

DONNEES ECOLOGIQUES SUR DES CAECIDAE (GASTEROPODES PROSOBRANCHES) DU GOLFE DE MARSEILLE

Patrick M. Arnaud¹ et Claude Poizat²

ABSTRACT

Seasonal samples of sand from 11 sublittoral stations (11 to 45 m) between Marseille and Cassis (Mediterranean coast of France) made it possible to obtain for the first time a very abundant material of caecid gastropods. Three species are involved: *Caecum subannulatum*, *C. auriculatum* and *C. trachea*. Analysis of sedimentary and hydrological parameters explains the distribution of these molluscs and shows that the first two species are more abundant in stations exposed to strong hydrodynamism. Comparisons are made with mesopsammic opisthobranchs and the whole mesopsammon. Vertical migrations inside the sediment as a result of increased temperature or in relation with trophic or reproductive phenomena are shown to exist in *C. subannulatum* and *C. auriculatum*. Reproductive periods are stated.

INTRODUCTION

La famille des Caecidae est très mal connue dans le monde. Le matériel en est difficile à obtenir, compte tenu des dimensions très faibles et des conditions de vie des membres de cette famille et on doit généralement se contenter d'examiner un petit nombre d'individus.

Ceci avait toujours fait obstacle à toute approche écologique de cette famille, tandis que le développement à stades multiples, unique chez les Gastéropodes, rendait sa systématique des plus difficiles. Le traitement de divers sédiments sableux du golfe de Marseille par une méthode récemment adaptée par l'un de nous (Poizat, 1975) a permis d'obtenir pour la première fois un matériel aussi abondant que représentatif de trois espèces de cette famille. La révision systématique de ces espèces et de leurs divers stades de croissance fera l'objet d'un autre travail: ici ne sont présentés que les résultats écologiques.

MATERIEL ET METHODES

Les stations étudiées, suivies depuis plusieurs années (Poizat, 1972, 1975) sont réparties entre Marseille et Cassis (Fig. 1). Dans 3 d'entre elles (Nos. 1, 2 et 4), la recherche des Caecidae a été faite pendant 6 mois à 1 an, en vue d'étudier leur cycle annuel. Les 8 autres stations (Nos. 3 et 5 à 11) avaient pour but l'étude des effets de l'hydrodynamisme marin sur la répartition des *Caecum*.

Les caractéristiques sédimentologiques et hydrologiques de ces 11 stations au moment des prélèvements, et le détail des Caecidae pris à chacune d'elles sont rassemblés dans le Tableau 1.

Les sédiments ont été prélevés à la drague Charcot (Picard, 1965) dont la profondeur de pénétration dans les sables étudiés atteint environ 12 cm, ou à l'aide de la drague "spatangué," dont le cadre métallique en forme de *Spatangus* (échinide irrégulier) ne fait qu'écrémer les 5 ou 6 cm superficiels du sédiment.

Les Caecidae, partie intégrante du mesopsammon, ont été séparés du sédiment par la technique de Uhlig (Uhlig et al., 1973) adaptée par Poizat (1975) et permettant le traitement de 8 litres de sédiment à la fois: on laisse fondre de la glace d'eau douce au-dessus du sédiment placé dans un dispositif spécialement construit à cet effet. Le mesopsammon vagile se concentre par ses propres mouvements à la base du dispositif, dans un cristalliseur rempli d'eau de mer.

¹Station marine d'Endoume, 13007 Marseille, France.

²Faculté des Sciences de Marseille St. Jérôme, 13013 Marseille, France.

TABLEAU 1. Paramètres écologiques aux stations étudiées dans le golfe de Marseille, et abondance numérique des stades de croissance 1, 2 et 3 des 3 Caecidae observés, des autres Prosobranches, des Opisthobranches et du reste du mesopsammon, en fonction des dates d'observations. Les valeurs en concernent les données obtenues à la drague spatangue; les autres données sont celles obtenues à la drague Charcot.

No. Station	Prof. (m)	Date	Temp. fond (°C)	SEDIMENT			MESOPSAMMON (Nombre d'individus vivants)									autres Prosobranches	Opisthobr.	Total (sauf Mollusques)
				% vase	Moue (mm)	So (Trask)	<i>Caecum subannulatum</i>			<i>Caecum auriculatum</i>			<i>Caecum trachea</i>					
							"1"	"2"	"3"	"1"	"2"	"3"	"1"	"2"	"3"			
1	20	28.5.76	14.0	0	2.80	1.30	12	18	999	285	137	981	3	0	0	772	143	20991
		21.6.76	20.0	0	2.80	1.34	0	0	72	96	690	270	0	0	0	630	126	19020
		3.8.76	16.0	0	1.77	1.31	6	6	12	192	114	384	0	0	0	426	324	15426
		18.10.76	16.0	0	1.40	1.36	24	30	30	1074	138	72	0	0	0	270	477	65316
2	17	29.11.75	15.8	0	2.25	1.20	6	18	102	14	8	56	2	0	0	566	94	21082
				0	1.40	1.31	3	21	93	12	0	3	0	0	6	405	252	21618
		23.2.76	12.0	0	1.40	1.34	2	6	300	84	54	156	0	0	4	94	150	20480
				0	1.40	1.31	0	0	54	0	0	0	0	0	42	6	204	11862
		7.5.76	14.5	0	1.25	1.31	0	0	150	0	18	132	0	0	0	90	384	37464
				0	1.40	1.30	0	6	108	0	6	42	0	0	6	54	102	6354
		21.6.76	20.8	0	1.40	1.35	0	0	30	6	30	78	0	0	0	450	147	10626
				0	1.40	1.38	0	0	18	6	24	114	0	0	0	198	210	8598
		0	1.40	1.29	0	0	36	30	84	90	0	0	6	564	176	42288		
		0	1.40	1.34	6	6	18	18	18	36	0	0	6	754	168	31236		
		0	2.25	1.38	480	168	120	42	24	102	0	0	0	230	110	39762		
3	25	3.8.76	15.0	0	3.55	1.30	12	6	36	48	108	12	0	0	0	290	30	15360
4	11	5.12.75	14.5	0.5	0.71	1.71	1	2	8	14	1	4	0	0	0	66	823	44998
				0.61	0.71	1.89	15	0	18	3	0	0	0	0	0	72	221	27669
		23.2.76	12.5	0	0.55	1.53	0	0	9	3	6	0	0	0	0	3	1209	25287
				0	0.71	1.69	0	0	12	0	0	0	0	0	6	42	102	33174
		0.77	0.50	1.73	0	6	6	0	12	36	6	12	0	30	543	22884		
		0.79	0.56	1.79	0	0	18	0	18	0	6	6	0	24	18	10872		

		3.8.76	17.0	1.94	0.63	2.04	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	1062
				2.53	0.44	1.79	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	2598
		18.10.76	14.9	1.23	0.71	1.94	0	0	0	0	0	0	0	0	90	81	54192
5	45	28.5.76	13.9	0.25	0.71	1.57	0	0	0	0	42	6	0	0	12	690	25086
		21.6.76	17.2	2.01	0.56	1.50	0	18	18	6	6	6	0	0	102	104	14298
		3.8.76	14.0	2.01	0.71	1.58	0	0	12	0	0	0	0	0	6	200	35112
		18.10.76	16.8	0.80	0.71	1.62	0	0	6	0	12	0	0	0	78	330	78102
6	40	28.5.76	13.9	0	0.80	1.54	0	0	30	78	12	60	0	6	42	252	19884
		21.6.76	17.5	0	0.71	1.51	0	0	0	0	0	0	0	0	12	366	29712
		3.8.76	14.0	0.74	0.71	1.44	0	0	0	0	0	0	0	0	3	156	8577
		18.10.76	16.7	0	0.71	1.48	12	0	0	0	0	0	0	0	36	447	112422
7	16	29.11.75	15.2	0	0.89	1.51	0	0	18	42	12	6	0	0	64	520	32114
		23.2.76	12.0	0	0.89	1.52	0	6	15	12	3	3	0	3	25	639	26946
		21.6.76	21.0	0	0.71	1.49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	102	24390
8	16	29.11.75	15.5	0.3	0.31	1.26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5910
		23.2.76	12.0	0	0.28	1.28	0	0	3	0	0	0	0	0	6	15	22749
		7.5.76	13.5	0	2.80	1.26	0	0	6	0	0	0	0	0	6	0	1260
		21.6.76	19.8	0	0.35	1.29	0	6	6	0	0	0	0	0	12	3	22962
		3.8.76	15.5	0	0.35	1.25	0	0	0	0	0	24	0	0	30	0	11892
		18.10.76	17.0	0	0.28	1.26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	23982
9	37	23.2.76	12.0	1.28	0.71	1.79	0	0	0	0	0	0	3	3	6	30	42006
				0.67	0.71	1.61	0	0	3	6	6	3	0	0	42	36	50592
		7.5.76	16.0	2.18	0.71	1.67	6	6	6	0	6	6	0	0	48	23	21540
				1.06	0.71	1.76	0	0	0	0	0	0	0	6	42	75	22008
		21.6.76	22.8	1.15	0.89	1.48	6	0	6	12	36	6	0	0	0	96	27270
				0.72	1.12	1.58	0	0	0	0	6	6	0	0	42	36	21246
		3.8.76	15.5	2.99	0.44	1.72	6	0	12	0	0	0	0	0	18	21	9930
				2.62	0.71	1.72	0	0	0	6	0	0	0	0	0	18	13338
		18.10.76	16.9	1.26	0.71	1.72	6	0	0	6	0	0	0	0	18	15	50226
10	35	28.5.76	13.0	8.24	0.14	2.79	0	0	0	0	6	0	0	0	6	0	948
11	30	28.5.76	13.5	4.55	0.80	2.12	0	0	30	0	0	0	0	0	12	102	6 3618

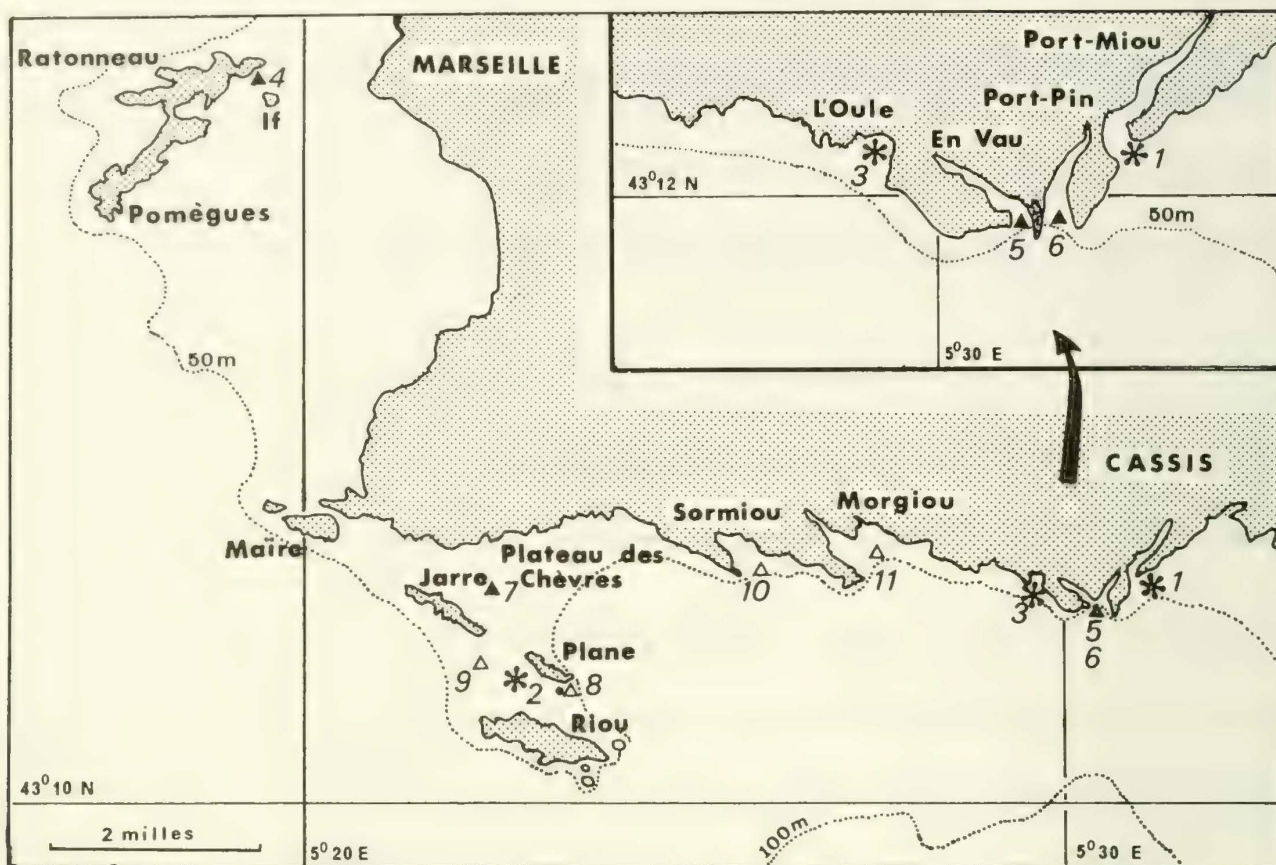


FIG. 1. Stations étudiées dans le golfe de Marseille. Δ —hydrodynamisme faible; \blacktriangle —hydrodynamisme moyen; *—hydrodynamisme élevé.

Il a été possible de classer l'ensemble des spécimens de Caecidae en 3 espèces: 2 espèces communes, *Caecum auriculatum* Folin, 1867, et *C. subannulatum* Folin, 1869, et une espèce plus rarement récoltée, *C. trachea* (Montagu, 1803), chacune représentée par divers stades de développement (Tableau 1). Disons seulement que ces stades, qui feront l'objet d'une publication descriptive particulière, sont appelés ici stade 1 (protoconque avec ou sans prolongement), stade 2 et stade 3 (adulte), correspondant respectivement au "premier âge," "deuxième âge" et "troisième âge" définis par Folin (1875).

Les Prosobranches (Caecidae compris) et Opisthobranches sont ainsi triés in vivo après légère coloration au rouge neutre. Le reste du mesopsammon (Copépodes, Annélides, Nématodes, etc.) est décompté ultérieurement après fixation à l'alcool 70% et coloration au rose Bengale. Tous les résultats sont exprimés en fonction d'un volume sédimentaire de 48 litres (par multiplication de nos comptages par 6), chiffre voisin du "volume minimum" défini par Picard (1965) pour les études de macrobenthos en Méditerranée (50 litres).

Des mesures sédimentologiques et de température de l'eau de mer apportent des informations sur les conditions hydrodynamiques et leurs variations saisonnières dans les stations. Les sédiments sont définis ici (Tableau 1) par leur pourcentage de vase (proportion de la fraction inférieure à $50 \mu\text{m}$), leur mode (classe dimensionnelle dominante) et l'indice de tri de Trask ($So = \sqrt{Q_3/Q_1}$; Q_3 et Q_1 étant des paramètres traduisant les dimensions atteintes par 25 et 75% des particules).

ANALYSE DES RESULTATS PAR STATION

Le sédiment enregistre plus ou moins selon les stations les fluctuations de l'état de la mer liées à la météorologie. La tendance générale est à une augmentation de la granulométrie durant la mauvaise saison, de novembre à mars (hydrodynamisme marin plus élevé); au contraire, il y a

affinement des sédiments et augmentation de leur hétérogénéité durant la belle saison, de mars à octobre. Mais cette réponse du sédiment est modulée par la situation géographique de chaque station par rapport aux deux vents dominants du golfe de Marseille: le vent d'Est et celui de NNW ou "mistral" (Poizat, 1972).

On peut classer les 11 stations étudiées en 3 ensembles selon l'intensité de l'hydrodynamisme: hydrodynamisme élevé (stations 1 à 3), moyen (stations 4 à 7) ou faible (stations 8 à 11).

Caecum trachea étant peu représenté dans nos récoltes, les commentaires suivants ne concernent, sauf exception, que les deux autres espèces.

Stations à hydrodynamisme élevé

—station 1 (débouché de la calanque de Port Miou).

Son orientation l'expose aux vents d'Est alors que l'influence du mistral y est beaucoup plus modeste. La rareté exceptionnelle du vent d'Est pendant la période d'étude a entraîné un hydrodynamisme plus faible que d'habitude, d'où affinement très important du sédiment (mode passant de 2,8 à 1,4 mm) sans augmentation notable d'hétérogénéité (indice de tri assez stable). Les circulations d'eau sur ce fond, bien que diminuées, n'ont donc pas cessé, assurant une bonne oxygénation du sable et interdisant le dépôt de particules fines (envasement nul).

L'importance numérique des Opisthobranthes a augmenté bien que le mesopsammon ait accusé un léger affaiblissement au milieu de l'été (août 1976).

Cette station s'est montrée remarquablement riche en *Caecum auriculatum* à tous les stades de croissance (traduisant une abondante reproduction); *C. subannulatum*, quoique beaucoup moins abondant, y a toujours été bien représenté. Néanmoins, comme pour le mesopsammon, une diminution numérique des deux espèces s'est manifestée en période estivale.

—station 2 (dans la passe entre les îles Plane et Riou) (Fig. 2).

Station sous l'influence à la fois des vents d'Est (renforçant le courant marin général d'Est) et du mistral (qui perturbe cet écoulement en créant souvent de puissants remous). Mais la station est située dans la partie occidentale de cette passe, dont les profondeurs augmentent vers l'Ouest: aussi le courant d'Est n'a-t-il qu'un effet moyen de lessivage des sédiments, en tout cas plus faible qu'à la station 1, malgré une bathymétrie légèrement moindre. Le schéma de variation saisonnière de la granulométrie reste donc le même qu'à la station 1 (mode 2,25 mm en hiver et 1,25 mm au début de l'été).

Les Opisthobranthes mésopsammiques et le reste du mesopsammon passent par un maximum numérique en mai, puis accusent (moins cependant qu'aux autres stations) un minimum numérique estival (juin 1976). Une baisse de la température de l'eau, l'augmentation du mode et de la maille sédimentaire, une meilleure oxygénation des interstices sableux entraînent un second maximum du mesopsammon, à l'exception des Opisthobranthes qui décroissent vers leur minimum hivernal.

Comme la station 1, cette station est très favorable à *C. auriculatum* et *C. subannulatum* qui y vivent en abondance, s'y reproduisent et montrent un net minimum en juin (comme le mesopsammon total, Opisthobranthes compris). Chez *C. subannulatum*, ce minimum est suivi d'une remarquable phase de reproduction en octobre. On note (par comparaison drague Charcot/drague spatangue) une concentration de *C. subannulatum* et *C. auriculatum* dans le film sédimentaire au moment du maximum thermique estival, suivie d'une phase de reproduction des deux espèces. Ce phénomène se manifeste aussi pour les Opisthobranthes et le reste du mesopsammon, au printemps puis en été.

—station 3 (calanque de l'Oule).

Cette station semble représenter l'extrême degré d'hydrodynamisme compatible avec la vie des mollusques mésopsammiques. La maille sédimentaire est très vaste; le sédiment, très grossier, est très violemment remanié sur une grande épaisseur, ce qui crée un milieu défavorable à un riche mesopsammon. Le seul prélèvement qui y a été fait a cependant montré une abondance notable de *C. auriculatum* et *C. subannulatum*, et l'absence de *C. trachea*.

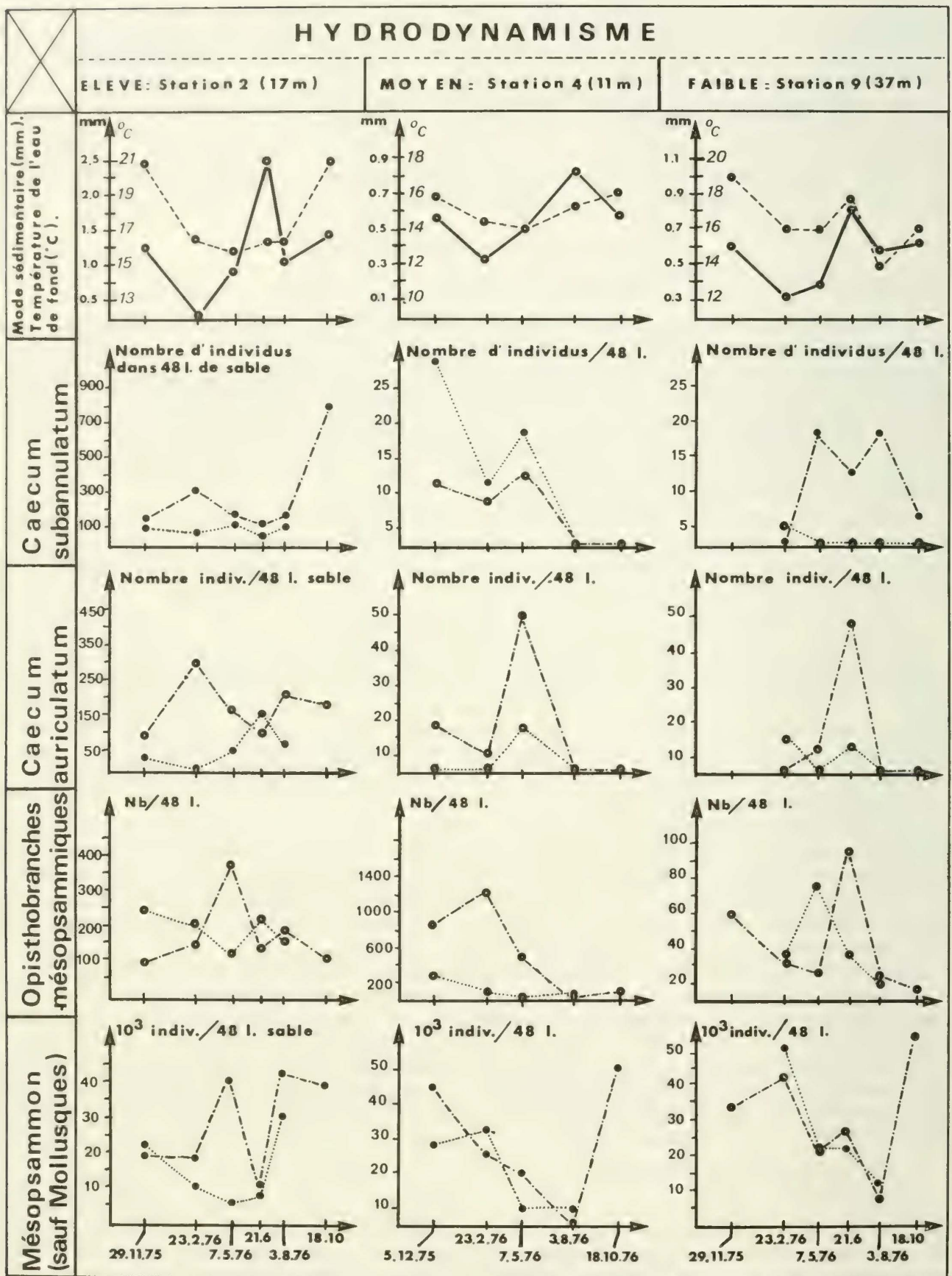


FIG. 2. Variations saisonnières des paramètres sédimentaires (-----) et thermiques (—) et de l'abondance numérique (., —, —.: Drague Charcot;: Drague spatangue) de *Caecum auriculatum* et de *C. subannulatum*, des Opisthobranches et du reste du mésopsammon, en fonction des 3 degrés d'hydrodynamisme.

Stations à hydrodynamisme moyen

—station 4 (dans la passe entre les îles If et Ratonneau) (Fig. 2).

Station protégée du mistral par l'île Ratonneau et du vent d'Est par l'île d'If. Les eaux y sont chaudes, peu oxygénées et polluées. Par suite des températures estivales plus élevées qu'ailleurs (28°C en surface et 23°C au fond, fin juin 1976) et de la stratification thermique, l'oxygène disponible diminue; corrélativement la granulométrie du sédiment s'affaiblit (mode passant de 0,7 mm en hiver à 0,5 mm au début de l'été).

Il y a un effondrement quantitatif du mesopsammon, Opisthobranche compris, et disparition totale des 3 espèces de Caecidae (moins abondantes qu'en hydrodynamisme élevé) qui avaient montré cependant une nette phase de reproduction (présence de stades 1 et 2). Notons que, depuis la fin de l'hiver, les individus de *C. auriculatum* et *C. subannulatum* s'étaient concentrés dans le film sédimentaire superficiel avant cette disparition.

—stations 5 (calanque d'En Vau), 6 (calanque de Port Pin) et 7 (plateau des Chèvres).

Malgré une bathymétrie notable, l'hydrodynamisme des stations 5 et 6 est sous l'influence de courants de décharge (undertows) en régime de vent d'Est, auquel font face ces deux stations. De même, la station 7 est abritée par les mattes d'herbiers de Posidonies qui atténuent localement les puissants courants de fond, d'azimut Est, de règle dans cette zone. La maille sédimentaire est assez vaste, pratiquement jamais colmatée par les fractions fines.

Dans ces 3 stations, le mesopsammon (Opisthobranche compris) est très riche. Comme à la station 4, les Caecidae (sauf *C. trachea*) se reproduisent normalement (et même intensivement pour *C. auriculatum*) puis disparaissent totalement en début d'été (sauf pour *C. subannulatum* à la station 7).

Stations à hydrodynamisme faible

A cette catégorie appartiennent la station 8 (Est de l'île Plane), abritée par les herbiers de Posidonies et les récifs de la pointe Est de l'île Plane, et les stations 9 (Riou), 10 (Sormiou) et 11 (Morgiou), à hydrodynamisme faible (Fig. 2) du fait de leur profondeur plus grande (30-37 m). Les sédiments de ces stations sont "moyens" ou "peu grossiers," avec un pourcentage de vase atteignant parfois 5 à 8% (stations 10 et 11). Le mesopsammon (Opisthobranche non compris) montre des variations analogues à celles observées en hydrodynamisme moyen (cf. Fig. 2, station 4).

Les Caecidae sont présents en nombre moindre qu'en hydrodynamisme élevé, mais analogue à ce qui a été observé en hydrodynamisme moyen. Seule de ces stations la station 9 a fourni des stades jeunes, y compris pour *C. trachea*, mais ce recrutement ne semble pas y être suivi d'un maintien durable. Les conditions de milieu (exiguïté et colmatage du milieu interstitiel) de ces stations et probablement leurs conditions trophiques sont évidemment à la limite de la survie des 3 espèces de *Caecum*.

On note pour *C. subannulatum* et *C. auriculatum* une migration vers le film sédimentaire, à la fin de l'hiver (février), suivie d'une prolifération. Lors du maximum thermique estival, il y a décroissance des deux espèces; mais, contrairement à ce que l'on observe en hydrodynamisme élevé et moyen, leur maximum numérique coïncide avec le maximum thermique estival. Ce maximum numérique est suivi d'une diminution brutale de *C. subannulatum* et de la disparition de *C. auriculatum*.

CONCLUSIONS

(1) *Caecum trachea* n'est pas abondant dans les milieux sableux analysés et ne s'y reproduit guère. Cette espèce est peut être inféodée aux herbiers de Posidonies.

(2) Du point de vue écologique, *C. subannulatum* et *C. auriculatum* se distinguent difficilement et sont généralement observés dans les mêmes milieux. Leur répartition bathymétrique est analogue dans les limites des stations étudiées entre 11 et 45 mètres de profondeur.

(3) *C. subannulatum* et *C. auriculatum* prolifèrent particulièrement bien dans des milieux

sableux non envasés, liés à un hydrodynamisme élevé et où sédimentent des sables grossiers à très grossiers ("sables à amphioxus"). Dans ce type de biotope, il y a abondante reproduction et maintien des 2 espèces toute l'année, malgré un net appauvrissement au moment du maximum thermique (exemple: station 2).

Dans les milieux à hydrodynamisme moyen, caractérisés par des sables plus ou moins grossiers ("sables détritiques côtiers") la reproduction des 2 espèces est normale mais il peut y avoir localement (station 4) destruction de toute la population au moment du maximum thermique, paraissant liée à la diminution d'oxygène de l'eau interstitielle.

Dans les milieux à hydrodynamisme faible ou très faible et où sédimentent des sables moyens à peu grossiers renfermant parfois une certaine proportion de vase, les 2 espèces de *Caecum* sont moins abondantes qu'en hydrodynamisme élevé (elles sont même en état de survie précaire à la station 8), du fait soit de l'exiguité de la maille sédimentaire, soit d'un début de colmatage de celle-ci.

(4) Des migrations verticales ascendantes amènent les 2 espèces de *Caecum* à se concentrer plus ou moins dans le film sédimentaire superficiel. Elles semblent de 2 types:

—Migrations "printanières," qui s'observent dans les 3 intensités d'hydrodynamisme, et sont généralement suivies d'une prolifération des *Caecum*, des Opisthobranches et du reste du mésopsammon. Ces migrations semblent être des migrations trophiques et reproductrices.

—Migrations "estivales," En hydrodynamisme élevé, la concentration des 2 espèces dans le film est suivie d'une nouvelle phase de reproduction. En hydrodynamisme moyen, les 2 espèces de *Caecum* disparaissent lors du maximum thermique; enfin, en hydrodynamisme faible, on observe soit la disparition des 2 espèces (station 8), soit la disparition de *C. auriculatum* (station 9).

Ce deuxième type de migration doit être relié, dans les 3 catégories d'hydrodynamisme, à un déficit en oxygène dissous dans la sous-strate sédimentaire.

TRAVAUX CITES

- FOLIN, L. DE, 1875, *Monographie de la famille des Caecidae*. A. Lamaignère, Bayonne, 31 p.
- PICARD, J., 1965, Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Recueil de Travaux de la Station marine d'Endoume*, Marseille, 52 (Bull. 36): 1-160.
- POIZAT, C., 1972, Etude préliminaire des Gastéropodes Opisthobranches de quelques sables marins du golfe de Marseille. *Téthys*, 3(1971): 875-896.
- POIZAT, C., 1975, Technique de concentration des Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques marins en vue d'études quantitatives. *Cahiers de Biologie marine*, 16: 475-481.
- UHLIG, G., THIEL, H. & GRAY, J. S., 1973, The quantitative separation of meiofauna. A comparison of methods. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 25: 173-195.