

PENILIA AVIROSTRIS DANA, INDICATEUR D'EAUX DILUÉES ⁽¹⁾

par Jean-Paul CASANOVA

Nos observations concernent, d'une part les échantillons de 33 stations réparties sur l'ensemble du golfe du Lion et 13 stations situées sur la côte orientale de Corse (campagne d'automne 1958 du « Président-Théodore-Tissier »), d'autre part ceux de 2 stations effectuées au large de Sète (campagne de la « Thalassa », octobre 1963) (fig. 1).

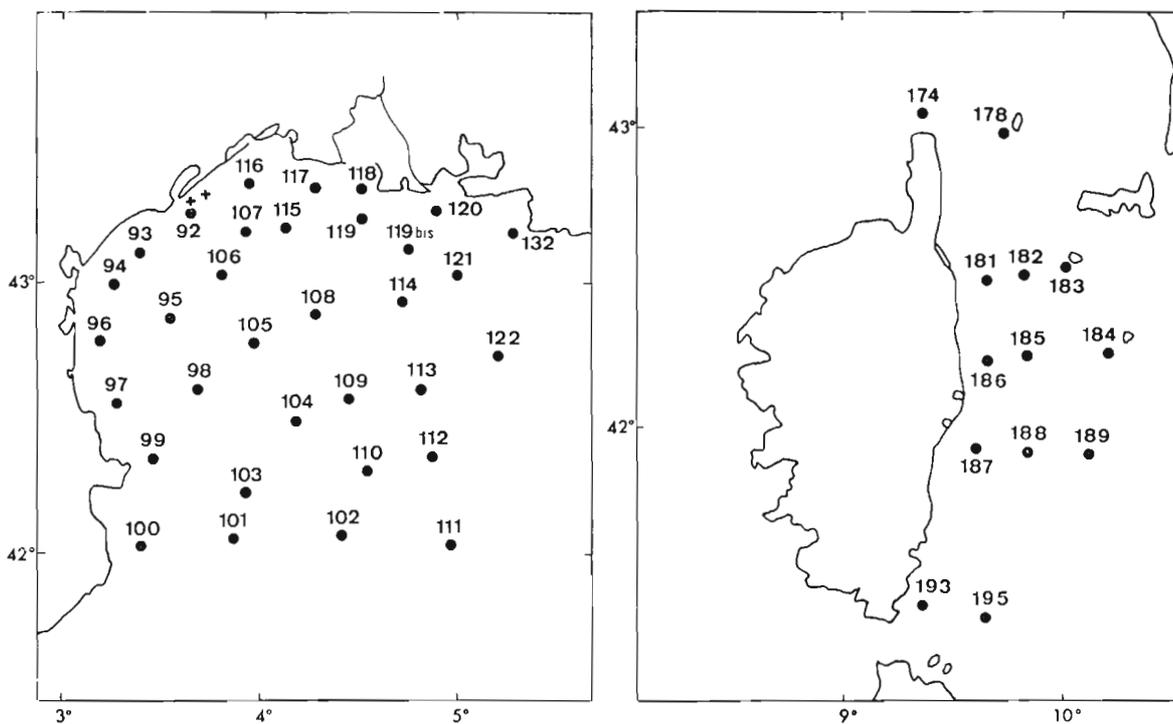


FIG. 1. — Stations de pêches de plancton effectuées en septembre-octobre 1958 dans le golfe du Lion et sur la côte orientale de Corse (cercles noirs), en octobre 1963 au large de Sète (croix).

Toutes les pêches ont été faites en surface à l'aide d'un filet de type « Discovery » traîné pendant 10 minutes.

Dans les deux secteurs prospectés en 1958, les récoltes se placent dans un court intervalle de temps puisqu'elles s'échelonnent sur 7 jours (27 septembre-3 octobre) dans le golfe du Lion et sur 3 jours (11-13 octobre) dans le nord de la Mer tyrrhénienne. Ceci permet d'avoir un aperçu de la

(1) Manuscrit transmis le 15 février 1965.

distribution de *Penilia* à une époque précise. Au contraire, et malgré leur caractère purement local vu leur nombre, les 2 échantillons du 12 octobre 1963 donnent une idée du comportement de *Penilia* pendant la même saison en des années différentes.

Pour tout ce qui a trait à l'hydrologie, nous nous référons aux travaux de J. FURNESTIN et Ch. ALLAIN qui portent sur les mêmes stations.

Stations	Profondeur (en m)	Salinité (‰)	Température	Nombre total de <i>Penilia</i>	Nombre de mâles	% des mâles dans la population de <i>Penilia</i>
92	40	37,38	21°30	3 200	40	1,3
93	45	37,25	21°49	373	13	3,5
94	50	37,14	21°73	697	22	3,15
95	96	37,70	21°01	1 400	30	2
96	52	37,32	21°42	1 400	0	
97	88	37,69	21°04	3 000	0	
98	310	38,11	21°19	40	1	2,5
99	400	37,71	21°54	193	2	1
105	220	37,69	21°20	181	4	2,2
106	94	37,80	20°75	6 700	0	
107	95	37,98	20°67	7 400	90	1,2
103	135	38,03	21°10	148	0	
109	1 740	38,15	21°36	8	0	
113	1 490	38,11	20°46	131	0	
114	125	38,02	21°15	161	2	1,25
115	94	38,03	20°42	2 600	180	7
116	68	37,98	19°70	1 500	40	2,7
117	42	37,97	20°26	3	0	
118	26	35,36	19°70	3 200	0	
119	62	37,72	18°80	357	32	9
119 bis	94	37,79	20°07	458	53	11,6
120	88	37,10	20°53	47	1	2,1

TABLE. 1. — Stations positives dans le golfe du Lion en automne 1958. Nombre total de *Penilia*, et nombre de mâles.

1) Golfe du Lion.

Quelques notions sur la topographie côtière et la circulation marine propres à ce secteur sont directement utiles à l'analyse de la répartition de *Penilia avirostris*. La côte, plate et sableuse, est bordée d'étangs, tels ceux de Thau et Leucate, à salinité faible (25 à 34 p.1 000). Le plateau continental, la « planase », présente un grand développement, si bien qu'à 40 milles de la côte, à la st. 105 par exemple, la profondeur atteint à peine 220 mètres. Le facteur dominant l'hydrologie locale est l'apport important et permanent d'eau douce par le Rhône : la surface du golfe tout

entière est soumise à l'influence des eaux fluviales bien délimitées par l'isohaline de 38 p.1 000, avec un minimum de 35,36 devant la Camargue, et qui forment le « courant du Rhône » dont la partie occidentale, butant sur le cap de Creus, reflue le long de la côte en « contre-courant du Languedoc ». Enfin, arrivant dans le golfe par le nord-est avec une salure de 37,80 à 38,10 p.1 000, les eaux de la branche liguro-provençale du courant atlantique viennent se mélanger au courant du Rhône. La salinité est donc dans l'ensemble peu élevée, souvent inférieure à 38 p.1 000 ; elle n'atteint qu'à la périphérie orientale du golfe des valeurs supérieures à 38,10, typiquement méditerranéennes (tabl. 1).

Les températures sont relativement uniformes, de l'ordre de 19 à 21° (écart thermique inférieur à 4°5). Remarquons toutefois que les plus fortes sont enregistrées dans les secteurs périphériques (tabl. 1).

a) Résultats.

Penilia se trouve en quantité très variable dans 22 stations sur 33 en 1958 (tabl. 1) et dans les 2 stations de 1963 (tabl. 2) : minimum de 3 individus à la st. 117 et maximum de 7 400 à la st. 107 où ils représentent 9,5 p.100 du total des éléments planctoniques.

Stations	Nombre total de <i>Penilia</i>	Nombre de mâles	% des mâles dans la population de <i>Penilia</i>
3	705	60	8,5
4	1 700	60	3,5

TABLE. 2. — Nombre de *Penilia* récoltés en octobre 1963 au large de Sète.

La population est complète en ce sens qu'elle compte des jeunes, beaucoup de femelles dont la plupart (65 à 85 p.100) sont embryonnées ou portent des œufs parthénogénétiques et des mâles (dans 16 pêches) en grande proportion parfois (11,57 p.100 des récoltes à la st. 119 bis).

Signalons que les exemplaires recueillis sur les stations 109 et 120 sont endommagés, ce qui laisse penser qu'ils étaient probablement morts au moment de leur capture.

b) Interprétation.

1. *Penilia* se rencontre dans les eaux diluées.

Penilia avirostris occupe tout le golfe du Lion. Cependant, si l'on reporte sur la carte des salinités à 5 m le nombre de captures aux différentes stations (fig. 2), on s'aperçoit que c'est aux stations comprises entre la côte et l'isohaline de 38 p.1 000, donc là où l'action du Rhône est maximale, qu'il est le plus abondant (la région où il se concentre coïncide par ailleurs avec le plateau continental, ce qui est justifié par le caractère essentiellement néritique de ce cladocère). On doit ajouter que toutes les pêches improductives se placent dans la zone à salinité supérieure à 38 p.1 000 et que, exception faite de la st. 115, tous les prélèvements positifs qui en proviennent sont pauvres : quelques centaines de spécimens au total. De plus, les exemplaires de la st. 109 où la salinité est maximum, ne sont que des dépouilles.

Dans le secteur à influence fluviale caractérisée, la densité des *Penilia* n'est pas uniforme. Ils ne sont pas très nombreux sur 4 des 5 stations les plus proches de la Camargue. Si la pauvreté de la st. 120, où l'on rencontre une majorité d'individus en mauvais état, peut à la rigueur s'expliquer par sa position au débouché de l'étang de Berre, donc en eau polluée, on ne voit pas en revanche de raison à la rareté du cladocère à la st. 117, dans une zone alentour de laquelle il pullule et par une salinité identique à celle de la st. 107 (37,98) où sa densité est la plus forte (7 400 individus). Il y a peut-être là un défaut d'échantillonnage ou bien, comme nous le verrons plus loin, la station est-elle à la limite d'une aire d'expansion de l'espèce... Quant aux stations qui jalonnent le parcours des eaux continentales, défini plus haut, elles sont généralement très riches.

2. *Penilia migrerait à partir des étangs côtiers.*

a) *D'après les observations antérieures.* Si l'on se reporte aux travaux concernant le golfe du Lion ou ses abords, on constate que *Penilia avirostris* était absent du golfe en juin-juillet 1957 (M.-L. FURNESTIN) et de la région marseillaise de mai 1954 à mars 1955 (LE TOURNEAU) pour des prélèvements faits à une trentaine de mètres de profondeur. Il a par contre été observé dans l'étang de Thau de juin à octobre 1959 (TOCABENS), en faible quantité, avec un maximum en septembre (il n'y avait qu'un mâle dans ces captures). C'est GAUDY qui, pour la première fois, l'a signalé dans le golfe de Marseille en septembre et octobre 1961 et, l'année suivante, LEVEAU l'y a trouvé d'août à novembre. Nous-même, l'avons recueilli en octobre 1963 au large de Sète en proportions voisines de celles des récoltes d'automne 1958 sur l'ensemble du golfe du Lion.

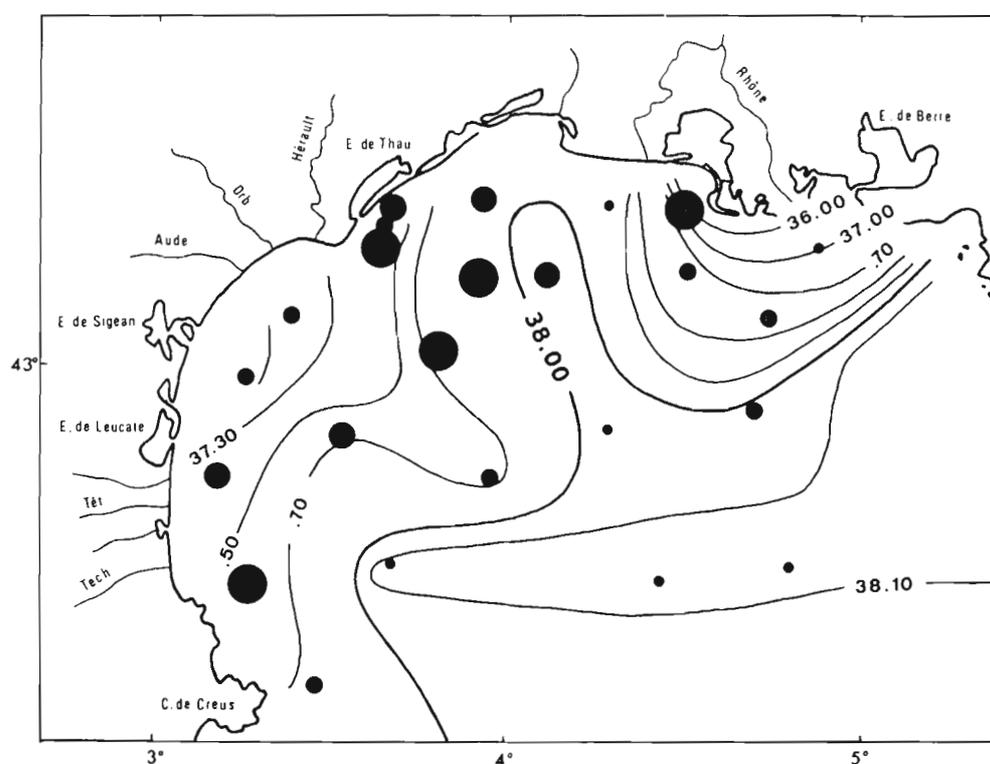


FIG. 2. — Répartition de *Penilia avirostris* par rapport au tracé des isohalines dans le golfe du Lion. Les cercles de diamètre croissant représentent respectivement : 0 à 150, 150 à 1 000, 1 000 à 3 000 et plus de 3 000 individus.

Ces données, très fragmentaires il est vrai, suggèrent néanmoins deux possibilités quant au peuplement de la région : ou bien la mer constitue le centre de dispersion dans les étangs ou, inversement, *Penilia*, bien adapté au milieu saumâtre de ces derniers, s'y maintient et, de là, envahit périodiquement le golfe. Cette invasion se ferait principalement en automne où sa densité est alors maximum à la fois dans l'étang de Thau et dans le golfe du Lion. C'est aussi l'époque où l'on peut le rencontrer dans les parages de Marseille. La position, en 1958 et 1963, des zones de concentration de l'espèce dans le golfe, précisément au débouché des étangs de Camargue, du Languedoc et du Roussillon, inciterait à retenir la seconde hypothèse. Il en est de même de la pullulation de *Penilia* en Mer noire ⁽¹⁾, connue pour son caractère saumâtre. Depuis sa découverte en 1908

(1) Le plus abondant des cladocères du littoral roumain, d'après MARGINEANU (1963) ; l'espèce la plus fréquente du plancton (50 p.100) au nord-ouest de la Mer noire en août-septembre, d'après DOLGOPOLSKAJA (1958).

(ZERNOV), on l'y observe régulièrement. Il y apparaît en juillet et acquiert son maximum de densité en août ou septembre selon les années ; il disparaît en décembre. C'est au débouché du Danube qu'il est le plus nombreux et, pour ISSEL (1925), les étangs côtiers du nord-ouest de la Mer noire seraient le lieu d'origine de l'espèce en Méditerranée.

b) *D'après la répartition des mâles.* La rencontre d'individus de sexe mâle en grande quantité mérite d'être soulignée. En effet, ils sont généralement très rares ; or, sur les st. 119 et 119 bis, où l'on a récolté 357 et 458 spécimens, il y avait respectivement 32 et 53 mâles représentant 9 et 11,6 p.100 de la population de *Penilia*. Des pourcentages analogues se retrouvent en octobre 1963 (8,5 p.100 de mâles).

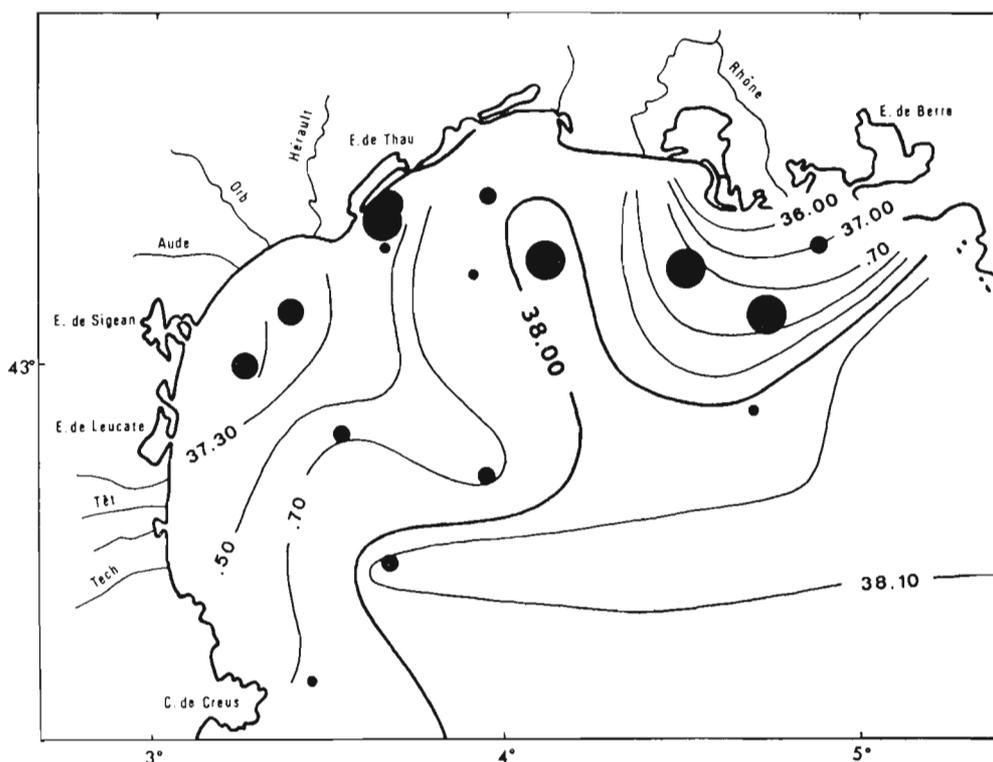


FIG. 3. — Répartition des mâles de *Penilia avirostris*. Les cercles de diamètre croissant représentent leur pourcentage dans la population totale : moins de 2 p.100, de 2 à 3, de 3 à 5, au-delà de 5 p.100.

La carte de répartition des mâles (fig. 3) montre qu'ils affectionnent les eaux diluées et sont, comme le reste de la colonie, surtout nombreux en face des étangs côtiers.

Il y a peu de régions en Méditerranée où l'on ait indiqué une abondance relative de *Penilia* mâles. En dehors de la Mer noire (DOLGOPOLSKAJA, 1958), les mentions se limitent à l'Adriatique (HOENIGMAN, communication orale). Pour expliquer leur rareté, STEUER (1933 a) invoque un pouvoir de propagation moindre chez eux que chez les femelles parthénogénétiques. Si l'on retient l'hypothèse de l'origine dulcicole de ce cladocère et de son adaptation au milieu marin après passage par un stade de vie en estuaire (CATTLEY et HARDING, 1949 ; LOCHHEAD, 1954), on peut, en reprenant l'idée de STEUER, considérer que les mâles seraient encore confinés dans les eaux saumâtres. Or, on doit remarquer qu'en Mer noire, en Adriatique et dans le golfe du Lion, il y a une forte arrivée d'eaux fluviales (Danube et Dniepr, Pô et Rhône) diluant le milieu et que les côtes sont lagunaires. La présence sporadique de nombreux mâles, dans le golfe du Lion notamment, viendrait donc d'une migration hors des étangs à la faveur de conditions favorables (dilution particulièrement accentuée de la mer entre autres).

2) Corse orientale.

Le versant est de la Corse présente certaines analogies avec le golfe du Lion (fig. 4), puisqu'il est, comme lui, bordé d'étangs (Biguglia, Diane) et reçoit des fleuves côtiers, notamment le Golo et le Tavignano ; mais ceux-ci n'influencent que faiblement l'hydrologie locale. On reconnaît ici deux formations hydrologiques : d'une part, des eaux d'influence orientale en résurgence, fortement salées (38,20 p.l 000) et, d'autre part, des eaux de la branche du courant atlantique qui, après avoir franchi le bassin occidental de la Méditerranée entre les Baléares et la Sardaigne, enserre la Corse entre deux digitations, l'une doublant le cap Corse (sal. de 37,96 à la st. 174) et atteignant le 42° parallèle, et l'autre pénétrant dans la Tyrrhénienne par le détroit de Bonifacio.

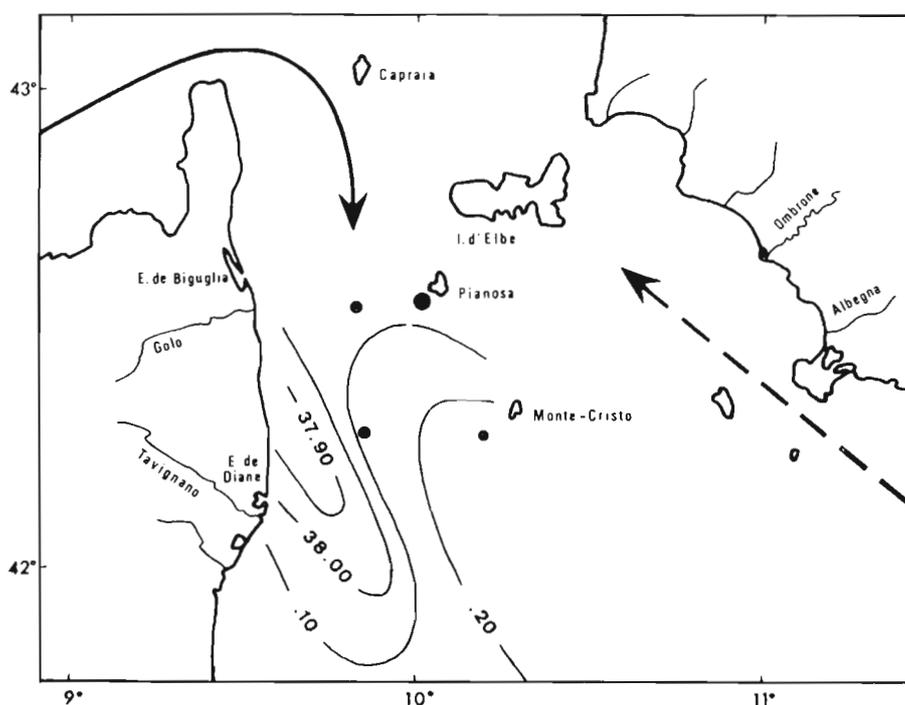


FIG. 4. — Répartition de *Penilia avirostris* par rapport au tracé des isohalines sur la côte orientale de Corse. Les flèches indiquent l'arrivée d'eaux à caractère atlantique plus ou moins affirmé.

a) Résultats.

Penilia, rare dans ce secteur, ne figure que sur 4 stations comprises entre la Corse et les îles de Pianosa et de Monte-Cristo (tabl. 3). Les 89 individus capturés sont tous des femelles dont 41 portent deux embryons et 4 autres des œufs parthénogénétiques. Leur taille est relativement petite.

b) Interprétation.

La mention de *Penilia* dans la région est intéressante car c'est la première pour l'archipel toscan où, en dépit d'observations répétées (G. CANNICCI, M.-L. FURNESTIN), il n'a pas été signalé.

Contrairement à ce qui se passait dans le golfe du Lion où la majorité des captures se plaçaient en deçà de l'isohaline de 38 p.l 000, elles se trouvent toutes ici au-delà de cette limite ; la plus riche correspondant cependant à la st. 183 (47 ind.) où la salure est la plus faible (38,06).

S'il ne semble pas que l'on doive attribuer l'existence de *Penilia* dans le secteur au seul passage du courant atlantique, puisque les prélèvements du cap Corse et des bouches de Bonifacio où l'influence atlantique est maximale sont négatifs, du moins la population paraît-elle se grouper dans une zone où la dilution relative a une double origine : océanique d'une part et fluviale d'autre part.

Si l'on ne retient pas l'idée d'un apport constant d'individus par le courant atlantique, il faut admettre, comme pour le golfe du Lion, celle d'une installation définitive de *Penilia* dans le nord de la Tyrrhénienne, sur le versant corse ou sur le versant toscan où s'accumulent des eaux continentales (Ombrone, Albegna) et peut-être aussi, des eaux atlantiques remontant les côtes italiennes ; l'apparition périodique d'individus sexués assurerait de la même façon la pérennité de l'espèce. Nous n'avons pas rencontré de mâles sur ces stations mais elles étaient peu nombreuses et l'époque n'était peut-être pas favorable. Cela n'infirme pas leur existence à certains moments.

Stations	Profondeur (en m)	Salinité (‰)	Température	Nombre de <i>Penilia</i>
182	640	38,09	22°39	15
183	65	38,065	22°31	47
184	210	38,215	22°14	9
185	795	38,15	22°21	18

TABLE. 3. — Nombre de *Penilia* récoltés sur les stations positives de la côte orientale corse en automne 1958.

Discussion.

La répartition de *Penilia avirostris* en Méditerranée semble soumise à la dilution plus ou moins accentuée des eaux. On connaît la « théorie atlantique » émise à son propos et selon laquelle son peuplement dans le bassin occidental serait d'origine océanique. Nous l'avons nous-même observé jalonnant la branche du courant atlantique qui, partant de la côte algérienne, passe entre les Baléares et la Sardaigne pour rejoindre le littoral nord-méditerranéen.

D'autre part, il se confirme que des concentrations importantes de l'espèce se font au débouché des fleuves. Nos observations dans le golfe du Lion, en une zone où l'apport d'eau douce par le Rhône est considérable, ainsi que sur le versant oriental de la Corse face à l'embouchure de deux petits fleuves côtiers, rejoignent celles ⁽¹⁾ qui ont été faites en Mer noire, dans le nord de l'Adriatique, près du delta de l'Ebre et en diverses régions du globe (baie de Delaware, Sierra Leone), sans toutefois que leurs auteurs aient toujours vu une relation entre la présence de *P. avirostris* et celle d'eaux fluviales. Il se pourrait, et nous le pensons, que dans cette répartition, la dilution de l'eau joue un rôle plus important que sa nature même. Dans ce cas, la rencontre de *P. avirostris* sur le trajet du courant atlantique tiendrait, non à l'origine océanique de ce dernier, mais à sa faible salinité, et l'hypothèse de STEUER (1933 b) de la migration extensive de l'espèce à partir de Gibraltar ne serait pas à retenir.

En revanche, l'apparition de mâles en quantité à certaines époques, dans des zones bordées d'étangs côtiers, comme elle a été signalée en Mer noire (région nord-ouest, DOGOPOLSKAJA) et dans le nord de l'Adriatique (HOENIGMAN) et, surtout, telle que nous l'avons relatée sur le littoral provençal et languedocien, inciterait à revenir à l'origine dulcicole de l'espèce et à la localisation des mâles dans les eaux saumâtres. Nous verrions ainsi les étangs côtiers comme des sortes de « réserves » d'où des populations nombreuses, et notamment des mâles, migreraient en mer à la faveur de conditions optimales touchant en particulier la dilution du milieu.

Les eaux littorales étant très généralement moins salées que celles du large, *P. avirostris* y reste plus ou moins cantonné. Mais si, pour des causes diverses, les eaux diluées qu'il occupe se mettent en mouvement, soit horizontalement, soit verticalement, il est possible de le trouver en haute mer ou en profondeur (TREGOUBOFF, 1963 ; CASANOVA, 1964).

En définitive, ce cladocère semble pouvoir être considéré en Méditerranée comme un indicateur d'eaux diluées.

(1) D'après MARGINEANU, 1963 ; DELLA CROCE, 1964 ; GHIRARDELLI et SPECCHI, 1964 ; VIVES, communication orale, *Comm. int. Explor. Sci. Mer Médit.*, Ass. plénière, 1964.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD (M.F.), 1955. — Etude préliminaire quantitative de la répartition saisonnière du zooplancton de la baie d'Alger. I.-Année 1950-51. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, n° 1 065, p. 1-28.
- CANNICI (G.), 1959. — Considerazioni sulla possibilità di stabilire « indicatori ecologici » nel plancton del Mediterraneo. — *Boll. Pesca. Pisc. Idrob.*, **14**, p. 164-188.
- CASANOVA (J.-P.), 1964. — Pêches planctoniques, superficielles et profondes, en Méditerranée occidentale (Campagne de la « Thalassa » - janvier 1961 - entre les îles Baléares, la Sardaigne et l'Algérois). V.-Cladocères. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **28** (3), p. 265-270, 3 fig., 2 tabl.
- CATTLE (J.G.) et HARDING (J.P.), 1949. — *Penilia*, a cladoceran normally found off tropical and subtropical coasts. recorded in North sea plancton. — *Nature*, Londres, **164**, p. 238-239.
- DELLA CROCE (N.), 1958. — Considerazioni biologiche su un cladocero marino *Penilia avirostris* DANA. — *Atti Accad. lig. Sci. Lett.*, **15**, p. 311-325.
- 1964. — Distribuzione e biologia del cladocero marino *Penilia avirostris* DANA. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **62**, n° 1 301.
- DOLGOPOLSKAJA (M.A.), 1958. — Cladocères de la Mer noire (en russe). — *Trav. Stat. Biol. Sébastopol. SSSR*, **10**, p. 27-75.
- FURNESTIN (J.) et ALLAIN (Ch), 1962. — Hydrologie de la Méditerranée occidentale au nord du 42° parallèle en automne 1958 (Campagne du navire « Président-Théodore-Tissier » du 27 septembre au 18 octobre 1958). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **26**, p. 133-161.
- FURNESTIN (M.-L.), 1959. — Présence au Maroc du cladocère *Penilia avirostris* DANA. — *Bull. Soc. Zool. France*, **84**, p. 129-132.
- 1960. — Zooplancton du golfe du Lion et de la côte orientale de Corse. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **24** (2), p. 163-166.
- FURNESTIN (M.-L.), MAZZA (J.) et ARNAUD (J.), 1962. — Pêches planctoniques, superficielles et profondes, en Méditerranée occidentale (Campagne de la « Thalassa » - janvier 1961 - entre les îles Baléares, la Sardaigne et l'Algérois). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **26** (3), p. 319-368, 46 fig.
- GAUDY (R.), 1963. — Sur la présence à Marseille d'espèces planctoniques indicatrices d'eaux d'origine atlantique. — *Comm. int. Explor. sci. Mer Méd., Rapp. et P.V.*, **17** (2), p. 539-543, 1 fig.
- GHIRARDELLI (E.) et SPECCHI (M.), 1964. — Chaetognathes et cladocères du golfe de Trieste (Recherches préliminaires). — *Comm. int. Explor. Sci. Mer Médit., Ass. plénière*, Monaco.
- ISSEL (R.), 1925. — Ricerche sulle variazioni del plancton sulle acque di Rovigno. — *Ebenda, Mem.*, **115**.
- LE TOURNEAU (M.), 1961. — Contribution à l'étude des cladocères du plancton du golfe de Marseille. — *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, **22** (36), p. 123-151.
- LEVEAU (M.), 1965. — Contribution à l'étude des ostracodes et cladocères du golfe de Marseille. — Thèse de 3^e cycle, Marseille.
- LOCHHEAD (J.H.), 1954. — On the distribution of a marine cladoceran, *Penilia avirostris* DANA (Crustacea, Branchiopoda), with a note on its reported bioluminescence. — *Biol. Bull., Woods-Hole*, **107** (1), p. 92-105.
- MARGINEANU (C.), 1963. — Quelques observations sur le développement des cladocères près du littoral roumain de la Mer noire avec références spéciales sur *Penilia avi-ostris* DANA. — *Comm. int. Explor. sci. Mer Méd., Rapp. et P.V.*, **17** (2), p. 523-530.
- STEUER (A.), 1933a. — Die « Arten » der Cladoceren-gattung *Penilia* DANA. — *Mitt. zool. Mus. Berlin*, **19**, p. 80-83.
- 1933b. — Zur fauna des canal di Leme bei Rovigno. — *Thalassia*, **1** (4), p. 1-44.
- TOCABENS, 1960. — Cladocères de l'étang de Thau. — Diplôme d'Etudes sup., Montpellier.
- TREGOUBOFF (G.), 1963. — La distribution verticale des cladocères au large de Villefranche-sur-Mer. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **61**, n° 1 279.
- ZAGOROWSKY (N.A.), 1925. — Studi sul plancton del Mar Nero. I. Materiali per lo studio dei cladocera del Mar Nero. — *Atti Soc. lig. Sci. Nat.*, **4**, p. 155-160.
- ZERNOV (S.A.), 1909. — *Penilia schmackeri* RICHARD dans la Mer noire. — *Ann. Mus. Zool. St-Petersbourg*, **13**.

Laboratoire de Biologie animale
(Plancton)
Faculté des Sciences, Marseille