



**HAL**  
open science

# GASTÉROPODES OPISTHOBRANCHES MÉSOPSAMMIQUES DU SKAGERRAK (Suède occidentale) Distribution et dynamique de population

Claude Poizat

► **To cite this version:**

Claude Poizat. GASTÉROPODES OPISTHOBRANCHES MÉSOPSAMMIQUES DU SKAGERRAK (Suède occidentale) Distribution et dynamique de population. Vie et Milieu / Life & Environment, 1980, 30, pp.209 - 223. hal-03008341

**HAL Id: hal-03008341**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03008341v1>**

Submitted on 16 Nov 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.

# GASTÉROPODES OPISTHOBRANCHES MÉSOPSAMMIQUES DU SKAGERRAK (Suède Occidentale) Distribution et dynamique de population

Claude POIZAT

Kristineberg Zoological Station,  
S. 45034 Fiskebäckskil,  
Sweden Laboratoire de Biologie Marine,  
Faculté des Sciences et Techniques  
Saint-Jérôme, 13397 Marseille Cédex 13, France

A la mémoire du Professeur Bertil SWEDMARK

OPISTHOBRANCHES MÉSOPSAMMIQUES  
DISTRIBUTION  
MIGRATIONS  
SKAGERRAK

**RÉSUMÉ.** – 7 espèces d'Opisthobranches mésopsammiques ont été capturées en Suède occidentales : *Microhedyle glandulifera* (abondant); *Hedylopsis spiculifera* (peu abondant); *H. brambelli* (rare); *Philinoglossa helgolandica* (très abondant); *Philine* sp. (rare); *Embletonia pulchra* (abondant) et *Pseudovermis* sp. (très rare). Leur distribution horizontale et bathymétrique de même que leur signification écologique ont pu être précisées. C'est ainsi que *M. glandulifera*, *H. spiculifera*, *P. helgolandica* et *E. pulchra* sont qualifiés d'espèces gravellicoles, la première s'accommodant toutefois d'un substrat moins grossier que les trois autres et la dernière recherchant plutôt des graviers de forme tabulaire « flottant » à la surface du sédiment. Les variations d'effectifs à l'interface eau de mer-sédiment des 4 espèces dominantes, à court, moyen et long terme, sont interprétées par des phénomènes de migrations verticales s'exerçant au sein des substrats et par des migrations horizontales d'un biotope vers un autre. Ces migrations permettent aux animaux de se maintenir en permanence dans des conditions optimales d'agitation et d'oxygénation du milieu interstitiel, celles-ci dépendant de la bathymétrie du biotope et du degré d'enfoncement des animaux au sein du substrat.

MÉSOPSAMMIC OPISTHOBRANCHS  
DISTRIBUTION  
MIGRATIONS  
SKAGERRAK

**ABSTRACT.** – Seven species of mesopsammic Opisthobranch Gastropods have been collected in the Skagerrak, on the western coast of Sweden, in the vicinity of the Kristineberg Zoological Station, Fiskebäckskil : *Microhedyle glandulifera* (abundant), *Hedylopsis spiculifera* (not very abundant); *H. brambelli* (uncommon); *Philinoglossa helgolandica* (very abundant); *Philine* sp. (sporadic occurrence); *Embletonia pulchra* (abundant) and *Pseudovermis* sp. (uncommon). Their horizontal and bathymetric distribution have been studied and the four dominant species *M. glandulifera*, *H. spiculifera*, *P. helgolandica* and *E. pulchra* have been classified as "gravel dwelling species", the first one preferring less coarse substrates than the 3 others, and the last one preferring rather flat shaped granules scattered on the surface of the sea-bottom, than a given size of particles. The numeric variations of the four dominant species at the top layer of the substrates are explained in terms of vertical migrations phenomenon inside the sediment beds with horizontal migrations from one biotope to another. By means of these migrations, the animals can permanently stay inside a favourable oxygenation and hydrodynamic conditions range which mainly depends on the bathymetry of the biotope and the level of the animals under the sediment-water interface.

## INTRODUCTION

Très peu de données écologiques concernent les Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques. En particulier, les renseignements sur leur répartition dans les sédiments, leur signification écologique, leurs migrations, leur cycle saisonnier, etc. sont exceptionnels, une grande place ayant au contraire été consacrée à leur étude taxonomique, jusqu'à ces dernières années. C'est dans ce contexte qu'ont été abordées les investigations dans le Skagerrak où sont analysées et interprétées successivement : la distribution horizontale des Opisthobranches mésopsammiques, leur distribution bathymétrique et leurs variations à court, moyen et long terme. Comme je l'ai montré dans le golfe de Marseille (1978), le manque d'informations tenait à une raison majeure : la très grande pauvreté de l'effectif de ces Mollusques au sein du mésopsammon où ils représentent au mieux 1,50% du total. Cet effectif dérisoire rend bien difficile toute approche statistique pourtant indispensable dans les études de dynamique des populations, à moins de renoncer aux techniques de prélèvement (carottiers, benes) utilisées normalement pour les études quantitatives des groupes méiobenthiques dominants (Nématodes, Copépodes, Polychètes) et de se contenter d'engins (dragues) moins précis, mais qui récoltent des volumes sableux considérables (plus de 50 à 80 dm<sup>3</sup>), dans lesquels la quantité d'Opisthobranches capturés est suffisante. Mais il faut alors disposer de procédés spécialement adaptés, permettant de traiter rapidement ces volumineux échantillons pour en retirer le mésopsammon vivant, condition nécessaire pour pouvoir reconnaître et isoler les Opisthobranches. A la lumière de l'expérience acquise en Méditerranée, des procédures bien élaborées de prélèvement, d'échantillonnage et de concentration du mésopsammon ont été mises en œuvre dans le Skagerrak, lors de 3 séjours en Suède occidentale : en août 1973 ; en mai-juin-juillet 1974 et 1975. Ces procédures m'ont permis de résoudre les difficultés technologiques d'une telle étude et de compléter les données déjà acquises dans le golfe de Marseille.

## MÉTHODOLOGIE ET PRÉLÈVEMENTS

### 1. Stations de prélèvement

Les récoltes ont été effectuées dans 17 stations de substrat meuble, à proximité de Kristineberg, sur la côte occidentale de la Suède (Fig. 1).

1.1. *Ile Bonden*. Les 5 stations exploitées sont échelonnées le long d'un talus sédimentaire alimenté en débris de coquilles par une moulière accrochée à la roche littorale (Fig. 2 c). Les profondeurs de ces stations sont successivement : 5, 10, 15, 20 et 27 mètres.

1.2. *Ile Gunnarskär*. Deux stations à 12 et 14 m de profondeur, dans la passe comprise entre l'île et un petit îlot situé à l'Est. Gunnarskär représente la « localité type » du Gastéropode Opisthobranch Acochliacea *Hedylopsis brambelli* Swedmark, 1968 b.

1.3. *Ile Hamnerö*. Trois stations (août 1973) par 6 et 8 m de profondeur (Hamnerö Hamnen) et 20 m de profondeur (Hamnerö Sund), (Poizat et Vicente, 1977).

1.4. *Ile Hällö*. Une station par 6 m de fond à l'abri d'une petite crique, sur une tache de sable moyen bordée par des Laminaires, avec le Chordé *Branchiostoma lanceolatum* (Amphioxus)

1.5. *Plage de Bökevik*. Une station située au large de la plage par 2,5 m de fond (Bölevik A) et quatre autres échelonnées d'Est en Ouest, sous 0,25 m d'eau, en bordure immédiate du rivage (juin-juillet 1974).

1.6. *Klubban*. Une seule station, par 2 m de fond (juin 1974).

### 2. Echantillonnage des Opisthobranches mésopsammiques

Les prélèvements sont opérés pour la plupart, à l'aide d'une drague de type Charcot (Lamotte et Bourlière, 1971, p. 192) qui récolte en principe le sédiment sur une épaisseur d'environ 10 cm. Quelques prélèvements ont été opérés à l'aide d'une drague Ockelman (*id.*, p. 247) qui ne réalise qu'un écrémage très superficiel du substrat. L'utilisation simultanée de ces 2 engins, permet, par comparaison des données respectivement obtenues, de préciser la position des animaux au sein des substrats sédimentaires.

Les stations Bökevik B, C, D et E ont été exploitées à la pelle.

Le contenu des dragues est recueilli dans de grandes cuvettes. Il est immédiatement subdivisé en sous-échantillons en le transférant par quartage dans des seaux de dm<sup>3</sup> que l'on remplit jusqu'à ras bord. Au terme de cette opération, chaque récipient renferme un sous-échantillon représentatif de l'échantillon total. Les stations principales (Bonden, Gunnarskär) ont été étudiées en utilisant la totalité du contenu de la drague dépassant la plupart du temps 50 dm<sup>3</sup> (5 sous-échantillons). Pour les autres stations, un ou deux sous-échantillons seulement sont conservés, mais tous les résultats sont exprimés en fonction d'un volume sédimentaire de 50 dm<sup>3</sup> qui correspond au « volume minimum » défini par Picard (1965) pour ses recherches qualitatives sur les biocoénoses marines de substrats meubles. Une telle présentation des résultats a l'avantage de permettre des comparaisons directes macrobenthos/méiobenthos.

Les données exposées dans ce travail sont établies à partir de l'analyse de 148 prélèvements (sous-échantillons) soit un volume total de 1 480 dm<sup>3</sup> de sédiment recueilli en 1973 (18 prélèvements), en 1974 (71 prélèvements) et enfin en 1975 (59 prélèvements).

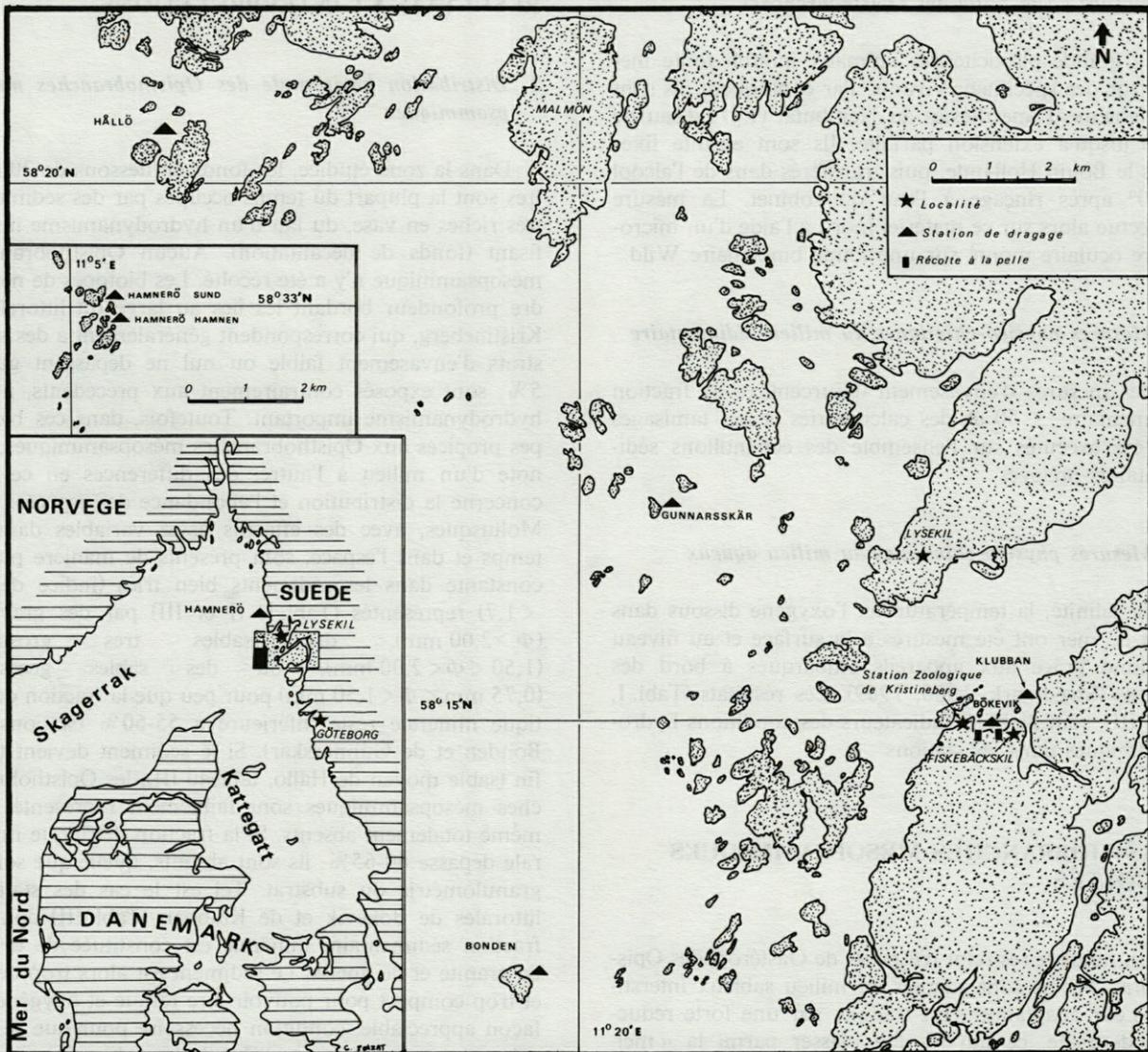


Fig. 1. - Carte des stations.  
Position of stations.

**3. Séparation des Opisthobranches mésopsammiques du sédiment et détermination de leur « abondance » et de leur « dominance »**

Les prélèvements sont stockés en chambre froide (6 °C) jusqu'au moment de leur traitement. Exception faite pour les échantillons de 1973 traités par la « Deterioration Technique » (Hulings and Gray, 1971, p. 27) tous les autres sont soumis à la technique de Uhlig (Uhlig *et al.*, 1973) spécialement adaptée (Poizat, 1975) au traitement d'importants volumes sédimentaires. Ce procédé permet de séparer du sédiment le mésopsammon bien vivant qui se concentre, par ses propres mouvements, dans des cristallisoirs remplis d'eau de mer.

Les Opisthobranches sont alors recherchés, à l'aide d'une loupe binoculaire, dans ces culots de mésopsammon préalablement colorés au rouge neutre et transférés dans des petites boîtes de Pétri à fond blanc. Les Mollusques récupérés ainsi sont déterminés spécifiquement *in vivo* et comptés. Cette opération aboutit à affecter à chaque espèce une valeur d'abondance et un indice de dominance selon les définitions de Picard (1965, p. 7) : « l'Abondance est le nombre d'individus vivants de chaque espèce par rapport à un volume déterminé de sédiment; la Dominance est le pourcentage que représentent les individus vivants d'une espèce par rapport à la totalité des individus vivants de toutes les espèces du prélèvement ».

#### 4. Mesure de la taille des Opisthobranches

La grande plasticité des animaux interdit toute mesure sur des spécimens vivants. Par conséquent, ils sont préalablement anesthésiés au Nembutal (1 g/l d'eau de mer) jusqu'à extension parfaite. Ils sont ensuite fixés dans le Bouin Hollande, puis transférés dans de l'alcool à 70° après rinçage à l'eau du robinet. La mesure s'effectue alors sur ce matériel mort, à l'aide d'un microscope oculaire monté sur une loupe binoculaire Wild.

#### 5. Mesures physico-chimiques du milieu sédimentaire

Des mesures d'envasement (pourcentage de fraction sédimentaire  $< 50 \mu$ ), des calcimétries et des tamisages ont été exécutés sur l'ensemble des échantillons sédimentaires prélevés.

#### 6. Mesures physico-chimiques du milieu aqueux

La salinité, la température et l'oxygène dissous dans l'eau de mer ont été mesurés à la surface et au niveau du fond grâce aux appareils embarqués à bord des navires (Swedmark, 1966, 1969). Ces résultats (Tabl. I, II et III), sont de bons indicateurs des conditions hydrodynamiques dans les stations.

### OPISTHOBRANCHES MÉSOPSAMMIQUES RÉCOLTÉS

Un nombre restreint d'espèces de Gastéropodes Opisthobranches se sont adaptés au milieu sableux interstitiel. Leur adaptation s'est traduite par une forte réduction de taille, ce qui les fait classer parmi la « méi-faune ». Ils sont en outre dotés d'une forte déformabilité qui les place parmi la « soft fauna » (Hulings and Gray, 1971, p. 1) par opposition à la « hard fauna » dont les représentants sont peu ou non déformables ou peu contractiles grâce à leur cuticule ou à leur coquille.

Au total, 7 espèces d'Opisthobranches mésopsammiques ont pu être capturées au cours des 3 missions effectuées à Kristineberg (Tabl. I, II et III); ce sont : *Microhedyle glandulifera* (Kowalevsky, 1901 (abondant); *Hedylopsis spiculifera* Kowalevsky, 1901 (peu abondant); *H. brambelli* Swedmark, 1968 b (rare); *Philinoglossa helgolandica* Hertling, 1932 (très abondant); *Philine* sp. (rare); *Embletonia pulchra* Alder et Hancock, 1844 (abondant); et enfin, *Pseudovermis* sp. (très rare).

### RÉSULTATS ET INTERPRÉTATIONS

#### 1. Distribution horizontale des Opisthobranches mésopsammiques

Dans la zone étudiée, les fonds en dessous de 30 mètres sont la plupart du temps occupés par des sédiments très riches en vase, du fait d'un hydrodynamisme insuffisant (fonds de décantation). Aucun Opisthobranche mésopsammique n'y a été récolté. Les biotopes de moindre profondeur bordant les îles au large du littoral de Kristineberg, qui correspondent généralement à des substrats d'envasement faible ou nul ne dépassant guère 5%, sont exposés contrairement aux précédents, à un hydrodynamisme important. Toutefois, dans ces biotopes propices aux Opisthobranches mésopsammiques, on note d'un milieu à l'autre, des différences en ce qui concerne la distribution et l'abondance des espèces. Ces Mollusques, avec des effectifs assez variables dans le temps et dans l'espace, sont présents de manière plutôt constante dans les sédiments bien triés (indice de tri  $< 1,7$ ) représentés (Tabl. I, II et III) par des graviers ( $\Phi > 2,00$  mm), des sables très grossiers ( $1,50 < \Phi < 2,00$  mm), ou des sables grossiers ( $0,75 \text{ mm} < \Phi < 1,50$  mm) pour peu que la fraction détritico minérale reste inférieure à 55-60% (stations de Bonden et de Gunnarskär). Si le sédiment devient trop fin (sable moyen de Hällö, tableau III), les Opisthobranches mésopsammiques sont faiblement représentés ou même totalement absents. Si la fraction détritico minérale dépasse 60-65%, ils sont absents, quelle que soit la granulométrie du substrat. Tel est le cas des stations littorales de Bökevik et de Klubban (Tabl. III) dont la fraction sédimentaire minérale est constituée de débris de granite et de gneiss. Le sédiment est alors trop dense et trop compact pour pouvoir être remué et oxygéné de façon appréciable, condition nécessaire pour que se développe un peuplement d'Opisthobranches mésopsammiques. Sur de tels fonds, qui se comportent vis-à-vis des facteurs hydrodynamiques d'ailleurs très amortis ici, comme de véritables substrats durs où vivent de nombreuses Gibbules, un voile gélatineux de diatomées et de bactéries crée un obstacle supplémentaire aux remaniements et à l'oxygénation du milieu sédimentaire. Le substrat reste par conséquent très hétérogène (indice de tri supérieur à 2 ou même à 3, Tabl. III), ce qui restreint davantage l'espace interstitiel, les petites particules colmatant les cavités entre les plus grandes.

#### 2. Distribution bathymétrique des Opisthobranches mésopsammiques. Recherche du milieu le plus favorable à chaque espèce. Signification écologique des espèces

##### 2.1. Distribution de l'effectif total dans quelques stations

L'abondance moyenne (Am/50 dm<sup>3</sup> sable) des Opisthobranches mésopsammiques (Tabl. IV) le long du talus sédimentaire de l'île Bonden (Fig. 2c) accuse une augmentation régulière en allant de la surface vers la

Tabl. I. - Sédimentologie, hydrologie et abondance (A/50 dm<sup>3</sup> sable) des Opisthobranches mésopsammiques, stations A, B et C à l'île Bonden, aux diverses dates de prélèvement (date avec astérisque - dragage Ockelman).

Sedimentology, hydrology and abundance (A/50 dm<sup>3</sup> sand) of mesopsammic opisthobranchs at stations A, B and C of Bonden Island for different sampling dates (Ockelman dredging indicated by asterisk).

Station (Profondeur)	A (5 m)							B (10 m)						C (15 m)									
	1974		1975					1974		1975				1973	1974			1975					
	02/07	24/07	27/05	03/06	18/06	02/07	10/07	02/07	24/07	03/06	18/06	02/07	10/07	15/08	11/06	*11/06	02/07	24/07	03/06	18/06	02/07	10/07	
<b>SEDIMENTOLOGIE</b>																							
Envasement (%)	3.80	3.00	0.96	0.61	0	1.92	0	6.2	3.8	1.12	0	1.28	2.54	1.20	3.30	2.30	1.90	5.60	0.06	2.40	2.38	2.41	
Calcimétrie (%)	97.50	98.10	98.06	94.10	93.81	99.61	99.18	97.10	96.90	94.95	98.69	99.33	98.32	94.20	90.00	97.75	84.10	96.40	94.04	92.80	95.21	94.21	
Détritique minéral (%)	2.50	1.90	1.94	5.90	6.19	0.39	0.82	2.90	3.10	5.05	1.31	0.67	1.68	5.80	10.00	2.25	15.90	3.60	5.93	7.20	4.79	5.19	
Paramètres granulométrique	Q1 (mm)	1.050	0.850	0.900	1.350	1.400	1.800	1.700	0.720	0.880	1.000	1.150	1.250	1.200	0.245	0.625	0.930	0.840	0.950	1.300	0.540	1.600	1.350
	Q2 (mm)	1.940	1.800	1.750	2.300	2.250	3.000	2.600	1.420	1.500	1.650	1.950	2.050	2.200	0.300	0.955	1.445	1.240	1.750	2.000	0.900	2.550	2.200
	Q3 (mm)	2.950	2.800	2.900	3.400	3.250	4.300	3.600	2.450	2.400	2.500	3.000	3.050	3.300	0.370	1.650	2.300	2.050	2.650	3.150	1.600	3.450	3.200
	Mode (mm)	2.250	2.250	3.150	3.550	3.150	3.550	3.550	1.420	2.250	1.800	2.800	2.800	2.800	0.275	0.900	1.150	0.900	2.500	3.550	0.890	3.150	3.150
Indice de tri So = $\sqrt{Q3/Q1}$	1.67	1.82	1.80	1.59	1.52	1.55	1.46	1.84	1.65	1.58	1.62	1.56	1.66	1.51	1.61	1.58	1.56	1.67	1.56	1.72	1.47	1.54	
<b>HYDROLOGIE</b>																							
Température de surface (°C)	17.9	15.0	13.0	11.4	12.1	16.5	17.8	17.9	15.1	11.4	12.1	16.5	17.8	18.5	14.5	14.5	17.9	15.0	11.4	12.1	16.5	17.8	
Température de fond (°C)	16.0	15.1	13.0	11.4	12.0	16.4	17.7	14.0	15.1	11.4	12.0	14.4	17.05	16.0	12.5	12.5	13.2	14.5	11.4	12.1	14.0	14.05	
Salinité de surface (‰)	-	29.8	-	-	-	-	-	26.9	29.8	-	-	-	-	24.75	27.0	27.0	-	-	-	-	-	-	
Salinité de fond (‰)	27.6	30.0	25.4	23.0	28.5	27.5	23.6	31.1	30.0	23.5	28.5	30.0	25.4	32.25	34.14	34.14	33.40	30.80	24.30	28.70	30.50	29.50	
Oxygène dissous de fond (ppm)	8.8	8.4	-	14.8	-	-	-	9.0	8.5	14.8	-	-	-	-	-	-	9.0	8.5	14.90	-	-	-	
<b>OPISTHOBRANCHES MESOPSAMMIQUES</b>																							
A / 50 dm <sup>3</sup> Sable	<i>Hedylopsis spiculifera</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	4	20	20	4	0	4	0	0	
	<i>Microhedyle glandulifera</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	45	53	154	0	0	9	0	0	
	<i>Philinoglossa hegelandica</i>	0	0	0	3	3	0	0	16	24	186	3	6	0	15	26	488	2	0	117	6	0	
	<i>Philine</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	2	9	0	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	
	<i>Pseudovermis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>Embletonia pulchra</i>	9	12	0	30	24	6	6	44	36	36	6	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	
Abondance totale / 50 dm <sup>3</sup> sable	9	14	0	33	27	6	6	64	69	222	9	6	0	0	64	99	666	12	0	131	6	0	

Tabl. II. - Sédimentologie, hydrologie et abondance (A/50 dm<sup>3</sup> sable) des Opisthobranches mésopsammiques, stations D et E à l'île Bonden, aux diverses dates de prélèvement (date avec astérisque - dragage Ockelman).

Sedimentology, hydrology and abundance (A/50 dm<sup>3</sup> sans) of mesopsammic opisthobranchs at stations D and E of Bonden Island for different sampling dates (Ockelman dredging indicated by asterisk).

Station (Profondeur)	D (20 m)							E (25-27 m)											
	1973	1974	1975					1973	1974				1975						
	16.08	24.07	27.05	03.06	18.06	02.07	10.07	16/08	10/05	*11/06	02.07	24/07	27/05	03/06	18/06	02/07	10/07	*10/07	
<b>SEDIMENTOLOGIE</b>																			
Envasement (%)	3.35	2.30	0.44	0.40	1.09	0.78	0	3.93	1.90	0.30	1.75	0.40	0	0	0	0	0	0	0
Calcimétrie (%)	75.30	92.00	95.28	97.47	93.66	96.93	90.62	97.17	96.25	97.70	86.10	86.70	97.07	97.55	96.53	97.76	83.77	90.89	
Détritique minéral (%)	24.70	8.00	4.72	2.53	6.34	3.07	9.38	2.83	3.75	2.30	13.90	13.30	2.93	2.45	3.47	2.24	16.23	9.11	
Paramètres granulométriques	Q1 (mm)	0.345	0.600	1.050	1.300	0.600	0.700	0.630	0.653	0.690	1.600	0.555	2.200	0.660	0.920	0.770	0.680	1.275	1.300
	Q2 (mm)	0.482	0.900	1.750	2.000	0.900	1.100	1.000	1.143	0.885	2.250	0.790	3.000	0.820	1.300	0.970	0.880	1.900	1.825
	Q3 (mm)	0.915	1.440	2.800	2.900	1.600	1.900	1.800	1.750	1.185	2.900	1.250	3.900	1.025	1.800	1.300	1.150	2.750	2.500
	Mode (mm)	0.450	0.900	1.400	3.550	0.710	1.000	0.890	0.900	0.900	2.250	0.750	3.500	0.800	1.400	0.890	0.800	2.000	1.800
Indice de tri So = $\sqrt{Q3/Q1}$	1.62	1.55	1.63	1.49	1.63	1.65	1.69	1.58	1.31	1.35	1.51	1.33	1.25	1.40	1.30	1.30	1.47	1.39	
<b>HYDROLOGIE</b>																			
Température de surface (°C)	18.5	15.0	13.0	11.4	12.1	16.5	17.8	18.5	9.3	14.5	16.5	15.0	13.0	11.4	12.1	16.5	17.8	17.8	
Température de fond (°C)	15.4	13.5	10.6	10.4	12.0	13.5	13.2	14.9	9.0	11.0	11.8	14.0	10.0	9.8	11.8	12.2	12.0	12.0	
Salinité de surface (‰)	-	-	-	-	-	-	-	-	24.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Salinité de fond (‰)	-	-	-	28.5	28.8	30.5	30.5	-	34.8	-	33.2	32.0	34.1	31.0	30.0	30.8	31.0	31.0	
Oxygène dissous de fond (ppm)	-	-	-	14.9	-	-	-	-	-	-	9.0	8.0	0	14.5	-	-	-	-	
<b>OPISTHOBRANCHES MESOPSAMMIQUES</b>																			
A /50 dm <sup>3</sup> Sable	<i>Hedylopsis spiculifera</i>	0	6	24	0	4	0	0	15	5	35	2	8	3	39	9	6	3	20
	<i>Microhedyle glandulifera</i>	0	6	8	6	1	0	30	0	153	5	277	0	324	309	276	84	0	70
	<i>Philinoglossa hegelandica</i>	0	2	42	6	16	6	18	0	221	5	266	0	213	414	186	258	3	100
	<i>Philine</i> sp.	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0
	<i>Pseudovermis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0
	<i>Embletonia pulchra</i>	8	2	0	0	0	0	3	0	105	3	130	0	0	0	-	9	40	
	Abondance totale / 50 dm <sup>3</sup> sable	8	18	74	12	21	6	48	18	379	150	549	138	540	762	471	348	15	230

Tabl. III. – Sédimentologie, hydrologie et abondance (A/50 dm<sup>3</sup> de sable) des Opisthobranches mésopsammiques dans quelques stations du Skagerrak aux diverses dates de prélèvement (date avec astérisque – prélèvement à la pelle).

*Sedimentology, hydrology and abundance (A/50 dm<sup>3</sup> sand) of mesopsammic opisthobranchs at some stations in the Skagerrak for different sampling dates (shovel sample indicated by asterisk).*

Date	GUNNARSKÄR A (14 m)						GUNNARSKÄR B (12 m)					HAMNERÖ A(6m) . B(8m) . C(20m)			HALLÖ ( 6m)			BÖKEVIK A(2.50m)B(0.25m)C(0.25m)D(0.25m)E(0.25m)					KLUBBAN (2m)
	1973	1974		1975			1974			1975	1973			1973	1974	1975	1974					1974	
	23/08	10/07	26/07	03/06	18/06	02/07	01/07	10/07	26/07	22/05	16/08	16/08	16/08	16/08	25/06	03/06	27/06	*23/07	*23/07	*23/07	*23/07	27/06	
<b>SEDIMENTOLOGIE</b>																							
Envasement (%)	5.9	3.9	1.9	2.06	1.48	0	3.8	5.3	2.5	0.38	2.0	4.3	1.2	2.15	0.3	0	1.3	0.2	0.1	1.6	1.2	0.3	
Calcimétrie (%)	94.8	89.25	85.60	92.61	90.59	84.70	91.40	85.75	85.50	89.07	95.50	84.60	48.75	86.10	36.40	43.24	32.20	12.10	10.80	33.30	53.20	12.10	
Détritique minéral (%)	5.2	10.75	14.40	7.39	9.41	15.30	8.60	14.25	14.50	10.93	4.50	15.40	51.25	13.90	63.60	56.76	66.80	87.90	89.20	66.70	46.80	87.90	
Paramètres granulométriques	Q1 (mm)	0.600	0.615	1.120	0.680	0.630	0.980	0.910	0.580	0.720	1.175	0.830	0.295	1.130	0.297	0.255	0.250	0.370	0.820	0.860	0.215	0.420	0.300
	Q2 (mm)	0.950	1.050	1.620	1.200	1.050	1.500	1.450	1.000	1.090	1.850	1.360	0.415	1.850	0.397	0.315	0.310	1.850	1.100	1.180	0.680	0.580	1.400
	Q3 (mm)	1.680	1.850	2.250	1.900	1.900	2.400	2.250	1.850	1.900	2.850	2.250	0.680	2.800	0.540	0.390	0.390	3.150	1.940	1.800	1.360	1.100	2.900
	Mode	0.900	1.100	1.400	1.400	0.890	1.400	1.400	0.700	0.900	1.400	1.400	0.450	2.525	0.425	0.280	0.280	2.800	0.900	0.900	0.900	0.450	0.280
Indice de tri So = $\sqrt{Q3/Q1}$	1.67	1.74	1.41	1.67	1.74	1.72	1.57	1.80	1.62	1.56	1.65	1.91	1.58	1.34	1.23	1.25	2.92	1.54	1.45	2.51	1.61	3.11	
<b>HYDROLOGIE</b>																							
Température de fond (°C)	—	15.5	16.5	11.5	11.9	12.7	—	15.4	16.5	12.0	—	—	—	—	15.0	11.4	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	
Salinité de fond (‰)	—	33.73	27.75	25.50	30.00	30.00	34.25	30.70	27.75	21.05	—	—	—	—	27.10	24.2	27.9	27.8	27.8	27.8	27.8	27.9	
Oxygène dissous de fond (ppm)	—	8.2	—	15.80	—	—	—	8.2	—	—	—	—	—	—	8.4	15.2	9.2	—	—	—	—	9.2	
<b>OPISTHOBRANCHES MESOPSAMMIQUES</b>																							
A / 50 dm <sup>3</sup> sable	<i>Hedylopsis spiculifera</i>	0	59	0	0	0	6	1	0	1	0	0	45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Hedylopsis brambelli</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Microhedyle glandulifera</i>	0	3	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Philine sp.</i>	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Embletonia pulchra</i>	0	152	12	18	6	3	111	164	0	0	1030	70	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Abondance totale / 50 dm <sup>3</sup> sable	0	233	18	270	35	12	132	173	0	8	1030	70	90	0	0	3	0	0	0	0	0	0

Tabl. IV. - Abondance totale (At), abondance moyenne (Am/50 dm<sup>3</sup> de sable) et dominance moyenne (Dm %) des Opisthobranches mésopsammiques capturés en 1973, 1974 et 1975, A, B, C, D et E à l'île Bonden.

Total abundance (At) mean abundance (Am/50 dm<sup>3</sup> sand) and mean dominance (Dm %) of mesopsammic opisthobranchs captured in 1973, 1974 and 1975 at stations A, B, C, D and E of Bonden Island.

Station (profondeur en m)	A (5 m)		B (10 m)		C (15 m)		D (20 m)		E (27 m)	
Nombre de prélèvements (N)	7		6		9		7		11	
Espèces et leur numéro sur fig. 2	At	Dm%	At	Dm%	At	Dm%	At	Dm%	At	Dm%
<i>Hedylopsis spiculifera</i> (1)	0	0	2	0.54	75	6.58	34	17.44	180	3.92
<i>Microhedyle glandulifera</i> (2)	2	2.10	0	0	358	31.43	51	26.15	1969	42.78
<i>Philinoglossa helgolandica</i> (3)	6	6.32	235	63.52	695	61.08	90	46.15	2153	46.78
<i>Philine</i> sp. (4)	0	0	11	2.97	5	0.44	2	1.03	0	0
<i>Pseudovermis</i> sp. (5)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.02
<i>Embletonia pulchra</i> (6)	87	91.58	122	32.97	6	0.53	18	9.23	299	6.50
ΣAt	95	-	370	-	1139	-	195	-	4602	-
Am/50 dm <sup>3</sup> sable (ΣAt/N)	13.6	-	61.7	-	126.6	-	27.8	-	418.4	-

profondeur : 13,6 individus à la station A ; 61,7 en B ; 126,6 en C et 418,4 en E. Seule, la station D (-20 m), avec 27,8 individus/50 dm<sup>3</sup> de sable ne s'intègre pas dans ce gradient, à cause peut-être de turbulences à proximité de la saillie du fond rocheux interrompant le talus. Sans doute, faut-il voir dans un tel gradient, la recherche par les Opisthobranches mésopsammiques, d'un hydrodynamisme optimal, fonction directe de la bathymétrie, entre les fonds superficiels lessivés à l'excès et les fonds de décantation en dessous de 30 mètres, insuffisamment ou non remaniés.

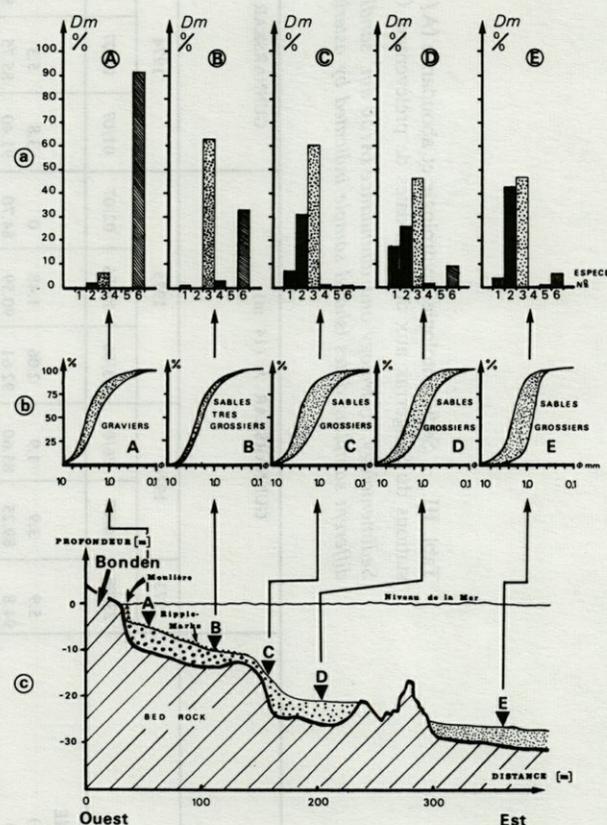
## 2.2. Abondance, dominance et vitalité des espèces et leur signification écologique

Seules, les 4 espèces dominantes : *Hedylopsis spiculifera*, *Microhedyle glandulifera*, *Philinoglossa helgolandica* et *Embletonia pulchra*, sont considérées ici. L'augmentation de la profondeur des stations le long du talus sablo-graveleux de l'île Bonden, se traduit par un affinement continu du substrat sédimentaire (Fig. 2 b). J'ai tenté de rechercher si ce gradient granulométrique pou-

vait influencer à la fois sur l'effectif des Opisthobranches mésopsammiques et sur la longueur maximale (L. max.) atteinte par les spécimens. Cet indice « L. max. », mesuré sur les histogrammes de fréquence établis pour chaque espèce (Fig. 3) peut représenter l'état de vitalité des animaux selon le principe suivant : L. max. est d'autant plus élevé que la longévité donc la vitalité des Gastéropodes sont plus fortes et qu'en conséquence, le milieu leur est plus favorable. Ces Opisthobranches mésopsammiques n'ayant pas de prédateurs connus, leur

Fig. 2. - (a) Dominance moyenne (Dm%) de *Hedylopsis spiculifera* (1), *Microhedyle glandulifera* (2), *Philinoglossa helgolandica* (3), *Philine* sp. (4), *Pseudovermis* sp. (5), et *Embletonia pulchra* (6) récoltés en 1973, 1974 et 1975, stations A (-5 m), B (-10 m), C (-15 m), D (-20 m) et E (-27 m) à l'île Bonden. (b) Granulométrie des sédiments dans les stations A, B, C, D et E. (c) Coupe W-E du talus sédimentaire de l'île Bonden.

(a) Mean dominance (Dm%) of *Hedylopsis spiculifera* (1), *Microhedyle glandulifera* (2), *Philinoglossa helgolandica* (3), *Philine* sp. (4), *Pseudovermis* sp. (5) and *Embletonia pulchra* (6) collected in 1973, 1974 and 1975 at stations A (-5 m), B (-10 m), C (-15 m), D (-20 m) and E (-27 m) of Bonden Island. (b) Sediment granulometry at stations A, B, C, D and E. (c) W-E section of sedimentary slope of Bonden Island.



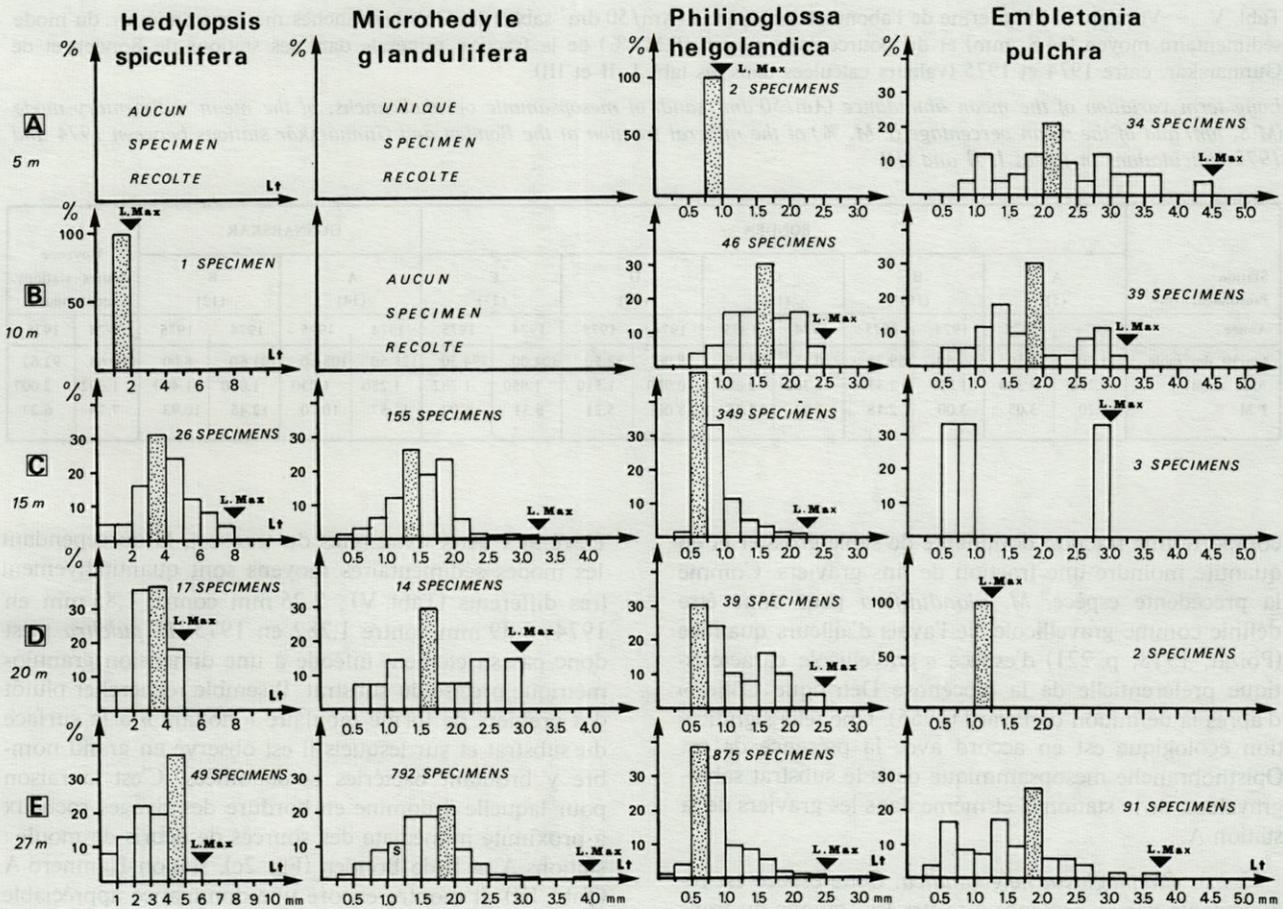


Fig. 3. - Longueur totale (Lt) des spécimens des 4 Opisthobranches mésopsammiques dominants capturés en août 1973, en mai-juin-juillet 1974, 1975, Stations A, B, C, D et E de l'île Bonden (L. max. : longueur maximale; S : Spermatophore).  
 Total lengths (Lt) of specimens in the four dominant mesopsammic opisthobranch species captured in August 1973, May-June-July 1974 and 1975, stations A, B, C, D and E of Bonden Island (L. max = maximum length; S = spermatophor).

longévité réelle peu différente de la longévité potentielle, ne dépend en principe que des seules conditions de milieu. En théorie, un milieu donné sera d'autant plus favorable à une espèce que celle-ci y atteindra une longueur maximale plus importante et que son effectif y sera plus grand.

2.2.1. *Hedylopsis spiculifera*. Cette espèce est absente de la station superficielle A (Tabl. IV, Fig. 2 a). A la station B, elle semble en maintien précaire avec une abondance totale  $At=2$  et une dominance moyenne  $Dm=0,54\%$ , alors que l'unique spécimen mesuré est de faible longueur avec  $L. max. < 2$  mm (Fig. 3). En aval, l'évolution de l'indice  $L. max.$  épouse sensiblement la variation du mode sédimentaire moyen observée en 1974 (Tableau V) : il y a en particulier une décroissance entre C et D suivie d'une nouvelle augmentation en E. De dominance élevée (17,44%) en D par suite de l'effacement plus accentué des autres espèces mésopsammiques, *H. spiculifera* n'y semble pas en milieu très favorable ( $L. max. < 5$  mm). Au contraire, sa vitalité paraît forte en C ( $L. max. = 8$  mm) en dépit d'un effectif

moyen ( $At=75$ ) et d'une dominance moyenne modeste ( $Dm=6,58\%$ ). Sa vitalité est un peu moins bonne en E ( $L. max. = 6$  mm) malgré un effectif fort ( $At=180$ ).

En définitive, cette espèce semble très dépendante de la granulométrie du substrat. Elle paraît rechercher un sédiment grossier avec une fraction gravier importante (comme à la station C) et peut, de ce fait, être qualifiée d'espèce gravellicole.

2.2.2. *Microhedyle glandulifera*. Cette espèce récoltée une seule fois à la station A (Tabl. IV, Fig. 2a) est absente en B mais présente en C, D et E. Entre les stations C et D il y a diminution concomitante du mode sédimentaire moyen mesuré en 1974 (Tabl. V), de l'abondance totale  $At$  (Tabl. IV), de la dominance moyenne  $Dm\%$  (Tabl. IV, Fig. 2a) et de l'indice de vitalité  $L. max.$  (Fig. 3), suivie d'une augmentation de tous ces facteurs en E. Pour cette espèce, il y a coïncidence d'une vitalité maximale ( $L. max. = 4$  mm) et d'un fort effectif ( $At=1969$ ) à la station E qui représente par conséquent le milieu le plus favorable. Dans ce biotope, le substrat

Tabl. V. — Variation à long terme de l'abondance moyenne (Am/50 dm<sup>3</sup> sable) des Opisthobranches mésopsammiques, du mode sédimentaire moyen (M.S. mm) et du pourcentage moyen (F.M. %) de la fraction minérale dans les stations de Bonden et de Gunnarskär, entre 1974 et 1975 (valeurs calculées dans les tabl. I, II et III).

Long term variation of the mean abundance (Am/50 dm<sup>3</sup> sand) of mesopsammic opisthobranchs, of the mean sedimentary mode (M.S. mm) and of the mean percentage (F.M. %) of the mineral fraction at the Bonden and Gunnarskär stations between 1974 and 1975 (calculations in tables I, II and III).

Station Profondeur (m)	BONDEN										GUNNARSKÄR				Moyenne toutes stations confondues	
	A (5)		B (10)		C (15)		D (20)		E (27)		A (14)		B (12)			
Année	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975
Am/50 dm <sup>3</sup> sable	11.50	14.50	66.60	59.25	210.25	34.25	18.00	32.50	304.00	394.30	125.50	105.60	101.60	8.00	119.63	92.62
M.S. (mm)	2.250	3.390	1.835	2.550	1.362	2.685	0.900	1.510	1.850	1.282	1.250	1.230	1.000	1.400	1.492	2.007
F.M. %	2.20	3.05	3.00	2.18	7.94	5.78	8.00	5.21	8.31	6.07	12.57	10.70	12.45	10.93	7.78	6.27

comporte une fraction dominante de sable grossier et en quantité moindre une fraction de fins graviers. Comme la précédente espèce, *M. glandulifera* peut donc être définie comme gravellicole. Je l'avais d'ailleurs qualifiée (Poizat, 1978, p. 221) d'espèce « gravellicole caractéristique préférentielle de la biocénose Détritique Côtier » d'après la définition de Picard (1965). Une telle signification écologique est en accord avec la présence de cet Opisthobranchie mésopsammique dans le substrat sablo-graveleux de la station C et même dans les graviers de la station A.

2.2.3. *Philineglossa helgolandica*. Cette espèce est remarquable par sa présence à toutes les stations du transect. Mais elle apparaît en condition précaire en A où son abondance totale (At = 6) et sa dominance moyenne (Dm = 6,32%) sont faibles (Tabl. IV, Fig. 2a) et où sa longueur reste modeste avec L. max. < 1 mm (Fig. 3). Dans les stations en aval de A, *P. helgolandica* affiche un effectif croissant avec la bathymétrie, sauf en D (Tabl. IV). Sa dominance moyenne est très forte en B et C (Tabl. IV, Fig. 2a); sensiblement moindre en D et E alors que l'indice L. max. est stabilisé à la valeur 2,5 mm, sauf en C où l'on note 2,25 mm (Fig. 3). La vitalité de cette espèce est donc très bonne dans tous les substrats pour peu que les fractions sable grossier et fin gravier soient présentes en quantité dominante. Cet Opisthobranchie mésopsammique est donc typiquement gravellicole.

2.2.4. *Embletonia pulchra*. Cette espèce n'est abondante qu'en A et B avec une abondance totale At = 87 et 122 (Tabl. IV) et à la station E où At = 299. Mais sa dominance moyenne Dm (Tabl. IV, Fig. 2a) est maximale en A et décroît vers B et C, reprenant quelque importance en D (Dm = 9,23%) et E (Dm = 6,50%). *E. pulchra* apparaît en vitalité maximale à la station A (L. max. = 4,5 mm) et sa vitalité est encore bonne en E où L. max. = 3,75 mm et également en B où L. max. = 3,25 mm (Fig. 3). Il y a en définitive coïncidence d'un fort effectif et d'un indice de vitalité L. max.

élevé aux deux extrémités du transect, là où cependant les modes sédimentaires moyens sont quantitativement très différents (Tabl. V): 2,25 mm contre 1,85 mm en 1974; 3,39 mm contre 1,282 en 1975. *E. pulchra* n'est donc pas strictement inféodé à une dimension granulométrique précise du substrat. Il semble rechercher plutôt des graviers de forme tabulaire « flottant » à la surface du substrat et sur lesquels il est observé en grand nombre y broutant bactéries et diatomées. C'est la raison pour laquelle il domine en bordure des rivages rocheux à proximité immédiate des sources de débris de moule : stations A et B de Bonden (Fig. 2c), station Hamnerö A (Tabl. III). Il montre encore une dominance appréciable à proximité des sources de graviers dans les stations D et E de Bonden (Fig. 2c) de part et d'autre d'une saillie du « bed-rock » interrompant le talus sédimentaire et d'où se détachent des débris tabulaires de micaschistes.

Dans le golfe de Marseille, j'avais affecté à ces quatre espèces gravellicoles une signification écologique plus précise, d'après la méthode de Picard (1965) :

— *H. spiculifera* et *P. helgolandica* : « caractéristiques préférentielles de la biocoenose des Sables Grossiers et Fins Graviers sous l'influence de Courants de Fond ».

— *M. glandulifera* : « caractéristique préférentielle de la biocoenose du Détritique Côtier ». Une telle signification écologique est en accord avec la présence de cet Opisthobranchie dans le substrat sablo-graveleux de la station C et même dans les graviers de la station A.

— *E. pulchra* : « gravellicole de surface du sédiment, liée aux Herbiers de Posidonies ou aux sédiments qui en dépendent ». On pourrait préciser, au vu des données recueillies ici, qu'*E. pulchra* est en définitive lié aux zones littorales productrices de graviers de forme tabulaire et d'origine biogène (Moules accrochées à la roche littorale, grosses coquilles de Mollusques vivant dans les Herbiers) ou détritique (érosion par les vagues de micaschistes littoraux).

### 3. Variations à court et à moyen terme de l'abondance des Opisthobranchez mésopsammiques. Corrélation avec les facteurs météorologiques et hydrodynamiques

#### 3.1. Transect de l'île Bonden

Dans l'intervalle du 27 mai au 10 juillet 1975, les conditions météorologiques ont été assez variables. Après une période prolongée de beau temps, en mai 1975, de très forts vents, des pluies et même quelques précipitations neigeuses ont amené une diminution sensible de la température des eaux de surface pendant la première quinzaine du mois de juin (Fig. 4a). La forte agitation des eaux de surface, a produit corrélativement, particulièrement dans les petits fonds (stations A et B), une élévation progressive du gradient granulométrique des substrats (Fig. 4b) et une légère diminution en A de leur teneur en  $\text{CaCO}_3$  (Fig. 4c) par sédimentation de fragments de roches littorales (micaschistes) arrachés par les vagues. Simultanément, au niveau des fonds inférieurs à -15 m (stations C, D et E), l'apport des fractions sableuses moyennes et fines provenant de l'amont, s'est marqué dans les substrats par un affinement relatif de ceux-ci (Fig. 4b). Après le 18 juin, par suite d'un retour du beau temps, la température des eaux de surface a augmenté de nouveau et a atteint des valeurs supérieures à +18 °C (Fig. 4a), tandis que l'hydrodynamisme s'est progressivement amorti. Dans ce contexte météorologique et hydrodynamique, les peuplements d'Opisthobranchez mésopsammiques ont réagi diversement dans les stations en fonction de leur bathymétrie.

3.1.1. *Stations de faible profondeur (A et B)*. Ici, les Opisthobranchez se sont montrés très sensibles aux fluctuations hydrodynamiques et thermiques du milieu. Le stock très modeste d'Opisthobranchez, au maximum le 3 juin 1975 (Fig. 4d) décroît rapidement à partir du 18 juin, par suite, semble-t-il, du réchauffement rapide de l'eau de surface qui, par contre-coup, entraîne un appauvrissement du milieu interstitiel en oxygène dissous; cette évolution provoque, soit une mortalité élevée des organismes (*E. pulchra*), soit, ce qui est le plus vraisemblable (pour *P. helgolandica*) leur déplacement horizontal vers des zones plus oxygénées en aval.

3.1.2. *Station C (-15 m)*. Dans ce milieu, coïncidant avec un notable affinement du sédiment (Fig. 4b), le stock d'Opisthobranchez passe par un maximum le 18 juin 1975 (Fig. 4d), soit 15 jours après la station B moins profonde. Ce décalage du pic maximal des stocks en B et C, constitués tous deux essentiellement par *P. helgolandica*, confirme le phénomène de migration horizontale à moyen terme, envisagé pour cette espèce dans les stations A et B. Cette observation met en évidence une forte capacité de déplacement pour une espèce déjà décrite comme très mobile et rapide grâce à sa petite taille et à sa grande extensibilité. Ainsi, les *Philineglossa* migreraient vers l'aval, des stations A et B vers la station C, pour échapper à l'élévation rapide de la température en A et B, beaucoup plus faible en C (Fig. 4a). De telles migrations horizontales ne sont pas rares dans les mi-

lieux intertidaux (Renaud-Debyser, 1963). Elles constituent ici en revanche une nouveauté, car elles sont le fait d'organismes jusqu'alors mal connus du fait de leur extrême dispersion au sein du mésopsammon et parce qu'elles s'exercent dans des biotopes immergés de façon permanente dont l'étude directe est difficile.

3.1.3. *Station D (-20 m)*. A cette profondeur, la dégradation des conditions météorologiques le 3 juin 1975 s'enregistre à moyen terme dans le sédiment, par une augmentation de la taille des grains (Fig. 4b) et par une diminution du stock d'Opisthobranchez (Fig. 4d), sans doute par enfouissement dans le substrat (migrations verticales descendantes). Ultérieurement, l'hydrodynamisme diminuant, le sédiment s'affine et le stock d'Opisthobranchez accuse une petite poussée le 18 juin 1975 suivie d'un pic important le 10 juillet, par reconcentration à la surface du substrat (migrations verticales ascendantes à moyen terme).

3.1.4. *Station E (-27 m)*. Dans ce biotope, il semble, après le 2 juillet 1975, intervenir un courant de fond latéral de direction Nord-Sud (pénétration d'eaux atlantiques dans le Skagerrak), intermittent, mais assez puissant, se manifestant par une diminution de la température des eaux de fond sur les stations D et E (Fig. 4a), et même provoquant une augmentation de la taille des particules sédimentaires (Fig. 4b) et apportant une forte fraction détritique minérale qui conduit à une diminution relative de la teneur en  $\text{CaCO}_3$  (Fig. 4c). Il s'en suit un appauvrissement du stock d'Opisthobranchez le 10 juillet 1975 (Fig. 4d), vraisemblablement par enfouissement des organismes au sein du sédiment par migrations verticales descendantes. Toutefois (Tabl. II), un dragage Ockelman quelques heures seulement après le dragage Charcot du 10 juillet 1975, a montré un effectif d'Opisthobranchez revenu à un niveau important, dans le film tout à fait superficiel du substrat : 230 individus/50 dm<sup>3</sup> sable. Cette observation illustre la rapidité et la fréquence des migrations verticales à court terme des Opisthobranchez mésopsammiques, ce qui leur permet à tout moment de se placer dans des conditions optimales d'agitation et d'oxygénation du substrat, sans risquer d'être entraînés par les courants, en dehors de leur biotope, éventualité qui pourrait avoir les plus graves conséquences quant à la pérennité de ces espèces produisant peu de gamètes (Swedmark, 1959, 1964 et 1968a). De telles migrations verticales à court terme sont déjà décrites dans le méiobenthos de la zone intertidale, certaines étant reliées à des variations thermiques (Perkins, 1958; Renaud-Debyser, 1963; Gray, 1965); d'autres aux mouvements de la marée (Boaden, 1968; Boaden et Platt, 1971) ou à des variations de salinité dues à des fortes pluies (Bush, 1966).

#### 3.2. Ile Gunnarskär (station A : -14 m)

Une évolution identique à celle observée à l'île Bonden dans la station C, est relevée à Gunnarskär. L'augmentation des températures de surface entre le 3 juin et le 2 juillet 1975 (Tabl. III), se traduit par un appauvrisse-

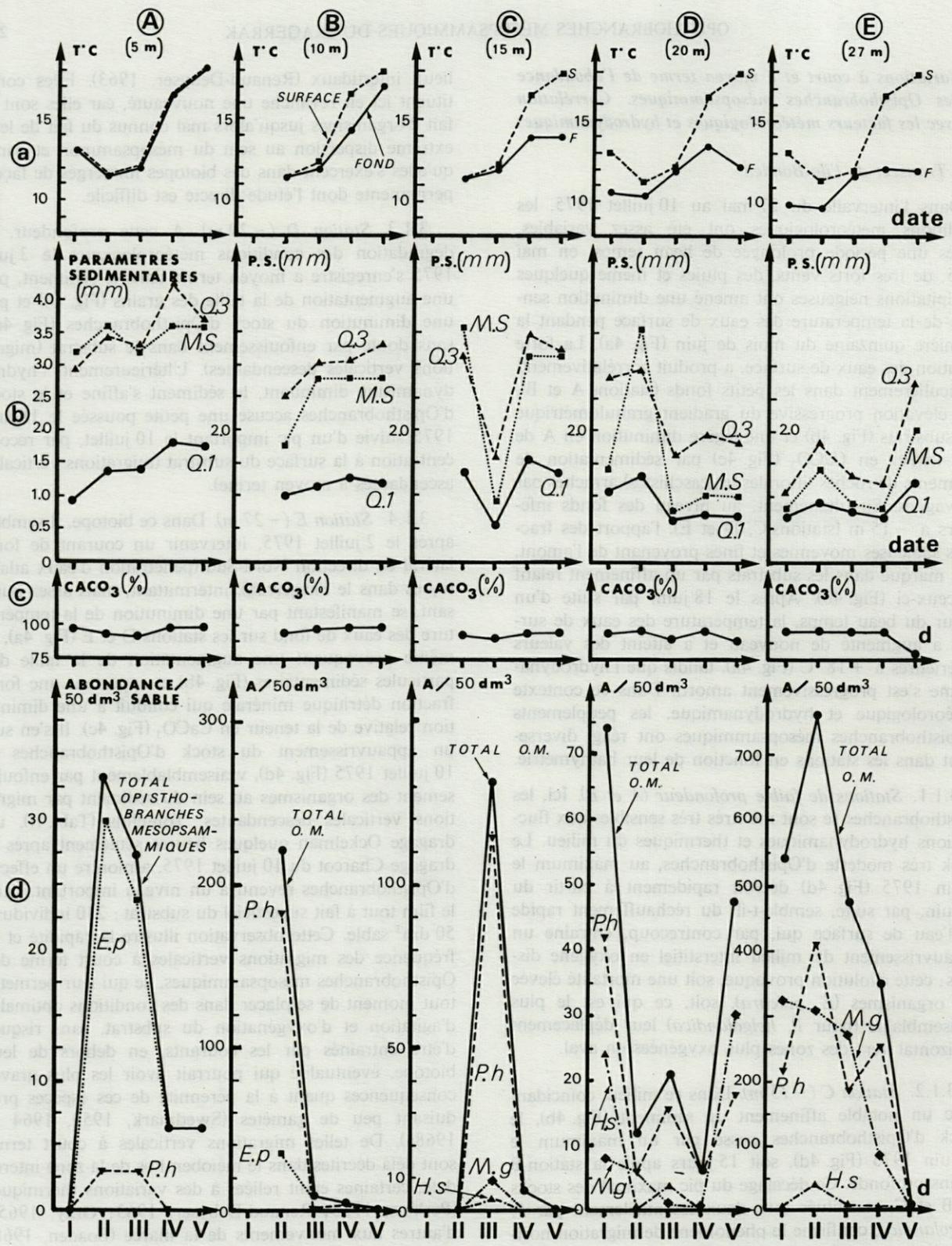


Fig. 4. - Variation à moyen terme : (a) des températures de fond (F) et de surface (S); (b) des paramètres sédimentaires Q<sub>3</sub>; Mode Sédimentaire : M.S., Q<sub>1</sub>; (c) de la teneur en CaCO<sub>3</sub> du sédiment; (d) de l'abondance des Opisthobranches mésopsammiques : O.M.; *Embletonia pulchra* : E.p.; *Philineglossa helgolandica* : P.h.; *Microhedyle glandulifera* : M.g.; *Hedylopsis spiculifera* : H.s., stations A, B, C, D et E à l'île Bonden, aux dates I : 27.05.75; II : 3.06.75; III : 18.06.75; IV : 2.07.75; V : 10.07.75.

Medium term variation of (a) bottom (F) and surface (S) temperatures; (b) sediment parameters Q<sub>3</sub>, sedimentary mode : M.S., Q<sub>1</sub>; (c) CaCO<sub>3</sub> content of the sediment; (d) abundance of mesopsammic opisthobranchs : O.M.; *Embletonia pulchra* : E.p.; *Philineglossa helgolandica* : P.h.; *Microhedyle glandulifera* : M.g.; *Hedylopsis spiculifera* : H.s., at stations A, B, C, D and E of Bonden Island for dates : I : 27.05.75; II : 3.06.75; III : 18.06.75; IV : 2.07.75; V : 10.07.75.

ment du stock des Opisthobranchez mésopsammiques représenté essentiellement par *Philinoglossa helgolandica* et qui passe de 270 individus le 3 juin 1975 à 35 le 18 juin et à 12 le 2 juillet. Cette évolution à moyen terme correspond sans aucun doute dans cette station de faible profondeur à des déplacements horizontaux de l'amont vers l'aval, vers des biotopes moins exposés à cette hausse thermique.

4. Variations à long terme des Opisthobranchez mésopsammiques

4.1. Variation de l'effectif total

Il semblait intéressant de comparer les données concernant 7 stations exploitées consécutivement en 1974 et en 1975 pendant la même période (mai-juin-juillet) et de surcroît avec des procédés identiques (dragues, technique de Uhlig). Tout d'abord (Tabl. V), si l'on considère les résultats pour les 7 stations confondues, on constate globalement un net affaiblissement du stock d'Opisthobranchez mésopsammiques qui passent de 119,63 individus en 1974 à 92,62 en 1975. Cet appauvrissement est concomitant d'une augmentation de la taille des particules sableuses, le mode sédimentaire moyen passant de 1,492 mm à 2,007 mm, ce qui implique une augmentation de l'hydrodynamisme marin. L'affaiblissement relatif de la fraction minérale des sédiments, qui passe de 7,78 % à 6,27 %, peut également s'expliquer en terme d'hydrodynamisme : celui-ci, plus vif en 1975, a entraîné à la longue dans le substrat davantage de débris de moules mortes plus fragiles, que de débris de roche littorale, ce qui a provoqué une dilution de la fraction minérale.

Les résultats analysés station par station (Tabl. V) montrent que ce sont surtout les petits fonds jusqu'à 15 mètres qui ont le plus fortement enregistré cet accroissement de l'hydrodynamisme entre 1974 et 1975 : augmentation considérable du mode sédimentaire des stations A, B et C à l'île Bonden et, corrélativement, appauvrissement sensible de l'effectif des Opisthobranchez mésopsammiques. Les 2 stations peu profondes de

Gunnarskär affichent sensiblement la même tendance. Par contre, dans les stations plus profondes de l'île Bonden, en dessous de 20 mètres, l'élévation de taille des particules sableuses est moindre à la station D et même, il y a diminution globale à la station E. Dans ces deux stations, le stock des Opisthobranchez est en progression entre 1974 et 1975. L'ensemble de ces données qui mettent en relief une diminution d'effectif dans les biotopes superficiels alors qu'il y a augmentation dans ceux qui sont plus profonds, ne peut s'expliquer que par des migrations horizontales très lentes, échelonnées sur plusieurs mois mais de grande amplitude. Ces déplacements perpendiculaires à la ligne de rivage, s'exerçant dans ce cas précis de l'amont vers l'aval, permettent aux Opisthobranchez mésopsammiques d'évacuer progressivement les biotopes superficiels dès que le degré de remaniements hydrodynamiques du substrat a dépassé un certain seuil, et de se réfugier dans des milieux plus profonds, là où les facteurs hydrodynamiques sont suffisamment amortis. Le mouvement inverse peut se concevoir, pour peu que l'hydrodynamisme régional diminue d'intensité, en fonction d'un cycle pluri-annuel qu'il reste à préciser. De telles fluctuations à long terme des Opisthobranchez expliquent très bien la quasi-absence, sans doute temporaire, de *Hedylopsis brambelli*, y compris dans sa « localité type », Gunnarskär (Swedmark, 1968b), où seulement 2 jeunes ont été capturés le 10 juillet 1974 (Tabl. III) en dépit des nombreux et volumineux prélèvements accomplis.

4.2. Variations espèce par espèce et interprétation en fonction de leur signification écologique et de la variation du mode sédimentaire moyen.

L'hydrodynamisme marin plus élevé en mai-juin-juillet 1975 qu'en mai-juin-juillet 1974 a amené une augmentation générale du gradient granulométrique des substrats (Tabl. VI). C'est ainsi qu'à l'île Bonden, toutes stations confondues, le mode sédimentaire moyen est passé de 1,639 mm en 1974 à 2,283 mm en 1975. Les 4 Opisthobranchez mésopsammiques dominants n'ont pas réagi de la même façon à cette évolution à long terme des conditions de milieu.

Tabl. VI. - Variation à long terme de l'abondance moyenne (Am/50 dm<sup>3</sup> sable) des 4 espèces dominantes d'Opisthobranchez mésopsammiques et du mode sédimentaire moyen (mm) dans les 5 stations du transect à l'île Bonden, entre 1974 et 1975 (valeurs calculées dans les tableaux I et III).

Long term variation of the mean abundance (Am/50 dm<sup>3</sup> sand) of the 4 dominant mesopsammiic opisthobranch species and of the mean sedimentary mode (mm) at the 5 stations of the Bonden Island between 1974 and 1975 (calculations in table I and IV).

Station Profondeur (m)	A (5)		B (10)		C (15)		D (20)		E (27)		Moyenne toutes stations confondues	
	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975
Mode sédimentaire moyen (mm)	2.250	3.390	1.835	2.550	1.362	2.685	0.900	1.510	1.850	1.282	1.639	2.283
<i>Hedylopsis spiculifera</i>	0	0	1	0	12	1	6	5.6	12.5	13.3	6.30	3.98
Am / 50 dm <sup>3</sup> <i>Microhedyle glandulifera</i>	1	0	0	0	63	2.25	6	9	108.75	177.17	35.75	37.68
<i>Philinoglossa helgolandica</i>	0	1.2	20	48.75	132.75	30.75	2	17.6	123.00	195.67	55.55	58.79
<i>Embletonia pulchra</i>	10.5	13.2	40	10.50	1.5	0	2	0	59.5	8.17	22.70	6.37

4.2.1. *Microhedyle glandulifera*. Il n'a pas été globalement affecté, son effectif total récolté le long du transect à l'île Bonden étant resté stable : Am/50 dm<sup>3</sup> sable = 35,75 en 1974 contre 37,68 en 1975. Mais il semble y avoir eu réduction de la zone occupée par cette espèce qui s'est concentrée dans les stations profondes du talus sédimentaire aux dépens des stations superficielles. C'est ainsi que l'abondance moyenne a diminué à la station C de 63 individus en 1974 à 2,25 en 1975 tandis qu'elle augmentait de façon concomitante à la station E, passant de 108,75 en 1974 à 177,17 en 1975.

4.2.2. *Philinoglossa helgolandica*. Il affiche une évolution strictement identique (Tabl. VI). Le stock total d'animaux récoltés le long du talus reste stable avec 55,55 individus en 1974 contre 58,79 en 1975. Mais on note comme pour *M. glandulifera* un affaiblissement de l'abondance moyenne à la station C où Am/50 dm<sup>3</sup> sable passe de 132,75 en 1974 à 30,75 en 1975 alors qu'une nette augmentation est enregistrée en E où Am/50 dm<sup>3</sup> sable passe de 123 en 1974 à 195,67 en 1975. Il y a incontestablement eu déplacement du centre de gravité des peuplements de ces 2 espèces, de l'amont vers l'aval entre 1974 et 1975, du fait de l'augmentation de l'hydrodynamisme marin régional. Cette migration horizontale très lente des 2 espèces gravellicoles, *M. glandulifera* et *P. helgolandica* s'est accomplie apparemment sans problème, puisque globalement, le sédiment du talus en subissant une élévation du gradient granulométrique, est devenu très favorable dans les stations d'accueil en aval.

4.2.3. *Hedylopsis spiculifera*. Il accuse pour sa part (Tabl. VI) une nette diminution d'effectif entre 1974 (Am/50 dm<sup>3</sup> sable = 6,30) et 1975 (Am = 3,98). Cette espèce comme les 2 précédentes a immigré dans les stations en aval du talus sédimentaire de l'île Bonden, mais ne paraît pas y avoir trouvé des conditions optimales de vie, puisque la diminution d'effectif en B, C et D n'est pas compensée par la très modeste augmentation relevée en E où Am passe de 12,5 en 1974 à 13,3 en 1975. *H. spiculifera*, espèce gravellicole, fuyant comme les 2 précédentes, l'agitation devenue excessive en 1975 dans les stations superficielles, a trouvé en aval un substrat insuffisamment grossier eu égard à ses exigences écologiques : il végète donc avec un effectif faible et un indice de vitalité modeste L. max. qui ne dépasse pas 6 mm (Fig. 3).

4.2.4. *Embletonia pulchra*. L'augmentation de l'hydrodynamisme régional entre 1974 et 1975 se traduit par une considérable décroissance de l'effectif total (Tabl. VI) qui passe de 22,70 en 1974 à 6,37 en 1975. La baisse générale de l'abondance moyenne dans les stations B, C, D et surtout E n'est pas compensée par la trop modeste augmentation en A où Am passe de 10,5 en 1974 à 13,2 en 1975. Le surcroît d'agitation du milieu marin, modérément bénéfique pour cette espèce à la station A, a en contrepartie déplacé vers l'aval des particules sédimentaires moyennes et fines, expliquant la décroissance du gradient granulométrique en E (mode

sédimentaire passant de 1,850 mm à 1,282). Ces particules allochtones ont vraisemblablement enseveli du même coup les graviers de forme plus ou moins tabulaire flottant habituellement sur le substrat et que cette espèce « gravellicole de surface du sédiment » recherche comme support, ce qui, bien entendu lui a été préjudiciable.

## CONCLUSIONS

Les Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques récoltés dans le Skagerrak, en Suède occidentale, sont référables à 7 espèces seulement : *Microhedyle glandulifera* (abondant); *Hedylopsis spiculifera* (peu abondant); *Hedylopsis brambelli* (rare); *Philinoglossa helgolandica* (très abondant); *Philine* sp. (rare); *Embletonia pulchra* (abondant) et *Pseudovermis* sp. (très rare).

Ces espèces ont été capturées en totalité dans des milieux peu ou non envasés, entre la surface et - 30 mètres, profondeur au-delà de laquelle dans cette région les sédiments trop riches en vase (>15-20%) sont défavorables aux Opisthobranches mésopsammiques. Les 4 espèces dominantes *M. glandulifera*, *H. spiculifera*, *P. helgolandica* et *E. pulchra* sont gravellicoles, la première paraissant s'accommoder de substrats moins grossier que les trois autres, alors que la dernière recherche plutôt les gros graviers plus ou moins tabulaires qui « flottent » à la surface des sédiments et sur lesquels elle se tient en grand nombre. *E. pulchra* prolifère surtout en bordure de rivage, dans les petits fonds, alors que les autres espèces sont distribuées essentiellement dans des biotopes relativement plus profonds.

L'effectif de ces Opisthobranches est extrêmement sensible aux variations de l'hydrodynamisme et de la température de l'eau. Ces animaux en effet, effectuent de façon permanente à l'interface eau-sédiment, des migrations qui leur permettent de se maintenir dans des conditions optimales d'agitation et d'oxygénation du milieu sableux. Lorsque l'hydrodynamisme s'accroît, les Opisthobranches se concentrent, par migrations verticales descendantes, dans la profondeur du substrat, pour se soustraire aux lessivages excessifs qui risqueraient de les entraîner hors du biotope. Inversement, lorsque l'agitation du milieu décroît et que par conséquent le substrat s'appauvrit en oxygène dissous, les animaux migrent progressivement vers l'interface eau-sédiment (migrations verticales ascendantes) où ils se concentrent parfois en grand nombre. De telles migrations verticales à court terme se produisent à très haute fréquence en quelques heures, chaque fois que l'état de la mer change. A moyen terme, des migrations horizontales étalées sur plusieurs jours, sont observées en relation avec les variations de température de l'eau donc de l'oxygène dissous : l'élévation de la température de l'eau dans les biotopes superficiels provoque le déplacement des Opisthobranches mésopsammiques vers des milieux plus profonds donc plus frais et plus riches en oxygène.

A long terme enfin, des migrations horizontales étalées sur plusieurs mois et de forte amplitude, sont accomplies par les Opisthobranchez mésopsammiques, en relation avec des changements cycliques annuels des facteurs météorologiques et hydrodynamiques : l'augmentation de l'hydrodynamisme régional d'une année à l'autre, se traduit par un déplacement horizontal de l'ensemble du peuplement d'Opisthobranchez, ceux-ci évacuant les fonds superficiels lessivés à l'excès pour se réfugier plus bas dans des biotopes où l'hydrodynamisme est suffisamment amorti.

REMERCIEMENTS. Ce travail doit beaucoup au Professeur Bertil Swedmark qui m'a apporté jusqu'au bout, malgré sa terrible maladie, une aide matérielle efficace lors de mes trois séjours à la Station Zoologique de Kristineberg. Le Dr. Eveline Marcus a bien voulu critiquer ce manuscrit; je la remercie bien affectueusement pour ses corrections et ses suggestions. Je n'oublie pas les hommes d'équipage des navires et le personnel technique et administratif de la Station. J'exprime ma sincère gratitude aux Responsables de l'Institut Suédois qui ont bien voulu m'accorder des bourses d'étude.

## RÉFÉRENCES CITÉES

- BOADEN P.J.S., 1968. Water movement, a dominant factor in interstitial ecology. *Sarsia*, Norvège, **34**: 125-136.
- BOADEN P.J.S. & H.M. PLATT, 1971. Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community. *Thalassia jugosl.*, **7** (1): 1-12.
- BUSH L.F., 1966. Distribution of sand fauna in beaches at Miami, Florida. *Bull. mar. Sci.*, **16**: 58-75.
- GRAY J.S., 1965. The behaviour of *Protodrilus symbioticus* Giard, in temperature gradients. *J. an. Ecol.*, **34**: 455-461.
- HULINGS N.C. & J.S. GRAY, 1971. A manual for the study of Meiofauna. *Smithson. Contr. Zool.*, **78**: 1-84.
- LAMOTTE M. & F. BOURLIÈRE, 1971. Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. Paris, Masson : 294 pp.
- PERKINS E.J., 1958. Microbenthos of the shore at Whitstable, Kent. *Nature*, London, **181**: 791.
- PICARD J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines de substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, **52** (Bull. 36): 1-160.
- POIZAT C., 1975. Technique de concentration des Gastéropodes opisthobranchez mésopsammiques en vue d'études quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, **16**: 475-481.
- POIZAT C., 1978. Gastéropodes mésopsammiques de fonds sableux du golfe de Marseille : écologie et reproduction. *Thèse Doctorat d'Etat Marseille* (17 juin 1978) : 301 pp., 84 fig., 17 pl. photo.
- POIZAT C. & N. VICENTE, 1977. Données préliminaires sur l'écologie et la biologie de quelques Gastéropodes opisthobranchez du Skagerrak (Suède occidentale). *Bull. Mus. Hist. nat.*, (sér. 3), **439**, (Ecol. gén., 34) : 3-18.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu*, Suppl. **15**, Paris, Hermann : 157 pp.
- SWEDMARK B., 1959. On the biology of sexual reproduction of the interstitial fauna of marine sand. *15th int. Congr. Zool.*, Sect. IV, Paper **5**: 1-3.
- SWEDMARK B., 1964. The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.*, **39**: 1-42.
- SWEDMARK B., 1966. La Station Zoologique de Kristineberg. *Cah. Biol. mar.*, **7**: 101-106.
- SWEDMARK B., 1968 a. The biology of interstitial molluscs. *Symp. Zool. Soc. London & Malac. Soc.*, **22**: 136-150.
- SWEDMARK B., 1968 b. Deux espèces nouvelles d'Acochlidiacées (Mollusques Opisthobranchez) de la faune interstitielle marine. *Cah. Biol. mar.*, **9**: 175-186.
- SWEDMARK B., 1969. Kristineberg Zoological Station. *The Royal Swedish Academy of Sciences*, 6 pp.
- UHLIG G., H. THIEL & J.S. GRAY, 1973. The quantitative separation of meiofauna. A comparison of methods. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **25**: 173-195.

Accepté le 30 octobre 1979