentation de la profondeur, jusqu'à devenir insignifiants. FELDMANN et DAVY-DE-VIRVILLE ont observé à Banyuls de faibles différences ( $= 1^{\circ}5$ ) de température de l'eau entre le jour et la nuit, et ont également étudié les variations locales en fonction de la topographie des lieux.

MARS (27) communique pour l'Étang de Berre les résultats suivants :  
 le 24 juin 1946, en surface { à la côte (Trois-Frères) : 27°5  
                                           { au large                                   22°4

	Centre de l'Étang	
	surface	— 9 m
9-2-48	8°5	9°8
25-3-48	13°3	12°7
24-6-46	22°4	21°5
8-10-47	18°5	19°

Les faibles écarts (1° max.) existant entre la température des eaux de surface et celle des eaux à — 9 mètres proviennent du fait que la masse d'eau de l'Étang de Berre, peu profonde, est toute entière soumise aux variations atmosphériques de la température.

M<sup>me</sup> SCHACHTER, du Laboratoire pour l'Étude des Étangs méditerranéens, a eu l'obligeance de nous communiquer les températures suivantes, prises en surface :

3	16	12	29	20	13	21
juillet 53		septembre 53		oct. 53	novembre 53	
26°	24°	19°	17°	15°	7°8	7°5

Ces résultats concordent avec ceux de MARS pour confirmer la grande variabilité saisonnière de la température des eaux de l'Étang.

Les variations de la température des eaux ont une influence directe sur le développement des organismes aquatiques. Ces derniers réagissent différemment suivant qu'il s'agit d'espèces eurythermes ou d'espèces sténothermes.

Les espèces eurythermes supportant d'assez grands écarts de température se rencontrent toute l'année. Localisées, en mer, le plus souvent dans la zone photophile de l'étage infralittoral, elles ont par surcroît une répartition géographique étendue.

Les espèces sténothermes ne subissent pas sans préjudice des écarts importants de température. En surface leur développement peut donc être saisonnier : en hiver espèces à répartition boréale ou tempérée, en été espèces à répartition tropicale. En profondeur, par suite de la constance relative de la température (en milieu marin), elles trouvent des conditions thermiques plus favorables.

En hiver, nous avons observé, sur les côtes rocheuses de l'Étang, une végétation algale où domine l'élément boréal (*Bangia*, *Porphyra*, *Ralfsia*), alors qu'en été l'élément tropical *Acetabularia* est fréquent sur les pierres dès — 0.5 mètres et apparaît comme un caractère estival de l'étang.

## 2. Salinité (1).

L'Étang de Berre est essentiellement euryhalin dans l'espace et dans le temps. Ces variations dépendent de la situation géographique de la station étudiée, de la profondeur et des facteurs météorologiques saisonniers (pluies, insolation, vents).

(1) Il s'agit de la salinité totale : grammes de chlorures (exprimée en NaCl) par litre.

Nous reproduisons ci-dessous les valeurs suivantes que Mme SCHACHTER a obtenues et qu'elle nous a communiquées :

	Station 9 Large de Saint-Chamas	Station 10 Baie de Saint-Chamas	Station 11 Large d'Istres
3 juillet 1953	26,91	26,38	24,74
16	26,1	26,91	26,38
12 septembre 1953	30,06	28,06	29,48
29	29,48	28	28
20 octobre 1953	30,24	28,34	29,13
13 novembre 1953	30,24	30,24	30,24
21	29,13	27,49	29,13

Ces valeurs s'appliquent à des régions voisines des stations que nous avons étudiées pendant cette même période. MARS (27) indique pour le centre de l'Étang une salinité égale en moyenne à 34.

A titre de comparaison indiquons que dans le golfe de Marseille (abstraction faite des facteurs météorologiques momentanés et des conditions topographiques spéciales à certaines stations) la salinité paraît osciller aux environs de 37.

Si de faibles écarts de la salinité des eaux ne paraissent avoir aucune conséquence biologique sur les organismes sessiles, tous n'en supportent pas, sans dommages, de grandes variations.

Au voisinage de la surface et à plus forte raison dans le mésolittoral et le supralittoral, les espèces sessiles sont très euryhalines. Certaines supportent des conditions de salinité extrêmes, allant d'une concentration élevée par dessiccation, à une dessalure presque totale par dilution à la suite d'apport d'eaux douces (pluies ou suintements).

Nous ne nous étendrons pas sur la pénétration et l'acclimatation éventuelles dans l'Étang des espèces marines : tel n'est pas l'objet de cette note.

### 3. *Matières organiques.*

Nous ne savons pratiquement rien sur la nature et la quantité des matières organiques dissoutes ou en suspension dans les eaux de l'Étang de Berre : la teneur en paraît assez élevée et confère aux peuplements que nous avons observés un caractère nitrophile marqué.

Il faut vraisemblablement voir là un facteur de la turbidité des eaux de l'Étang. Cette turbidité nuit à la pénétration quantitative et qualitative des radiations lumineuses, et procure, dès 7 à 8 mètres de profondeur, des conditions d'éclairement incompatibles avec le développement d'espèces infralittorales photophiles que l'on rencontre, en mer, beaucoup plus profondément.

Nous avons peu de connaissances sur le mode d'utilisation, par les organismes végétaux ou animaux, de ces substances azotées dissoutes. Certains organismes se développent avec abondance dans les stations riches en matières organiques azotées et y forment alors des peuplements atteignant un taux de recouvrement de 100 %. Comme nous l'indiquons par ailleurs, le peuplement des substrats solides observés à l'Étang de Berre est composé, en majorité, de populations d'espèces (*Ulva lactuca*, *Corallina officinalis*, *Mytilus*) que l'on s'accorde à reconnaître comme caractéristiques (mais non exclusives) du faciès nitrophile.

Toutefois un enrichissement exagéré en ces substances conduit, surtout au cours de l'échauffement estival, à des fermentations putrides. En certaines stations abritées et particulièrement polluées de l'Étang, nous avons observé de tels faciès sapropéliques où seules (si l'on excepte les bactéries) prospèrent certaines espèces de Cyanophycées.

Il convient de signaler également les déversements, accidentels ou non de mazout ou produits divers, des raffineries installées sur les bords de l'Étang. Ces substances, dont l'influence néfaste sur la faune et la flore de l'Étang est hélas certaine, inhibent l'établissement ou l'évolution des peuplements, notamment mésolittoraux et supralittoraux.

#### IV. — LES MOUVEMENTS DES EAUX DE L'ÉTANG

##### 1. *Les marées et le niveau de l'Étang.*

Dans l'Étang de Berre, les effets de l'attraction luni-solaire sont peu importants. La marée a en effet une faible amplitude puisqu'elle atteint seulement, en vive-eau, 0,22 mètres. Il faut remarquer que pratiquement les effets de ces marées lunaires sont annulés par les différences de niveau qui sont le fait, d'une part des variations de la pression atmosphérique et d'autre part de la direction des vents.

A Marseille comme à Port-de-Bouc le niveau moyen des eaux de la mer est d'environ 0,33 mètres par rapport au 0 de l'échelle bathymétrique du Fort-Saint-Jean (Marseille). CHEVALLIER (4) donne pour l'étang de Berre les valeurs suivantes :

0,351 m	aux Martigues
0,198 m	à Berre
0,235 m	à Saint-Chamas

ce qui indique une tendance à un niveau plus bas dans les régions Nord de l'Étang.

##### 2. *Courants.*

« Les principaux facteurs qui régissent les courants existant entre la mer et l'étang sont connus depuis longtemps. Mais ils se superposent souvent de telle sorte que leur étude est rendue difficile ». (MARS, 27).

Pour cet auteur le seul facteur permanent à l'origine des courants est la marée qui offre un caractère semi-diurne. Malgré sa faible amplitude, si elle agissait seule, elle entraînerait une inversion régulière de courants quatre fois par jour. Ce phénomène se produit effectivement par temps calme.

Le vent est un facteur de courants important. Les vents de secteur Nord (Mistral surtout) chassent l'eau de la région de Saint-Chamas et la refoulent dans le Sud de l'Étang où le niveau s'élève. Il en résulte un courant de sortie des eaux de l'étang vers la mer. Les vents de secteur Sud, quoique moins puissants, ont une action inverse.

MARS note également, quoique faibles, un courant sortant lors d'apport important d'eaux douces consécutives à de fortes pluies, et un courant entrant, dû à l'évaporation.

### 3. *Vagues et ressac.*

A l'Étang de Berre le moindre vent donne naissance à un clapotis qui, si ce vent persiste, se transforme en petites vagues courtes. Le Mistral est naturellement le vent qui agite le plus souvent les eaux de l'Étang. Les côtes exposées sont alors soumises à un ressac important d'autant plus que, comme nous l'avons vu, le niveau des eaux s'y élève.

Il faut tenir compte du fait que les côtes rocheuses où se sont situées nos observations appartiennent aux rivages nord-ouest, et sont par conséquent soumises à un ressac moins important.

Après la cessation du vent les eaux de l'étang se calment très rapidement, alors qu'en mer persiste un certain temps une houle, d'importance variable, déferlant sur les côtes exposées.

### 4. *Importance biologique de ces mouvements des eaux.*

Ces mouvements des eaux ont une grande importance biologique dans la répartition des organismes. Il suffit pour s'en convaincre de comparer le peuplement de stations, identiques quant au faciès, mais de mode battu ou abrité.

Notons tout d'abord, quelle que soit leur cause, que les courants favorisent, par transport, la pénétration des organismes marins dans l'Étang de Berre, et contribuent donc à uniformiser (dans la mesure où les conditions écologiques sont favorables) la faune et la flore de la mer et de l'étang.

Les variations verticales du mouvement des eaux (marées, courants, ressac) sont à l'origine de niveaux tidaux et de niveaux d'humectation.

Le facteur humidité joue un rôle important dans la distribution verticale des organismes mésolittoraux et supralittoraux. Ces organismes se répartissent suivant des niveaux d'humectation dont les conditions d'humidité correspondent à leurs besoins physiologiques propres. Notons que si les niveaux tidaux et les niveaux d'humectation peuvent coïncider en mode très abrité, il n'en est plus de même en mode battu.

Conditionnant ce facteur humidité, la puissance, la durée et la fréquence du ressac revêtent donc une extrême importance dans le peuplement des surfaces rocheuses non constamment immergées. A ce point de vue, les côtes rocheuses de l'Étang de Berre sont défavorisées par rapport à des portions de côtes du Golfe de Marseille semblablement orientées.

Ainsi peut s'expliquer (du moins en partie) pour l'Étang de Berre :

1° La réduction verticale de l'aire de distribution des organismes soumis à l'émerision;

2° La réduction du nombre des « ceintures » par rapport aux possibilités marines;

3° La disparition totale, au cours de la saison estivale, de la zone de *Ralfsia* par exemple. Ces algues ne peuvent survivre aux conditions de dessiccation prolongée qui règnent alors sur les côtes rocheuses de l'Étang.

Dans les stations exposées, l'action mécanique des vagues venant frapper la roche est défavorable aux organismes fragiles ou insuffisamment fixés, mal adaptés à ces conditions hydrodynamiques. Cette action est souvent d'ailleurs

difficile à analyser. A la suite de l'arrachement par les vagues d'une population d'organismes donnés, les interactions entre espèces concurrentes se trouvent changées par suite des modifications micro-climatiques intervenues (par exemple, écran lumineux, thermique et mécanique disparu, humidité résiduelle nettement diminuée).

Lorsque le substrat, même rocheux, s'effrite trop rapidement sous l'action (complexe) du choc des vagues, il peut y avoir inhibition du développement des organismes sessiles. De ce point de vue, les côtes rocheuses étudiées à l'Étang de Berre seraient favorisées par rapport aux côtes marines proches (grès miocènes de Carry à Sausset) puisque moins soumises à la violence des vagues. Cette action destructrice des vagues est amplifiée, sur les côtes calcaires, par l'abondante flore des Cyanophycées endolithes. Il semble que l'on puisse voir là, par exemple, un facteur important parmi ceux conditionnant la distribution des *Rissoella verruculosa* sur les côtes rocheuses calcaires. Ces algues, hémicryptophycées à disque vivace, ne peuvent se maintenir là où, par leur nature ou leur exposition, les substrats calcaires sont soumis à une trop rapide action destructrice conjuguée des Cyanophycées endolithes et des vagues.

L'agitation de l'eau agit sur la température. L'hiver, elle s'oppose au refroidissement des couches superficielles en contact avec l'air plus froid, et au contraire l'été elle diminue l'échauffement de ces mêmes couches soumises à un ensoleillement prolongé.

Sur les côtes de l'Étang de Berre l'échauffement estival des eaux superficielles est nettement plus important que sur les côtes marines : la profondeur faible de l'Étang et l'agitation réduite de ses eaux en sont cause. Cette élévation de température des eaux calmes et peu profondes est un obstacle majeur au développement ou à la persistance estivale de beaucoup d'organismes dans ces stations.

L'agitation de l'eau influe de même sur les qualités physico-chimiques du milieu liquide. Elle tend à uniformiser la teneur en gaz dissous (oxygène, CO<sup>2</sup>). Cette action presque nulle en ce qui concerne l'oxygène généralement dissous à saturation est certainement plus importante sur la teneur des eaux en CO<sup>2</sup> dissous ou combiné à l'état de bicarbonate. Ne convient-il pas, dans le cas de l'Étang de Berre et au cours de l'été, d'assimiler certaines collections d'eau peu profondes et non renouvelées, à des flaques supralittorales marines ? Dans ces plans d'eau nous avons observé une abondante végétation algale (Chlorophycées surtout). Par suite d'une photosynthèse certainement très active, il est vraisemblable qu'au cours d'une journée ensoleillée tout le CO<sup>2</sup> assimilable puisse être utilisé, ainsi que J. FELDMANN (8) l'a observé pour les flaques marines : ce phénomène peut donc, parfois, être un facteur limitant le développement des populations algales des zones supérieures de l'Étang. Dans ces collections d'eau tranquille peut donc se produire (par utilisation complète du CO<sup>2</sup>) une alcalinisation comparable à celle mise en évidence dans les milieux marins restreints des flaques et cuvettes supralittorales. Cette élévation du pH qui atteint rarement dans les stations, même très calmes, de la mer libre, un degré capable de nuire aux organismes, peut contribuer à conférer à certaines stations de l'Étang une partie de leur caractère estival par élimination d'espèces physiologiquement non adaptées à ces conditions chimiques extrêmes.

Nous n'avons pas connaissance que de telles mesures aient été publiées ou même entreprises sur les variations, au cours de l'année, du pH des eaux peu profondes de l'Étang (1). Une telle étude, par comparaison avec les résultats acquis dans le domaine marin, contribuerait à expliquer la physionomie particulière de certains peuplements superficiels de cet étang.

---

(1) MARS (27) indique que le pH « a toujours été trouvé intermédiaire entre 8,1 et 8,4 ».

Ces mouvements divers des eaux contribuent à uniformiser la salinité. En une station donnée l'écart entre les salinités de surface et de profondeur est en relation avec l'agitation des eaux. Après un « coup de Mistral » de plusieurs jours MARS ne trouve plus aucune différence entre la salinité en surface et en profondeur. Par suite de la réduction des courants divers, l'étang de Berre a une salinité variable géographiquement (apport d'eau douce par des cours d'eau). Cette hétérogénéité a ses conséquences directes sur le peuplement des côtes de l'Étang. La réduction estivale de l'agitation des eaux superficielles, s'associant au peu d'ampleur des courants, permettent à des plans d'eau peu profonds d'acquérir, par échauffement et évaporation, une salinité supra-normale, ou au contraire contribuent à maintenir un certain temps une dilution en surface à la suite de fortes pluies. Par l'intermédiaire de la salinité, l'agitation des eaux a donc une influence sur la composition faunistique et floristique des peuplements superficiels.

Les mêmes résultats et conséquences s'appliquent d'une part aux matières organiques, qu'elles soient d'origine naturelle (faune et flore) ou dues à la proximité d'agglomérations humaines, et d'autre part aux sels divers en solution dans les eaux de cet étang.

## V. — DIVISIONS BIONOMIQUES (1)

PRUVOT (34) divisait le domaine marin en trois grandes régions bionomiques. A ces régions dont les conditions générales sont similaires il donna le nom de systèmes.

1° *Le système littoral* qui comprend la bande de plateau continental bordant les terres émergées jusqu'à la profondeur de 200 à 250 m environ.

2° *Le système abyssal* se situe au-dessous du système littoral et comprend le fond des mers (au-dessous de 250 m) avec comme caractère principal l'absence de la lumière solaire;

3° *Le système pélagial* comprend seulement les êtres vivants, animaux ou végétaux planctoniques.

Dans cette étude seul le système littoral nous intéresse. Or les conditions écologiques que l'on peut rencontrer du niveau à — 250 m sont variées; aussi ce système devait-il, à son tour, se trouver divisé en un certain nombre de régions, zones, horizons ou étages suivant les auteurs. Chaque étage peut se subdiviser en faciès rocheux ou faciès meuble suivant la nature du substratum; dans chaque faciès on peut distinguer différents modes suivant le degré d'agitation et la composition chimique du milieu.

J. FELDMANN (8) a indiqué (tableau V p. 118) « les principales subdivisions du système littoral proposées pour la Méditerranée par divers auteurs ». Lui-même divise le « système » littoral de PRUVOT en cinq étages :

(1) Un historique complet de cette question est donné dans le travail de FELDMANN (8) p. 101 et suivantes.

étage supralittoral  
étage littoral  
étage infralittoral { supérieur  
                                  inférieur  
étage élittoal

Pour cet auteur l'étage supralittoral se situe « depuis la limite supérieure de la végétation marine jusqu'au niveau moyen des hautes mers... il est particulièrement caractérisé (faciès rocheux) dans la Méditerranée par un lichen *Verrucaria symbolana* surtout abondant sur les parois verticales exposées au nord où il peut remonter jusqu'à 3 mètres au-dessus du niveau ».

L'étage littoral « qui correspond à ce qu'on désigne souvent sous le nom de zone intercotidale, comprend la portion du rivage exposée à des alternatives biquotidiennes, ou tout au moins très fréquentes, d'émersion et de submersion. Dans le faciès rocheux, on peut fixer la limite supérieure de cet étage au niveau inférieur atteint par l'association à *Verrucaria symbolana*. Les algues vivant dans cet étage sont nettement marines... ».

L'étage infralittoral a pour limite supérieure le niveau moyen des basses mers. Cette ligne est nettement marquée par la limite supérieure de *Cystoseira mediterranea*, sur la côte des Albères, et de *Cystoseira stricta* sur les côtes du Golfe de Marseille. Pour J. FELDMANN la séparation entre infralittoral supérieur et inférieur se situe entre — 5 à — 10 m, profondeur qui correspond à la disparition de la plupart des espèces photophiles.

L'étage élittoal « correspond à la région côtière de PRUVOT. La limite supérieure de l'étage élittoal, coïncidant avec la limite inférieure de l'étage infralittoral inférieur est très variable selon les régions, pouvant atteindre et même dépasser 150 mètres dans certains points de la Méditerranée. »

MOLINIER et PICARD (28), à quelques modifications près, utilisent la même subdivision d'ensemble que J. FELDMANN :

- étage supralittoral (zone des embruns),
- étage mésolittoral (zone de balancement des eaux, plus un niveau supérieur très fréquemment mouillé par les vagues). Pour ces auteurs cet étage doit comprendre le mésolittoral supérieur soumis aux embruns fréquents et le mésolittoral inférieur qui correspond à la zone intertidale,
- étage infralittoral (n'est plus divisé en supérieur et inférieur, mais en photophile et sciaphile),
- étage élittoal (comprend la partie profonde du plateau continental, là où les algues ne jouent plus un rôle appréciable).

Les travaux de GOURRET (17), de CHEVALLIER (4) puis de MARS (27) nous renseignent sur la profondeur et la nature des fonds de l'Étang de Berre. La profondeur actuelle atteint 10 mètres en un seul point. De

— 1 mètre environ à — 6 à 8 mètres se trouvent les herbiers de *Zostera*; au-delà se rencontrent des sédiments vaseux plus ou moins sableux qui occupent en gros le centre de l'Étang.

Les renseignements contenus dans ces divers travaux pour la partie profonde, et nos propres observations pour les zones supérieures, nous permettent de concevoir ainsi la zonation générale de cet étang.

1. *Étage supralittoral*. — Dans cet étage se rencontrent des peuplements d'êtres qui, tout en fuyant une immersion de longue durée, recherchent cependant un certain degré d'humidité qu'ils trouvent au voisinage des eaux. Seuls les embruns ou les vagues, lors des tempêtes, les atteignent. Les êtres vivants que l'on y rencontre doivent être adaptés aux conditions écologiques particulières qui règnent.

Ils doivent être euryhalins pour supporter sans dommage de grandes variations de salinité : concentration en sel par évaporation ou dilution à la suite de pluies.

Ils doivent être eurythermes pour résister aux écarts de température pouvant exister, par exemple, entre la nuit et l'ensoleillement de la journée.

C'est plus spécialement la zone des Cyanophycées lithophytes (épilithes ou endolithes) auxquelles se superposent le petit Gastéropode *Melaraphe* (= *Littorina*) *neritoides* et l'Isopode *Ligia italica*, hôte des fissures.

Nous n'avons pas rencontré, sur les côtes rocheuses de l'Étang de Berre, le lichen *Verrucaria symbalana* avec une constance suffisante pour en faire un élément caractéristique de cette zone ainsi que J. FELDMANN le considère pour la Côte des Albères.

## 2. *Étage mésolittoral*.

### 1° Supérieur.

Les stations situées à ce niveau sont soumises fréquemment aux embruns et au ressac, et certaines espèces qu'on y rencontre exigent des immersions de courte durée et ne résistent cependant pas à un assèchement prolongé.

On y observe, de haut en bas, les ceintures algales de *Bangia fuscopurpurea*, *Porphyra umbilicalis* et en partie *Ralfsia verrucosa*. C'est aussi le lieu d'élection du Cirripède *Chthamalus stellatus*.

### 2° Inférieur.

Cet étage correspond à la zone intertidale. A l'Étang de Berre, du fait, ainsi que nous l'avons vu, de la faible amplitude des marées, cette zone est très réduite. Le niveau moyen entre les marées normales hautes et basses est désigné, sur les tableaux et planches, o mètre biologique. Cette ligne se situe à la limite de séparation de *Ralfsia* et *Mytilus*. Certaines des espèces rencontrées, quoique eurythermes et euryhalines, ne

résistent cependant pas aux écarts de salinité et de température qui se produisent à ce niveau au cours des saisons. Toutes supportent des émer-sions temporaires.

Cette zone, aux possibilités de peuplements plus diverses dans le domaine marin, comprend la partie inférieure de la ceinture à *Ralfsia verrucosa* et la partie supérieure du peuplement à *Mytilus* où s'intercalent localement, en automne, des populations d'*Amphipleura rutilans* (Diatomées coloniales).

### 3. Étage infralittoral.

#### 1° Photophile.

Avec cette zone nous rencontrons des espèces qui ne supportent pas l'émer-sion, même de courte durée. Moins soumises à des écarts brusques des conditions écologiques que les espèces des niveaux supérieurs, elles doivent cependant présenter une certaine eurythermie et euryhalinité leur permettant de résister à des variations plus modérées de température et de salinité au cours des saisons. Les espèces sténo-thermes que nous rencontrons près de la surface ne prospèrent que pendant une saison déterminée. Cet étage comprend, à l'Étang de Berre :

a) Une zone à *Cystoseira barbata* contenant des populations d'algues diverses. *Corallina officinalis* y constitue des peuplements denses par suite de la nitrophilie des eaux de l'Étang.

b) Le domaine photophile de l'herbier de *Zostera marina* L. Ce peuplement de *Zostera*, malgré ses analogies apparentes avec les herbiers de *Posidonia* des côtes du Golfe de Marseille, ne peut s'inclure dans la « série évolutive (1) photophile de l'herbier marin de Posidonies », tel que l'ont mis en évidence et défini MOLINIER et PICARD (28). Par comparaison avec la zonation marine, cet herbier de *Zostera* constitue un peuplement hors série, dû aux conditions écologiques propres à l'Étang de Berre.

#### 2° Sciaphile.

Les espèces de cette zone sont des espèces de profondeur qui peuvent éventuellement « remonter » dans des stations obscures situées près du niveau. La limite supérieure de cet étage coïncide avec la limite inférieure de l'herbier de *Zostera* et se situe donc vers — 6 à — 8 mètres. Les conditions écologiques particulières à l'étang qui règnent à ce niveau, et notamment la turbidité des eaux, ne permettent pas l'établissement, à partir de la limite inférieure de l'herbier, d'un peuplement que l'on puisse assimiler à ce que MOLINIER et PICARD ont appelé, dans le domaine marin : « série évolutive (1) sciaphile des fonds coralligènes ». Sur ces

(1) Cette expression « série évolutive » empruntée à la phytosociologie terrestre par MOLINIER et PICARD (29) est destinée à remplacer les anciens termes « cycle climacique » employés jusqu'à présent par ces auteurs.

TABLEAU I  
ZONATION SUPERFICIELLE A L'ÉTANG DE BERRE  
(substratum rocheux, mode battu)

ETAGES		NIVEAUX bathymétriques	HUMECTATION		PEUPLLEMENTS
				Valeur relative, moyenne	
ADLITTORAL			humectation accidentelle (par embruns)	1	Peuplement halophile à <i>Crithmum maritimum</i>
	SUPRALITTORAL		humectation ± accidentelle (par embruns ou vagues des tempêtes)	2	Cyanophycées lithophytes Melaraphe neritoides <i>Ligia italica</i>
MESOLITTORAL = zone intercotidale		SUPÉRIEUR	N.S.M.	humectation fréquente (par vagues : sauf calme plat)	4
		N.S.N.	(immersion accidentelle)		
	INFÉRIEUR	N.Moyen (= 0 biologique)	humectation très fréquente (par vagues : toujours du clapotis)	6	ceinture de <i>Balfsia verrucosa</i>
		N.I.N.	humectation semi-permanente (par masses d'eau)	8	<i>Mytilus</i> <i>Amphipleura rutilans</i>
INFRALITTORAL	PHOTOPHILE	N.I.M.	humectation habituelle (émersion accidentelle)	9	<i>Corallina officinalis</i> <i>Cladophora hamosa</i>
			humectation permanente par immersion	10	<i>Cystoseira barbata</i> Herbier de <i>Zostera</i>
	SCIAPHILE				Peuplements sciaphiles hors-séries

N.S.M. = Niveau supérieur maximum des eaux  
 N.S.N. = Niveau supérieur normal des eaux  
 N.M. = Niveau moyen (= 0 m biologique)  
 N.I.N. = Niveau inférieur normal des eaux  
 N.I.M. = Niveau inférieur maximum des eaux (= 0 bathymétrique).

6 — Chiffre arbitraire de la valeur relative moyenne de l'humectation  
 — à droite : état de division de l'eau d'humectation.

fonds se développe un peuplement hors-série : on y assiste, ainsi que MARS l'a montré à une « remontée » de certaines espèces (notamment mollusques à euryhalinité assez forte) et que l'on rencontre normalement en mer dans le domaine élittoal. Une algue Rhodophycée, la Gigartinale *Gracilaria confervoides* (L.) Greville (= *Sphaerococcus confervoides*, var. *ramulosus* Kütz, citée par GOURRET) est caractéristique de ces fonds, mais peut remonter au voisinage de la surface en faciès sablo-vaseux.

Nos observations, objet de cette présente note, ont porté presque exclusivement sur les étages supralittoral, mésolittoral supérieur et inférieur et infralittoral supérieur.

Avant de terminer ce paragraphe consacré aux niveaux bionomiques, il nous reste à envisager brièvement leur correspondance avec les niveaux tidaux (1) dans le cadre des côtes rocheuses étudiées. Certains auteurs ont cru voir une concordance rigoureuse entre les principales étapes de l'oscillation verticale des eaux et les limites de répartition de divers organismes sessiles. Or, les observations des peuplements intertidaux que nous avons pu faire montrent que leurs limites, supérieures notamment, sont très irrégulières et n'ont souvent aucune relation avec les courbes de niveau des marées. Cette zonation bionomique peut se superposer plus étroitement aux niveaux tidaux dans les mers à marées régulières et en milieu abrité (ports par exemple). Sur nos côtes aux marées très irrégulières les organismes mésolittoraux et supralittoraux se localisent suivant la résultante d'interactions diverses (concurrence, appui mutuel, besoins physiologiques, etc...) dont le principal facteur semble alors être l'humectation. C'est ce qui faisait dire à PRUVOT que les organismes se répartissent suivant des niveaux d'humectation. Il s'agit alors de degrés moyens et de fréquence d'humectation, d'ailleurs difficilement chiffrables, qui sont sous la dépendance des saisons, de l'orientation, de l'élévation, de l'exposition aux vagues et aussi des peuplements préexistants s'imbibant plus ou moins d'eau. L'état de division (embruns, projections plus ou moins importantes) de l'eau mouillant les organismes doit être rapporté aux conditions hydrodynamiques variables avec la situation du support.

Pour l'Étang de Berre, nous avons tenté (cf. tableau I) de traduire cette correspondance des peuplements avec des niveaux d'humectation et de rendre compte également de la division de l'eau projetée.

## VI. — PEUPELEMENTS CARACTÉRISTIQUES DES ÉTAGES SUPERFICIELS

Au cours de cette note, surtout consacrée à la sériation verticale des différents peuplements des côtes rocheuses de l'Étang de Berre, nous ne nous attarderons pas à décrire en détail ce qui a pu être observé

(1) La rédaction d'une note, sur ce sujet, est en cours par l'un d'entre nous.

en Méditerranée. Qu'il nous suffise de rappeler les travaux de OLLIVIER (31) qu'une fin prématurée a malheureusement interrompus, de J. FELDMANN (8) sur la Côte des Albères, et dernièrement la mise au point de MOLINIER et PICARD (27) sur l'ensemble des côtes occidentales méditerranéennes. Si l'on excepte « quelques remarques dans le seul but d'apporter quelques aménagements » qui leur ont paru nécessaires, MOLINIER et PICARD ont retrouvé dans l'œuvre de J. FELDMANN une concordance rigoureuse avec leurs propres observations des peuplements d'invertébrés sessiles. Nous-mêmes avons retrouvé, à quelques petites variantes près, l'ensemble des peuplements décrits par J. FELDMANN. Ces quelques différences résultent des conditions écologiques particulières qui règnent aux environs de Marseille : nature du terrain, régime des vents, température de l'eau, présence d'une forte agglomération humaine, et aussi situation plus orientale.

Dans un but de comparaison avec ce que nous avons observé à l'Étang de Berre, nous laissons délibérément ce qui, dans le domaine marin, se trouve au-dessous de la zone superficielle de l'étage infralittoral, c'est-à-dire ici, au-dessous de — 2 m. Nous étudierons ces peuplements communs à l'Étang et au domaine marin tels qu'ils se succèdent.

#### 1. *CYTOSEIRA BARBATA* J. Ag.

En Méditerranée cette algue est bien représentée toute l'année dans les stations peu profondes et relativement calmes, fixée sur substrat solide. Entre Carry-le-Rouet et Sausset elle est surtout présente dans les collections d'eau peu profondes et abritées où son euryhalinité et eurythermie lui permettent de se maintenir; n'y rencontrant pas la concurrence d'autres *Cystoseires* (*C. stricta* et *C. abrotanifolia*), plus sensibles aux variations du milieu, elle peut alors y constituer des peuplements denses en compagnie, souvent, de *Cystoseira crinita*.

*Cystoseira barbata* est extrêmement répandue sur tous les substrats solides littoraux de l'Étang de Berre. Elle y forme des touffes assez irrégulièrement dispersées qui peuvent avoir 1 m de hauteur (taille que n'atteignent pas les exemplaires méditerranéens).

On la rencontre également là où les fonds sont sablo-vaseux, mais toujours fixée à un support résistant. Les thalles les plus proches du niveau sont fixés à — 0,1 m, — 0,2 m et seule la partie supérieure de la fronde vient affleurer la surface ou même s'y étaler. Bien qu'elle puisse descendre à quelques mètres, son optimum semble se situer, à l'Étang de Berre, dans les 1 à 3 m superficiels. En octobre beaucoup moins d'individus viennent au contact de la surface, par disparition des parties supérieures des frondes; par contre nous avons pu nous rendre compte qu'à cette date et à partir de — 0,5 m, la densité des populations de cette algue est sensiblement la même qu'en mars. Signalons dans cette zone le développement sur les pierres, au cours de la belle saison, de populations d'*Acetabularia mediterranea* qui constituent un caractère estival de la flore algologique de cet étang.

#### 2. *CORALLINA*

En Méditerranée ce peuplement comprend surtout deux espèces dont les aires de répartition (infralittoral supérieur) sont sensiblement identiques : ce sont *C. mediterranea* et *C. officinalis*. Par suite de la forte nitrophilie des eaux du

Golfe de Marseille, c'est surtout *C. officinalis* que nous rencontrons en peuplements denses, pouvant atteindre 100 % par élimination (lorsque les conditions lui sont particulièrement favorables) de concurrents éventuels comme *Cystoseira stricta* ou *Cystoseira abrotanifolia*. A la partie supérieure ce peuplement peut remonter jusqu'au niveau moyen. A la fin de la saison estivale, les algues les plus proches de la surface et parfois trop longtemps exondées du fait de basses mers persistantes, deviennent blanchâtres, cassantes et peuvent ainsi disparaître. On ne rencontre pas de peuplements denses au-delà des quelques mètres superficiels. La plupart du temps, au-dessous de — 1 m, ils régressent (concurrence d'autres peuplements algaux?).

Les Corallines de l'Étang de Berre que nous avons pu observer appartiennent à l'espèce *C. officinalis* Linné. Leur taille moyenne est sensiblement plus petite que celle des exemplaires méditerranéens (2 à 2,5 cm contre 3 à 3,5 cm). Nous n'avons pas observé de vastes peuplements à 100 %, mais plutôt des touffes, des îlots, pouvant éventuellement couvrir quelques décimètres carrés. Les intervalles laissés libres étaient occupés par d'autres peuplements algaux, avec *Ulva lactuca* L. dominante en mars, alors qu'en octobre *Polysiphonia variegata* (Ag.) Zanardini était aussi important que les Ulves à partir de — 0,2 m. Même en mars les Corallines de l'Étang de Berre ne nous ont pas semblé s'approcher autant de la surface que sur les côtes méditerranéennes, où parfois elles émergent légèrement. Leur aire de répartition s'étage surtout de — 0,2 à — 1 m. Elles peuvent exceptionnellement peupler les 0,2 m superficiels, là où les moules leur ont laissé le substrat disponible. En octobre, ces exceptions nous ont paru encore plus rares, et dans ces places non occupées par les moulières nous avons alors trouvé d'importants peuplements à 100 % de Diatomées coloniales (*Amphipleura rutilans*) en forme d'arborisations pouvant atteindre 3 cm.

### 3. *ULVA LACTUCA* L.

Cette algue, très commune, prend surtout un intense développement lorsque les eaux sont particulièrement riches en matières organiques.

Sur les côtes marines de la Chaîne de l'Estaque elle se rencontre dans les deux mètres superficiels et se mêle aux Corallines. L'époque du développement maximum se situe de mars à juin. Au fur et à mesure de l'avancement de l'été les exemplaires voisins de la surface disparaissent peu à peu. En septembre-octobre les individus de grande taille sont rares : à cette époque apparaissent déjà de jeunes algues de la nouvelle génération.

D'après nos observations, *Ulva lactuca* L. a, sur les Côtes de l'Étang de Berre, un mode de vie très comparable. Son aire optima de répartition s'y situe de — 0,2 à — 1 m. S'accommodant généralement assez bien d'une eau à salure faible elle craint par contre l'échauffement estival des eaux de surface. Alors qu'en mars elle forme un élément important, sinon dominant, des substrats solides immergés, en octobre par contre ses populations sont très réduites, et d'autant plus que le support se trouve près du niveau. A la place de ces Ulves se sont développées des populations de *Polysiphonia variegata* parmi lesquelles, sur les pierres, se trouvent des *Acetabularia mediterranea*.

### 4. *ENTEROMORPHA INTESTINALIS* (L.) Link

Cette espèce est bien représentée sur les côtes marines des environs de Marseille où ses populations denses constituent souvent l'élément dominant (jusqu'à 100 %) du peuplement des cuvettes au-dessus du niveau de la mer. C'est une algue particulièrement euritherme et eur haline supportant les variations importantes de l'eau de ces cuvettes, par ailleurs souvent polluées.

A l'Étang de Berre, *Enteromorpha intestinalis* est l'espèce largement dominante, au printemps, dans les cuvettes ainsi que dans les collections d'eau peu profondes et abritées, dessalées par des suintements d'eaux douces et également plus ou moins polluées. L'espèce y est représentée sous sa forme typique et sa fronde intestinforme, plus ou moins remplie de gaz, peut atteindre 0,30 m.

Ces cuvettes aux conditions physico-chimiques spéciales puisque très variables, bien que situées généralement dans l'étage mésolittoral et quelquefois même supralittoral, peuvent cependant être considérées comme des enclaves, surélevées, de l'étage infralittoral supérieur. Toutefois, du fait des conditions particulières à ce milieu, les modalités du peuplement sont plus restreintes que dans l'étage infralittoral supérieur proprement dit, par suite de l'adaptation poussée que doivent y présenter les espèces colonisatrices.

A l'Étang de Berre nous avons fréquemment observé *E. intestinalis* fixée sur des substrats divers, en eaux libres et au voisinage de la surface. Mais cette algue doit alors y subir la concurrence d'autres espèces, telles les Ulves qui ont un « potentiel colonisateur » plus élevé. Cette supplantation des Entéromorphes par les Ulves notamment, a été mise en évidence expérimentalement par l'un d'entre nous au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer (24). Dans ces cuvettes, les Ulves insuffisamment adaptées ne peuvent se maintenir, et les *Enteromorpha intestinalis* débarrassées de ce concurrent, deviennent alors l'espèce au plus fort « potentiel colonisateur ». L'eau de ces cuvettes doit se maintenir, sans assèchement total, pendant au moins deux mois, temps nécessaire à la fixation, germination et développement de ces algues. Dans le cas d'assèchements fréquents, seuls se développent des organismes uni- ou pluricellulaires, à cycle de vie très rapide, mais que nous n'avons pas étudiés.

##### 5. MYTILUS GALLOPROVINCIALIS

En Méditerranée *M. galloprovincialis* forme souvent une ceinture surtout lorsque l'eau relativement polluée est riche en matières organiques nutritives. Cette ceinture d'une trentaine de centimètres d'épaisseur, dont la limite supérieure atteint le niveau moyen, peut se trouver émergée par mer basse. Cette population accapare fréquemment, par suite de l'augmentation de taille des individus, la totalité de la surfade du substrat disponible. Il y a donc là aussi possibilité d'élimination des populations algales que l'on pourrait rencontrer à ce niveau.

En certains endroits des côtes rocheuses de l'Étang de Berre que nous avons pu observer, *Mytilus*, que nous attribuons également à l'espèce *galloprovincialis*, forme une ceinture de 0,2 m d'épaisseur affleurant la surface et constitue, lorsque les conditions écologiques sont favorables, un peuplement éliminateur des populations préexistantes (1). D'autre part, rappelons l'existence de moulières importantes sur les fonds sablo-vaseux profonds de l'Étang.

##### 6. RALFSIA VERRUCOSA (Areschoug) J. Agardh

En Méditerranée cette algue forme une ceinture brun-noirâtre, plus ou moins foncée suivant la saison, au-dessus du niveau moyen, de 0 m à + 0,5 m. Ce peuplement peut, en certaines stations, remplacer totalement l'association à *Tenarea tortuosa*. Lorsque le « trottoir » de *Tenarea* est assez peu développé cette zone à *Ralfsia* le déborde par le haut. Précisons que l'examen minutieux de la roche indique que ce sont les *Tenarea* qui, au fur et à mesure de leur extension, recouvrent les thalles de *Ralfsia*: ceux-ci peuvent alors disparaître totalement, éliminés par les *Tenarea*. *Ralfsia* peut prospérer dans des conditions d'agitation de l'eau insuffisantes pour les *Tenarea* et également dans les stations où, sur nos

(1) Une étude expérimentale de la reformation d'une moulière est d'ailleurs à l'étude par l'un d'entre nous.

côtes calcaires, un ressac trop violent gêne la fixation à demeure de ces *Tenarea* [GILET (16)]. *Ralfsia* se trouve alors en concurrence avec les *Rissoella verruculosa* (où elles existent) sans toutefois s'élever aussi haut. En certaines stations des côtes de Carry à Sausset nous avons observé, s'étagant au-dessus d'un trottoir à *Tenarea* (assez peu développé il est vrai) une ceinture de *Ralfsia* + *Rissoella*, ces dernières persistant seules à la partie supérieure. Cette *Ralfsia* dont la période de végétation active et de reproduction se situe de novembre à mai persiste même en été sur les côtes marines : elle acquiert une teinte plus foncée et devient presque noire.

Sur les côtes rocheuses de l'Étang de Berre, *Ralfsia verrucosa* forme assez souvent (en hiver et au printemps) une ceinture émergée se superposant aux *Mytilus*. En mars la largeur de cette zone varie de 4 à 8 cm ; l'algue est fertile et des coupes de son thalle permettent d'observer d'assez nombreux sporanges pluriloculaires.

L'époque de la reproduction des exemplaires propres à l'étang est donc comparable à celle indiquée en mer. En octobre nous n'avons plus retrouvé aucune trace de cette ceinture de *Ralfsia* bien que nos observations aient porté sur les mêmes rochers. A la place de ces *Ralfsia* nous n'avons remarqué aucun autre peuplement de remplacement. La roche nous est apparue nue. Sa teinte brune indiquait seulement la présence non masquée des Cyanophycées lithophytes. Ce peuplement algal a donc disparu au cours de la saison estivale n'ayant pu s'accommoder d'une humectation insuffisante parce qu'inférieure à sa limite minima de tolérance physiologique.

## 7. PORPHYRA

Sur les côtes des environs de Marseille, c'est surtout l'espèce *P. leucosticta* Thuret qui domine. Cette algue qui peut se rencontrer généralement épiphyte au-dessous du niveau moyen, recouvre les roches de ses populations denses au niveau du mésolittoral supérieur. Lorsque la côte est particulièrement exposée à l'humectation fréquente des vagues, *P. leucosticta* peut s'élever à environ 1 m au-dessus du niveau moyen des eaux.

Ce peuplement s'installe en automne, présente son maximum de développement en hiver et régresse ensuite peu à peu pour disparaître à la fin du printemps. En juin-juillet, suivant la précocité de la belle saison, nous ne rencontrons plus que les individus situés très près du niveau, donc fréquemment humectés, et aussi ceux immergés en permanence. Ceux-ci disparaîtront cependant avec l'élévation estivale de température des eaux de surface. Cette algue se contente très souvent d'une épibiose et est alors fixée sur d'autres algues ou animaux situés à un niveau convenable.

Nous avons remarqué, en mars, de nombreuses *Porphyra* sur les roches côtières de l'Étang de Berre. Elles appartenaient à l'espèce *P. umbilicalis* (L.) J. Agardh et étaient alors fertiles. Nous en avons observées épiphytes sur différentes algues ou fixées à des supports divers (moules, etc...) au voisinage de la surface, mais le maximum de densité de leurs populations est situé au-dessus du niveau moyen (c'est-à-dire de 0 m à + 0,3 m). Ces *Porphyra* sont alors fixées sur les faces battues des rochers et en certaines stations, aux conditions éminemment favorables, leur capacité de recouvrement atteint 100 %. Ces algues doivent, la plupart du temps, soutenir la concurrence colonisatrice d'une part des *Chthamalus*, peu gênants il est vrai puisqu'ils servent alors de support, et d'autre part des *Bangia fuscopurpurea*. Il ne nous est pas possible de comparer les tailles moyennes des individus des peuplements de *Porphyra* des deux régions étudiées, puisque nous sommes en présence de deux espèces distinctes. Nos échantillons de *P. umbilicalis* de l'Étang de Berre ont des frondes disposées en rosette et atteignant (mars 1953) 6 cm (moyenne 4 à 5 cm). En octobre ce peuplement algal a complètement disparu, laissant la roche nue. Cette dernière retrouve alors la teinte brune caractéristique de la zone des Cyanophycées lithophytes.

### 8. *BANGIA FUSCOPURPUREA* (Dillwyn) Lyngbye

En Méditerranée nous avons fréquemment rencontré ce peuplement sur des rochers battus, verticaux ou subhorizontaux, mais relativement lisses. Bien qu'elle soit adaptée à l'émersion, *Bangia fuscopurpurea* affectionne les lieux où le ressac est fréquent : elle s'élève alors jusqu'à + 1,5 m en mode particulièrement battu. Son aire de répartition se situe dans le mésolittoral supérieur, au-dessus des *Porphyra*. A leur suite se superposent les peuplements du supralittoral.

Sur les côtes rocheuses de l'Étang de Berre, les *Bangia* qui appartiennent aussi à l'espèce *B. fuscopurpurea* ont les mêmes exigences que sur les côtes marines : mode battu, avec préférence pour les roches lisses. En mars ces *Bangia* étaient abondamment représentées et leurs populations recouvraient souvent la roche à 100 %. Leur aire de répartition s'étage du niveau moyen à + 0,5 m, avec un maximum de fréquence vers + 0,1 à 0,3 m. Très souvent d'ailleurs elles ont à supporter la concurrence, notamment, des *Porphyra umbilicalis*. Nous ne considérons pas les Chthamales comme espèce concurrente, puisque les plaques calcaires de ces Cirripèdes servent alors elles-mêmes de supports aux *Bangia*. Vers la partie inférieure de cette zone, *Porphyra* domine nettement les *Bangia*. La densité de ces dernières augmente au fur et à mesure que l'on s'éloigne du niveau. A partir de + 0,3 m leurs populations deviennent peu à peu plus importantes que celles des *Porphyra* et vers + 0,4 à + 0,5 m elles dominent très largement, atteignant assez souvent même un taux de recouvrement de 100 %. Les filaments de *Bangia* provenant de l'Étang de Berre nous ont semblé d'une longueur moyenne inférieure à ceux de la même espèce marine. Il est évidemment difficile de comparer, car la longueur de ces filaments varie, à une même époque, avec les conditions écologiques locales plus ou moins favorables.

En octobre ces algues avaient totalement disparu, laissant elles aussi la roche nue. Comme dans les cas de *Ralfsia* et de *Porphyra*, cette roche avait repris la teinte de la zone des Cyanophycées lithophytes.

### 9. *CHTHAMALUS STELLATUS*

Sur les rochers littoraux du Golfe de Marseille, ce Crustacé Cirripède confirme une aire verticale de distribution variable avec l'importance du ressac. Surtout abondant du niveau à + 1 m, il peut s'élever à deux ou trois mètres : seule son exceptionnelle résistance à la dessiccation lui permet alors de s'y maintenir vivant. Lorsque la roche est plus particulièrement mouillée, ses populations composées d'individus contigus atteignent un taux de recouvrement de 100 %.

Sur la portion des côtes s'étendant entre Carry-le-Rouet et Sausset, ce groupement semble assez fréquemment faire défaut. Il s'agit de stations où la roche calcaire est particulièrement attaquée et alvéolisée sous l'action conjuguée des Cyanophycées endolithes et des vagues. La pérennité du support n'est pas alors suffisante pour permettre l'établissement de populations importantes de ces *Chthamalus*. Protégeant le substrat à la manière d'un toit, ils se trouvent peu à peu au sommet d'un petit pédoncule rocheux qui, sapé à la base sous l'influence des Thallophytes perforants, finit par se briser.

Cette zone correspond à l'association à *Brachytrichia balani* et *Entophysalis granulosa* de J. FELDMANN.

Sur les rochers des côtes de l'Étang de Berre nous avons également retrouvé des populations de Chthamales dont la densité est là aussi fonction de l'importance du ressac : leur aire de répartition s'étend du niveau moyen à + 0,6 m. Situées plus spécialement dans l'étage mésolittoral supérieur elles débordent cependant de part et d'autre, dans le supralittoral au-dessus, dans le mésolittoral inférieur au-dessous. Le maximum de densité s'observe en moyenne depuis le niveau jusqu'à + 0,4 m., et elles peuvent avoir un coefficient de recouvrement atteignant 100 p. 100. Les tests calcaires sont alors contigus et plus ou moins déformés. De l'automne au printemps ils servent très souvent de support au *Porphyra*.

*Bangia*, là où les conditions écologiques permettent l'établissement de ces algues. Ces Chthamales, en augmentant de taille, masquent peu à peu la portion de la zone des Cyanophycées lithophytes sous-jacente, s'opposant ainsi à la désagrégation du support rocheux par ces Thallophytes perforants. Bien qu'il s'agisse à Massane (Étang de Berre) de grès miocènes comparables à ceux des côtes s'étendant entre Carry et Sausset (sur lesquels, nous venons de le voir, les Chthamales se maintiennent très difficilement), ces Cirripèdes peuvent cependant s'y développer efficacement du fait de la beaucoup moins rapide action destructrice superficielle de la roche par les Thallophytes épi- et endolithes. Nous reviendrons, au cours du paragraphe consacré aux Cyanophycées lithophytes, sur cette action destructrice.

Le test calcaire de ces *C. stellatus* est très souvent pénétré par des algues endolithes, vraisemblablement assimilables aux *Brachytrichia balani* et *Entophysalis granulosa* de FELDMANN. Ces Chthamales sont, eux aussi, de petite taille si on les compare à ceux des côtes marines : les nombreux exemplaires que nous avons mesurés accusent un diamètre moyen de 5 mm (Massane).

Parmi ces populations de *Chthamalus stellatus* se trouvent clairsemés quelques *Chthamalus depressus* dont la répartition est assez surprenante.

Alors que sur les côtes marines *Chthamalus depressus* occupe un horizon supérieur à celui de *C. stellatus* (d'après GILET), sur les côtes rocheuses de l'Étang de Berre il se rencontre au même niveau, mais seulement entre des amoncellements de blocs et ainsi non directement exposé aux vagues et aux embruns. Nous ne pensons pas devoir attribuer cette localisation de *C. depressus* au manque de substrat disponible par suite de la concurrence de *C. stellatus* dont le taux de recouvrement est loin d'atteindre partout 100 p. 100. *Chthamalus depressus* doit vraisemblablement être assez strict quant à ses besoins d'humectation et on est en droit de penser que ces deux localisations (des côtes marines et des côtes de l'Étang) sont, à ce point de vue, comparables. Au niveau qu'atteint *C. depressus* sur les côtes battues du Golfe de Marseille règnent des conditions d'humectation physiologiquement équivalentes, pour cet organisme, à celles qui existent au niveau de la localisation de cette même espèce sur les côtes rocheuses de l'Étang de Berre.

#### 10. *LIGIA ITALICA*

Cet isopode ne constitue pas à lui seul un peuplement, mais peut être considéré comme un satellite d'autres peuplements supra-littoraux avec lesquels il peut constituer une association. Sur les côtes marines son aire de répartition oscille autour de + 1 m., et peut exceptionnellement atteindre deux mètres : elle coïncide alors avec celle du Lichen *Verrucaria symbalana*. *Ligia italica* qui exige une certaine humidité, a son maximum de fréquence des individus plus près du niveau moyen à la fin de la saison chaude et sèche.

Nous avons retrouvé cette espèce sur les côtes de l'Étang mais en nombre d'individus beaucoup moins élevé. Ils sont en effet localisés dans les fissures de la roche que nous avons dû briser pour mettre leur présence en évidence. En octobre ils nous ont paru plus rares qu'en mars et localisés plus près du niveau.

#### 11. *MELARAPHE NERITOIDES* (= *LITTORINA NERITOIDES*)

En Méditerranée ce petit mollusque Gastéropode est extrêmement commun sur les rochers soumis au ressac et aux embruns. Son aire de répartition coïncide avec celle des Cyanophycées épilithes dont il fait vraisemblablement sa nourriture : elle se situe surtout dans l'étage supralittoral, bien que cette espèce puisse effectuer de fréquentes incursions dans le mésolittoral supérieur où on peut donc éventuellement la rencontrer. Nous la trouvons sur les côtes marseillaises, dans la zone dite des «Cyanophycées lithophytes», sans toutefois atteindre un niveau aussi élevé. Dans les parties supérieures de la zone qu'ils occupent, ou après une

période de mer calme, les *Melaraphe* se rassemblent surtout dans les petites cavités, fissures de la roche, là où un peu d'humidité maintient vivantes les algues qu'ils recherchent.

Sur les rochers de l'Étang de Berre, *Melaraphe neritoides* est moins abondant. Son aire de répartition coïncide également, approximativement avec celle des Cyanophycées lithophytes. Comme sur les côtes marines, il se cantonne dans des anfractuosités et surtout fissures de roche. Les plus gros individus que nous avons pu y récolter sont d'une taille nettement inférieure à celle que peuvent atteindre les *Melaraphe* des côtes marines.

Notons d'ailleurs que *Ligia italica* et *Melaraphe neritoides* sont des indicateurs de niveau peu précis. L'habitat normal de ces animaux se situe dans les anfractuosités de la roche, hors d'atteinte d'une immersion tant soit peu prolongée. Lorsque les conditions sont favorables ils s'aventurent sur la roche et regagnent, en période défavorable (sécheresse par exemple) un abri où persiste un peu d'humidité résiduelle.

## 12. CYANOPHYCÉES LITHOPHYTES

Ce terme d'association consacré surtout par les travaux d'ERCÉGOVIC (5) sur les côtes de l'Adriatique est, à notre avis, trop vaste et mériterait d'être précisé par la nomination d'espèces caractéristiques vivant uniquement dans une zone bien délimitée. En effet, au sens général de cette expression, on rencontre des Cyanophycées épilithes ou endolithes jusqu'à une profondeur de cinquante mètres [NADSON (30)]. Cette zone supralittorale devra donc être définie en fonction d'espèces qui, ayant une résistance physiologique à l'émersion et une exigence d'immersion bien définies, s'y trouvent localisées étroitement. Comme le fait d'ailleurs remarquer ERCÉGOVIC, cette zone peut se subdiviser au moins en deux : une tranche « blanchâtre » inférieure par rapport à une tranche « brun-noirâtre » plus importante. Il est possible alors que cette sériation verticale des espèces de Cyanophycées lithophytes voit une correspondance dans les peuplements animaux. Mais nous nous heurtons à la difficulté de détermination précise de ces algues. Le milieu spécial où pénètrent ces végétaux entraîne, en effet, de grandes variations morphologiques.

Sur les côtes du Golfe de Marseille cette zone des Cyanophycées lithophytes, telle que la conçoit ERCÉGOVIC, est bien développée. Elle s'étend depuis le niveau jusqu'à + 4 m et même davantage dans les stations particulièrement exposées. Comme sur les côtes de l'Adriatique, la partie inférieure est plus claire que la partie moyenne. A la belle saison ces teintes s'atténuent.

Sur les côtes de l'Étang de Berre nous rencontrons également au-dessus du niveau moyen une zone dite à Cyanophycées lithophytes. Ainsi que l'a montré ERCÉGOVIC (5) la hauteur de cette zone varie avec l'exposition : sur les côtes de l'Étang de Berre elle peut s'élever à + 1 m. Nous n'y avons pas observé la couche inférieure, plus claire, que mentionne ERCÉGOVIC.

Nous ne comparerons pas dans cette note les zones marines et de l'étang, au point de vue des espèces composantes. En effet, nous nous sommes efforcés de déterminer, avec toute la précision en notre pouvoir, les espèces rencontrées, et nous avons tout lieu de croire nos déterminations exactes : cependant nous préférons remettre à un travail ultérieur la publication de la liste qualitative de celles-ci. Seule nous semble indubitable *Hyella caespitosa* Bornet et Flahault dont certaines formes épilithes et endolithes sont exactement conformes aux descriptions qu'en donne FRÉMY (12). Cette espèce est d'ailleurs sujette à de nombreuses et grandes variations morphologiques en relation avec les facteurs écologiques des milieux divers où elle peut vivre. FRÉMY lui-même écrit : « ... ce polymorphisme considérable a donné lieu à de regrettables méprises et à des créations superflues. »

L'action de ces Cyanophycées est extrêmement importante, car elles contribuent à la dégradation du substratum calcaire et à la remise en circulation du calcium.

« Depuis des millions d'années, lentement mais obstinément et sans relâche, elles perforent les pierres et les coquilles et, en les amollissant, elles facilitent leur destruction ultérieure par les vagues, et entraînent de nouveau le calcium (de même que certains autres éléments : le magnésium et le phosphore) dans la grande circulation des éléments. » [NADSON (30)]

Leur mode d'action est double : elles agissent soit en pénétrant plus ou moins profondément dans la roche calcaire qu'ainsi elles perforent, soit en cariant ce substratum plus ou moins superficiellement : « elles y provoquent des altérations plus ou moins étendues, superficielles ou profondes, le transforment en porée crayeuse et, ainsi, le sculptent ou le creusent de façon très variable » FRÉMY (13).

Ces deux phénomènes, perforation et carie, peuvent avoir lieu simultanément ou à la suite l'un de l'autre.

Sur les côtes marines du Golfe de Marseille l'action de ces Cyanophycées est souvent spectaculaire. La roche porte des dépressions conchoïdales plus ou moins serrées dont la profondeur et la largeur atteignent quelques centimètres (*cf.* fig. 1). FRÉMY a personnellement étudié le mécanisme de cette action

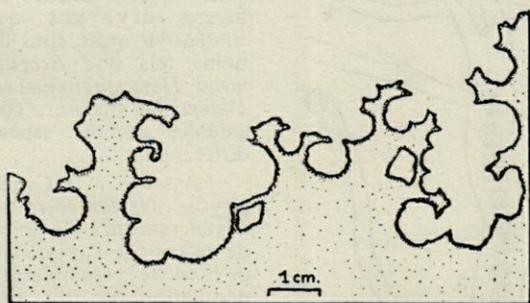


Fig. 1. — Action des Thallophytes endolithes sur les grès miocènes calcaires des côtes marines de la Chaîne de l'Estaque.

destructrice sur des échantillons des environs de Marseille que lui avait adressés BERNER. La surface des dépressions conchoïdales est rendue inégale (vue à un grossissement moyen) par la présence de petites cavités et de cristaux en saillie. Le fond de ces petites cavités est recouvert d'une poussière calcaire blanchâtre de

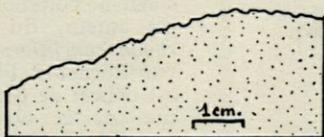


Fig. 2

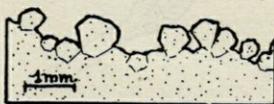


Fig. 3

Action des Thallophytes endolithes sur les grès miocènes calcaires des côtes de l'Étang de Berre. L'attaque se faisant surtout au niveau du ciment calcaire, les cristaux (calcite et silice) apparaissent en relief.

laquelle émergent les petites masses brun-noirâtre des algues, ce qui communique à la roche une couleur brunâtre (n° 702-703 du Code des couleurs de E. SÉGUÏ.) Le vent et les eaux provenant des pluies ou des vagues entraînent cette poussière, ce qui permet une nouvelle attaque par les Cyanophycées. L'inégale résistance de la roche à la corrosion, ainsi que l'extension des colonies d'algues à partir d'un point initial, sont cause de la forme irrégulière de ces dépressions.

Sur les côtes rocheuses de l'Étang de Berre l'action destructrice des Cyanophycées est beaucoup moins marquée (fig. 2, 3). Les dépressions de la roche ont des dimensions seulement de l'ordre du millimètre. Nous avons plus particulièrement examiné un grès miocène (petits cristaux de calcite et de silice unis par un ciment calcaire) provenant de Massane et prélevé à + 0,5 m par rapport au niveau des eaux de l'Étang. La surface est brun-noirâtre (n° 642 du code des couleurs de E. SÉGUÉ), nettement plus foncée que celle d'échantillons comparables provenant des côtes marines. Ce renforcement de la teinte provient de la moindre abondance du calcaire blanc pulvérulent issu de la carie de la roche, et corrélativement du recouvrement presque total de cette roche par les thalles

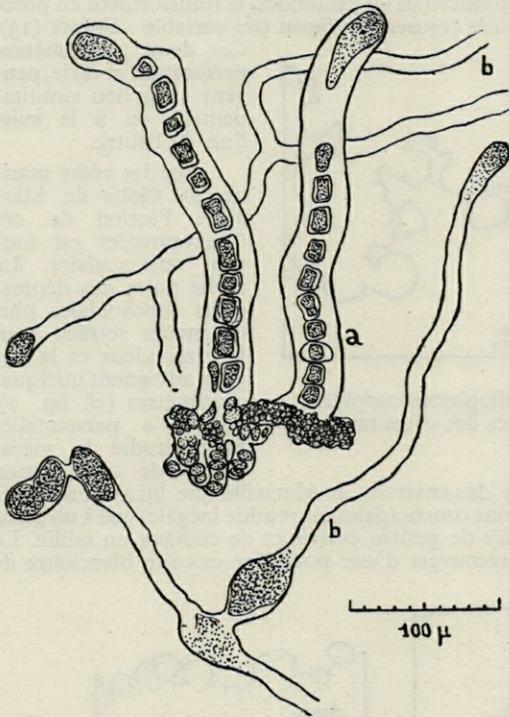


Fig. 4. — Thallophytes endolithes des grès miocènes de l'Étang de Berre (Massane).

a - *Hyella caespitosa*.

b - filaments de champignons : *Lithopythium gangliiforme* Bornet et Flahault.

foncés des algues (*Hyella caespitosa* Bornet et Flahault presque uniquement, avec d'ailleurs des formes diverses que ERCÉGOVIC avait, sous des noms tels que *Scopulonema Hangsgergianum* ou *Dalmatella Buensis*, considérées comme espèces différentes).

Associés à la Cyanophycée *Hyella caespitosa* se rencontrent à l'intérieur de la couche superficielle de la roche (préalablement décalcifiée par un bain dans le « liquide de PÉRÉNYI ») d'assez nombreux filaments de champignons (fig. 4 b). Ces filaments, dont certains sont munis de dilatations subsphériques, ressemblent beaucoup à ceux figurés par FRÉMY (13 p. 113 fig. 3). Peut-être s'agit-il, comme le pense cet auteur, du *Lithopythium gangliiforme* décrit par Bornet et Flahault. Il est délicat de définir l'action de ce champignon endolithe, peut-être lichénisant, ainsi que le suppose FRÉMY.

Un examen microscopique de ce même grès calcaire de l'Étang de Berre, révèle peu de filaments algaux enfoncés dans la roche. L'action destructrice par perforation y est donc relativement faible et moins importante que la dégradation par carie. Comme nous l'avons signalé, cette carie n'atteint pas ici l'ampleur qu'elle peut avoir sur les côtes marines géologiquement comparables (grès miocènes des côtes de Carry-le-Rouet à Sausset). La couche rocheuse attaquée

Fig. 5. — Mars

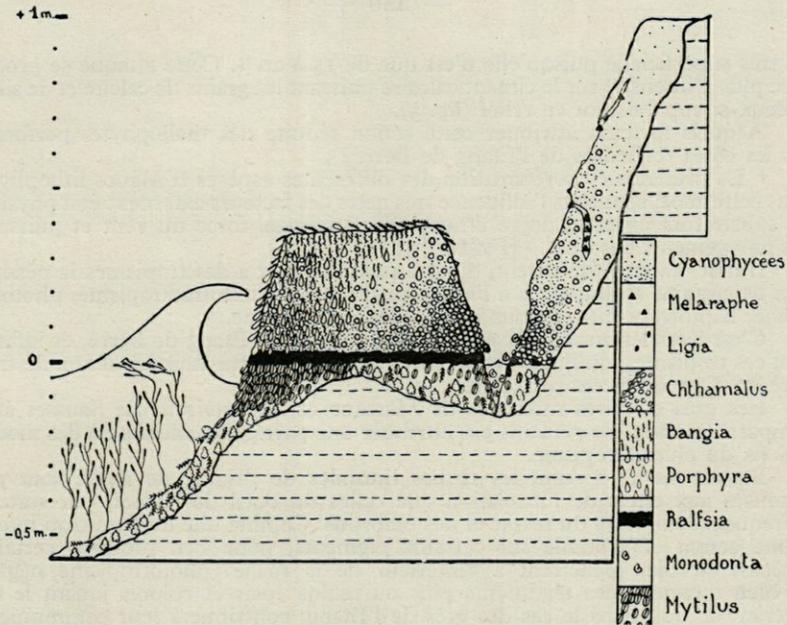
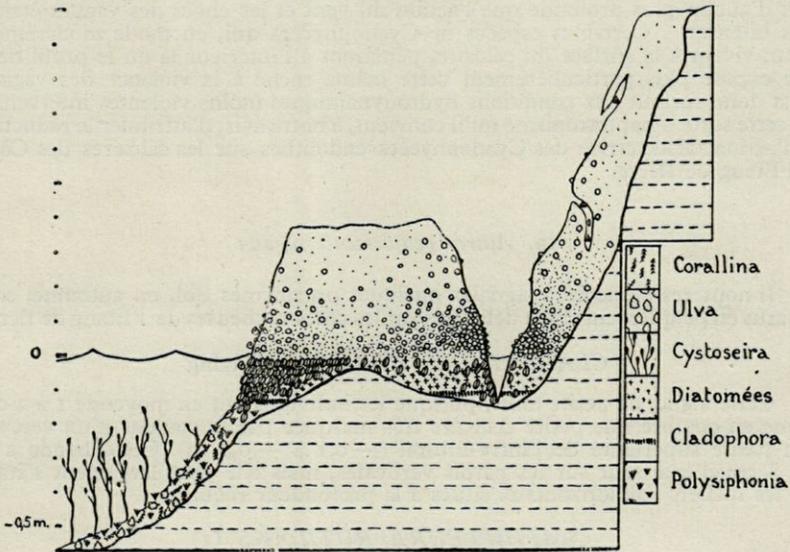


Fig. 6. — Octobre



Pl. I. — Cette planche montre les modalités du peuplement d'une même portion rocheuse des côtes de l'Étang de Berre (environs de Massane), d'une part en mars (fig. 5) et d'autre part en octobre (fig. 6).

Nous y avons mentionné quelques *Monodonta turbiformis* qui sont des indicateurs de mode plus que de niveau. En mars ces *Mollusques* sont localisés dans des replis relativement abrités (fig. 5), en octobre nous les observons directement face au large (fig. 6).

est très superficielle puisqu'elle n'est que de 15 à 20  $\mu$ . Cette attaque se produit avec plus d'intensité sur le ciment calcaire unissant les grains de calcite et de silice, et ceux-ci apparaissent en relief (fig. 3).

A quels facteurs attribuer cette action réduite des thallophytes perforants sur les côtes rocheuses de l'Étang de Berre ?

« La présence et la répartition des différentes espèces d'Algues lithophytes, dans cette zone, sont sous l'influence très nette des facteurs externes : état physique du substratum calcaire, degré d'humidité, éclairage, force du vent et puissance des mouvements des eaux. » [FRÉMY (13)]

Il faut vraisemblablement, d'autre part attribuer à des tropismes la pénétration de certains thallophytes à l'intérieur du calcaire : chimiotropisme, phototropisme, haptotropisme et, pour certains, hydrotropisme.

C'est dans les conditions écologiques propres à l'Étang de Berre, et influençant ces tropismes, qu'il faut rechercher l'origine de cette moindre action destructrice des Cyanophycées perforantes.

Les grès calcaires miocènes de Massane et des environs de Sausset étant comparables, nous ne pensons pas attribuer une part prépondérante à des modifications du chimiotropisme.

En un même niveau, les roches littorales de l'Étang de Berre sont plus soumises aux effets de l'insolation que celles du bord de la mer, par suite de la fréquence moindre du ressac et des embruns. Comme une lumière trop intense a une action défavorable sur certains pigments, pour s'en protéger certaines espèces, ou bien pénètrent à l'intérieur de la roche (phototropisme négatif) ou bien secrètent des téguments plus ou moins épais et colorés jouant le rôle d'écran; ce qui, dans le cas des grès de l'Étang, contribue à leur communiquer une teinte plus foncée.

FRÉMY (13) fait remarquer que « la pénétration à l'intérieur de la roche était d'autant plus profonde que l'action du vent et les chocs des vagues étaient plus intenses ». Certaines espèces de Cyanophycées qui, en mode modérément battu, vivent à la surface du calcaire, pénètrent à l'intérieur là où le profil de la côte expose plus particulièrement cette même roche à la violence des vagues. C'est donc surtout aux conditions hydrodynamiques moins violentes intervenant sur cette sorte d'haptotropisme qu'il convient, à notre avis, d'attribuer la réduction de l'action destructrice des Cyanophycées endolithes sur les calcaires des Côtes de l'Étang de Berre.

### 13. Autres peuplements algaux

Il nous reste encore à signaler quelques organismes qui, en automne, sont apparus en peuplements bien délimités sur les côtes rocheuses de l'Étang de Berre.

#### CLADOPHORA HAMOSA Kützing

Cette algue, de petite taille, puisque les individus ont en moyenne 1 à 2 cm, forme en octobre une petite ceinture très marquée par sa couleur d'un vert vif, à la partie supérieure de l'infra-littoral (— 0,1 à — 0,2 m). Cette bande a de 5 à 8 cm d'épaisseur sur les parois verticales, mais elle peut largement s'étaler sur les rochers subhorizontaux situés à la profondeur requise.

#### AMPHIPLEURA RUTILANS (1)

Lorsque la ceinture de *Mytilus* fait défaut nous avons rencontré, en octobre, un peuplement très dense de Diatomées coloniales arborescentes du genre *Amphipleura*. Ces organismes forment une ceinture brun-sale qu'au premier abord nous

(1) Dét. A. A. ALEEM, professeur à l'Université d'Alexandrie (Égypte).

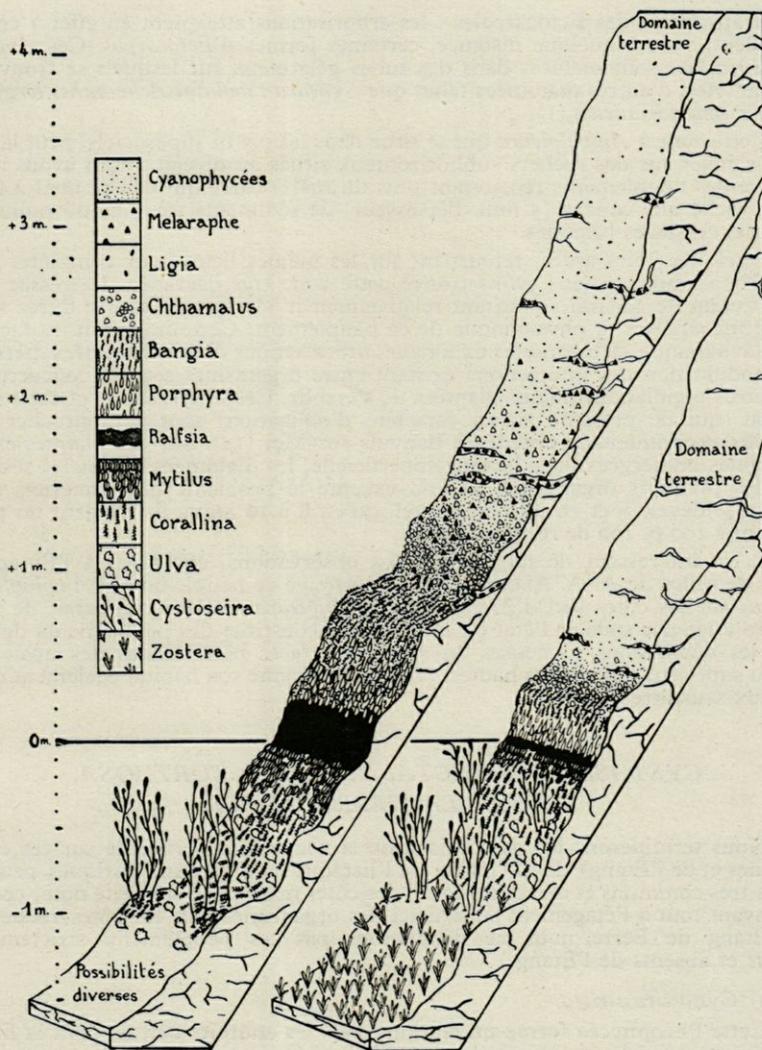


Fig. 8 Côtés marines      Fig. 7 Côtés de l'Étang de Berre

Pl. II. — Dans cette planche nous opposons un peuplement réel (fig. 7) tel qu'il se présente en mars à l'Étang de Berre (substratum rocheux) à un peuplement théorique de même composition tel qu'il se présenterait à semblable époque sur les côtes rocheuses marines (fig. 8). Rappelons par exemple, que à l'Étang de Berre les Cystoseires sont des *C. barbata*. Pour un mode comparable nous rencontrerions *C. stricta* sur les côtes marines.

Nous entendons par 0 m le niveau moyen (= 0 m biologique).

avons attribué à des Ectocarpales : les arborisations atteignent en effet 3 cm et rappellent, vues à quelque distance, certaines formes d'*Ectocarpus*. Ces *Amphipleura rutilans* sont incluses dans des tubes gélatineux sur lesquels se trouvent, en épiphytes, d'autres diatomées telles que *Synedra tabulata*, *Achnanthes longipes*, *Rhabdonema adriaticum* (1).

Cette zone à *Amphipleura* qui se situe dans les 0,2 m superficiels, peut largement s'étaler sur des rochers subhorizontaux situés au niveau : nous avons ainsi observé des peuplements recouvrant plus du mètre carré qui contribuent à fixer sur la roche une couche (5 mm d'épaisseur) de sédiments très fins où pullulent de petits crustacés isopodes.

Quelques jours après, retournant sur les mêmes lieux pour compléter certaines observations, nous avons trouvé cette zone très dégradée. Le ressac issu d'un « coup de Mistral » pourtant relativement modéré et de courte durée avait suffi pour changer la physionomie de ce peuplement. Cette intrusion du facteur hydrodynamique, défavorable aux longues arborisations de ces diatomées, permet, par modification des interactions existant entre organismes sessiles concurrents, à d'autres populations mieux adaptées de s'établir. Ces observations et cette succession (qui ne présente aucun caractère d'obligation) sont à rapprocher des résultats expérimentaux obtenus à Banyuls-sur-Mer (24). Sur des plaques expérimentales immergées dans la zone superficielle, les diatomées coloniales sessiles sont les premiers organismes (si l'on excepte le problème des bactéries) à se fixer et se développer en un nombre tel, qu'en 8 à 10 jours, ils forment un peuplement à 100 p. 100 de recouvrement.

Il est intéressant de rapprocher nos observations, effectuées à l'Étang de Berre de celles de A.-A. ALEEM (2) qui a retrouvé ce peuplement d'*Amphipleura rutilans* sur les côtes sud d'Angleterre. *Amphipleura rutilans* y apparaît de septembre à janvier suivant l'état de la mer. Elle constitue des peuplements denses dans les dépressions rocheuses ou sur les surfaces horizontales des quais, au niveau supérieur des marées hautes. ALEEM mentionne son habitat également dans les eaux saumâtres.

#### CYTOSEIRA STRICTA, TENAREA TORTUOSA, RISSOELLA VERRUCULOSA

Nous terminerons la comparaison de la zonation superficielle sur ces côtes (marines et de l'Étang) de la Chaîne de l'Estaque en rappelant quelques peuplements très communs et caractéristiques des côtes marines. Dans cette note, consacrée avant tout à l'étagement superficiel des organismes sur les côtes rocheuses de l'Étang de Berre, nous ne détaillerons pas ces peuplements strictement marins et absents de l'Étang.

##### a) *Cystoseira stricta*.

Cette Phéophycée forme un cordon, dans les endroits battus, dont la limite supérieure coïncide avec le niveau normal des basses-mers : elle ne supporte pas l'émersion dues aux marées anormalement basses.

##### b) *Tenarea tortuosa*.

Cette algue calcaire forme un « balcon » ou « trottoir » sur les côtes battues. Le niveau de l'encorbèlement correspond au niveau moyen des marées et *Tenarea* s'étage de part et d'autre de celui-ci dans la zone intertidale. Au-dessous de ce niveau moyen les *Tenarea* peuvent masquer la ceinture marine de *Nemoderma tingitanum* et au-dessus recouvrir plus ou moins la zone des *Ralfsia verrucosa*. Pour MOLINIER et PICARD ce peuplement constitue « la série évolutive intertidale du trottoir de *Tenarea tortuosa* ».

c) *Rissoella verruculosa*.

Cette Rhodophycée, dont certaines des exigences écologiques restent encore obscures forme sur les côtes battues, une ceinture située normalement au-dessus des *Ralfsia*. *Rissoella* appartient au niveau inférieur de l'étage mésolittoral supérieur. Bien qu'adaptée à la dessiccation, elle ne résiste pas à l'émersion prolongée de l'été.

## VII. — LES ALGUES ÉPIPHYTES

### DES PEUPELEMENTS SUPERFICIELS DE L'ÉTANG DE BERRE

Hormis quelques exemples d'épiphytisme spécifique et obligatoire qui implique des relations définies entre l'épiphyte et son hôte, la plupart des cas concernent des espèces à épiphytisme facultatif, et éclectiques quant au choix du substrat, se fixant là où les interactions entre espèces concurrentes le leur permettent : c'est à cette dernière conception que doivent être rattachées les espèces algales épiphytes que nous avons observées à l'Étang de Berre.

Ces épiphytes, par leur développement souvent abondant, masquent complètement leur support et forment ainsi une « strate élevée » qui constitue un facteur influençant les conditions microclimatiques des espèces-hôtes placées en « sous-strate ». Ils constituent notamment un écran, préjudiciable au support vivant, mais permettant en « sous-strate » l'établissement d'autres populations. Souvent complètement envahie, l'algue-support se développe mal et offre plus de prise à l'action éventuelle des vagues qui l'arrachent. Ces épiphytes contribuent donc grandement non seulement à modifier, par leur seule présence, l'aspect extérieur d'un peuplement initial, mais même à hâter son évolution.

Nous avons observé une flore algale épiphyte importante dans les horizons superficiels des côtes rocheuses de l'Étang de Berre.

#### 1. DIATOMÉES

Ce sont des organismes extrêmement nombreux que l'on rencontre en épibiose du 2<sup>e</sup> et même du 3<sup>e</sup> degré. Les genres *Licmophora*, *Grammatophora*, *Synedra*, *Cocconeis*, *Amphipecta* sont largement représentés.

#### [2. MYRIACTULA RIVULARIAE (Suhr) Feldmann [= *Gonodia rivulariae* (Suhr)]

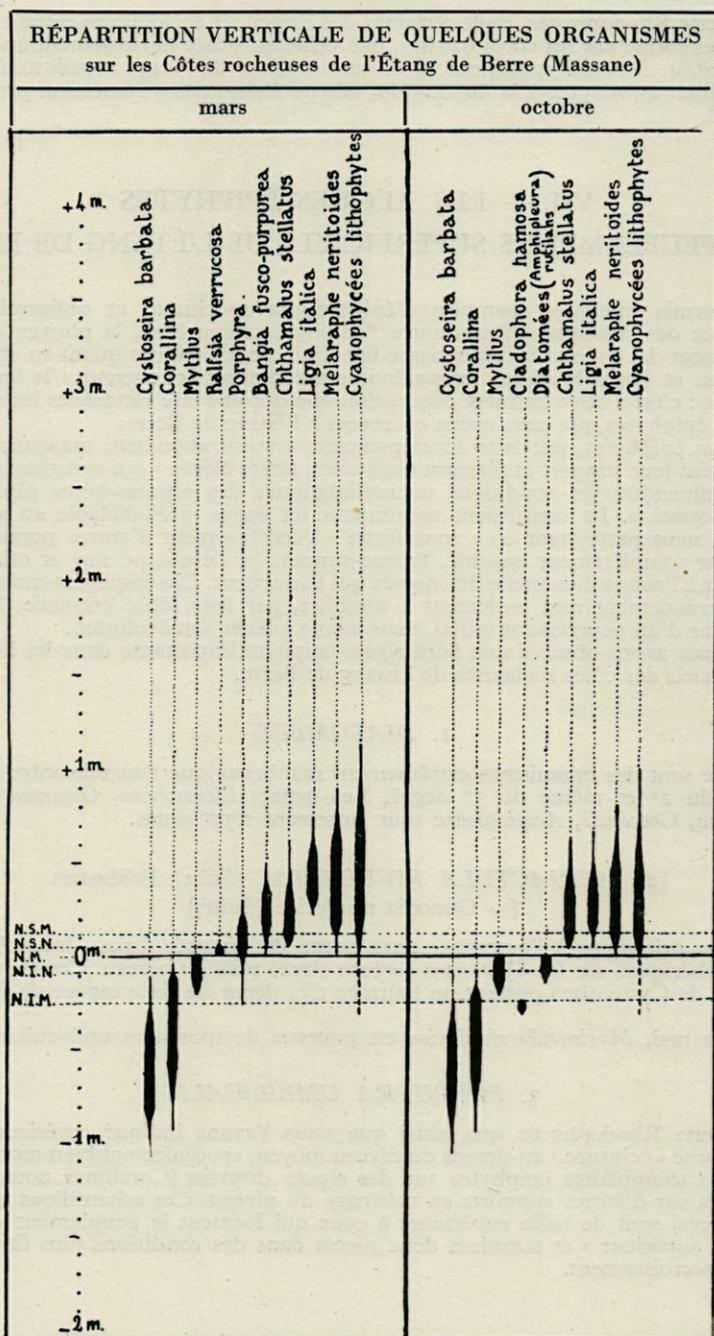
Du printemps à l'automne, cette petite Phéophycée forme des pulvinales hémisphériques sur les *Cystoseira barbata* situés près du niveau. Certains exemplaires de *Cystoseira* portent un feutrage très dense de cette espèce de *Myriactula*.

En mai, *Myriactula rivulariae* est pourvue de sporanges uniloculaires.

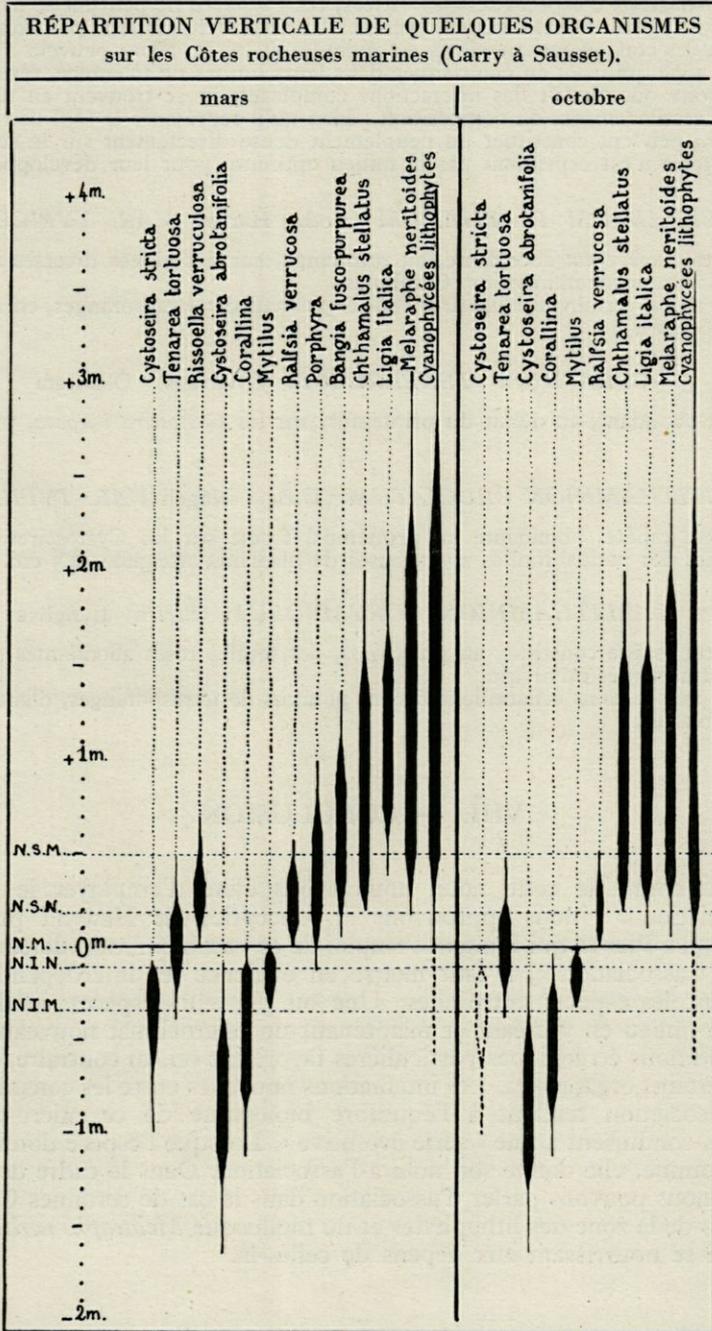
#### 3. PORPHYRA UMBILICALIS

Cette Rhodophycée qui, ainsi que nous l'avons indiqué antérieurement, forme une « ceinture » au-dessus du niveau moyen, est également bien représentée par des exemplaires épiphytes sur des algues diverses (Corallines notamment) ou fixés sur d'autres supports au voisinage du niveau. Ces échantillons toujours immergés, sont de taille supérieure à ceux qui forment le peuplement « mésolittoral supérieur » et semblent donc placés dans des conditions plus favorables à leur accroissement.

TABEAU II



TABEAU III



Au voisinage du niveau, par suite de la forte concurrence (pour la colonisation du substrat) d'espèces sessiles variées, ces *Porphyra* ne peuvent se fixer que sur des supports secondairement venus. Au-dessus du niveau, par contre, le nombre des concurrents possibles est moindre et les *Porphyra* peuvent s'établir dans la zone qui, tout en étant située dans leurs limites de tolérance, représente le territoire où, du fait des interactions complexes, ils se trouvent en tête des espèces sessiles encore en compétition : bien qu'il représente le seul lieu où les *Porphyra* peuvent constituer un peuplement dense directement sur le support, ce territoire n'est cependant pas le milieu optimum pour leur développement.

4. *CERAMIUM DIAPHANUM* (Roth) Harvey VAR. *TYPICUM*

Cette espèce est abondante, au printemps, sur des algues diverses situées près du niveau, notamment des Corallines.

En mars, certains exemplaires étaient pourvus de tétrasporanges, en mai de gonimoblastes.

5. *CERAMIUM TENERRIMUM* (Martens) Okamura

Est abondant, au début du printemps, sur les *Cystoseira barbata*, près du niveau.

6. *ANTITHAMNION CRUCIATUM* (C.Ag.) Nägeli VAR. *TYPICUM*

Cette espèce, abondante au printemps, forme sur les *Cystoseires* et les Corallines des petites touffes spongieuses de filaments atteignant 2,5 cm.

7. *CALLITHAMNION CORYMBOSUM* (Smith) Lyngbye

Cette espèce constitue, au printemps, des touffes roses abondantes sur les algues situées près du niveau.

En mai certains échantillons étaient pourvus de tétrasporanges, d'autres de gonimoblastes.

## VIII. — CONCLUSION

Au cours de cette note, nous avons évité d'employer le terme « association » : nous approuvons la conception de HEWATT puis de E. FISCHER-PIETTE qui limitent l'emploi de ce vocable. Avant de conclure à une « association », il faut mettre en évidence les interdépendances qui lient les espèces entre elles. Une ou plusieurs espèces conditionnent le milieu en y créant et maintenant un microclimat nouveau dont les conditions écologiques particulières favorisent ou, au contraire, éliminent certains organismes. Les interactions nouvelles entre les constituants de l'association tendent à l'équilibre biologique de ce micro-climat ou bien conduisent à une « série évolutive ». Lorsque l'espèce dominante est reconnue, elle donne son nom à l'association. Dans le cadre de cette étude, nous pouvons parler d'association dans le cas de certaines Cyanophycées de la zone des lithophytes et du mollusque *Melaraphe neritoides* : celui-ci se nourrissant aux dépens de celles-là.

Ce qui frappe, lorsqu'on étudie la zonation à l'Étang de Berre par comparaison avec ce qu'on observe dans le domaine marin, est une réduction, d'une part du nombre des espèces pouvant constituer une ceinture, et d'autre part de l'aire verticale de répartition de ces ceintures.

a) Réduction du nombre des espèces pouvant constituer une ceinture.

Nous avons indiqué que nous ne retrouvons, à l'Étang de Berre, aucune des trois grandes « séries évolutives » de MOLINIER et PICARD :

- série évolutive du « Trottoir » de *Tenarea*;
- série évolutive de l'Herbier de Posidonies;
- série évolutive des Fonds Coralligènes.

Cette absence peut provenir de raisons complexes :

1° Non pénétration dans l'étang des germes reproducteurs de ces organismes;

2° Conditions chimiques, physiques, hydrodynamiques particulières à l'Étang ne permettant pas la succession normale des processus de la fixation et du développement de ces organismes;

3° Interactions entre espèces concurrentes pour la colonisation du substrat, éliminant les organismes placés dans des conditions écologiques voisines de leurs limites biologiques de tolérance.

b) Réduction de l'aire verticale d'extension des ceintures algales comparées à celles d'espèces marines identiques.

Ce phénomène doit avoir pour cause primordiale des facteurs hydrodynamiques : faible amplitude et irrégularité des marées, vagues moins élevées et ressac moins fréquent. Compte tenu du fait que ces facteurs hydrodynamiques ont une influence sur les qualités physico-chimiques des eaux superficielles, les interactions entre les organismes ne peuvent être semblables à celles qui se succèdent sur les côtes marines.

Les limites supérieures et inférieures d'une « ceinture » où se trouve cantonné un organisme ne coïncident pas nécessairement avec les limites maxima et minima de ses tolérances physiologiques, c'est-à-dire avec l'aire de répartition qu'il occuperait s'il était seul en compétition. Il est même vraisemblable que certains organismes, sous l'influence des interactions complexes dues à la concurrence, soient cantonnés dans des limites ne correspondant pas à un optimum (comme cela semble se produire pour les *Porphyra*). Dans les étages mésolittoral et supralittoral l'humectation paraît être le facteur primordial se répercutant sur ces interactions mutuelles, ce qui conduit à une répartition verticale suivant, au premier abord, des niveaux de « moyennes d'humectation ».

L'étude de la répartition spatiale des organismes ne doit pas être envisagée en fonction d'un seul facteur isolé des conditions d'ensemble : les multiples facteurs écologiques n'agissent pas seuls, mais déclenchent,

en se combinant dans l'espace et dans le temps, une chaîne de réactions complexes qui établissent des interdépendances et interactions diverses (imprévisibles pour la plupart) entre espèces, éliminant l'une, favorisant momentanément une autre.

C'est dans cet esprit, que nous avons tenté d'analyser la zonation superficielle des côtes rocheuses de l'Étang de Berre, en tenant compte des conditions particulières que nous y connaissons actuellement.

(Station Marine d'Endoume. — Faculté des Sciences de Marseille.)

### BIBLIOGRAPHIE

1. ALEEM (A.-A.). — Sur la répartition en zones des Diatomées marines fixées. *C. R. Acad. des Sc. de Paris*, t. CCXXXI, p. 924-926, 1950.
2. ALEEM (A.-A.). — Distribution and ecology of British marine littoral Diatoms. *Journal of Ecology*, vol. XXXVIII, n° 1, July 1950.
3. BERNER (L.). — Contribution à l'étude sociologique des Algues marines dans le Golfe de Marseille. *Ann. Mus. Hist. Nat. de Marseille*, vol. XXIV, 1931.
4. CHEVALLIER (A.). — L'Étang de Berre. *Ann. Inst. Océan.*, VII, 1917.
5. ERCÉGOVIC (A.). — Ekoloske i socioloske studije o Litofitskim Cijanoficejama sa Jugoslavenske obale jadrana. « *Rada* », 244, p. 129-220, Zagreb, 1932.
6. ERCÉGOVIC (A.). — Wellengang und Lithophytenzone an der Ostadriatischen Küste. « *Acta Adriatica* », n° 3, Split, 1934.
7. FELDMANN (J.). — Les algues marines de la Côte des Albères. *Revue algologique*, t. IX, nov. 1937.
8. FELDMANN (J.). — Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. *Revue algologique*, t. X, 1937.
9. FELDMANN-MAZOYER (G.). — Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. Alger, 1940.
10. FISCHER-PIETTE (E.). — De l'influence du phénomène des marées sur la répartition verticale des organismes littoraux. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. LIII, p. 381-385, 1928.
11. FISCHER-PIETTE (E.). — Sur quelques progrès récents, et sur les méthodes et tendances actuelles, en bionomie intercotidale (Substratum rocheux, régions tempérées). *Société de Biogéographie*, mémoire VII, p. 393-434, 1940.
12. FRÉMY (P.). — Cyanophycées des côtes d'Europe. *Mém. Soc. Sc. Nat. et Math. de Cherbourg*, t. XLI (5<sup>e</sup> série, t. I), 1929-1933.
13. FRÉMY (P.). — Contribution à la physiologie des Thallophytes marins perforant et cariant les roches calcaires et les coquilles. *Ann. Inst. Océan.*, t. XXII, fasc. 2, 1945.
14. FRITSCH (F.-E.). — The structure and reproduction of the Algae. *Cambridge, University press*, I, 1935; II, 1945.
15. GAVER (F. van) et TIMON-DAVID (J.). — Études sur la faune du Canal de Marseille au Rhône entre l'Estaque et Port-de-Bouc. *Ann. Mus. Hist. Nat. de Marseille*, t. XXVIII, II, 1937.
16. GILET (R.). — Particularités de la zonation marine sur les côtes rocheuses s'étendant entre Nice et la frontière italienne. *Rec. Trav. Stat. Mar. d'Endoume*, 12, 1954.

17. GOURRET (P.). — Topographie zoologique des Étangs de Caronte, de Labillon, de Berre et de Bolmon : flore, faune, migrations, etc. *Ann. Mus. Hist. Nat. de Marseille*, XI, 1907.
18. GRASSÉ (Pierre-P.). — Biocénétique et phénomène social. *Colloque Intern. du C. N. R. S. sur l'Écologie*, XXXIII, p. 153-160, 20-25 février 1950.
19. GRUVEL. — Monographie des Cirripèdes, Paris, 1905.
20. HAMEL (G.). — Chlorophycées des Côtes françaises. *Extr. Rev. Algolog.*, t. I-V, 1925-1931.
21. HAMEL (G.). — Phéophycées de France. Fasc. I à V, 1931-1939.
22. HATTON (H.). — Essais de bionomie explicative, sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux. *Ann. Inst. Océan.*, t. XVII, p. 241-348, 1938.
23. HUVÉ (P.). — Étude expérimentale du peuplement de surfaces rocheuses immergées, en Méditerranée occidentale. *C. R. Acad. des Sc. de Paris*, t. CCXXXVI, p. 419-422, 26 janv. 1953.
24. HUVÉ (P.). — Compte-rendu préliminaire d'une expérience de peuplement de surfaces immergées. *Rec. Trav. Stat. Mar. d'Endoume*, fasc. 8, 1953.
25. JOUBIN (L.). — La répartition des animaux marins sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Bull. Mus. Océan. de Monaco*, n° 74, 15 mai 1906.
26. LEMOINE (M<sup>me</sup> Paul). — Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 7<sup>e</sup> série, t. I, 1952.
27. MARS (P.). — Contribution à l'étude écologique d'un étang méditerranéen; malacologie de l'Étang de Berre. Thèse présentée et soutenue le 12 mars 1949, Université d'Aix-Marseille.
28. MOLINIER (R.) et PICARD (J.). — Recherches analytiques sur les peuplements littoraux méditerranéens se développant sur substrat solide. *Rec. Trav. Stat. Mar. d'Endoume*, fasc. 9, 1953.
29. MOLINIER (R.) et PICARD (J.). — Nouvelles recherches bionomiques sur les côtes méditerranéennes françaises. *Rec. Trav. Stat. Mar. d'Endoume*. Fasc. 13, *Bull.* 8, 1954.
30. NADSON. — Les algues perforantes, leur distribution et leur rôle dans la nature. *C. R. Acad. des Sc. de Paris*, t. CLXXXIV, p. 1015-1017, 1927.
31. OLLIVIER (G.). — Étude de la flore marine de la Côte d'Azur. *Ann. Inst. Océan.*, t. VII, fasc. III, 1929.
32. PRENANT (M.). — Les interactions en biocénétique. *Colloque Intern. du C. N. R. S. sur l'Écologie*, XXXIII, p. 143-151, 20-25 février 1950.
33. PRUVOT (G.). — Conditions générales de la vie dans les mers et principes de distribution des organismes marins. *Année biologique*, 2<sup>e</sup> année, 1896.
34. PRUVOT (G.). — Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale comparés à ceux du Golfe du Lion. *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, 3<sup>e</sup> série, 5, 1897.
35. ROUCH. — Manuel d'Océanographie physique. Masson et C<sup>ie</sup>, 1927.
36. SÉGUY (E.). — Code Universel des Couleurs. *Encyclopédie pratique du Naturaliste*, XXX, 1936.