

## Le sel de La Palice: réflexions sur le paralin méditerranéen <sup>(1)</sup>

Cesare F. Sacchi

Dipartimento di Genetica, Sezione Ecologia - Università di Pavia (Italia)

**RESUME** - L'essai de Guélorget et Perthuisot (1983) constitue une occasion pour des réflexions critiques sur le rôle joué par les équilibres osmotiques et ioniques, ainsi que par d'autres facteurs abiotiques, dans l'écologie et l'évolution des environnements paraliques.

**RIASSUNTO - IL SALE DEL SIGNOR DE LA PALICE: RIFLESSIONI SUGLI AMBIENTI PARALICI MEDITERRANEI** - Il recente saggio di Guélorget et Perthuisot (1983) offre l'occasione per considerazioni critiche sull'importanza degli equilibri osmotici e ionici, e d'altri fattori abiotici, nell'ecologia e nell'evoluzione degli ambienti paralici.

*La critique doit faire l'office de mouchette éteignoir non d'éteignoir.*

P. MASSON

### INTRODUCTION: LE SEL DE LA MER

Dans leur intéressant essai, Guélorget et Perthuisot (1983) revaluent plusieurs faits et proposent des interprétations originales, souvent négligés ou mal connus par les écologistes qui étudient l'environnement paralique. Ces hypothèses et ces faits sont ainsi présentés dans un cadre en partie nouveau, surtout pour un biologiste. Cette étude contient néanmoins quelques généralisations hâtives, parfois animées d'un peu de don-quichottisme contre des hypothèses de travail et des schémas précédemment proposés. Leur jugement est particulièrement sévère sur le rôle joué par la salinité marine comme facteur principal

(1) Les termes "paralin" et "paralique" sont étymologiquement corrects: dérivés de παρά et ἄλις (= sel, mer; cfr. lat. *salt*) à l'instar de l'adjectif grec classique - et néo-grec - παράλιος (= qui se trouve près la mer, littoral; η παραλία = côte maritime) ils ne pourraient tolérer une aspiration entre voyelles équivalant au "h" latin, que le grec ne possède pas. Ce sont plutôt certains néologismes rendus célèbres par le Symposium de Venise - mais qui en partie lui préexistaient - qui nous offrent une étymologie assez inquiétante.

de l'écologie lagunaire. Un moment de réflexion critique et d'explication nous paraît donc indispensable.

La concentration osmotique de l'eau, et ses variations, exercent sur les organismes une action multiforme. D'un côté, l'eau ambiante, qui vaut presque un "sang extérieur" pour tant d'animaux aquatiques, influence directement la biochimie, la biophysique, la physiologie: la littérature sur l'argument est trop vaste et connue, depuis les œuvres synthétiques, rapidement devenues classiques, de Krogh (1939); de Potts et Parry (1964); de Nicol (1967) jusqu'à une longue série de volumes plus modernes. Il a même été démontré (D'Ancona et Battaglia, 1962) que la concentration osmotique agit sur l'expressivité génétique. D'autre part, tout écologiste sait combien force osmotique et concentration ionique de l'eau agissent sur la physique et la chimie de l'environnement: le régime thermique, la densité et la viscosité de l'eau, sa couleur, sa transparence, la solubilité des gaz dans le milieu en sont intéressés (Pérès et Devèze, 1963) entraînant à leur tour des conséquences majeures pour toutes les manifestations de la vie aquatique. Or, dans la mer comme dans les milieux d'estuaire et de lagune qui gardent, ou gardèrent, avec la mer des rapports de dynamique des eaux et de trophisme, la composante fondamentale de la concentration osmotique et ionique réside précisément dans ce que l'on nomme communément "salinité". Plus un environnement s'éloigne, en hydrographie et en topographie, de la mer, plus cette "salinité" s'écarte de celle de la mer voisine (en moyennes et en amplitude des oscillations) et se soumet aux influences qualitatives et quantitatives des eaux continentales et aux phénomènes géologiques, météorologiques et climatiques du continent. Mais on ne saurait en ignorer les rapports originaires avec la mer. Nous pourrions paraphraser ce que qu'Odum (1959) écrivait à propos de l'importance du facteur thermique: "En étudiant un organisme ou un problème, considérez toujours la salinité, mais ne vous arrêtez pas là".

En étudiant la variabilité de la concentration ionique des eaux paralliques, Guélorget et Perthuisot affirment qu'on ne saurait point lui opposer par voie logique la stabilité saline de la mer, puisque cette stabilité est un mythe. C'est une affirmation qu'on ne peut refuser, puisqu'elle repose sur des faits fondamentaux de l'océanographie, physique et biologique. C'est sur la non-immuabilité de la salinité des océans et des mers que se basent tant d'aspects de la climatologie et de la biogéographie de la mer. Depuis longtemps les océanographes utilisent les diagrammes T/S, température/salinité, comme marquages naturels des grandes régions maritimes et de leurs frontières, horizontales et verticales; pour

en suivre le dynamisme; pour tracer le parcours des courants; pour encadrer des différences de trophisme et de productivité et en tirer des conclusions utiles à la navigation, à la pêche, à la mariculture (Raymont, 1965).

Certes, on n'accepte généralement les catégories écologiques que par leur valeur relative. Par rapport aux fluctuations importantes, cycliques, on non, que le chimisme du paralin montre par le jeu des marées, les débits des affluents, les régimes ombrothermiques, évaporimétriques et anémométriques, l'intervention de l'homme etc., la mer ouverte, au niveau régional, peut se considérer comme osmotiquement stable, et sa composition ionique comme invariable. Mais on n'oubliera pas que cette stabilité repose moins sur une invariabilité de sa structure chimique, que sur l'immensité de son milliard et 370 millions de kilomètres cubes, capables d'absorber sans secousse, et de neutraliser, bien des sollicitations mésologiques.

## UN PEU D'HISTOIRE

Le Symposium de Venise, bête noire - avec ses descendants et ses descendants - des fans d'une certaine synécologie moderne, a eu lieu en 1958. Organisé par la Société internationale de Limnologie, sous les auspices de l'Union internationale des Sciences biologiques, ce Colloque réunissait, sur les rivages du paralin le plus célèbre du monde, des chercheurs affirmés, venus des quatre coins du globe et nantis d'expériences personnelles diverses, auxquels on demandait une tentative de classer les eaux "saumâtres" dans un schéma valable à l'échelle de la biosphère. La synthèse finale du Symposium est reportée ici dans sa version anglaise, qui était suivie par une version italienne qui en représente la traduction littérale. Deux remarques s'imposent. D'abord, cette synthèse, connue sous le nom de "Système de Venise" veut "classer les eaux marines d'après la salinité". Les eaux, non les écosystèmes. Ensuite, la résolution finale qui condense les résultats d'une semaine de travaux souligne que "*any salinity classification can correspond only approximately with the zonation of the flora and fauna*". Le texte italien, de son côté, emploie la même construction syntaxique, sans complément d'objet direct dont la salinité serait le sujet (voir pages 244 et 247 des actes du Symposium).

Le système de Venise n'est donc pas la souche consciente de ce "dogme" "servant de voile à l'ignorance" que A. Jauzein condamne dans sa philippique passionnée, servant d'introduction à l'étude de Guélorget et Perthuisot.

Toute implication causale directe de la salinité sur la structure des biocénoses était évitée à Venise, par des écologistes trop avertis et expérimentés pour accepter une correspondance nette de faits multiformes et pour ne pas avertir le côté unilatéral de la classification proposée. Tout écologiste sait d'ailleurs combien difficile est la tâche de réunir dans un cadre schématique des milieux apparemment analogues, lorsqu'un tel cadre doit non seulement résumer les connaissances actuelles des problèmes, mais également pourvoir une perspective utile, sinon un vrai modèle, aux acquisitions scientifiques futures. Quiconque possède des milieux paralliques une expérience suffisamment étendue dans l'espace, et approfondie dans le temps, sait que ces difficultés sont multipliées par les hétérogénéités réelles des milieux et par l'insuffisance de nos connaissances hydrographiques et biologiques, surtout en Méditerranée.

Le système de Venise repose, hélas, sur l'usage désinvolte de termes prétendument classiques, qui suscitaient déjà les perplexités de quelques participants au Symposium (voir, p. ex., la critique de Hedgpeth, page 109). Ce vocabulaire aussi touffu que forcément insuffisant était par la suite complété pour les eaux sur-salées (Por, 1972) mais il ne jouit jamais d'une grande fortune auprès de tant d'Auteurs anglo-saxons. Barnes, p. ex. (1974, 1980) n'en parle même pas au niveau didactique. Un tel manque d'enthousiasme ne se justifie pas uniquement par l'affaiblissement de l'amour pour les langues classiques. Ces mots demandent eux-mêmes à être trop souvent intégrés et expliqués par des données quantitatives; mais présenter ces données, souvent difficiles à encadrer dans les catégories de Venise, c'est presque aussi bref et concis qu'utiliser les compliqués néologismes du Système. D'autre part, à Venise on insistait sur la nécessité de considérer, plus que des moyennes statiques, la dynamique des variations de salinité; cette dynamique est rarement complète; elle suffit toutefois à montrer que certains environnements, d'estuaire et de lagune, traversent dans leur cycle annuel, et parfois nycthéméral, une grande étendue du tableau final vénitien. Éminemment uninominale, et acceptée comme telle, la classification de Venise était accueillie *obtorto collo* par plusieurs de ses mêmes Auteurs. Aussi bien Petit (1962) que Mme Schachter (1969) se firent bientôt porteurs d'une caractérisation mésologique du paralin qui montrait une prudence, une envergure et un souhait de précision bien autrement concrets et importants dans la pratique. La signification même de la "salinité" parallique les préoccupait, car Schlieper (1958) et surtout Pora (1958) avaient en même temps démontré que l'eau "sau-mâtre" n'est pas une eau marine tout simplement diluée par l'eau "douce".

Les arguments de Pora revêtent une importance fondamentale. Cet éminent physiologiste roumain, en étudiant surtout les peuplements de la Mer Noire, avec ses deltas et ses limans où débouchent de grands fleuves traversant des bassins à structure lithologique et géochimique variée, avait mis en évidence le rôle que joue la composition ionique des eaux internes sur l'adaptation paralique des organismes. On sait que, même pour les cations les plus communs, et les plus importants pour la physiologie animale, les rapports diffèrent, jusqu'à se renverser, entre la mer et les fleuves. Tel est p. ex. le cas des rapports  $\text{Na}^{++}/\text{K}^{+}$ ;  $\text{Mg}^{++}/\text{Ca}^{++}$ . Calcium et potassium sont beaucoup plus utilisés que sodium et magnésium par les organismes. La longue persistance des écosystèmes maritimes en a donc appauvri l'eau. De ces constatations Pora tire son concept d'*homéorhopie* (1973: on lisait précédemment "rapie" d'après une prononciation vernaculaire roumaine du Grec; mais l'Auteur rétablit en 1973 le terme correct, de  $\beta\sigma\pi\eta$  = équilibre).

<b>FINAL RESOLUTION</b>	
<b>The Venice system for the classification of marine waters according to salinity</b>	
<b>Zone</b>	<b>Salinity (%)</b>
Hyperhaline.....	> ~ 40
Euhaline.....	~ 40 - ~ 30
Mixohaline.....	(~ 40) ~ 30 - ~ 0,5
Mixoeuhaline.....	> ~ 30 but < adjacent euhaline sea
(Mixo-)polyhaline.....	~ 30 - ~ 18
(Mixo-)mesohaline.....	~ 18 - ~ 5
(Mixo-)oligohaline.....	~ 5 - ~ 0,5
Limnetic (freshwater).....	< ~ 0,5
<hr/>	
(Mixo-)mesohaline.....	~ 18 - ~ 10
$\alpha$ -mesohaline.....	~ 10 - ~ 5
$\beta$ -mesohaline.....	~ 5 - ~ 3
(Mixo-)oligohaline.....	~ 3 - ~ 0,5

Lorsque l'on titre une eau paralique, dans sa teneur en Chlore, la comparant à l'eau marine "normale" de Cophenhague (on n'a pas encore adopté une "eau normale" pour la Méditerranée, malgré les souhaits répétés de la CIESM) on ne peut donc appliquer avec désinvolture aux résultats la formule bien connue (Harvey, 1957):

$$S\%_{00} = 0,30 + 1,805 \text{ Cl } \%_{00}$$

C'est là une des raisons - longuement débattues il y a une vingtaine d'années par les chimistes de la mer - qui conduit à remplacer les indications de chlorinité (teneur d'une eau en chlore par kilogramme) par celle de chlorosité (teneur par litre)<sup>(2)</sup>. Ce remplacement serait de rigueur pour des eaux "saumâtres" (Genovese et Magazzù, 1969). La conséquence de ces débats a été, en tout cas, le conseil de préférer, pour des eaux non franchement marines, l'indication directe de la teneur en chlore à celle d'une salinité calculée par voie douteuse. Suivant ces opinions, dans nos ouvrages nous avons toujours souligné la faible signification des données de "salinité totale" en milieu lagunaire. Nous n'avons d'ailleurs indiqué, bien souvent, qu'entre parenthèses, à côté des chlorinités titrées, les valeurs de salinité qui leur correspondraient s'il s'agissait effectivement d'eau de mer diluée par  $H_2O$ , ou concentrée (Merola et Sacchi, 1961; Merola, Sacchi et Troncone Rigillo, 1965; Sacchi et Renzoni, 1962; Carrada, Sacchi et Troncone-Rigillo, 1965...). Cette salinité hypothétique ne peut servir qu'à des comparaisons qualitatives, ou à la construction de diagrammes didactiques. On ne saurait lui attribuer une valeur précise sur le plan éco-physiologique.

Une tentative de pallier à l'uninominalité des classifications salines a été proposée par Aguesse (1957) à peu près en même temps que le Symposium de Venise. Aguesse exhibe un vocabulaire encore plus désagréable, parce qu'il est créé par des contaminations entre Grec classique et Français moderne. Il a cependant le mérite - trop souvent méconnu - de baser ses catégories sur l'étude de milieux écologiquement et géographiquement circonscrits et assez bien étudiés. Son système vaut avant tout pour la Camargue, ce qui lui confère une utilité pratique immédiate.

(2) La chlorosité est le produit de la chlorinité (teneur en chlore par kilogramme d'eau) par la densité de l'eau, mesurée par convention à 20° C. L'unité de mesure est donc ici le litre, au lieu du kilogramme ( $Cl/l_{20}$ ).

La classification d'Aguesse n'insiste pas sur des moyennes de salinité ou sur des intervalles de variations pré-établis. Il envisage par contre les oscillations réelles des lagunes et des estuaires camarguais, au cours des saisons et des journées. Quelle que soit la salinité "moyenne" - pour laquelle quatre classes sont reconnues, allant de l'"oligosaumâtre" au "salé" - on distinguera des eaux oligo-mésos- ou polypoikilohalines, si les amplitudes de leurs variations sont, respectivement, modestes, assez, ou très importantes. Des indications supplémentaires, exprimées par des + ou des — permettent de comprendre que ce sont les maximums, ou au contraire les minimums, qui s'écartent davantage des moyennes.

Aguesse introduit cependant une autre classe (eaux "subpoikilohalines") pour des milieux que le contrôle exercé par les responsables administratifs sur l'hydraulique locale soumet à des variations, imprévisibles d'après l'équilibre naturel des eaux de Camargue.

Le système ainsi proposé est à double entrée, ou binominal. Toute réserve faite quant au remplacement des valeurs de salinité par les données relatives à la teneur en chlore (voir ci-dessus) on a certainement affaire à une classification plus dynamique que tant d'autres. Elle n'échappe toutefois qu'en partie aux objections suscitées par le système de Venise. L'usage de sa nomenclature demeure compliqué et difficile, et laisse regretter l'emploi d'indications quantitatives réelles, souvent moins lourd et bien autrement précis.

Certains Auteurs pensent aujourd'hui pouvoir établir une synonymie entre hydrodynamisme et vivification lagunaire. Le concept de *vivification marine* a été surtout illustré par les longues et détaillées recherches de l'école de Padoue-Venise (D'Ancona, Faganelli, Ranzoli et Marchesoni, 1954). Il est vrai que Faganelli, qui étudiait surtout les aspects abiotiques de la lagune de Venise, souligne l'importance des mouvements de l'eau de la lagune à la mer et vice-versa. Ce point de vue sera repris et développé plus tard par Vatova (1960) et, récemment, par les chercheurs qui publient leurs résultats sur l'*Archivio d'Oceanografia e Limnologia*, édité à Venise par le CNR italien. La perspective de D'Ancona et colls a pourtant plus d'envergure et est plus exhaustive. A côté des échanges chimiques et physiques entre paralin et mer, ces Auteurs envisagent les échanges trophiques et productifs et l'influence biologique de la mer dans le peuplement, transitoire ou définitif, des écosystèmes lagunaires; de cette influence ils soulignent surtout la valeur constructive.

Certes, il s'agit là d'une valeur inégale qui, pour certains équilibres paraliques,

peut même revêtir une importance négative. La petite lagune napolitaine dite "lago di Patria" avait atteint, en 1956, dans ses biocénoses le stade appelé par Petit (1962, cité) "climax préléthal". C'est un niveau d'équilibre, correspondant à des chlorinités de 3-4%, avec de faibles oscillations autour de ces moyennes qui, d'après les classiques (voir p. ex. Potts et Parry, 1964, cités) comme d'après nos observations, se traduit dans un nombre minimal d'espèces présentes. Celles-ci sont en partie thalassogènes, en partie d'origine dulcicole; un très faible stock, considéré comme typiquement "saumâtre" les accompagne. Ce peu d'espèces était généralement représenté par un grand nombre d'individus, au lac de Patria comme ailleurs: ce n'est là une corrélation ni exceptionnelle, ni nouvelle. L'équilibre "préléthal", entretenu par le fonctionnement sporadique du grau long, tortueux et longtemps ensablé, serait l'étape ultime avant la transformation de la lagune en étang doux.

La réouverture artificielle et l'entretien régulier du grau ont rudement secoué cet équilibre de retraités (Sacchi, 1958, 1961-a et -c). L'on a alors assisté à la rentrée soudaine et massive d'espèces venant de la mer, tels le Bryozoaire *Conopeum securati* (Canu) et plusieurs poissons et Crustacés. Réapparaissait en même temps un stock de Lamellibranches euryèces, dominé par *Cardium glaucum* (Brug.) sur fond incohérent et *Mytilus galloprovincialis* Lam. sur substrat dur, dont la présence sur place à un stade évolutif du peuplement antérieur au "préléthal" était documentée par un grand nombre de subfossiles, jonchant la thanatocénose de la lagune et de ses environs drainés et asséchés. Cette remarinisation, qui voyait la régression contemporaine de l'élément dulcicole, et son cantonnement aux débouchés des affluents dans la lagune, correspondait à (attention! je n'écris pas qu'elle "était provoquée par"!) une augmentation de la chlorinité de 4-5%. L'environnement physique n'était pas fortement modifié. L'influence thermique de la mer et les variations tidales de niveau s'estompaient déjà à mi-chemin dans le grau; l'étang continuait à verser en mer les eaux de ses affluents par un débit supérieur au volume d'eau qu'il recevait par les faibles, mais non insensibles, marées de la Tyrrhénienne méridionale (Merola, Sacchi et Troncone-Rigillo, 1965, cités).

#### IDÉES FAUSSES, FAUSSES CITATIONS

Guélorget et Perthuisot m'honorent d'une citation qui est curieusement déplacée. Ils ajoutent en effet mon nom à la liste de proscription des Auteurs qui,

d'après eux, n'auraient vu que dans la salinité le *deus ex machina* des écosystèmes paraliques, ne basant que sur ce paramètre leurs classifications des milieux lagunaires. Or, cette mise à l'index est liée, de toute évidence, à une méconnaissance radicale de mes idées et de mes travaux. Nos points de vue sont d'ailleurs résumés (à côté des points de vue présentés par d'autres Auteurs) dans le texte d'écologie animale (Sacchi et Testard, 1971 et 1980) que nous avons préparé lorsque j'enseignais à l'Ecole normale supérieure de Paris, et que je discutais si souvent, au "pot" (la cantine) de l'Ecole avec nos collègues et amis géologues, dont Perthuisot. Ce sont des idées et des données auxquelles je n'ai eu aucune raison de renoncer par la suite (Sacchi, 1973 et 1979).

Quant au travail directement mis en cause (Sacchi, 1967) qui fut également présenté à l'E.n.s. lors d'un Colloque sur la productivité biologique, l'occasion même de cette rencontre excluait qu'un seul facteur chimique, et non de ceux que l'on considère normalement comme indices précis de la production biologique, y soit envisagé. La chlorinité, en effet, n'est utilisée, dans ma contribution, que comme un indicateur général des rapports, cycliques ou non, entre lagune et mer, et vue dans les influences qu'elle exerce sur le chimisme lagunaire. C'est surtout à l'oxygène qu'est consacré ce travail. C'est un facteur qui paraît revêtir un rôle écologique réduit à Guélorget et Perthuisot "hormis dans les milieux extrêmes ... ou dans les milieux atteints par des crises dystrophiques estivales" (diantrel!). Ils semblent négliger les faibles concentrations nocturnes de l'oxygène dissous dans l'eau, même en pleine saison productive, si le milieu est calme, confiné et riche en biomasse (Merola et Sacchi, 1961: Sacchi, 1961-b; Carrada, Sacchi et Troncone-Rigillo, 1965: Carrada et Sacchi, 1965; Torelli et Cerizza, 1981...). Ils paraissent également sous-évaluer l'importance de la zonation verticale, qui peut conduire à l'établissement d'une chémocline (avec stagnation d'une eau saturée en  $H_2S$ , donc complètement anaérobique) non seulement dans une lagune assez profonde comme au Faro de Messine (Genovese, 1963) mais également dans une série d'étangs littoraux laminaires (Carrada et Troncone-Rigillo, 1964).

J'estime au contraire que la teneur des eaux en oxygène, et ses variations, peuvent constituer dans le paralin, comme dans tout autre environnement aquatique, l'indice le plus objectif et direct du trophisme de la biomasse présente, et par conséquent fournir une information sans égal pour la pêche et l'aquiculture. L'oxygène est un paramètre, non seulement complexe, comme l'acceptent Guélorget et Perthuisot, mais complet, du métabolisme de l'écosystème, quelles qu'en

soient les composantes abiotiques et biotiques. Quant à ma prétendue appartenance au parti des halophiles, mes travaux montrent largement que je ne me suis jamais occupé de classer le paralin, ni suivant le système de Venise, ni autrement. Je préfère des recherches analytiques et concrètes aux grandes synthèses aléatoires, trop souvent basées sur la généreuse tentative d'unifier des phénomènes hétéroclyles.

Une lutte vigoureusement menée contre une "idée fausse" ne saurait profiter de fausses citations.

#### FAITS DIVERS

L'importante observation de Guélorget et Perthuisot sur l'appréciation pratique de l'euryhalinité nous paraît particulièrement à propos. Ces Auteurs remarquent que, pour les mêmes espèces, l'on rencontre dans la littérature toute une série d'évaluations différentes. C'est une constatation objective, mais elle ne pourrait nous amener à douter du concept même d'euryhalinité (euryosmoticité, euryionicité). Au contraire, ce serait plutôt surprenant de remarquer que tous les Auteurs, de tous les pays, ayant travaillé dans des biotopes, des saisons et des régions différents aboutissent au même résultat. On sait aujourd'hui que la vieille notion statique de valence écologique n'est plus acceptable.

L'attente naïve d'un comportement uniforme dans tous les individus, toutes les populations, tous les états physiologiques d'une même espèce, est depuis longtemps périmée. Cette prétention a cédé la place à la constatation, objective et expérimentale, que l'espèce, même sur le plan physiologique, doit être conçue comme la résultante des différents groupes et races écologiques qui la constituent. De telles différences peuvent être particulièrement importantes chez les espèces les plus euryèces et eurytopes, qu'elles soient le résultat d'une véritable sélection génétique ou le produit d'adaptations phénotypiques individuelles au milieu (Sacchi et Testard, 1971 et 1980 cités, chapitre XVI). Il en est par exemple ainsi pour ce qu'on appelait autrefois *Ruppia maritima* L. Cette "espèce" est en réalité formée par une série d'espèces, qui diffèrent entre elles par des caractères morphologiques, caryologiques, écologiques (Marchionni Ortù, 1982). En outre, les espèces passent, au cours de leur vie, par des seuils différents de sensibilité et d'adaptabilité au milieu (Kinne, 1966) qui peuvent être particulièrement importants pour des organismes aquatiques. On s'attend généralement

à ce que le degré maximal de la valence écologique individuelle soit atteint chez l'adulte en phase non-reproductive (avant ou peu après la reproduction), mais des recherches récentes (Lyster, 1965) ont montré que, p. ex., pour des Polychètes pouvant atteindre le paralin, ce sont les jeunes (non les larves) qui constituent la phase la plus euryhaline.

Encore, on sait que, le capital énergétique dont un individu et une espèce disposent étant forcément limité, l'organisme peut réagir différemment à un facteur du milieu selon le niveau d'optimalité des autres. Les données dans ce domaine, portant surtout sur l'adaptation thermique, osmotique et respiratoire, sont particulièrement copieuses pour les Crustacés (Lockwood, 1968; Waterman, 1960) et pour les larves d'Insectes (Wigglesworth, 1965) mais quelques données intéressent également d'autres groupes animaux capables de peupler l'environnement paralique (Kinne, 1956; Macan, 1963...). La loi du minimum, ou loi de tolérance écologique, trouve dans ces comportements un démonstration dynamique convaincante. Un organisme euryhalin pourra s'adapter à une gamme plus vaste de variations osmotiques du milieu si la température ambiante et l'oxygène dissous atteignent des niveaux qui lui demandent une dépense énergétique modérée, les conditions trophiques jouent à leur tour un rôle majeur.

Toutefois, si un essai de généralisation a son point de départ dans une préparation approfondie et dans une longue série d'observations attentives, et qu'il se développe à travers une expérience critique objective, il peut aboutir à des résultats valables. Tel est le cas de l'échelle d'euryhalinité des Mollusques établie par Mars (1950) qui garde une remarquable validité pour le monde méditerranéen. Cependant, nul n'échappe aux dangers de conclusions tirées de ses propres recherches et de ses points de vue: pas même Guélorget et Perthuisot, car l'expérience et les perspectives de chacun sont forcément confinées. Ils considèrent p. ex. *Pirenella conica* (Blainville) comme une espèce euryhaline - c'est à dire vivant dans des eaux à teneur en chlore variable - mais, en Sardaigne, nous ne l'avons trouvée qu'en eau toujours sursalée.

L'environnement paralique ne peut certainement pas être considéré comme un écotone, surtout si l'on accepte la définition d'écotone qui me semble la plus complète et la plus claire (Allee et alii, 1949). Un tel concept pourrait plutôt s'appliquer aux "lisières" qu'étudie Mme Chassany de Casabianca (1982). Toutefois, le paralin n'est pas lié de rapports hydrodynamiques, climatiques et trophiques qu'à la mer. Si la majorité de ses composantes floristiques et faunistiques

sont d'origine marine, plus ou moins lointaine, les éléments venus du continent, préférant une eau relativement salée, n'y font pas défaut. C'est p. ex. le cas des crapauds (Gordon, 1962) et de plusieurs ordres d'Insects (Wigglesworth, 1965 cité). Sous un aspect évolutif, il serait difficile de nier aux environnements parallèques un rôle de transition de la mer aux eaux douces continentales, même à l'échelle temporelle de l'*Homo sapiens*. On retrouve ce rôle dans les adaptations d'espèces thalassogènes à d'anciens fjords scandinaves isolés actuellement de la mer (Croghan et Lockwood, 1968) ou à des limans de la Mer Noire transformés en lacs d'eau douce (Skolka, 1967: même une *Melobesia*!).

L'originalité biologique du paralin est généralement admise (Sacchi, 1973) bien que D'Ancona et Battaglia (1962) remarquent opportunément qu'elle se manifeste surtout à un niveau sous-spécifique. Toutefois, bon nombre de recherches modernes ont montré que des espèces que l'on a pris l'habitude de considérer comme caractéristiques de cet environnement sont, en réalité, des espèces marines littorales - chez nous, ou dans leur région d'origine - douées d'une remarquable valence écologique, ou bien qu'elles passent au moins un stade de leur vie en mer, près de la côte, d'où elles peuvent coloniser ou recoloniser rapidement des estuaires et des lagunes récemment rouverts (voir Ruffo, 1982, et la série de guides-atlas de la faune littorale et lagunaires que nous avons récemment publiée: Sacchi, 1983. Voir surtout les contributions de Relini, 1980; Bianchi, 1981; Morri, 1981; Occhipinti Ambrogi, 1981).

Plusieurs espèces, limitées en Méditerranée au paralin, arrivent de mers lointaines, ou tolèrent, pour s'installer dans nos lagunes, un long voyage par mer. Tel est par exemple le cas d'*Ammothea hilgendorfi* (Böhm) (Pantopodes); (Krapp et Sconfietti, 1983); d'*Elasmopus pectenircus* (Bate) (Amphipodes) (Sconfietti, 1983); de l'espèce nouvelle de Bryozoaires *Tricellaria inopinata* (D'Hondt et Occhipinti, 1985) et de tant d'autres espèces, introduites de nos jours dans la lagune de Venise ou en d'autres lagunes (Boudouresque et alii, 1985). Ce processus n'est d'ailleurs pas près de s'arrêter (Cesari et Pellizzato, 1985).

Le paralin, comme tout autre environnement difficile, par exemple comme les milieux de marée (Sacchi, 1964-b et 1969) n'est peuplé que par un nombre limité d'espèces autochtones. Il peut ainsi revêtir un caractère conservateur, par une réduction de la compétition interspécifique; mais les solutions écologiques que ces indigènes offrent à la sélection environnante sont forcément limitées. Il est par conséquent possible qu'un pertuis s'ouvre à des animaux et des plantes venant d'outre-mer, sélectionnés en d'autres régions pour des milieux ana-

logues, ou doués d'une valence écologique plus élevée (Sacchi et alii, 1983 et 1985). Et tant pis pour la stabilité du paralin. Aucune biocénose n'est stable dans la biosphère, à l'exception - assez souvent - des biocénoses fossiles.

La littérature internationale est riche en données expérimentales, constatations et hypothèses sur le problème du gigantisme et du nanisme. Doutes et suggestions de Guélorget et Perthuisot sur cet argument rejoignent et répètent ce que nous avions écrit pour l'environnement lagunaire et pour d'autres milieux écologiquement confinés (Sacchi et Testard, 1971 et 1980, cités: chapitres VI, XVII et XIX). Une observation faite par Guélorget et Perthuisot mérite un attention particulière. Ils ont remarqué, en Grèce, une "association" paralique (le mot "association" signifie ici coexistence, présence simultanée) d'un oursin et d'une couleuvre. La présence des *Natrix* en eau peu salée n'est pas rare (voir p. ex. Sacchi, 1964-a). On connaît par contre la faible capacité de régulation osmotique et ionique chez les Echinodermes (Binyon, 1966). Cette exception confirme-t-elle la règle, selon la sagesse populaire, ou bien l'infirme-t-elle, comme prétendait Sherlock Holmes? De toute façon, pour résoudre le problème, un prélèvement unique, et en hiver, ne suffit évidemment pas. Il faudra mesurer le rythme saisonnier et nycthéméral des facteurs environnants, et vérifier la composition ionique de cette eau. Si, par exemple, le taux en calcium en est élevé, ce cas pourrait rentrer dans la "fonction vicariante" qu'une eau continentale "dure" exerce vis-à-vis de l'eau "saumâtre". On sait que les  $Ca^{++}$ , réduisant la perméabilité cellulaire, permettent aux tissus animaux d'épargner les ions minéraux nécessaires à leur survie. C'est précisément en eau dure que se réalise l'adaptation "dulcicole" de certains Crustacés paraliques (Patanè, 1961; Kerambrun, 1965; Sacchi et Girod, 1969; voir résumé de la question en S et Testard, 1971 et 1980, chapitre VII).

On peut enfin douter que la troupe des Auteurs s'étant consacrés à étudier tant des eaux dessalées que des sursalées, soit aussi réduite que Guélorget et Perthuisot l'affirment. J'en fais en tout cas partie, et je ne partage l'enthousiaste déclaration de ces Auteurs sur les zones "identiques" en milieu dessalé et sursalé, que si cette identité devient, très prudemment, une "analogie" ou un "parallélisme" (Sacchi et Sconfietti, 1986).

#### CONCLUSION: LE SEL DE LA PALICE

Ces réflexions critiques nous conduisent bien au delà de l'essai de Guélorget et Perthuisot. Etudier un environnement complexe et mouvant peut constituer

une épreuve longue, difficile, parfois décevante, où rares sont les conclusions universelles et triomphales. Reconnaître les difficultés n'a toutefois jamais signifié abandonner les discussions et les analyses critiques; cela ne signifie pas non plus désespérer des issues. Mais de telles constatations n'autorisent aucunement des suggestions qui réapparaissent cycliquement parmi les chercheurs: la suggestion, par exemple, que les organismes, étant des indicateurs de l'environnement plus sensibles que tant de techniques d'analyses abiotiques, puissent être étudiés seuls, sans égard, ou presque, à l'environnement physique et chimique. Cela signifierait quand même "faire de l'écologie".

Un tel point de vue ne saurait faire honneur, ni au bon sens, ni à la modestie, ni à l'enthousiasme, ni à la fantaisie interprétative du chercheur. Il ne soulignerait pas non plus une remarquable aptitude à la recherche interdisciplinaire.

Les organismes qui peuplent un environnement, lorsqu'on peut démontrer que leur présence n'y est pas fortuite, sont évidemment adaptés à leur cadre mésologique. Ils peuvent, par conséquent, en évoquer les traits, au moins momentanés, par leur même présence. C'est là un axiome dont l'énonciation ferait la paire avec les couplets fameux qui célébrèrent, peu avant sa mort courageuse, l'existence en vie du glorieux maréchal disparu sous les drapeaux de François I (heureuse époque, que cette Renaissance; aujourd'hui, pour l'une constatation, et pour l'autre, il faudrait bien plus qu'une chanson: au moins quelques kilos de papier timbré, visas consulaires, déclarations assermentées etc.). Toutefois, si une étude est limitée à des inventaires d'organismes, si soignés, quantitatifs et nombreux soient-ils (mais l'holocénose demeure un mythe) elle peut aboutir à de bons résultats faunistiques et floristiques, voire bionomiques, non à une synthèse écologique causale. Les techniques informatiques les plus fines et honnêtes ne vaudraient pas cher, si l'ordinateur était nourri non de faits, mais d'apriorismes et de préconçus. Le modèle doit suivre, non précéder la reconnaissance des phénomènes; l'on risque autrement de vanifier la troisième phase de toute recherche expérimentale, la vérification des hypothèses de travail, par l'adoption d'une conclusion préfabriquée<sup>(3)</sup>.

(3) La tentation devient malheureusement forte d'utiliser l'ordinateur, complice involontaire, pour se tailler des résultats prêts-à-porter. Ce sérieux danger pour la science est déjà évident aux Etats-Unis, patrie de l'informatique. Budiansky (1985) a écrit récemment: "Une autre déception commune réside dans la manipulation scientifique des données... Des tests statistiques non appropriés ont été souvent utilisés pour exagérer l'importance des données présentées. Dans certains cas, les Auteurs paraissent avoir essayé plusieurs tests statistiques, et n'avoir reporté que ceux qui donnent les meilleurs résultats".

---

Tout le monde sait que l'environnement dit "physique" est façonné, transformé, filtré par l'activité biologique. Ce sont là une vérité fondamentale et la raison d'être même de l'écologie, qui est l'étude des actions et des réactions attachant la vie au monde qui l'entoure dans une réalité dynamique complexe et inséparable. Pour reconnaître toutefois les organismes comme indicateurs d'un milieu, il faut évidemment connaître celui-ci: constatation à son tour lapalissienne, qui nous ramène directement à l'intuition géniale, claire et précise du fondateur de la synécologie, Karl Moebius (1877).

Il y a de nos jours - il y en a toujours eu - des chercheurs qui aiment à confondre précision avec subtilité. On pourrait craindre qu'ils confondent également superficialité - ou parti pris - avec génialité. Il faut cependant veiller à ce qu'ils ne constituent pas une légion.

Le besoin de connaissances mésologiques est inévitable dans la théorie écologique, non moins que dans la pratique. Tout essai d'écologie expérimentale, de base ou appliquée aux nécessités de l'homme, ne saurait l'ignorer sans se vouer à l'échec.

## BIBLIOGRAPHIE

*N.B.* La littérature concernant les arguments de cet article est très riche. Les ouvrages, directement cités dans le texte, de la liste ci-dessous sont généralement accompagnés d'une bibliographie importante et spécifique.

- AGUESSE, P. 1957. La classification des eaux poikilohalines, sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. *Vie et Milieu*, 8: 341-365.
- ALLEE, W.C.; EMERSON, A.E.; PARK, O.; PARK, Th. & K.P. SCHMIDT, 1949. Principles of animal Ecology. Saunders Co, Philadelphia & London.
- BARNES, R.S.K. 1974. Estuarine Biology. Arnold, London.
- BARNES, R.S.K. 1980. Coastal lagoons. C.U.P., Cambridge.
- BIANCHI, C.N. 1981. Policheti Serpuloidei. CNR, AQ/1/96.
- BINYON, J. 1966. Salinity tolerance and ionic regulation. In BOOLOTIAN, R.A.: Physiology of Echinodermata. Wiley & Sons, New York.
- BOUDOURESQUE, Ch. F.; BELSHER, Th., DAVIN, P., LAURET, M., RIOUALI, R. et M. PELLEGRINI, 1985. Données préliminaires sur les peuplements à *Sargassum muticum* (Phaeophyceae) de l'étang de Thau. *Rapp. CIESM*, 29 (4): 57-60.
- BUDIANSKY, S. 1985. Research fraud. New Ways of shading truth. *Nature*, 315: 447.
- CARRADA, G.C. et C.F. SACCHI, 1965. Rythmes annuels et nyctéméraux des facteurs environnents dans trois stations saumâtres à Bryozoaires. *Rapp. CIESM*, 18 (3): 697-700.
- CARRADA, G.C.; SACCHI, C.F. et M. TRONCONE-RIGILLO, 1965. Ricerche sulla valenza ecologica di alcuni Bizioi salmastri. Significato delle variazioni ritmiche dei fattori ambientali. *Boll. Pesca, Pescic. Idrobiol.*, 61: 153-208.
- CARRADA, G.C. et M. TRONCONE-RIGILLO, 1974. Presence of "red water" and environmental conditions in some meromictic brackish-water lagoons of the Pontine Region. *Rapp. CIESM*, 22 (5): 33-35.
- CESARI, P. et M. PELLIZZATO, 1985. Molluschi pervenuti in laguna di Venezia per apporti volontari o casuali. *Boll. malac.*, Milano, 21: 10-12.
- CHASSANY DE CASABLANCA, M.L. 1982. Lisières saumâtres et leurs indicateurs de fonctionnement et d'évolution. *Bull. Ecol.*, 13: 165-188.
- CROGHAN, P.C. et A.P.M. LOCKWOOD, 1968. Ionic regulation of the Baltic and freshwater races of *Mesidotea (Saduria) entomon*. *J. exp. Biol.*, 48: 141-158.
- D'ANCONA, U. et B. BATTAGLIA, 1962. Le lagune salmastre dell'Alto Adriatico, ambiente di popolamento e di selezione. *Pubbl. Staz. zool.*, Napoli, 32 suppl.: 315-335.
- D'ANCONA, U.; FAGANELLI, A.; RANZOLI, F. et V. MARCHESONI, 1954. Il trofismo della laguna veneta e la vivificazione marina. *Arch. Ocean. Limnol.*, 9: 9-295.
- D'HOND'T, J.L. et A. OCCHIPINTI, 1985. *Tricellaria inopinata*, un nouveau Bryozoaire Chéiostome de la faune méditerranéenne. *Marine Ecology*, 6: 35-46.
- GENOVESE, S. 1963. The distribution of the H<sub>2</sub>S in the lake of Faro (Messina) with particular regard to the presence of "Red Water". In: Symposium on marine Microbiology, Chap. 20: 134-204.

- GENOVESE, S. et G. MAGAZZÙ, 1969. Manuale d'analisi per le acque salmastre. Edit. Universitaria, Messina.
- GORDON, M.S. 1962. Physiological ecology of osmotic regulation among littoral Vertebrates. *Pubbl. Staz. zool.*, Napoli, 32 suppl.: 294-300.
- GUÉLORGET, O. et J.P. PERTHUISOT, 1983. Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques, et économiques du confinement. *Trav. Labor. Géol. Ecole norm. sup.*, Paris, 16: 1-135.
- HARVEY, H.W. 1957. The chemistry and fertility of sea waters. C.U.P., London.
- KINNE, O. 1956. Ueber Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologisch-biologische Bedeutung. *Biol. Zentralbl.*, 75: 314-327.
- KINNE, O. (Editor). 1966. Marine Ecology, I-Environmental factors. Wiley & Sons, New York and London.
- KERAMBRUN, P. 1965. Contribution à l'étude écologique et génétique de quelques populations de *Sphaeroma hookeri*. *Rapp. CIESM*, 18: 705-708.
- KRAPP, F. et R. SCONFIELTI, 1983. *Ammothea hilgendorfi*, an adventitious Pycnogonid new for the Mediterranean sea. *Marine Ecology*, 4: 123-132.
- KROGH, A. 1939. Osmotic regulation in aquatic animals. Dover Public. Inc. New York (éd. 1965).
- LYSTER, I.H.J. 1965. The salinity tolerance of Polychaete larvae. *J. an. Ecol.*, 34: 517-527.
- LOCKWOOD, A.P.M. 1968. Aspects of the Physiology of Crustacea. Oliver and Boyd. London.
- MACAN, T.T. (Editor) 1963. Freshwater Ecology. Longmans, London.
- MARCHIONI ORTU, A. 1982. Indagine tassonomica ed ecologica in *Ruppia drepanensis* Tineo (Ruppiaceae). *Atti Soc. tosc. Sc. nat.* (B) 89: 153-163.
- MARS, P. 1950. Euryhalinité de quelques Mollusques méditerranéens. *Vie et Milieu*, 1: 441-448.
- MEROLA, A. et C.F. SACCHI, 1961. Ritmi nittemerali di fattori ambientali in microambienti acquatici salmastri e loro significato biologico. *Delpinoa* (2) 2: 97-164.
- MEROLA, A.; SACCHI, C.F. et M. TRONCONE-RIGILLO, 1965. Gli ambienti studiati ed i fattori ecologici. In "Ricerche ecologiche sul lago litoraneo di Patria". *Delpinoa*, 5 suppl.: 9-240.
- MOEBIUS, K. 1877. Die Auster und die Austernwirtschaft. Hempel & Parey, Berlin.
- MORRI, C. 1981. Idrozoï lagunari. CNR, AQ/1/94.
- NICOL, C.J.A. 1967. The Biology of marine Animals, II éd. Pitman & Sons, London.
- OCCHIPINTI AMBROGI, A. 1981. Briozi lagunari. CNR, AQ/1/126.
- ODUM, E.P. 1959. Fundamentals of Ecology. Saunders et Co, London et Philadelphia.
- PATANÈ, L. 1961. Su uno Sferomide dulcacquicolo di Sicilia. *Boll. Acc. Gioenia Sc. nat.*, Catania, (4) 6: 131-136.
- PÉRÈS, J.M. et L. DEVÈZE, 1963. Océanographie biologique et biologie marine. Vol. 2: La vie pélagique. P.U.F., Paris.
- PETIT, G. 1962. Quelques considérations sur la biologie des eaux saumâtres méditerranéennes. *Pubbl. Staz. zool.*, Napoli, 32 suppl.: 205-218.
- POR, F.D. 1972. Hydrobiological notes on the high-salinity waters of the Sinai peninsula. *Marine Biology*, 14: 111-119.
- PORA, A.E. 1958. Considérations sur l'équilibre ionique chez les animaux. L'homéorapie. *J. Physiol.*, Paris, 50: 464-465.

- PORA, A.E. 1973. Le facteur rhopique en biologie marine. *Archo. Ocean. Limnol.*, 18 suppl.: 63-93.
- POTTS, W.T.W. et G. PARRY, 1964. Osmotic and ionic regulation in Animals. Pergamon Press, London.
- RAYMONT, J.E. 1965. Plancton and productivity in the Oceans. Pergamon Press, London.
- RELINI, G. 1980. Cirripedi Toracici. CNR, AQ/1/91.
- RUFFO S. (Editor), 1982. The Amphipoda of the Mediterranean. Part I. Gammaridea (Acanthonoto-zomatidae to Gammaridae). *Mém. Inst. océan.*, Monaco, 13: I-XIII, 1-364.
- SACCHI, C.F. 1958. Notizie ecologiche sul lago litoraneo di Patria (Napoli-Caserta). *Proc. 15 int. Congr. Zool.*, London: 252-253.
- SACCHI, C.F. 1961-a. L'évolution récente du milieu dans l'étang saumâtre dit "Lago di Patria" étudiée par sa macrofaune invertébrée. *Vie et Milieu*, 12: 35-64.
- SACCHI, C.F. 1961-b. Ritmi nittemerali di fattori ambientali e frequenza dello zoobenthos mobile in un microambiente salmastro. *Boll. di Zool.*, 28: 13-30.
- SACCHI, C.F. 1961-c. Vivificazione marina e malacofauna nel lago salmastro litoraneo di Patria. *Ann. Mus. Ist. zool. Univ.*, Napoli, 13 (6): 1-37.
- SACCHI, C.F. 1964-a. Zoobenthos e necton. In "Ricerche ecologiche sul lago litoraneo di Patria". *Delpinoa*, 5 suppl.; 1-140.
- SACCHI, C.F. 1964-b. Problemi d'ecologia e d'evoluzione negli ambienti di marea. *Boll. di Zool.*, 31: 147-238.
- SACCHI, C.F. 1967. Rythmes des facteurs chimico-physiques du milieu saumâtre et leur emploi comme indice de production. In: Problèmes de productivité biologique, Masson, Paris: 131-152.
- SACCHI, C.F. 1970. Considérations écologiques sur les milieux de marée: aspects généraux et problèmes méditerranéens. *Pubbl. Staz. zool.*, Napoli, 37 suppl. : 73-123.
- SACCHI, C.F. 1973. Les milieux saumâtres méditerranéens: dangers et problèmes de productivité et d'aménagement. *Archo. Ocean. Limnol.*, 18 suppl.: 23-58.
- SACCHI, C.F. 1979. The coastal lagoons of Italy. In: Ecological processes in coastal environments. Blackwell, London: 593-601.
- SACCHI, C.F. 1983. Une série de guides-atlas sur la faune littorale et lagunaire italienne. *Rapp. CIESM*, 28 (6): 221-224.
- SACCHI, C.F.; BIANCHI, C.N.; MORRI, C.; OCCHIPINTI, A. et R. SCONFIELTI. 1985. Biogéographie des lagunes côtières nord-adriatiques. *Rapp. CIESM*, 29 (4): 163-166.
- SACCHI, C.F.; CARRADA, G.C. et M. TRONCONE. 1969. Variation diurne de la teneur en phosphates en milieu saumâtre. *Rapp. CIESM*, 19: 847-848.
- SACCHI, C.F. et A. GIROD, 1969. I Molluschi di alcune stazioni "dolci" presso Terracina: ricerche ecologiche e faunistiche. *Boll. Pesca, Piscic. Idrob.*, 23: 5-32.
- SACCHI, C.F.; MORRI, C.; OCCHIPINTI, A. et R. SCONFIELTI, 1983. Nouveaux éléments pour la zoogéographie lagunaire de la Haute Adriatique. *Rapp. CIESM*, 28 (6): 225-228.
- SACCHI, C.F. et A. RENZONI, 1962. L'écologie de *Mytilus galloprovincialis* (Lam.) dans l'étang littoral du Fusaro et les rythmes saisonniers et nyctéméraux des facteurs environnants. *Pubbl. Staz. zool.*, Napoli, 32 suppl.: 255-293.
- SACCHI, C.F. et R. SCONFIELTI, 1986. Les milieux hyperhalins sardes. I-Crustacés Malacostracés des étangs de Porto Botte et Porto Pino. *Rapp. C.I.E.S.M.*, 30 (2): 56-57.

- SACCHI, C.F. et P. TESTARD, 1971. Ecologie animale: organismes et milieu. Doin, Paris.
- SACCHI, C.F. et P. TESTARD, 1980. Ecologia animale: organismi ed ambiente. Ediz. italiana a cura di P.A. NARDI, A. TORELLI e C. VIOLANI. Bulzoni, Roma.
- SCHACHTER, D., 1969. Ecologie des eaux saumâtres. Verh. intern. Verein. Limnol., 18: 1052-1068.
- SCHLIEPER, C. 1958. Sur l'adaptation des invertébrés marins à l'eau de mer diluée. Vie et Milieu, 9: 139-152.
- SCONFIETTI, R. 1983. Segnalazione di *Elasmopus pecteniferus* (Crust., Amphipoda) nella laguna di Venezia. *Boll. Mus. St. nat.*, Venezia, 33: 91-92.
- Simposio sulla classificazione delle acque salmastre - Symposium on the classification of brackish waters*, Venezia, 8-14 aprile 1958. *Archo. Ocean. Limnol.*, 11 suppl.: 1-248.
- SKOLKA, H. 1961. Doua specii noi de *Rhodophyceae* cu o interesanta adaptare la viata dulcicola. *Hidrobiologia*, 3: 369-376.
- TORELLI, A.R. et M. CERIZZA, 1981. Ritmi di fattori ambientali in una valle da pesca a Venezia. S. Erasmo e loro significato biologico. *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 122: 67-79.
- VATOVA, A., 1960. Condizioni ecologiche e fasi di marea nell'alta Laguna veneta. *Nova Thalassia*, 2: 1-61.
- VERVEY, J. 1957. A plea for the study of temperature influence on osmotic regulation. *Année biologique*, 33: 13-149.
- WATERMAN, T.H. 1960. (ed.) The physiology of Crustacea. Acad. Press., New York and London.
- WIGGLESWORTH, V.B. 1965. The principles of Insect physiology. Methuen & Co., London and New York.