

RECHERCHES SUR LA FAUNE INTERSTITIELLE  
DES SÉDIMENTS MARINS ET D'EAU DOUCE  
A MADAGASCAR

I. — INTRODUCTION

par

CI. DELAMARE DEBOUTTEVILLE \* et R. PAULIAN \*\*

L'étude de la microfaune interstitielle est d'un intérêt exceptionnel tant du point de vue de la zoologie générale que de celui de la faunistique régionale.

Les données acquises par l'étude des peuplements profonds ont une importance toute particulière en écologie et en biogéographie. Ils se rattachent par maints traits aux peuplements des domaines endogés et hypogés.

Au cours des trente dernières années des récoltes intensives, ou seulement fragmentaires, ont été faites en diverses contrées des régions tempérées : WISNIEWSKY a consacré plusieurs mémoires à l'étude de la microfaune des sédiments bordant les lacs et les rivages polonais, créant le terme de *psammon* pour désigner les habitants des sables humides. L'auteur polonais s'est surtout attaché à l'étude des Rotifères. Ch. Br. WILSON, spécialiste bien connu du groupe des Crustacés Copépodes, a trouvé de nombreuses espèces d'Harpacticides le long des plages des U.S.A. Dans le même pays, PENNAK et ZINN (1940, 1943) ont étudié la microfaune des plages du Massachusetts et du Connecticut, procédant à une analyse écologique des facteurs du milieu et essayant de donner des renseignements quantitatifs et qualitatifs sur la faune psammique.

PENNAK et ZINN ont eu l'occasion de découvrir un assez grand nombre de formes originales et, en particulier, la sous-classe nouvelle des Crustacées *Mystacocarida*. Cette découverte a très fortement intéressé tous les carcinologistes, et a attiré l'attention de beaucoup de zoologistes sur ce milieu.

En Europe, parallèlement, P. A. CHAPPUIS a démontré que tous les fleuves et ruisseaux coulant sur des terrains non imperméables sont doublés

\* Banyuls-sur-Mer.

\*\* Tananarive.

d'un cours souterrain, phréatique, à cours lent. Il a montré combien il est facile d'atteindre ce milieu en creusant un trou dans les alluvions de la berge, et en pêchant dans l'eau d'infiltration à l'aide d'un filet à plancton de petit format et à mailles relativement fines (n° 10 Tripette et Renaud). Les recherches de CHAPPUIS et de ses successeurs ont permis de mettre en évidence l'existence d'un grand nombre d'espèces nouvelles et de constater que les cours d'eau souterrains constituent l'habitat normal de certains groupes (Bathynelles, Parabathynelles, etc.) qui étaient considérés comme habitants exclusifs des nappes phréatiques profondes et, de ce fait, n'étaient connus que par exemplaires isolés. Nous étions désormais à même d'obtenir des renseignements plus nombreux sur des formes qui jusqu'alors étaient considérées comme rarissimes.

WALTER en Suisse, SZALAY en Tchécoslovaquie ont poursuivi l'enquête sur les territoires de leur pays.

En France, E. ANGELIER a effectué des recherches faunistiques et écologiques très étendues, tant sur le territoire continental qu'en Corse. Ses recherches lui ont permis de faire connaître un grand nombre d'espèces nouvelles appartenant à de nombreux groupes, principalement Acariens et Crustacés.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE et CHAPPUIS ont eu l'occasion d'étendre les recherches poursuivies par ANGELIER sur les faunes souterraines d'eau douce et saumâtre, en s'attachant à l'étude du peuplement interstitiel des plages marines.

Ces recherches ont conduit à la découverte le long des plages de France, de l'intéressant groupe des *Mystacocarida* Pennak et Zinn, ainsi que de nombreuses autres formes : Crustacés Microparasellides, *Microcerberidae*, etc, etc... Les mêmes formes littorales interstitielles ont été retrouvées par DELAMARE DEBOUTTEVILLE en Italie, en Tunisie, en Algérie et en Espagne.

De toutes ces investigations, dont la plupart ne sont pas encore publiées, il est possible, dès maintenant, de tirer un certain nombre de conclusions :

1° La plupart des animaux de la faune interstitielle littorale marine sont des animaux marins ou d'origine marine (Rotifères, Hydraires, Échinodères, Nématodes, etc.). Ce sont des formes typiquement, ou originellement, benthiques. Elles s'éloignent cependant de ces dernières par une particulière plasticité aux facteurs écologiques.

2° La majorité des animaux de la faune interstitielle d'eau douce est assujettie au même mode de recrutement. Certaines lignées seulement, en période de plasticité évolutive et écologique, ont pu faire souche d'animaux interstitiels, dans la mesure où des « préadaptations » minimales les y prédisposaient. Dans bien des cas, de telles formes apparaissent comme figées, du point de vue évolutif, dans leur état ancien.

3° La vie interstitielle n'est possible que lorsque le milieu est un milieu spatialement continu, c'est-à-dire lorsque les lacunes entre les grains de sédiment communiquent entre elles. Dans de telles conditions, les sédiments argileux, ou trop richement imprégnés d'argile, seront dépourvus d'une microfaune significative. Une trop grande richesse en humus ou en limon constituera également un obstacle s'opposant à tout peuplement original. Cela ne signifie point cependant que de tels sédiments seront rigoureusement azoïques, mais ils ne pourront être peuplés que par des animaux pénétrant par le haut, en couloir descendant et chacun pour son compte. Un milieu aussi discontinu, livré aux colonisations individuelles de quelques espèces seulement, et dans des conditions précaires, aura pu servir de refuge provisoire mais, les animaux ne pouvant pas s'y reproduire sur place, il n'y aura jamais eu formation d'un peuplement original. Un milieu évolutif doit évidemment être constant historiquement et spatialement.

4° En conclusion des deux précédents paragraphes il est possible d'affirmer dès maintenant que les caractéristiques du sédiment sont plus importantes que les facteurs écologiques (température ou salinité), lorsqu'il s'agit d'expliquer une communauté interstitielle marine. Tous les Crustacés souterrains rigoureusement inféodés à ce milieu et que nous avons eu l'occasion d'étudier en élevage, se sont montrés extraordinairement résistants en ce qui concerne les variations de la température et de la salinité de l'eau dans laquelle ils vivent. Les *Parabathynella Fagei* Delamare et Angelier vivent en excellente condition entre + 6° C et + 32° C. Il en est de même des Asellotes Microparasellides. *Angeliara phreaticola* Ch. et Delamare ne manifeste aucune modification de son comportement entre + 10° C et + 30° C. On serait bien incapable d'en dire autant des *Asellus* épigés. Les Mystacocarides, *Derocheilocaris Remanei* Delamare et Chappuis vivent et se reproduisent, dans leur milieu naturel des plages du Roussillon, entre + 10° C et + 24° C, avec des salinités variant entre 10‰ et 34‰, mais toutes les stations qu'ils peuplent, tant en France qu'en Italie, sont caractérisées par des sables dont l'analyse démontre qu'ils sont rigoureusement superposables (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1953).

5° Certains groupes ne semblent avoir pu peupler les zones benthiques non superficielles, puis les milieux interstitiels, qu'à certain moment de l'évolution du phylum. Parmi les Crustacés il semble bien que l'on peut affirmer la chose en ce qui concerne plusieurs groupes. Les Syncarides et Thermosbaenacés constituent un ensemble de formes primitives situées à la base des Pécararides. L'hétérogénéité de leur structure présentant des caractères variables d'une forme à l'autre, toutes les formes ayant cependant entre elles des caractères communs différant selon les couples d'espèces considérées, milite en faveur de l'interprétation suivante. Les Syncarides-Thermosbaenacés, dans leur ensemble, constitueraient un groupe hétérogène, polyphylétique, formé par les descendants non modifiés, de diverses formes

qui, dans les temps anciens, ont été les ancêtres des Péracarides. Pour de telles formes, les milieux interstitiels sont incontestablement des milieux conservateurs, ces formes étant de véritables fossiles vivants.

La meilleure preuve de ce que nous avançons est fournie par l'étude des Syncarides eux-mêmes. Parmi ceux-ci, en effet, les formes épigées australiennes ont effectivement acquis un faciès caridien typique, les formes souterraines gardant seules le faciès syncaridien.

La nature, conservatrice de fait, du milieu est attestée par la grande ressemblance qui existe entre des formes souterraines incontestablement isolées les unes des autres depuis longtemps. L'un d'entre nous a insisté récemment sur les grandes ressemblances observées entre *Salentinella Angelieri* de Corse, *S. gracillima* Ruffo des Pouilles et *S. denticulata* Baschieri du Monte Argentario.

Dans un mémoire sous presse (DELAMARE et CHAPPUIS, Recherches sur les Crustacés souterrains) nous avons pu affirmer que les Parabathynelles de la plaine du Roussillon et celle d'une grotte de Majorque (Baléares) appartiennent à la même espèce. Nul ne contestera que les deux régions ne sont isolées l'une de l'autre depuis fort longtemps. L'un d'entre nous, au cours de l'enquête entreprise à Madagascar, a eu l'occasion de récolter à trois reprises des Parabathynelles malgaches, étroitement affines des Parabathynelles européennes et indo-malaises (retrouvées au Japon par UENO). Si l'on insiste encore sur le fait qu'aucun transport passif ne peut être invoqué pour expliquer la répartition de ces fragiles habitants souterrains vivant dans un milieu particulièrement retransché, on devra reconnaître qu'une histoire correspondant à des centaines de millions d'années d'isolement, n'a réussi à produire que de très faibles différences morphologiques. Parler de milieu conservateur n'est certainement pas un abus de langage.

6° Tous les animaux de la faune interstitielle d'eau douce ou marine, sont caractérisés par des traits morphologiques tout à fait particuliers et par une biologie originale.

Tous ces animaux sont, allongés, dépigmentés, aveugles, munis de sensilles spécialisés. Leur petite taille est également remarquable si on les compare à des espèces de mêmes groupes vivant dans d'autres biotopes. Ils sont fréquemment munis d'organes de fixation, particulièrement à l'extrémité caudale du corps, ces organes leur servant à se pousser entre les grains du sédiment. Leurs mouvements sont également caractéristiques, soit qu'ils rampent véritablement, soit qu'ils arpentent les espaces interlacunaires à la façon de chenilles arpeuteuses (Nématodes du groupe des *Epsilonematidae*). D'autres caractères biologiques ne sont pas non plus dénués d'importance : la reproduction est peu cyclisée ; le développement est relativement simplifié avec apparition fréquente de phénomènes de néoténie phylétique ; le taux de reproduction est généralement faible, la diminution du nombre des descendants étant en partie compensée, très probablement,

par le fait que ces animaux se reproduisent pendant la plus grande partie de l'année. Les Bathynelles ne portent qu'un seul œuf, les *Microcharon* n'en conservent que un ou deux, parfois trois, sous leurs oostégistes, ce qui est très peu par comparaison avec ce que nous observons chez les formes voisines des eaux de surface (qui en portent souvent 600 dans le cas des Isopodes).

L'extrême développement du thigmotactisme mérite une mention spéciale. S'ils n'étaient de très faible taille et de maniement peu commode, les animaux interstitiels (particulièrement les *Microparasellidae*) permettraient de donner la plus spectaculaire démonstration qui se puisse rêver, des tactismes. Le *Microcharon* posé sur un grain de sable, pourra courir à la surface de celui-ci, dans tous les sens pendant des journées entières sans parvenir à s'en évader (dans certains cas nos observations ont porté sur 60 heures consécutives).

Tous les faits que nous venons de signaler brièvement ne peuvent évidemment pas constituer un « corps de doctrine ». Grâce aux recherches entreprises sur divers points du globe, nous sommes en mesure d'affirmer que des résultats sérieux seront acquis d'ici quelques années.

Dans ces conditions, il nous a semblé qu'il était particulièrement souhaitable que Madagascar soit la première région tropicale méthodiquement explorée.

Située en un point stratégique du globe, la Grande Ile et ses dépendances, ont fonctionné comme cul de sac, leur isolement extrêmement ancien a pu entraîner des modifications profondes de ses habitants. Il sera intéressant d'essayer de démêler par l'étude de la microfaune interstitielle de ses rivières et de ses plages, quelques unes des vicissitudes de son histoire.

S'il subsiste encore, en quelque point de la région, de vieilles formes usées, ayant manqué leur évolution et ayant appartenu aux groupes qui sont, jadis, partis à la conquête du monde, il semble bien que c'est dans ce milieu qu'il sera possible de les trouver.

En l'absence de découvertes spectaculaires, toujours bien incertaines, l'on pourra être assurés d'avoir fait œuvre utile. L'enquête aura toujours eu un intérêt biogéographique, puisque toutes les formes psammiques ou phréaticoles fournissent le témoignage incontestable d'anciennes continuités des rivages.

Nos recherches sur ce problème ne pourront être conduites que progressivement. La présente introduction ne saurait donc être considérée que comme un exposé préliminaire. Le programme et le plan du travail se préciseront petit à petit.

Dans de telles conditions, nous pensons qu'il est bon d'envisager la publication progressive des travaux des spécialistes qui accepteront d'étudier notre matériel. Nous ne saurions mettre leurs manuscrits en sommeil pendant plusieurs années.

Peut-être tenterons-nous, de-ci de-là, de faire le point de nos résultats, mais ce n'est qu'en fin de travail, dans plusieurs années, que nous pourrons essayer d'effectuer la synthèse écologique et biogéographique de nos informations.

Bien que la prospection du domaine interstitiel soit à peine commencée à Madagascar, il nous a paru utile de donner dès maintenant dans cette introduction une description sommaire de la géologie de la Grande Ile et une liste des stations déjà effectuées.

Au point de vue géologique, Madagascar est formé d'une vaste zone centrale gneissique indifférenciée, percée de quelques massifs granitiques et de coulées volcaniques crétaciques, post-liasiques, pliocènes et quaternaires ; le socle est également interrompu par places par des massifs de schistes, de quartzites et de cipolins ; enfin certaines vastes cuvettes sont comblées d'alluvions quaternaires.

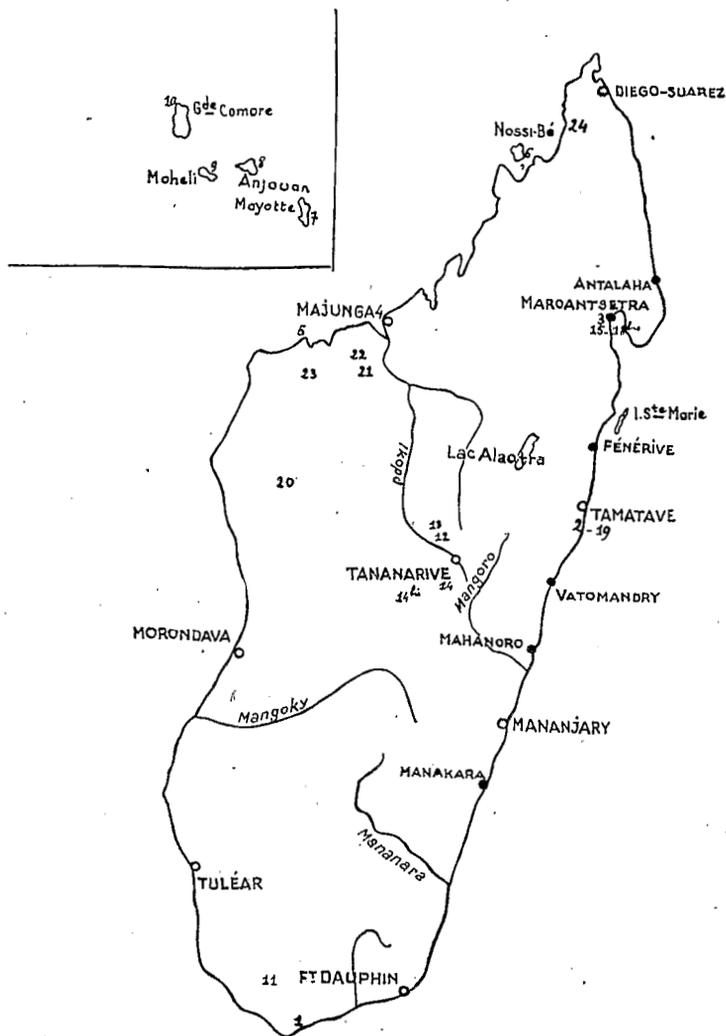
A la périphérie du massif gneissique, formant une ceinture très étroite et interrompue à l'Est, continue et plus large à l'Ouest et au Sud, on trouve des terrains plus récents s'échelonnant des couches primaires à Tillite, à Charbon ou à grès et schistes, à *Gangamopteris* et *Glossopteris* de la Sakoa, jusqu'au quaternaire, la limite entre pliocène et quaternaire ancien étant marquée par une cuirasse latéritique largement dégradée et rompue.

A l'Est, les seuls terrains bordant le massif gneissique, sont du Crétacé supérieur ; à l'Ouest on rencontre, en partant du gneiss, du carbonifère, du permien, du trias et du lias, du jurassique, puis du crétacé, du tertiaire et une bande plus ou moins interrompue de quaternaire ; au Sud le quaternaire fait directement suite au gneiss ; une lacune de sédimentation sépare l'éocène du miocène.

Une partie importante de l'île est couverte de latérite, celle-ci ne faisant guère défaut que dans le Sud, le Sud-Ouest et sur les hauts sommets. Une lagune s'étend presque tout du long de la côte Est, de Maroantsetra à Fort-Dauphin, séparée de la mer par un cordon littoral initialement boisé. Un alluvionnement intense a amené la formation, à l'embouchure des fleuves de l'Ouest, de vastes vasières à palétuviers.

Il est impossible d'établir avec certitude l'existence de communications continentales directes entre Madagascar et l'Inde. Les données minéralogiques (nature des laves sous-marines entre ces deux régions) et zoologiques (caractères de la faune des Mascareignes et des Séchelles, particularités de la faune malgache) semblent établir que ces liaisons n'ont jamais existé. Les liaisons avec l'Afrique sont certaines, mais toute continuité de rivage a dû cesser au plus tard à la fin du jurassique moyen. C'est donc à partir de cette date, au moins, que la faune interstitielle des sédiments marins et d'eau douce a dû évoluer en vase clos, sans aucun apport extérieur. La précarité des relations de contiguïté telles qu'elles sont postulées par la faune mammalienne et telles qu'elles sont présentées par J. MILLOT, est

telle, si l'on examine l'ensemble de la faune, qu'elles n'ont pu avoir aucun influence sur la faune interstitielle.



Cartes des stations prospectées à Madagascar.

Les stations prospectées se répartissent, au point de vue géographique comme figuré sur la carte ci-jointe.

#### Stations marines

SUD.

1. — *Faux-Cap*: sable de plage assez compact, corallien, en contact

avec le socle corallien ; nappe à 50 cm. de profondeur, au pied d'une haute dune littorale de 6 m. de haut. Quaternaire, janvier 1952.

#### EST.

2. — *Ambila-Lemaitso* : sable fin mêlé de vase, à la limite des hautes mers. Cordon littoral entre lagune et mer. T. 23°5 ; août 1952 (PS 9).

3. — *Maroantsetra* : sable grossier à la limite des hautes mers, sur la plage de la ville, profondeur 25 cm. (PS 15). Une seconde station à Ambodivoangy, à 2 m. de profondeur. Cordon littoral entre lagune et mer.

#### OUEST.

4. — *Majunga* : sable de la plage près de la piscine, à l'embouchure de la Betsiboka ; surface à sable très fin (type vase à palétuviers) en profondeur au niveau de la nappe (25 cm.), sable plus grossier, T. 22° ; juillet 1952 (PS 4).

5. — *Soalala* : vase à Palétuviers fluide, au bord de la plage, 15 cm. de profondeur, septembre 1952 (PS 11).

6. — *Nosy-Be* : baie d'Hellville, vivier au pied de la Résidence, sable corallien assez grossier mêlé de vase noire, 10 cm. de profondeur ; décembre 1952 (PS 15).

#### COMORES.

7. — *Mayotte* : sable grossier mêlé de cailloux et colmaté de vase fine au bord de la jetée de Mayotte en face de Dzaoudzi. Sable corallien noir, eau à 10 cm. de profondeur, remplissant très rapidement, et presque sans alluvions, le trou creusé. La station est située dans le lagon intérieur. T. 26° ; juillet 1952 (PS 5).

8. — *Anjouan* : sable corallien noir assez grossier, eau peu abondante, récolte faite en bordure de la mer, à Domoni ; juillet 1952 (PS 6).

9. — *Mohéli* : vase corallienne noire, compacte, très fine mais mêlée de gros galets ronds, à Fomboni ; 25 cm. de profondeur, août 1952 (PS 7).

10. — *Grande Comore* : Mitsamiouli, sable corallien extrêmement fin, presque vaseux, très blanc, à peine teinté de gris en profondeur, sans cailloux, mais avec des blocs de Corail et des débris de coquillages ; août 1952 (PS 8).

### Stations d'eau douce

#### SUD

11. — *Menarandra* : Tranoroa, alluvions très compactes, à grain très fin, très meubles, au bord du fleuve ; 30 cm. de profondeur ; janvier 1952.

#### CENTRE

12. — *Route de Tananarive à Majunga* : PK 42,500, banc de sable au bord de l'Anjomaka, affluent de l'Ikopa ; ruisseau à cours lent, forte teneur en matière organique ; avril 1952.

pH : 5,2/5,3. Granulométrie : argile : 1,20 %, limon : 0,25 %, sable fin : 11,70 %, sable grossier : 86 %, humidité : 0,85 %.

13. — *Route de Tananarive à Majunga* : PK 52 ; banc de sable et graviers au bord de la Kelilahina, affluent à cours vif de l'Ikopa ; forte teneur en matière organique ; avril 1952.

pH : 5,2/5,3. Granulométrie : argile : 1 %, limon : 0,45 %, sable fin : 5,62 %, sable grossier : 92,25 %, humidité : 0,68.

14. — *Sisaony* : pont de la route d'Ambatolampy, PK 23. Sable fin surchargé d'alluvions latéritiques ; mars et août 1952.

pH : 6,2. Granulométrie : argile : traces, limon : traces, sable fin : 2 %, sable grossier : 97,9 %.

14 bis. — *Faratsiho* : graviers au bord d'un torrent de montagne ; mars 1952.

#### EST

15. — *Maroantsetra* : ville. Puits de la scierie Gallois, nappe phréatique sous le cordon littoral, 3 m. de profondeur. Pompe à main ; février 1952.

16. — *Maroantsetra* : ville. Puits du Dr Prochazka, nappe phréatique à l'Ouest de la lagune. Pompe à main ; février 1952.

17. — *Maroantsetra* : ville. Bord Est de la lagune, sable moyen, 30 cm. de profondeur ; février 1952.

18. — *Maroantsetra, Ambodivoangy* : alluvions compactes à très faible profondeur (15 cm.) en bordure Ouest de la lagune ; février 1952.

18 bis. — *Même station* : bord de la plage, à 2 m. de profondeur ; février 1952.

19. — *Ambila-Lemaitso* : alluvions de sable fin en bordure Ouest de la lagune. T. 24°5.

pH : 6,2. Granulométrie : argile : traces, limon : traces, sable fin : 12 %, sable grossier : 87,8 %.

L'eau de la nappe est fortement colorée en jaune-rougeâtre ; août 1952.

#### OUEST

20. — *Ampoza* : affluent de la Manambao (district de Morafenobe), au niveau du village de Mokarano. Lit sablonneux largement étalé, avec mince filet d'eau.

pH : 6,2. Granulométrie : argile : 0,52 %, limon : traces, sable fin : 47,89 %, sable grossier : 50,75 %.

21. — *Andranomena* : Sud de Mitsinjo ; bord de la rivière, sable assez fin, mêlé d'abondantes alluvions latéritiques ; septembre 1952.

22. — *Mahavavy du Sud* : Sud de Mitsinjo ; bord du fleuve, sable assez fin ; septembre 1952.

23. — *Vilanandro* : Sud de Soalala ; trou d'eau, 30 cm. de profondeur. dans une argile compacte au bord d'une mare permanente ; septembre 1952,

24. — *Ambilobe* : banc de sable moyen de la Mananjeba ; mai 1951.

#### BIBLIOGRAPHIE

L'historique des recherches sur les faunes interstitielles pourra être trouvé dans plusieurs des publications signalées (\*) ci-dessous, qui sont les plus récentes sur le sujet.

- \*ANGELIER (E.), 1953. — Recherches écologiques et biogéographiques sur le psammon des eaux douces et saumâtres. — *Archiv. Zool. exp. et gén.* (sous presse).
- CHAPPUIS (P. A.), 1946. — Un nouveau biotope de la faune souterraine. — *Bull. Sect. Sc. Acad. roumaine*, XXIX, I, p. 1-8.
- CHAPPUIS (P. A.), REMANE (A.) et DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1951. — Découverte, sur les côtes du Roussillon, d'un ordre de Crustacés nouveau pour l'Ancien Monde : les Mystacocarida Pennak et Zinn. — *Vie et milieu*, II, 1, p. 129-130.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.) et ANGELIER (E.), 1950. — Sur un type de Crustacés phréaticole nouveau : *Parabathynella Fagei* n. sp. — *C. R. Acad. Sc.*, 231, p. 175-176.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.) et CHAPPUIS (P. A.), 1951. — Présence de l'ordre des Mystacocarida Pennak et Zinn dans le sable des plages du Roussillon : *Derocheilocaris Remanei* n. sp. — *C. R. Acad. Sc.*, 233, p. 437-439.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1953. — Recherches sur l'écologie et la répartition du Mystacocaride : *Derocheilocaris Remanei* Delamare et Chappuis. — *Vie et Milieu*, IV, 1.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1953. — Remarques sur le Benthos littoral. — *Vie et Milieu*, IV, 1.
- \*DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.) et CHAPPUIS (P. A.), 1953. — Recherches sur les Crustacés souterrains. — *Arch. Zool. exp. et gén.* (sous presse).
- \*REMANE (A.), 1951. — Die Besiedelung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Öcologie. — *Verhandlungen der Deutschen Zool. Gesells. im Wilhelmshaven*, p. 327-359.